



El declive de la vegetación acuática en los humedales como respuesta a la degradación ambiental: el caso de la masiega (*Cladium mariscus*) en Las Tablas de Daimiel y su restauración potencial

M. Miguel-Ruano¹, S. Sánchez-Carrillo^{1,*}

(1) Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (MNCN-CSIC), Serrano 115 bis, E-28006 Madrid, España

* Autor de correspondencia: S. Sánchez-Carrillo [sanchez.carrillo@mncn.csic.es]

> Recibido el 30 de marzo de 2020 - Aceptado el 21 de julio de 2020

Miguel-Ruano, M., Sánchez-Carrillo, S. 2020. El declive de la vegetación acuática en los humedales como respuesta a la degradación ambiental: el caso de la masiega (*Cladium mariscus*) en Las Tablas de Daimiel y su restauración potencial. *Ecosistemas* 29(3):1963. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1963>

Los humedales desaparecen al ritmo que lo hace su biodiversidad. En este trabajo se evalúan las causas del grave declive que la masiega (*Cladium mariscus*) presenta en el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel (PNTD), cuya población ha pasado de ocupar 1100 ha en 1956 a 10 ha en 2019. Para ello, hemos realizado un estudio comparativo en la Reserva de la Biosfera de la Mancha Húmeda, usando la población de masiega del PNTD y las poblaciones de otros humedales donde la masiega no se encuentra en declive (Laguna del Masegar y Lagunas de Ruidera), las cuales fueron cultivadas en condiciones controladas en el laboratorio y posteriormente trasplantadas en el PNTD. Las diferencias en el contenido de C y N, en las tasas de supervivencia y crecimiento y en la viabilidad y capacidad de germinación de las semillas indican que el declive de la población de masiega del PNTD está relacionado con la degradación hidrológica del humedal, que ha causado (i) un envejecimiento poblacional por el uso prolongado de la reproducción clonal, (ii) una muy baja colonización de zonas favorables por una dispersión limitada de propágulos generativos por hidrocoria y (iii) un aislamiento genético de la población por la falta de conexión hidrológica con otros humedales de la cuenca. Las medidas de restauración deben ser inmediatas, para restablecer rodales de vegetación en zonas estratégicas del humedal con ejemplares procedentes de vivero ya desarrollados y, a medio y largo plazo, para fomentar la expansión de la masiega a otras zonas del ecosistema.

Palabras clave: degradación ambiental; hidrocoria; macrófitos emergentes; restauración; semillas; supervivencia

Miguel-Ruano, M., Sánchez-Carrillo, S. 2020. The decline of aquatic vegetation in wetlands in response to the environmental degradation: the case of the cut-sedge (*Cladium mariscus*) in Las Tablas de Daimiel and its potential restoration. *Ecosistemas* 29(3):1963. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1963>

Wetlands disappear at the rate that their biodiversity does. This study evaluates the causes of the serious decline that the cut-sedge (*Cladium mariscus*) experienced in Las Tablas de Daimiel National Park (PNTD) wetland, where the population has decreased from 1,100 ha in 1956 to 10 ha in 2019. To do this, we have carried out a comparative study in the La Mancha Humeda Biosphere Reserve, using the PNTD's cut-sedge population and the populations of other wetlands where this macrophyte is not in decline (Laguna del Masegar and Lagunas de Ruidera), which were grown in controlled conditions in the laboratory and later transplanted in PNTD wetland. Differences in C and N content, survival and growth rates, and seed viability and germination capacity indicated that the decline in the PNTD cut-sedge population is related to the hydrological degradation of the wetland, which has caused (i) population aging due to long-term use of clonal reproduction, (ii) a very low colonization of environmental-favorable habitats within the wetland due to a limited dispersion of generative propagules by hydrochory and (iii) a genetic isolation of the population due to the lack of hydrological connection with the other wetlands in the Upper Guadiana river basin. Restoration measures must be immediate, to recover stands in key areas of the wetland with specimens from nurseries and in the medium and long-term to promote the expansion of the cut-sedge to other areas of the wetland ecosystem.

Keywords: environmental degradation; emergent macrophytes; hydrochory; restoration; seeds; survival

Introducción

Se estima que desde 1700 se ha perdido el 87% de la superficie global que ocupaban los humedales (Davidson 2014). En España, en el periodo 1948-1990 se perdieron el 60% de los humedales (Casado et al. 1992), principalmente por la actuación sinérgica de factores como la desecación, la eutrofización, la colmatación, la salinización y la invasión de especies exóticas (Cirujano et al. 2009). Los humedales que quedan están muy degradados y el 25% de las especies de agua dulce que restan en la actualidad están en seria amenaza de extinción (Finlayson 2019). Hay evidencias científicas

de que esta reducción de especies está afectando gravemente a los procesos ecológicos que mantienen los servicios ecosistémicos de los humedales (Engelhardt y Ritchie 2001).

Aunque la información sobre la pérdida de biodiversidad de los humedales en España es escasa, entidades como la IUCN (Sánchez et al. 2013) advierten de la nociva situación en el ámbito de las aguas continentales. El Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (PNTD) ha sufrido desde la década de 1950 numerosas alteraciones, incluyendo desecación, cambio en el patrón estacional de la inundación y deterioro de la calidad del agua (Sánchez-Carrillo et al. 2010), con efectos inmediatos en la riqueza y composición

de especies (Álvarez-Cobelas y Cirujano 1996). En el caso de las plantas acuáticas, la degradación no ha tenido efectos directos en la riqueza de especies pero sí en la composición de la comunidad (Cirujano et al. 2010). La cobertura de los helófitos está cambiando desde entonces, principalmente con el declive y la fragmentación de la masiega (*Cladium mariscus*) y el incremento desmesurado del carrizo (*Phragmites australis*) y la enea (*Typha domingensis*; Álvarez-Cobelas et al. 2008), que toleran condiciones ambientales más adversas (Klötzli y Grootjans 2001; Saltmarsh et al. 2006). La masiega en el PNTD ha pasado de ocupar 1100 ha en 1956 (Cirujano et al. 2010) a 10 ha en 2019: 405 ha fueron directamente eliminadas en el periodo 1969-1977, 110 ha quemadas en 1987 y las otras 575 ha han ido desapareciendo a medida que la inundación se hacía cada vez más estocástica (Cirujano et al. 2010). Hasta 2010 la cobertura y biomasa de *C. mariscus* en el PNTD respondía a la inundación del humedal, aumentando tras un año de elevada inundación y disminuyendo en los ciclos secos (Cirujano et al. 2010). El crecimiento de la masiega del PNTD dependía del contenido de N del suelo y su biomasa de que el nivel de agua alcanzase de 20-40 cm y el contenido de P en el suelo fuese bajo (Álvarez-Cobelas y Cirujano 2007a). Pero incluso en un momento en el que los factores abióticos eran propicios para la expansión de la masiega, como durante último periodo húmedo (2010-2017), su cobertura en el PNTD ha continuado descendiendo. Aunque la población de masiega del PNTD muestra una elevada plasticidad fenotípica para soportar los periodos ambientales adversos (Ortiz-Llorente 2013), la respuesta de la especie ha llegado a un punto de no retorno del que se desconocen las causas. El objetivo de este trabajo es determinar las principales causas de ese declive en el PNTD y plantear las estrategias más idóneas para su restauración a medio y largo plazo. Para ello, mediante trasplantes en condiciones controladas (laboratorio) y sobre el humedal, usando diferentes poblaciones de masiega del entorno regional (La Mancha Húmeda), se han evaluado los principales mecanismos que pueden estar condicionando su desarrollo asociados a alteraciones fisioló-

gicas o reproductivas que puedan estar modificando la calidad y viabilidad de las semillas o el crecimiento de los nuevos vástagos. Finalmente, se plantean las estrategias más viables para restaurar la cobertura de masiega en el PNTD, considerando los problemas ambientales del ecosistema y su conservación a largo plazo.

Material y métodos

Descripción del área de estudio

Para el estudio se utilizaron las poblaciones de *C. mariscus* desarrolladas en tres ecosistemas acuáticos de la Reserva de la Biosfera La Mancha Húmeda (Fig. 1): PNTD, Laguna del Masegar (LM) y Lagunas de Ruidera (LR). Las poblaciones de masiega de LM y LR no están sufriendo ningún declive y se usaron como poblaciones control.

El PNTD es un humedal de llanura de inundación (Ciudad Real; 39°11'19"N y 3°46'25"O; Fig. 1), que ocupa 20 km² durante su máximo encharcamiento y era, hasta 1985, el rebosadero natural del acuífero de La Llanura Manchega Occidental (Álvarez-Cobelas et al. 2008). La evolución de la población de *C. mariscus* en este humedal ha sido descrita más arriba. Más información sobre el humedal y sus procesos a largo plazo puede consultarse en Sánchez-Carrillo y Angeler (2010).

LM (15 ha, Toledo; 39°31'4"N y 3°18'32"O; Fig. 1) se encuentra en la llanura de inundación de los ríos Gigüela y Riansares, pero fue creada artificialmente mediante la construcción de diques perimetrales (Pérez-Rodríguez 2002). En el humedal domina la cobertura de masiega (90%) y, aunque desde 1992 la inundación ha sido muy escasa, el nivel freático ha permanecido estable (≈ 50 cm; Cirujano, comunicación personal). La población de *C. mariscus* de LR (Ciudad Real y Albacete; 38°57'34"N 2°54'01"O; Fig. 1) se recolectó en la Laguna Conceja (38 ha), donde la masiega se ubica en el frente distal (más alejado de la orilla) de la aureola de vegetación emergente ubicada en el borde (hay masiega en casi todas



Figura 1. Mapa de ubicación de la procedencia de las poblaciones de masiega usadas en este estudio.

Figure 1. Location map of the origin of the cut-sedge populations used in this study.

las lagunas, excepto en Redondilla y Lengua), en una extensión muy densa de 2-4 m de ancho, homogénea y con más de 2 m de altura (Álvarez-Cobelas y Cirujano 2007b). Ambas poblaciones están ubicadas en sustratos ricos en calcio y nitrógeno, pero se conoce muy poco sobre su autoecología.

El estudio se desarrolló con brotes vegetativos y semillas de las poblaciones naturales de masiega, que fueron plantados y cultivados, inicialmente en condiciones de laboratorio y posteriormente en condiciones de campo, en el PNTD, mediante experiencias interrelacionadas y en varias secuencias temporales. Un esquema de la metodología utilizada y las variables medidas se muestra en la Fig 2. A continuación detallamos los ensayos y procedimientos seguidos.

Caracterización de las poblaciones naturales de masiega

Se recolectaron hojas ($n=5$), rizomas ($n=10$) y semillas ($n\approx 500$) de cada población de masiega, el 13.02.2019 en el PNTD, el 24.02.2019 en LM y el 15.06.2019 en LR (sólo hojas y semillas). Los contenidos en C y N de hojas y rizomas fueron determinados con un analizador elemental Perkin Elmer Analyzer CHNS/O Series II 2400, previo secado a 65 °C, triturado y molido en un mortero de ágata. La clorofila (a+b) foliar se determinó en las mismas hojas recolectadas de cada población ($n=5$), tras su extracción con metanol y posterior medida espectrofotométrica a longitudes de onda de 652.0; 665.2 y 750.0 nm (Porra et al. 1989). La dificultad en la colecta de los rizomas de la población de LR (sumergidos a más de 1,5 m), impidió su estudio y el uso de brotes vegetativos para las experiencias de supervivencia y crecimiento. El peso de las semillas de cada población fue medido con un granatario NewClassic MF ML104/01 (Mettler Toledo), usando 20 semillas al azar en cada pesada, con 10 repeticiones por población.

Experiencia de supervivencia y crecimiento en laboratorio

Se recolectaron rizomas con brotes (plantones) de las poblaciones del PNTD ($n=58$) y de LM ($n=60$) en febrero de 2019. Los vástagos se separaron y prepararon para su plantación realizando cortes de los nudos de los ejemplares para dejar el brote de un vástago y su rizoma con un tamaño de 2-10 cm de longitud. Posteriormente, los brotes se plantaron en macetas de plástico de 13 x 13 cm. Como sustrato se utilizó una mezcla de turba recogida en el PNTD y sustrato comercial (1:1). Las plantas se mantuvieron en las instalaciones del MNCN durante 4 meses (26 febrero-25 junio), con el sustrato continuamente encharcado (saturado al 100%), al aire libre y sin protección frente a herbívoros y a posibles condiciones meteorológicas adversas. Para descartar algún efecto en el desarrollo de los plantones de masiega asociado a los sustratos utilizados, se inició un experimento a los 67 días (3-mayo) en el que se separó la mitad de los ejemplares de cada población y se trasplantaron en macetas con sólo turba del PNTD (el 50%) y en macetas rellenas sólo con sustrato comercial (el otro 50%). La supervivencia y el crecimiento de los ejemplares trasplantados se evaluó en distintos momentos: inicial (26-febrero), a los 67 días (3-mayo), 94 días (30-mayo) y a los 120 días (25-junio). Se midió la altura de los ejemplares (h , en mm) desde la base hasta el ápice, antes de los riegos, para evitar distorsiones en el sustrato, que fue utilizada de calcular las tasas de crecimiento relativo ($TCR = \Delta h / \Delta t$; siendo t el tiempo (días)). Al final del periodo de trasplante se midieron también los contenidos en C y N en hojas y rizomas y la clorofila (a+b), tal como se ha descrito previamente.

Experiencia de supervivencia y crecimiento en campo

El 26 de junio se plantaron los ejemplares supervivientes de la experiencia anterior (12 vástagos de la población del PNTD y 28

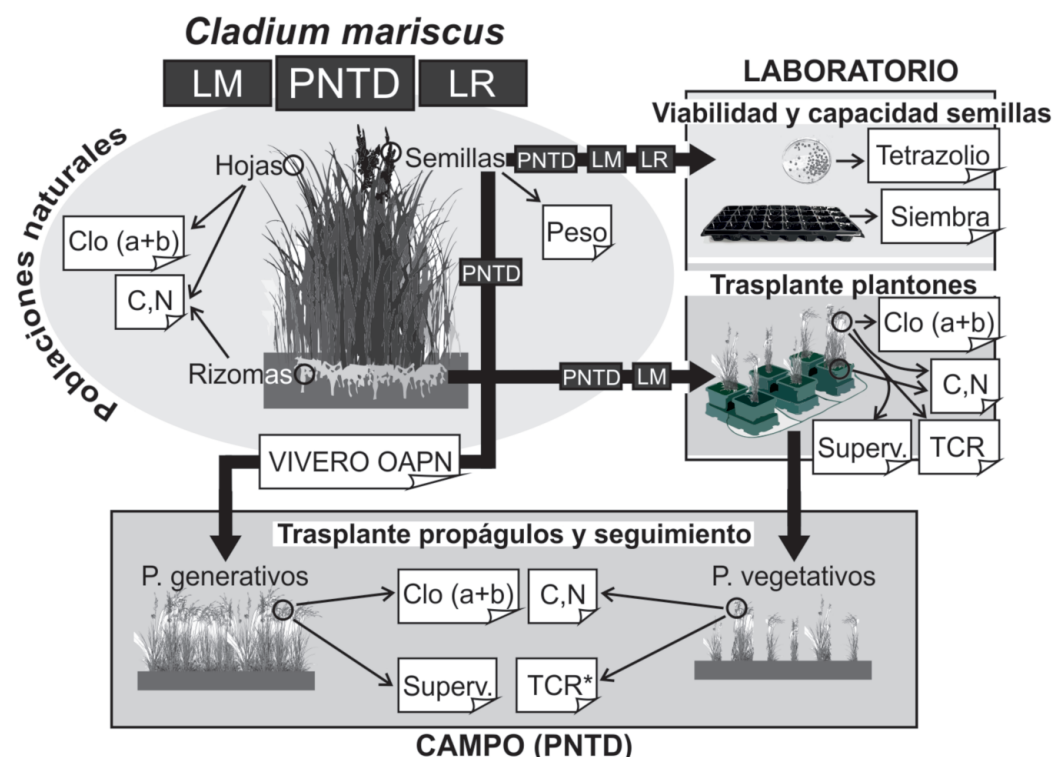


Figura 2. Esquema mostrando los procedimientos metodológicos seguidos en el estudio, incluyendo el estudio de las poblaciones naturales (PNTD, LM y LR), los ensayos realizados en el laboratorio y el seguimiento final de los propágulos generativos y vegetativos trasplantados en el campo (PNTD). Los componentes estudiados (hojas, rizomas y semillas) y las variables estudiadas están indicados en cada experiencia. Clo(a+b) es la clorofila (a+b), C, N es el contenido de C y N, Tetrazolio es el test del tetrazolio, Siembra es el test de capacidad germinativa, TCR es la tasa de crecimiento relativo y Superv. es la tasa de supervivencia. (*) En las plantas procedentes del vivero TCR fue evaluado mediante el conteo del cambio en las hojas verdes.

Figure 2. Diagram showing the methodological procedures followed in this study, including the study of natural populations (PNTD, LM and LR), assays carried out in the laboratory and the final monitoring of generative and vegetative shoots transplanted in the field (PNTD). Components studied were leaves, rhizomes and seeds and studied variables are indicated in each experience. Chlo (a + b) is chlorophyll (a + b), C, N is the content of C and N, Tetrazolio is the tetrazolium test, Siembra is the germination ability test, TCR is the relative growth rate and Superv. is the survival rate. (*) In the plants from the nursery, TCR was evaluated by counting the change in green leaves.

de la LM) en el PNTD, en una zona inundada ubicada frente a la "Isla de los Gambetas" (39°7'43"N y 3°42'24"O), en el litoral sur, cerca de la presa central del Parque, para comprobar su supervivencia y TCR en las condiciones del ecosistema. El seguimiento de los mismos se realizó el 11 de septiembre, dos meses y medio después de su siembra, donde también se recogieron muestras ($n=5$) para cuantificar el contenido en C y N foliar y la clorofila (a+b).

Adicionalmente, a finales de mayo de 2019 se procedió a la plantación, en el mismo lugar de la "Isla de los Gambetas", de más de 100 ejemplares de masiega, procedentes de semillas de la población del PNTD, que fueron germinadas y cultivadas (altura 70-120 cm) en el vivero-escuela de Navalcarnero, perteneciente al Organismo Autónomo de Parques Nacionales (Madrid). De estos ejemplares no se realizaron medidas de altura, ya que el número de hojas verdes era muy elevado, por lo que su desarrollo se evaluó mediante el recuento de hojas vivas y muertas (verdes/secas) a los 30 días de su siembra (26 de junio) y a los 108 días (3.5 meses; 11 de septiembre). De estos ejemplares también se cuantificó su cantidad de C y N, así como su cantidad de clorofila (a+b).

Viabilidad y capacidad germinativa de las semillas en el laboratorio

Su usaron las semillas recolectadas de las poblaciones de masiega del PNTD y de las LM en febrero de 2019. Adicionalmente, se utilizaron semillas de LR almacenadas en nuestro laboratorio desde 2011. La viabilidad germinativa de las semillas fue evaluada en el laboratorio mediante el test del tetrazolio (Moore 1985). Brevemente, en una placa Petri cubierta de papel de filtro se añadieron 30 semillas de cada población de masiega cortadas por la mitad y 10 ml de una disolución de cloruro de 2, 3, 5 trifeniltetrazolio al 2% a 30-40 °C; tras 24 horas de incubación en la oscuridad para evitar reacciones fotoquímicas, las semillas se introdujeron en la estufa a 50 °C durante 30 min, donde posteriormente se evaluó la tinción siguiendo los criterios de embriones viables y no viables citados en Ruiz (2009): 1) viables: embrión y escutelo teñidos completamente de color rojo o rosado (categoría 1) y embrión completamente teñido de color rojo o rosado pero sólo 1/3 del escutelo (categoría 2) y 2) no viables: embrión y escutelo sin teñir (categoría 3).

La capacidad germinativa se evaluó mediante la siembra directa de las semillas en bandejas-semilleros rellenas con 4 cm de sustrato comercial, previo tratamiento con hipoclorito de sodio al 2-3%, refrigeración (<4 °C) durante 72 h y posterior lavado con agua (Ponzio et al. 1995). Cinco semillas fueron enterradas a 1 cm de profundidad en cada compartimento de la bandeja-semillero. Los semilleros fueron cubiertos con agua hasta su saturación y mantenidos en luz natural con una oscilación térmica de 10-25 °C (noche-día; Lorenzen et al. 2000). No se observó ningún brote germinativo tras 4 meses de siembra, pero las semillas fueron recuperadas del sustrato, lavadas, usando un tamiz de 1 mm y secadas en estufa (50 °C), para evaluar la capacidad germinativa en función de su estado de desarrollo, observando si se apreciaba rotura en la cutícula o en alguno de los ápices y el desarrollo de raíces apicales y laterales.

Análisis estadísticos

Previo transformación de las variables ($\log(x)$ o $\text{raíz}(x)$), se utilizó un ANOVA de un factor para determinar las diferencias significativas entre las poblaciones de masiega en la altura, en los contenidos de C y N de las semillas, hojas y rizomas, en el peso de las semillas y en el contenido de clorofila (a+b), tanto de las poblaciones naturales como de las trasplantadas en el laboratorio y en el campo, usando la prueba de Tukey como análisis *post-hoc*. Los datos supervivencia de la masiega no pudieron ajustarse a una distribución normal y no fueron homocedásticos, por lo que las diferencias entre poblaciones se evaluaron mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon. La normalidad y la homocedasticidad de las variables respuesta fueron evaluadas mediante los tests de Shapiro-Wilk y de Levene, respectivamente. Los análisis estadísticos se realizaron con el software SPSS versión 23.0 (IBM Corp. Release 2015).

Resultados

Caracterización de las poblaciones naturales

El C foliar de las poblaciones naturales de masiega osciló de 44.8 a 47.3% y el N de 0.6 a 1.2 % (Fig. 3a). La población del PNTD fue la que mostró el contenido de C foliar más bajo (ANOVA $p = 0.001$), pero también el mayor contenido de N (ANOVA $p < 0.001$; Fig. 3a). Los rizomas de la población del PNTD, por el contrario, presentaron más carbono que los de LM (ANOVA $p = 0.010$; Fig. 3b). El contenido en C y N de las semillas de las tres poblaciones no fue significativamente diferente (ANOVA $p = 0.27$; $p = 0.08$, para C y N, respectivamente; Fig. 3b), pero sí su peso promedio (ANOVA $p < 0.001$; pesos promedio \pm desviación estándar en la población de LM de 2.61 ± 0.45 mg/semilla, LR de 1.87 ± 0.05 mg/semilla y PNTD de 0.95 ± 0.05 mg/semilla). No hubo diferencias en el contenido de clorofila (a+b) entre poblaciones (ANOVA $p = 0.264$), con valores promedios de 748.34 ± 146.89 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$, 719.51 ± 163.62 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ y 603.92 ± 101.69 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ en LM, PNTD y LR, respectivamente. Las semillas de todas las poblaciones muestran un porcentaje mayor de C y N que las hojas (ANOVA $p = 0.010$ y $p = 0.04$, para C y N, respectivamente).

Experiencias de supervivencia y crecimiento

La tasa de supervivencia final de los brotes trasplantados de la población de LM fue del 47% mientras la de los del PNTD fue del 21%, con un descenso abrupto en el último mes (Fig. 4), pero sin diferencias significativas para todo el periodo (test de Wilcoxon $p = 0.180$). Al final del periodo de crecimiento en el laboratorio, los cambios en altura y en las tasas de crecimiento entre ambas poblaciones tampoco difirieron significativamente (en promedio, LM de 1.52 ± 1.23 mm/día y PNTD de 0.75 ± 0.92 mm/día; ANOVA $p = 0.240$; Fig. 4). La única diferencia observada al final del periodo de plantación fue cualitativa y se observó en el sistema radicular, más desarrollado en los individuos procedentes de la población de LM, con mayor abundancia de raíces terciarias y cuaternarias (Fig. 5).

Tras los 78 días de trasplante en el campo, en el PNTD, la supervivencia de los plantones de masiega procedentes de la población de LM fue del 82%, mientras que la de los brotes del PNTD fue del 58% (Fig. 4), siendo esta diferencia no significativa (test de Wilcoxon $p = 0.180$). La supervivencia de las masiegas trasplantadas procedentes del vivero fue del 100%, aunque también su altura inicial. Las condiciones hidrológicas durante este periodo cambiaron de manera muy marcada y la lámina de agua se desplazó ≈ 60 m en horizontal desde el lugar elegido para el trasplante. Para todo el periodo de campo, la tasa de crecimiento promedio de las masiegas trasplantadas procedentes de la población del PNTD fue de 2.59 ± 1.30 mm/día, y de las de LM (1.74 ± 0.88 mm/día), sin diferencias significativas (ANOVA $p = 0.070$; Fig. 4). Las diferencias en las alturas finales tampoco fueron significativas (ANOVA $p = 0.710$; Fig. 4). En el caso de las masiegas del PNTD procedentes del vivero, la cantidad promedio (\pm desviación estándar) de hojas verdes pasó de 19.3 ± 12.2 al inicio (26.06.19), a 107.3 ± 58.0 al final del periodo de campo (11.09.19), que supuso un aumento promedio de 88.0 ± 50.5 hojas verdes por planta. La cantidad de hojas secas, por su parte, osciló del inicio al fin del periodo entre 19.3 ± 11.6 y 14.1 ± 5.3 , respectivamente, resultando en una disminución promedio de -5.25 ± 9.92 hojas secas por planta.

No hubo diferencias en el contenido de C foliar entre las masiegas trasplantadas y las naturales de cada población (ANOVA $p = 0.290$ y $p = 0.050$, para PNTD y LM respectivamente; Fig. 3a). Si se observó tras el trasplante que aumentó significativamente en las dos poblaciones el contenido de N foliar (ANOVA $p < 0.001$; Fig. 3a). En el caso de la población de masiega del PNTD, hubo diferencias significativas en el contenido de N foliar entre las masiegas cultivadas en nuestro laboratorio y las germinadas en el vivero (ANOVA $p = 0.006$; Fig. 3a).

En cuanto al contenido en clorofila (a+b), tampoco se observaron diferencias significativas entre poblaciones tras haber sido tras-

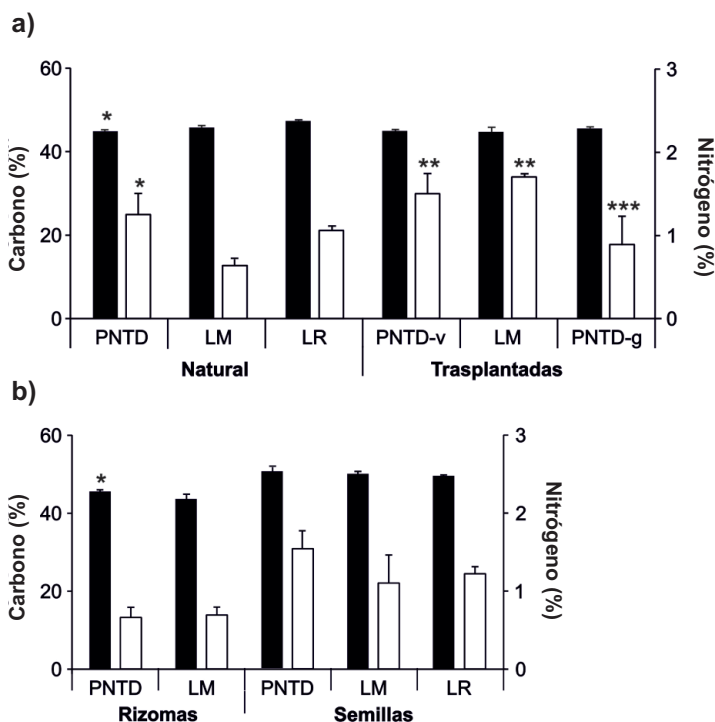


Figura 3. Porcentaje promedio de: a) contenido en carbono (barra negra) y nitrógeno (barra blanca) de las hojas verdes de las diferentes poblaciones de *C. mariscus*. Natural se refiere a las hojas de las plantas recolectadas directamente en cada humedal y Trasplantadas a las hojas de los brotes trasplantados tras el periodo de cultivo; PNTD-v son las hojas procedentes de brotes vegetativos y PNTD-g son los procedentes de brotes generativos (vivero del OAPN). b) del contenido en carbono y nitrógeno de rizomas y semillas de las poblaciones de *C. mariscus* estudiadas: PNTD es Las Tablas de Daimiel, LM es Laguna del Masegar y LR es Lagunas de Ruidera. Las líneas verticales son las desviaciones estándar. Los asteriscos muestran los resultados significativos de los test ANOVA, comparando poblaciones naturales (*: $p \leq 0.001$ en hojas y $p = 0.010$ en rizomas), los efectos del trasplante (**: $p < 0.001$) y los brotes generativos vs vegetativos (***: $p = 0.006$).

Figure 3. Average percentage of: a) carbon (black bar) and nitrogen (white bar) contents in green leaves of the populations of *C. mariscus*. Natural are leaves collected directly in wetlands and Trasplantadas are leaves from shoots transplanted after the cultivation period. PNTD-v are leaves from vegetative shoots and PNTD-g are those from generative shoots (OAPN nursery). b) carbon and nitrogen contents in rhizomes (Rizomas) and seeds (Semillas) of the *C. mariscus* populations studied: PNTD is Las Tablas de Daimiel, LM is Laguna del Masegar and LR is Lagunas de Ruidera. Vertical lines are standard deviations. Asterisks show the significant results of the ANOVA tests, comparing natural populations (*: $p \leq 0.001$ in leaves and $p = 0.010$ in rhizomes), the effects of transplantation (**: $p < 0.001$) and generative vs. vegetative shoots (***: $p = 0.006$).

plantadas ($1251.8 \pm 484.6 \mu\text{mol/m}^2$ y $1153.0 \pm 395.4 \mu\text{mol/m}^2$, en LM y PNTD, respectivamente; ANOVA $p = 0.730$). Tampoco el aumento de clorofila (a+b) registrado en cada población tras el trasplante de los brotes fue significativo (ANOVA $p = 0.050$ y 0.060 , para PNTD y LM, respectivamente). Sólo los brotes generativos de masiega de la población del PNTD cultivados en vivero mostraron un contenido en clorofila (a+b) significativamente inferior que los cultivados en nuestro laboratorio ($258.9 \pm 38.0 \mu\text{mol/m}^2$; ANOVA, $p = 0.002$).

Viabilidad y capacidad germinativa de las semillas

Tras evaluar la tinción, la viabilidad germinativa de las semillas de la población del PNTD fue del 100% (todas en categoría 2) y del 85% para las de LM (todas en categoría 1). La viabilidad de las semillas procedentes de la población de LR fue nula (el 100% de las semillas en categoría 3).

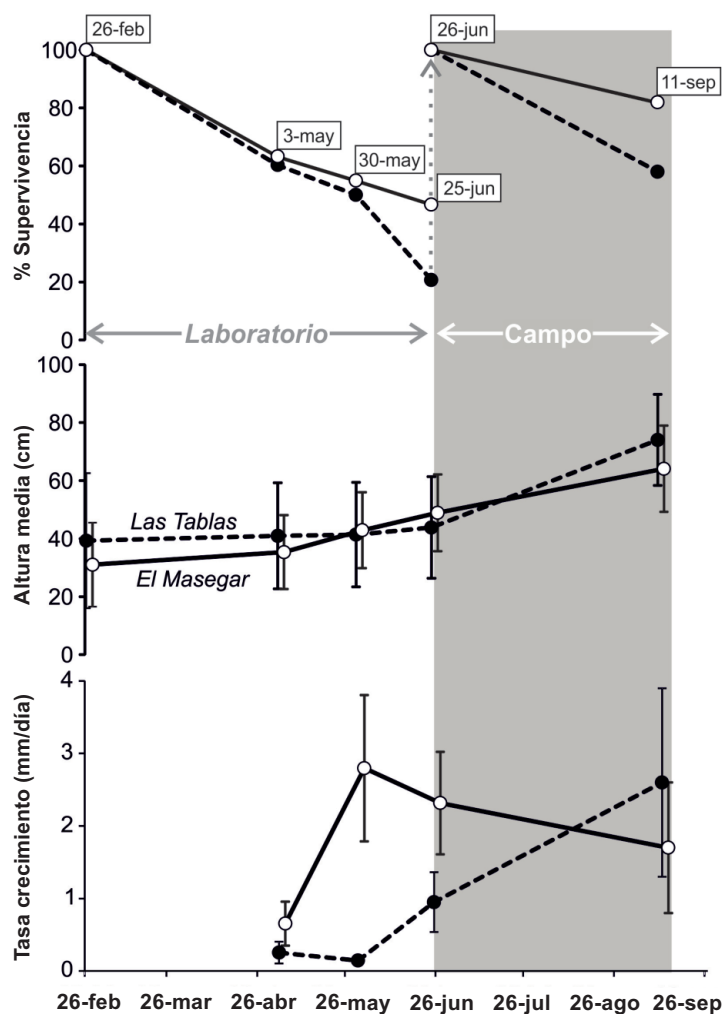


Figura 4. Cambios en la supervivencia (superior), altura (intermedio) y crecimiento (inferior) de los plantones de masiega de las poblaciones de Las Tablas de Daimiel y del Masegar durante su cultivo en las etapas de laboratorio y de campo. Las fechas incluidas en un recuadro en el gráfico superior indican los días de muestreo. Las barras de error en los paneles intermedio e inferior indican la desviación estándar.

Figure 4. Changes in the survival (upper), height (middle) and growth (lower) of the cut-sedge seedlings of the populations of Las Tablas de Daimiel and Masegar during their cultivation in the laboratory and field stages. Dates included in a box in the upper graph indicate the sampling days. Error bars at the middle and lower panels indicate the standard deviation.

Tras el tratamiento de las semillas con hipoclorito de sodio, previo a la siembra, apareció una tonalidad diferente en las poblaciones dependiendo del estado de la cutícula: el 82% de las semillas del PNTD alcanzaron una tonalidad clara, el 22% de las de LM y ninguna de las de LR. Tras la siembra, el porcentaje de semillas recuperadas fue mayor en las poblaciones de LR y LM (68% y 66%, respectivamente), que en la del PNTD (23%). Mientras que el 50% de las semillas recuperadas del PNTD estaban agrietadas (Fig. 6a) e incluso enmohecidas (25%; Fig. 6b), nada de esto se observó en ninguna de las de LR y LM. El 21% de las semillas recuperadas de la población de LM habían desarrollado raíces apicales (Fig. 6c), el 12% de las del PNTD y ninguna de las de LR. Tras el periodo de siembra sólo se observaron raíces laterales en el 3% de las semillas de LM recuperadas (Fig. 6d). El 22% de las semillas recuperadas de la población de LR estaban intactas tras el periodo de germinación (Fig. 6e), cosa que no ocurrió con las otras dos poblaciones.



Figura 5. Diferencias en el desarrollo del sistema radical de las masiegas cultivadas. A la izquierda, una masiega de la población del PNTD y a la derecha una de la de LM.

Figure 5. Differences in the development of the root system of cultivated *C. mariscus*. On the left, a *C. mariscus* from PNTD and on the right one from LM populations.

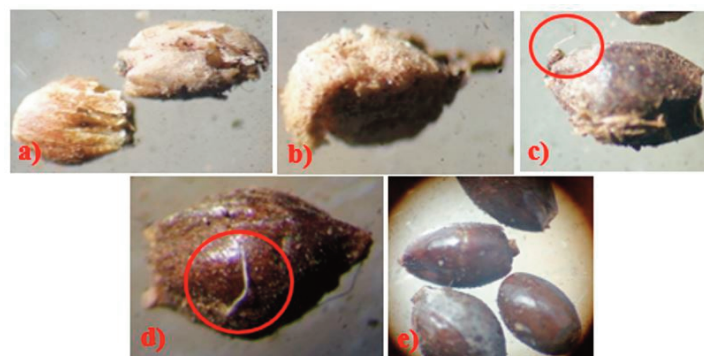


Figura 6. Características superficiales observadas en las semillas recuperadas tras el periodo de siembra. a) Cutículas débiles y agrietadas (de la población del PNTD); b) superficie enmohecida (PNTD); c) ápice roto con raíz apical (LM); d) raíz lateral (LM) y e) semillas intactas (LR).

Figure 6. Surface features observed on seeds recovered after the sowing period. a) Weak and cracked cuticles (from PNTD population); b) moldy surface (PNTD); c) broken apex and root (LM); d) lateral root (LM), and e) intact seeds (LR).

Discusión

Causas posibles del declive poblacional de la masiega en Las Tablas de Daimiel

Se sabe que, en condiciones ambientales desfavorables, los brotes de *C. mariscus* o no se desarrollan (Conway 1936) o lo hacen limitadamente (Bernard et al. 1985; Brewer 1996), con la sequía otoñal como el principal factor limitante (Megre et al. 2017). Sin embargo, bajo condiciones ambientales propicias, es de esperar que los brotes de *C. mariscus* se desarrollen satisfactoriamente y no existen citas en la literatura que indiquen lo contrario, tal como se ha observado en la población del PNTD durante el periodo 2010-2017. Los resultados del presente trabajo indican que la ausencia de brotes en el PNTD no se debe a una alteración fisiológica de la planta, que afecte al crecimiento o a la fotoquímica primaria (clorofila), y debe ser explicada por otros atributos biológicos de la especie.

La hidrocoria, o la dispersión pasiva de propágulos vegetativos y generativos por el agua, permite a las plantas acuáticas colonizar sitios fuera su alcance, aumentando el tamaño efectivo y la longevidad de las poblaciones (Nilsson et al. 2010). Sin la hidrocoria se incrementa la agregación espacial de individuos genéticamente re-

lacionados y se reduce la diversidad genética (Kudoh et al. 2006). Se considera el principal mecanismo de dispersión en la especie americana *C. jamaicense* (Goslee y Richardson 2008) y debería ser extrapolable a *C. mariscus* en ausencia de estudios específicos. Pero si las condiciones son desfavorables, bien porque el humedal se seca o porque la inundación se vuelve muy irregular, la única reproducción posible es la asexual (Pollux et al. 2007; Riis et al. 2014). La severa alteración hidrológica del PNTD (Sánchez-Carrillo et al. 2010) desde la década de 1970 permite pensar que el mantenimiento de la población de *C. mariscus* depende principalmente del alargamiento de los rizomas.

En gramíneas, a medida que envejece la planta cambia su capacidad de fijación de C y producción de N, acumulando más del primero y generando menos del segundo (Bernard et al. 1985; Camargo et al. 2010). Los contenidos de C y N medidos en la población natural de masiega del PNTD indican una diferencia importante de edad entre los brotes (más jóvenes, con menos C y más N) y los rizomas (más viejos, con más C y menos N). Ese contraste de edad entre rizomas y brotes estaría reflejando el dominio de la reproducción vegetativa en la población del PNTD a diferencia de lo observado en la población de LM. La menor densidad de raíces terciarias y cuaternarias observadas en los ejemplares cultivados de las masiegas de la población del PNTD podría ser

también indicativa de ese envejecimiento, pues aquí no responde ni a una baja calidad del sustrato (Galka y Tobolski 2012), ni a un déficit de N, como se observó en otra especie de graminoide (e.g. Carvalaja et al. 1960).

En las plantas que se propagan vegetativamente, como *C. mariscus*, se produce una senescencia progresiva o secuencial de los clones (Phillips 1953; Thomas 2013). La senescencia secuencial es una adaptación destinada a amortiguar el crecimiento de la planta contra las fluctuaciones en el suministro de nutrientes y permite una respuesta rápida a la defoliación (Verdenal et al. 2008). Pero los efectos a largo plazo de ese modo reproductivo en el mantenimiento de la población es un tema poco estudiado en las plantas (e.g. Thomas 2013). En la planta acuática *Lemna minor*, un clon natural muy estudiado, se ha observado que el envejecimiento de la fronda produce una disminución progresiva en el tamaño de las frondas hijas, de manera que tras algunas generaciones el tamaño de la población no cambia (Wangermann 1965). Los clones de otras plantas más sensibles a las condiciones ambientales, como la herbácea *Anagallis arvensis*, son capaces de modificar su ciclo reproductivo vegetativo en función del fotoperiodo (Trippi y Brulfert 1973). El patrón de crecimiento clonal de *C. jamaicense* tiende a abandonar a los grandes y viejos clones ubicados en zonas donde las condiciones ambientales son desfavorables, apareciendo con mayor intensidad en humedales degradados (Brewer 1996). Es una estrategia fugitiva para evitar la asignación prolongada de recursos limitantes a brotes que tendrán limitaciones para su desarrollo (Schmid y Bazzaz 1987). Carecemos de datos para evaluar si esta pauta se da en la población de *C. mariscus* del PNTD, pero su desaparición de las zonas que ocupaba después de 1977 podría ser la causa. Cómo la senescencia afecta de modo funcional a las poblaciones de la masiega europea requiere de estudios específicos que deben ser abordados en el futuro inmediato.

La calidad de las semillas afecta a la capacidad germinativa (Ponzio et al. 1995) y es esencial para mantener la reproducción sexual (Goslee y Richardson 2008). La calidad de las semillas de la población del PNTD presenta algún grado de deterioro estructural que no afecta a su viabilidad germinativa. La nula viabilidad y capacidad germinativa de las semillas colectadas en 2011 de la población de LR demuestra que *C. mariscus* pierde la latencia de sus semillas con el tiempo (Rees 1994), un aspecto que podría afectar a la viabilidad del banco de semillas de la población del PNTD, si los ciclos extremos son prolongados, como ocurrió de 2004 a 2009. También podríamos pensar que el menor peso de las semillas de la población del PNTD podría ser una respuesta adaptativa para incrementar el potencial de hidrocoria en una situación hidrológica cada vez más adversa, pero hay pruebas de que la distancia de dispersión no está relacionada con la masa en las semillas que flotan en el agua (Ikeda y Itoh 2001). En cualquier caso, sería interesante evaluar la flotabilidad de las semillas de masiega en el PNTD en futuros estudios, pues su efecto en relación con la inundación y la hidrocoria, en la colonización de espacios dentro de un humedal no está claro (Nilsson et al. 2010) y podría resultar nocivo durante los periodos muy húmedos, como el reciente ocurrido en diciembre de 2009, que arrastraría la mayor parte del banco de semillas aguas abajo del humedal. En este sentido, la gestión hidrológica del humedal durante los periodos húmedos prima la superficie inundada frente a la circulación del agua (Sánchez-Carrillo et al. 2010), limitando también la hidrocoria de los propágulos generativos de *C. mariscus* dentro del ecosistema.

Restauración de las poblaciones de masiega en Las Tablas de Daimiel

Considerando la situación actual de la masiega en el PNTD, es preciso actuar de manera inmediata para reestablecer algunos rodales en zonas estratégicas del humedal a corto plazo que fomenten su expansión a otras zonas del ecosistema. A tenor de nuestros resultados, el restablecimiento de rodales parece más factible si se hace con ejemplares más desarrollados procedentes de semillas cultivadas en vivero, corroborando también las observaciones de Goslee y Richardson (2008) en *C. jamaicense*.

La dispersión de semillas de masiega en el humedal sería una herramienta complementaria que ayudaría al restablecimiento de rodales en otras áreas donde la especie crecía recientemente. Requiere de una restauración hidrológica que evite las fluctuaciones del nivel de agua, que tanto afectan al desarrollo de los propágulos generativos (Megre et al. 2017), y de la siega de las otras especies de macrófitos que están ocupando esos espacios para favorecer el reclutamiento de semillas. En esa operación habría que evitar el acolchado (o mulching; capa de restos vegetales de la siega que se deja en el suelo para que se descomponga) para reducir la colmatación que sufre el humedal, tal como acertadamente se hace en la gestión de la vegetación del PNTD (Sánchez-Carrillo y Angeler 2010), aunque sea una técnica muy recomendada en las restauraciones de llanuras de inundación (Liira et al. 2009).

Asumimos que la hidrocoria es el principal mecanismo de dispersión de *C. mariscus* y, puesto que la entrada en el PNTD de semillas de masiega de otras poblaciones es inviable actualmente debido a la desconexión hidrológica del PNTD con el resto de humedales de la Mancha Húmeda, podría fomentarse mediante la recolección previa y posterior dispersión, tal como se ha planteado en otros humedales similares en Inglaterra (Meredith et al. 1985). De preferencia, podrían incorporarse al flujo de agua de entrada al PNTD (río Gígüela) o directamente en el ecosistema, en los lugares más idóneos para su germinación. Sin embargo, estas actuaciones serán infructuosas si no se restablecen las condiciones hidrológicas naturales, se mejora la calidad del agua y se consigue un flujo constante de agua que permita la hidrocoria y la germinación de la masiega en el PNTD (Cirujano et al. 2010; Monette y Markwith 2012). Un marco temporal adecuado para evaluar el éxito de la restauración de la masiega en el PNTD debería considerar las fluctuaciones del humedal entre periodos secos y húmedos, es decir, no menos de 10 años (Sánchez-Carrillo y Álvarez-Cobelas 2010). Entre los criterios para medir el éxito deberán incluir no sólo la recuperación de la cobertura de la masiega en el humedal sino también otros atributos que aseguren su supervivencia a largo plazo, como la existencia de un abundante banco de semillas, una dispersión por hidrocoria adecuada, un equilibrio entre los propágulos vegetativos y generativos y una producción de biomasa acorde con los registros existentes en el ecosistema (Cirujano et al. 2010).

Conclusiones

Es razonable pensar que el declive de la masiega en el PNTD no responda a un solo factor, pero este estudio demuestra que la degradación hidrológica en la Cuenca Alta del Guadiana es probablemente la causa principal. La ausencia de agua durante periodos prolongados de tiempo, el desfase de la inundación con los ciclos vegetativos y los eventos extremos están limitando la dispersión de las semillas por hidrocoria, reduciendo las probabilidades de éxito de los propágulos generativos y envejeciendo a la población de masiega que sólo puede mantenerse por clones. La recuperación de la masiega depende de la disponibilidad regular de agua a largo plazo para el PNTD, aunque algunas actuaciones como la plantación de brotes o la dispersión manual de semillas pueden ejecutarse para favorecer su desarrollo. La restauración hidrológica del PNTD se viene realizando desde la década de 1980 (Cirujano et al. 2010), pero precisa de un enfoque más funcional que considere la dinámica de la comunidad vegetal y los procesos biogeoquímicos que propicia (Sánchez-Carrillo et al. 2021), considerando la recuperación de especies clave como *C. mariscus*.

Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado en parte por los proyectos CGL2014-54502-C2 y por los recursos del sitio LTER-Daimiel. Los autores agradecen al Dr. Santos Cirujano, a Carlos Ruiz de la Herrería y a Manuel Carrasco, director y técnico del PNTD, y al personal de apoyo de Tragsatec del PNTD, su apoyo para realizar este estudio. Agradecemos también el soporte en el trabajo de campo de M. Espinosa, Y. Villaseñor, B. Romero, M.A. Castaño y M.J. Gómez, estudiantes del Programa DELFIN.

Referencias

- Álvarez-Cobelas, M., Cirujano, S. (Eds.). 1996. *Las Tablas de Daimiel: ecología acuática y sociedad*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Álvarez-Cobelas, M., Cirujano, S. 2007a. Multilevel responses of emergent vegetation to environmental factors in a semiarid floodplain. *Aquatic Botany* 87: 49-60.
- Álvarez-Cobelas, M., Cirujano, S. (Eds.). 2007b. *Ecología acuática y sociedad de las Lagunas de Ruidera*. Editorial CSIC, Madrid, España.
- Álvarez-Cobelas, M., Sánchez-Carrillo, S., Cirujano, S., Angeler, D.G. 2008. Long-term changes in spatial patterns of emergent vegetation in a Mediterranean floodplain: natural versus anthropogenic constraints. *Plant Ecology* 194: 257-271.
- Bernard, J.M., Seischab, F.K., Jacoby, G. 1985. Life history and production of above- and belowground structures of *Cladium mariscoides* (Muhl.) Torr. in a western New York fen. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112: 288-294.
- Brewer, J.S. 1996. Site differences in the clone structure of an emergent sedge, *Cladium jamaicense*. *Aquatic Botany* 55: 79-91.
- Camargo, J.C., Rodríguez, J.A., Arango, A.M. 2010. Crecimiento y fijación de carbono en una plantación de guadua en la zona cafetera de Colombia. *Recursos Naturales y Ambiente* 61: 86-94.
- Carvalaja, C.J.F. 1960. Estudio de las deficiencias de nitrógeno, potasio, magnesio, boro y manganeso en plantas de café (*Coffea arabica* var. *typica*). *Revista de Biología Tropical* 8: 165-179.
- Casado, S., Florín, M., Mollá, S., Montes, C. 1992. Current status of Spanish wetlands. En: Finlayson, C.M., Hollis, T., Davis, T. (eds.), *Managing Mediterranean Wetlands and their Birds for the Year 2000 and Beyond*, pp. 56-58. IWRB Special Publication no. 20, International Waterfowl and Wetlands Research Bureau Slimbridge e Istituto Nazionale di Biologia della Selvaggina, Gloucester, Reino Unido.
- Cirujano S., Álvarez-Cobelas M., Sánchez-Carrillo S., Angeler D.G., García-Murillo P. 2009. Wetland management in Spain: a history of controversial conservation. En: Russo, R.E. (ed.), *Wetlands: Ecology, Conservation y Restoration*, pp. 1-15. Nova Science Publishers, Inc., Nueva York, Estados Unidos.
- Cirujano, S., Álvarez-Cobelas, M., Sánchez-Andrés, R. 2010. Macrophyte Ecology and Its Long-term Dynamics. En: Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G. (eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands: Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel*. pp. 175-192. Springer, Dordrecht, Países Bajos.
- Conway, V. 1936. Studies in the autecology of *Cladium mariscus*. I. Structure and development. *New Phytologist* 35: 177-204.
- Davidson, N. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 165: 934-941.
- Engelhardt, K.A.M., Ritchie, M.E. 2001. Effect of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* 411: 687-689.
- Finlayson, C.M. 2019. Addressing the decline in wetland biodiversity. *The Ecological Citizen* 2: 139-140.
- Galka, M., Tobolski, K. 2012. Palaeoecological studies on the decline of *Cladium mariscus* (Cyperaceae) in NE Poland. *Annales Botanici Fennici* 49: 305-318.
- Goslee, S.C., Richardson, C.J. 2008. Establishment and seedling growth of sawgrass and cattail from the Everglades. En: Richardson, C.J. (ed.), *Everglades Experiments*, pp. 547-564. Ecological Studies 201. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- IBM Corp. Released 2015. *IBM SPSS Statistics for Windows*, Version 23.0. Armonk, IBM Corp., Nueva York, Estados Unidos.
- Ikeda, H., Itoh, K. 2001. Germination and water dispersal of seeds from a threatened plant species *Penthorum chinense*. *Ecological Research* 16: 99-106.
- Klötzli, F., Grootjans, A.P. 2001. Restoration of natural and semi-natural wetlands systems in Central Europe: progress and predictability of developments. *Restoration ecology* 9: 209-219.
- Kudoh, H., Shimamura, R., Takayama, K., Whigham, D.F. 2006. Consequences of hydrochory in *Hibiscus*. *Plant Species Biology* 21: 127-133.
- Liira, J., Issak, M., Jõgar, Ü., Mändoja, M., Zobel, M. 2009. restoration management of a floodplain meadow and its cost-effectiveness — the results of a 6-year experiment. *Annales Botanici Fennici* 46: 397-408.
- Lorenzen, B., Brix, H., McKee, K.L., Mendelssohn, I.A., Miao, S. 2000. Seed germination of two Everglades species, *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis*. *Aquatic Botany* 66: 169-180.
- Megre, D., Dokane, K., Roze, D., Strode, L. 2017. Effect of environmental factors on growth and physiological status of generative shoots of *Cladium mariscus* in a protected calcareous fen habitat. *Environmental and Experimental Biology* 2: 137-142.
- Meredith, T.C. 1985. Factors affecting recruitment from the seed bank of sedge (*Cladium mariscus*) dominated communities at Wicken Fen, Cambridgeshire, England. *Journal of Biogeography* 12: 463-472.
- Monette, D., Markwith, S. 2012. Hydrochory in the Florida Everglades: temporal and spatial variation in seed dispersal phenology, hydrology, and restoration of wetland structure. *Ecological restoration* 30: 180-191.
- Moore, R.P. 1985. *Handbook on tetrazolium testing*. International Seed Testing Association, Zurich, Suiza.
- Nilsson, C., Brown, R.L., Jansson, R., Merritt, D.M. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85: 837-858.
- Ortiz-Llorente, M.J. 2013. *Sequía y ciclo del CO₂: Respuesta de las plantas emergentes en un humedal*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense. Disponible en: <https://eprints.ucm.es/24587/1/T35170.pdf>
- Pérez-Rodríguez, M.E. 2002. *Humedales de la confluencia de los ríos Riansares y Cigüela: Estudio de ciertas funciones relevantes en Geografía Física*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense. Disponible en: <https://eprints.ucm.es/2423/>
- Phillips, M.E. 1953. Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum Angustifolium* Roth: I. The rhizome system. *Journal of Ecology* 41: 295-318.
- Pollux, B.J.A., Jong, M.D., Steegh, A., Verbruggen, E., Van Groenendaal, J.M., Ouborg, N.J. 2007. Reproductive strategy, clonal structure and genetic diversity in populations of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in river systems. *Ecology* 16: 313-325.
- Ponzio, K.J., Miller, S.J., Lee, M.A. 1995. Germination of sawgrass, *Cladium jamaicense* Crantz, under varying hydrologic conditions. *Aquatic Botany* 51: 115-120.
- Porra, R.J., Thompson, W.A., Kriedemann, P.E. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophyll-a and chlorophyll-b extracted with 4 different solvents— verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic-absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta*. 975: 384-394.
- Rees, M. 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *American Naturalist* 144: 43-64.
- Riis, T., Baattrup-Pedersen, A., Poulsen, J.B., Kronvang, B. 2014. Seed germination from deposited sediments during high winter flowing riparian areas. *Ecological Engineering* 66: 103-110.
- Ruiz, M.A. 2009. *El análisis de tetrazolio en el control de calidad de semillas. Caso de estudio: cebadilla chaqueña*. Publicación Técnica nº 77. Disponible en: https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-el_analisis_de_tetrazolio_en_el_control_de_calidad_de.pdf
- Saltmarsh, A., Mauchamp, A., Rambal, S. 2006. Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 84: 191-198.
- Sánchez, S., Pino del Carpio, A., Nieto, A., Bilz, M. 2013. *Spain's biodiversity at risk. International Union for Conservation of Nature Red List*. Bruselas. Países Bajos. Disponible en: https://www.iucn.org/sites/dev/files/content/documents/spain_s_biodiversity_at_risk_fact_sheet_may_2013.pdf
- Sánchez-Carrillo, S., Álvarez-Cobelas, M. 2010. Climate and Hydrologic Trends: Climate Change Versus Hydrologic Overexploitation as Determinants of the Fluctuating Wetland Hydrology. En: Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G. (eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands: Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel*, pp. 45-83. Springer, Dordrecht, Países Bajos.
- Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G. eds. 2010. *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands: Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel*. Springer, Países Bajos.
- Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G., Cirujano, S., Álvarez-Cobelas, M. 2010. The Wetland, Its Catchment Settings and Socioeconomic Relevance: An Overview. En: Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G. (eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands: Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel*, pp. 3-18. Springer, Dordrecht, Países Bajos.

- Sánchez-Carrillo, S., Álvarez-Cobelas, M., Merino-Ibarra, M., Ramírez-Zierold, J., Morguá, J.A. 2021. Long-term nutrient dynamics in Las Tablas de Daimiel reveal the wetland has undergone enormous functional changes during the last 38 years (1980-2018). *Limnetica* 40. <https://doi.org/10.23818/limn.40.11>
- Schmid, B., Bazzaz, F.A. 1987. Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology* 68: 2016-2022.
- Thomas, H. 2013. Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytologist* 197: 696-711.
- Trippi, V.S., Brulfert, J. 1973. Photoperiodic aging in *Anagallis arvensis* L. clones: its relation to RNA content, rooting capacity and flowering. *American Journal of Botany* 60: 641-647.
- Verdenal, A., Combes, D., Escobar-Gutiérrez, A.J. 2008. A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural plant modelling. *Functional Plant Biology* 35: 911-924.
- Wangermann, E. 1965. Longevity and ageing in plants and plant organs. En: Lang A. (eds.), *Differentiation and Development*, pp. 1026-1057. Encyclopedia of Plant Physiology, vol 15. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.