

# Relaciones morfológicas en *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) en lagos alto-andinos de Ecuador

## Morphological relationships in *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) in high-Andean lakes of Ecuador

Galo Pabón<sup>1,\*</sup>, Rosa Rodés<sup>2</sup>, Leneidy Pérez<sup>2</sup>, Lucía Vásquez<sup>3</sup> y Eduardo Ortega<sup>2</sup>

### RESUMEN

*Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae), conocido como "totora", es una planta acuática cuya biomasa (mayoritariamente tallos), posee gran valor socio-económico ya que con sus tallos se fabrican artesanías. El objetivo del presente estudio fue comparar la relación entre variables morfológicas en poblaciones silvestres de los lagos Yahuarcocha, Imbacocho y Cuicocha (norte de los Andes ecuatorianos), y plantas cultivadas en el Laboratorio de Fisiología Vegetal (Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba). Se evaluaron los caracteres morfológicos: altura del tallo, diámetro de la base del tallo, peso fresco, peso seco y área fotosintetizadora del tallo. Se detectaron diferencias significativas entre plantas provenientes de diferentes localidades, en todos los caracteres. Los grupos de plantas analizados de un mismo lago no mostraron diferencias entre sí. Mayores valores se registraron en Cuicocha para altura del tallo (399,1 cm ± 7,1 cm) y peso fresco (131 g ± 9,7 g); mientras que en Yahuarcocha fueron superiores para el diámetro de la base del tallo (2,6 cm ± 0,4 cm), biomasa (35 g ± 7,42 g) y área fotosintetizadora del tallo (1 343,2 cm<sup>2</sup> ± 129,1 cm<sup>2</sup>); los menores valores corresponden a las plantas del Laboratorio de Fisiología Vegetal, excepto para el contenido de humedad (87,6 %) que fue mayor. En conclusión, existe una relación potencial positiva muy fuerte entre biomasa y área fotosintetizadora del tallo ( $r^2 = 0,9681$ ); las tres poblaciones de Yahuarcocha, poseen plantas que producen mayor biomasa, por lo que aportan mayor cantidad de materia prima por planta a los artesanos de la zona.

**Palabras clave:** totora, biomasa, área fotosintetizadora del tallo

### ABSTRACT

*Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae), known as "totora", is an aquatic plant whose biomass (mostly stems), has great socio-economic value since crafts are manufactured with its stems. The objective of this study was to compare the relationship between morphological variables in the wild of lakes Yahuarcocha, Imbacocho and Cuicocha, (northern Ecuadorian Andes), and plants grown in the Plant Physiology Laboratory (Biology Faculty, University of Havana, Cuba). Characteristics evaluated were: stem height, stem base diameter, fresh weight, dry weight and stem photosynthetic area. Significant differences were detected in the plants from the lakes and the laboratory for all the characteristics. No significant differences were found between samples from the same lake. The highest values recorded for stem height (399.1 cm ± 7.1 cm) and for fresh weight (131 g ± 9.7 g) were found in Cuicocha, while the highest values recorded for stem base diameter (2.6 cm ± 0.4 cm), biomass (35 g ± 7.42 g) and stem photosynthetic area (1343.2 cm<sup>2</sup> ± 129.1 cm<sup>2</sup>) were found in Yahuarcocha. The lowest values of all parameters corresponding to the plants grown in the Plant Physiology Laboratory in Havana, except for moisture content (87.6 %) that was higher. In conclusion, there is a very strong potentially positive relationship between biomass and stem photosynthetic area ( $r^2 = 0.9681$ ); the three populations from Yahuarcocha contained the plants that produce the most biomass, and therefore they provide the largest amount of raw material per plant for the artisans in the region.

**Keywords:** totora, biomass, photosynthetically active area of stems

**Recibido:** junio 2019 **Aceptado:** septiembre 2019

Publicado online 31 diciembre de 2019. ISSN 2410-5546 RNPS 2372 (DIGITAL) - ISSN 0253-5696 RNPS 0060 (IMPRESA)

### INTRODUCCIÓN

*Schoenoplectus californicus* (C.A.Mey.) Soják de la familia Cyperaceae, conocido comúnmente como "totora", es una planta acuática caracterizada por raíces y rizomas sumergidos hasta profundidades de dos metros, y una parte aérea formada por hojas inconspicuas reducidas a vainas basales. Sus tallos son delgados, cilíndricos con el ápice cónico, ligeramente trígono y fotosintéticos, que no se ramifican, y que pueden alcanzar alturas superiores a los cuatro metros (Hidalgo-Cordero & García-Navarro

2018). Habita de forma natural los lagos de Yahuarcocha, Imbacocho y Cuicocha, que han sido objeto de estudio para el crecimiento de esta especie en este trabajo, y es parte de la vegetación dominante de estos ecosistemas circunlacustres.

Las poblaciones de los lagos alto-andinos de Yahuarcocha e Imbacocho (Provincia de Imbabura), aportan la mayor cantidad de fibra natural a nivel del Ecuador, para la elaboración de artesanías denominadas "tejidos de totora". La provincia de Imbabura constituye la principal zona productora y artesanal de esta fibra, cuyos productos son vendidos en mercados locales, nacionales e internacionales y representa una importante fuente de ingresos económicos para las comunidades asentadas en torno a estos lagos (Macía & Balslev 2000). Las plantas de totora del lago Cuicocha, no son utilizadas

<sup>1</sup>Instituto de Posgrado. Universidad Técnica del Norte, Ibarra, Ecuador. <sup>2</sup>Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de La Habana. Calle 25 # 455, e/ I y J Vedado, La Habana, Cuba. <sup>3</sup>Facultad de Ingeniería en Ciencias Agropecuarias y Ambientales, Universidad Técnica del Norte, Ibarra, Ecuador. \*Autor para correspondencia (e-mail: [gjpabon@utn.edu.ec](mailto:gjpabon@utn.edu.ec)). Editor encargado: José Ángel García Beltrán.

para este fin ya que este lago se encuentra al interior de la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas, por lo que no se realizan actividades de extracción de materia prima.

Los comuneros de la parroquia Yahuarcocha asentados en torno al lago del mismo nombre (cantón Ibarra) y de la parroquia San Rafael, junto al lago Imbacochoa (cantón Otavalo), organizados en asociaciones de artesanos, aprovechan casi toda la parte aérea de la planta mediante procesos sencillos de cosecha, secado y tejido. Sin embargo, la cantidad y calidad final del producto depende del lago de procedencia de la materia prima, y de las características específicas del ambiente en que se desarrollan (Báez-Lizarazo & al. 2018). La cantidad de biomasa (peso seco) que produce una planta es un factor importante pues de ello depende el tipo específico de artesanía que se elabore (Sloey & al. 2015). Dado el papel que tiene la actividad fotosintética en la formación de biomasa en las plantas, sería interesante determinar la cantidad de área fotosintetizadora del tallo (órgano fotosintético de estas plantas) que corresponde a cada unidad de peso de materia seca de la planta.

El uso de parámetros de las plantas como la superficie fotosintética, permiten estimar el potencial fotosintético del cual depende la acumulación diferencial de biomasa (Padilla & al. 2005), variaciones que están dadas por exhibir diferencias en su capacidad para interceptar la radiación solar, y están relacionadas con el tipo de variedad, raza, cultivar o genotipo (Warnock & al. 2006). En los estudios clásicos de análisis del crecimiento, el área fotosintetizadora del tallo, junto con caracteres de biomasa, puede ser utilizada para describir un resumen de los procesos fisiológicos principales del cultivo y para calcular otros índices derivados (Boote & al. 2001). Por esta razón, la presente investigación tiene por objetivo principal establecer el tipo de relaciones entre la biomasa y la altura del tallo y entre biomasa y área fotosintetizadora del tallo, para poblaciones silvestres de totora de los tres principales lagos norte-andinos del Ecuador, y comparar sus resultados con plantas cultivadas fuera de su entorno natural (Laboratorio de Fisiología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba), como un aporte al conocimiento y manejo sustentable de este importante recurso florístico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

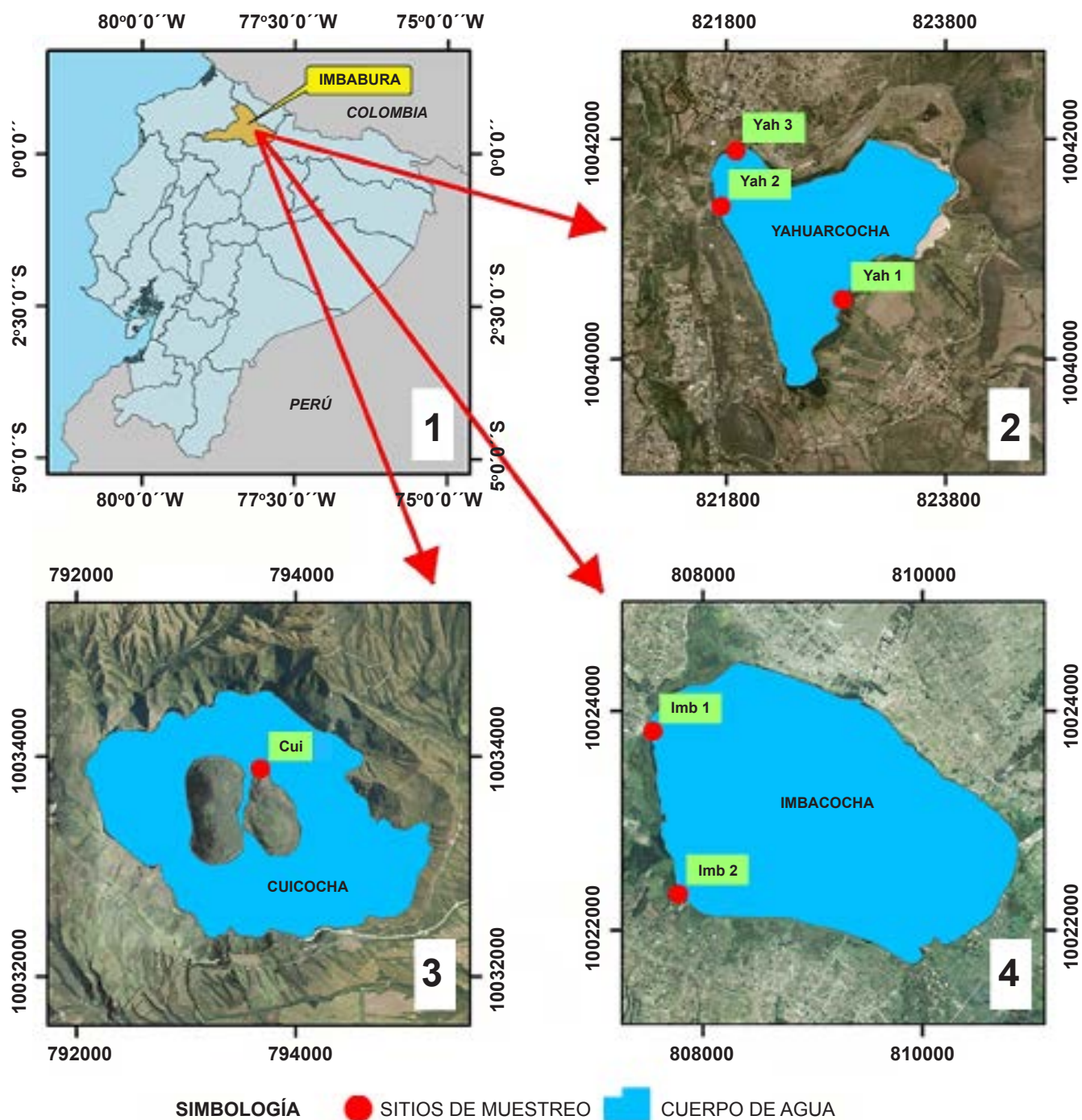
El trabajo de campo se desarrolló en febrero de 2018 en los lagos Yahuarcocha e Imbacochoa, y en febrero de 2019 para el lago Cuicocha. Febrero es un mes considerado de transición entre la época seca y lluviosa, con promedios de precipitación mensual de 72 mm, de un máximo de 112,5 mm (abril), y un mínimo de 16,2 mm (agosto). La temperatura promedio mensual es relativamente constante a lo largo del año y oscila entre los 14,8 °C y 15,9 °C.

Se seleccionaron seis localidades de muestreo que conservan poblaciones naturales de totora: tres en el lago Yahuarcocha (Yah 1.- zona junto a la planta de tratamiento de aguas residuales que procesa las aguas de un pequeño sector de la parroquia Yahuarcocha, Yah 2.- zona del canal de salida de agua que sirve como desfogue del lago hacia el río Tahuando y reduce el riesgo de inundaciones, y Yah 3.- zona de anidación de garzas), dos localidades en el lago Imbacochoa (Imb 1.- zona productora de fibra de totora de Cusín, e Imb 2.- zona productora de fibra de totora de Huaicopungo), y una localidad en el islote Yerovi del lago Cuicocha (Figura 1).

En cada sitio se seleccionaron 10 plantas (macollas) de totora y por cada planta se eligieron cinco tallos maduros representativos (con inflorescencia), ya que son los tallos los que cumplen las funciones fotosintéticas, mientras las hojas verdaderas están reducidas a vainas basales (De Lange & al. 1998). En el Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Universidad de La Habana, las plantas fueron cultivadas a cielo abierto en maceteros plásticos de 40 cm de diámetro por 30 cm de profundidad. Se seleccionaron para su estudio en condiciones de La Habana un total de 20 tallos. Los caracteres medidos en cada tallo fueron: altura desde el borde del agua hasta el inicio de la inflorescencia (cinta métrica) y diámetro basal (pie de rey digital), y peso fresco y peso seco (con balanza digital de una precisión de 0,1 g). Para estimar el peso seco (o biomasa para efectos del análisis de la presente investigación), los tallos fueron tratados en una estufa a 100 °C por una hora inicialmente, y a 80 °C hasta las 24 horas (en las que se obtuvo un peso constante). Producto de la geometría del tallo de la totora, el área fotosintetizadora del tallo se estimó mediante la fórmula del área lateral (AL) del cono (por la forma cónica de los tallos de totora):  $AL = \pi \times r \times L$ , donde r es el radio de la base del tallo y L es la altura de inclinación del cono. Finalmente, el porcentaje de humedad se obtuvo en base al peso fresco menos el peso seco.

Se realizaron análisis de varianza de clasificación simple, para comparar los valores obtenidos en cada uno de los caracteres, en las poblaciones evaluadas. Previamente se verificó el cumplimiento de las premisas de normalidad y homogeneidad de varianzas, con el empleo de las pruebas de Shapiro Wilk y Levene, respectivamente. Para localizar las diferencias entre los tratamientos, se utilizó la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias. Los análisis estadísticos se realizaron con el empleo del programa *Statistica v. 10.0*, y los gráficos en *Microsoft Excel*. Para determinar la relación funcional entre los caracteres biomasa versus altura del tallo, y biomasa versus área fotosintetizadora del tallo, se realizó un análisis de regresión simple. Previo a la realización de este análisis, se verificó el cumplimiento de las premisas antes mencionadas.

## ECUADOR



**Fig. 1.** Mapa de ubicación de los lagos alto-andinos de la provincia de Imbabura, Ecuador (1): Yahuarcocha (2), Imbacochoa (3) y Cuicocha (4). Las localidades muestreadas en cada lago, están representadas con círculos (Yah 1, Yah 2, Yah 3, Imb 1, Imb 2 y Cui).

**Fig. 1.** Location of the high-Andean lakes of the province of Imbabura, Ecuador (1): Yahuarcocha (2), Imbacochoa (3) and Cuicocha (4). The localities sampled in each lake are represented by circles (Yah 1, Yah 2, Yah 3, Imb 1, Imb 2 and Cui).

## RESULTADOS

En las plantas de *Schoenoplectus californicus* analizadas, el carácter altura del tallo (Figura 2A), presentó diferencias significativas entre las poblaciones correspondientes a los distintos lagos (Yahuarcocha, Imbacochoa y Cuicochoa) y las plantas cultivadas en el Laboratorio de Fisiología Vegetal. Las poblaciones estudiadas en un mismo lago (provenientes de las localidades de muestreo) no presentan diferencias significativas entre sí. La población con mayor altura del tallo es la que habita en el islote Yerovi del lago Cuicocha ( $399 \pm 7$  cm), seguidas por las poblaciones del lago Yahuarcocha ( $348 \pm 26$  cm). Las plantas cultivadas en el Laboratorio fueron las de menor altura, con apenas  $122 \pm 36$  cm.

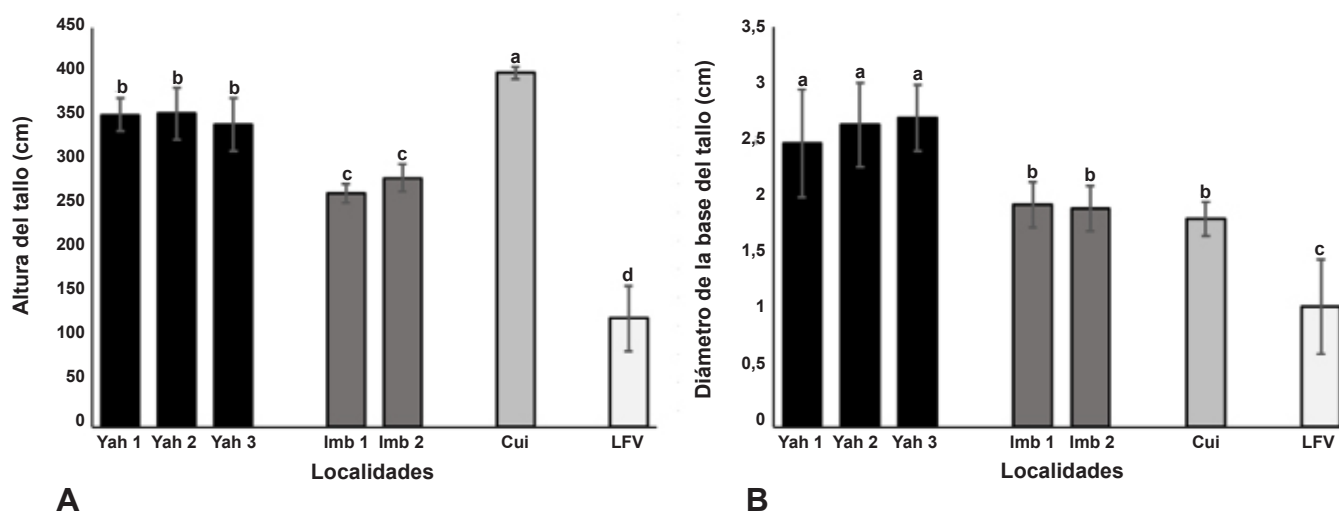
Para el carácter diámetro de la base del tallo (Figura 2B), los mayores valores fueron medidos en las poblaciones del lago Yahuarcocha, con diferencias significativas respecto al resto de poblaciones, con un valor promedio de  $2,6 \pm 0,4$  cm. Las plantas cultivadas en el laboratorio (LFV) fueron las de menor diámetro en la base del tallo, con valores promedio de  $1,1 \pm 0,4$  cm, que difieren significativamente respecto a las poblaciones silvestres. Las plantas de las poblaciones de Imbacochoa y Cuicochoa no presentan diferencias significativas para el diámetro de la base del tallo.

El peso fresco de los tallos (Figura 3A), está formado por la sumatoria de la biomasa (peso seco) más la composición hídrica de los mismos. Los diferentes grupos de

plantas de los puntos estudiados en los lagos Yahuarcocha y Cuicochoa no presentan diferencias entre sí dentro de cada lago; los mayores valores correspondieron a los pesos frescos de los tallos de totora del islote Yerovi, en el lago Cuicochoa ( $131,0 \pm 9,7$  g). El peso fresco de las plantas de las poblaciones de Imbacochoa, difieren significativamente respecto a las de Cuicochoa y respecto a las plantas cultivadas en laboratorio. Estas últimas fueron las que expresaron los valores más bajos en cuanto a su peso fresco ( $15,2 \pm 10,8$  g).

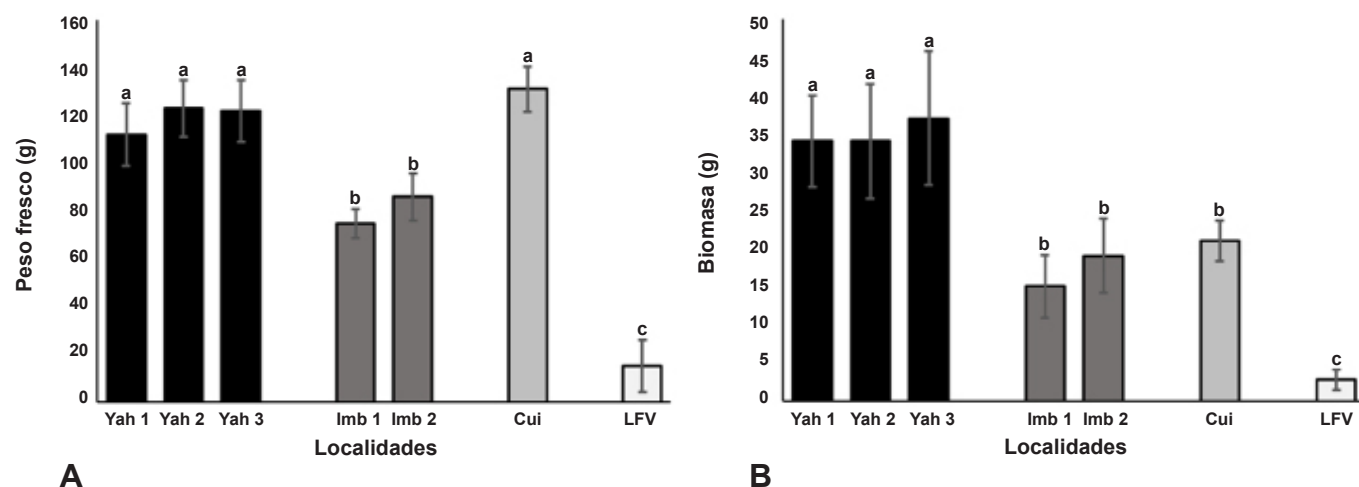
Las poblaciones de Yahuarcocha fueron las que presentaron los mayores valores de biomasa (Figura 3B), con diferencias significativas respecto a las demás poblaciones silvestres y cultivadas, siendo la población de la localidad de muestreo, Yah 3, que se corresponde con la zona de anidamiento de garzas la que expresó el mayor promedio de biomasa ( $37,0 \pm 8,8$  g). La biomasa de las plantas de las poblaciones de los lagos Imbacochoa y Cuicochoa, no presentaron diferencias significativas entre sí. Las plantas cultivadas en el laboratorio (LFV), tuvieron los menores valores de producción de biomasa en sus tallos, con un promedio de  $2,8 \pm 1,3$  g.

En la Figura 4, se presentan los resultados del carácter porcentaje de humedad, cuyos resultados mostraron que las plantas cultivadas en laboratorio presentaron, en promedio, un mayor porcentaje de humedad ( $87,6 \pm 4,1$  %), seguidas por la población del islote Yerovi del lago Cuicochoa ( $83,7 \pm 1,9$  %), sin presentar diferencias



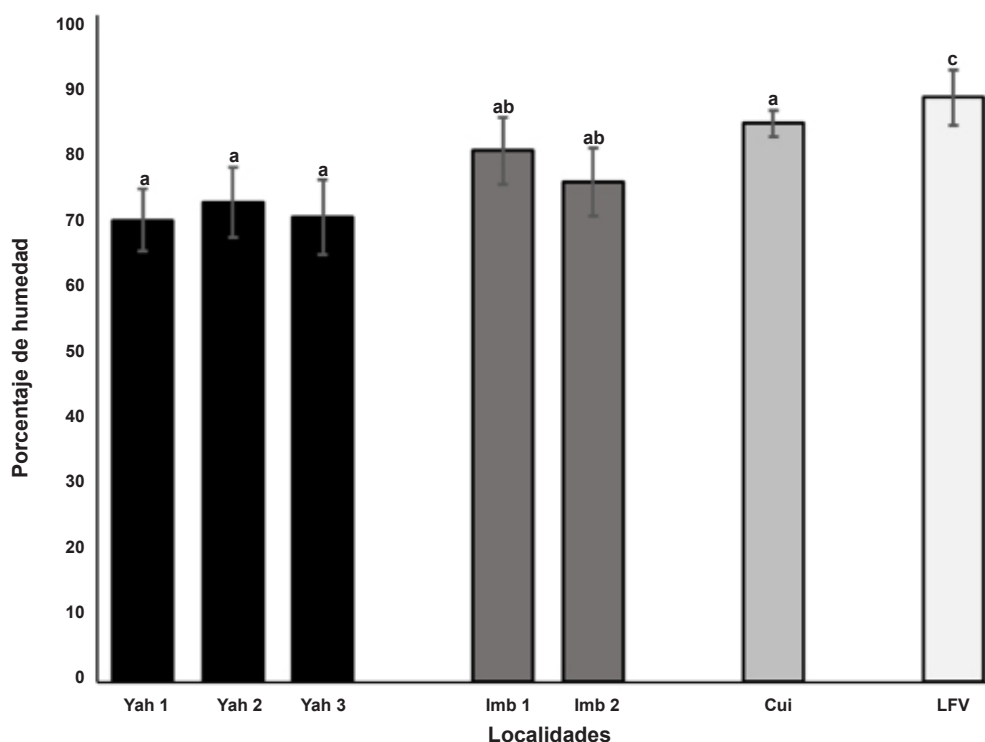
**Fig. 2. A.** Altura de los tallos de *Schoenoplectus californicus*, y **B.** Diámetro de la base del tallo. Poblaciones de totora evaluadas en los lagos: Yahuarcocha (Yah 1: planta de tratamiento, Yah 2: canal de salida de agua, Yah 3: zona de anidamiento de garzas), Imbacochoa (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicochoa (Cui: islote Yerovi), y plantas cultivadas en Laboratorio de Fisiología Vegetal (LFV). Las medias se presentan con sus respectivas desviaciones estándar. Las letras distintas representan diferencias significativas entre los tratamientos según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

**Fig. 2. A.** Height of the stems of *Schoenoplectus californicus*, and **B.** Diameter of the base of the stem. *Totora* populations evaluated in the lakes: Yahuarcocha (Yah 1: treatment plant, Yah 2: water outlet channel, Yah 3: nesting area of herons), Imbacochoa (Imb 1: Cusin, Imb 2: Huaicopungo), Cuicochoa (Cui: islet Yerovi), and plants cultivated in laboratory (LFV). The averages are presented with their respective standard deviations. The different letters represent significant differences between the treatments according to the Tukey mean comparison test ( $p < 0.05$ ).



**Fig. 3. A.** Peso fresco de tallos de *Schoenoplectus californicus*, y **B.** Biomasa de tallos. Poblaciones de totora evaluadas en los lagos: Yahuarcocha (Yah 1: planta de tratamiento, Yah 2: canal de salida de agua, Yah 3: zona de anidamiento de garzas), Imbacocha (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicocha (Cui: islote Yerovi), y plantas cultivadas en laboratorio (LFV). Las líneas verticales representan las desviaciones estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

**Fig. 3. A.** Fresh weight of stems of *Schoenoplectus californicus*, and **B.** Biomass of stems. *Totora* populations evaluated in the lakes: Yahuarcocha (Yah 1: treatment plant, Yah 2: water outlet channel, Yah 3: nesting area of herons), Imbacocha (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicocha (Cui: islet Yerovi), and plants grown in laboratory (LFV). The vertical lines represent the standard deviations. Different letters represent significant differences between treatments according to the Tukey mean comparison test ( $p < 0.05$ ).

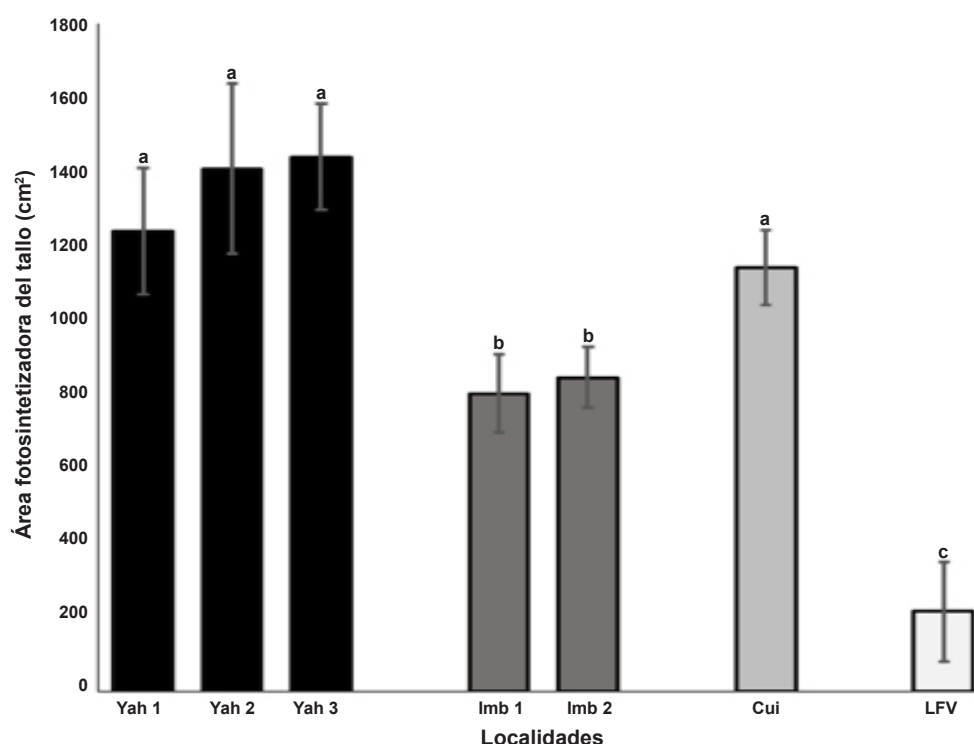


**Fig. 4.** Porcentaje de humedad en tallos de totora (*Schoenoplectus californicus*). Poblaciones de totora evaluadas en los lagos: Yahuarcocha (Yah 1: planta de tratamiento, Yah 2: canal de salida de agua, Yah 3: zona de anidamiento de garzas), Imbacocha (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicocha (Cui: islote Yerovi), y plantas cultivadas en laboratorio (LFV). Letras distintas expresan diferencias significativas entre tratamientos según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los promedios se muestran con sus desviaciones estándar.

**Fig. 4.** Percentage of humidity in totora stems (*Schoenoplectus californicus*). *Totora* populations evaluated in the lakes: Yahuarcocha (Yah 1: treatment plant, Yah 2: water outlet channel, Yah 3: heron nesting area), Imbacocha (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicocha (Cui: islet Yerovi), and plants grown in laboratory (LFV). Different letters express significant differences according to the Tukey mean comparison test ( $p < 0.05$ ) between treatments. The averages are shown with their standard deviations.

significativas entre ambas poblaciones. Por otra parte, las poblaciones de Yahuarcocha tienen los valores más bajos de porcentaje de humedad ( $70,2 \pm 5,2$  %), con diferencias significativas respecto a las plantas de las poblaciones de Cuicocha y las plantas cultivadas en el laboratorio (LFV). El menor porcentaje de humedad se registró en las plantas que crecen junto a la planta de tratamiento de aguas residuales (Yah 1), con valores de  $69,2 \pm 4,7$  %, pero sin diferencias significativas con las procedentes de los otros dos lugares de muestreo del lago Yahuarcocha.

El área fotosintetizadora del tallo de las plantas de totora que crecen en el lago Yahuarcocha fue el más alto entre las poblaciones estudiadas ( $1\ 343,2 \pm 129,1$  cm<sup>2</sup>), aunque sin diferencias significativas, respecto a las plantas del lago Cuicocha ( $1\ 121,6 \pm 51,7$  cm<sup>2</sup>). Las dos poblaciones del lago Imbacochoa presentaron menor área fotosintetizadora del tallo, con valores de  $802,7 \pm 105,9$  cm<sup>2</sup> y  $845,2 \pm 122,3$  cm<sup>2</sup>, para las localidades de muestreo 1 y 2, Cusín y Huaicopungo, respectivamente. Las plantas cultivadas en el laboratorio (LFV) expresaron el menor valor de área fotosintetizadora del tallo, cuyo promedio fue de  $214,8 \pm 2,8$  cm<sup>2</sup> (Figura 5).

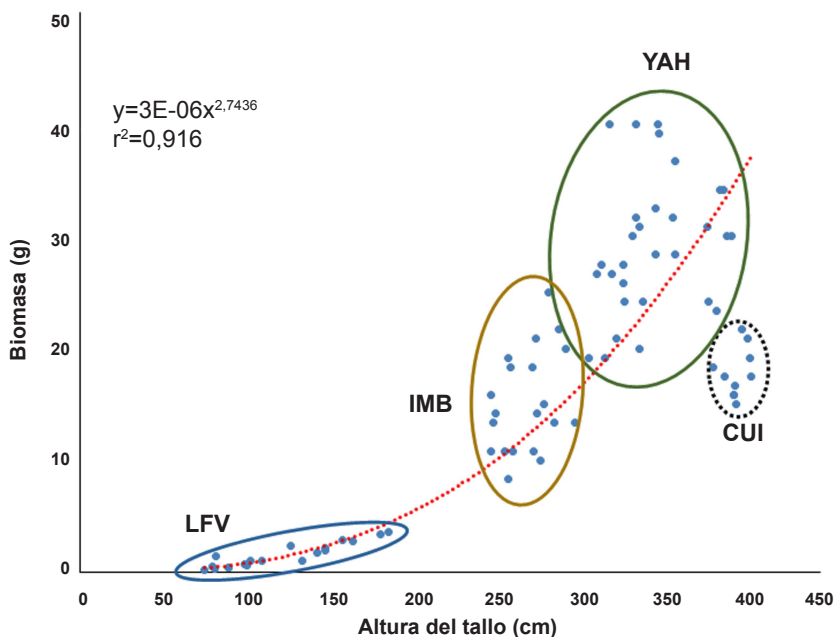


**Fig. 5.** Área fotosintetizadora del tallo (cm<sup>2</sup>) en plantas totora (*Schoenoplectus californicus*), en poblaciones de Yahuarcocha (Yah 1: planta de tratamiento, Yah 2: canal de salida de agua, Yah 3: zona de anidamiento de garzas), Imbacochoa (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicocha (Cui: islote Yerovi), y plantas cultivadas en laboratorio (LFV). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos según la prueba de comparación de medias de Tukey ( $p < 0,05$ ).

**Fig. 5.** Photosynthetically active area of stems (cm<sup>2</sup>) in totora plants (*Schoenoplectus californicus*), in populations of Yahuarcocha (Yah 1: treatment plant, Yah 2: water outlet channel, Yah 3: heron nesting area), Imbacochoa (Imb 1: Cusín, Imb 2: Huaicopungo), Cuicocha (Cui: islet Yerovi), and plants grown in laboratory (LFV). Different letters represent significant differences between treatments according to the Tukey mean comparison test ( $p < 0.05$ ).

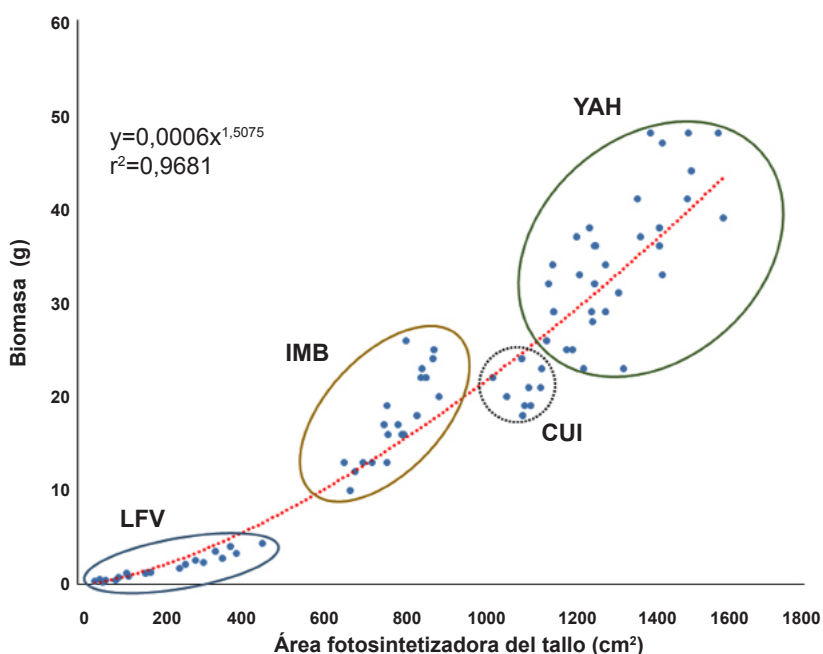
La relación entre las variables biomasa y altura del tallo, fue determinada a partir de un análisis de regresión. Como muestra la Figura 6, existe una buena relación entre estas dos variables, al obtenerse un valor del coeficiente de correlación de  $r^2 = 0,916$ . En los distintos óvalos isométricos se agruparon los resultados de las plantas correspondientes a los sitios donde crecían. Todo el grupo de plantas pertenecientes al lago Cuicocha se encuentra alejado de la línea de tendencia. Con la altura que alcanzan las plantas en el lago Cuicocha, tienen una menor biomasa, en relación con la línea de tendencia. Estas plantas crecen en longitud, pero poseen menos en biomasa, lo cual puede estar relacionado con las características oligotróficas de sus aguas.

La relación entre las variables biomasa y área fotosintetizadora del tallo, estimada con el análisis de regresión, muestra la existencia de una buena relación entre variables al obtenerse un  $r^2$  de 0,9681. Como se puede observar en la Figura 7, los óvalos isométricos que agrupan las plantas según el lugar de crecimiento, se ubican todas junto a la línea de tendencia. Todos los puntos de las plantas provenientes del lago Cuicocha se encuentran por debajo de la línea.



**Fig. 6.** Relación potencial (línea punteada) entre biomasa y altura del tallo, en plantas de totora (*Schoenoplectus californicus*) de Yahuarcocha (YAH), Imbacochoa (IMB), Cuicocha (CUI) y plantas cultivadas en laboratorio (LFV). El valor  $r^2$  se presenta junto a la ecuación de la relación (y).

**Fig. 6.** Potential relationship (dotted line) between biomass and stem height, in totora (*Schoenoplectus californicus*) plants of Yahuarcocha (YAH), Imbacochoa (IMB), Cuicocha (CUI) and plants grown in laboratory (LFV). The value  $r^2$  is presented next to the equation of the relation (y).



**Fig. 7.** Relación potencial (línea punteada) entre biomasa y área fotosintetizadora del tallo, en plantas de totora (*Schoenoplectus californicus*) de Yahuarcocha (YAH), Imbacochoa (IMB), Cuicocha (CUI) y plantas cultivadas en laboratorio (LFV). El valor  $r^2$  se presenta junto a la ecuación de la relación (y).

**Fig. 7.** Potential relationship (dotted line) between biomass and photosynthetically active area of stems, in totora (*Schoenoplectus californicus*) plants of Yahuarcocha (YAH), Imbacochoa (IMB), Cuicocha (CUI) and plants grown in laboratory (LFV). The value  $r^2$  is presented next to the equation of the relation (y).

## DISCUSIÓN

Las plantas expresan variadas formas de crecimiento, ya sea por sus características genéticas particulares o por poseer plasticidad fenotípica, explicada por la capacidad que posee un genotipo particular de expresar diferentes fenotipos frente a la variación ambiental, mediante la alteración de su morfología y fisiología (Villamizar & al. 2012). Con base a lo anterior, las diferencias encontradas en las variables altura de tallo, diámetro de la base del tallo, peso fresco y biomasa del tallo, y área fotosintetizadora del tallo, entre poblaciones de totora de diferentes lagos, sitios y condiciones de crecimiento, podría tener dos explicaciones:

Primero, podría tratarse de morfotipos distintos, ya que además de las diferencias encontradas en las variables medidas en la presente investigación, también se han encontrado marcadas diferencias en otros caracteres reproductivos como el tamaño de las semillas, porcentaje de germinación, días requeridos para el inicio de la germinación y duración media de la latencia (Pabón & al. 2019), caracteres considerados muy importantes para las especies, variedades o morfotipos, como parte de su adaptación a su medio ambiente (Garwood 1983). Pese a que la literatura menciona que en Ecuador se ha encontrado solamente la subespecie típica, en las tierras altas de la sierra (Heiser 1978), en las que se incluyen los lagos Yahuarcocha e Imbacocha (Rodríguez-Ayala 2017), las evidentes diferencias encontradas en las poblaciones de plantas estudiadas en la presente investigación, apoyarían el criterio de que la totora de Imbacocha es un morfotipo (quizá una subespecie) distinta, en relación a las totoras de otros lagos andinos del norte del Ecuador (Yahuarcocha y Cuicocha).

Segundo, las muestras estudiadas provienen de lugares con distintas condiciones tróficas que influyen en su crecimiento vegetativo. Los lagos de Yahuarcocha e Imbacocha están considerados dentro de la categoría de lagos eutróficos (Terneus 2014), con niveles altos de nutrientes (especialmente fósforo total y nitrógeno total), y elevados valores de demanda biológica y química de oxígeno (DBO y DQO) (Tocto 2013); pero los niveles de eutrofización son mucho mayores para Yahuarcocha, en relación a los de Imbacocha. (DBO en Yahuarcocha es 12 mg L<sup>-1</sup>, y en Imbacocha 6 mg L<sup>-1</sup>; la DQO 99 mg L<sup>-1</sup> y 21 mg L<sup>-1</sup>, para Yahuarcocha e Imbacocha, respectivamente). Los niveles de fósforo son altos en Imbacocha, pero alcanzan apenas un 80 % de los niveles medidos en Yahuarcocha, mientras que el nitrógeno es más bajo (Rodríguez-Ayala 2017) y alcanza solo el 50 % del nitrógeno registrado en Yahuarcocha. Cuicocha, por el contrario, es un lago clasificado como oligotrófico (Kiersch & al. 2004), con niveles muy bajos de nutrientes; el Nitrógeno total en Cuicocha alcanza valores máximos de 213,5 µg L<sup>-1</sup>, en comparación con

los 3 711,9 µg L<sup>-1</sup> de Yahuarcocha, o los 1 533,9 µg L<sup>-1</sup> de Imbacocha; así mismo, el fósforo total en Cuicocha alcanza valores máximos de 16,5 µg L<sup>-1</sup>, frente a valores de 246,5 µg L<sup>-1</sup> y 135,5 µg L<sup>-1</sup> registrados en Yahuarcocha e Imbacocha, respectivamente (datos no publicados del autor). Estos dos elementos (N y P), son fundamentales en la calificación trófica de los sistemas lacustres (O'Sullivan 2005). Así mismo, el nitrógeno y el fósforo son factores que modulan directamente la fotosíntesis (Azcón-Bieto & Talón 2013).

Una mayor cantidad de nutrientes están disponibles para las poblaciones de totora de Yahuarcocha, lo que al parecer influye en los mayores valores en las variables: área fotosintetizadora del tallo, diámetro de la base del tallo, peso fresco y biomasa; estas poblaciones prosperan debido a que altas concentraciones de nutrientes propician hábitats óptimos para la especie (Richardson & al. 1995). Así mismo, otros autores han encontrado una relación directamente proporcional entre las variaciones anuales de concentración de Nitrógeno y el crecimiento de totora en pantanos artificiales (Neubauer & al. 2012), demostrándose la gran importancia ecológica que brinda esta especie, al remover el exceso de nutrientes nitrogenados y promover la estabilidad de lagos y humedales disturbados (Hester & al. 2015).

Según la literatura, la producción de biomasa de totora también presenta una relación directamente proporcional con el estado trófico de los cuerpos de agua (Pratolongo & al. 2008), lo que determinaría que la totora también responde positivamente al incremento de concentración de otros nutrientes responsables de los estados tróficos, como por ejemplo el fósforo; esto explicaría la producción diferencial de biomasa en las poblaciones provenientes de lagos con categorías tróficas distintas, como es el caso de Yahuarcocha y Cuicocha. La totora es la especie dominante de los ecosistemas circunlacustres estudiados, y puede deberse a que aprovecha mejor los nutrientes en comparación con plantas con requerimientos ecológicos similares y de rápido crecimiento como *Typha latifolia* L. (Sloey & al. 2015).

Las poblaciones de totora de Cuicocha, por otra parte, presentaron los tallos más altos, pero con baja producción de biomasa comparativamente, por los niveles escasos de nutrientes existentes en este lago oligotrófico. Según Aerts (1999) las plantas pueden redistribuir recursos para incrementar la superficie fotosintética en ambientes con limitaciones en nutrientes como una forma de compensación; en el caso de las totoras del lago Cuicocha esta compensación podría darse a partir del incremento de altura de sus órganos fotosintéticos. Esta capacidad



de responder a la variabilidad en la disponibilidad de los recursos locales mediante ajustes en la forma de crecimiento (plasticidad fenotípica) ha sido documentado por Cain & *al.* (1996) y Reyes & Martínez (2001).

Adicionalmente, esta condición podría verse favorecida por la eliminación de la presión selectiva del corte comercial sistemático y extracción de tallos de totora, debido a que Cuicocha forma parte de la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas, y las normas legales prohíben la extracción de materiales vegetales de este sitio (como sí sucede en Yahuarcocha e Imbacocho). Como se mencionó, las totoras de Cuicocha son las más altas registradas en la presente investigación, pero de aspecto raquíptico (por la delgadez y fragilidad de sus tallos), posiblemente debidas a la escasez de nutrientes. Una condición de escasez de nutrientes también generaría una disminución de la densidad (Gardner & *al.* 1985). Es así que, las plantas de Cuicocha presentaron apenas de 20 a 30 tallos por planta, a diferencia de los 80 a 120 tallos en Yahuarcocha e Imbacocho (Simbaña 2004).

En cuanto a las plantas cultivadas en el Laboratorio de Fisiología Vegetal (Universidad de La Habana, Cuba), las diferencias significativas encontradas, obviamente son el resultado de un crecimiento fuera de su entorno natural, en condiciones distintas de sustrato, temperatura, humedad, presión atmosférica, altitud, latitud. Si bien las plantas se desarrollaron vegetativamente en el laboratorio, no se obtuvieron estructuras reproductoras en más de 12 meses de cultivo, mientras que en condiciones naturales las espiguillas aparecen entre los tres o cuatro meses (Simbaña 2004). La inclusión de este material dentro del experimento resultó interesante debido a que estas plantas alcanzaron los mayores valores de porcentaje de humedad ( $87,6 \pm 4,1 \%$ ), con diferencias significativas respecto a las plantas de Yahuarcocha (Figura 4).

En los lagos estudiados, las raíces de las plantas permanecen sumergidas, en ambientes con bajos niveles de oxígeno (hipoxia). La respuesta a la inundación e hipoxia es la formación de aerénquima por muerte celular. Los espacios internos facilitan una transferencia más eficiente de oxígeno desde los órganos aéreos a la raíz y base del tallo (Armstrong 1979). Las condiciones de hipoxia en el maíz, por ejemplo, disparan la formación de etileno como respuesta a la reducción de oxígeno, y por una vía de traducción de señales se lleva a la formación de aerénquima (Camarena-Gutiérrez 2006).

El probable incremento de aerénquima en los tallos de totora, en plantas con raíces inundadas, podría reducir el porcentaje de agua que puede acumularse en este órgano de la planta, lo que resulta, por consiguiente, en

una hipotética reducción del porcentaje de humedad, respecto a aquellas que crecieron en sustratos no permanentemente anegados, como es el caso de las plantas del laboratorio. Es así que los mayores valores de porcentaje de humedad registrados en las plantas cultivadas en el LFV, indicaría que las raíces tuvieron la posibilidad de tomar el oxígeno presente entre las macropartículas de suelo. Así mismo, los resultados registrados en las plantas de Cuicocha, constituyen una evidencia indirecta de que los niveles de oxígeno disuelto son mayores en lagos oligotróficos, respecto a aquellos de tipo eutróficos (Lampert 2007).

Respecto a la estimación del área fotosintetizadora del tallo, la literatura presenta algunas alternativas de relaciones empíricas que permiten este cálculo, ya que en la práctica las mediciones manuales son laboriosas y exigentes en cuanto a horas de trabajo, y si se hacen con instrumentos ópticos requieren equipos más sofisticados y costosos (Warnock & *al.* 2006), por ello trabajar con la fórmula de cálculo de la superficie lateral de un cono, para calcular el área fotosintetizadora del tallo (superficie fotosintéticamente activa) fue una valiosa ayuda metodológica, que se recomienda para futuros trabajos con este tipo de plantas, ya que solo se necesitó medir la altura total y el diámetro de la base de los tallos. Las poblaciones de Yahuarcocha (Figura 4) registraron la mayor área fotosintetizadora del tallo, debido principalmente al mayor diámetro de sus tallos (probablemente por mayor cantidad de nutrientes disponibles), junto con las poblaciones de Cuicocha, por la mayor altura de sus tallos.

La relación entre biomasa y altura del tallo, mostró una relación potencial positiva muy fuerte entre estas dos variables (Figura 6), y puede deberse a que a mayor altura del tallo (único órgano fotosintéticamente activo) mayor cantidad de biomasa acumulada en este mismo órgano de la planta. Sin embargo, las poblaciones de Cuicocha se encuentran alejadas de la línea de tendencia por las características de raquitismo de sus tallos (tallos altos y particularmente delgados con menor volumen para acumular biomasa).

Finalmente, la relación entre biomasa y área fotosintetizadora del tallo, también mostró una relación potencial positiva muy fuerte entre estas dos variables (Figura 7), con la particularidad de que, en este caso, las poblaciones de Cuicocha también se integran a la línea de tendencia, debido a una posible plasticidad fenotípica que compensa los limitados nutrientes con una mayor superficie fotosintética, gracias a la redistribución de biomasa estructural en función de un mayor crecimiento de los tallos. Por lo tanto, la relación entre biomasa y el área fotosintetizadora del tallo, constituiría uno de los indicadores que integra tanto de poblaciones silvestres

de lagos eutróficos (productores de materia prima) como de poblaciones silvestres de lagos oligotróficos; es decir, esta relación describe el comportamiento de la especie, independientemente de su procedencia.

## CONCLUSIONES

La producción de biomasa de totora depende del lago en que habita cada población, donde uno de los aspectos diferenciales es la disponibilidad de nutrientes minerales (estado trófico). Las poblaciones de totora del lago oligotrófico de Cuicocha, al parecer compensan la baja disponibilidad de nutrientes e incrementan la altura de los tallos (plasticidad fenotípica). El carácter “área fotosintetizadora del tallo” es una significativa variable predictora de la biomasa en todos los lagos estudiados; mientras que el carácter “altura del tallo” es una variable predictora de la “biomasa”, siempre y cuando se trate de poblaciones que habiten lagos eutróficos, sometidas a corte sistemático y extracción de materia prima, como es el caso de los lagos Yahuarcocha y Cuicocha. Las plantas de totora del lago Yahuarcocha, al producir comparativamente mayor cantidad de biomasa, podrían ser usadas en sistemas de cultivo, revegetación y en programas de manejo y mejoramiento fitogenético, orientados a garantizar la disponibilidad de este recurso natural a cultivadores y artesanos de la zona.

## AGRADECIMIENTOS

A todo el personal del Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Universidad de La Habana, por las facilidades brindadas. A Luis Fernando Pabón y Paulet Vallejos, por el apoyo logístico durante el trabajo de campo. A Óscar Rosales del Laboratorio de Geomática de la Universidad Técnica del Norte. A Doreen Eleanor Brown, por la revisión del documento y las valiosas sugerencias brindadas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Expl. Bot.* 50: 29-37.

Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.* 7: 225-332.

Azcón-Bieto, J. & Talón, M. 2013. Fundamentos de Fisiología Vegetal. McGraw-Hill Interamericana. 2da Ed. Madrid, España.

Báez-Lizarazo, M., Santoro, F. R., Albuquerque, U. P. & Ritter, M. R. 2018. Aquatic vascular plants as handicraft: a case study in southern Brazil. *Acta Bot. Brasil.* 32(1): 88-98.

Boote, K., Kropff, M. & Bindraban, P. 2001. Physiology and modeling of traits in crop plants: implications for genetic improvement. *Agric. Syst.* 70:395-420.

Cain, M. L., Dudley, D. A. & Evans, J. P. 1996. Spatial models of foraging in clonal plant species. *Am. J. Bot.* 83: 76-85.

Camarena-Gutiérrez, G. 2006. Muerte celular programada como respuesta al estrés ambiental. *Rev. Chapingo Ser. Cie.* 12(2): 93-99.

De Lange, P.J., Gardner, R. O., Champion, P. D. & Tanner, C. C. 1998. *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) in New Zealand. *N. Z. J. Bot.* 36: 319-327.

Gardner, F. P., Pearce, R. B. & Mitchell, R. L. 1985. Physiology of crop plants. Iowa State University Press. USA.

Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecol. Monogr.* 53(2): 159-181.

Heiser, C. 1978. The totora (*Scirpus Californicus*) in Ecuador and Peru. *Econ. Bot.* 32(3): 222-236.

Hester, M. W., Willis, J. M. & Sloey, T. M. 2015. Field assessment of environmental factors constraining the development and expansion of *Schoenoplectus californicus* marsh at a California tidal freshwater restoration site. *Wetlands Ecol. Manage.* 24(1): 33-44.

Hidalgo-Cordero, J.F. & García-Navarro, J. 2018. Totora (*Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják) and its potential as construction material. *Industrial Crops & Products* 112: 467-480.

Kiersch, B., Mühleck, R. & Gunkel, G. 2004. Las macrofitas de algunos lagos-altoandinos del Ecuador y su bajo potencial como bioindicadores de eutroficación. *Rev. Biol. Trop.* 52(4): 829-837.

Lampert, W. 2007. Limnoecology: the ecology in lakes and streams. Second edition. Oxford University. New York, USA.

Macía M. J. & Balslev, H. 2000. Uso y manejo de totora (*Schoenoplectus californicus*, Cyperaceae) en Ecuador. *Botánica económica* 54: 82-89.

Neubauer, M. E., Plaza de los Reyes, C., Pozo, C., Villamar, A. & Vidal, V. 2012. Growth and nutrient uptake by *Schoenoplectus californicus* (C.A. Méy.) Soják in a constructed wetland fed with swine slurry. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 12:421-430.

O'Sullivan, P. 2005. The Lakes Handbook: lake restoration and rehabilitation. Blackwell Publishing Ltd. Australia.

Pabón, G., Rodés, R., Pérez, L., Vásquez, L. & Ortega, E. 2019. Estudio comparativo de germinación de semillas de totora provenientes de tres lagos norte-andinos de Ecuador. *Revista C. Cien. Biol.* 6(3): 1-12.

Padilla, J., Acosta, E., Gaytán, R. & Rodríguez, V. 2005. Índice de área foliar en frijol de temporal y su relación con biomasa y rendimiento. *Agric. Tec. Mex.* 31(2): 213-219.

Pratolongo, P., Kandus, P. & Brinson, M. M. 2008. Net aboveground primary production and biomass dynamics of *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) marshes growing under different hydrological conditions. *Darwiniana* 46: 258-269.

Reyes J.M. & Martínez, D. 2001. La plasticidad en las plantas. *Elementos* 41: 39-43.

Richardson, J.R., Harris, T. T. & Williges, K. A. 1995. Vegetation correlations with various parameters in the Lake Okeechobee marsh ecosystem. *Archiv. Für. Hydrobiologie.* 45: 41-46.

Rodríguez-Ayala, S. 2017. Quantitative determination of heavy metal hyperaccumulation in a macrophyte sample of *Schoenoplectus californicus* from lago San Pablo, Imbabura-Ecuador. *Revista Ciencia* 19(4): 431-446.

Simbaña, A. 2004. Manejo sustentable de la Totora. Consorcio Andino para la Conservación, Investigación, Desarrollo y Promoción de la Torora. PUCESI. Ibarra, Ecuador.

Sloey, T.M., Willis, J. M. & Hester, M. W. 2015. Hydrologic and edaphic constraints on *Schoenoplectus acutus*, *Schoenoplectus californicus* and *Typha latifolia* in tidal marsh restoration. *Restor. Ecol.* 23: 430-438.

Terneus, E. 2014. Vegetación acuática y estado trófico de las lagunas andinas de San Pablo y Yahuarcocha, provincia de Imbabura, Ecuador. *REMCA* 35: 121-131.

Tocto, A. 2013. Evaluación de la calidad del agua en la parroquia San Pablo del Lago, cantón Otavalo, provincia de Imbabura, utilizando un cromatógrafo de intercambio iónico con supresión química, previamente validado por el método APHA4110. Tesis de Diploma. Escuela Superior Politécnica del Ejército. Sangolquí. Ecuador.

Villamizar, J., Rodríguez, N. & Tezara, W. 2012. Plasticidad fenotípica en plantas de *Lippia dulcis* (Verbenaceae) sometidas a déficit hídrico. *Acta Biol. Colomb.* 17(2): 363-378.

Warnock, R., Valenzuela, J., Trujillo, A., Madriz, P. & Gutiérrez, M. 2006. Área foliar, componentes del área foliar y rendimiento de seis genotipos de caraota. *Agronomía Tropical* 56(1): 21-42.