



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Modulación del crecimiento inicial y la fisiología de
Rhizophora mangle L. mediante cambios en el
hidroperíodo**

Tesis que presenta

JULIO ALBERTO SALAS RABAZA

En opción al título de

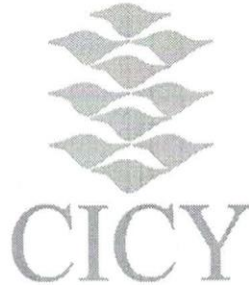
MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2019

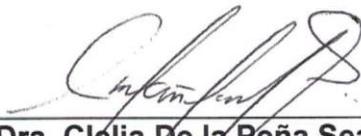
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Julio Alberto Salas Rabaza** titulado **Modulación del crecimiento inicial y la fisiología de *Rhizophora mangle* L. mediante cambios en el hidroperíodo** fue realizado en el laboratorio de Fisiología Ambiental de Plantas de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Servicios Ambientales de la Biodiversidad, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección del **Dr. José Luis Andrade Torres**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

Atentamente.



Dra. Clélia De la Peña Seaman
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 18 de junio de 2019

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: _____



Nombre: **Julio Alberto Salas Rabaza**

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca No. 462695 otorgada para la realización de mis estudios de maestría. Así como a este hermoso país que me ha permitido formarme profesionalmente.

A mi asesor, el Dr. José Luis Andrade, por su paciencia, motivación y aportes en el trabajo, así como por su confianza en el tema de tesis. A mi comité tutorial, la Dra. Casandra Reyes, el Dr. Rodrigo Méndez y el Dr. Jorge Herrera, por enriquecer este proyecto con su conocimiento y aportaciones siempre constructivas. A todos ellos por sembrar la semilla de la fisiología vegetal y reafirmar mi gusto por los manglares. Asimismo, agradezco al Dr. Eduardo Cejudo por el tiempo aportado a lectura y mejoría de esta tesis.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), no sólo por sus instalaciones y recursos, sino también por la amabilidad que he encontrado en muchos de sus trabajadores. Al equipo de instrumentación del CICY, quienes me abrieron las puertas a sus talleres y herramientas; en especial al Ing. Samuel Flores y al Ing. Leonardo Gus, quienes hicieron posible el funcionamiento de nuestro sistema de inundación; así como a Ángel Mendoza del Instituto Tecnológico de Progreso, por su gran apoyo en la construcción del mismo sistema.

Al Ing. Roberth Us, al Biól. Luis Simá y la Q.F.B. Matilde Ortiz, por su apoyo técnico y logístico en diferentes momentos de este proyecto, así como por la amistad brindada. Al Ing. Fernando Contreras y a todas las personas que laboran en el invernadero, de quienes recibí ayuda en diversas ocasiones.

A mis amigos Pedro, Francisco, Gerardo, Gaby Sosa, Susana, Gaby Cerón, Marypaz, José Castillo, Elia, Iván Rodríguez y Daniel Ix, a quienes agradezco enormemente su apoyo, porque sin ellos mi experimento se hubiera venido abajo, incluso desde antes de iniciarlo.

A mi familia, quienes han sido ejemplo de trabajo y dedicación y quienes siempre me han dado su amor incondicional. A mon Gilles, quien me ha brindado su amor y me ha hecho amar aún más a las plantas, así como por ser mi principal refugio ante el estrés.

A los profesores que me impartieron clases durante este periodo, quienes me enseñaron no sólo ciencia sino lo apasionante que puede llegar a ser la docencia. A la M. C. Guadalupe Vargas y su esposo, quienes me brindaron un hogar cuando iniciaba este camino y me hicieron sentir como parte de su familia.

A todos mis amigos y compañeros del posgrado, a Iván, Dinosca, Claudia, Stephanie, Karlita, Aldo, (...) quienes, en el trayecto, se hicieron parte de mi familia meridana y por quienes valdrá la pena regresar. A mis hermanos académicos del grupo de fisiología, a Diana, Eduardo, María, Luisa, David, Daniel, Fernando (...), a todos ellos por sus comentarios siempre positivos y por su apoyo durante este proceso. A mis amigos de comunicación de la ciencia, Pablo, Titi, Cristina, Ana y Andrés, y al curso mismo, por inculcar la empatía y la humildad en el quehacer científico. Así como a todo el equipo de voleibol del CICY, con quienes pasé muy buenos momentos en la cancha.

A mis amigos Georges, Juan Manuel y Mijangos, quienes siempre me reciben con gran afecto y en quienes he encontrado consuelo en diversas ocasiones, ¡tiavintio! A mis amigos de la preparatoria y universidad, que siempre estuvieron dando su apoyo y cariño a la distancia.

A la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) y a ECOTONO hominis et natura A.C., por su apoyo económico para la asistencia al congreso de manglares en la Universidad Intercultural de Sinaloa y al congreso de fisiología vegetal en el Colegio de Postgraduados-Montecillo, respectivamente.

Si a este punto he omitido a alguien, sabes que podemos arreglarnos con algo tranqui.

DEDICATORIA

Al manglar de Celestún, de donde se obtuvo el material vegetal para la realización de este trabajo, al cual espero la conservación le haga justicia.

A mon gros ti loup d'amour que j'adore, avec qui j'ai appris combien l'amour est immensément authentique et que je souhaite infini.

A mi madre y hermanos, quienes a pesar de todas las discrepancias y de la distancia siempre me han dado su apoyo y confianza. A mis sobrinos, quienes alegran mi día con tan sólo pensar en ellos.

ÍNDICE

ÍNDICE.....	i
LISTA DE CUADROS	v
LISTA DE FIGURAS	vii
ABREVIATURAS	xi
RESUMEN	i
ABSTRACT.....	i
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I. ANTECEDENTES	3
1.1. ANTECEDENTES	3
1.1.1. Los bosques de manglar	3
1.1.2. Pérdida del hábitat de manglares en la Península de Yucatán	4
1.1.3. Factores microambientales que afectan el establecimiento y crecimiento de los manglares	6
1.1.3.1. El hidroperíodo como modificador del microambiente.....	6
1.1.4. Adaptaciones morfológicas y anatómicas de los manglares al hidroperíodo.	7
1.1.5. Respuestas fisiológicas de los manglares al hidroperíodo	8
1.1.5.1. Fotosíntesis y respiración	10
1.1.5.2. Relaciones hídricas	11
1.1.5.3. Crecimiento y asignación de biomasa	12
1.1.6. <i>Rhizophora mangle</i> L. como especie de estudio.....	13
1.2. JUSTIFICACIÓN	14
1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	14
1.4. HIPÓTESIS	15
1.5. OBJETIVO GENERAL	16
1.6. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	16
CAPÍTULO II. MATERIALES Y MÉTODOS	17
2.1. COLECTA Y ESTABLECIMIENTO DE LOS PROPÁGULOS	17

2.2.	DISEÑO DEL EXPERIMENTO	18
2.2.1.	Simulador de mareas.....	18
2.2.2.	Colocación de las plántulas	20
2.3.	MEDICIÓN DEL MICROAMBIENTE	21
2.3.1.	Microambiente aéreo	21
2.3.2.	Variables fisicoquímicas del suelo y agua.....	22
2.4.	MUESTREO DE VARIABLES FISIOLÓGICAS	22
2.4.1.	Eficiencia máxima de la clorofila (Fv/Fm).....	22
2.4.2.	Curvas de luz y asimilación de CO ₂	23
2.4.3.	Potenciales hídricos y osmóticos	23
2.5.	MUESTREO DE VARIABLES DE CRECIMIENTO Y ASIGNACIÓN DE BIOMASA 24	
2.5.1.	Estimación de la tasa relativa de crecimiento (RGR)	25
2.5.2.	Asignación de biomasa.....	26
2.6.	ANÁLISIS DE DATOS	26
CAPÍTULO III. RESULTADOS		29
3.1.	MICROAMBIENTE AÉREO	29
3.2.	COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 3 MESES DE CRECIMIENTO ..	30
3.2.1.	Fisicoquímicos del agua y suelo	30
3.2.2.	Muestreo de variables fisiológicas	31
3.2.2.1.	Eficiencia máxima de la clorofila y curvas de luz	31
3.2.2.2.	Curvas de luz y asimilación de CO ₂	32
3.2.3.	Potenciales hídricos y osmóticos	34
3.2.4.	Asignación de biomasa.....	36
3.3.2.1.	Análisis de Componentes Principales (PCA).....	41
3.3.	COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 6 MESES DE CRECIMIENTO ..	43
3.3.1.	Fisicoquímicos del agua y suelo	43
3.3.2.	Muestreo de variables fisiológicas	45
3.3.3.	Curvas de luz y asimilación de CO ₂	45

3.3.4.	Potenciales hídricos y osmóticos	46
3.3.5.	Crecimiento y asignación de biomasa.....	48
3.3.5.1.	Tasas relativas de crecimiento	49
3.3.6.	Asignación de biomasa	51
3.3.7.	Análisis de Componentes Principales (PCA)	57
3.4.	IMPLICACIONES DE LA LONGITUD ESPECÍFICA DEL TALLO EN LA ASIGNACIÓN DE BIOMASA DE <i>R. MANGLE</i>	59
3.5.	ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA POR COMPONENTE Y TOTAL	62
CAPÍTULO IV.	DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	63
4.1.	DISCUSIÓN	63
4.1.1.	Implicaciones del microambiente aéreo y acuático	63
4.1.2.	El papel del hidroperíodo en el crecimiento, la fisiología e intercambio de gases de <i>Rhizophora mangle</i> L.....	65
4.1.2.1.	Implicaciones en la fluorescencia, la fotosíntesis y las relaciones hídricas	65
4.1.2.2.	Implicaciones en el crecimiento inicial y la asignación de biomasa.....	67
4.1.3.	Comportamiento de plántulas de 3 meses vs 6 meses y medio	70
4.2.	CONCLUSIONES	73
4.3.	PERSPECTIVAS	75
	BIBLIOGRAFÍA	77
ANEXOS	91
ANEXO 1.	MICROAMBIENTE AÉREO Y ACUÁTICO	91
ANEXO II.	COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 3 MESES DE CRECIMIENTO	93
ANEXO III.	COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 6 MESES DE CRECIMIENTO	94

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1 Estudios experimentales sobre los efectos de conductores ambientales en el establecimiento y desarrollo de <i>Rhizophora mangle</i> L., asociados a la inundación y el aumento del nivel del mar. Modificado de Krauss <i>et al.</i> , (2008).	9
Cuadro 2.1 Fórmulas utilizadas para el cálculo de la tasa relativa de crecimiento. Modificado de Poorter <i>et al.</i> , (2012) y Hunt (1978).....	25
Cuadro 3.1 Valores promedio \pm d.e. de la biomasa por componente y total, de plántulas con tres meses de edad. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$), entre tratamientos dentro de cada componente de biomasa. Para tiempos de 3 a 9 horas; y diferencias entre niveles a tiempo 12 horas.	37
Cuadro 3.2 Variables morfológicas y fisiológicas utilizadas en el análisis de componentes principales (PCA), para plantas con tres meses de edad; y su contribución en los componentes principales 1 y 2.....	41
Cuadro 3.3 Valores promedio \pm d.e. de la biomasa por componente y total, de plántulas con seis meses y medio de edad. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$), entre tratamientos dentro de cada componente de biomasa.....	51
Cuadro 3.4 Variables morfológicas y fisiológicas utilizadas en el análisis de componentes principales (PCA para plantas con seis meses y medio de edad; y su contribución en los componentes principales 1 y 2.....	57
Cuadro 3.5 Relación polinomial de la longitud específica del tallo (SSL) con la biomasa total y la asignación de biomasa por componente, así como con el área foliar.	59
Cuadro 5.1 Valores <i>t-student</i> y <i>p</i> de las variables del microambiente aéreo entre los meses de marzo y junio de 2018. Se muestra la diferencia entre ambos períodos para mediciones pre-alba y al mediodía.....	91
Cuadro 5.2 Valores promedio \pm d.e. de las variables del microambiente aéreo durante los días de medición en los meses de marzo y junio de 2018, tanto para pre-alba como al mediodía.....	91
Cuadro 5.3. Valores de <i>F</i> y significancia de los ANOVA's de dos vías de las variables fisicoquímicas del agua y suelo, medidas a aprox. 20 cm de la columna de agua y 10 cm de profundidad del suelo, respectivamente.....	91
Cuadro 5.4 Valores de <i>F</i> y significancia de los ANOVA's de una vía de las variables fisicoquímicas del agua y suelo, medidas a aprox. 20 cm de la columna de agua y 10 cm de profundidad del suelo, respectivamente. Para cada una de las fechas de medición. ..	92
Cuadro 5.5 Valores promedio \pm d.e. de las variables fisicoquímicas del agua y suelo, medidas a aprox. 20 cm de la columna de agua y 10 cm de profundidad del suelo, respectivamente; para cada una de las fechas de medición.	92

Cuadro 5.6 Valores de F del ANOVA de 2 vías, para tiempos 3-9 hrs. y valor de t -student para niveles medio (M) y bajo (B) a 12 hrs. de inundación; para las variables fisiológicas medidas a tres meses de edad de las plántulas..... 93

Cuadro 5.7 Valores de F , BF_{10} , y t , derivados de los análisis de varianza clásicos, de factores bayesianos y pruebas de t , respectivamente; para variables de crecimiento y asignación de biomasa a tres meses de edad de las plántulas..... 93

Cuadro 5.8 Valores de F del ANOVA de 2 vías, para tiempos 3-9 hrs. y valor de t -student para niveles medio (M) y bajo (B) a 12 hrs. de inundación; para las variables fisiológicas medidas a seis meses y medio de edad de las plántulas..... 94

Cuadro 5.9 Valores de F , BF_{10} , y t , derivados de los análisis de varianza clásicos, de factores bayesianos y pruebas de t , respectivamente; para variables de la tasa relativa de crecimiento (RGR) a seis meses y medio de edad de las plántulas. 94

Cuadro 5.10 Valores de F y BF_{10} , derivados de los análisis de varianza frecuentistas, así como de factores bayesianos; para variables de asignación de biomasa y morfología a 6 meses de edad de *R. mangle* L. 95

Cuadro 5.11 Valores promedio \pm d.e. de las variables fisiológicas y de crecimiento medidas en plántulas con tres meses de edad; por cada nivel y tiempo de inundación (tratamiento). Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas al menos a $p < 0.05$ 96

Cuadro 5.12 Valores promedio \pm d.e. de las variables fisiológicas y de crecimiento medidas en plántulas con seis meses y medio de edad; por cada nivel y tiempo de inundación (tratamiento). Letras diferentes denotan diferencias significativas al menos a $p < 0.05$ 98

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1** Respuestas hipotéticas de tres especies de manglar, con variaciones de tolerancia a la salinidad e inundación (tomado de Ball, 1988). La gráfica de arriba (a), describe la abundancia relativa de especies a condiciones particulares de salinidad e inundación, mientras que la gráfica de abajo (b), indica rangos idealizados de óptimos crecimientos fisiológicos para 3 especies de manglar, en regímenes específicos de salinidad e inundación. 10
- Figura 2.1** Partes del hipocótilo o propágulo de *Rhizophora mangle* L. (izq) y representación del método de plante de propágulos utilizado en este experimento (der) 17
- Figura 2.2** Representación simplificada del sistema de simulación de mareas. El área sombreada en azul dentro de las cajas representa el nivel alcanzado por la columna de agua. Mientras, el área sombreada en el reloj indica las horas que permanecieron inundadas las plantas en un ciclo de 12 horas. Considerando dos ciclos por día. 19
- Figura 2.3** Representación de los niveles de inundación dentro de cada caja, para cada línea de tiempos de inundación. 20
- Figura 3.1** Comportamiento del Flujo Fotónico Fotosintético (FFF) y el Déficit de Presión de Vapor (DPV, en kPa), correspondientes a los días de medición de las variables fisiológicas. 29
- Figura 3.2** Temperatura y salinidad superficiales. Obtenidos a 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p < 0.05$ entre tiempos de inundación para cada variable medida. 30
- Figura 3.3** Potencial de óxido-reducción (Eh, en miliVoltios) a 10 cm del suelo, y contenido de Oxígeno Disuelto (en mg/litro) a aprox. 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p < 0.05$ entre tiempos de inundación para cada variable medida. 31
- Figura 3.4** Fluorescencia máxima de la clorofila (Fv/Fm) en el mes de marzo, para cada tiempo y nivel de inundación. 32
- Figura 3.6** Curvas de luz y Asimilación de CO₂, a diferentes niveles de inundación (izq), y a diferentes tiempos de inundación (der) realizadas en el mes de marzo. El área sombreada sobre cada curva representa los intervalos de confianza al 95%. 33
- Figura 3.5** Asimilación máxima de CO₂, a diferentes niveles y tiempos de inundación. 33
- Figura 3.7** Potenciales hídricos máximos (gris oscuro), y mínimos (gris claro) por tiempo y nivel de inundación. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado. 34

- Figura 3.8** Potenciales osmóticos máximos (gris oscuro), y mínimos (gris claro) por tiempo y nivel de inundación. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado. . 35
- Figura 3.9** Partición de biomasa por componente (raíces, tallo y hojas) y biomasa total de planta a tres meses de edad. Las barras representan la media \pm d.e. 38
- Figura 3.10 A.** Área foliar (cm²), **B.** Longitud del tallo (cm) para cada tiempo y nivel de inundación, y **C.** Tasa relativa de crecimiento del tallo (mg de C asignado a tallo, por cada g de biomasa total de planta, por día)..... 39
- Figura 3.11** Prioridades en la asignación de biomasa de *R. mangle* L. bajo diferentes niveles de inundación: alto (rojo), medio (verde) y bajo (azul)..... 40
- Figura 3.12** Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables fisiológicas y morfológicas. Elipse roja (plantas en nivel alto) y azul (plantas en nivel bajo). Las variables fueron: biomasa del tallo (SM), longitud del tallo (SL), área foliar específica (SLA), área foliar (LA), asimilación máxima de CO₂ (AMAX), biomasa de hojas (LM), biomasa de raíces (RM), potencial hídrico máximo (PW.MAX) y potencial osmótico máximo (PS.MAX). 42
- Figura 3.13** Temperatura y salinidad superficial a 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p < 0.05$. Asteriscos denotan diferencias entre períodos..... 43
- Figura 3.14** Potencial de óxido-reducción (Eh, en mV) a 10 cm del suelo, y contenido de Oxígeno Disuelto (en mg/litro) a aprox. 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p < 0.05$ 44
- Figura 3.15** Asimilación máxima de CO₂, a diferentes niveles y tiempos de inundación. . 45
- Figura 3.16** Curvas de luz y Asimilación de CO₂, a diferentes niveles de inundación, realizadas en los meses de marzo (izq) y junio (der), correspondientes a la primera y segunda cosecha, respectivamente. El área sombreada sobre cada curva representa los intervalos de confianza al 95%. 46
- Figura 3.17** Potenciales hídricos máximos (gris oscuro), y mínimos (gris claro) por tiempo y nivel de inundación. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado. 47
- Figura 3.18** Potenciales osmóticos máximos y mínimos por tratamiento. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado..... 48

- Figura 3.19** Tasas relativas de crecimiento (RGR) y sus componentes NAR y LAR para cada nivel y tiempo de inundación. 50
- Figura 3.20** Partición de biomasa por componente (raíces, tallo, hojas y ramas) y biomasa total de planta a seis meses y medio de edad. Las líneas negras representan la mediana de la muestra. Las barras representan la media \pm d.e. 52
- Figura 3.21 A.** Área foliar (cm^2), **B.** Longitud del tallo principal (cm) y **C.** Densidad del tallo (mg cm^{-3}); para cada tiempo y nivel de inundación. 54
- Figura 3.22** Relación entre el incremento en biomasa del tallo principal y la biomasa asignada a ramas. 55
- Figura 3.23** Prioridades en la asignación de biomasa de *R. mangle* L. bajo diferentes niveles de inundación: alto (rojo), medio (azul) y bajo (verde)..... 56
- Figura 3.24** Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables fisiológicas y morfológicas. Elipses moradas (12hrs), mostaza (9hrs), verdes (6hrs), y azules (3hrs). Las variables fueron: biomasa del tallo (SM), longitud del tallo (SL), tasa relativa de crecimiento (RGR), área foliar (LA), asimilación máxima de CO_2 (AMAX), biomasa de hojas (LM), biomasa de raíces (RM), potencial hídrico máximo (PW.MAX) y mínimo (PW.MIN) y potencial osmótico mínimo (PS.MIN). Los tratamientos están representados por las letras A, M y B que corresponden a los niveles de inundación alto, medio y bajo, respectivamente; seguido de los números 3, 6, 9 y 12, correspondientes a los tiempos de inundación. 58
- Figura 3.25** Relación polinomial de la longitud específica del tallo (SSL) con el área foliar (AF). Los puntos negros representan los valores observados y los puntos rojos los valores del modelo. 60
- Figura 3.26** Relación polinomial de la longitud específica del tallo (SSL) con la biomasa asignada a tallo (SM), raíces (B), hojas (RM) y a la biomasa total (TM). Los puntos negros representan los valores observados y los puntos rojos los valores del modelo. 61

ABREVIATURAS

Abreviación	Variable	Unidades
A_{\max}	Asimilación máxima de CO ₂ por unidad de área foliar	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
AF	Área foliar	cm^2
C_i	Concentración interna de CO ₂	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$
DT	Densidad del tallo	g g^{-1}
DPV	Déficit de Presión de Vapor	kPa (kilopascales)
FFF	Flujo de fotones fotosintéticos	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
F_v/F_m	Eficiencia del PSII	
g_s	Conductancia estomática	$\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
HR	Humedad relativa	%
LAR	Proporción de área foliar (<i>leaf area ratio</i>)	$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$
LMA	Masa foliar por unidad de área folia (<i>leaf mass area</i>)	kg m^{-2}
LMF	Fracción de masa foliar (<i>leaf mass fraction</i>)	g g^{-1}
NAR	Tasa de asimilación neta (<i>net assimilation rate</i>)	$\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$
PAR	Radiación fotosintéticamente activa (<i>photosynthetic active radiation</i>)	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
RMF	Fracción de masa de raíz (<i>root mass fraction</i>)	g g^{-1}
RM:SM	Proporción masa de raíz por masa aérea	g g^{-1}
RGR	Tasa relativa de crecimiento (<i>relative growth rate</i>)	$\text{mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$
SLA	Área foliar específica (<i>specific leaf area</i>)	$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$
SMF	Fracción de masa de tallo (<i>stem mass fraction</i>)	g g^{-1}
S:R	Razón de masa aérea respecto a masa de raíces	adimensional o g g^{-1}
SSL	Longitud específica del tallo (<i>specific stem length</i>)	m g^{-1}
TA	Temperatura	°C
WUE	Eficiencia en el uso de agua (<i>water-use efficiency</i>)	$\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$
$P_{w.\max}$	Potencial hídrico foliar máximo	MPa (megapascales)
$P_{w.\min}$	Potencial hídrico foliar mínimo	MPa
$P_{s.\max}$	Potencial osmótico máximo	MPa
$P_{s.\min}$	Potencial osmótico mínimo	MPa

RESUMEN

La cobertura de manglares se ha reducido por presiones antropogénicas y naturales, por lo que se han emprendido muchas acciones para recuperar este ecosistema. Sin embargo, aún falta información sobre los moduladores del crecimiento inicial en manglares, especialmente, los referidos al hidroperíodo (nivel, tiempo y frecuencia de la inundación) en zonas influenciadas por mareas. Como la influencia del nivel y el tiempo en el contexto de inundaciones mareales es difícil de evaluar en campo, nos planteamos evaluar el papel del hidroperíodo en el crecimiento inicial y la fisiología de propágulos de mangle rojo, *Rhizophora mangle* L. (RHIZOPHORACEAE), sometidos a cuatro duraciones (3, 6, 9 y 12 horas) de inundación mareal semidiurna (dos eventos de inundación al día) y tres niveles de inundación (0, 5 y 15 cm sobre el suelo). Las mediciones de este experimento se realizaron en dos etapas: en los primeros tres meses y en los consecuentes tres meses y medio. Se caracterizó el microambiente y se analizó la asimilación de CO₂, el estatus hídrico, el crecimiento y la asignación de biomasa para cada tratamiento en ambas fechas de medición. El crecimiento y la fisiología de propágulos de *R. mangle* fueron afectados significativamente tanto por el nivel como por el tiempo de inundación. Las características morfológicas y de biomasa (longitud del tallo, biomasa de raíces, hojas y tallo; área foliar y área foliar específica) tuvieron mayor importancia durante los primeros tres meses de crecimiento de *R. mangle*, principalmente para evadir las condiciones impuestas por el nivel. Mientras que las variables fisiológicas (asimilación máxima de CO₂, potencial hídrico y osmótico) cobraron mayor relevancia a seis meses de edad, donde el tiempo de inundación acentuó los efectos. Concluimos que el hidroperíodo, a través de la duración y el nivel de inundación, modulan el crecimiento inicial, la estructura y el funcionamiento de *R. mangle*. Esta especie es altamente plástica y tolerante a la inundación, lo que le confiere una ventaja adaptativa ante el aumento en el nivel medio del mar, y para colonizar áreas con influencia de mareas (como lo es el manglar de franja).

ABSTRACT

The amount of land covered by mangroves has been reduced by anthropogenic and natural impacts. Therefore, many actions have been undertaken to recover this ecosystem. However, the role of hydroperiod as an environmental driver in tidal areas remains unknown. The contribution of depth and duration of flooding are difficult to assess in field. Therefore, we evaluated the role of experimental hydroperiod conditions on early growth and physiology of *Rhizophora mangle* L. propagules. Four schedules (3, 6, 9 and 12 hour's cycles) of semidiurnal tidal flood (two events of flood per day) and three flood depths (0, 5 and 15 cm above the ground) were experimentally imposed to propagules. This experiment was carried out in two stages: 1) first three months and 2) the subsequent three and a half months. The micro-environmental conditions, carbon dioxide assimilation, water and osmotic potential, growth and biomass allocation were analyzed for each treatment in both measurement dates. The growth and physiology of *R. mangle* propagules were significantly affected by both the depth and duration of flooding. We found that most divergence in morphology and biomass occurs during the first months of growth, mainly to avoid the conditions imposed by the flood depth. Meanwhile, physiological variables became more relevant at six months, where flooding duration accentuated the effects. Finally, depth and duration of flooding modulate the early growth, structure and physiology of *R. mangle*, which is a highly plastic specie. This tolerance gives it an adaptive advantage under climate change implications, as sea level rise. *R. mangle* is able to colonize a wide tidal gradient (such as fringe mangrove ecotype).

INTRODUCCIÓN

El hidroperíodo es el conjunto de características hidrológicas de un humedal, dadas por el nivel, el tiempo y la frecuencia de los eventos de inundación (Mitsch y Gosselink, 2000). En humedales como los manglares, el hidroperíodo está estrechamente relacionado con la dinámica de mareas. Este componente interactúa con gradientes de reguladores (p. ej. salinidad, suelos reducidos) y recursos (p. ej. nutrientes) que controlan la productividad de los manglares, a nivel de planta y ecosistema, mediante la modulación de su estructura y funcionamiento (Twilley y Rivera-Monroy, 2009; 2005; Jackson y Colmer, 2005).

Como la tolerancia de las especies de manglar a la salinidad e inundación determina su zonación (Alongi, 2009; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Lugo y Snedaker, 1974), se puede encontrar en primera línea a los manglares de franja. Este tipo ecológico de manglar, se localiza principalmente en las líneas de costas y lagunas costeras. Se caracteriza por estar influenciado por la dinámica de mareas diurnas o semidiurnas; además de estar expuesto a fuertes vientos (Zaldívar-Jiménez *et al.*, 2010; Lugo y Snedaker, 1974). En el estado de Yucatán, estas zonas se encuentran dominadas por *Rhizophora mangle* L. (Zaldívar-Jiménez *et al.*, 2010); la especie de manglar más conocida en América debido a su distintivo sistema de raíces y su amplia distribución.

No obstante que *Rhizophora mangle* y otras especies de manglar son usualmente concebidos como especies adaptadas al agua salina, en realidad éstas pueden afrontarla tan sólo con cierta frecuencia o duración de la inundación. Cuando no existe el régimen de inundación adecuado, se puede ver afectado el crecimiento, la anatomía, el intercambio de gases, la toma de nutrientes, la acumulación de biomasa, el funcionamiento de enzimas y hormonas (Ye *et al.*, 2004; Ye *et al.*, 2003; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2001; Naidoo *et al.*, 1997).

Por tanto, es importante generar información sobre las prioridades de crecimiento de *R. mangle* debido a cambios en el hidroperíodo, principalmente en las primeras etapas de desarrollo de los propágulos; con el fin de conocer la capacidad de éstos para resistir las inundaciones mareales con diferentes niveles microtopográficos. Esto tiene importancia tanto para el entendimiento ecológico del sistema, como para ser considerado en

proyectos de restauración de la zona costera y como predictor ante el aumento esperado del nivel del mar.

Sin embargo, la aportación del nivel y el tiempo en el contexto de inundaciones mareales es difícil de evaluar en campo. Por lo que se requiere recurrir a la experimentación, que permita examinar los efectos combinados del nivel y el tiempo de inundación mareal, en el crecimiento inicial y la fisiología de especies de manglar. En este estudio se sometieron los propágulos de *R. mangle* a 4 tiempos de inundación (3, 6, 9 y 12 horas) de tipo mareal semidiurna (dos eventos de inundación al día) y tres niveles de inundación (0, 5 y 15 cm sobre el suelo). Las mediciones de este experimento se realizaron en dos etapas: en los primeros tres meses y en los consecuentes tres meses y medio, con el fin de discernir comportamientos asociados a la edad en los propágulos.

CAPÍTULO I. ANTECEDENTES

1.1. ANTECEDENTES

Se reconoce que hace falta información sobre los principales promotores del crecimiento inicial de propágulos y plántulas de las diferentes especies de manglar, así como del entendimiento de la ecología y los requerimientos fisiológicos que garantizan su persistencia y desarrollo (Saenger, 2002; Kathiresan y Bingham, 2001; Robertson y Alongi, 1992).

Entender los procesos de aclimatación de los propágulos de manglar ante eventos de inundación favorece mejores prácticas y estrategias de conservación y restauración de manglares (Rivera-Monroy *et al.*, 2004); a fin de conocer los efectos de diferentes escenarios microtopográficos, tipos de hidrología y suelos, así como establecer niveles de impacto e indicadores del avance de las acciones de restauración en zonas con influencia de mareas (Herrera-Silveira *et al.*, 2014); y prever las afectaciones que el aumento del nivel medio del mar pueda tener en las primeras etapas de crecimiento de *Rhizophora mangle*, cuando se localice en el tipo ecológico de manglar de franja.

Es por ello que este trabajo evaluó los cambios ocasionados en el crecimiento, la asignación de biomasa y la fisiología de *R. mangle* ante cambios en el hidroperíodo. En este apartado se explicarán aspectos esenciales de los bosques de manglar, su relación con el medio y las respuestas o adaptaciones que presentan a la inundación, con el fin de contextualizar el trabajo.

1.1.1. Los bosques de manglar

Los manglares son comunidades de árboles o arbustos (incluso helechos) que están restringidos a zonas costeras en los trópicos y subtrópicos. Estas comunidades están sujetos a la influencia indirecta de las mareas, por lo que las especies del manglar poseen adaptaciones que les permiten tolerar un rango amplio de salinidad e inundación (Tomlinson, 2016; Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2013; Lugo y Snedaker, 1974). Las diferentes especies de mangle difieren en su tolerancia a la salinidad, así como a las reducidas concentraciones de oxígeno producto de la inundación. Estos factores son determinantes

para la zonación de estas especies (Monroy-Torres *et al.*, 2014; Spaldin *et al.*, 2010; McKee, 1995).

En el continente americano, la zonación de los manglares sigue un patrón muy característico, pero no estricto. Usualmente encontramos a *Avicennia germinans* (L) Stearn, en zonas altas o en cuencas; sitios con bajos niveles de inundación o donde el agua no permanece mucho tiempo; mientras *Laguncularia racemosa* (L) Gaertn., se localiza donde prevalecen patrones moderados de inundación y salinidad; y *Rhizophora mangle* L, se encuentra dominando las zonas de borde cerca de canales de inundación, en zonas con influencia de mareas (Spaldin *et al.*, 2010; McKee, 1995). Por lo tanto, podemos clasificar a *Rhizophora mangle* L. como la especie de manglar que soporta mayores niveles y tiempos de inundación, además, de ser la especie más cercana a los bordes y la primera que recibirá los cambios en las condiciones hidrológicas de las costas como el aumento en el nivel del mar.

Debido a la zona de transición donde se ubican los bosques de manglar, éstos juegan un papel muy importante en la protección de la línea de costa ante eventos como huracanes y tormentas. Otros servicios ecosistémicos atribuidos al manglar incluyen el mantenimiento de la calidad del agua, la estabilización del suelo, son refugio de una gran diversidad de especies animales, funcionan como guarderías de peces de importancia comercial y son potencialmente importantes en la adaptación y mitigación del cambio climático (Twilley y Rivera, 2005; Twilley, 1995; Semeniuk, 1994). Además, el manglar es catalogado como uno de los ecosistemas más productivos del mundo, debido a su importante función como almacén y transformador de carbono (Bouillon, 2011; Bouillon *et al.*, 2008; Costanza *et al.*, 1997).

1.1.2. Pérdida del hábitat de manglares en la Península de Yucatán

Para el año 2015, México contaba con 7, 755.55 km² de superficie de manglar, lo que representaba tan sólo el 5% del total mundial (Valderrama-Landeros *et al.*, 2017), colocando a nuestro país en el cuarto lugar de los países en extensión de este ecosistema, tan solo por debajo de Indonesia, Brasil y Australia (Spalding *et al.*, 2010).

A pesar de esta extensión, la distribución de manglar en México no es equitativa y más del 55% se encuentra en la península de Yucatán (Valderrama-Landeros *et al.*, 2017). Sin embargo, las fuertes presiones antropogénicas y naturales a las que se encuentra expuesto el manglar en la línea de costa, lo han convertido en uno de los ecosistemas más amenazados y con mayores tasas de pérdida (Yáñez-Arancibia, *et al.*, 2014).

Globalmente, los bosques de manglar han sufrido alteraciones en la duración y el nivel de las inundaciones, en algunos casos asociado a la modificación en el nivel medio del mar (Woodroffe, 1999; Parkinson *et al.*, 1994; Ellison, 1993) y en su mayoría por cambios hidrológicos locales y regionales inducidos por el hombre (Mazda *et al.*, 2002; Elster, 2000; Twilley *et al.*, 1998).

En la península de Yucatán se pierden áreas de manglar como resultado de la modificación de la hidrología, debido principalmente a la construcción de carreteras, apertura y mantenimiento de bocas de conexión entre las ciénega y el mar. Estas modificaciones ocasionan la salinización de los suelos por falta de contribución de agua dulce, causando muerte del manglar (Zaldívar-Jiménez *et al.*, 2010). Otras causas de pérdida están relacionadas al cambio de uso de suelo por el desarrollo turístico de la zona costera y por la construcción de asentamientos humanos (Batllori *et al.*, 1999). Además, la península de Yucatán tiene una alta incidencia de fenómenos naturales como huracanes y tormentas tropicales, que reducen la cobertura del manglar (Euan *et al.*, 2002).

Esta pérdida en cobertura y la alteración del funcionamiento del manglar ha detonado un gran esfuerzo por rehabilitar, restaurar y conservar este ecosistema; así como hacer un uso sustentable del mismo. Si bien muchas campañas de reforestación se han llevado a cabo, en la mayoría no se ha logrado el éxito deseado, o en el mejor de los casos, estos sitios siguen siendo áreas experimentales que proveen de indicadores de la trayectoria de restauración, a fin de dar seguimiento a las gestiones de manejo en la zona costera (Herrera-Silveira *et al.*, 2014; Teutli-Hernández, 2003).

1.1.3. Factores microambientales que afectan el establecimiento y crecimiento de los manglares

Los ecosistemas de manglar dependen del éxito de la dispersión y el establecimiento de los propágulos. Este éxito puede verse afectado por las diferentes combinaciones microambientales y microtopográficas de los sitios donde se dispersan, donde las características del hidroperíodo tienen un efecto directo.

Además, el hidroperíodo interactúa con gradientes de reguladores (como salinidad y presencia de sulfuros), y de recursos (como la disponibilidad de nutrientes), que en conjunto controlan la estructura, el crecimiento y la función de los bosques de manglar (Herrera-Silveira *et al.*, 2014; Twilley, 1995). Cualquier modificación en esas características microambientales pueden alterar en menor o mayor medida la zonación de las especies de manglar, afectando su distribución, composición y estructura (Gilman *et al.*, 2008). De igual forma la efectividad de las acciones de restauración también está ligada a estos factores.

Muchos estudios se han enfocado sobre los recursos (nutrientes, luz) y los reguladores (salinidad y sulfuros), pero menos son los estudios que incluyen el tercer factor físico que controla la zonación: el hidroperíodo (Twilley y Rivera-Monroy, 2005).

1.1.3.1. El hidroperíodo como modificador del microambiente

Algunos autores consideran al hidroperíodo como el factor más importante que afecta el crecimiento de varias especies de manglar (Bashan *et al.*, 2013; Krauss *et al.*, 2006b). Por tanto, el conocimiento de las respuestas de las plantas a la baja aireación del suelo es esencial para un entendimiento de la regeneración de la vegetación a través de gradientes de inundación típicos de bosques intermareales.

La inundación de las comunidades de manglar puede variar naturalmente en un amplio rango, desde mareas estacionales hasta casi permanentes (Watson, 1928 citado en Krauss, 2008). Como comunidades de plantas que viven en la zona intermareal, los manglares están frecuentemente inundados como efecto del movimiento de las mareas. El hidroperíodo junto con la textura del sedimento y la materia orgánica controlan

procesos biogeoquímicos como el potencial de óxido-reducción (Mitsch y Gosselink, 2000).

Además, existen otros cambios que son dependientes de la presencia de mareas. Estos cambios incluyen fluctuaciones en la salinidad (Chen y Wang, 2017; Lopez-Portillo y Ezcurra, 1989; Naidoo, 1985), en la anoxia (Pezeshki y DeLaune, 2012; McKee y Mendelssohn, 1987), en la formación de sulfuros en el suelo (Nickerson y Thibodeau, 1986), y por tanto en la disponibilidad de nutrientes (Pezeshki y DeLaune, 2012).

1.1.4. Adaptaciones morfológicas y anatómicas de los manglares al hidropérito

Se ha estimado que las variaciones en el nivel de inundaciones ocasionan cambios en la morfología, anatomía, fisiología, crecimiento y reproducción de varias especies de manglar (Cardona-Olarte *et al.*, 2006; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2001; Ellison y Farnsworth, 1997; Pezeshki *et al.*, 1990), tanto en condiciones controladas como en campo (Krauss *et al.*, 2008; Krauss *et al.*, 2007). Algunos manglares responden a la inundación modificando procesos bioquímicos internos o produciendo lenticelas en la base de los tallos o estructuras de raíz que ayuden a minimizar los efectos de los bajos niveles de oxígeno en el suelo (Tomlinson, 2016).

Se ha registrado que, bajo hipoxia experimental, las raíces de los manglares pueden metabolizar anaeróbicamente por períodos cortos de tiempo, permitiendo producir energía para continuar su crecimiento hasta el momento en que el suelo se drene (Chen *et al.*, 2005; McKee y Mendelssohn, 1987). Sin embargo, la estrategia más efectiva para evitar la hipoxia es la aireación de la raíz.

Las raíces del manglar cuentan con un extenso aerénquima que se comunica al exterior por estructuras especializadas llamadas lenticelas (Esau, 1985). Las lenticelas permiten incrementar la disponibilidad de oxígeno para el crecimiento de la raíz en sedimentos deficientes de oxígeno (Tomlinson, 2016). Un ejemplo clásico de este fenómeno ocurre en las raíces en forma de zanco de *Rhizophora mangle*. La principal característica de ese sistema radicular es que las raíces aéreas están expuestas a la atmósfera al menos durante períodos de baja inundación, lo que permite una mayor difusión de oxígeno. La aireación del sistema de raíz depende de la difusión de oxígeno que disminuye los

gradientes de presión parcial desde la atmósfera hasta sitios de respiración en las raíces (Scholander *et al.*, 1955 en Ball, 1988). Otros estudios también han reportado efectos negativos de inundaciones prolongadas sobre el crecimiento y el metabolismo de propágulos de muchas especies de manglar (McKee, 1996, Naidoo, 1985).

1.1.5. Respuestas fisiológicas de los manglares al hidroperíodo

Los árboles tolerantes a la inundación exhiben varias adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permite evitar o resistir las condiciones de baja concentración de oxígeno del suelo (Striker, 2017; Kozlowski *et al.* 1991), a consecuencia de los prolongados tiempos de inundación o estancamiento del agua en el ecosistema. Estudios previos han mostrado que las plántulas de manglar modifican las características de la raíz para mantener un balance entre la adquisición de carbono por fotosíntesis y la utilización a través de la respiración (Chen *et al.*, 2017). Sin embargo, estas evaluaciones no han considerado al propágulo como fuente de estudio, a pesar de que éste es determinante en la regeneración del bosque y una fase importante para llevar a cabo las actividades de restauración.

No obstante de la extensa literatura acerca de la fisiología, la estructura y las funciones de los manglares, así como sobre el establecimiento y el desarrollo temprano de manglares, no existe información de los efectos de la inundación mareal bajo condiciones de laboratorio; tampoco se ha cuantificado en campo. Por tanto, es necesario evaluar el hidroperíodo en cada uno de sus componentes (tiempo, frecuencia y nivel de inundación) y asociarlos con variables de respuesta que contribuyan a entender sus efectos sobre el crecimiento inicial de los propágulos de manglar. Algunos estudios han establecido apropiados controles para conducir las respuestas a los actuales eventos de inundación (Cuadro 1.2).

Cuadro 1.1 Estudios experimentales sobre los efectos de conductores ambientales en el establecimiento y desarrollo de *Rhizophora mangle* L., asociados a la inundación y el aumento del nivel del mar. Modificado de Krauss *et al.*, (2008).

Especies ^a	Ubicación del estudio	Estresor	Variables medidas ^b	Tipo de estudio ^c	Forma de vida ^d	Duración del estudio (días)	Fuente
Ag, Rm	Belice	Nivel de inundación	c	Cam	Pln	365	Ellison y Farnsworth (1993)
Ag, Lr, Rm	Belice	Anoxia	c, f	Lab	Pln	84	McKee (1996)
Ag, Rm	Florida, USA	Anoxia	c, f	Lab	Pln	60	Pezeshki <i>et al.</i> (1997)
Rm	Belice	Aumento en el nivel de mareas	c, m, f	Lab	Pln, jov	823	Ellison y Farnsworth (1997)
Ag, Lr, Rm	Florida, USA	Nivel de inundación	c, m, f	Lab	Pln	180	Pezeshki <i>et al.</i> (1990)
Ag, Lr, Rm	Florida, USA	Nivel de inundación	c, m, f	Lab	Pln, jov	424	Krauss <i>et al.</i> (2006a,b)
Lr, Rm	Florida, USA	Inundación mareal	c, m	Lab	Pln	276-367	Cardona-Olarte <i>et al.</i> (2006)
Ag, Lr, Rm	Florida, USA	Pulsos cortos de inundación	f	Lab	Pln, jov	6 a 22	Krauss <i>et al.</i> (2006a)
Ag, Lr, Rm	Florida, USA	Pulsos cortos de inundación	f	Cam	Arb	1 a 2	Krauss <i>et al.</i> (2007)
Ag, Lr, Rm	México	Nivel de inundación	m	Lab	Pln	570	Monroy-Torres <i>et al.</i> (2014)

^aAg, *Avicennia germinans*; Lr, *Laguncularia racemosa*; Rm, *Rhizophora mangle*

^bCrecimiento (c), morfológicas (m), fisiológicas (f)

^cLaboratorio (Lab), Campo (Cam)

^dPlántula (pln), árboles jóvenes (jov), árbol (arb)

Observaciones en campo y estudios experimentales han establecido que muchos manglares también crecen mejor alrededor de un rango óptimo de duración de la inundación (Figura 1.1). En este sentido hacen falta más trabajos sobre los efectos de más de una característica del hidropériodo y relacionarla con la influencia de las mareas.

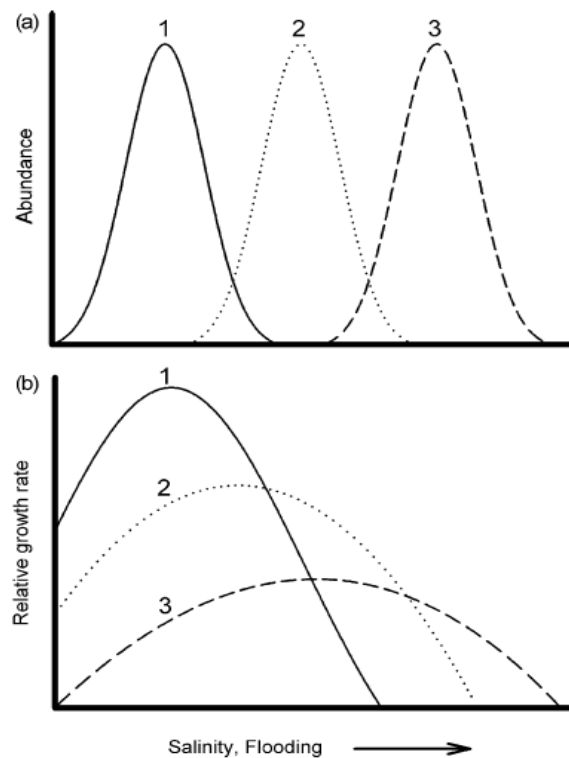


Figura 1.1 Respuestas hipotéticas de tres especies de manglar, con variaciones de tolerancia a la salinidad e inundación (tomado de Ball, 1988). La gráfica de arriba (a), describe la abundancia relativa de especies a condiciones particulares de salinidad e inundación, mientras que la gráfica de abajo (b), indica rangos idealizados de óptimos crecimientos fisiológicos para 3 especies de manglar, en regímenes específicos de salinidad e inundación.

1.1.5.1. Fotosíntesis y respiración

Rhizophora mangle vive bajo un amplio rango de tiempos de inundación (Cardona-Olarte *et al.*, 2006; Krauss *et al.*, 2006b; Koch, 1996), lo que le confiere modificaciones en su funcionamiento desde períodos cortos hasta de larga duración. Krauss *et al.*, (2006a) encontraron que un intermitente tiempo de inundación entre 6 y 22 días causó la reducción de un 20% en la tasa máxima de asimilación de carbono a nivel de la hoja, un

5.1% menos luz requerida para alcanzar el 50% de la asimilación máxima (K) y un 38% más demanda para respiración oscura.

Algunas de las respuestas a los niveles de inundación sugieren que los manglares pueden hacerse menos sensibles a la inundación con prolongadas exposiciones o conforme incrementa la edad de la planta. Krauss y colaboradores (2006a) expusieron plántulas (<1 m altura) y árboles jóvenes (>1 m) a diferentes duraciones de inundación en laboratorio, pero no registraron diferencias en la respiración entre las tres principales especies de manglares, ni en la eficiencia cuántica del fotosistema, la fotosíntesis, el punto de compensación de luz, la K y en el uso eficiente de agua para duraciones de inundación de 0, 189 y 424 días, lo que sugiere que mediciones en plántulas pueden ser utilizados como indicadores de la respuesta de plantas adultas en tiempos prolongados de inundación.

Además, también se ha observado que la anoxia reduce la fotosíntesis hasta un 39% para algunas plántulas de mangle en comparación con controles ricos en oxígeno. Sin embargo, la conductancia estomática se mantiene constante, aunque las concentraciones de alcohol deshidrogenasa (ADH) tiendan a incrementar conforme disminuyen las concentraciones de oxígeno en el suelo (Pezeshki *et al.*, 1997).

El ADH, el cual es típicamente producido en raíces como una catálisis de la fermentación, puede ser estimulada en algunas especies por bajas tensiones de oxígeno en la raíz (McKee y Mendelssohn, 1987), pero los efectos del ADH pueden ser poco variables sobre el intercambio de gases en la hoja. Por ejemplo, un incremento en la actividad de ADH en raíces de plántulas de *Kandelia candel* correspondieron a una reducida fotosíntesis (Chen *et al.*, 2005).

1.1.5.2. Relaciones hídricas

Los ambientes salinos representan un gran reto fisiológico para las plantas, debido a que el potencial hídrico del suelo disminuye considerablemente, dificultándole la adquisición de agua por las raíces. Este es el ambiente en el que crecen los manglares, expuestos a gradientes salinos y de inundación, que interactúa y modifica la salinidad. Bajo estas

condiciones, las raíces de los manglares deben ser capaces de tomar y transportar tanto agua como oxígeno, en un ambiente salino-anóxico.

Para mantener la toma de agua, el sistema de raíces debe mantener potenciales hídricos menores a los del sustrato adyacente, bajo un fuerte gradiente salino. Esto se logra mediante ajustes osmóticos que permiten disminuir el potencial osmótico más que el del agua salobre en los cuales se encuentran, con el fin de evitar la pérdida de agua hacia el suelo (Reef y Lovelock, 2015; McKee, 1996).

En algunas evaluaciones, Krauss y colaboradores (2007), registraron que las inundaciones en ecotipos de manglar de cuenca causan reducciones en el flujo de savia en árboles maduros y que independientemente del estado de inundación, el uso de agua en árboles individuales sigue mecanismos a nivel de hoja. La inundación también afecta, la conductancia estomática, y el potencial hídrico (Naidoo, 1983), reduce el tamaño de la plántula, su diámetro, área foliar y biomasa total en *Bruguiera gymnorrhiza*, respecto a controles de saturación (Krauss y Allen, 2003).

Además, estas evaluaciones de los efectos de la inundación sobre las relaciones hídricas, deben considerar la presencia de sales, ya que los manglares son halófitas facultativas y a ciertos niveles de salinidad se pueden alcanzar óptimos crecimientos. Así, mayor salinidad promueve una mayor demanda en el ajuste osmótico que salinidades bajas (Méndez-Alonzo *et al.*, 2016; Naidoo, 1985).

1.1.5.3. Crecimiento y asignación de biomasa

El hidroperíodo, como factor que modifica los procesos biogeoquímicos y la disponibilidad de recursos como nutrientes, puede inducir modificaciones en las tasas de crecimiento de las especies de manglar en un rango amplio de niveles y duración de la inundación.

Por ejemplo, se ha reportado que la inundación del suelo con agua dulce reduce el tamaño de la hoja de *L. racemosa* y *R. mangle*, y disminuye el peso seco foliar en *A. germinans*. (Pezeshki *et al.*, 1990); mientras que por otro lado aumenta la producción de hojas en plántulas de *R. mangle* a un nivel bajo de inundación, respecto a niveles medios (Ellison y Farnsworth, 1993).

Adicionalmente, a un nivel bajo de inundación, las plántulas de *R. mangle* fueron más pesadas y altas al momento de la cosecha que los de nivel medio (Ellison y Farnsworth, 1993). También se han observado altas tasas relativas de crecimiento en las primeras etapas de inundación experimental, seguida de un decremento posterior.

Algunos estudios también sugieren un retraso en las tasas de crecimiento por la presencia de ácido sulfúrico en niveles altos de inundación (McKee, 1993a). Mientras que otras plantas de manglar, como *Bruguiera gymnorhiza*, reducen sus tasas relativas de crecimiento conforme aumenta la duración de la inundación, y otras como *Kandelia candel* no experimentan reducciones significativas, ya que asigna menos carbono a la parte aérea en respuesta a la inundación (Ye *et al.*, 2003).

Observaciones en campo y resultados de experimentos controlados de inundación, han demostrado que la supervivencia relativa y el crecimiento de las especies de manglar varían con la profundidad y la duración de la inundación (McKee 1993a, 1993b, 1995). Una explicación para este desarrollo diferencial son las diferencias interespecíficas en la habilidad para evitar deficiencias de oxígeno cuando las plántulas son periódicamente inundadas.

1.1.6. *Rhizophora mangle* L. como especie de estudio

El mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) es la especie de manglar con mayor distribución en el neotrópico, ocupando amplios rangos de salinidad, inundación y luz (Tomlinson, 2016; Ellison y Farnsworth, 1993). Se encuentra desde zonas intermareales bajas hasta zonas con alta presencia de mareas, debido a su gran plasticidad morfológica, fisiológica y anatómica (Lugo y Snedaker, 1974; Pezeshki *et al.*, 1990; Ellison y Fransworth, 1993).

Por ello resulta ser una especie adecuada para estudiar los efectos de diferentes gradientes, tanto de estresores (salinidad, sulfuros) y recursos (nutrientes), como del hidroperíodo.

1.2. JUSTIFICACIÓN

Muchos estudios han estimado la influencia de las modificaciones en los niveles de factores como nutrientes y salinidad, en el crecimiento de plántulas de manglar. Pero pocos se han referido a las diferencias en las características del hidroperíodo, a pesar de que bajo situaciones naturales el establecimiento de las especies de manglar también está relacionado a la adaptabilidad y la tolerancia a las inundaciones.

Este estudio es de los primeros en considerar la etapa de propágulo como objeto de investigación, con el fin de determinar la influencia de las características del hidroperíodo como efecto directo de las mareas, sobre el crecimiento inicial y la fisiología de *Rhizophora mangle* L.

La información del papel del hidroperíodo en *R. mangle* servirá de base para estrategias de rehabilitación y restauración de manglares en zonas intermareales, así como conocimiento preliminar de las implicaciones que el aumento en el nivel medio del mar, pueda tener sobre el funcionamiento y conservación de esta especie en zonas de franja.

1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- a. ¿Qué condiciones de hidroperíodo ejercen mayor influencia sobre variables morfológicas y fisiológicas en las primeras etapas de crecimiento de los propágulos de *Rhizophora mangle*?
- b. ¿De qué manera el hidroperíodo modulará el crecimiento inicial, la asignación de biomasa y la fisiología (relaciones hídricas e intercambio de gases) de *Rhizophora mangle* L?

1.4. HIPÓTESIS

- a. Tiempos prolongados y niveles altos de inundación ejercen una barrera entre la planta y la atmósfera que resulta en una privación del oxígeno a la raíz; por lo que los óptimos de crecimiento de esta especie se registrarán a tiempos de inundación cortos (3 horas) y niveles bajos de inundación (0 cm), así como la fisiología se verá afectada a tiempos prolongados (12 horas) y niveles altos (15 cm).

- b. Debido a que los manglares presentan características metabólicas y anatómicas que le permiten soportar diferentes tiempos de inundación, las plántulas en la primera fase de crecimiento apostarán a alcanzar una altura que les permita reducir los efectos del nivel de inundación, tanto para llevar a cabo fotosíntesis como para mejorar la aireación hacia la raíz.

1.5. OBJETIVO GENERAL

Determinar los efectos de dos componentes del hidroperíodo (duración y nivel de inundación) sobre el crecimiento inicial, el intercambio de gases, las relaciones hídricas y la asignación de biomasa en propágulos de *Rhizophora mangle* L. bajo condiciones de invernadero durante dos etapas de crecimiento (3 y 6 meses). Los resultados podrán proveer de información a considerar en proyectos de restauración con *R. mangle* en zonas con influencia de mareas.

1.6. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Obtener la tasa relativa de crecimiento de propágulos de *R. mangle* L., considerando atributos funcionales como el área foliar específica, la fracción de masa foliar y la tasa de asimilación neta.
- Identificar las prioridades en la asignación de biomasa por componente (hoja, tallo, raíz) de propágulos de *R. mangle* L. a diferentes niveles (alto, medio, bajo) y tiempos de inundación mareal semidiurna (3, 6, 9 y 12 horas).
- Determinar las diferencias en las tasas fotosintéticas y el intercambio de gases.
- Medir el estatus hídrico foliar, a través de la medición de los potenciales hídricos y osmóticos.
- Determinar la combinación de nivel y tiempo de inundación que resulte en el mejor funcionamiento de *R. mangle*.

CAPÍTULO II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. COLECTA Y ESTABLECIMIENTO DE LOS PROPÁGULOS

Se colectaron 400 propágulos de *Rhizophora mangle* L. de un sitio intermareal en un manglar de franja localizado en la laguna costera de Celestún (20°51'22.7"N, 90°22'37.7"O). Esta laguna se caracteriza por recibir diariamente influencia tanto de la marea como de la interacción de agua subterránea proveniente del anillo de cenotes (Zaldívar-Jiménez *et al.*, 2010; Herrera-Silveira *et al.*, 1998). Esta colecta se hizo en el mes de noviembre de 2017.

El material vegetal recolectado tuvo una longitud promedio de 19 cm \pm 1.5 (sin contar la plúmula). A esta longitud se le denominó "altura efectiva de establecimiento", que representaría la altura máxima a la cual el propágulo puede intercambiar gases con el aire bajo condiciones inundadas.

Los propágulos fueron transportados al laboratorio de fisiología del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY, Mérida), donde se midió el peso fresco, así como el diámetro menor y el diámetro mayor, correspondiente a la base de la plúmula y a la parte más engrosada del propágulo, respectivamente.

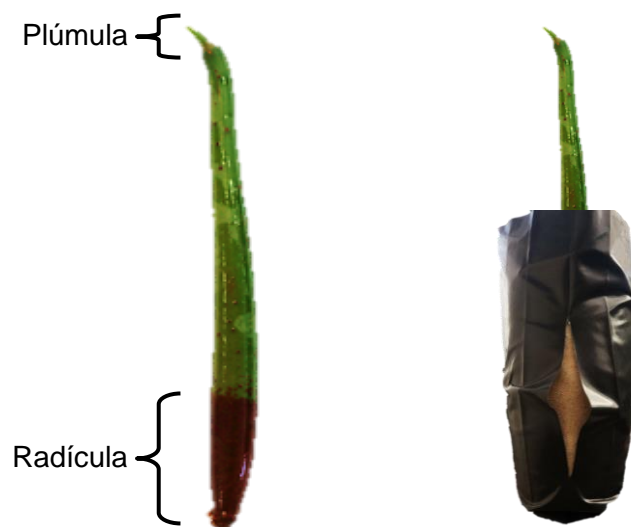


Figura 2.1 Partes del hipocótilo o propágulo de *Rhizophora mangle* L. (izq) y representación del método de plante de propágulos utilizado en este experimento (der).

Los propágulos fueron plantados en bolsas de polietileno tipo vivero de (9×22×4 cm). La profundidad de siembra fue de aproximadamente 9 cm, dejando 10 cm sobre la superficie, considerando esta última como la altura de establecimiento (sobre el nivel del suelo).

Cada bolsa contenía una mezcla de arena con agrolita (3:1), para que existiera una buena aireación y evitar compactación del suelo, así como permitir la retención de humedad y nutrientes. Se realizaron cortes a los costados de las bolsas y se colocó una capa de malla antiáfidos (40×40/16×16) rodeando el interior de las bolsas para permitir el drenaje del agua dentro de las bolsas y retener el suelo al tiempo que se vaciaban de agua (Figura 2.1.). Adicionalmente, otra capa de malla fue agregada en la parte superior de cada bolsa, con el fin de retener el sustrato durante los tiempos de completa inmersión en agua.

Posteriormente, las plantas fueron colocadas aleatoriamente dentro de nuestro simulador de mareas (descrito en la siguiente sección), dentro del invernadero.

2.2. DISEÑO DEL EXPERIMENTO

2.2.1. Simulador de mareas

Con ayuda de la unidad de Instrumentación del CICY, se construyó un sistema de circulación de agua para simular las mareas semidiurnas. El diseño del sistema fue modificado de Chen *et al.*, (2005). Tres cajas por línea fueron conectadas para cada tiempo de inundación dentro del simulador y paralelamente se establecieron tres cajas, para el tratamiento de siempre inundado. Se utilizaron cajas de plástico de uso rudo con dimensiones de 71×42×32 cm (0.095 m³).

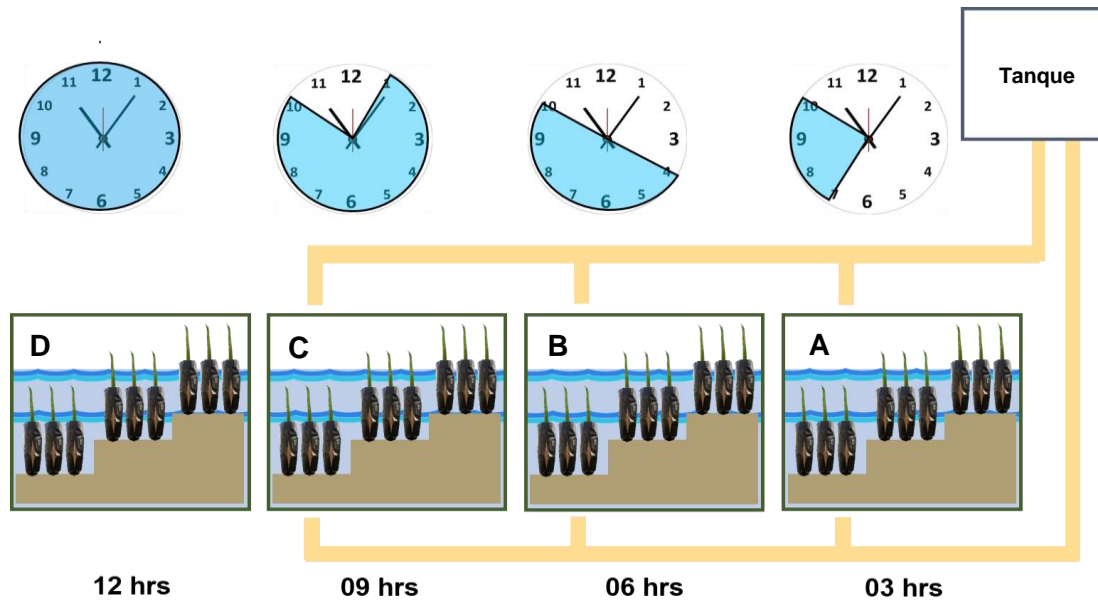


Figura 2.2 Representación simplificada del sistema de simulación de mareas. El área sombreada en azul dentro de las cajas representa el nivel alcanzado por la columna de agua. Mientras, el área sombreada en el reloj indica las horas que permanecieron inundadas las plantas en un ciclo de 12 horas. Considerando dos ciclos por día.

La programación de llenado de las cajas quedó de la siguiente forma: la línea C se comenzó a llenar a la 1:00 am; después de tres horas, a las 4:00 am, se comenzó a llenar la fila B; y posterior a tres horas más se llenó la fila A, a las 7:00 am. El primer vaciado ocurrió a las 10:00 am. El siguiente ciclo de inundación inició a las 13:00, 16:00 y 19:00 horas para las filas C, B y A, respectivamente; y terminó con el vaciado a las 22:00 horas.

En total, las filas A, B y C permanecieron inundadas durante 3, 6 y 9 horas, respectivamente; para cada ciclo de inundación. Mientras, la fila D se mantuvo inundada durante 12 horas en un ciclo. (Figura 2.2). Este arreglo en los tiempos de inundación semidiurna se mantuvo durante tres y seis meses y medio que duró el experimento.

Se mantuvieron tanto la salinidad como la concentración de nutrientes constantes (Medina, 1999), durante cada fecha de adición de agua. Se agregó un gramo de fertilizante comercial Peters por litro de agua, el cual tenía una fórmula 20-20-20 de N, P, K adicionado con micronutrientes (Scotts, Allentown, Pa.). Se utilizó agua de toma residencial en un tanque de 450 L. Se agregó sal de mar comercial proveniente de la salinera de Celestún para obtener una salinidad de 10 g/L o ppm, correspondiente a una condición baja de salinidad de un manglar de franja.

El reemplazo de agua se realizó cada 15 días para las cajas A, B y C; y cada 7 días para la caja D. Adicionalmente, cada 7 días se agregó agua a las cajas, con el fin de recuperar el agua perdida por evaporación.

2.2.2. Colocación de las plántulas

Un número de entre 32 a 36 plántulas fueron colocadas aleatoriamente por caja en cada línea de llenado. Entre diez a doce de estas plántulas fueron asignadas a cada nivel de inundación dentro de cada caja. Tres niveles de inundación fueron elegidos: 1) nivel alto (aprox. 15 cm sobre el suelo o 5 cm sobre la plúmula del propágulo), 2) nivel medio (5 cm sobre el suelo y a la mitad del propágulo) y 3) nivel bajo o saturado (al ras del suelo) (Figura 2.3).

Cada diez a catorce días se rotaron las plantas dentro de cajas y entre líneas, para minimizar el efecto que pudieran presentar debido a la posición de las cajas.

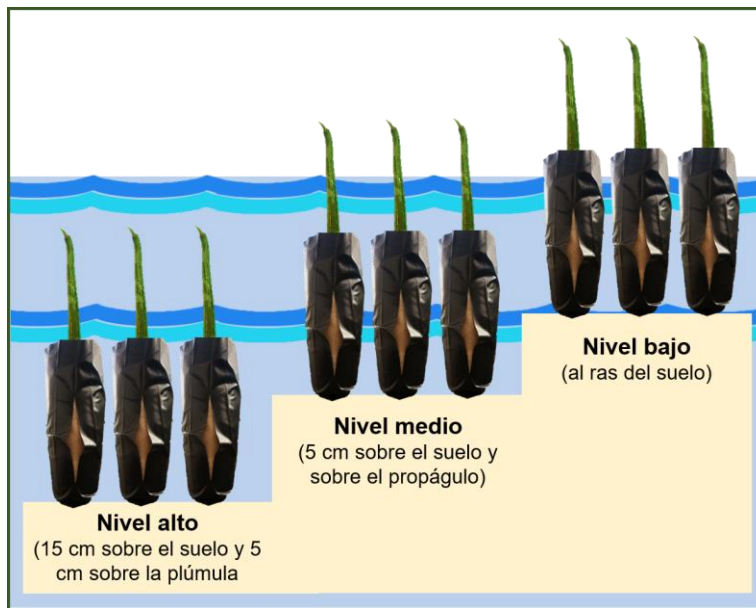


Figura 2.3 Representación de los niveles de inundación dentro de cada caja, para cada línea de tiempos de inundación.

2.3. MEDICIÓN DEL MICROAMBIENTE

El microambiente fue caracterizado en dos componentes. El primero referido a las condiciones microambientales del aire sobre las plantas, en el simulador de mareas. El segundo referido a las características fisicoquímicas del agua utilizada, según la duración de la inundación

2.3.1. Microambiente aéreo

Se instalaron sensores para medir la temperatura (°C) y humedad relativa (HR, %) del aire (Temp Smart Sensor, S-TMB-M003, Onset); así como el flujo de fotones fotosintéticos (FFF, luz visible; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a través de un sensor cuántico (Photosynthetic Light (PAR) Smart Sensor, S-LIA-M003, Onset, EEUU) conectados a un registrador HOBO en una estación meteorológica portátil (U30-NRC Weather Station Starter Kit, Onset). Los sensores estuvieron ubicados a 70 cm sobre las cajas donde se encontraban las plántulas. Se registraron datos cada 10 segundos, con promedios cada 10 minutos a partir del 17 de enero y hasta el 06 de junio de 2018.

Para caracterizar la demanda evaporativa del aire se siguió la metodología propuesta por Jones (2014) para el déficit de presión de vapor (DPV) de acuerdo las siguientes ecuaciones:

$$DPV = e_{s(T)} - e$$

De donde e es la presión parcial de vapor de agua en el aire (en Pa); y $e_{s(T)}$ es la presión parcial de saturación del vapor de agua (svp en Pa) en función de la temperatura. A su vez $e = HR \times e_{s(T)}$; y el svp se obtiene de la ecuación:

$$e_{s(T)} = f\left(a \exp\left(\frac{bT}{c + T}\right)\right)$$

con T como la temperatura del aire en °C, y los valores de los coeficientes empíricos son:

$$a = 611.21, b = 18.678 - (T/234.5), c = 257.14, f \cong 1.0007 + 3.46 \times 10^{-8} \text{ (en Pa)}$$

2.3.2. Variables fisicoquímicas del suelo y agua

Las mediciones sobre las características fisicoquímicas del agua fueron tomadas cada 15 días aproximadamente, teniendo al menos dos mediciones por mes. Se obtuvieron valores de salinidad (ppm), temperatura (°C), conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$), y oxígeno disuelto (mg l^{-1}); con ayuda de una sonda multiparamétrica (Modelo Pro2030, YSI, Yellow Springs). Las mediciones de potencial de óxido-reducción (Eh, en mV) de forma directa en el sustrato se realizaron con un electrodo de platino y un electrodo calomel de referencia; ambos conectados a un voltímetro (Cole Parmer 5938-10). La calibración de los electrodos se llevó a cabo con una solución amortiguadora pH 4 con quinidrona (25 °C).

Las mediciones del agua superficial se tomaron en tres puntos distintos en cada caja con plantas, a una profundidad de aproximadamente 20 cm, teniendo nueve mediciones por tiempo de inundación en cada fecha. Los datos de Eh se tomaron cercanos a la zona de raíces, aproximadamente a 8 cm de profundidad del suelo. Estas mediciones se realizaron antes de la hora de descarga diurna de las cajas, es decir, entre las 8:30 y 10:00 horas de cada día de medición.

2.4. MUESTREO DE VARIABLES FISIOLÓGICAS

2.4.1. Eficiencia máxima de la clorofila (Fv/Fm)

La fluorescencia máxima de la clorofila (Fv/Fm) es un indicativo del funcionamiento del fotosistema II en las plantas. Los valores óptimos de Fv/Fm rondan los 0.83 (Johnson *et al.*, 1993, y Bjorkman y Demming, 1987 en Maxwell y Johnson, 2000). Bajo algún tipo de estrés este valor decrece, indicándonos algún grado de alteración en el fotosistema II.

Las mediciones de Fv/Fm se llevaron a cabo mediante el método de luz saturante, con ayuda de un Analizador de Rendimiento de Fotosíntesis (MINI-PAM-II, Walz, Germany). La fluorescencia máxima se cuantificó en fechas antes a las mediciones de intercambio

de gases. De dos a tres hojas por planta (nueve a doce por tratamiento) fueron tomados pre-alba, entre las 4:00 am y 5:30 am.

2.4.2. Curvas de luz y asimilación de CO₂

Con ayuda de un Sistema Portátil para la medición de la Fotosíntesis (CIRAS-2, PP Systems International, Inc., Amesbury, Massachusetts, U.S.A.), se llevaron a cabo curvas de luz a nueve niveles de intensidad de iluminación (0, 200, 500, 700, 800, 1000, 1200, 1500, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con una fuente de luz LED). A través de esta curva se obtuvieron los valores de tasa de asimilación (A), conductancia estomática (g_s), evapotranspiración y concentración de CO₂ intercelular (C_i). Así como la asimilación máxima (A_{max}), que fue utilizada en los análisis estadísticos.

Estas mediciones se realizaron en una hoja madura, de tres individuos por tratamiento. Fueron tomadas entre las 9:30 am y 12:30 pm en días soleados previos a las mediciones hídricas y las cosechas. Se tomó la concentración atmosférica de CO₂ mundial como referencia ($400 \mu\text{mol mol}^{-1}$) Las mediciones no se realizaron en el tratamiento de nivel alto a 12hrs de inundación en la primera cosecha debido a que no había área foliar suficiente.

2.4.3. Potenciales hídricos y osmóticos

Cuando las plantas tuvieron de dos a tres pares de hojas maduras (alrededor de 90 días para la primera cosecha; y 200 días para la segunda cosecha), y posterior a la medición de fotosíntesis; la mitad de las hojas fueron cosechadas pre-alba (entre 4:00 am y 5:30 am). Inmediatamente fueron transportadas al Laboratorio de fisiología ambiental de plantas del CICY para realizar las mediciones de potenciales hídricos y osmóticos máximos.

Para el transporte, las hojas fueron envueltas en papel aluminio y colocadas dentro de bolsas plásticas sellables en hielo. El potencial hídrico se midió con un Potenciómetro de Punto de Rocío (WP4), usando de tres a cinco hojas por tratamiento en cada caja. Para el potencial osmótico, de tres a cinco discos de hojas fueron cortados y puestos en nitrógeno líquido para su posterior medición en un Osmómetro de Presión de Vapor (VAPRO 5520, Wescor).

Las mediciones de potenciales hídrico y osmótico mínimos se realizaron una vez terminados las mediciones de potenciales máximos (entre 93 y 95 días de experimento

para la primera cosecha) alrededor de las 12:00 pm – 13:30 pm del día. Las mediciones se continuaron como se describió anteriormente.

La segunda medición de potenciales se realizó antes de que tuviera lugar la segunda cosecha, alrededor de 200 días de experimentación.

2.5. MUESTREO DE VARIABLES DE CRECIMIENTO Y ASIGNACIÓN DE BIOMASA

Los análisis de crecimiento proveen información sobre el funcionamiento de una planta bajo diferentes condiciones. Además, es una aproximación que utiliza datos sencillos de cuantificar. El indicador más utilizado es la tasa relativa de crecimiento (RGR, por sus siglas en inglés “Relative Growth Rate”). Pero otros análisis también incluyen a diferentes estructuras de las plantas (como hojas, tallos, raíces, flores, etc.). Por tanto, se obtuvieron los datos que se detallan a continuación.

El área foliar y el peso húmedo de las hojas enteras de cada planta fueron medidas antes de ser colocarlos en el Potenciómetro de Punto de Rocío o antes de ser sumergidas en nitrógeno líquido (para potenciales osmóticos). El área foliar fue cuantificada en un Medidor de Área Foliar (LI-3100, LI-COR, Lincoln, Nebraska, U.S.A.) y el peso húmedo con una balanza analítica (Modelo PB403-S Metler Toledo, precisión 0.001 g). La medición del área se realizó tres veces por cada hoja. El promedio de estas mediciones por hoja, fueron utilizadas como valor por planta.

Una vez colectadas las muestras foliares para potenciales (hídricos y osmóticos), se cosecharon de 4-5 plantas por tratamiento (nivel-tiempo) en cada caja. Las plantas fueron lavadas para eliminar el sustrato de raíces y transportadas al laboratorio de fisiología. Una vez allí, fueron separadas por componente (tallo, hipocótilo, raíz y hojas). Se determinó el peso fresco de cada componente, así como la longitud y diámetros del tallo. Posterior a las mediciones en fresco, cada componente fue colocado en una secadora a 70°C durante tres días.

Posteriormente, se pesó cada componente para determinar la biomasa seca asignada a cada componente. Para los análisis de la biomasa total y del crecimiento relativo de cada planta no se incluyó el hipocótilo.

2.5.1. Estimación de la tasa relativa de crecimiento (RGR)

La tasa relativa de crecimiento (RGR, por sus siglas en inglés), está definido como la tasa de incremento en masa de la planta, por unidad de masa (ya presente en la planta) por unidad de tiempo (Lambers *et al.*, 2008; Evans, 1972).

El RGR fue calculado mediante el método funcional, el cual asume que el carbono de toda la planta es el resultado de la fotosíntesis menos la respiración (tasa de fotosíntesis por unidad de área foliar, URL o tasa de asimilación neta, NAR), así como el área foliar específica (SLA) y la fracción de masa foliar (LMF) (Poorter *et al.*, 2012; Evans, 1972). A su vez, el producto del área foliar específica por la fracción de masa foliar, puede ser resumido como la razón de área foliar (LAR).

Las mediciones de área y peso foliar, así como peso total de la planta se utilizaron para calcular los parámetros de la tasa relativa de crecimiento, partir de las siguientes fórmulas:

Cuadro 2.1 Fórmulas utilizadas para el cálculo de la tasa relativa de crecimiento. Modificado de Poorter *et al.*, (2012) y Hunt (1978).

Variable	Fórmula	Unidades
Tasa de asimilación neta (NAR)	$NAR = \frac{dW \times d \ln_{AF}}{dt \times dAF}$	$\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$
Área foliar específica (SLA)	$SLA = \frac{\text{área foliar}}{\text{biomasa foliar}}$	$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$
Fracción de masa foliar (LMF)	$LMF = \frac{\text{biomasa foliar}}{\text{biomasa de la planta}}$	g g^{-1}
Tasa relativa de crecimiento (RGR)	$RGR = NAR \times SLA \times LMF$	$\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$

La "d" representa el diferencial de variables en dos tiempos de medición. Para W (masa de la planta), AF (área foliar), t (tiempo), y lnAF (logaritmo natural del área foliar).

2.5.2. Asignación de biomasa

Dado que los flujos de carbono no son fácilmente medibles (en contexto de la planta completa), la mejor forma de evaluarlos es en términos de la biomasa presente en cada órgano o componente. En este sentido, se consideró la cuantificación de biomasa para cada componente según la función principal que presentan. Es decir, las hojas, como principales órganos fotosintéticos; las raíces, como órgano de absorción de agua y nutrientes; y el tallo, como órgano de soporte y transporte (conexión entre fuentes y sumideros).

Se calculó la fracción de biomasa asignada a cada componente, como la división de la biomasa del componente entre la biomasa total de la planta.

Para los seis meses y medio de duración del experimento, adicionalmente se diferenció la biomasa de ramas, correspondiente a la masa de las ramificaciones y de las hojas contenidas en ellas. Sin embargo, los análisis también se hicieron para la adición de la biomasa de hojas en ramas con el resto de las hojas de la planta, así como para el peso de ramificaciones junto con la biomasa del tallo principal (en la sección de resultados).

También se caracterizó el tallo principal de las plantas, a través de: la longitud del tallo (en cm, también tomada como altura de la planta) y el área basal (calculado con la fórmula de la elipse, ya que se tomó el diámetro en dos direcciones del tallo). Adicionalmente, se calculó la longitud específica del tallo, como la relación de la longitud alcanzada por el tallo por cada gramo de biomasa asignado a él.

2.6. ANÁLISIS DE DATOS

Para cada tiempo de inundación (3, 6, 9 y 12 horas) hubo una caja dividida en tres niveles de inundación (0, 5 y 15 cm), que formaron 12 interacciones o tratamientos. En cada uno de esos tratamientos se tuvieron de 11 a 12 plantas, es decir, de 33 a 36 plantas por caja.

Hubo 3 réplicas para cada tratamiento, de los cuales se utilizaron de 3 a 5 plantas para la medición de las diferentes variables como se explicó en la sección anterior. Por tanto, para evitar pseudo-replicación se realizaron promedios de las variables obtenidas por cada grupo de plantas en cada tratamiento y caja. De esta forma se obtuvieron tres

réplicas por cada interacción de factores (nivel-tiempo), con los cuales se realizaron los siguientes análisis.

Para cada variable a probar se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (Levene o Bartlett). En algunos casos se utilizaron las pruebas de Levene con base en la media, cuando se cumplió normalidad, y basado en la mediana cuando no. Cuando no se cumplió normalidad se prosiguió a probar los supuestos con las variables transformadas. Las principales transformaciones fueron: logaritmos con base diez, logaritmos neperianos e inversos.

Para variables que cumplieron ambos supuestos, se realizaron pruebas de t , así como Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías (con factores N y T, incluyendo interacción, dentro de cada cosecha), o de una vía (con factor el nivel 'N' o el tiempo 'T' de inundación) para encontrar diferencias dentro de cada factor.

Si el supuesto de normalidad no se cumplió (aún con las variables transformadas), se evaluó la asimetría de la distribución en cada nivel de cada factor, para proseguir a una prueba H de Kruskal-Wallis (K-W). O en su defecto se realizaron ANOVAs con Factores de Bayes (BF).

Cuando hubo diferencias significativas en los ANOVAs, se realizaron pruebas *post hoc* HSD de Tukey y pruebas de Newman Keuls (SNK). Para el caso de K-W, las pruebas fueron Wilcoxon con ajuste de holm (para test dos a dos) y de Dunn con ajuste de Benjamini-Hochberg.

Para el caso de los ANOVAs con Factores de Bayes, los valores fueron reportados como inversos de BF (BF_{10}), donde un $BF_{10} > 1$, implica que los datos son n veces mejor soportados por la hipótesis alternativa que por la nula. Adicionalmente, se siguieron las reglas de decisión de Jarosz y Willey (2014).

Para la regresión lineal simple y polinomiales, se comprobaron los supuestos de linealidad, independencia, normalidad y homocedasticidad de residuales. Para las regresiones lineales múltiples se probaron los mismos supuestos, además de multicolinealidad, inflación de la varianza y auto-correlación. Los mejores modelos fueron elegidos mediante el criterio de Akaike y el valor de inflación de varianza.

Para los Análisis de Componentes Principales (PCA) se tomaron únicamente aquellas variables que fueron significativas para cada fecha de medición.

Debido a que durante la primera fecha de colecta no se tuvieron datos del tratamiento de nivel alto y tiempo 12 horas, se realizaron los ANOVAS para tiempos 3 a 9 horas, y pruebas de t para diferenciar entre niveles medio y bajo a 12 horas de inundación. Lo mismo aplicó para la tasa relativa de crecimiento en la segunda fecha de medición.

Todos los análisis se realizaron en RStudio versión 0.99.442 (RStudio Team, 2015). Los gráficos fueron realizados en R Studio y en SigmaPlot 11.0.

CAPÍTULO III. RESULTADOS

3.1. MICROAMBIENTE AÉREO

El promedio del déficit de presión de vapor (DPV), tanto pre-alba como al mediodía, fue mayor durante las mediciones de potenciales en el mes de marzo que durante junio. Los valores de DPV promedio para las mediciones pre-alba fueron 0.56 ± 0.02 y 0.50 ± 0.01 ($t=35.224$; $p<0.001$) y para el medio día fueron 3.39 ± 0.18 y 2.5 ± 0.15 ($t=74.373$; $p<0.001$), para marzo y junio, respectivamente.

Por su parte, el flujo fotónico fotosintético (FFF) recibido durante los días de medición de las variables fisiológicas, no fue diferente entre ambos meses ($t=0.985$, $p=0.362$) (Cuadro 5.1-5.2; Figura 3.1).

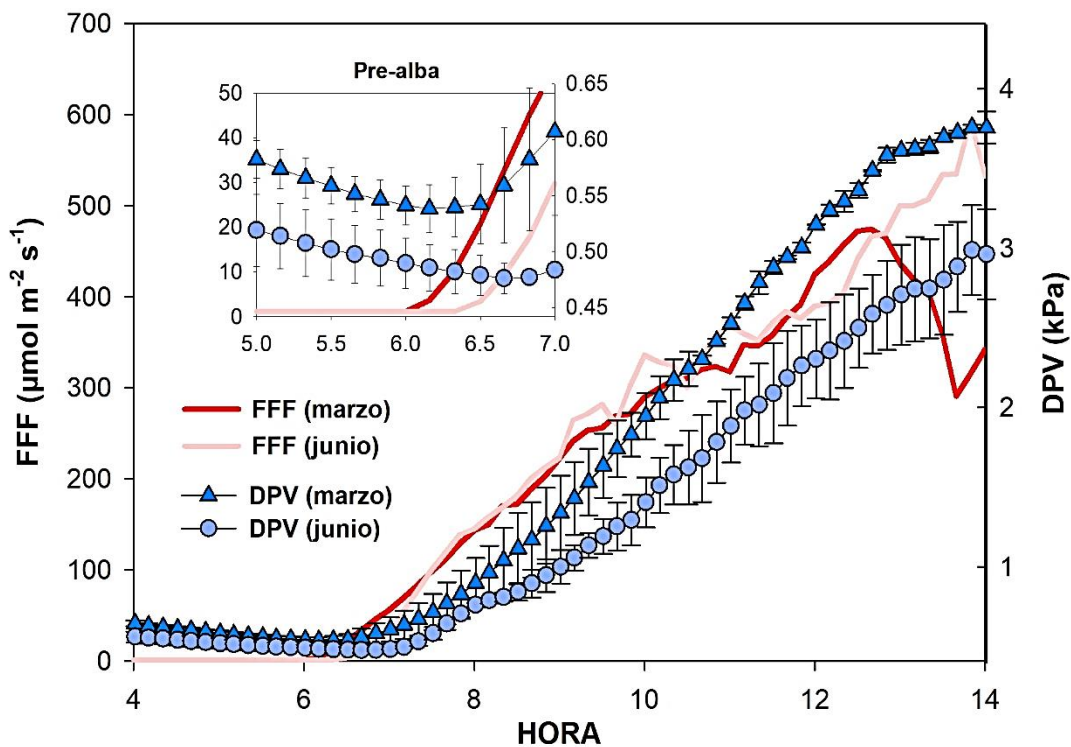


Figura 3.1 Comportamiento del Flujo Fotónico Fotosintético (FFF) y el Déficit de Presión de Vapor (DPV, en kPa), correspondientes a los días de medición de las variables fisiológicas.

3.2. COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 3 MESES DE CRECIMIENTO

3.2.1. Físicoquímicos del agua y suelo

La temperatura del agua fue menor a doce horas de inundación (30.86 ± 0.08 °C), y mayor a nueve horas (31.62 ± 0.31 °C) ($H=15.45$, $p<0.001$), mientras que la salinidad fue mayor a tres horas de inundación y menor a nueve horas con 9.82 ± 0.29 ppm y 9.16 ± 0.49 , respectivamente ($H=11.79$, $p<0.05$; Cuadro 5.4-5.5, Figura 3.2).

El oxígeno disuelto en el agua fue mayor a tiempos intermedios (6.23 ± 0.35 mg l⁻¹ a 6 horas y 6.02 ± 0.38 mg l⁻¹ a 9 horas), pero se mantuvo más bajo a 3 horas de inundación, con 4.82 ± 0.22 mg l⁻¹ ($F=24.32$, $p<0.001$).

El potencial de óxido-reducción no fue significativamente diferente entre tratamientos. Sin embargo, la tendencia fue a disminuir conforme aumentó el tiempo de inundación; desde 134.33 hasta 125.26 mV, a 3 y 12 horas, respectivamente ($F=1.907$, $p=0.151$) (Cuadro 5.5; Figura 3.3).

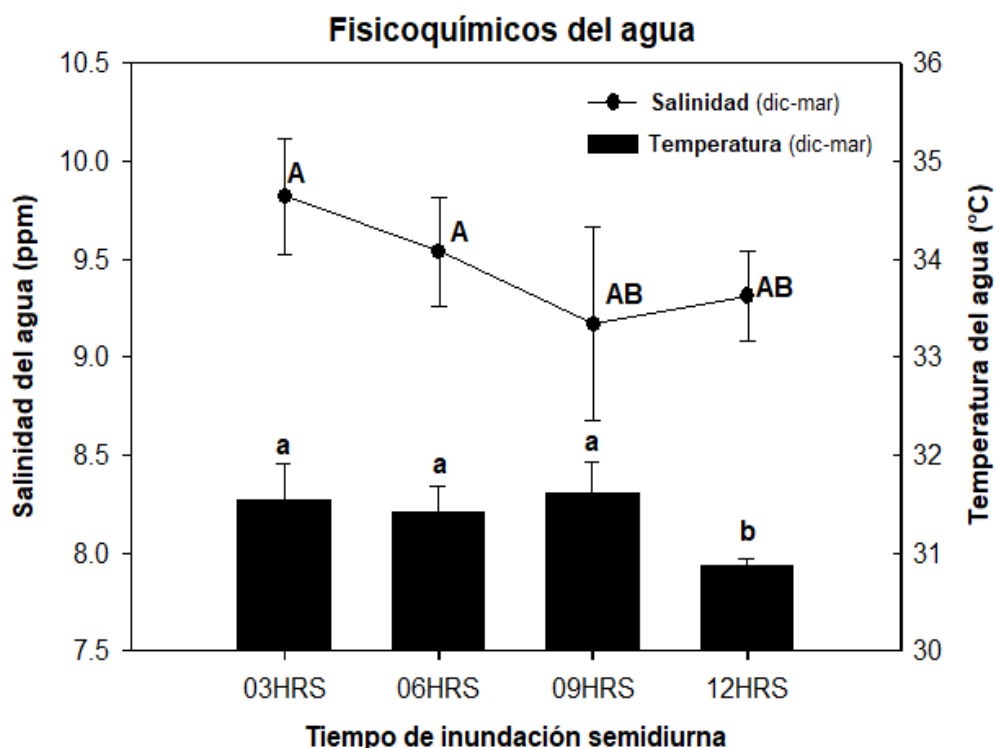


Figura 3.2 Temperatura y salinidad superficiales. Obtenidos a 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p<0.05$ entre tiempos de inundación para cada variable medida.

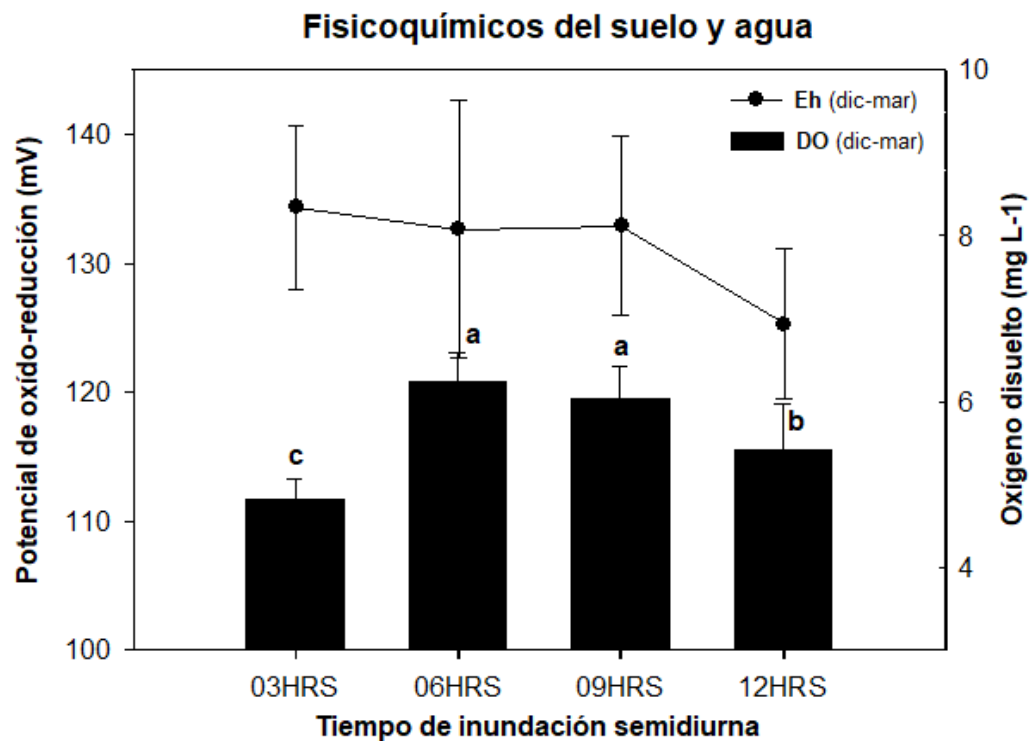


Figura 3.3 Potencial de óxido-reducción (Eh, en miliVoltios) a 10 cm del suelo, y contenido de Oxígeno Disuelto (en mg/litro) a aprox. 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p < 0.05$ entre tiempos de inundación para cada variable medida.

3.2.2. Muestreo de variables fisiológicas

3.2.2.1. Eficiencia máxima de la clorofila y curvas de luz

La fluorescencia de la clorofila fue medida únicamente en el mes de marzo, y ésta no presentó alta variación a lo largo de los niveles y tiempos de inundación. Los valores más altos de eficiencia máxima del fotosistema II (F_v/F_m) se registraron a tiempos intermedios (6 y 9 horas) y dentro de estos tiempos no fueron afectados por el nivel. Sin embargo, todos ellos fueron mayores a 0.81 (Cuadro 5.6 y 5.11; Figura 3.4).

El tratamiento con mayor valor de F_v/F_m fue el nivel bajo a 9 horas (0.829 ± 0.005), seguido del nivel medio a 6 horas (0.826 ± 0.1). Mientras el valor menor se obtuvo tanto en el nivel bajo a 12 horas, como al nivel alto a 3 horas (0.811 ± 0.003). No hubo un efecto sobre F_v/F_m del nivel ($F=0.971$, $p=0.398$), ni del tiempo ($F=2.676$, $p=0.096$), ni la

interacción ($F=0.601$, $p=0.667$), para tiempos de 3 a 9 horas. Tampoco hubo un efecto del nivel ($t=-0.652$, $p=0.549$) para tiempos prolongados de 12 horas (Cuadro 5.6; Figura 3.4).

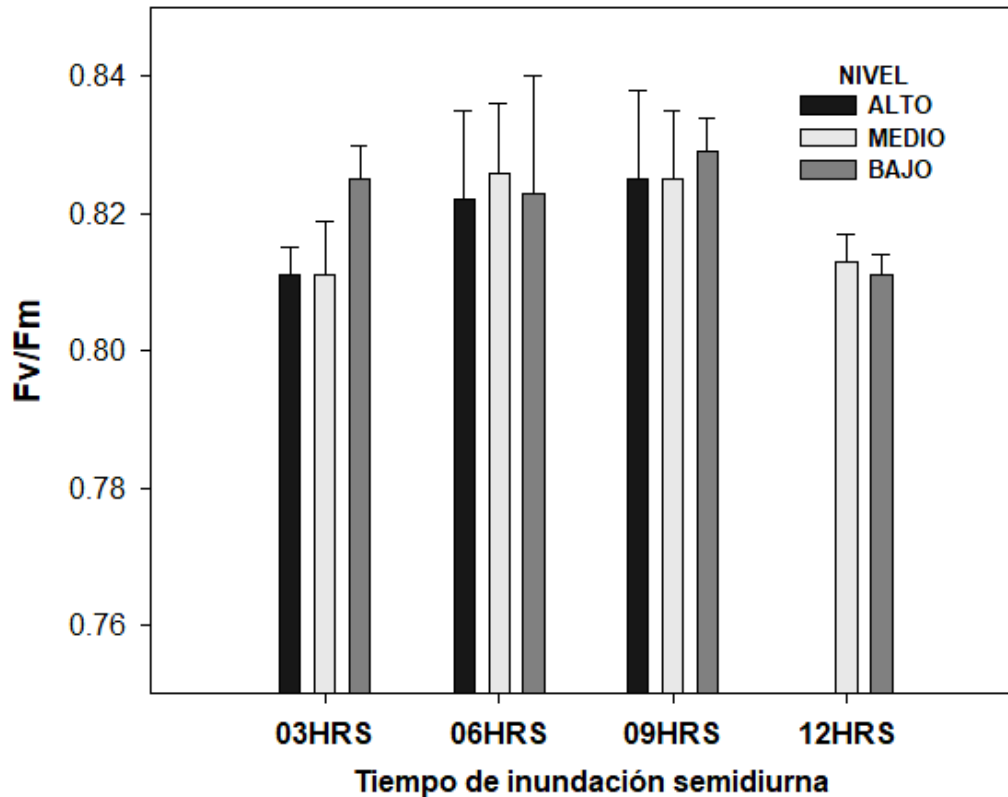


Figura 3.4 Fluorescencia máxima de la clorofila (F_v/F_m) en el mes de marzo, para cada tiempo y nivel de inundación.

3.2.2.2. Curvas de luz y asimilación de CO_2

Para los tiempos de inundación intermitente (3, 6 y 9 horas de inundación semidiurna), tanto el nivel como la interacción, no tuvieron un efecto sobre la asimilación máxima de CO_2 (A_{\max}); mientras, que el tiempo sí tuvo un efecto ($F=3.94$; $p<0.05$). La A_{\max} fue mayor a nivel alto y tiempo 6 de inundación y menor a nivel alto y tiempo 9, con 18.87 ± 3.84 y $11.67 \pm 2.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (Cuadro 5.6 y 5.11; Figura 3.5).

Por su parte, en la inundación prolongada (12 horas) hubo un efecto del nivel ($t=-5.29$; $p<0.01$), siendo mayor en el nivel bajo ($15.53 \pm 0.93 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en el medio ($12.23 \pm 0.55 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

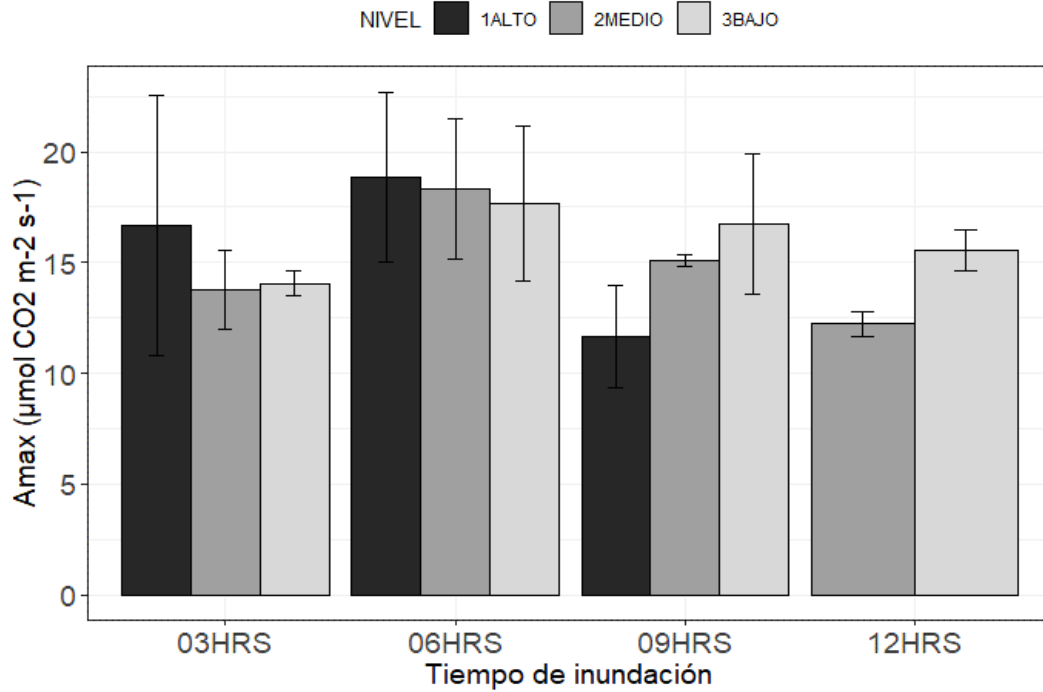


Figura 3.5 Asimilación máxima de CO₂, a diferentes niveles y tiempos de inundación.

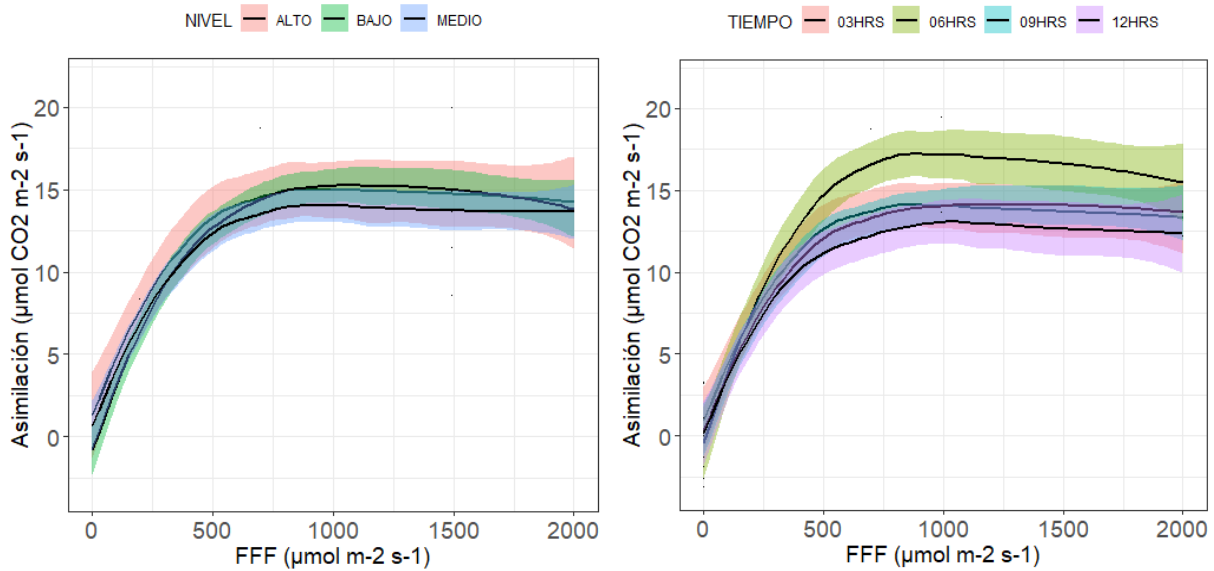


Figura 3.6 Curvas de luz y Asimilación de CO₂, a diferentes niveles de inundación (izq), y a diferentes tiempos de inundación (der) realizadas en el mes de marzo. El área sombreada sobre cada curva representa los intervalos de confianza al 95%.

A los tres meses de edad, *R. mangle* no presentó diferencias en el comportamiento de las curvas de luz, respecto al nivel. En cuanto al tiempo de inundación, el tiempo seis horas presentó una curva de luz con valores más altos que en los demás tiempos (Figura 3.6).

3.2.3. Potenciales hídricos y osmóticos

El factor nivel y la interacción nivel-tiempo tuvieron un efecto significativo sobre el potencial hídrico máximo ($P_{w,max}$) ($F=4.402$ y $F=5.885$, respectivamente), en tiempos de inundación intermitentes. Con inundación de 9 horas hubo mayor oscilación en el $P_{w,max}$, entre niveles, respecto a los demás tiempos de inundación, siendo mayor en el tratamiento Alto a 9 horas (-2.16 ± 0.09 MPa) y menor en el nivel medio a 9 horas (-2.65 ± 0.08 MPa). Asimismo, el nivel tuvo un efecto significativo sobre el $P_{w,max}$ en tiempos prolongados de inundación (12 horas), siendo mayor a un nivel bajo (-2.58 ± 0.06 MPa) que a un nivel medio (-2.74 ± 0.03 MPa) ($t=-3.449$, $p=0.026$).

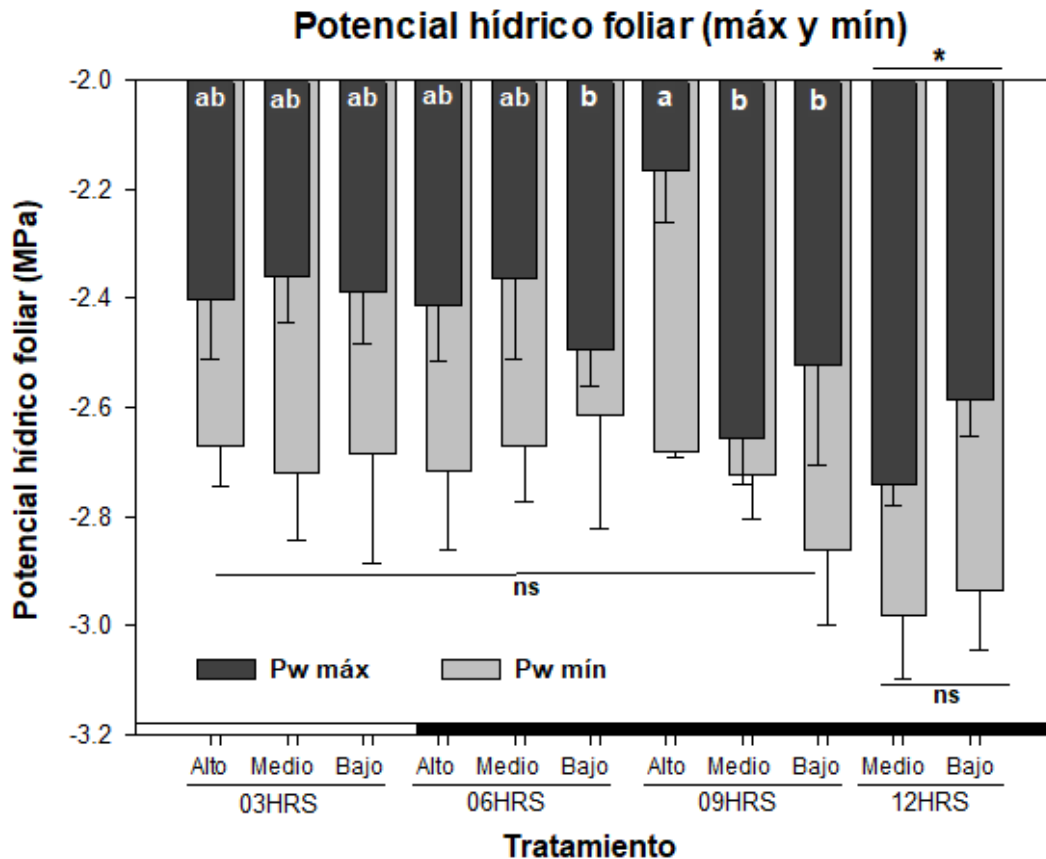


Figura 3.7 Potenciales hídricos máximos (gris oscuro), y mínimos (gris claro) por tiempo y nivel de inundación. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado.

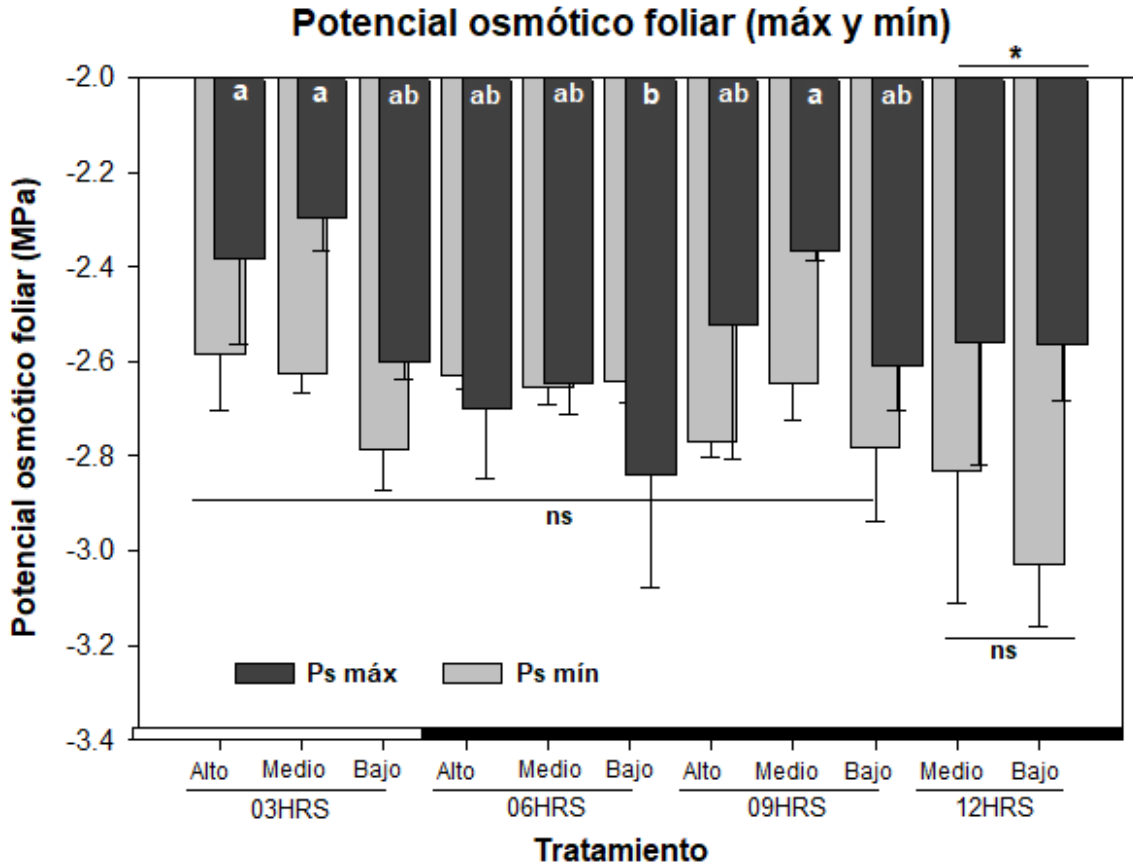


Figura 3.8 Potenciales osmóticos máximos (gris oscuro), y mínimos (gris claro) por tiempo y nivel de inundación. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado.

Por su parte, el potencial hídrico mínimo ($P_{w,min}$), tuvo menos fluctuaciones y no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los diferentes tratamientos, tanto en inundación intermitente como prolongada (Cuadro 5.6; Figura 3.7).

Respecto al potencial osmótico máximo ($P_{s,max}$), en los tratamientos intermitentes hubo un efecto tanto del nivel ($F=5.884$, $p<0.05$) como del tiempo de inundación ($F=9.473$, $p<0.01$). El mayor $P_{s,max}$ se encontró en el nivel medio a 3 horas de inundación (-2.29 ± 0.07 MPa), mientras el más bajo fue en el tratamiento bajo a 6 horas (-2.84 ± 0.23), seguido de alto a 6 horas (-2.69 ± 0.15). A tiempo de inundación prolongada (12 horas), no hubo efecto del nivel ($t=0.038$; $p=0.971$) (Figura 3.8). El potencial osmótico mínimo no presentó diferencias significativas entre tratamientos, tanto para tiempos prolongados como intermitentes (Cuadro 5.6).

3.2.4. Asignación de biomasa

El nivel en tiempos de inundación intermitentes (3, 6 y 9 horas) tuvo un efecto significativo sobre las variables estudiadas, excepto en la biomasa del tallo ($F=2.45$). El nivel en tiempos de inundación prolongados (12 horas) tuvo efecto sobre la biomasa del tallo ($t=2.94$, $p<0.05$), la fracción de masa a hojas ($t=2.86$, $p<0.05$) y a tallo ($t=6.37$; $p<0.01$), así como en la longitud ($t=3.94$; $p<0.05$) y la tasa relativa de crecimiento del tallo ($t=5.49$; $p<0.01$) (Cuadro 5.7 y 5.11).

Por su parte, el factor de tiempo de inundación tuvo efecto directo sobre el área basal ($F=6.32$; $p<0.01$), área foliar específica ($F=9.028$; $p<0.01$), biomasa de hojas ($F=4.159$; $p<0.05$), fracción de masa a tallo y la tasa relativa de crecimiento del tallo (Cuadro 5.7 y 5.11). Durante este período, las principales diferencias se dieron entre el nivel alto y bajo de inundación, siendo éstos, contrastantes. El nivel medio de inundación se comportó como alto o bajo a lo largo de las variables.

El nivel alto, respecto al nivel bajo, presentó: menor biomasa ($F=21.416$; $p<0.001$) y área de hojas ($F=6.364$; $p<0.01$), menor biomasa de raíces ($F=33.529$; $p<0.001$) y biomasa total ($F=15.733$; $p<0.001$), pero mayor longitud del tallo ($BF_{10}=2.29\times 10^6$). No hubo diferencias en la biomasa del tallo ($F=2.456$; $p=0.114$), por tanto, el tallo tuvo mayor longitud específica ($BF_{10}=1162.31$) y menor densidad ($F=7.897$; $p<0.01$), sin embargo, la tasa relativa de crecimiento del tallo fue mayor en niveles altos ($F=77.386$; $p<0.001$) (Cuadro 5.7 y 5.11; Figura 3.9 y 3.10).

En cuanto al tiempo de inundación, no hubo una tendencia marcada en la biomasa por componente y total. Las variables de longitud y tasa relativa de crecimiento del tallo fueron mayores a tiempos de inundación intermedios, pero no se mantuvo este comportamiento para las demás variables.

A tiempos intermitentes de inundación los tratamientos que presentaron mayor biomasa de raíces, hojas y total fue el nivel bajo a 9 horas de inundación, seguido del nivel bajo a 3 horas, mientras los que presentaron menor biomasa fueron los tratamientos de niveles altos de inundación, siendo el tiempo 9 el más bajo, seguido de 6 y 3 horas (Cuadro 3.1; Figura 3.9).

Cuadro 3.1 Valores promedio \pm d.e. de la biomasa por componente y total, de plántulas con tres meses de edad. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$), entre tratamientos dentro de cada componente de biomasa. Para tiempos de 3 a 9 horas; y diferencias entre niveles a tiempo 12 horas.

Tiempo	Nivel	Partición de biomasa (g)			
		Hojas	Raíces	Tallo	Total
3 horas	Alto	1.71 ^{bc} \pm 0.04	0.60 ^c \pm 0.02	0.74 ^a \pm 0.06	3.06 ^{bc} \pm 0.05
	Medio	1.87 ^{ab} \pm 0.20	0.74 ^b \pm 0.07	0.71 ^a \pm 0.12	3.34 ^{abc} \pm 0.38
	Bajo	2.10 ^a \pm 0.16	0.82 ^{ab} \pm 0.11	0.73 ^a \pm 0.04	3.65 ^{ab} \pm 0.21
6 horas	Alto	1.54 ^{bc} \pm 0.05	0.59 ^c \pm 0.05	0.82 ^a \pm 0.08	2.96 ^c \pm 0.10
	Medio	1.75 ^{abc} \pm 0.23	0.66 ^{bc} \pm 0.06	0.75 ^a \pm 0.09	3.17 ^{abc} \pm 0.38
	Bajo	1.79 ^{ab} \pm 0.07	0.76 ^{ab} \pm 0.07	0.65 ^a \pm 0.06	3.22 ^{abc} \pm 0.18
9 horas	Alto	1.44 ^c \pm 0.16	0.54 ^c \pm 0.03	0.75 ^a \pm 0.04	2.74 ^c \pm 0.23
	Medio	1.82 ^{ab} \pm 0.12	0.78 ^{ab} \pm 0.06	0.69 ^a \pm 0.01	3.30 ^{abc} \pm 0.19
	Bajo	2.12 ^a \pm 0.10	0.91 ^a \pm 0.04	0.73 ^a \pm 0.04	3.77 ^a \pm 0.18
12 horas	Medio	1.70 ^A \pm 0.10	0.77 ^A \pm 0.04	0.81 ^A \pm 0.06	3.29 ^A \pm 0.13
	Bajo	1.81 ^A \pm 0.12	0.75 ^A \pm 0.14	0.63 ^B \pm 0.08	3.19 ^A \pm 0.33

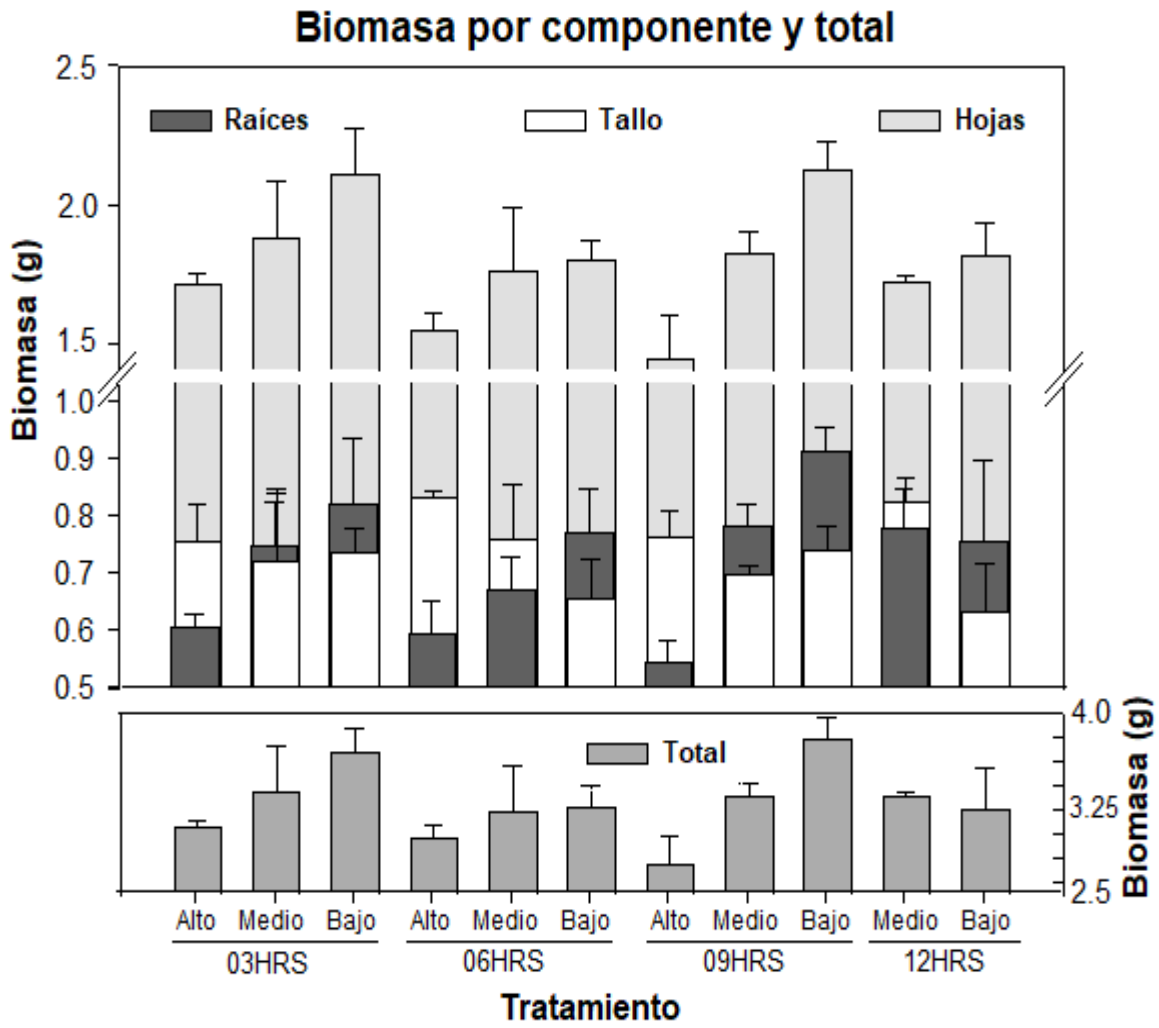


Figura 3.9 Partición de biomasa por componente (raíces, tallo y hojas) y biomasa total de planta a tres meses de edad. Las barras representan la media \pm d.e.

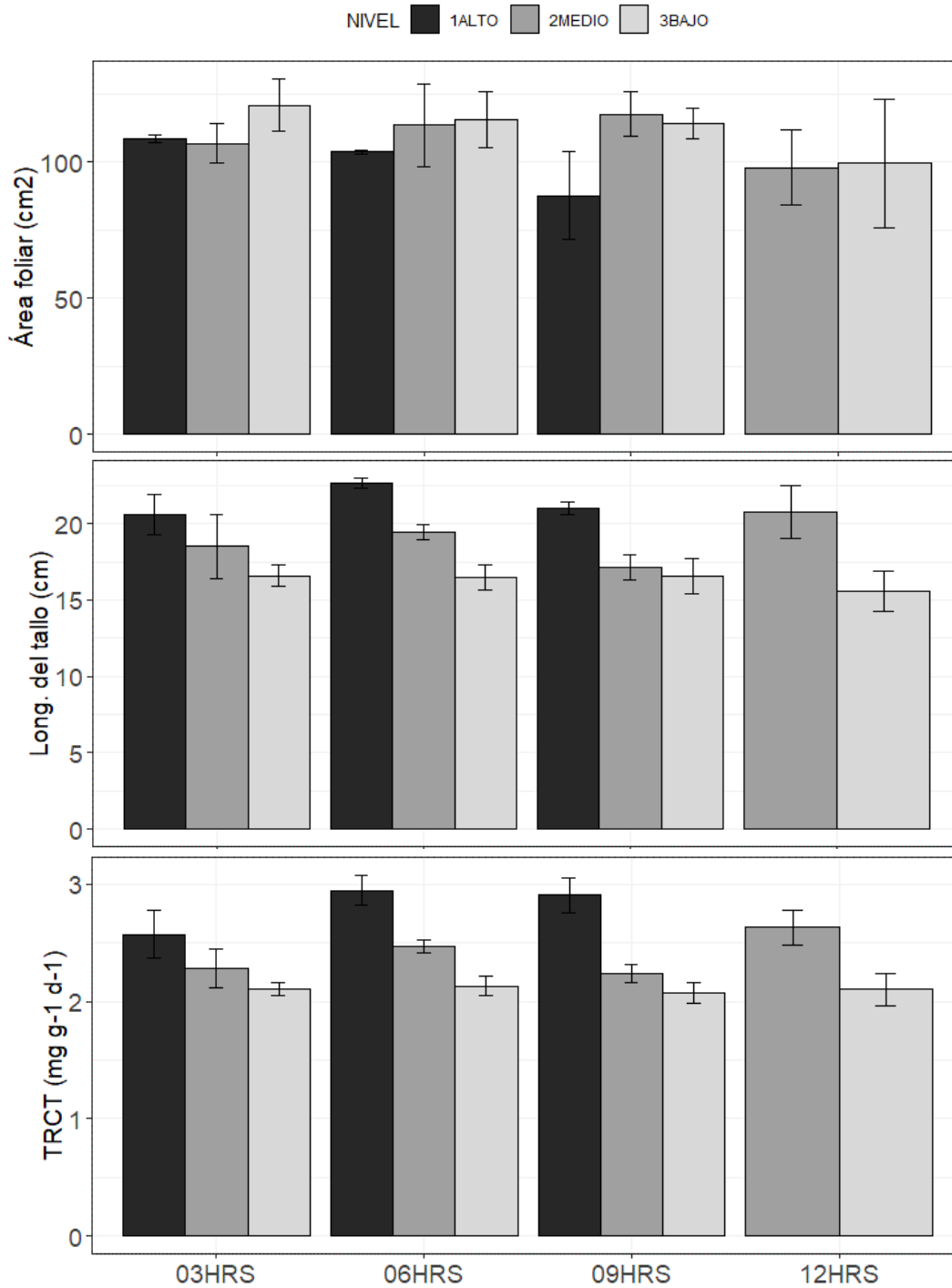


Figura 3.10 A. Área foliar (cm²), **B.** Longitud del tallo (cm) para cada tiempo y nivel de inundación, y **C.** Tasa relativa de crecimiento del tallo (mg de C asignado a tallo, por cada g de biomasa total de planta, por día).

En la fracción de biomasa asignada a cada componente, hay una clara diferenciación entre niveles de inundación. Los niveles altos presentan menor biomasa total ($F=15.733$; $p<0.001$), menor biomasa asignada a raíces ($F=21.825$; $p<0.001$) y a hojas ($F=6.997$; $p<0.01$); pero, mayor biomasa asignada a tallos ($F=77.36$; $p<0.001$), respecto al total acumulado por planta. Este comportamiento se puede observar en el diagrama ternario de la Figura 3.11.

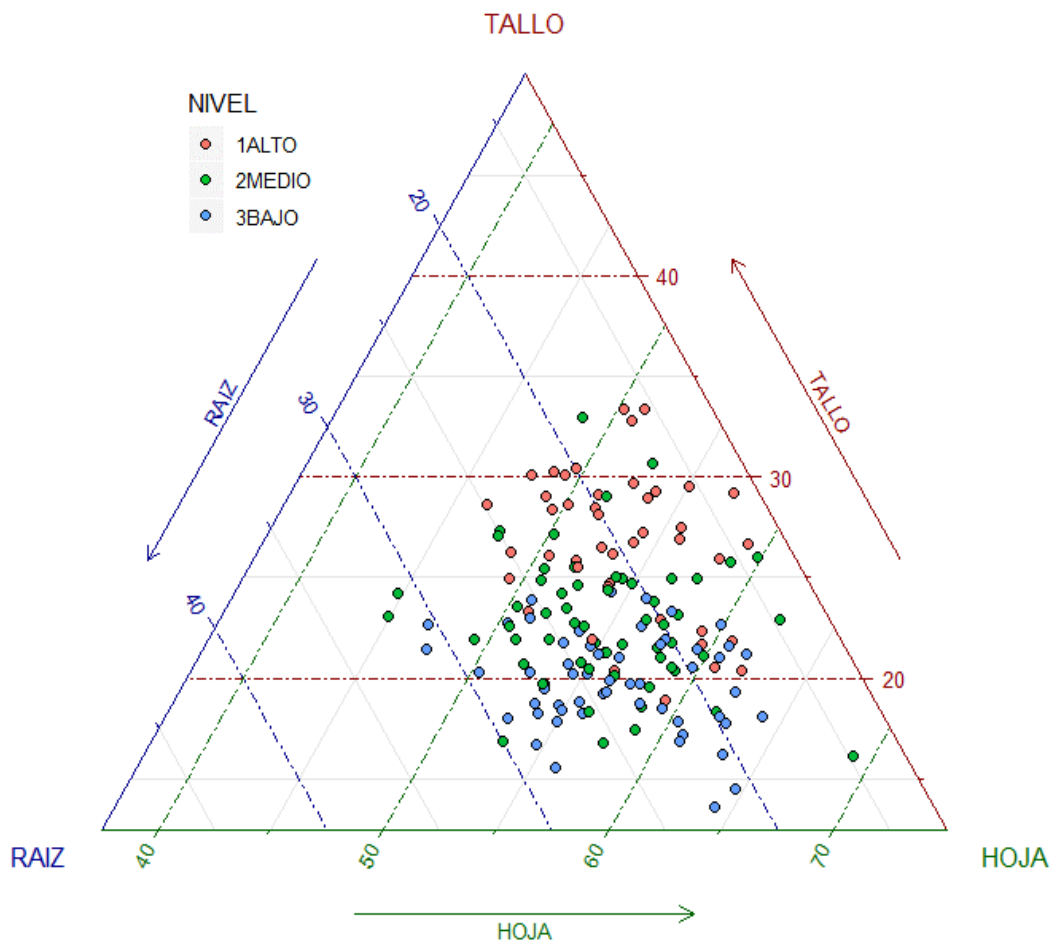


Figura 3.11 Prioridades en la asignación de biomasa de *R. mangle* L. bajo diferentes niveles de inundación: alto (rojo), medio (verde) y bajo (azul).

3.3.2.1. Análisis de Componentes Principales (PCA)

Para el PCA se consideraron únicamente las variables que resultaron estadísticamente significativas, tanto de los análisis de varianza, AnovaBF como de las pruebas de *t*-student (Cuadro 3.2). Asimismo, las variables calculadas a partir de otras, no fueron consideradas.

El primer componente (PC1) fue capaz de explicar el 35.82% de la variación. Las variables que más aportan a este discriminante son: la biomasa de raíces, la biomasa de hojas y la longitud del tallo. Para el segundo componente (PC2), las variables que aportan más a la diferenciación de los grupos, son: la biomasa del tallo, el área foliar y el área foliar específica. La varianza explicada por ambos componentes es de 54.90% (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2 Variables morfológicas y fisiológicas utilizadas en el análisis de componentes principales (PCA), para plantas con tres meses de edad; y su contribución en los componentes principales 1 y 2.

Variables	3 MESES	
	PC1	PC2
Biomasa raíces	0.497187	0.183308
Biomasa hojas	0.467348	0.257491
Longitud del tallo	-0.445767	0.359527
Biomasa tallo	-0.163398	0.600498
Área foliar	0.28476	0.513669
Área foliar específica	-0.384312	0.294701
Potencial hídrico máximo	-0.281072	-0.028976
Potencial osmótico máximo	-0.034348	-0.144958
Asimilación máxima	0.003966	0.194115
Varianza explicada	0.3582	0.1907
Varianza acumulada	0.3582	0.549

La principal diferenciación que podemos observar se encuentra entre niveles; donde niveles altos son influenciados por la longitud del tallo, el área foliar específica y el potencial hídrico máximo. Mientras la biomasa de raíces y hojas, así como el potencial osmótico máximo, diferencian a plantas en el nivel bajo (Figura 3.12).

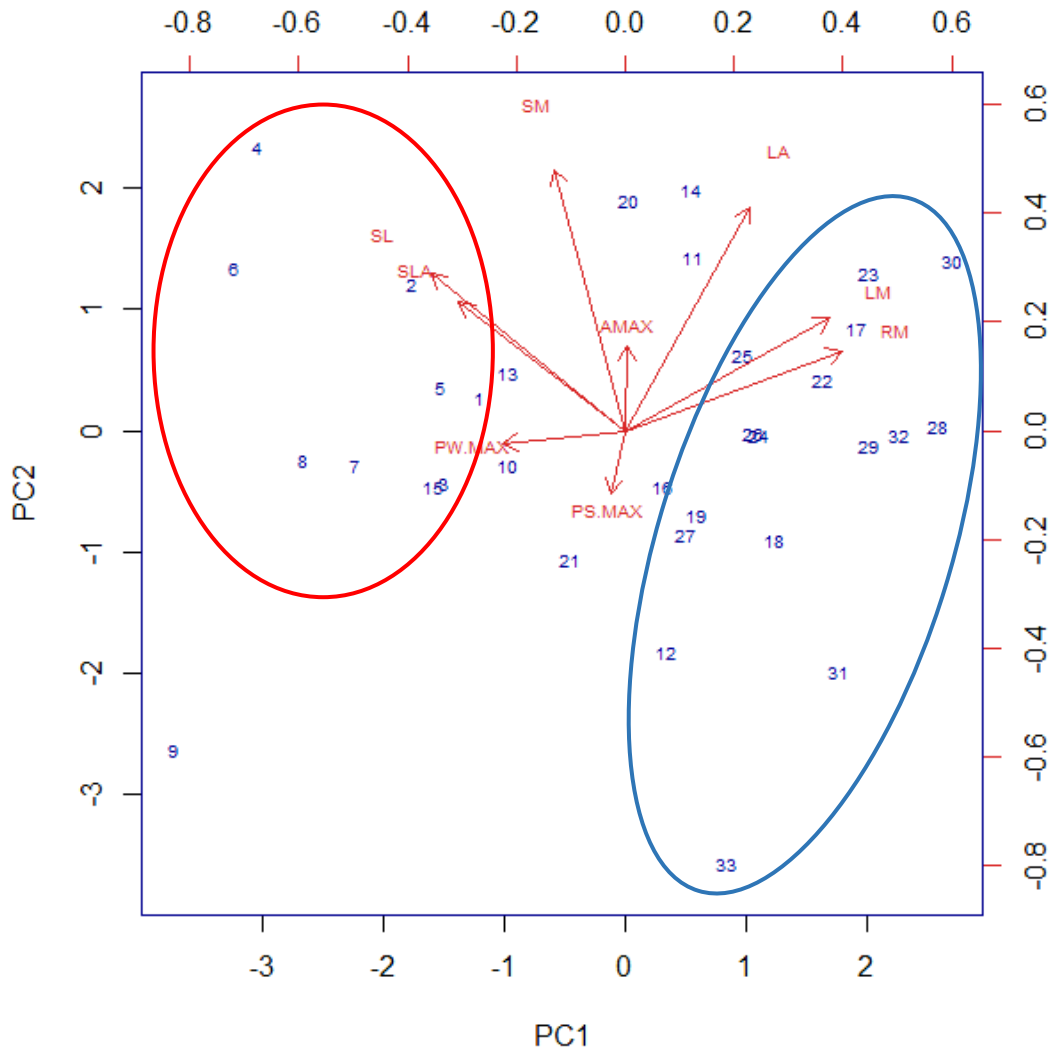


Figura 3.12 Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables fisiológicas y morfológicas. Elipse roja (plantas en nivel alto) y azul (plantas en nivel bajo). Las variables fueron: biomasa del tallo (SM), longitud del tallo (SL), área foliar específica (SLA), área foliar (LA), asimilación máxima de CO₂ (AMAX), biomasa de hojas (LM), biomasa de raíces (RM), potencial hídrico máximo (PW.MAX) y potencial osmótico máximo (PS.MAX).

3.3. COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 6 MESES DE CRECIMIENTO

3.3.1. Físicoquímicos del agua y suelo

La temperatura se mantuvo relativamente estable entre los tratamientos, oscilando en sus valores medios entre 31.1 y 32.4 °C a 6 horas y a 3 horas, respectivamente, existiendo diferencias significativas entre éstas ($H=25.54$, $p<0.001$). Mientras los tiempos de nueve y doce horas fueron intermedios.

La salinidad disminuyó conforme aumentó el tiempo de inundación. Siendo mayor a 3 horas con 10.47 ± 0.3 ppm ($F=21.04$, $p<0.001$), respecto a tiempo 6, 9 12 donde no hubieron diferencias (Cuadro 5.4 y 5.5; Figura 3.13).

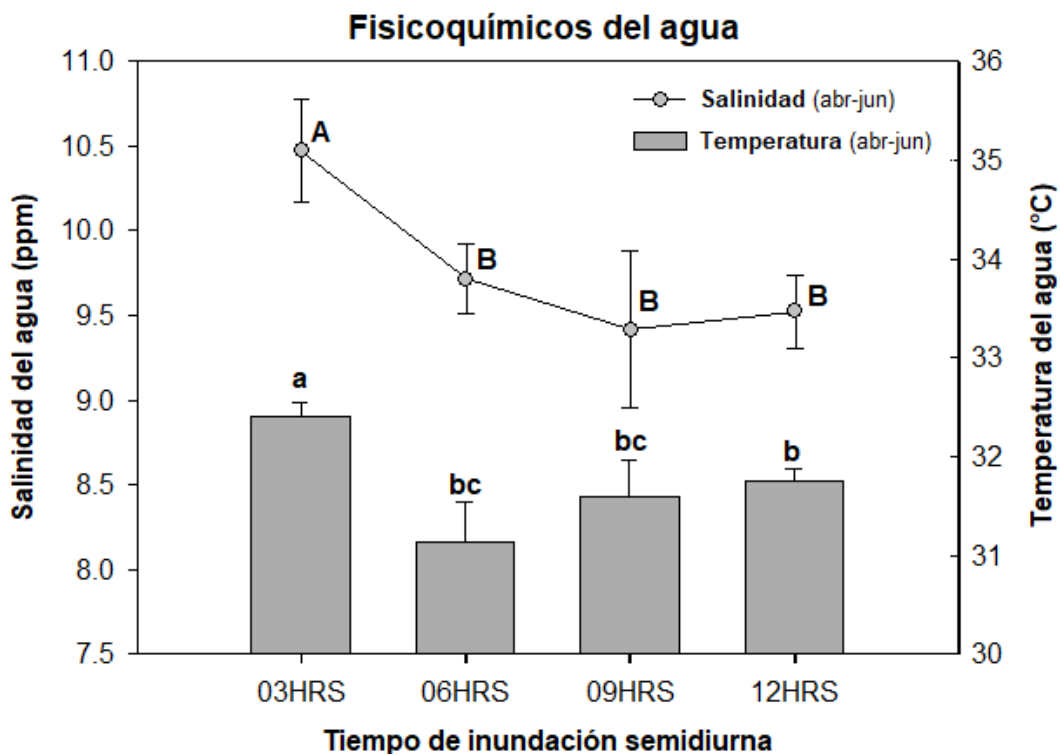


Figura 3.13 Temperatura y salinidad superficial a 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p<0.05$. Asteriscos denotan diferencias entre períodos.

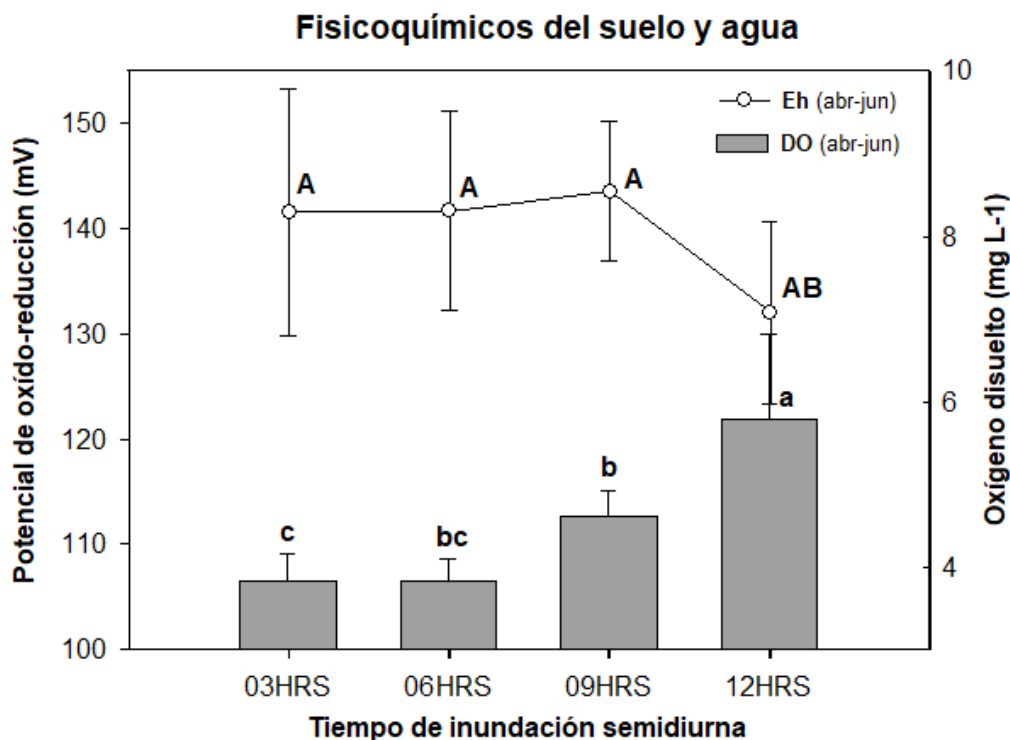


Figura 3.14 Potencial de óxido-reducción (Eh, en mV) a 10 cm del suelo, y contenido de Oxígeno Disuelto (en mg/litro) a aprox. 20 cm bajo la columna de agua. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $p < 0.05$.

El oxígeno disuelto fue menor a tiempos cortos de inundación ($F=29.71$, $p < 0.001$). Sin embargo, los valores de DO fueron menores durante este período respecto del primer trimestre, para tiempos de inundación de 3, 6 y 9 horas ($F=49.72$, $p < 0.001$). Mientras, no hubo variación en el DO en tiempos prolongados de inundación (12 horas), entre ambos períodos de medición ($p=0.92$).

Por su lado, el potencial de óxido-reducción (Eh) disminuyó conforme aumentó el tiempo de inundación, tal y como ocurrió en el primer período de medición.. Sin embargo, los valores de Eh fueron menores en el segundo trimestre de experimentación, respecto al primero ($p < 0.001$) (Cuadro 5.4 y 5.5; Figura 3.14).

3.3.2. Muestreo de variables fisiológicas

3.3.3. Curvas de luz y asimilación de CO₂

El nivel no tuvo un efecto sobre la asimilación máxima de CO₂ (A_{max}) ($F=0.69$); mientras, el tiempo y la interacción nivel-tiempo sí tuvieron efecto sobre la A_{max} ($F=5.30$ y $F=4.96$, respectivamente; Cuadro 5.8; Figura 3.15)

Sin embargo, el nivel dentro de cada tiempo de inundación tuvo un efecto a 6 horas ($F=24.52$, $p<0.05$). La A_{max} fue mayor a nivel alto ($27.30 \pm 2.62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), respecto a nivel medio ($18.33 \pm 1.72 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y bajo ($16.87 \pm 1.37 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de inundación (Cuadro 5.12). En general, la A_{max} aumentó conforme aumentó el tiempo de inundación, pero alcanza un máximo en 6 horas para nivel alto (Figura 3.15). Mientras, en el tiempo 3 se presentaron valores de A_{max} por debajo de los demás tratamientos, sin importar el nivel ($A_{max} < 16.73$).

En las curvas de luz, no se observa una diferencia entre los tres niveles de inundación; sin embargo, para los tiempos de inundación sí hubo una diferenciación del tiempo 3 con respecto a los demás, que permanecieron iguales (Figura 3.16). Cabe destacar que las tasas de asimilación, fueron mayor a seis meses de edad de las plantas, que a tres meses, para todos los tratamientos, excepto a tiempos de inundación de 3 horas.

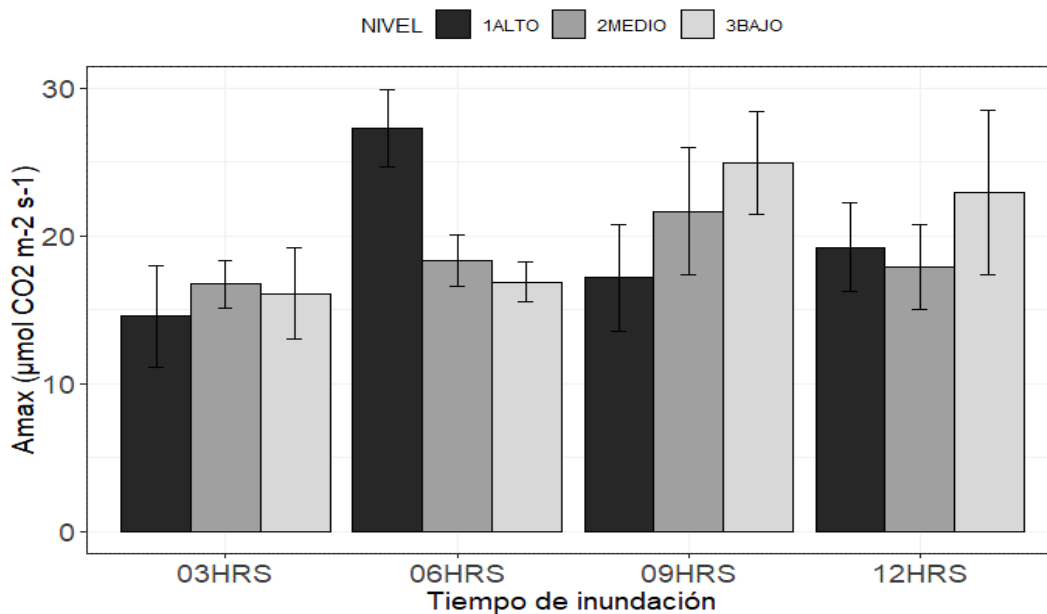


Figura 3.15 Asimilación máxima de CO₂, a diferentes niveles y tiempos de inundación.

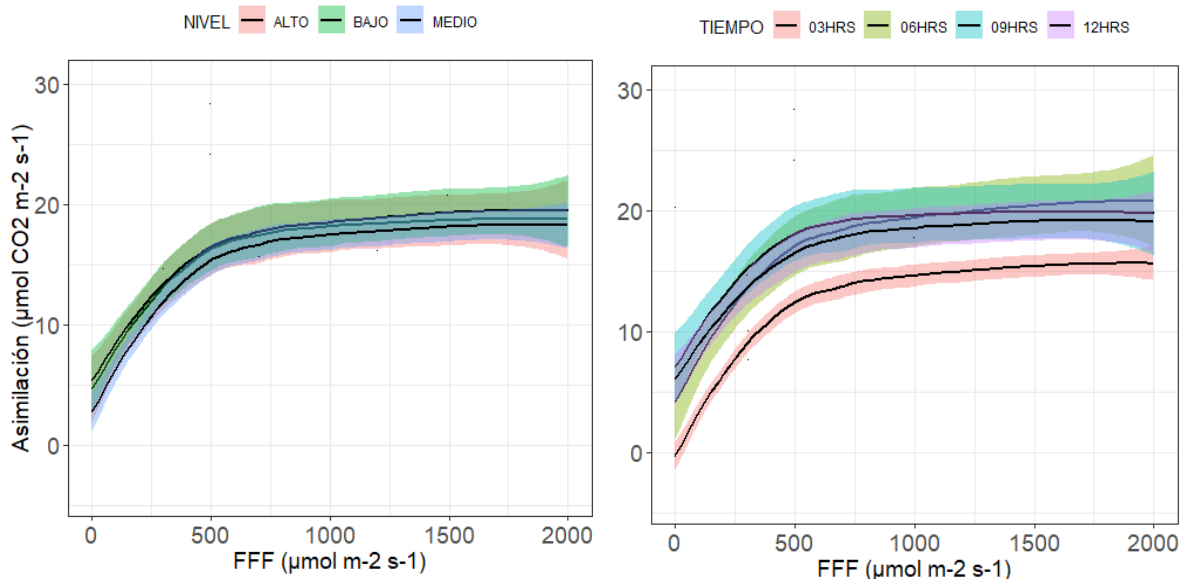


Figura 3.16 Curvas de luz y Asimilación de CO_2 , a diferentes niveles de inundación, realizadas en los meses de marzo (izq) y junio (der), correspondientes a la primera y segunda cosecha, respectivamente. El área sombreada sobre cada curva representa los intervalos de confianza al 95%.

3.3.4. Potenciales hídricos y osmóticos

El tiempo de inundación tuvo un efecto significativo para todas las variables hídricas analizadas (Cuadro 5.8). Mientras, el tiempo de inundación, no marcó una clara diferencia en los $P_{w,max}$, sí lo hizo para el $P_{w,min}$, donde los valores más altos se encontraron a un tiempo de 9 horas y los más bajos a un tiempo de 6 horas ($F=33.85$, $p<0.001$) (Figura 3.17).

El nivel y la interacción no tuvieron un efecto en el potencial osmótico mínimo ($F=1.977$, $p=0.16$) y en el potencial hídrico mínimo ($F=1.91$, $p=0.12$), respectivamente. Niveles bajos de inundación presentaron menores potenciales hídricos máximos ($F=38.81$, $p<0.001$) y mínimos ($F=3.55$, $p<0.05$), sin embargo, no hubo una tendencia tan marcada (Cuadro 5.8).

Los valores más altos registrados para el $P_{w,max}$ y el $P_{w,min}$ se encontraron en el nivel medio a 9 horas (-2.192 ± 0.04 MPa) y en el nivel alto a 9 horas (-2.725 ± 0.1 MPa), respectivamente. Mientras, los valores más bajos de $P_{w,max}$ y el $P_{w,min}$ estuvieron en el nivel

bajo a 3 horas (-2.792 ± 0.08 MPa) y en el nivel bajo a 6 horas (-3.247 ± 0.1 MPa) (Cuadro 5.12).

Las plantas en un nivel de inundación bajo, presentaron menores potenciales osmóticos máximos ($F=48.88$; $p<0.001$), excepto para el nivel alto a 12 horas de inundación. Este comportamiento no fue similar para los potenciales osmóticos mínimos. Donde no hubo efecto del nivel ($F=1.977$), pero sí del tiempo ($F=7.992$; $p<0.01$) y la interacción ($F=12.30$; $p<0.001$) (Cuadro 5.8). Sin embargo, los valores de potenciales osmóticos no parecen seguir una tendencia en cuanto al tiempo de inundación (Figura 3.18).

Los valores más altos de $P_{s,max}$ y $P_{s,min}$ se hallaron en el nivel medio a 6 horas (-2.496 ± 0.07 MPa) y en el nivel medio a 9 horas (-2.531 ± 0.04 MPa), respectivamente. Mientras, los valores más bajos estuvieron el nivel bajo a 3 horas (-3.116 ± 0.08 MPa) y en el nivel alto a 12 horas (-3.226 ± 0.1 MPa), para $P_{s,max}$ y $P_{s,min}$, respectivamente (Cuadro 5.12).

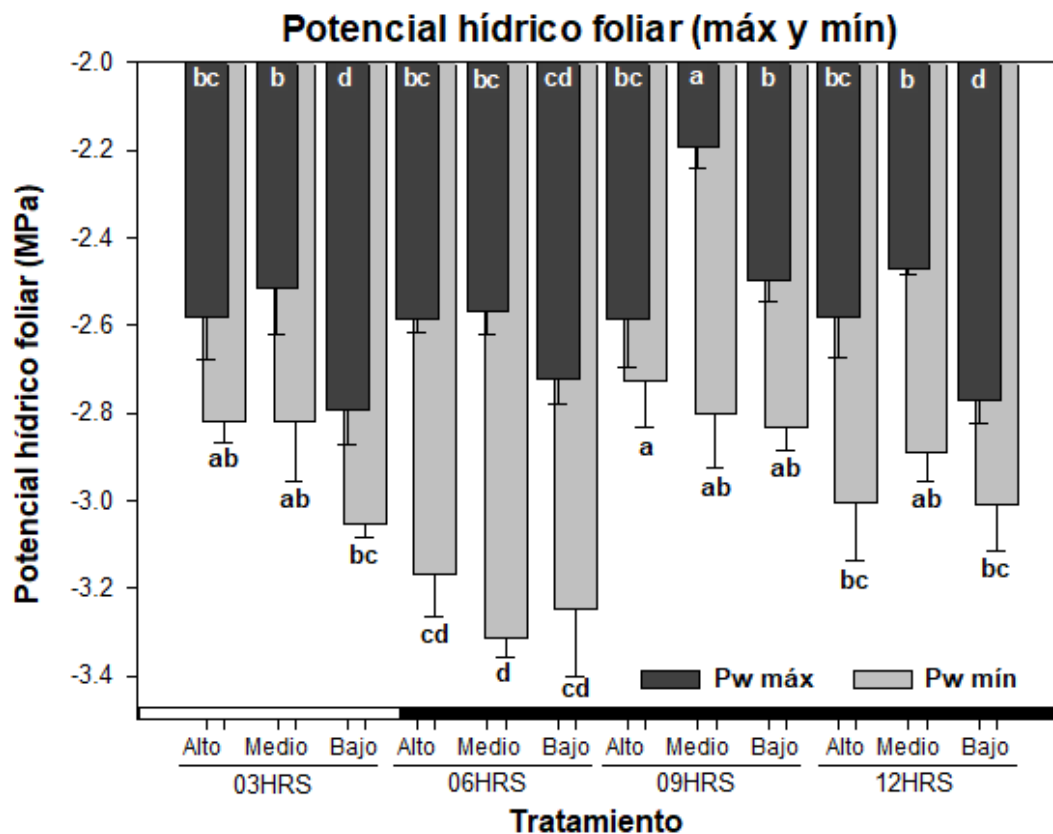


Figura 3.17 Potenciales hídricos máximos (gris oscuro), y mínimos (gris claro) por tiempo y nivel de inundación. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado.

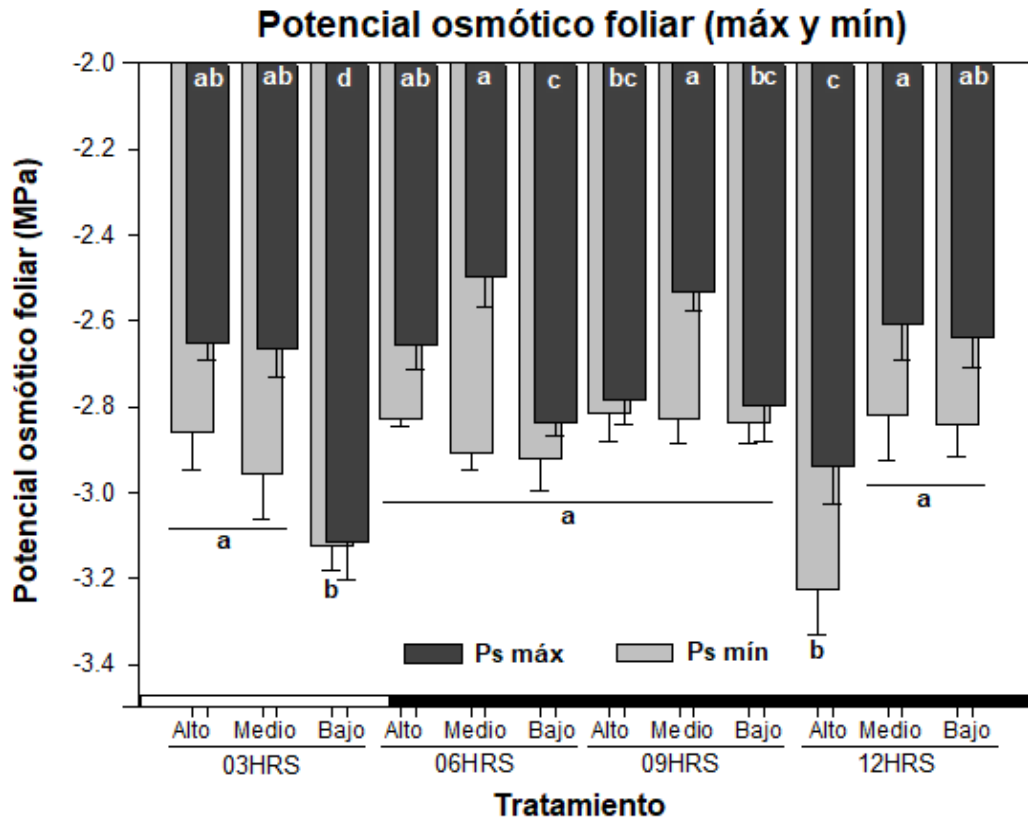


Figura 3.18 Potenciales osmóticos máximos y mínimos por tratamiento. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos. (*) Diferencia significativa según prueba de *t*. (ns) No significativo. La barra negra horizontal corresponde a los tratamientos inundados al momento de la medición pre-alba, debido a la configuración de los tiempos de llenado.

3.3.5. Crecimiento y asignación de biomasa

En este apartado, los datos fueron manejados, primeramente extrayendo sólo las variables de biomasa total y foliar, así como el área foliar total, para calcular los parámetros de la tasa relativa de crecimiento (RGR), como se explicó en la metodología.

Los valores de los demás componentes estructurales de cada planta se utilizaron en los análisis de asignación de biomasa, incluyendo igualmente la biomasa foliar y total.

3.3.5.1. Tasas relativas de crecimiento

Según lo obtenido de los análisis de varianza con factores bayesianos (anovaBF), el nivel tuvo un efecto débil ($1 < BF_{10} < 3$) sobre la tasa relativa de crecimiento ($BF_{10}=2.022$) y la tasa de asimilación neta ($BF_{10}=1.683$) para los tiempos intermitentes (de 3 a 9 horas) de inundación. Mientras, los análisis de varianza frecuentistas no arrojaron evidencia de efectos significativos de los factores nivel y tiempo de inundación, ni de la interacción, para la razón de área foliar, el área foliar específica y la fracción de biomasa foliar.

Por su parte, el nivel de inundación sí tuvo un efecto sobre la tasa relativa de crecimiento, para plantas a 12 horas de inundación ($t=-6.618$; $p<0.01$). Asimismo, se encontraron diferencias significativas en los niveles de inundación, dentro de los tiempos 3 ($F=16.09$; $p<0.01$), 6 ($F=6.756$; $p<0.05$), y 9 ($BF_{10}=1255$) horas de inundación (Cuadro 5.9).

A 3 horas de inundación, la tasa relativa de crecimiento fue mayor en nivel medio ($15.67 \pm 0.31 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) y alto (15.55 ± 0.75), respecto al nivel bajo (13.51 ± 0.41). Por su parte, en el tiempo de 6 horas de inundación, el nivel alto (12.79 ± 0.24) fue menor que los niveles medio (15.86 ± 1.42) y bajo (15.87 ± 1.46), pero no hubo diferencia entre éstos dos últimos. A 9 horas de inundación, la mayor diferencia se encontró entre el nivel medio (15.45 ± 0.56) y bajo (12.5 ± 0.54); mientras la diferenciación de estos dos niveles fue inversa a un tiempo de 12 horas de inundación (Cuadro 5.12; Figura 3.19).

Por tanto, el tratamiento que presentó la mayor tasa relativa de crecimiento fue el nivel bajo a 6 horas (15.87 ± 1.46), seguido del nivel medio a 6 horas (15.86 ± 1.42). Mientras las menores tasas fueron para los tratamientos de nivel medio a 12 horas ($10.79 \pm 0.35 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$), seguido del nivel bajo a 9 horas (12.5 ± 0.54).

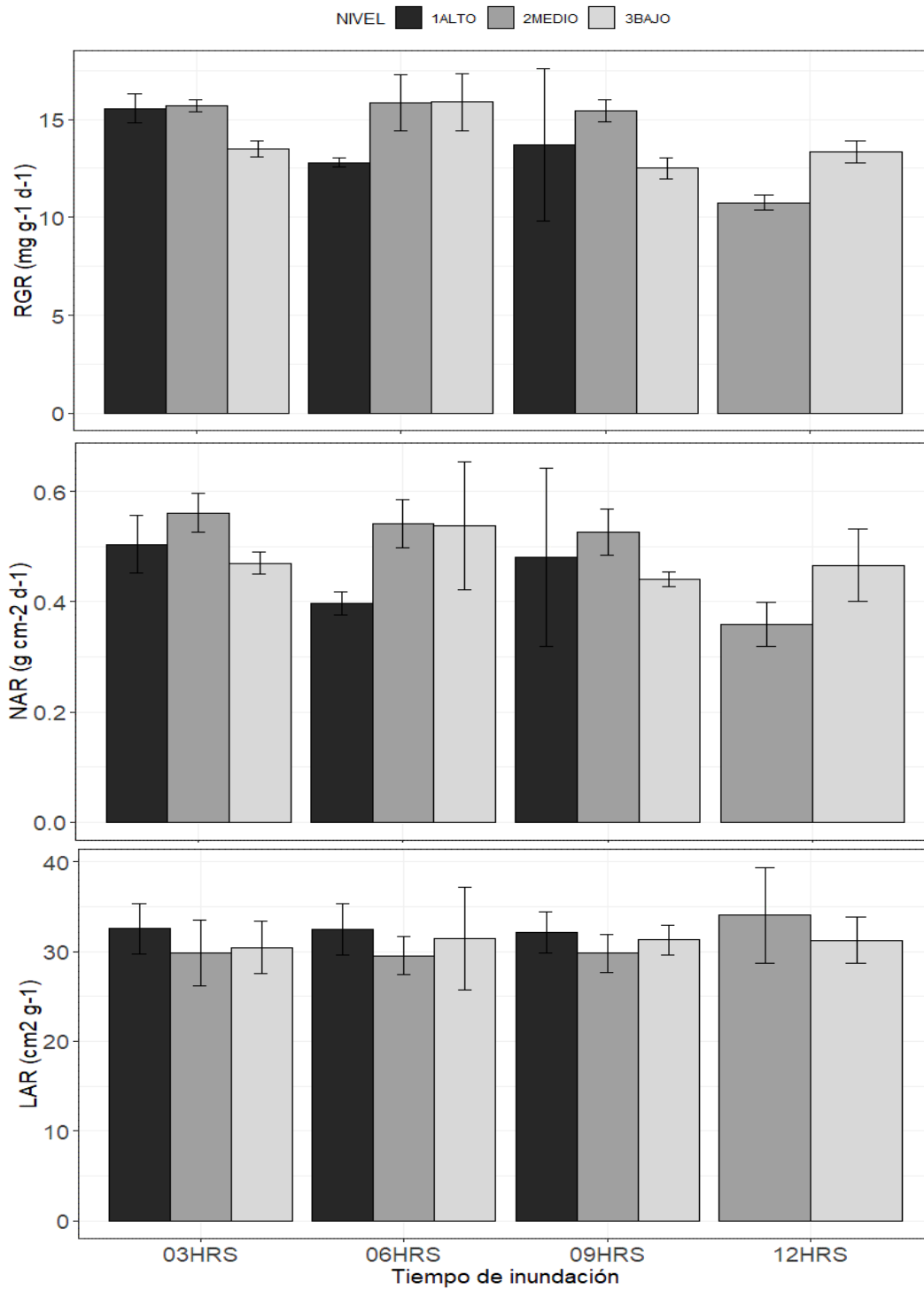


Figura 3.19 Tasas relativas de crecimiento (RGR) y sus componentes NAR y LAR para cada nivel y tiempo de inundación.

3.3.6. Asignación de biomasa

Para este segundo período de medición, la influencia tanto del nivel y del tiempo de inundación fue más equilibrada, y por lo tanto tomaron mayor importancia las interacciones entre estos factores (Cuadro 5.10).

La fracción de masa a hojas, el área foliar específica y el número de lenticelas por área lateral del tallo no presentaron diferencias estadísticamente significativas para ningún factor o la interacción.

Sin embargo, el nivel de inundación tuvo efecto sobre todas las variables morfométricas y de biomasa, exceptuando la biomasa de ramas ($F=1.217$; $p=0.31$) y la longitud del tallo ($F=0.882$; $p=0.427$). Mientras el tiempo de inundación no tuvo efecto sobre la fracción de masa a raíz ($F=1.537$; $p=0.23$) y el área foliar ($BF_{10}=0.344$). Asimismo, la interacción de nivel-tiempo no tuvo efecto sobre el área basal ($BF_{10}=0.489$), el área foliar ($BF_{10}=0.938$), la biomasa de raíces ($F=1.094$; $p=0.395$), la longitud específica del tallo ($F=1.477$; $p=0.228$), ni sobre las fracciones de masa asignadas a ningún componente (Cuadro 5.10).

Cuadro 3.3 Valores promedio \pm d.e. de la biomasa por componente y total, de plántulas con seis meses y medio de edad. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas ($p<0.05$), entre tratamientos dentro de cada componente de biomasa.

Tiempo	Nivel	Partición de biomasa (g)				
		Hojas	Raíces	Tallo	Ramas	Total
3 horas	Alto	5.72 ^{ab} \pm 0.29	3.27 ^{abcd} \pm 0.45	4.30 ^{ab} \pm 0.75	1.71 ^{ab} \pm 0.57	15.01 ^a \pm 1.37
	Medio	5.94 ^a \pm 0.54	4.28 ^a \pm 0.20	4.40 ^a \pm 0.12	1.60 ^{ab} \pm 0.34	16.23 ^a \pm 1.19
	Bajo	5.44 ^{ab} \pm 0.71	4.14 ^a \pm 0.19	3.54 ^{bcde} \pm 0.08	0.91 ^{abc} \pm 0.41	14.04 ^{ab} \pm 0.55
6 horas	Alto	4.89 ^{ab} \pm 0.53	2.28 ^{de} \pm 0.39	3.51 ^{bcde} \pm 0.28	0.58 ^{bc} \pm 0.26	11.27 ^{bc} \pm 0.51
	Medio	5.57 ^{ab} \pm 0.95	3.16 ^{abcd} \pm 0.53	4.44 ^a \pm 0.31	1.79 ^{ab} \pm 1.03	14.98 ^a \pm 2.65
	Bajo	5.19 ^{ab} \pm 0.92	3.99 ^a \pm 0.73	4.01 ^{abcd} \pm 0.24	2.26 ^a \pm 0.58	15.46 ^a \pm 0.55
9 horas	Alto	4.09 ^b \pm 0.33	2.70 ^{bcde} \pm 0.31	3.29 ^{cde} \pm 0.13	1.09 ^{abc} \pm 0.59	11.18 ^{bc} \pm 0.91
	Medio	5.50 ^{ab} \pm 0.38	3.73 ^{abc} \pm 0.36	4.10 ^{abc} \pm 0.13	1.93 ^{ab} \pm 0.56	15.26 ^a \pm 0.68
	Bajo	5.22 ^{ab} \pm 0.63	3.81 ^{ab} \pm 0.30	3.65 ^{abcde} \pm 0.24	1.34 ^{abc} \pm 0.16	14.03 ^{ab} \pm 0.37
12 horas	Alto	2.56 ^c \pm 0.42	1.77 ^e \pm 0.96	2.07 ^f \pm 0.48	0.85 ^{abc} \pm 0.76	7.26 ^d \pm 2.38
	Medio	4.78 ^{ab} \pm 0.38	2.54 ^{cde} \pm 0.48	3.03 ^e \pm 0.30	0.11 ^c \pm 0.07	10.48 ^c \pm 0.30
	Bajo	5.70 ^{ab} \pm 0.54	3.47 ^{abcd} \pm 0.02	3.22 ^{de} \pm 0.17	0.89 ^{abc} \pm 0.20	13.29 ^{abc} \pm 0.87

Los contrastes entre niveles altos y bajos de inundación fueron menores en este período, sin embargo, es posible encontrar diferencias. La biomasa de raíces fue menor a nivel alto y mayor a nivel bajo ($F=24.918$; $p<0.001$), dentro de cada tiempo de inundación; pero disminuyó conforme aumentó el tiempo de inundación en cada nivel ($F=11.588$; $p<0.001$). La biomasa del tallo fue mayor a niveles medios y bajos en todos los tiempos ($F=13.833$; $p<0.001$), excepto a tiempo de 3 horas, donde el nivel bajo presentó menor biomasa de tallo (Cuadro 5.10).

Para niveles bajos como medios de inundación, la biomasa de hojas se mantuvo constante a lo largo de los tiempos de inundación. Sin embargo, en niveles altos, la

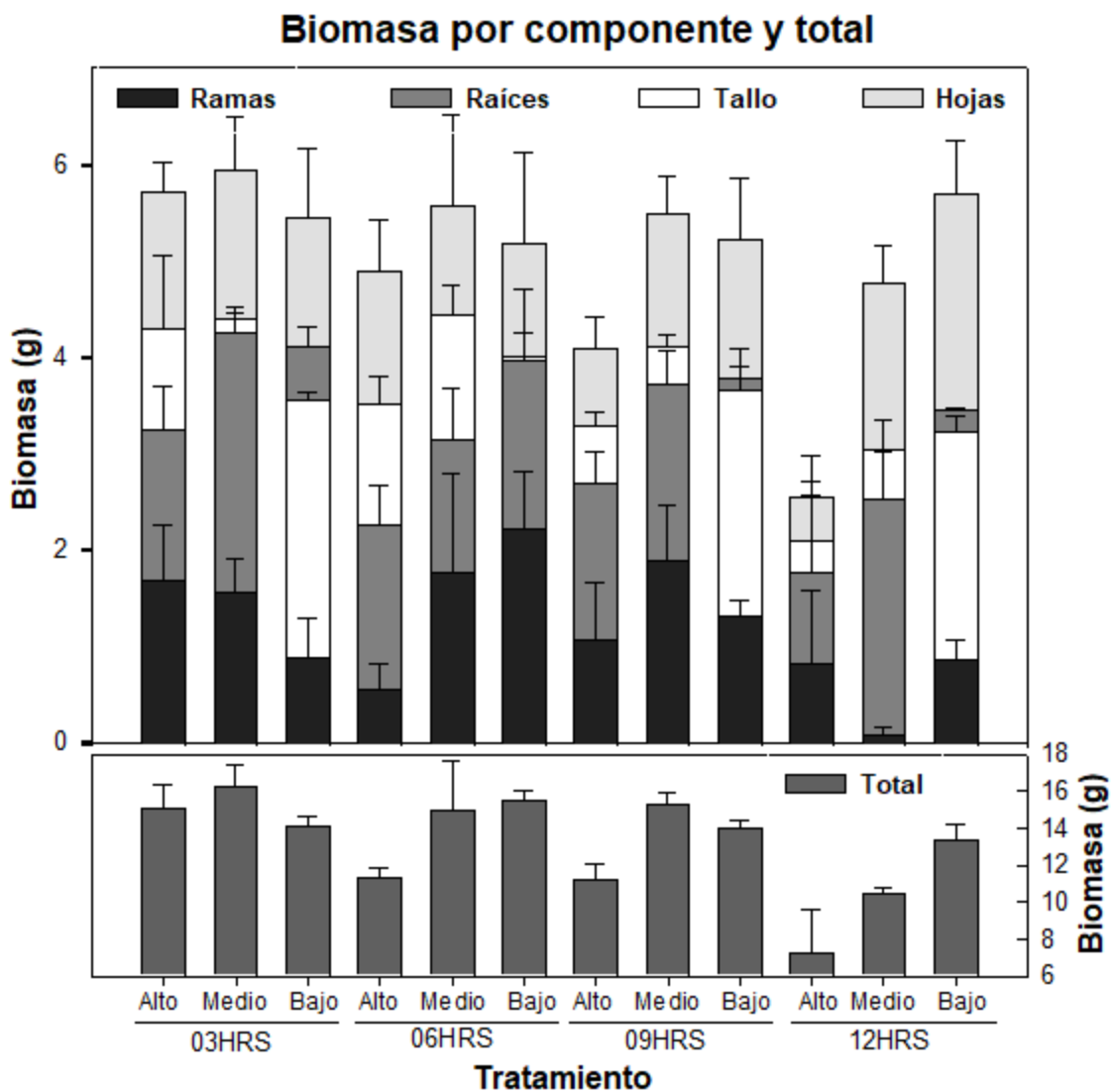


Figura 3.20 Partición de biomasa por componente (raíces, tallo, hojas y ramas) y biomasa total de planta a seis meses y medio de edad. Las barras representan la media \pm d.e.

biomasa de hojas disminuyó conforme aumentó el tiempo de inundación. En cuanto a la biomasa asignada a ramas, ésta presenta comportamientos diferentes entre niveles de inundación dentro de cada tiempo, pero una mayor biomasa se observa en nivel bajo a 6 horas (2.262 ± 0.58 g) y nivel medio a 9 horas (1.93 ± 0.56 g) de inundación. Mientras el nivel medio 12 horas tuvo la menor biomasa de ramas con 0.119 ± 0.07 g (Cuadro 5.12).

Niveles bajos y medios, así como tiempos cortos de inundación, tuvieron mayor cantidad de biomasa total de plántulas. Mientras que, tiempos largos (12 horas) y niveles altos presentan una menor biomasa total (Cuadro 5.12; Figura 3.20). Por tanto, se puede diferenciar que el nivel alto a 12 horas de inundación fue el tratamiento más severo con menor biomasa asignada a cada componente: hojas (2.564 ± 0.42 g); raíces (1.77 ± 0.96 g); tallo (2.078 ± 0.48 g); y total (7.266 ± 2.38 g). Después siguió el tratamiento de nivel medio a 12 horas que asignó 4.781 ± 0.38 g a hojas, 2.549 ± 0.48 g a raíces, 3.035 ± 0.30 g a tallo y tuvo finalmente 10.485 ± 0.30 g de biomasa total (Cuadro 5.12).

Los tratamientos con mayor biomasa total y asignada a cada componente fueron: nivel medio a 3 horas, nivel bajo a 6 horas, y nivel medio a 9 horas de inundación (Cuadro 5.12, Figura 3.20).

Por otro lado, el área foliar se mantuvo constante a lo largo de los tiempos de inundación en niveles medio y bajo. Pero en los niveles altos hubo una disminución de la superficie foliar conforme aumentó el tiempo de inundación, siendo más del doble en el nivel alto a 3 horas (402.80 ± 9.84 cm²) que al nivel alto a 12 horas (176.64 ± 36.23 cm²) de inundación (Cuadro 5.12; Figura 3.21.A).

La longitud del tallo principal también se vio fuertemente afectada por el tiempo de inundación ($F=119.47$; $p<0.001$), independientemente del nivel de inundación ($F=0.882$; $p=0.427$). Para el nivel alto y medio, la longitud del tallo principal disminuye conforme

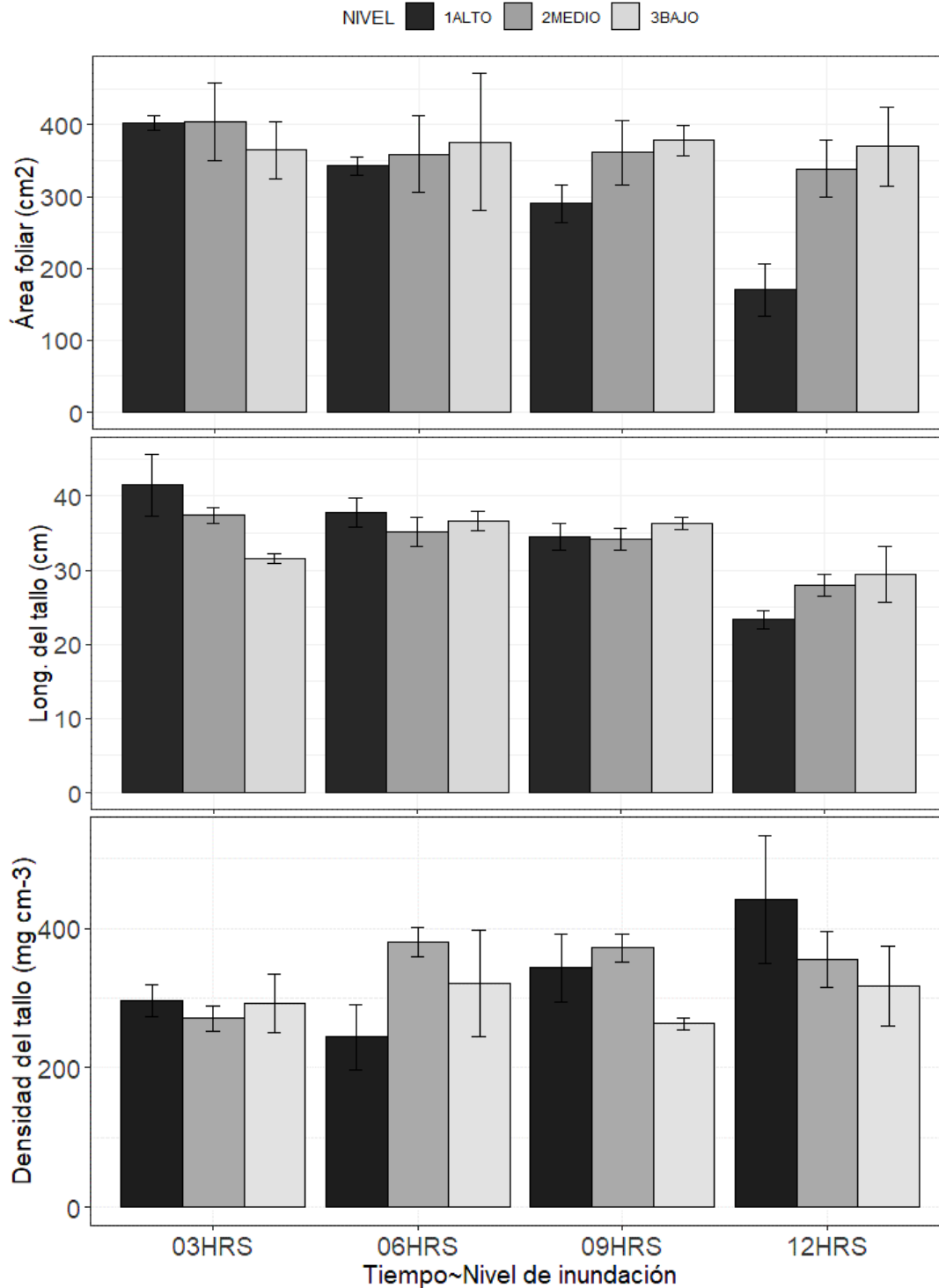


Figura 3.21 A. Área foliar (cm²), B. Longitud del tallo principal (cm) y C. Densidad del tallo (mg cm⁻³); para cada tiempo y nivel de inundación.

aumenta el tiempo, mientras que el nivel bajo alcanza una mayor longitud a tiempos de inundación intermedios de 6 y 9 horas. Los tratamientos con plantas de longitud del tallo mayor fueron el nivel alto a 3 horas (41.47 ± 4.1 cm) y 6 horas (37.77 ± 1.91 cm), y a nivel medio a 3 horas (37.39 ± 1.12 cm). Mientras, a inundación prolongada (12 horas), se registraron las plantas más pequeñas: nivel alto (23.33 ± 1.27 cm), medio (27.98 ± 1.45 cm) y bajo (29.44 ± 3.79 cm) (Cuadro 5.12; Figura 3.21.B).

Una menor longitud y mayor biomasa, también derivó en una mayor densidad y una menor longitud específica del tallo, mientras que a 3 meses de edad, la densidad del tallo no se vio fuertemente influenciada por el nivel o el tiempo de inundación, para los 6 meses sí hubo un efecto del nivel ($F=11.475$; $p<0.001$) y el tiempo ($F=12.454$; $p<0.001$), sobre la densidad. Así, tenemos que la densidad aumentó conforme aumentó el tiempo de inundación. Este aumento fue más marcado en niveles altos de inundación, donde los tallos más densos se encontraron a tiempo 12 (441.35 ± 91.47 g cm⁻³) y los menos densos a tiempo 6 (244.11 ± 46.37 g cm⁻³), mientras que a niveles medios, la densidad fue mayor a tiempos intermedios, y a niveles bajos se mantuvo constante a lo largo de los tiempos de inundación (Figura 3.21.C).

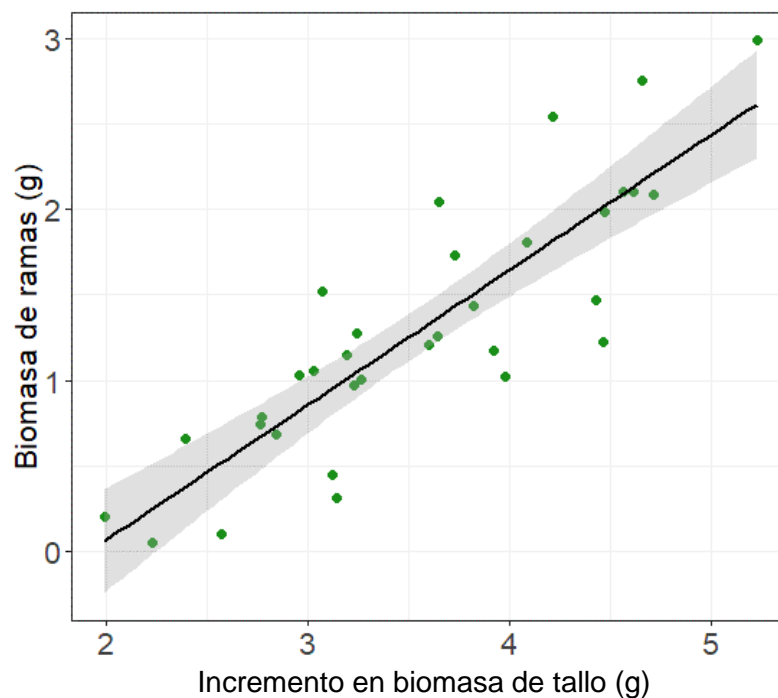


Figura 3.22 Relación entre el incremento en biomasa del tallo principal y la biomasa asignada a ramas.

Por su parte, la biomasa asignada a ramas durante este período estuvo influenciada por el tiempo ($F=5.769$; $p<0.01$) y la interacción ($F=4.186$; $p<0.01$), pero no por el nivel ($F=1.217$; $p=0.313$). Sin embargo, la biomasa de ramas se relacionó con el incremento en la biomasa del tallo principal ($R^2_{\text{adj}}=0.73$) (Figura 3.22), longitud del tallo ($R^2_{\text{adj}}=0.45$), la biomasa de hojas ($R^2_{\text{adj}}=0.38$) y biomasa de raíces ($R^2_{\text{adj}}=0.32$), en el período de 3 a 6 meses de edad, sin hacer una discriminación por tratamientos.

En términos generales, el nivel de inundación resultó ser un mejor impulsor de prioridades de asignación de biomasa a cada parte de la planta (Cuadro 5.7 y 5.10). Sin embargo, a seis meses y medio de edad, esta asignación interacciona con el tiempo de inundación. A diferencia de 3 meses de edad, las plantas exhiben una menor diferenciación entre nivel alto y bajo, respecto a las fracciones de biomasa asignadas a tallos y raíces (Figura 3.23).

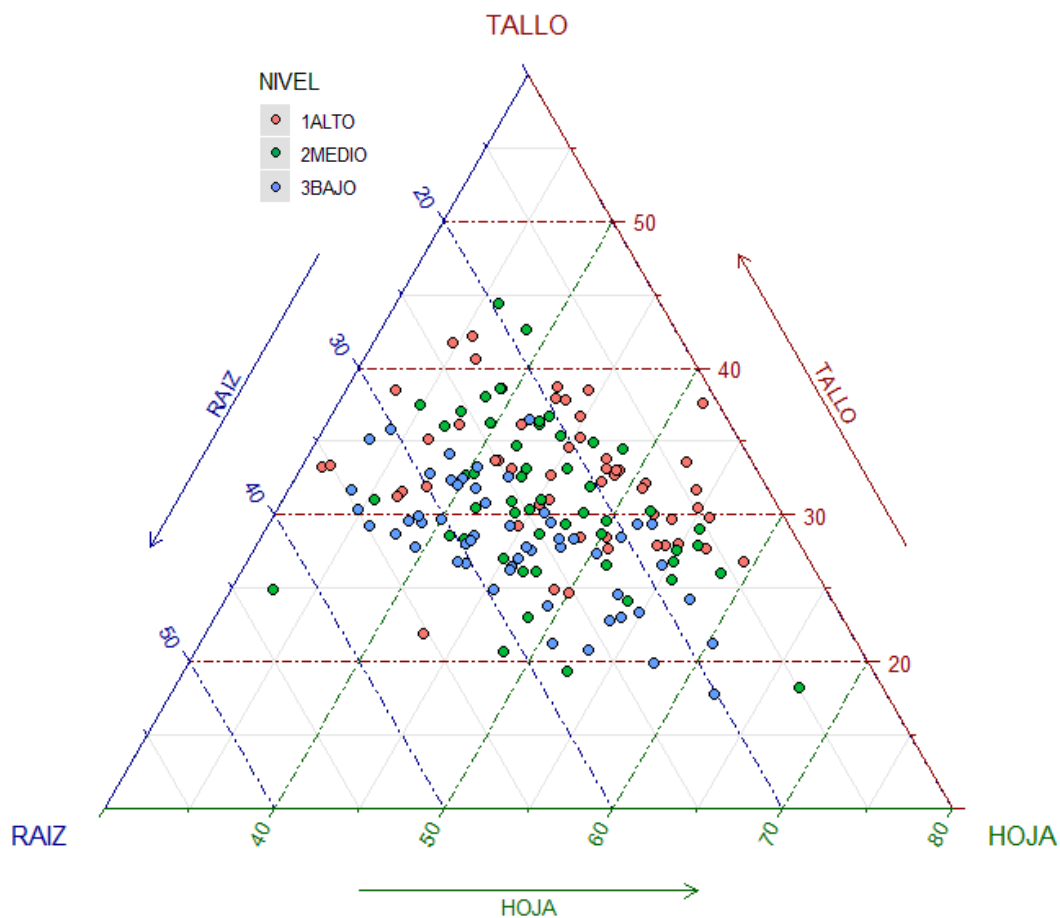


Figura 3.23 Prioridades en la asignación de biomasa de *R. mangle* L. bajo diferentes niveles de inundación: alto (rojo), medio (azul) y bajo (verde).

3.3.7. Análisis de Componentes Principales (PCA)

El primer componente (PC1) es capaz de explicar el 34.03% de la variación. Las variables que más aportan a este discriminante son: la biomasa del tallo y de hojas, así como la tasa relativa de crecimiento. Para el segundo discriminante (PC2), las variables que aportan más a la diferenciación de los grupos, son: el potencial osmótico e hídrico máximo, y el potencial osmótico mínimo. La varianza explicada por ambos componentes es de 54.32% (Cuadro 3.4).

Para los seis meses de edad de las plantas, podemos observar que las interacciones de nivel y tiempo de inundación ejercen una mayor diferenciación de grupos. Además, los niveles bajos de inundación parecen estar más alejados del resto, influenciados principalmente por la biomasa presente en los tallos. Por su parte los tiempos de inundación permanente (12 horas) se relacionan negativamente con la mayoría de las variables analizadas (Figura 3.24).

Cuadro 3.4 Variables morfológicas y fisiológicas utilizadas en el análisis de componentes principales (PCA para plantas con seis meses y medio de edad; y su contribución en los componentes principales 1 y 2.

Variables	6 MESES	
	PC1	PC2
Biomasa del tallo	0.456153	0.205312
Biomasa de hojas	0.452737	0.095402
Tasa relativa de crecimiento	0.433176	0.113047
Potencial osmótico máximo	-0.040428	0.553211
Potencial hídrico máximo	-0.093774	0.493164
Potencial osmótico mínimo	-0.246983	0.463303
Biomasa de raíces	-0.381273	-0.160403
Longitud del tallo principal	0.253971	0.270902
Área foliar	0.277546	0.123905
Asimilación máxima	-0.194810	0.187822
Potencial hídrico mínimo	-0.055029	0.149377
Varianza explicada	0.3403	0.2028
Varianza acumulada	0.3403	0.5432

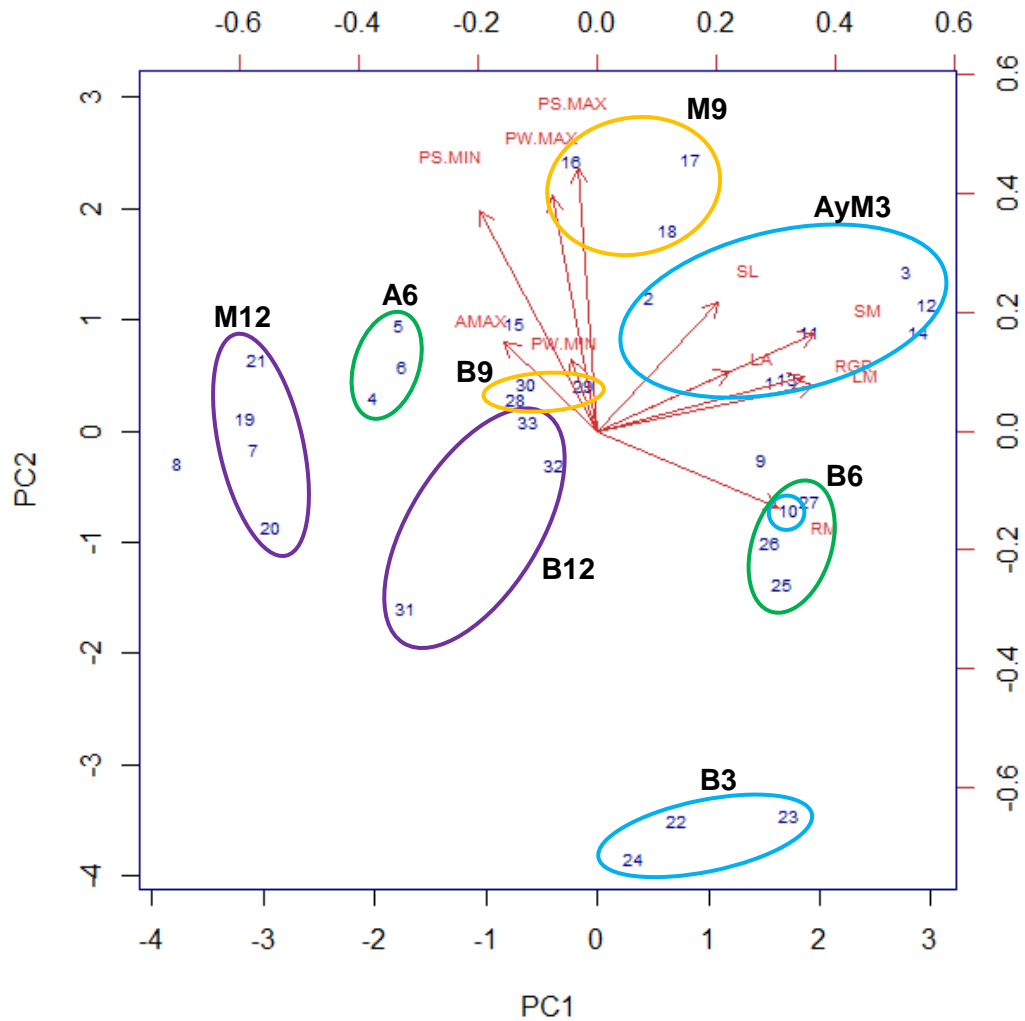


Figura 3.24 Análisis de Componentes Principales (PCA) de variables fisiológicas y morfológicas. Elipses moradas (12hrs), mostaza (9hrs), verdes (6hrs), y azules (3hrs). Las variables fueron: biomasa del tallo (SM), longitud del tallo (SL), tasa relativa de crecimiento (RGR), área foliar (LA), asimilación máxima de CO₂ (AMAX), biomasa de hojas (LM), biomasa de raíces (RM), potencial hídrico máximo (PW.MAX) y mínimo (PW.MIN) y potencial osmótico mínimo (PS.MIN). Los tratamientos están representados por las letras A, M y B que corresponden a los niveles de inundación alto, medio y bajo, respectivamente; seguido de los números 3, 6, 9 y 12, correspondientes a los tiempos de inundación.

Durante este período, las variables fisiológicas del estatus hídrico de la planta cobraron mayor fuerza que durante los primeros tres meses de edad.

3.4. IMPLICACIONES DE LA LONGITUD ESPECÍFICA DEL TALLO EN LA ASIGNACIÓN DE BIOMASA DE *R. MANGLE*

La longitud específica del tallo (SSL), que relaciona la longitud del tallo por cada gramo de biomasa asignado al mismo, resultó ser un atributo funcional estrechamente ligado a la asignación de biomasa por componente y a la biomasa total, inclusive estuvo relacionado con el área foliar.

El coeficiente de determinación (R^2) fue alto en la biomasa del tallo ($R^2_{-adj}=0.88$), y para la biomasa total ($R^2_{-adj}=0.86$). Seguido de la biomasa de raíces ($R^2_{-adj}=0.78$) y la biomasa de hojas ($R^2_{-adj}=0.74$) (Figura 3.26). Finalmente, el área foliar también estuvo relacionada con la longitud específica del tallo ($R^2_{-adj}=0.67$) (Cuadro 3.5; Figura 3.25).

Cuadro 3.5 Relación polinomial de la longitud específica del tallo (SSL) con la biomasa total y la asignación de biomasa por componente, así como con el área foliar.

Modelo	R^2	R^2_{-adj}	Valor de F
TM = $-94.8283 \cdot \text{SSL} + 24.5659 \cdot \text{SSL}^2 + 8.5212$	0.8617	0.8608	978.2 ***
RM = $-23.41508 \cdot \text{SSL} + 6.29124 \cdot \text{SSL}^2 + 2.01372$	0.7852	0.7838	574 ***
SM = $-31.15672 \cdot \text{SSL} + 9.46733 \cdot \text{SSL}^2 + 2.46362$	0.8813	0.8806	1166 ***
LM = $-40.25653 \cdot \text{SSL} + 8.80733 \cdot \text{SSL}^2 + 4.04384$	0.7422	0.7405	451.9 ***
LA = $-2104 \cdot \text{SSL} + 295.405 \cdot \text{SSL}^2 + 229.705$	0.6729	0.6708	323 ***

TM = biomasa total; RM = biomasa de raíces; SM = biomasa del tallo; LM = biomasa de hojas;
LA = área foliar

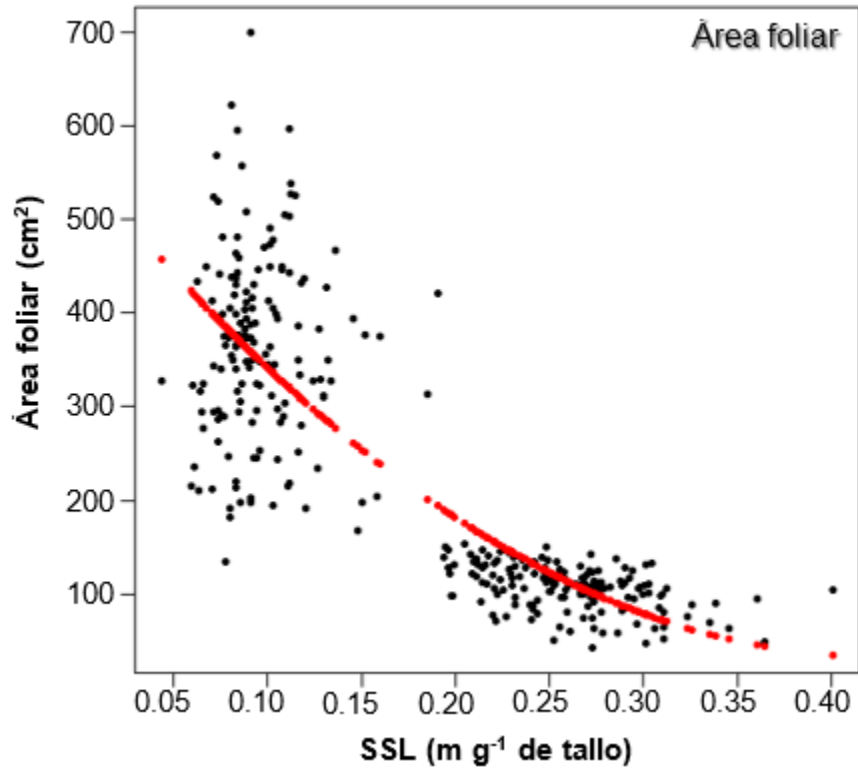


Figura 3.25 Relación polinomial de la longitud específica del tallo (SSL) con el área foliar (AF). Los puntos negros representan los valores observados y los puntos rojos los valores del modelo.

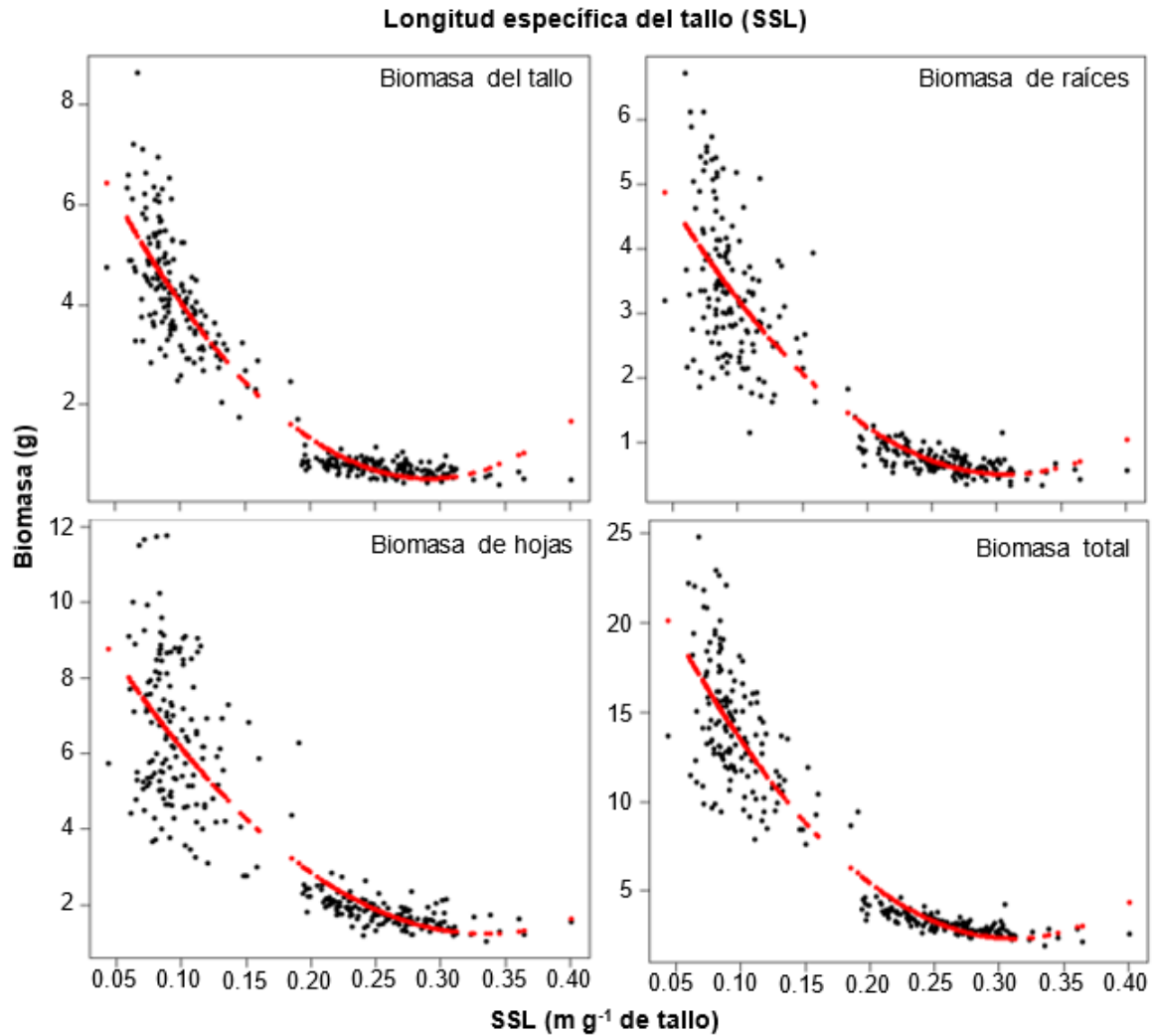


Figura 3.26 Relación polinomial de la longitud específica del tallo (SSL) con la biomasa asignada a tallo (SM), raíces (B), hojas (RM) y a la biomasa total (TM). Los puntos negros representan los valores observados y los puntos rojos los valores del modelo.

3.5. ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA POR COMPONENTE Y TOTAL

Con el fin de contar con información inicial sobre el crecimiento y la biomasa de plántulas de manglar, se obtuvieron regresiones lineales múltiples para la estimación de biomasa por componente y total, en función de variables que no fueran destructivas y fueran fácilmente medibles en campo, como son: el área basal (AB), la longitud del tallo principal (SL) y el área foliar específica (SLA).

Estas regresiones lineales múltiples (RLM), no consideran los niveles y tiempos de inundación como factores, pues catalogarlos en campo, tal como se establecieron en nuestro estudio sería complicado.

La mayoría de las regresiones tuvieron un R^2 alto (Cuadro 3.6). Sin embargo, aún hace falta validar el poder de predicción de cada uno de los modelos, mediante algún método para ello, por ejemplo una validación cruzada o un *bootstrap*. Además de obtener el error, a través de la Raíz Cuadrada del Error Medio Cuadrático (RMSE).

Cuadro 3.6 Estimación de la biomasa de plántulas de *R. mangle* crecidas bajo diferentes niveles y tiempos de inundación.

Modelo	R^2	R^2 -adj	Valor de F
TM = 0.27902*SL + 23.50707*AB - 0.63474*SLA - 0.59251	0.7784	0.7763	366.5 ***
RM = 0.056833*SL + 6.439832*AB - 1.222478	0.6256	0.6232	262.3 ***
SM = 0.123874*SL + 5.190951*AB - 0.170486*SLA - 0.97664	0.7717	0.7695	352.6 ***
LM = 0.09744*SL + 12.06839*AB - 0.3963*SLA + 1.08652	0.7482	0.7458	310 ***
BM = 0.049577*SL + 1.30441*AB - 0.103437*SLA - 0.27559	0.2922	0.2854	43.06 ***
LA = 5.3153*SL + 746.2252*AB + 13.9623*SLA -212.7106	0.7733	0.7712	356 ***

TM = biomasa total; RM = biomasa de raíces; SM = biomasa del tallo; LM = biomasa de hojas; BM = biomasa de ramas; LA = área foliar; AB = área basal; SL = longitud del tallo principal y SLA = área foliar específica

CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.1. DISCUSIÓN

4.1.1. Implicaciones del microambiente aéreo y acuático

Durante nuestro experimento, el potencial redox (Eh) disminuyó conforme aumentó el tiempo de inundación, pero fue menor durante el primer trimestre de medición (Figura 3.3 y 3.14; Cuadro 5.4). Esto indicaría que hubo un incremento en la demanda de oxígeno en el suelo a mayores tiempos de inundación (Pezeshki y DeLaune, 2012; Kozlowski y Kramer, 1991).

Los valores promedios de Eh se encontraron entre 125.26 y 143.53 mV (Cuadro 5.5), los cuales caracterizan a suelos moderadamente reducidos, ya que se encuentran por debajo de 200 mV (Reddy *et al.*, 2000; Zhi-Guang, 1985). Sin embargo, estos valores están dentro de los rangos reportados en otros estudios con características del suelo parecidas, tanto experimentalmente (Ellison y Farnsworth, 1997; McKee, 1993) como en sitios naturales dominados por *R. mangle* a bajas salinidades (Matthijs *et al.*, 1999; McKee, 1993); pero difieren de los obtenidos por Gleason *et al.*, (2003), Pezeshki *et al.*, (1989); McKee *et al.*, (1988) y Thibodeau y Nickerson (1986), siendo mayores en nuestro experimento.

No obstante hay que considerar que por debajo de 200 mV, el Eh comienza a ser un factor que limita el crecimiento y funcionamiento de las plantas (Pezeshki y DeLaune, 2012). Esto lleva a la planta a modificar su comportamiento “habitual”, por ejemplo al disminuir la biomasa (Ye *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2005), como ocurrió al final de nuestro experimento, donde se registró menor biomasa total a un nivel alto (7.26 ± 2.38 g) y medio (10.48 ± 0.3 g) a 12 horas de inundación, respecto al nivel alto (15.01 ± 1.37 g) y medio (16.23 ± 1.19 g) a 3 horas de inundación (Figura 3.20; Cuadro 5.12).

El oxígeno disuelto (DO) en el agua fue mayor a tiempos de inundación de 6 y 9 horas, así como en 12 horas en el segundo período, pero menor en el tiempo de 3 horas (Figura 3.3 y 3.14; Cuadro 5.5), lo cual contradice el comportamiento que “debería seguir” el DO. Debido a que se esperaría que a menor Eh (tiempos de 12 horas de inundación), el DO también lo fuera, ya que el Eh es una medida de la disponibilidad de electrones y éste se

ve reducido conforme disminuye la concentración de agentes oxidantes en el medio (DeLaune y Reddy, 2005), derivando en suelos reducidos (Pezeshki y DeLaune, 2012).

En este experimento se esperaba que la salinidad no fuera diferente entre tratamientos y a lo largo del experimento, pero ésta fue relativamente mayor a 3 horas de inundación durante el segundo período de medición, respecto al resto de los tratamientos y períodos de medición (Cuadro 5.5). Sin embargo, la diferencia fue menos de un gramo de sal por litro, lo cual, es poco comparado con el efecto reportado para altas concentraciones (arriba de 30 ppm; Boyd, 2000), pero ésta no ha sido significativa respecto a los tiempos de inundación en otros estudios (Chen y Wang, 2017).

Adicionalmente la tasa de fotosíntesis se ve más favorecida a bajas salinidades que por altas, donde el intercambio de gases es restringido (Kozlowski, 1997). Por otro lado, la exposición a niveles de salinidades constantes puede ser menos demandante fisiológicamente que fluctuaciones en la salinidad (Krauss *et al.*, 2008). Esto ha sido comprobado, por ejemplo, por Lin y Sternberg (1992), donde las tasas de intercambio de gases en *R. mangle* fueron menores bajo fluctuaciones en la salinidad que bajo salinidades constantes. En nuestro experimento, estas fluctuaciones en la salinidad no fueron grandes.

En cuanto al microambiente aéreo, el déficit de presión de vapor, la humedad y la temperatura, tanto pre-alba como al medio día fueron diferentes entre las dos fechas de medición (Cuadro 5.1 y 5.2), lo que puede ejercer un efecto sobre los potenciales hídricos y osmóticos tanto mínimos como máximos, principalmente a seis meses de edad de las plántulas.

4.1.2. El papel del hidroperíodo en el crecimiento, la fisiología e intercambio de gases de *Rhizophora mangle* L.

4.1.2.1. Implicaciones en la fluorescencia, la fotosíntesis y las relaciones hídricas

La inundación afecta el crecimiento, el intercambio de gases y las relaciones hídricas en las plantas (Kozlowski, 1984). Sin embargo, los valores de Fv/Fm obtenidos para *R. mangle* fueron mayores a 0.80 (Figura 3.4; Cuadro 5.11), los cuales representan a plantas sin estrés (Maxwell y Johnson, 2000). Esta conservación en el valor de fluorescencia podría estar ligado tanto a la tolerancia de *R. mangle* a la inundación, como a la baja concentración salina de nuestro experimento (alrededor de 10 ppm), ya que se ha demostrado que altas salinidades ejercen un mayor efecto sobre la fluorescencia (Panda *et al.*, 2006). Esto va de la mano con la casi nula mortandad de los propágulos (5 solamente), y con la capacidad de quiescencia de *R. mangle* a un nivel alto con inundación prolongada. No obstante, los valores de Fv/Fm son escasamente reportados o medidos en manglares (Panda *et al.*, 2006; Cheeseman y Lovelock, 2004; Kitao *et al.*, 2003; Naidoo *et al.*, 2002), lo cual dificulta su comparación.

El correcto funcionamiento del fotosistema II no sólo quedó demostrado por los valores de Fv/Fm, sino también fue expresado en las tasas de fotosíntesis. En este caso, niveles altos (15 cm) y tiempos cortos de inundación (3 y 6 horas) estimularon la tasa de asimilación máxima (A_{max} ; Figura 3.5 y 3.15; Cuadro 5.11 y 5.12). Estas mayores tasas de fotosíntesis a niveles altos de inundación han sido registradas en otros estudios (Krauss *et al.*, 2008; Naidoo *et al.*, 2002). Adicionalmente, hubo disminución en la tasa de fotosíntesis conforme aumentó el tiempo de inundación. Este comportamiento puede deberse a que la inundación induce el cierre estomático y disminuye la actividad de RUBISCO (Pezeshki *et al.*, 1997; Ellison y Farnsworth, 1997). Además, la tasa de transpiración y la conductancia estomática se reducen (Naidoo *et al.*, 1997). En este experimento, niveles bajos de inundación, resultaron en una disminución no significativa de la conductancia estomática (g_s). Esta disminución de la conductancia estomática a menores niveles de inundación ha sido reportada para *Kandelia candel* (Ye *et al.*, 2010), así como para *Bruguiera gymnorhiza* y *Rhizophora stylosa* (Kitaya *et al.*, 2002; Ellison y Farnsworth, 1997).

Tiempos de inundación prolongados (12 horas), también mostraron disminución de la fotosíntesis de acuerdo a las curvas de luz (Figura 3.6 y 3.16), indicando efectos inhibitorios de la inundación sobre la tasa de asimilación de CO₂. Resultados similares se han registrado en Ellison y Farnsworth (1997), y con otras especies de manglar como *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* (Pezeshki *et al.*, 1989), *Avicennia marina* (Lu *et al.*, 2013), *Kandelia obovata* (Chen *et al.*, 2005) y *Rhizophora stylosa* (Chen y Wang, 2017).

En este caso, la inundación intermitente (3, 6 y 9 horas) no resultó ser un factor que afecte gravemente el potencial hídrico de *R. mangle* a tres meses de edad, pero sí a 6 meses y medio, donde tiempos de 6 horas de inundación registraron los potenciales hídricos máximos ($P_{w,max}$) más bajos (Figura 3.7 y 3.17; Cuadro 5.6 y 5.8). En otro estudio, una inundación prolongada, con un tercio de salinidad del mar (cercana a la de nuestro experimento), condujo a la disminución del potencial hídrico foliar y la conductancia estomática de plántulas de *Bruguiera gymnorrhiza* (L.), mientras que el mismo tiempo de inundación con agua dulce causó un incremento en ambas variables fisiológicas (Naidoo, 1983). Por tanto, es importante considerar no sólo las variables del hidroperíodo, sino, hacer combinaciones a diferentes salinidades con el fin de obtener un panorama más amplio de las relaciones hídricas en *R. mangle*.

Los niveles altos y medios de inundación presentaron valores más positivos de potencial osmótico máximo ($P_{s,max}$), pero disminuyeron y se equipararon con los niveles bajos de inundación en el potencial osmótico mínimo (mediodía; Figura 3.17; Cuadro 5.8). Esto para conservar la toma de agua, ya que el sistema de raíces debe mantener agua en sus tejidos bajo un fuerte gradiente osmótico. Por ello muchas especies de manglar (y halófitas, en general) utilizan iones como solutos para disminuir el potencial osmótico en las células (Scholander *et al.*, 1962 en Reef y Lovelock, 2015), con el fin de evitar la pérdida de agua hacia el suelo (Reef y Lovelock, 2015; McKee, 1996). También hay que tener en cuenta que mucha de la conductividad del agua en las células está dada por la presencia de acuaporinas, que son proteínas canalizadoras de agua (Tyerman *et al.*, 1999). Estas proteínas son sensibles a la privación de oxígeno (Tournaire-Roux *et al.*, 2003), debido a que la inundación causa una reducción en la respiración de las raíces, afectando la disponibilidad de ATP. De esta forma, una baja respiración tiene un impacto sobre la toma de agua y consecuentemente sobre el potencial hídrico de la planta, generando a su vez resistencia estomática, y adicionalmente disminución en el

crecimiento. No obstante, algunas investigaciones sugieren que las plántulas de manglar pueden evitar el estrés por inundación mediante el mantenimiento de altas concentraciones de oxígeno en la raíz (McKee, 1993), por lo que la variación en la tolerancia de las especies de manglar a la inundación interactúa junto con la salinidad, para influenciar el potencial hídrico y osmótico, y por tanto mantener la toma de agua en las raíces (Ye *et al.*, 2010).

4.1.2.2. Implicaciones en el crecimiento inicial y la asignación de biomasa

Tanto el nivel alto como tiempos de inundación largos tuvieron un efecto negativo sobre la asignación de biomasa a las raíces (Figura 3.9 y 3.20; Cuadro 5.7 y 5.10), como ha sido reportado en diversas especies de manglar (Chen y Wang, 2017; Krauss *et al.*, 2014), así como en otras especies de árboles (Liu *et al.*, 2014; Elcan y Pezeshki, 2002). Esta disminución también resulta en un cociente biomasa aérea-raíces (S:R) más alto; como ha sido observado en *Kandelia candel* (Ye *et al.*, 2010). El decremento en la biomasa de raíces podría conducir a un decremento en la demanda de oxígeno por las raíces y en los requerimientos de oxidación de la rizósfera (Pezeshki *et al.*, 1997), así como a una menor capacidad de absorción de agua y nutrientes (Van den Boogaard *et al.*, 1996 en López-Hoffman *et al.*, 2006); lo que se reflejó en la disminución de la biomasa total de planta en las dos etapas de crecimiento a 3 meses (Figura 3.9; Cuadro 5.7) y 6 meses y medio (Figura 3.20; Cuadro 5.10).

Sin embargo, el mantenimiento de suficientes concentraciones de oxígeno en la raíz depende 1) de una relativa alta difusión de oxígeno desde la parte aérea hasta la raíz; 2) tasas de respiración de la raíz muy bajas; y 3) baja permeabilidad de la raíz, para evitar el escape de oxígeno (McKee, 1996; Thibodeau y Nickerson, 1986). Además, un recambio de oxígeno puede darse durante los tiempos de baja inundación correspondientes a bajamares. La supervivencia de plántulas completamente inundadas depende de su habilidad para elongarse rápidamente y salir por sobre el nivel del agua (Lovelock *et al.*, 2016; Striker, 2012). El incremento en la longitud (Figura 3.10 y 3.21) y la biomasa del tallo (Figura 3.9 y 3.20; Cuadro 5.11 y 5.12) en *R. mangle*, reflejan una buena tolerancia a la inundación. Sin embargo, considerando que la biomasa total de plantas fue menor a niveles altos de inundación, se remarca: 1) el efecto inhibitorio del nivel de inundación sobre el crecimiento; y 2) la importancia del tallo como estructura de 'escape' de la inmersión de las mareas para aprovechar el tiempo disponible para la fotosíntesis, así

como el uso del oxígeno atmosférico para mantener la respiración aeróbica de las raíces, ambas estrategias de supervivencia durante inundaciones prolongadas (Laan y Blom, 1990 en Chen y Wang, 2017). La estimulación del tallo ha sido observada en otros estudios, llevados a cabo tanto en campo como experimentalmente con *R. mangle* (Ellison y Farnsworth, 1997, 1993; Farnsworth y Ellison, 1996), y con otras especies de manglar como *K. candel* (Ye *et al.*, 2010), *Xylocarpus granatum* (Allen *et al.*, 2003), *Rhizophora apiculata* (Kitaya *et al.*, 2002) y *Laguncularia racemosa* (Delgado *et al.*, 2001). En términos generales, la elongación del tallo es una respuesta plástica observada en plantas tolerantes a la inundación. Esta respuesta contribuye a mantener una ruta de difusión para el transporte de oxígeno desde órganos expuestos hasta las raíces sumergidas (Chen *et al.*, 2013; Striker, 2012; Colmer, 2003; Insausti *et al.*, 2001). Sin embargo, este crecimiento del tallo se da a costa del crecimiento de hojas y raíces, pero principalmente de ésta última, lo cual puede ser considerado como una adaptación de *R. mangle* a la inundación.

Hubo una disminución en la biomasa y el área foliar, conforme aumentó el nivel de inundación (Figura 3.21; Cuadro 5.10). Sin embargo, presentaron una mayor área foliar específica a tres meses de edad. Esto supone que las plantas a niveles altos de inundación durante la primera fase de crecimiento, tienen hojas más delgadas y con baja densidad, que a su vez está asociado a pocas y pequeñas células del mesófilo y hojas con una alta concentración de clorofila por unidad de masa fresca (Lambers *et al.*, 2008). Esto resulta en tasas de fotosíntesis más altas, como se encontró a estos niveles. Los efectos negativos de la inundación sobre el crecimiento de las hojas, han sido reportados tanto en plantas tolerantes a la inundación como en no tolerantes (Kozłowski, 1997). Esta observación es consistente con otras especies de manglar crecidas en condiciones similares de inundación, en especies vivíparas como *Kandelia obovata* (Chen *et al.*, 2004) y *Avicennia marina* (Lu *et al.*, 2013), como en no vivíparas como *Sonneratia* (Chen *et al.*, 2013).

La tasa relativa de crecimiento (RGR) fue menor a tiempos prolongados de inundación, lo cual va de la mano con una baja biomasa total y por componente. Sin embargo, la mayor diferenciación en las tasas relativas de crecimiento, se deben al nivel de inundación, dentro de cada tiempo. Otras plántulas de manglar responden de forma similar. Por ejemplo, la tasa relativa de crecimiento de *Bruguiera gymnorrhiza* decrece con la duración de la inundación, mientras *Kandelia candel* no experimenta reducciones (Ye *et al.*, 2003).

Disminuciones en las tasas relativas de crecimiento han sido observadas en otros estudios (Ye *et al.*, 2004). Estos valores de RGR están acoplados a los valores de la tasa de asimilación neta (NAR), que presentó el mismo comportamiento. Tiempos intermedios y niveles altos de inundación condujeron a una mayor tasa de asimilación de CO₂. Sin embargo, estos valores de A_{max} de CO₂ no fueron consistentes con la tasa de asimilación neta (NAR), la cual fue mayor a niveles bajos y a tiempos más cortos de inundación, teniendo un decremento a tiempo 6. Por su parte un mayor NAR sí se reflejó en mayor biomasa total de la planta a tiempos cortos de inundación (3 horas) y niveles bajos. Ellison y Farnsworth (1997), también encontraron una disminución considerable de la tasa de asimilación neta, a niveles de inundación altos.

La biomasa de ramas estuvo acoplada a los incrementos en biomasa del tallo (entre 3 y 6 meses de edad de las plantas). Esta aparición de ramas puede deberse a limitaciones de luz y espacio. Cuando la competencia intraespecífica comienza a ser importante, como consecuencia de una estratificación de las plántulas debido al nivel de inundación y la longitud del tallo alcanzado, haciendo sombra a plantas vecinas. Esta disponibilidad de recursos detona una asignación de biomasa a nuevos brotes o ramas, con el fin de ocupar mayor espacio y por tanto, ser más competitiva (Oliver y Larson, 1996). No muchos estudios diferencian entre los componentes de la superficie. La diferenciación entre biomasa de rama y tallo es un factor interesante, sin embargo, pocas veces es estudiado como patrón de competencia (Lödige *et al.*, 2014). En muchos de los casos la asignación de biomasa a las ramas se relaciona con la disponibilidad de luz (Aussenac, 2000) y la humedad del suelo (Lödige *et al.*, 2014; Chan *et al.*, 2003). Sin embargo, en *Salicornia europaea* el mayor número de ramas fue atribuido a un nivel bajo de agua en condiciones salinas (Howes, 1994).

Por otro lado, la longitud específica del tallo (SSL), resultó ser un atributo funcional con una alta relación con la asignación de biomasa por componente y total. Tanto SSL como la densidad del tallo están involucrados en la biomecánica del tallo, así como en la expansión vertical de la planta (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2012). En plantas herbáceas este atributo es considerado como un indicador de equilibrio entre la longitud del tallo y su estabilidad, sin embargo, no es muy utilizado en análisis funcionales en plantas arbóreas (Kleyer *et al.*, 2018; Bsoul *et al.*, 2017). En un análisis de redes de correlación, la SSL fue la segunda conectividad más alta en la red, ya que cualquier

aumento en la biomasa de la planta se asocia con una disminución de SSL (Kleyer *et al.*, 2018). Podríamos decir que el hidroperíodo modula el crecimiento inicial de *R. mangle*, a través de la SSL. Lo cual tiene implicaciones directas sobre la estructura temprana de los bosques de manglar, principalmente de franja, donde domina esta especie y el cual se encuentra bajo la influencia de un régimen de mareas.

4.1.3. Comportamiento de plántulas de 3 meses vs 6 meses y medio

Mientras que las plántulas invariablemente primero desarrollan raíces para obtener agua, su inversión relativa en hojas versus raíces como órganos que adquieren carbono y nutrientes, respectivamente, también puede cambiar con el tiempo (Maskova y Herben, 2018; McConnaughay y Coleman, 1999). A 6 meses y medio de edad de *R. mangle*, la biomasa de raíz fue menor a niveles altos en todos los tiempos de inundación. Este comportamiento es similar a lo observado a tres meses de edad, pero ahora el tiempo tuvo un efecto adicional, al disminuir la biomasa de raíz conforme aumentó el tiempo para cada nivel de inundación. Algo similar vemos con la biomasa total, de tallos, y hojas, donde la biomasa fue mayor a tiempos cortos de inundación y niveles medios y bajos. Este comportamiento en la biomasa también ha sido reportado en otras especies de árboles (Medina *et al.*, 2009; Milke *et al.*, 2005; Davanzo *et al.*, 2002). Una actividad metabólica anaeróbica o una tasa de respiración aeróbica baja puede conducir a una menor biomasa de raíces; ya que la privación de oxígeno disminuye el transporte de electrones y la síntesis de ATP (Milke *et al.*, 2003). Sin embargo, la formación de otras estructuras también puede estar ligada a esta reducción, tal como lo es la aparición de raíces aéreas, la formación de aerénquima y de nuevas hojas (Ye y Zeng, 2013). Para el final de nuestro experimento, nos percatamos de la aparición de raíces adventicias en tres plantas, pero éstas no fueron cuantificadas. Sin embargo, otra característica como el número de lenticelas por área lateral del tallo, no presentó diferencias significativas entre tratamientos.

Suelos moderadamente reducidos ($E_h < 200$ mV), como el registrado en este experimento, podrían limitar la disponibilidad de nutrientes esenciales para las plantas, como lo son el nitrógeno (N) y el potasio (P). A pesar de que la biomasa de raíces puede incrementar con un suelo rico en P, otros factores como la inundación del suelo llegan a minimizar este crecimiento, aun cuando no existan otras limitaciones como de luz o salinidad (Koch y Snedaker, 1997).

El tallo fue estimulado por niveles altos y tiempos cortos de inundación, resultando en un aumento en la longitud, pero no acoplada a la cantidad de biomasa asignada, resultando en una menor densidad y una mayor longitud específica. Sin embargo, un llenado del tallo fue observado en el segundo período de medición, aumentando la densidad y disminuyendo su longitud específica; lo que reafirma el papel del tallo para sobrepasar la columna de agua en las primeras etapas de crecimiento y favorecer el intercambio de gases (Chen *et al.*, 2013; Striker, 2012). Este comportamiento fue muy evidente a niveles altos de inundación, donde el tallo fue 70% más largo a tiempo de 3 horas, respecto al de 12 horas. Esta conducta puede denotar en un tejido aerenquimatoso más ligero en los primeros tres meses de crecimiento, respecto a uno más leñoso a seis meses de crecimiento, facilitando la difusión de oxígeno a la raíz (Thibodeau y Nickerson, 1986). La formación de aerénquima está bien documentada en los tejidos primarios de las raíces sumergidas de muchas plantas leñosas y herbáceas (Núñez-Elisea *et al.*, 1999; Laan *et al.*, 1989). Este aerénquima también está presente en tallos y hojas de muchos manglares (Yáñez-Espinosa, 2011; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2001; Fahh, 1990). Esta plasticidad en la morfología de plántulas de *R. mangle*, le otorgan una ventaja competitiva para colonizar sitios en áreas predominantemente inundadas o con influencia de mareas (como los sitios de franja), o dado un aumento en el nivel medio del mar. Además, su uso para programas de restauración en la zona costera cobra mayor peso.

Adicionalmente, en este segundo período de medición, las tasas fotosintéticas aumentaron en todos los casos, tanto por niveles como por tiempos; excepto en el tiempo de inundación de 3 horas, que no modificó su tasa de fotosíntesis. Una reducción en las tasas de asimilación de CO₂, ha sido reportada para muchas especies (Kozlowski, 1997). Sin embargo, también se ha demostrado que, bajo inundaciones prolongadas o recurrentes, las plantas tolerantes a la inundación pueden mantener sus tasas de asimilación (Liu *et al.*, 2014). Esto elucidó el hecho de que *R. mangle* posee una gran adaptabilidad a la inundación. Krauss *et al.*, (2006), sugieren que este comportamiento puede estar relacionado con la pérdida de reservas del propágulo, asociado igualmente a las bajas tasas de conductancia estomática reportada para los manglares en general (Ball *et al.*, 1988).

También hay que resaltar que la mayoría de las plantas en el tratamiento de inundación prolongada (12 horas) a un nivel alto (15 cm del suelo), se mantuvieron en un estado de

quiescencia durante parte del período de experimentación, como ha sido mencionado en otros estudios (Manzur *et al.*, 2009). Esto les permite afrontar el nivel alto de inundación, sobreviviendo con las reservas de los propágulos para mantener un metabolismo basal hasta que el evento de inundación pase (Striker *et al.*, 2011 en Striker, 2012; Ram *et al.*, 2002), posteriormente algunos emergieron y otros presentaron necrosis en la parte cercana a la plúmula.

Tampoco hay que olvidar que los manglares son ecosistemas complejos. En donde las características del hidroperíodo (nivel, duración y frecuencia de la inundación), tienen un impacto sobre la disponibilidad de nutrientes y oxígeno; así como en los procesos fisicoquímicos del suelo (Pezeshki y DeLaune, 2012); y en la influencia de la herbivoría y la dispersión de propágulos (Lovelock *et al.*, 2004; Feller *et al.*, 1999; Rabinowitz, 1978). Además, los manglares están sujetos a gradientes de salinidad y luz. Por tanto, el entendimiento de la dinámica y el funcionamiento de este ecosistema, debe considerar la interacción de todos esos factores (Feller *et al.*, 2010; Krauss y Allen 2003; Ball, 2002; Chen y Twilley 1998).

4.2. CONCLUSIONES

El nivel de inundación tuvo un mayor efecto que el tiempo de inundación sobre la biomasa total y por componente, así como en la fracción de biomasa asignada a cada parte. Sin embargo, el tiempo de inundación tuvo efectos sinérgicos con el nivel de inundación, donde las plántulas sujetas a mayor inundación por mayor tiempo tuvieron menor biomasa. Esto refleja el resultado conjunto que tiene la microtopografía y la duración de los eventos de inundación mareal sobre la estructura inicial de *Rhizophora mangle* L.

Los resultados obtenidos indican que conforme aumentó el nivel de inundación, las plantas presentaron menor biomasa y área de hojas, menor biomasa de raíces y biomasa total, pero menor densidad del tallo, menor fracción de masa a raíz, mayor fracción de masa a tallo, mayor longitud del tallo, mayor longitud específica del tallo, y mayor tasa relativa de crecimiento del tallo. En conjunto estos datos sugieren que las plántulas modifican su asignación de recursos para tratar de aclimatarse a diferentes condiciones de inundación.

Los valores de F_v/F_m no se vieron afectados por las combinaciones del hidropериodo evaluadas, lo que refuerza la tolerancia que presenta *R. mangle* a la inundación.

La elongación del tallo durante las primeras etapas de desarrollo fue una respuesta plástica para contrarrestar daños impuestos por el nivel de inundación. Asimismo, se asignó mayor biomasa al tallo respecto a raíces, para propágulos crecidos a niveles altos de inundación.

La longitud específica del tallo resultó en un atributo funcional importante en la determinación de la biomasa a asignar a cada componente, así como la acumulación de biomasa total y la expansión de área foliar. Además, la densidad del tallo se modifica a 6 meses de edad, respecto a 3 meses, como resultado de un “llenado” del tallo, que resulta en un tallo más rígido y resistente a la columna de agua.

La tasa relativa de crecimiento disminuyó conforme aumentó el tiempo de inundación, lo cual estuvo ligado a una menor biomasa final total y por componente. Este crecimiento tuvo una mayor diferenciación entre niveles de inundación dentro de cada tiempo de inundación.

Las características morfológicas y de biomasa tuvieron mayor importancia durante los primeros tres meses de crecimiento de los propágulos, principalmente para evadir las condiciones impuestas por el nivel de inundación. Mientras que las variables fisiológicas cobraron mayor relevancia a seis meses de edad, donde el tiempo de inundación tuvo mayor influencia.

La tolerancia de *R. mangle* a la inundación también dependió de la capacidad para mantener una tasa de asimilación de CO₂ mayor a niveles altos (15 cm) y tiempos cortos de inundación (3 y 6 horas) durante los primeros 3 meses; así como un aumento de la A_{max} a 6 meses, influenciado por mayores tiempos de inundación.

Las relaciones hídricas se mantuvieron sin afectaciones durante el primer trimestre de edad de las plantas, pero una diferenciación en los valores de potenciales hídricos y osmóticos a 6 meses de edad reflejó la aclimatación de *R. mangle* y el mejoramiento de su sistema hidráulico.

El tratamiento de nivel alto a inundación prolongada, resulta en una combinación muy severa para *R. mangle*, inhibiendo su desarrollo. Bajo estas condiciones los propágulos se mantienen quiescentes, pero sólo algunos lograr evadir la inundación.

Las combinaciones de nivel y duración de la inundación que resultaron en un mejor funcionamiento de *R. mangle* fueron: el nivel medio a 3 horas y a 6 horas de inundación, seguidos del nivel bajo a 6 horas y el nivel alto a 3 horas de inundación; mientras los más severos corresponden a los niveles alto y medio a 12 horas de inundación.

Finalmente, el hidroperíodo, a través de la duración y el nivel de inundación, modularon el crecimiento inicial, la asignación de biomasa y la fisiología de *R. mangle*. Esta especie es altamente plástica y tolerante a la inundación, lo que explica su zonificación. Además, esta tolerancia le confiere una ventaja adaptativa ante efectos del cambio climático, como es el aumento en el nivel medio del mar, y para colonizar áreas constantemente inundables o con influencia de mareas (como lo es el manglar de franja).

4.3. PERSPECTIVAS

Los experimentos futuros deben de considerar la interacción otros factores (como salinidad, luz, nutrientes), a fin de determinar en qué medida estas interacciones modulan el establecimiento, el crecimiento inicial y la fisiología de *R. mangle*. Esta información servirá para entender mejor la dinámica que puede darse en el medio natural y las condiciones “más” favorables para la restauración y conservación de este ecosistema.

Además, estos estudios fisiológicos deben considerar otras ramas de investigación como son la bioquímica y anatomía, para tener un mejor panorama de las modificaciones de *R. mangle* en las primeras etapas de crecimiento que puedan garantizar su persistencia y desarrollo. Asimismo, la inclusión de algunas ómicas que nos ayuden a comprender el funcionamiento de esta especie a otros niveles de organización.

Otro aspecto a considerar son los diferentes tipos ecológicos de manglar y realizar una experimentación *in situ* que pueda acercarnos a las condiciones cambiantes en las que se encuentran los propágulos de *R. mangle* desde el momento de su establecimiento hasta que alcanzan una edad reproductiva, a fin de hacer un seguimiento de las modificaciones en la estructura y la fisiología de esta especie según el microambiente en el que se desarrolla.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, J., Krauss, K. y R. D. Hauff, 2003. Factors limiting the intertidal distribution of the mangrove species *Xylocarpus granatum*. *Oecologia* 135:110–121.
- Alongi, D.M. 2009. The energetics of mangrove forest. Springer Science. Queensland, Australia. 216 pp.
- Ammer, C. 2002. Response of *Fagus sylvatica* seedlings to root trenching of overstorey *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17: 408-416.
- Armstrong, W, Brandle, R., and Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl* 43:307-358.
- Aussenac, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287-301.
- Bashan Y, Moreno M, Salazar G, y Álvarez L. 2013. Restoration and recovery of hurricane damaged mangroves using the knickpoint retreat effect and tides as dredging tools. *J. Environ. Manage.* 116: 196–203.
- Batllore, E., J.L. Febles, y J. Díaz. 1999. Landscape change on Yucatan northwest coastal wetlands (1948-1991). *Human Ecology Review*. 6(1): 8-20.
- Boto, K. G., and J. T. Wellington. 1983. Phosphorous and nitrogen nutritional status of a northern Australian mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series* 1 1: 63-69.
- Bouillon, S. 2011. Carbon cycle, storage beneath mangroves. *Nature Geoscience* 4(5):282-283.
- Bouillon, S., V.A. Borges, E. Castañeda-Moya, K. Diele, T. Dittmar, N.C. Duke, E. Kristensen, S. Lee, C. Marchand, J. Middelburg, V. Rivera-Monroy, T. Smith III, y R. Twilley. 2008. Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem. Cycles*, 22, GB2013.
- Boyd, C. 2000. Dissolved oxygen and redox potential. *Water quality*. 69-94.

- Cardona-Olarte, P., Twilley, R.R., Krauss, K.W., y Rivera-Monroy, V.H., 2006. Responses of neotropical mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and salinity. *Hydrobiologia* 569, 325–341.
- Chan, S., Radosevich, S., y A. Grotta. 2003. Effects of contrasting light and soil moisture availability on the growth and biomass allocation of Douglas-fir and red alder. *Canadian Journal of Forest Research* 33:106-117
- Cheeseman, J. y Lovelock, C. Photosynthetic characteristics of dwarf and fringe *Rhizophora mangle* L. in a Belizean mangrove. *Plant, Cell and Environment*. 27:769-780.
- Chen, L. y W. Wang. 2017. Ecophysiological responses of viviparous mangrove *Rhizophora stylosa* seedlings to simulated sea-level rise. *Journal of Coastal Research*. 33:1333 – 1340
- Chen, L., Tam, N.F.Y., Wang, W., Zhang, Y., y Lin, G., 2013. Significant niche overlap between native and exotic *Sonneratia* mangrove species along a continuum of varying inundation periods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 117(1), 22–28.
- Chen, L.; Tam, N.F.Y.; Wang, W.; Zhang, Y., y Lin, G. 2013. Significant niche overlap between native and exotic *Sonneratia* mangrove species along a continuum of varying inundation periods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 117: 22–28.
- Chen, L.Z., Wang, W.Q., y Lin, P., 2005. Photosynthetic and physiological responses of *Kandelia candel* L. Druce seedlings to duration of tidal immersion in artificial seawater. *Environ. Exp. Bot.* 54, 256–266.
- Chen, R. y R.R. Twilley. 1998. A gap dynamic model of mangrove forest development along gradients of soil salinity and nutrient resources. *J. Ecol.* 86:37-52.
- Chen, X., Deng, Z., Xie, Y., Li, F. y Li, X. 2014. Differential growth and vegetative reproduction of two co-occurring emergent macrophytes along a water table gradient. *Pak. J. Bot.* 46 (3): 881-886.
- Chiu, C.Y. y Chou, C.H., 1993. Oxidation in the rhizosphere of mangrove *Kandelia candel* seedlings. *Soil Science and Plant Nutrition*, 39(4), 725–731.

- Cisneros-de la Cruz, D. J. 2014. Arquitectura hidráulica de plántulas y adultos de *Rhizophora mangle* L. en manglar de franja y chaparro en Celestún, Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. 71 pp.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P. y van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Cornelissen, J.H. 1993. Aboveground morphology of shade-tolerant *Castanopsis fargesii* saplings in response to light environment. *International Journal of Plant Sciences* 154: 481-495.
- Coutts, M. y Armstrong, W. 1976. Role of oxygen transport in the tolerance of trees to waterlogging. En: Cannell, M. y Last F. (Eds.). *Tree physiology and yield improvement*. New York: Academic Press, 361–385.
- Curt, T., Coll, L., Prévosto, B., Balandier, P. y G. Kunstler. 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science* 62: 51-60.
- Davanso, V., Souza, L., Medri, M., Pimenta, J., y E. Bianchini. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb.(Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz Arch Bioly Techn* 45: 375–384.
- Delgado, P., P. F. Hensel, J. A. Jiménez y J. W. Day. 2001. The importance of propagule establishment and physical factors in mangrove distributional patterns in a Costa Rican estuary. *Aquatic Botany* 71: 157–178.
- DeLaune R. D. y K. R. Reddy. 2005. Redox potential. En: *Encyclopedia of soils in the environment*. Elsevier: 366-371.
- Doyle, T.W., G.F. Girod y M.A. Books. 2003. Modeling mangrove forest migration along the southwest coast of Florida under climate change. In *Integrated Assessment of the Climate Change Impacts on the Gulf Coast Region*. Eds. Z.H. Ning, R.E Turner, T.W. Doyle and K. Abdollahi. GCRCC, Baton Rouge, Louisiana, pp 21 1-221.
- Elcan, J y Pezeshki, S. 2002. Effects of flooding on susceptibility of *Taxodium distichum* L. seedlings to drought. *Photosynthetica* 40: 177–182.

- Ellison, A. and Farnsworth, E. 1997. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Oecologia*, 112:435-446.
- Ellison, A.M. and Farnsworth, E.J., 1993. Seedling survivorship, growth, and response to disturbance in Belizean mangal. *Am. J. Bot.* 80, 1137–1145.
- Ellison, J.C. 1993. Mangrove retreat and rising sea-level, Bermuda. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 37:75-87.
- Elster, C. 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *For. Ecol. Manage.* 131: 201-214.
- Ernst, W. H. 1990. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. *Aquatic Bot.* 38: 73-90.
- Esau, K. 1985. Anatomía vegetal. Tercera edición. Traducido por Pons, J. Editorial Omega. 776 pp.
- Euan-Avila, J.I. and G.S. Witter 2002. Promoting Integrated Coastal Management in the Yucatan Peninsula, México. *Journal of Policy Studies*, 12:1-16.
- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*. 4th edition. Oxford: Pergamon Press.
- Gilman, E. L., Ellison, J., Duke, N. C. and Field, C. 2008. Threats to mangroves from climate change and adaptation options: a review. *Aquatic Botany* 89:237–250.
- Gleason, S., Ewel, K. y N. Hue. 2002. Soil redox condition and plant-soil relationships in a micronesian mangrove forest. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciencie.* 56: 1065-1074.zeng
- Herrera-Silveira, J. A., Teutli-Hernández, C., Zaldívar-Jiménez, A., PérezCeballos, R., Cortés-Balán, O., Osorio-Moreno, I., Ramírez-Ramírez, J., Caamal-Sosa, J., Andueza-Briceño, M. T., Torres, R. y H. Hernández-Aranda 2014. Programa regional para la caracterización y el monitoreo de ecosistemas de manglar del Golfo de México y Caribe Mexicano: Península de Yucatán. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. FN009. México D. F.

- Herrera-Silveira, J.A. y F.A. Comín. 2000. An introductory account of the types of aquatic ecosystems of Yucatán Peninsula (SE Mexico). Pages 213– 227 in M. Munawar, S.G. Lawrence, I.F. Munawar and D.F. Malley (eds). *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Ecovision World Monographs Series. Leiden, Netherlands: Backhuys.
- Herrera-Silveira, J.A., J. Ramírez, and A. Zaldivar. 1998. Overview and Characterization of the Hydrology and Primary Producers Communities of Selected Coastal Lagoons of Yucatan, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1(3-4):353-372.
- Hoppe-Speer, S., J. B. Adams, A. Rajkaran and D. Bailey. 2011. The response of the red mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. to salinity and inundation in South Africa. *Aquatic Botany* 95:71-76.
- Howes, C., McCarthy, B. y I. Ungar. 1994. Effect of salinity and waterlogging on growth and survival of *Salicornia europaea* L., an Inland halophyte. *Ohio Journal of Science*. 94: 70-73.
- Hunt, R. 1978. *Plant growth analysis*. Edward Arnold Publishers. London. 67 p.
- Jarčuška B, y M. Barna. 2011. Plasticity in above-ground biomass allocation in *Fagus sylvatica* L. saplings in response to light availability. *Annals of Forest Research* 54: 151-160.
- Kathiresan, K., Bingham, B.L., 2001. *Biology of mangroves and mangrove ecosystems*. *Adv. Mar. Biol.* 40, 81–251.
- King, D. 1997. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiology*. 17:251-258.
- Kitao, M., Utsugi, H., Kuramoto, S., Tabuchi, R., Fujimoto, K. y Lihpai, S. 2003. Light-dependent photosynthetic characteristics indicated by chlorophyll fluorescence in five mangrove species native to Pohnpei Island, Micronesia. *Physiologia Plantarum*, 117:376-382.
- Kitaya, Y., V. Jintana, S. Piriayotha, D. Jaijing, K. Yabuki, S. Izutani, A. Nishimiya y M. Iwasaki, 2002. Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. *Trees – Structure and Function* 16:150–154.
- Koch, M. y S. Snedaker. 1997. Factors influencing *Rhizophora mangle* L. seedling development in Everglades carbonate soils. *Aquatic Botany*. 59: 87-98.

- Koch, M.S., 1996. Resource Availability and Abiotic Effects on *Rhizophora mangle* L. (Red Mangrove) Development in South Florida. Dissertation, University of Miami, Coral Gables.
- Kozlowski, T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree physiology monograph 1.
- Kozlowski, T.T. (ed). 1984. Flooding and plant growth. Physiological Ecology. A Series of Monographs, Texts, and Treatises. Academic Press. Orlando. 356 pp.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer, and S.G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, 657 p.
- Krauss, K. W., Lovelock, C. E., McKee, K. L., López-Hoffman, L., Ewe, S. and Sousa, W. P. 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a review. Aquatic Botany 89: 105–127
- Krauss, K., McKee, K., Lovelock, C., Cahoon, D., Saintilan, N., Reef, R., y Chen, L., 2014. How mangrove forests adjust to rising sea level. New Phytologist, 202:19-34.
- Krauss, K., Twilley, R., Doyle, T. y E. Gardiner. 2006. Leaf gas exchange characteristics of three neotropical mangrove species in response to varying hydroperiod. Tree Physiology. 26: 959-968.
- Krauss, K.W., Allen, J.A., 2003. Factors influencing the regeneration of the mangrove *Bruguiera gymnorhiza* (L) Lamk. on a tropical Pacific island. Forest Ecol. Manage. 176:49–60.
- Krauss, K.W., Doyle, T.W., Twilley, R.R., Rivera-Monroy, V.H., Sullivan, J.K., 2006b. Evaluating the relative contributions of hydroperiod and soil fertility on growth of south Florida mangroves. Hydrobiologia 569, 311–324.
- Krauss, K.W., Twilley, R.R., Doyle, T.W., Gardiner, E.S., 2006a. Leaf gas Exchange characteristics of three neotropical mangrove species in response to varying hydroperiod. Tree Physiol. 26, 959–968.
- Krauss, K.W., Young, P.J., Chambers, J.L., Doyle, T.W., Twilley, R.R., 2007. Sap Flow characteristics of neotropical mangroves in flooded and drained soils. Tree Physiol. 27:775–783.

- Laan, P., Berrevoets, M., Lythe, S., Armstrong, W., y C. Blom. 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology* 77: 693–703.
- Lin, G., Sternberg, L.da S.L., 1992. Effects of growth form, salinity, nutrient, and sulphide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L). *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 509–517.
- Liu, Z., Cheng, R., Xiao, W., Guo, Q. y Wang N. 2014. Effect of off-season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. *PLOS one* 9 (9):e107636.
- Lödige, C., Schall, P., y C. Ammer. 2014. How do size and resource availability control aboveground biomass allocation of tree seedlings? *Forest Research.* 3 (3):1000123.
- López-Hoffman, L., DeNoyer, J., Monroe, I., Shaftel, R., Niels P., Anten, Martínez-Ramos, M. y D. Ackerly. 2006. Mangrove seedling net photosynthesis, growth, and survivorship are interactively affected by salinity and light. *Biotropica* 38 (5): 606-616.
- López-Portillo, J. and E. Ezcurra. 1989. Zonation in mangrove and salt marsh vegetation at Laguna de Mecoacan, Mexico. *Bio-tropica* 21: 107-114.
- López-Portillo, J. y Ezcurra, E. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques*, Número especial, 27-51.
- Lugo, A.E. and S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 39-64.
- Manzur, M.E., Grimoldi, A., Insausti, P. y Striker G. 2009. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. *Annals of Botany* 104, 1163–1169.
- Maskova, T. y Herben, T. 2018. Root:shoot ratio in developing seedlings: How seedlings change their allocation in response to seed mass and ambient nutrient supply. *Ecology and Evolution.* 8:7143-7150.

- Matthijs, S. Tack, J., van Speybroeck, D. y Koedam, N. 1999. Mangrove species zonation and soil redox state, sulphide concentration and salinity in Gazi Bay (Kenya), a preliminary study. *Mangroves and salt marshes*. 3:243-249.
- Mazda, Y., M. Magi, H. Nanao, M. Kogo, T. Miyagi, N. Kanazawa and D. Kobashi. 2002. Coastal erosion due to long-term human impact on mangrove forests. *Wetl. Ecol. Manage.* 10:1-9.
- McConnaughay, K. D., y Coleman, J. S. 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581–2593.
- McKee, K.L. 1993b. Determinants of mangrove species distribution in Neotropical forests: biotic and abiotic factors affecting seedling survival and growth. Ph.D. Diss., Louisiana State Univ., Baton Rouge, LA. 234 p.
- McKee, K.L. 1995. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101:448--460.
- McKee, K.L., 1993a. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution – reciprocal effects? *J. Ecol.* 81, 477–487.
- McKee, K.L., Mendelssohn, I.A., 1987. Root metabolism in the black mangrove (*Avicennia germinans* (L.) L.): response to hypoxia. *Environ. Exp. Bot.* 27:147–156.
- McKee, K.L. 1996. Growth and physiological responses of Neotropical mangrove seedlings. *Tree Physiology* 16: 883-889.
- Medina, C., Sánchez, M., Tucci, M., Sousa, C., Cuzzuol, G. y C. July 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany*. 104: 671–680.
- Medina, E. 1999. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding, p: 109-126. In: A. Yáñez-Arancibia y A. L. Lara-Domínguez (eds). *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. 380 pp.
- Méndez-Alonzo, R., López-Portillo, J., Moctezuma, C., Barlett, M.K. and L. Sack. 2016. Osmotic and hydraulic adjustment of mangrove saplings to extreme salinity. *Tree Physiology* 00: 1-11.

- Mielke, M., de Almeida, A., Gomes, F., Aguilar, M., y P. Mangabeira. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exp Bot* 50: 221–231.
- Mielke, M., Matos, E., Couto, V., Almeida, A., Gomes, F. y P. Mangabeira. 2005. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Bot Brasilica* 19: 905–911.
- Minotta, G., y S. Pinzauti. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* 86: 61-71.
- Mitsch, W.J. and J.G. Gosselink. 2000. *Wetlands*, 3rd Ed. John Wiley and Sons, New York.
- Monroy-Torres, M., Flores-Verdugo, F. y Flores-de-Santiago, F. 2014. Growth of three subtropical mangrove species in response to varying hydroperiodic in an experimental tank. *Ciencias Marinas* 40(4): 263–275.
- Morrow, L., y N.H. Nickerson. 1973. Salt concentrations in ground waters beneath *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans*. *Rhodora* 75: 102-106.
- Naidoo, G. 1985. Effects of waterlogging and salinity on plant-water relations and on the accumulation of solutes in three mangrove species. *Aquatic Botany* 22:133-143.
- Naidoo, G. Tuffers, A. y von Willert, D. 2002. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. *Trees*. 16:140-146.
- Naidoo, G., 1983. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguiera gymnorhiza* (L) Lam. *New Phytol.* 93, 369–376.
- Naidoo, G., Rogalla, H., y von Willert, D.J. 1997. Gas exchange responses of a mangrove species, *Avicennia marina*, to waterlogged and drained conditions. *Hydrobiology* 352:39 47.
- Núñez-Elisea, R., Schaffer, B., Fisher, J. Colls, A. y Crane J. H. 1999. Influence of flooding on net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. *Annals of Botany*. 84: 771-780.

- Oliver, C., y B. Larson. 1996. Forest stand dynamics. John Wiley and Sons, New York.
- Panda, D., Dash, P., Dhal, N. y Rout, N. 2006. Chlorophyll fluorescence parameters and chlorophyll content in mangrove species grown in different salinity. Gen. Appl. Plant Physiology. 32:175-180.
- Parkinson, R.W., R.D. DeLaune y J.R. White. 1994. Holocene sea-level rise and the fate of mangrove forests within the wider Caribbean region. J. Coast. Res. 10: 1077-1086.
- Pezeshki S. y DeLaune, R. 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. Biology. 1:196:221.
- Pezeshki, S., DeLaune, R. y Patrick, W. 1989. Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas Exchange and biomass partitioning. Canad. J. Forest. Res. 20:869-874.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D. y Meeder, J.F., 1997. Carbon assimilation and biomass partitioning in *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle* seedlings in response to soil redox conditions. Environ. Exp. Bot. 37, 161–171.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., y Patrick Jr., W.H., 1990. Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas exchange and biomass. Can. J. Forest Res. 20:869–874.
- Reddy, K. R., D'Angelo, E. M., y Harris, W. G. (2000). Biogeochemistry of wetlands. In "Handbook of Soil Science" (M. E. Sumner, Ed.), pp. G89–G119. CRC Press, Boca Raton.
- Reef, R. y C. Lovelock. 2015. Regulation of water balance in mangroves. Annals of Botany. 115:385-395.
- Rivera-Monroy, V.H., R. Twilley, E. Medina, E.B. Moser, L. Botero, A.M. Francisco, y E. Bullard. 2004. Spatial variability of soil nutrients in disturbed riverine mangrove forests at different stages of regeneration in the San Juan River Estuary, Venezuela. Estuaries. 27:44–57.
- Robertson, A.I. y Alongi, D.M. (Eds.), 1992. Tropical Mangrove Ecosystems. Coastal and Estuarine Studies 41, American Geophysical Union, Washington. 330 pp.

- Rodríguez-Zúñiga, M.T., Troche-Souza C., Vázquez-Lule, A. D., Márquez-Mendoza, J. D., Vázquez- Balderas, B., Valderrama-Landeros, L., Velázquez-Salazar, S., Cruz-López, M. I., Ressler, R., Uribe-Martínez, A., Cerdeira-Estrada, S., Acosta-Velázquez, J., Díaz-Gallegos, J., Jiménez-Rosenberg, R., FueyoMac Donald, L. y Galindo-Leal, C. 2013. Manglares de México/ Extensión, distribución y monitoreo. CONABIO. México D.F. 128 pp.
- Saenger, P., 2002. Mangrove Ecology Silviculture and Conservation. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 360 pp.
- Semeniuk, V. 1994. Predicting the effect of sea-level rise on mangroves in Northwestern Australia. *Journal of Coastal Research*. 10(4):1050–1076.
- Skelton, N.J., Allaway, W.G., 1996. Oxygen and pressure changes measured in situ during flooding in roots of the gray mangrove *Avicennia marina* (Forssk) Vierh. *Aquat. Bot.* 54, 165–175.
- Spalding, M., Kainuma, M. y Collins, L. 2010. World Atlas of Mangroves. (London, UK and Washington, DC, USA: Earthscan).
- Srutek, M. 1997. Growth responses of *Urtica dioica* L. to different water table depth. *Plant Ecology*. 130: 163-169.
- Striker, G. G. 2012. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses, Botany. En: Mworia, J. (Ed.). Botany. InTechopen. 3-29 pp.
- Teutli-Hernández, C. 2003. Estimación del éxito de la restauración hidrológica en zonas de manglar de la parte norte de Yucatán. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.
- Thibodeau, F. R., y N. H. Nickerson. 1986. Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *American Journal of Botany* 73: 512-516.
- Tomlinson P.B. 2016. The botany of mangroves. Second Edition. Cambridge University Press. Cambridge. 418 p.

- Twilley, R.R. 1995. Properties of mangrove ecosystems related to the energy signature of coastal environments. Maximum power (Eds.) University of Colorado press. Boulder. Colorado. C. Hall. 43-62 pp.
- Twilley, R.R. y V.H. Rivera-Monroy. 2005. Developing Performance Measures of Mangrove Wetlands Using Simulation Models of Hydrology, Nutrient Biogeochemistry and Community dynamics. *Journal of Coastal Research*. 40: 79-93.
- Twilley, R.R., V.H. Rivera-Monroy, R. Chen y L. Botero. 1998. Adapting an ecological mangrove model to simulate trajectories in restoration ecology. *Mar. Pollut. Bull.* 37:404-419.
- Valderrama-Landeros L. H., Rodríguez-Zúñiga M.T., Troche-Souza C., Velázquez-Salazar, S., Villeda-Chávez, E., Alcántara-Maya, J.A., Vázquez-Balderas B., Cruz-López M. I., Ressler R., 2017. Manglares de México: actualización y exploración de los datos del sistema de monitoreo 1970/1980–2015. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, 128 pp.
- Woodroffe, C.D. 1999. Responses of mangrove shorelines to sea-level change. *Tropics* 8: 159-177.
- Yáñez-Arancibia, A., Day, J., Twilley, R., y R. Day. 2014. Manglares: ecosistema centinela frente al cambio climático, Golfo de México. *Madera y bosques* 20: 39-75.
- Yáñez-Espinosa L., T. Terrazas y L. López-Mata. 2001. Effects of flooding on Wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees-Structure and Function*, 15: 91-97.
- Ye, X. Q, y B. Zeng. 2013. Survival and carbohydrate storage in two tolerant plant species exposed to prolonged flooding in the three Gorges Reservoir Region. *Acta Hydrobiol Sin.* 37: 450–457.
- Ye, Y. Gu, Y., Gao, H. y Lu, C. 2010. Combined effects of simulated tidal sea-level rise and salinity on seedlings of mangrove species, *Kandelia candel* (L.) Druce *Hydrobiologia*. 641:287-300.

- Ye, Y., Tam, N. F. ., Wong, Y., y Lu, C. 2004. Does sea level rise influence propagule establishment, early growth and physiology of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 306(2), 197–215.
- Ye, Y., Tam, N., Wong, Y. y Lu, C. 2003. Growth and physiological responses of two mangrove species (*Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging. *Environmental and Experimental Botany*. 49:209-221.
- Ye, Y., Tam, N.F.Y., Wong, Y.S., y Lu, C.Y., 2004. Does sea level rise influence propagule establishment, early growth and physiology of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306: 197-215.
- Youssef, T. y Saenger, P., 1996. Anatomical adaptive strategies to flooding and rhizosphere oxidation in mangrove seedlings. *Australian Journal of Botany*, 44(3), 297–313.
- Zaldívar-Jiménez A., Herrera-Silveira JA, Teutli, HA., Hernández S.A., y Caamal S.J. 2010. Estudio de caso: manglares de Yucatán. En Durán R. y M. Méndez (Eds.). 2010. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.
- Zaldívar-Jiménez, M. A., Herrera-Silveira, J. A., Teutli-Hernández, C., Comín, J. A., Andrade, J. L., Coronado-Molina, C. y Pérez-Ceballos, R. 2010. Conceptual Framework for Mangrove Restoration in the Yucatán Peninsula. *Ecological Restoration* 28:3.
- Zhi-Guang, L. 1985. Oxidation-reduction potential. En: Tian-Ren, Y. (Ed.). *Physical Chemistry of Paddy Soils*. Springer Verlag, Berlin. 1-26 pp.

ANEXOS

ANEXO 1. MICROAMBIENTE AÉREO Y ACUÁTICO

Cuadro 5.1 Valores *t-student* y *p* de las variables del microambiente aéreo entre los meses de marzo y junio de 2018. Se muestra la diferencia entre ambos períodos para mediciones pre-alba y al mediodía.

Microambiente aéreo	Pre-alba		Medio día	
	t	p-value	t	p-value
Temperatura del aire	-135.850	1.07e ⁻¹¹ ***	17.68	1.98e ⁻⁰⁶ ***
Humedad relativa	-98.323	7.45e ⁻¹¹ ***	-119.3	2.33e ⁻¹¹ ***
Déficit de presión de vapor	35.224	3.48e ⁻⁰⁸ ***	74.373	3.97e ⁻¹⁰ ***
Flujo Fotónico Fotosintético	NA	NA	0.985	0.362

Flujo Fotónico Fotosintético (FFF)

Significancia: '****' 0.001, '***' 0.01, '**' 0.05, '.' 0.1, ' ' 1;

Cuadro 5.2 Valores promedio \pm d.e. de las variables del microambiente aéreo durante los días de medición en los meses de marzo y junio de 2018, tanto para pre-alba como al mediodía.

Mediciones / Variables	Marzo		Junio	
	Pre-alba	Mediodía	Pre-alba	Mediodía
Temperatura del aire	22.55 \pm 0.13	35.92 \pm 0.54	25.28 \pm 0.08	35.17 \pm 0.47
Humedad relativa	79.46 \pm 0.38	42.86 \pm 1.28	84.44 \pm 0.25	56.19 \pm 1.53
Déficit de presión de vapor	0.56 \pm 0.02	3.39 \pm 0.18	0.50 \pm 0.01	2.50 \pm 0.15
Flujo fotónico fotosintético	1.20 \pm 0.00	452.33 \pm 19.37	1.20 \pm 0.00	437.45 \pm 43.23

Cuadro 5.3. Valores de *F* y significancia de los ANOVA's de dos vías de las variables fisicoquímicas del agua y suelo, medidas a aprox. 20 cm de la columna de agua y 10 cm de profundidad del suelo, respectivamente.

Fisicoquímicos del agua	T	P	TxP
	F-value	F-value	F-value
Salinidad	17.948 ***	12.995 **	1.566
Temperatura del agua	10.621 ***	13.44 **	9.597 ***
Oxígeno disuelto	12.004 ***	49.727 ***	13.281 ***
Potencial de óxido-reducción	5.745 **	19.467 ***	0.213

Tiempo de inundación (T), período de medición (P) e Interacción Tiempo-Período (TxP)

Significancia: '****' 0.001, '***' 0.01, '**' 0.05, '.' 0.1, ' ' 1;

Cuadro 5.4 Valores de F y significancia de los ANOVA's de una vía de las variables fisicoquímicas del agua y suelo, medidas a aprox. 20 cm de la columna de agua y 10 cm de profundidad del suelo, respectivamente. Para cada una de las fechas de medición.

Fisicoquímicos del agua	Marzo	Junio
	F-value	F-value
Oxígeno disuelto	24.32 ***	29.71 ***
°Temperatura del agua	°15.451 ***	°25.542 ***
Conductividad	10.56 ***	33.78 ***
°Salinidad	°11.796 **	21.04 ***
Potencial de óxido-reducción	1.907	2.786 .

Significacia: '****' 0.001, '***' 0.01, '**' 0.05, '.' 0.1, '.' 1;

Cuadro 5.5 Valores promedio \pm d.e. de las variables fisicoquímicas del agua y suelo, medidas a aprox. 20 cm de la columna de agua y 10 cm de profundidad del suelo, respectivamente; para cada una de las fechas de medición.

Variables	Enero-Marzo			
	03HRS	06HRS	09HRS	12HRS
DO	4.827 ^c \pm 0.228	6.233 ^a \pm 0.359	6.028 ^a \pm 0.389	5.411 ^b \pm 0.572
TA	31.535 ^a \pm 0.372	31.419 ^a \pm 0.266	31.62 ^a \pm 0.31	30.866 ^b \pm 0.084
CON	19251.97 ^a \pm 558.073	18319.24 ^b \pm 487.56	17687.04 ^b \pm 777.37	18216.36 ^b \pm 484.22
SAL	9.82 ^a \pm 0.297	9.537 ^a \pm 0.28	9.168 ^b \pm 0.493	9.311 ^b \pm 0.227
EH	134.336 ^a \pm 6.321	132.608 ^a \pm 9.992	132.902 ^a \pm 6.988	125.261 ^a \pm 5.83
Variables	Abril-Junio			
	03HRS	06HRS	09HRS	12HRS
DO	3.822 ^c \pm 0.334	3.835 ^{bc} \pm 0.271	4.606 ^b \pm 0.314	5.785 ^a \pm 1.024
TA	32.402 ^a \pm 0.151	31.133 ^c \pm 0.401	31.587 ^{bc} \pm 0.373	31.761 ^b \pm 0.113
CON	21360.91 ^a \pm 1160.22	18625.09 ^b \pm 305.22	18303.39 ^b \pm 803.95	18407.93 ^b \pm 445.43
SAL	10.472 ^a \pm 0.301	9.711 ^b \pm 0.206	9.415 ^b \pm 0.46	9.522 ^b \pm 0.213
EH	141.574 ^a \pm 11.743	141.648 ^a \pm 9.469	143.537 ^a \pm 6.63	132.056 ^{ab} \pm 8.667

DO = oxígeno disuelto; TA = temperatura del agua; CON = conductividad; SAL = salinidad; EH = potencial redox

ANEXO II. COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 3 MESES DE CRECIMIENTO

Cuadro 5.6 Valores de F del ANOVA de 2 vías, para tiempos 3-9 hrs. y valor de t -student para niveles medio (M) y bajo (B) a 12 hrs. de inundación; para las variables fisiológicas medidas a tres meses de edad de las plántulas.

Variable	N	T	N×T	12HRS (M y B)	
	F-value	F-value	F-value	t	p-value
Eficiencia máxima del PSII (Fv/Fm)	0.971	2.676.	0.601	-0.65	0.549
Asimilación máxima (A_{max})	0.053	3.945 *	1.41	-5.29	0.0061 **
Potencial hídrico máximo ($P_{w,max}$)	4.402 *	0.757	5.89 **	-3.45	0.026 *
Potencial hídrico mínimo ($P_{w,min}$)	0.125	1.043	0.94	-0.47	0.663
Potencial osmótico máximo ($P_{s,max}$)	5.884 *	9.473 **	0.22	0.038	0.971
Potencial osmótico mínimo ($P_{s,min}$)	3.412 .	3.035 .	2.15	1.092	0.335

Nivel (N), Tiempo (T) e Interacción Nivel-Tiempo (N×T)

Significacia: '****' 0.001, '***' 0.01, '**' 0.05, '.' 0.1, '.' 1;

Cuadro 5.7 Valores de F , BF_{10} , y t , derivados de los análisis de varianza clásicos, de factores bayesianos y pruebas de t , respectivamente; para variables de crecimiento y asignación de biomasa a tres meses de edad de las plántulas.

Variable	N	T	N×T	12 HRS (M y B)	
	F-value	F-value	F-value	t	p-value
Área basal (AB)	8.173 **	6.329 **	1.063	0.601	0.58
°Área foliar (LA)	6.364 **	0.709	1.859	-0.197	0.852
Área foliar específica (SLA)	11.532 ***	9.028 **	0.335	2.646	0.057 .
Biomasa hojas (LM)	21.416 ***	4.159 *	1.89	-1.136	0.319
Biomasa raíces (RM)	33.529 ***	2.551	2.024	0.211	0.842
Biomasa tallo (SM)	2.456	0.094	1.607	2.944	0.042 *
Biomasa total TM	15.733 ***	2.207	2.032	0.437	0.684
Densidad del tallo (DT)	7.897 **	0.51	0.828	-1.117	0.326
Fracción de masa a hoja (LMF)	6.997 **	3.206	0.815	-2.865	0.046 *
Fracción de masa a raíz (RMF)	21.825 ***	2.066	1.789	-0.14	0.894
Fracción de masa a tallo (SMF)	77.36 ***	5.039 *	2.784 .	6.378	0.003 **
°Longitud del tallo (SL)	2.29x10 ⁶ °	1.871 °	0.7317 °	3.942	0.017 *
°Longitud específica del tallo (SSL)	1162.31 °	0.7079 °	0.7285 °	0.659	0.545
TRC tallo	77.386 ***	5.735 *	2.983 *	5.4915	0.005 **

Significancia: '****' 0.001, '***' 0.01, '**' 0.05, '.' 0.1, '.' 1; ° BF_{10} , el valor de BF_{10} denota las "n" veces que la hipótesis alternativa es más probable que la hipótesis nula.

ANEXO III. COMPORTAMIENTO DE LAS PLÁNTULAS A 6 MESES DE CRECIMIENTO

Cuadro 5.8 Valores de F del ANOVA de 2 vías, para tiempos 3-9 hrs. y valor de t -*student* para niveles medio (M) y bajo (B) a 12 hrs. de inundación; para las variables fisiológicas medidas a seis meses y medio de edad de las plántulas.

Variable	N	T	NxT
	F-value	F-value	F-value
Asimilación máxima (A_{max})	0.693	5.306 **	4.96 **
Potencial hídrico máximo ($P_{w,max}$)	38.81 ***	16.65 ***	5.01 **
Potencial hídrico mínimo ($P_{w,min}$)	3.557 *	33.85 ***	1.91
Potencial osmótico máximo ($P_{s,max}$)	48.88 ***	7.341 **	16.5 ***
Potencial osmótico mínimo ($P_{s,min}$)	1.977	7.992 ***	12.3 ***

Nivel (N), Tiempo (T) e Interacción Nivel-Tiempo (NxT)

Significacia: '***' 0.001, '**' 0.01, '*' 0.05, '.' 0.1, ' ' 1;

Cuadro 5.9 Valores de F , BF_{10} , y t , derivados de los análisis de varianza clásicos, de factores bayesianos y pruebas de t , respectivamente; para variables de la tasa relativa de crecimiento (RGR) a seis meses y medio de edad de las plántulas.

Variable	N	T	NxT	12HRS (M y B)	
	F-value	F-value	F-value	t	p-value
°Tasa relativa de crecimiento (RGR)	2.022 °	0.4805 °	1.7527 °	-6.618	0.0027 **
Razón de área foliar (LAR)	1.64	0.01	0.56	0.824	0.4561
°Tasa de asimilación neta (NAR)	1.683 °	0.2854 °	0.7919 °	-2.418	0.0729
Área foliar específica (SLA)	1.625	0.134	0.396	1.3539	0.2472
Fracción de masa foliar (LMF)	0.582	0.095	0.287	-0.115	0.914
°Tasa relativa de crecimiento (TRC)	2.936 °	0.7925 °	2.27 °	-7.083	0.0021 **
RGR 3 horas	16.09 **				
RGR 6 horas	6.756 *				
°RGR 9 horas	1255 °				

Nivel (N), Tiempo (T) e Interacción Nivel-Tiempo (NxT); 12 horas, Medio (M) y Bajo (B).

Significacia: '***' 0.001, '**' 0.01, '*' 0.05, '.' 0.1, ' ' 1; °Valor BF_{10} , mediante $anovaBF$.

Cuadro 5.10 Valores de F y BF₁₀, derivados de los análisis de varianza frecuentistas, así como de factores bayesianos; para variables de asignación de biomasa y morfología a 6 meses de edad de *R. mangle* L.

Variable	N	T	NxT
	F-value	F-value	F-value
° Área basal (AB)	21.578 °	8.467 °	0.489 °
° Área foliar (LA)	10.105 °	0.3449 °	0.938 °
° Área foliar específica (SLA)	0.351 °	1.046 °	1.033 °
Biomasa hojas (LM) sin masa de ramas	13.797 ***	8.1885 ***	4.851 **
Biomasa hojas (LM) con masa de ramas	12.643 ***	11.172 ***	2.987 *
Biomasa raíces (RM)	24.918 ***	11.588 ***	1.053
Biomasa ramificaciones (BM)	1.217	5.769 **	4.186 **
Biomasa tallo (SM) sin masa ramas	13.833 ***	30.002 ***	4.544 **
Biomasa tallo (SM) con masa ramas	11.003 ***	28.312 ***	4.776 **
Biomasa total TM	23.064 ***	23.057 ***	4.743 **
Densidad del tallo (DT)	11.475 ***	12.454 ***	5.919 ***
Fracción de masa a hoja (LMF)	0.133	0.448	1.009
Fracción de masa a raíz (RMF)	6.346 **	1.537	0.738
Fracción de masa a tallo (SMF)	13.856 ***	6.638 **	1.69
Lenticelas por área lateral del tallo	0.734	1.296	0.859
Longitud del tallo (SL)	0.882	119.470 ***	23.056 ***
Longitud específica del tallo (SSL)	14.728 ***	4.451 *	1.477
Tasa relativa de crecimiento del tallo (TRCT)	13.61 ***	7.253 **	1.575

Significancia: '***' 0.001, '**' 0.01, '*' 0.05, '.' 0.1, '' 1; °Valor BF₁₀, mediante anovaBF.

Cuadro 5.11 Valores promedio \pm d.e. de las variables fisiológicas y de crecimiento medidas en plántulas con tres meses de edad; por cada nivel y tiempo de inundación (tratamiento). Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas al menos a $p < 0.05$.

Tratamientos / Variables	95 días					
	Alto-3hrs	Medio-3hrs	Bajo-3hrs	Alto-6hrs	Medio-6hrs	Bajo-6hrs
Área basal	0.173 \pm 0.004	0.177 \pm 0.011	0.186 \pm 0.001	0.164 \pm 0.012	0.170 \pm 0.014	0.171 \pm 0.004
Área foliar	108.63 \pm 1.44	106.88 \pm 7.12	120.92 \pm 9.52	103.69 \pm 4.42	113.51 \pm 15.21	115.60 \pm 10.13
Biomasa de hojas	1.711 \pm 0.042	1.876 \pm 0.208	2.104 \pm 0.169	1.544 \pm 0.058	1.759 \pm 0.230	1.799 \pm 0.070
Biomasa de raíces	0.603 \pm 0.026	0.748 \pm 0.075	0.820 \pm 0.115	0.594 \pm 0.058	0.668 \pm 0.060	0.768 \pm 0.079
Biomasa de tallo	0.746 \pm 0.065	0.718 \pm 0.122	0.735 \pm 0.042	0.825 \pm 0.086	0.750 \pm 0.097	0.655 \pm 0.066
Biomasa total	3.060 \pm 0.053	3.342 \pm 0.384	3.659 \pm 0.211	2.963 \pm 0.107	3.177 \pm 0.383	3.221 \pm 0.181
Densidad del tallo	209.92 \pm 3.88	220.18 \pm 14.16	238.00 \pm 8.68	224.23 \pm 15.09	225.48 \pm 9.40	232.16 \pm 15.11
Fracción de biomasa a hojas	0.559 \pm 0.015	0.559 \pm 0.018	0.576 \pm 0.033	0.522 \pm 0.009	0.556 \pm 0.008	0.559 \pm 0.022
Fracción de biomasa a raíces	0.197 \pm 0.006	0.225 \pm 0.007	0.223 \pm 0.027	0.200 \pm 0.016	0.209 \pm 0.010	0.239 \pm 0.011
Fracción de biomasa a tallo	0.244 \pm 0.019	0.216 \pm 0.018	0.201 \pm 0.006	0.278 \pm 0.024	0.235 \pm 0.004	0.201 \pm 0.011
Longitud del tallo	20.57 \pm 1.30	18.51 \pm 2.12	16.59 \pm 0.69	22.66 \pm 2.23	19.44 \pm 0.46	16.50 \pm 0.83
Longitud específica del tallo	0.284 \pm 0.009	0.261 \pm 0.020	0.229 \pm 0.009	0.276 \pm 0.004	0.269 \pm 0.026	0.259 \pm 0.021
Área foliar específica	8.021 \pm 0.189	7.680 \pm 0.339	7.417 \pm 0.132	8.277 \pm 0.497	7.751 \pm 0.475	7.694 \pm 0.065
Razón de área foliar	4.482 \pm 0.183	4.289 \pm 0.159	4.270 \pm 0.190	4.319 \pm 0.206	4.307 \pm 0.207	4.303 \pm 0.135
Potencial hídrico máximo	-2.402 \pm 0.108	-2.359 \pm 0.084	-2.387 \pm 0.095	-2.411 \pm 0.104	-2.362 \pm 0.150	-2.492 \pm 0.068
Potencial hídrico mínimo	-2.669 \pm 0.076	-2.721 \pm 0.123	-2.683 \pm 0.201	-2.715 \pm 0.146	-2.670 \pm 0.103	-2.615 \pm 0.206
Potencial osmótico máximo	-2.384 \pm 0.181	-2.296 \pm 0.070	-2.600 \pm 0.035	-2.698 \pm 0.151	-2.645 \pm 0.067	-2.840 \pm 0.238
Potencial osmótico mínimo	-2.585 \pm 0.117	-2.625 \pm 0.042	-2.786 \pm 0.087	-2.629 \pm 0.030	-2.654 \pm 0.038	-2.644 \pm 0.045
Asimilación máxima	16.67 \pm 5.85	13.77 \pm 1.80	14.07 \pm 0.59	18.87 \pm 3.84	18.33 \pm 3.18	17.67 \pm 3.52
Fluorescencia máxima de la clorofila	0.811 \pm 0.004	0.811 \pm 0.008	0.825 \pm 0.005	0.822 \pm 0.013	0.826 \pm 0.010	0.823 \pm 0.017

Continúa Cuadro 5.11.

Tratamientos / Variables	95 días				
	Alto-9hrs	Medio-9hrs	Bajo-9hrs	Medio-12hrs	Bajo-12hrs
Área basal	0.167 ± 0.004	0.181 ± 0.010	0.192 ± 0.008	0.175 ± 0.011	0.169 ± 0.013
Área foliar	87.64 ± 16.17	117.69 ± 14.85	114.31 ± 5.56	95.86 ± 21.90	99.54 ± 23.73
Biomasa de hojas	1.441 ± 0.162	1.825 ± 0.125	2.124 ± 0.100	1.708 ± 0.107	1.814 ± 0.122
Biomasa de raíces	0.545 ± 0.037	0.780 ± 0.060	0.912 ± 0.041	0.771 ± 0.048	0.753 ± 0.142
Biomasa de tallo	0.754 ± 0.048	0.699 ± 0.018	0.739 ± 0.044	0.812 ± 0.063	0.632 ± 0.085
Biomasa total	2.741 ± 0.238	3.303 ± 0.196	3.774 ± 0.181	3.291 ± 0.134	3.199 ± 0.336
Densidad del tallo	215.31 ± 9.69	224.06 ± 4.49	233.63 ± 9.03	230.10 ± 15.57	240.56 ± 4.51
Fracción de biomasa a hojas	0.526 ± 0.014	0.554 ± 0.012	0.561 ± 0.007	0.519 ± 0.013	0.568 ± 0.026
Fracción de biomasa a raíces	0.199 ± 0.004	0.234 ± 0.008	0.244 ± 0.003	0.232 ± 0.021	0.234 ± 0.019
Fracción de biomasa a tallo	0.275 ± 0.010	0.211 ± 0.008	0.196 ± 0.005	0.249 ± 0.008	0.198 ± 0.011
Longitud del tallo	21.01 ± 0.38	17.14 ± 0.87	16.57 ± 1.17	20.72 ± 1.86	15.53 ± 1.32
Longitud específica del tallo	0.283 ± 0.012	0.251 ± 0.015	0.227 ± 0.010	0.256 ± 0.009	0.249 ± 0.016
Área foliar específica	7.677 ± 0.047	7.415 ± 0.312	6.939 ± 0.168	7.032 ± 0.083	6.580 ± 0.321
Razón de área foliar	4.037 ± 0.116	4.109 ± 0.141	3.890 ± 0.050	3.649 ± 0.131	3.739 ± 0.287
Potencial hídrico máximo	-2.166 ± 0.096	-2.654 ± 0.086	-2.523 ± 0.181	-2.741 ± 0.038	-2.584 ± 0.069
Potencial hídrico mínimo	-2.680 ± 0.010	-2.725 ± 0.080	-2.860 ± 0.140	-2.980 ± 0.116	-2.937 ± 0.109
Potencial osmótico máximo	-2.523 ± 0.282	-2.367 ± 0.018	-2.607 ± 0.096	-2.557 ± 0.260	-2.563 ± 0.120
Potencial osmótico mínimo	-2.771 ± 0.030	-2.648 ± 0.076	-2.781 ± 0.159	-2.831 ± 0.282	-3.027 ± 0.132
Asimilación máxima	11.67 ± 2.30	15.10 ± 0.27	16.73 ± 3.16	12.23 ± 0.55	15.53 ± 0.93
Fluorescencia máxima de la clorofila	0.825 ± 0.013	0.825 ± 0.010	0.829 ± 0.005	0.813 ± 0.004	0.811 ± 0.003

Cuadro 5.12 Valores promedio \pm d.e. de las variables fisiológicas y de crecimiento medidas en plántulas con seis meses y medio de edad; por cada nivel y tiempo de inundación (tratamiento). Letras diferentes denotan diferencias significativas al menos a $p < 0.05$.

Tratamientos / Variables	200 días					
	Alto-3hrs	Medio-3hrs	Bajo-3hrs	Alto-6hrs	Medio-6hrs	Bajo-6hrs
Área basal	0.356 \pm 0.019	0.441 \pm 0.027	0.399 \pm 0.058	0.399 \pm 0.04	0.354 \pm 0.001	0.362 \pm 0.05
Área foliar	402.80 \pm 9.84	404.01 \pm 54.46	364.41 \pm 39.46	342.54 \pm 12.87	358.94 \pm 53.57	375.96 \pm 95.11
Biomasa de hojas	5.725 \pm 0.291	5.948 \pm 0.549	5.447 \pm 0.715	4.893 \pm 0.539	5.57 \pm 0.955	5.193 \pm 0.926
Biomasa de hojas (+ hojas de ramas)	7.064 \pm 0.434	7.469 \pm 1.116	6.773 \pm 1.188	5.502 \pm 0.42	7.241 \pm 1.326	6.878 \pm 0.889
Biomasa de ramas	1.715 \pm 0.577	1.601 \pm 0.341	0.91 \pm 0.419	0.585 \pm 0.262	1.796 \pm 1.034	2.262 \pm 0.585
Biomasa de raíces	3.271 \pm 0.457	4.286 \pm 0.202	4.141 \pm 0.19	2.28 \pm 0.396	3.168 \pm 0.532	3.992 \pm 0.73
Biomasa del tallo principal	4.303 \pm 0.755	4.405 \pm 0.124	3.548 \pm 0.089	3.516 \pm 0.287	4.449 \pm 0.311	4.017 \pm 0.249
Biomasa del tallo (+ ramas)	5.007 \pm 0.936	5.093 \pm 0.221	3.948 \pm 0.113	3.75 \pm 0.213	5.315 \pm 0.576	4.855 \pm 0.373
Biomasa total	15.014 \pm 1.375	16.239 \pm 1.196	14.046 \pm 0.556	11.275 \pm 0.515	14.984 \pm 2.657	15.464 \pm 0.557
Densidad del tallo	295.83 \pm 22.91	271.07 \pm 17.89	292.36 \pm 42.37	244.11 \pm 46.37	380.33 \pm 20.77	321.52 \pm 76.34
Fracción de biomasa a hojas	0.461 \pm 0.022	0.439 \pm 0.026	0.453 \pm 0.037	0.462 \pm 0.039	0.456 \pm 0.019	0.437 \pm 0.053
Fracción de biomasa a raíces	0.214 \pm 0.039	0.255 \pm 0.008	0.279 \pm 0.013	0.204 \pm 0.039	0.201 \pm 0.009	0.255 \pm 0.037
Fracción de biomasa a tallo	0.325 \pm 0.039	0.306 \pm 0.019	0.268 \pm 0.024	0.335 \pm 0.001	0.343 \pm 0.021	0.308 \pm 0.019
Longitud del tallo	41.47 \pm 4.107	37.391 \pm 1.12	31.534 \pm 0.665	37.779 \pm 1.914	35.153 \pm 1.911	36.595 \pm 1.308
Longitud específica del tallo	0.099 \pm 0.011	0.087 \pm 0.004	0.09 \pm 0.002	0.11 \pm 0.013	0.081 \pm 0.001	0.093 \pm 0.008
Área foliar específica	7.048 \pm 0.386	6.782 \pm 0.523	6.709 \pm 0.341	7.074 \pm 1.015	6.474 \pm 0.475	7.182 \pm 0.869
Razón de área foliar	3.253 \pm 0.276	2.985 \pm 0.365	3.042 \pm 0.292	3.245 \pm 0.285	2.95 \pm 0.212	3.146 \pm 0.573
Tasa de asimilación neta	0.504 \pm 0.053	0.561 \pm 0.036	0.469 \pm 0.02	0.396 \pm 0.021	0.541 \pm 0.044	0.538 \pm 0.116
Tasa relativa de crecimiento (mét. funcional)	15.55 \pm 0.75	15.67 \pm 0.31	13.51 \pm 0.41	12.79 \pm 0.24	15.86 \pm 1.42	15.87 \pm 1.46
Tasa relativa de crecimiento (mét. trad)	14.83 \pm 0.47	14.97 \pm 0.07	12.94 \pm 0.19	12.53 \pm 0.12	14.69 \pm 0.95	14.69 \pm 0.54
Potencial hídrico máximo	-2.582 \pm 0.098	-2.517 \pm 0.106	-2.792 \pm 0.08	-2.587 \pm 0.031	-2.566 \pm 0.055	-2.723 \pm 0.057
Potencial hídrico mínimo	-2.819 \pm 0.05	-2.818 \pm 0.138	-3.055 \pm 0.032	-3.171 \pm 0.096	-3.314 \pm 0.045	-3.247 \pm 0.156
Potencial osmótico máximo	-2.651 \pm 0.039	-2.665 \pm 0.067	-3.116 \pm 0.086	-2.658 \pm 0.056	-2.496 \pm 0.072	-2.835 \pm 0.034
Potencial osmótico mínimo	-2.861 \pm 0.086	-2.957 \pm 0.105	-3.125 \pm 0.059	-2.828 \pm 0.018	-2.908 \pm 0.041	-2.924 \pm 0.073
Asimilación máxima	14.57 \pm 3.43	16.73 \pm 1.63	16.10 \pm 3.10	27.30 \pm 2.62	18.33 \pm 1.72	16.87 \pm 1.37

Continúa Cuadro 5.12.

Tratamientos / Variables	200 días					
	Alto-9hrs	Medio-9hrs	Bajo-9hrs	Alto-12hrs	Medio-12hrs	Bajo-12hrs
Área basal	0.312 ± 0.022	0.349 ± 0.015	0.417 ± 0.055	0.202 ± 0.003	0.323 ± 0.029	0.367 ± 0.036
Área foliar	289.92 ± 41.31	361.38 ± 44.95	378.10 ± 21.57	170.64 ± 36.23	338.56 ± 40.10	370.08 ± 55.02
Biomasa de hojas	4.09 ± 0.33	5.502 ± 0.381	5.22 ± 0.636	2.564 ± 0.423	4.781 ± 0.381	5.701 ± 0.548
Biomasa de hojas (+ hojas de ramas)	5.176 ± 1.603	7.109 ± 0.397	6.214 ± 0.577	3.44 ± 0.836	5.135 ± 0.391	6.573 ± 0.519
Biomasa de ramas	1.098 ± 0.596	1.93 ± 0.564	1.348 ± 0.16	0.854 ± 0.76	0.119 ± 0.076	0.897 ± 0.208
Biomasa de raíces	2.708 ± 0.319	3.732 ± 0.368	3.811 ± 0.305	1.77 ± 0.96	2.549 ± 0.484	3.475 ± 0.02
Biomasa del tallo principal	3.293 ± 0.136	4.104 ± 0.133	3.656 ± 0.242	2.078 ± 0.48	3.035 ± 0.306	3.221 ± 0.171
Biomasa del tallo (+ ramas)	3.686 ± 1.035	4.742 ± 0.209	4.225 ± 0.279	2.4 ± 0.717	3.082 ± 0.296	3.522 ± 0.299
Biomasa total	11.188 ± 0.917	15.269 ± 0.688	14.035 ± 0.376	7.266 ± 2.38	10.485 ± 0.303	13.294 ± 0.879
Densidad del tallo	343.61 ± 72.58	371.93 ± 19.51	263.27 ± 8.69	441.35 ± 91.47	355.61 ± 39.95	317.17 ± 58.04
Fracción de biomasa a hojas	0.451 ± 0.039	0.454 ± 0.007	0.431 ± 0.039	0.459 ± 0.056	0.479 ± 0.042	0.482 ± 0.013
Fracción de biomasa a raíces	0.228 ± 0.031	0.239 ± 0.007	0.272 ± 0.023	0.222 ± 0.06	0.24 ± 0.05	0.258 ± 0.018
Fracción de biomasa a tallo	0.321 ± 0.017	0.306 ± 0.002	0.296 ± 0.016	0.318 ± 0.02	0.28 ± 0.022	0.26 ± 0.007
Longitud del tallo	34.535 ± 4.353	34.122 ± 1.471	36.28 ± 0.807	23.338 ± 1.273	27.986 ± 1.451	29.442 ± 3.797
Longitud específica del tallo	0.109 ± 0.025	0.085 ± 0.003	0.101 ± 0.006	0.117 ± 0.027	0.105 ± 0.009	0.094 ± 0.011
Área foliar específica	7.145 ± 0.435	6.554 ± 0.431	7.311 ± 0.907	6.611 ± 0.542	7.083 ± 0.699	6.469 ± 0.36
Razón de área foliar	3.213 ± 0.232	2.978 ± 0.209	3.131 ± 0.166	NA ± NA	3.404 ± 0.533	3.122 ± 0.256
Tasa de asimilación neta	0.48 ± 0.162	0.526 ± 0.041	0.44 ± 0.013	NA ± NA	0.358 ± 0.04	0.466 ± 0.066
Tasa relativa de crecimiento (mét. funcional)	13.71 ± 3.90	15.45 ± 0.56	12.50 ± 0.54	NA ± NA	10.75 ± 0.39	13.36 ± 0.56
Tasa relativa de crecimiento (mét. trad)	13.08 ± 2.89	14.37 ± 0.18	12.29 ± 0.38	NA ± NA	10.79 ± 0.35	13.14 ± 0.46
Potencial hídrico máximo	-2.588 ± 0.107	-2.192 ± 0.048	-2.497 ± 0.05	-2.583 ± 0.093	-2.471 ± 0.015	-2.769 ± 0.056
Potencial hídrico mínimo	-2.725 ± 0.109	-2.801 ± 0.123	-2.831 ± 0.057	-3.007 ± 0.131	-2.892 ± 0.067	-3.009 ± 0.108
Potencial osmótico máximo	-2.785 ± 0.058	-2.531 ± 0.047	-2.799 ± 0.083	-2.937 ± 0.09	-2.606 ± 0.087	-2.638 ± 0.073
Potencial osmótico mínimo	-2.817 ± 0.066	-2.831 ± 0.056	-2.837 ± 0.047	-3.226 ± 0.108	-2.822 ± 0.103	-2.841 ± 0.077
Asimilación máxima	17.17 ± 3.60	21.63 ± 4.30	24.93 ± 3.50	19.23 ± 3.02	17.90 ± 2.88	22.93 ± 5.53