

Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la Laguna Mecoacán, Golfo de México

Jony R. Torres V.¹, Dulce Infante-Mata², Alberto J. Sánchez³, Alejandro Espinoza-Tenorio¹ & Everardo Barba^{1*}

1. Manejo sustentable de cuencas y zonas costeras. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera a Reforma, km 15.5 s/n Ra. Guineo 2da Sección. C.P. 86280 Villahermosa, Tabasco, México; jonyc97@hotmail.com, aespinoza@ecosur.mx, ebarba@ecosur.mx*
2. Manejo sustentable de cuencas y zonas costeras. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Tapachula; dulce.infante@gmail.com
3. Lab. Manejo de Humedales Tropicales. DACBIOL, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco; alberthoj.sanchez@gmail.com

* Correspondencia

Recibido 30-I-2017. Corregido 07-VII-2017. Aceptado 07-VIII-2017.

Abstract: Structural attributes, productivity (leaf litter) and mangrove phenology in Mecoacán Lagoon, Gulf of Mexico. Mangrove forests are distributed along the topographical gradients of coastal areas, where variations in salinity and flooding influence the composition and primary production of these forests. This study evaluated the structural attributes and production of leaf litter of mangrove species in Mecoacán Lagoon. We established six monitoring sites and studied the floristic composition, diameter at breast height (DBH), and density of adult, juvenile and recruited trees, as well as seedling density; additionally, the basal area, importance value index (IVI), and coverage were also calculated. Monthly samples (from November 2014 to October 2015) of the leaf litter production of different mangrove species, were collected using litter traps, and the physical-chemical parameters of surface, interstitial, and subterranean water were determined using piezometers. The study sites were classified into two physiognomic types: fringe (Boca, Aspoquero, Arrastradero, and Pajal) and basin (Cerros and Mojarrero). The average density of mangrove trees was 2 870 trees. ha⁻¹. The highest basal area was found in Pajal (41.7 m². ha⁻¹). *Avicennia germinans* presented the highest IVI value in all sites. An average coverage of 17.5 m² was recorded. The species were zoned with respect to interstitial salinity levels. *A. germinans* had a greater density in areas with high salinity (hypersaline) and *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle* in areas of lower salinity. The leaf litter production was 5.15 ton. ha⁻¹. year⁻¹ and showed a positive correlation with rainfall and a highly negative correlation with salinity level as well as with interstitial and subterranean oxidation redox potential (ORP). The results indicated that variability in the composition, structure, and production of leaf litter in Laguna Mecoacán is locally determined by the species capacity to adapt to environmental conditions (rainfall, salinity, redox potential). Several recommendations include the establishment of the sites evaluated in this study, as permanent monitoring areas and to estimate the above and below-ground biomass, in order to understand the nutrient dynamics, as mangroves provide sources of energy both *in situ* and that may be exported to neighboring areas. Rev. Biol. Trop. 65 (4): 1592-1608. Epub 2017 December 01.

Key words: mangrove, litterfall, mangrove structure, redox, salinity.

La identificación de los patrones y procesos que determinan la distribución y abundancia de las especies es un tema importante en ecología y particularmente prioritario en el estudio de los manglares (Tovilla-Hernández et al., 2013). Este ecosistema costero cubre la

interfaz entre los entornos marino y terrestre, crece en las desembocaduras de los ríos y en los pantanos de marea, donde se inunda regularmente con agua salobre (Sterling, Hurley, & Minh, 2006). La caracterización estructural de los bosques de manglar se refiere a la diversidad

de especies, altura, diámetro, área basal y densidad de árboles, así como la distribución de especies en patrones espaciales (Smith, 1992). Estructuralmente es factible observar en lagunas costeras un patrón de zonación típico de *R. mangle*-*L. racemosa* en el borde y *A. germinans* en la parte posterior (Lugo & Snedaker, 1974). Varias hipótesis se han expuesto sobre la distribución de las especies de manglar, tales como la zonificación en respuesta a la geomorfología (Thom, 1967); tolerancia fisiológica a la inundación y salinidad (Lugo & Snedaker, 1974); competencia interespecífica (Ball, 1980); así como por las capacidades de las especies de manglar para oxidar el sustrato anaerobio (Nickerson & Thibodeau, 1985). Además, la estructura del manglar está influida principalmente por la herbivoría, competencia interespecífica y la actividad humana (Ashton, Hogarth, & Ormond, 1999; Carrillo-Bastos, Elizalde-Rendón, Torrescano, & Flores, 2008); así como las precipitaciones, influencia de las mareas, entrada de agua dulce, disponibilidad de nutrientes y luz (Chen & Twilley, 1999; Medina, 1999; Flores-Verdugo et al., 2007; Krauss et al., 2008). Los trabajos de investigación sobre estructura en la Laguna Mecoacán fueron desarrollados por López-Portillo (1982) y López-Portillo y Ezcurra (1985) quienes analizaron las variables ambientales en relación con la distribución de las especies de mangle. Tovilla-Hernández et al. (2013) reportaron que los usos más comunes del manglar en la Laguna Mecoacán son herramientas de trabajo, construcción, leña y para la actividad agrícola.

Uno de los indicadores más utilizado para evaluar la productividad del manglar es la cantidad de hojarasca producida por unidad de área y tiempo (Kristensen, Bouillon, Dittmar, & Marchand, 2008), ya sea integrada al suelo o exportada por las mareas a las aguas costeras adyacentes (Alongi, 2009). Diferentes estudios abordan la productividad primaria del manglar: Day et al. (1996) en laguna de Términos, Zaldívar-Jiménez, Herrera-Silveira, Coronado-Molina y Alonzo-Parra (2004) para la Reserva de la Biosfera Ría Celestún, y Aké-Castillo, Vázquez y López-Portillo (2006) en

Sontecomapan, Veracruz. En la Laguna Mecoacán López-Portillo y Ezcurra (1985) relacionaron la caída de hojarasca de *A. germinans* con los niveles de inundación y valores de precipitación, salinidad y temperatura.

La esperada magnificación de las variaciones de la salinidad en la Laguna Mecoacán por la construcción de infraestructura de cuenca hidráulica cuenca arriba y por el cambio climático (Medellín & Marino-Tapia, 2013; Sánchez et al., 2015) sumado a los mencionados resultados de López-Portillo y Ezcurra (1985) sustentan agregar, como objetivos del presente estudio, la estimación de la producción de hojarasca del manglar en función de (i) la estructura forestal del bosque de manglar y (ii) las características físico químicas del agua (superficial, intersticial y subterránea) en tres especies distribuidas en la Laguna Mecoacán. Ambos objetivos se sustentan en las siguientes tres hipótesis de estudio: (i) Se observará mayor desarrollo estructural de *A. germinans* en manglar tipo cuenca con la mayor densidad asociado a altos niveles de salinidad intersticial y la especie *R. mangle* con mayor densidad en manglar tipo borde con salinidad intersticial baja, (ii) y la mayor producción de hojarasca estará asociada a los meses de mayor precipitación con bajas concentraciones de salinidad en agua intersticial y (iii) la mayor producción y desprendimiento de partes reproductivas (flor y fruto) del manglar será en temporada de lluvias, relacionado con la presencia de inundación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La Laguna Mecoacán tiene una extensión de 96454.39 ha (Barba, Rangel & Ramos, 2006) y se ubica en la llanura costera de la cuenca del río Grijalva (18°16'-18°20' N & 93°04' - 93°14' W) en el suroccidente del Golfo de México. En el margen este y sureste desembocan los ríos Escarabajo y Cuxcuchapa (Gómez, 1977) (Fig. 1). La temperatura media anual es de 26 °C con un máximo de 28 °C en julio y la mínima de 10 °C en invierno, la temporada de lluvias va de julio a octubre con una precipitación media de 240 mm,

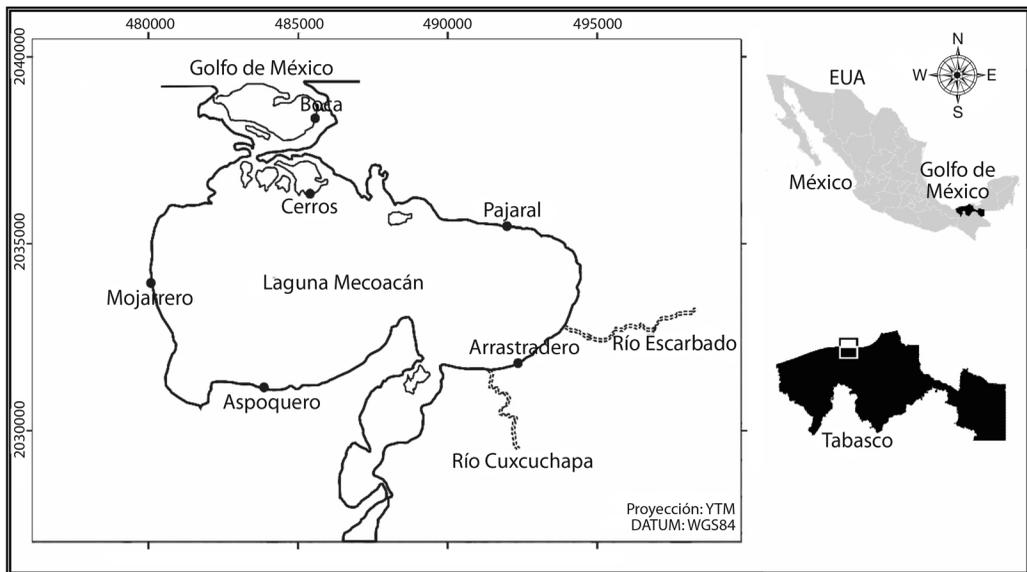


Fig. 1. Área de estudio, Laguna Mecoacán, Golfo de México. / Fig. 1. Study sites, Mecoacan Lagoon, Gulf of Mexico.

con máximo valor de precipitación de 350 mm (Galaviz-Solís, Gutiérrez-Estrada & Castro del Río, 1987). La salinidad fluctúa entre 0.5 y 29 ups, los valores mínimos se registran al sureste del sistema en temporada de precipitación y las máximas salinidades al norte y oeste en secas (Domínguez, Sánchez, Florido, & Barba, 2003). La vegetación dominante en la Laguna Mecoacán son las especies de mangle *Rhizophora mangle* (L.) (mangle rojo), *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn (mangle blanco) y *Avicennia germinans* (L.) Stearn (mangle negro) (Pennington & Sarukhán, 2005).

Método: Seis sitios fueron seleccionados en zonas preservadas de manglar (Domínguez-Domínguez, Zavala-Cruz, & Martínez-Zurimendi, 2011). Al norte de la laguna se ubicaron los sitios Boca directamente influido por las corrientes de marea y Cerros en la zona de mezcla en el flujo de entrada y salida de la corriente (Gómez, 1977). Hacia el este los sitios Pajal y Arrastradero reciben mayor influencia de los ríos Cuxcuchapa y Escarbado (Hernández, 2007), mientras que los sitios Aspoquero y Mojarrero ubicados hacia el suroeste y oeste de la laguna, registran menor aporte de agua dulce y mayor salinidad (Domínguez et al., 2003;

Infante-Mata et al., 2014) (Fig. 1). Los datos de precipitación se midieron en la estación meteorológica de la CONAGUA-SMN-EMAS (2015) ubicada en Paraíso, Tabasco.

Estructura forestal del manglar: La medición de los atributos estructurales del manglar se realizaron en la segunda semana de julio del 2014. El diseño y los métodos se basaron en los trabajos e investigación de Valdez (2002), e incluyó el análisis de la variación espacial en los tipos fisonómicos de borde y cuenca de acuerdo con Agraz-Hernández, Noriega-Trejo, López-Portillo, Flores-Verdugo, & Jiménez-Zacarias (2006) con 10 unidades de muestreo (UM) de 10 x 10 m por cada sitio, con separación de 50 m al centro, a una distancia de 20 m y paralelos a la línea de costa. En las UM se registró para cada especie la abundancia de árboles adultos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm. Se midió la circunferencia de cada árbol con cinta métrica y se dividió entre π para obtener el diámetro. Así como altura, largo y ancho de copa del 20 % de los árboles adultos para determinar cobertura (Corella et al., 2001). En las UM 1, 3, 5, 7 y 9 se estableció de forma aleatoria una parcela de 4 x 4 m y dos parcelas de 1 x 1 m (CONABIO,

2013). En los cuadrantes de 16 m² se registró la densidad de plantas juveniles (tallos < 2.5 m de DAP pero > 1.3 m de altura); en los cuadrantes de 1 m² se registró la densidad de plantas reclutas (tallos ≥ 0.5 pero ≤ 1.3 m de altura) y la densidad de plántulas (< 50 cm de altura). La densidad, dominancia, frecuencia relativa e índice de valor de importancia (IVI) del manglar se estimaron de acuerdo con Moreno-Casasola y Warner (2009).

Variación temporal y espacial de la hojarasca: La recolecta de hojarasca del manglar fue efectuada mensualmente desde noviembre 2014 a octubre 2015, en temporadas de secas (marzo a junio), lluvias (julio a octubre) y nortes (noviembre a febrero) caracterizados por fuertes vientos y bajas temperaturas. Se utilizaron tres trampas circulares (52 cm de diámetro) instaladas debajo del dosel (Moreno-Casasola & Warner, 2009) en cada una de las tres UM (1, 2 y 3) de los seis sitios, lo cual sumó 54 trampas en total. Las hojas, flores, frutos, estípulas y pedazos de ramas/madera fueron separados por especie de mangle y pesados en balanza analítica (0.001 g de precisión). La producción de hojarasca se presenta en valores anuales (ton. ha⁻¹. año⁻¹) y mensuales (g.m⁻².mes⁻¹).

Fenología reproductiva del bosque de manglar: Para identificar si el mangle registró un mayor desprendimiento de estructuras reproductivas de dispersión durante la temporada de lluvias, se utilizó un análisis de correlación de Pearson (r) y regresión lineal (r²), para evaluar la relación entre flores y frutos con la precipitación mensual.

Variables físico químicas en agua: En las UM 1, 2 y 3 de cada uno de los seis sitios se instalaron piezómetros de acuerdo con el método propuesto por Moreno-Casasola y Warner (2009) para obtener 216 muestras de agua intersticial (0.5 m) y subterránea (1.5 m), respectivamente. El agua superficial se colectó directamente de la columna de agua que estaba sobre el suelo en los meses de inundación. En las muestras de agua se midieron la salinidad

(ups), potencial redox (mV), conductividad (mS / cm), temperatura (°C), pH y alcalinidad con un multiparámetro marca Hanna HI9828.

Modelos de predicción para la producción de hojarasca y frutos: Los modelos de predicción para la producción de hojarasca y frutos se estimaron mediante regresiones múltiples con datos de hojarasca total, fruto (*A. germinans* y *R. mangle*), precipitación y salinidad intersticial.

Los datos fueron analizados mediante el test de normalidad Kolmogorov-Smirnov y homogeneidad de varianzas de Levene. Se aplicó logaritmo natural a los grupos de datos sin normalidad. Para determinar las diferencias en los grupos de datos con un nivel de significancia del 5 %, se aplicó un ANDEVA de una vía de Tukey y la prueba de comparación múltiple no paramétrica de Kruskal-Wallis (kw) cuando no se cumplió el supuesto de normalidad (Steel & Torrie, 1996). Se utilizó la correlación de Pearson (r) y regresión lineal (r²) para determinar las relaciones entre la densidad, IVI y producción de hojarasca de las diferentes especies de mangle presentes con respecto a las variables ambientales (salinidad, ORP y precipitación). Todos los análisis se realizaron con el software IBM SPSS Statistics 20.

RESULTADOS

Estructura forestal del manglar: El manglar se compuso de *A. germinans*, *L. racemosa* y *R. mangle*. Se midió un total de 2854 árboles de mangle adulto. Los sitios de estudio en la Laguna Mecoacán se clasificaron en dos tipos fisonómicos de bosques de manglar: borde (Boca, Aspoquero, Arrastradero y Pajalal) y cuenca (Cerros y Mojarrero). La densidad de árboles adultos de mangle mostró diferencias significativas (F = 2.02 p = 0.02 n = 60), estas diferencias se presentaron en Boca con la mínima densidad (2160 ± 582 árboles.ha⁻¹) y Cerros con la máxima densidad (4256 ± 729 árboles.ha⁻¹), la especie *A. germinans* no registró diferencias significativas (F = 2.3 p = 0.05 n = 60) y fue la especie más abundante

con un máximo de árboles en Mojarrero ($3\,170 \pm 556.1$ árboles. ha^{-1}) (Fig. 2). La especie *L. racemosa* registró diferencias significativas ($kw = 18.3$ $p = 0.003$ $n = 30$), solo se presentó en tres sitios (Boca, Cerros y Mojarrero) con baja densidad promedio (273 ± 118 árboles.

ha^{-1}). La especie *R. mangle* presentó diferencias significativas ($kw = 23.3$ $p = 0.001$ $n = 50$), se encuentra ausente en Mojarrero y con alta densidad en Pajalar ($1\,350$ árboles. ha^{-1}) (Fig. 2). El mangle juvenil mostró diferencias significativas ($F = 2.7$ $p = 0.04$ $n = 30$), el sitio

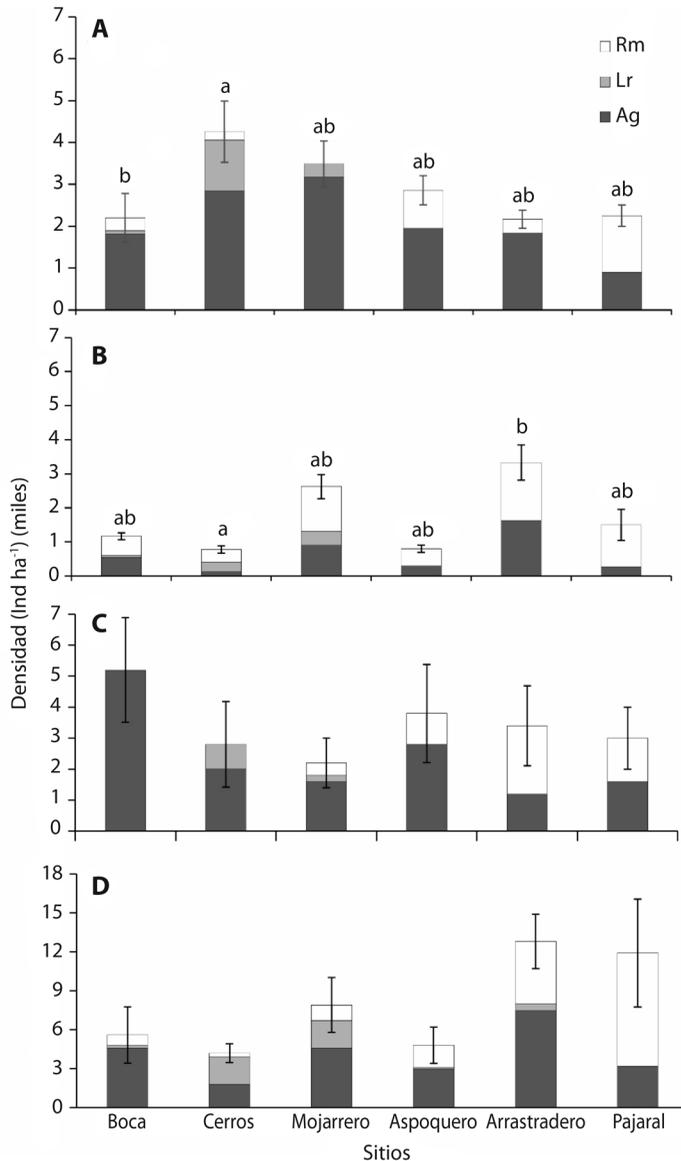


Fig. 2. Densidad promedio de manglar (A) adultos, (B) juveniles, (C) reclutas y (D) plántulas (\pm ES = Error estandar). Letras muestran diferencias significativas entre sitios. (Tukey $p < 0.05$). *R. mangle* (Rm), *L. racemosa* (Lr) y *A. germinans* (Ag).
Fig. 2. Average density of mangrove (A) mature, (B) juvenile, (C) recruits and (D) seedlings (\pm SE = Standard error). Different letters indicate significant differences between sites. (Tukey $p < 0.05$). *R. mangle* (Rm), *L. racemosa* (Lr) and *A. germinans* (Ag).

con mayor población de mangle juvenil fue Arrastradero ($3\,330 \pm 578$ plantas.ha⁻¹) seguido por Mojarrero ($2\,625 \pm 327$ plantas.ha⁻¹); así mismo la menor densidad de juveniles fue en Aspoquero (800 ± 95 plantas. ha⁻¹). La densidad de mangle recluta no presentó diferencias significativas ($F = 2.5$ $p = 0.05$ $n = 30$), se distribuyeron con una media de 3 400 plantas.ha⁻¹, *A. germinans* registró la mayor densidad de plantas reclutas (2 400 plantas.ha⁻¹), seguida por *R. mangle* (1 250 plantas.ha⁻¹). El total de plántulas no mostraron diferencias significativas ($F = 2.47$ $p = 0.06$ $n = 30$), se registró una densidad media de 7 866 plántulas.ha⁻¹, la especie con mayor densidad fue *A. germinans* (4 116 plántulas.ha⁻¹), seguido por *R. mangle* (2 916 plántulas.ha⁻¹) y por último *L. racemosa* (833 plántulas.ha⁻¹) (Fig. 2).

No se encontraron diferencias significativas en relación al DAP ($F = 0.881$ $p = 0.5$ $n = 60$), el mayor DAP se registró en Pajal (10.3 cm) por la especie *A. germinans*. Las alturas promedio del manglar no registraron

diferencias significativas ($F = 2.85$ $p = 0.05$ $n = 60$), se mantienen similares y van del rango desde los 19.8 a 12.3 m en promedio. Las distribuciones de los datos de cobertura no mostraron diferencias significativas ($F = 1.11$ $p = 0.36$ $n = 60$), los valores más altos se registraron en Aspoquero (30.73 m²) representados por las poblaciones de *A. germinans* (Cuadro 1). Se encontraron diferencias significativas en relación al área basal ($F = 1.82$ $p = 0.04$ $n = 60$), la especie que presentó mayor área basal total fue *A. germinans* en Pajal (31.68 ± 0.75 m². ha⁻¹) con una dominancia de 75.9 % y densidad relativa del 48.6 %. El mayor Índice de Valor de Importancia (IVI) lo registró la especie *A. germinans* para todos los sitios (Cuadro 2).

Variación temporal y espacial de la hojarasca: La caída de hojarasca promedio estimada resultó de 5.15 ton. ha⁻¹.año⁻¹. Temporalmente la producción de hojarasca mostró diferencias significativas ($F = 10.25$ $p < 0.05$ $n = 72$). La mayor producción fue en los meses

CUADRO 1
Atributos estructurales del manglar de la Laguna Mecoacán

TABLE 1
Structural attributes of the mangrove in Mecoacán Lagoon

Sitio	Sp	D		DAP (cm)	AB (m ² ha ⁻¹)	A		C (m ²)
		(ha)	± DE			m	± DE	
La Boca	<i>Ag</i>	1 820	653.1	5.78	4.62	11.82	1.8	16.7
	<i>Lr</i>	40	26.6	7.24	4.62	10.52	2.31	9.3
	<i>Rm</i>	300	150.5	8.95	10.37	11.92	1.9	33.2
Los Cerros	<i>Ag</i>	2 844	661.2	6.17	7.78	12.36	1.31	10.8
	<i>Lr</i>	1 211	486.3	7.13	6.55	10.87	2.55	9.0
	<i>Rm</i>	200	70.7	4.52	4.46	11.18	1.90	16.0
El Mojarrero	<i>Ag</i>	3 170	556.1	7.46	9.82	10.32	1.17	9.6
	<i>Lr</i>	320	133.1	8.92	7.37	10.17	3.01	16.4
El Aspoquero	<i>Ag</i>	1 950	462.9	7.91	12.19	12.23	1.9	30.7
	<i>Rm</i>	910	424.1	7.05	8.00	11.48	0.6	19.6
El Arrastradero	<i>Ag</i>	1 840	213.0	9.35	13.48	11.58	1.13	15.0
	<i>Rm</i>	330	180.1	4.49	4.46	10.88	2.17	23.0
El Pajal	<i>Ag</i>	900	148.3	10.34	31.68	9.80	2.61	22.4
	<i>Rm</i>	1 350	277.7	5.63	10.02	10.84	2.3	8.0

(Sp) especie/species, (D) densidad/density, (DAP) diámetro altura de pecho/diameter breast height, (AB) área basal/basal area, (A) altura/height, (C) cobertura/coverage, (Ag) *A. germinans*, (Lr) *L. racemosa*, (Rm) *R. mangle*, (± DE = Desviación estandar/Standard deviation).

CUADRO 2

Densidad, dominancia, frecuencias relativas e índice de valor de importancia (IVI) de las especies (Sp) de manglar

TABLE 2
Density, dominance, relative frequency and importance value index (IVI) species (Sp) of mangroves

Sitio	Sp	Densidad %	Dominancia %	Frecuencia %	IVI %
La Boca	Ag	83.76	23.54	57.14	54.81
	Lr	2.03	23.58	14.29	13.30
	Rm	14.21	52.88	28.57	31.89
Total		100	100	100	100
Los Cerros	Ag	68.51	41.40	47.62	52.51
	Lr	27.99	34.85	28.57	30.47
	Rm	3.50	23.75	23.81	17.02
Total		100	100	100	100
El Mojarrero	Ag	92.50	55.48	62.50	70.16
	Lr	7.49	44.52	37.50	29.84
Total		100	100	100	100
El Aspoquero	Ag	67.31	60.92	63.33	63.85
	Rm	32.70	39.08	36.66	36.15
Total		100	100	100	100
El Arrastradero	Ag	89.24	69.62	69.37	76.07
	Rm	10.77	30.38	30.64	23.93
Total		100	100	100	100
El Pajal	Ag	48.60	75.98	50.00	58.19
	Rm	51.40	24.02	50.00	41.81
Total		100.00	100.00	100.00	100.00

(Ag) *A. germinans*, (Lr) *L. racemosa*, (Rm) *R. mangle*.

de agosto a noviembre (51 %) y la menor producción de diciembre a febrero (11 %). La temporada de lluvias registró el porcentaje más alto de caída de hojarasca (44 %). En relación con la producción de hojarasca por componentes se registró que hojas y madera/ramas presentaron diferencias significativas ($kw = 54.8$ $p < 0.05$ $n = 72$ y $kw = 29.1$ $p = 0.002$ $n = 72$ respectivamente). La mayor producción de hojas se presentó en noviembre ($48.6 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$) y la menor en febrero ($11.9 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$), el componente hojas aportó el mayor porcentaje anual (62 %) y se presentó durante todo el año (Fig. 3).

La producción de hojarasca presentó correlaciones en cada uno de sus componentes con la precipitación; esta correlación fue alta con las estípulas ($r = 0.65$ $r^2 = 0.42$ $p = 0.023$); y respecto a la producción de hojas la mayor correlación fue de *A. germinans* ($r = 0.64$ $r^2 = 0.4$ $p = 0.025$), seguida por *R. mangle*

($r = 0.58$ $r^2 = 0.34$ $p = 0.05$) y *L. racemosa* ($r = 0.57$ $r^2 = 0.33$ $p = 0.052$).

Especialmente los sitios de monitoreo no presentaron diferencias significativas en la producción de hojarasca ($F = 1.95$ $p = 0.09$ $n = 72$), la producción de hojas alcanzó un máximo de producción en Pajal ($31 \pm 4.9 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$) y el mínimo en Cerros ($23 \pm 3.4 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$), el componente madera/ramas presentó su menor producción en la Boca ($3.3 \pm 0.6 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$) y la mayor en Pajal ($15.6 \pm 5.9 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$). La producción de frutos mostró variación de aporte que va desde $0.8 \pm 0.3 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ en Arrastradero hasta $13 \pm 6.6 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ en la Boca. La producción de flores mostró un rango de producción desde $1.0 \pm 0.3 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ en Cerros hasta $3.2 \pm 0.4 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ en la Boca (Cuadro 3).

La mayor producción de hojarasca en los sitios de monitoreo fue durante los meses

CUADRO 3

Aporte de hojarasca por componentes (g. m⁻². mes⁻¹) en sitios de monitoreo en la Laguna Mecoacán, Tabasco

TABLE 3

Litterfall component (g. m⁻². month⁻¹) in monitoring sites in Mecoacan Lagoon, Tabasco

	Boca	Cerros	Mojarrero	Aspoquero	Arrastradero	Pajalar	F	kw
Hoja	29.8 ± 4	22.9 ± 3.4	24.3 ± 3.3	28.4 ± 3.1	25.1 ± 3.5	30.9 ± 4.9	0.76	
Madera/ramas	3.3 ± 0.6 a	5.0 ± 0.7 ab	9.0 ± 3.6 ab	7.5 ± 1.6 ab	5.4 ± 0.7 ab	15.6 ± 5.9 b	2.3	
Fruto	13 ± 6.6 a	5.0 ± 2.2 ab	1.0 ± 0.2 c	2.4 ± 0.8 b	0.8 ± 0.3 c	8.7 ± 3.9 a		14.8
Flor	3.4 ± 0.6 a	1.0 ± 0.3 b	1.4 ± 0.4 b	2.9 ± 0.4 a	1.0 ± 0.5 b	2.8 ± 0.8 a		16.2
Estípulas	3.2 ± 0.4 a	0.8 ± 0.2 bd	0.1 ± 0.03 c	1.5 ± 0.2 bd	0.4 ± 0.2 cd	1.0 ± 0.1 b	30.8	

Letras indican diferencias significativas entre sitios (Test Tukey o Comparación Múltiple no paramétrica Kruskal Wallis p<0.05), (± ES = Error estándar).

Letters indicate significant differences between sites (Tukey or Multiple Comparison Test nonparametric Kruskal Wallis p<0.05), (± SE = Standard error).

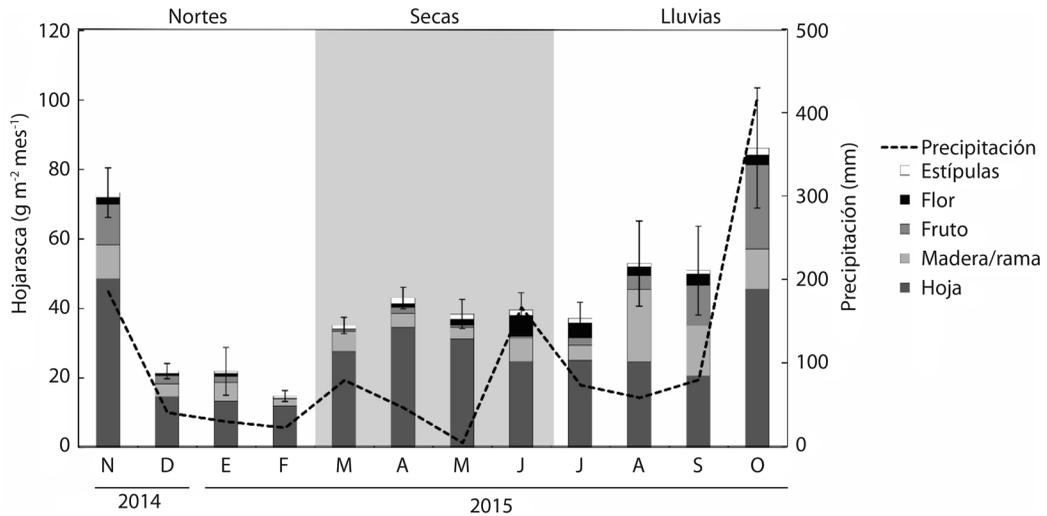


Fig. 3. Producción de hojarasca por componentes y precipitación en la Laguna Mecoacán, Tabasco. (Test Tukey p<0.05), (± ES = Error estándar).

Fig. 3. Component litter production and precipitation in Mecoacan Lagoon, Tabasco. (Test Tukey p<0.05), (± SE = Standard error).

que todos los sitios presentaron inundación, que corresponden a los meses de octubre (88 ± 17.3 g.m⁻².mes⁻¹) y noviembre (74 ± 7.1 g.m⁻².mes⁻¹) (Fig. 3). Se identificó una correlación positiva alta de la producción de hojarasca con el IVI y densidad de la especie *R. mangle* (r = 0.83 r² = 0.68 p = 0.04 y r = 0.72 r² = 0.52 p = 0.1, respectivamente) y una correlación negativa alta de la producción de hojarasca con el IVI y densidad de la especie *A. germinans*

(r = -0.46 r² = 0.36 p = 0.3 y r = -0.8 r² = 0.62 p = 0.06). También se presentó una alta correlación en los meses de estudio de la caída de hojarasca con respecto a la precipitación (r = 0.81 r² = 0.66 p = 0.001).

Fenología reproductiva del bosque de manglar: Temporalmente, la producción de flores y frutos presentaron diferencias significativas (kw = 42.4 p < 0.05 n = 72

y $kw = 35.6$ $p < 0.05$ $n = 72$). La mayor producción de flores de todas las especies fue en temporada de lluvias (52 %) y la menor producción en temporada de nortes (15 %). El sitio con mayor producción de flores fue Boca (4.3 ± 0.6 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$) y la menor producción fue en Arrastradero (1.0 ± 0.5 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$) (Cuadro 3). El componente fruto de *A. germinans* y *R. mangle* se correlacionó de forma positiva con la precipitación ($r = 0.8$ $r^2 = 0.6$ $p = 0.003$ y $r = 0.7$ $r^2 = 0.5$ $p = 0.011$ respectivamente), además, la producción de flores de *R. mangle* se correlacionó con la precipitación ($r = 0.55$ $r^2 = 0.3$ $p = 0.065$) y no se registró correlación con la producción de flores de *A. germinans* ($r = 0.25$ $r^2 = 0.06$ $p = 0.42$) ya que la mayor producción se registró en secas.

Avicennia germinans: El período de floración de esta especie se inició en la temporada de secas con mayor producción de flores en junio (3.7 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$) seguido por el mes de julio (2.7 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$), la floración continuó durante la temporada de lluvias y principios de nortes (agosto a noviembre) con rangos de producción de 0.6 a 1.3 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$. La menor producción de flores se presentó a finales de nortes, en marzo se registró ausencia de flores. La mayor cantidad de frutos son liberados en la temporada de lluvias, en los meses de octubre y noviembre que acumulan el 77 % con 10.6 y 11.5 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$ de frutos producidos respectivamente, con ausencia de propágulos en el mes de mayo.

Rhizophora mangle: Esta especie presentó partes reproductivas durante todo el año; los picos de producción de flores en septiembre (1.9 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$) y octubre (1.8 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$) mientras que los mayores registros de hipocótilos fue en septiembre y octubre (9.38 y 13.6 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$, respectivamente), con un acumulado de 58 % de frutos en estos dos meses.

Laguncularia racemosa: Por la baja o nula densidad de esta especie en los sitios de monitoreo, se registró una baja producción de flores en el mes de junio (0.9 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$) y frutos en el mes de julio (0.1 $g \cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$).

Variables físico químicas en agua: Espacialmente la salinidad superficial no mostró diferencias significativas ($kw = 10.4$ $p = 0.07$ $n = 24$), el máximo valor fue en la Boca (20.4 ± 2.6 ups) y el mínimo en Pajal (9.05 ± 0.5 ups); la salinidad intersticial presentó diferencias significativas ($F = 42$ $p < 0.05$ $n = 72$) principalmente en Mojarrero con la más alta salinidad (56.1 ups) mientras que la más baja fue en Pajal (22.85 ups); la salinidad en agua subterránea registró diferencias significativas ($F = 69$ $p < 0.05$ $n = 72$) principalmente de Mojarrero (62.1 ups) con respecto a la Boca (29.1 ups) (Cuadro 4). La salinidad intersticial y subterránea presentaron correlación negativa alta entre sitios con la caída de hojarasca total ($r = -0.7$ $r^2 = 0.5$ $p = 0.12$ y $r = -0.74$ $r^2 = 0.55$ $p = 0.09$, respectivamente). La especie de mangle *A. germinans* se correlacionó de forma positiva con la salinidad intersticial ($r = 0.78$ $r^2 = 0.6$ $P = 0.06$), sin embargo, la especie *R. mangle* mostró correlación negativa ($r = -0.66$ $r^2 = 0.44$ $p = 0.15$).

Los valores de potencial redox (ORP) presentaron correlación alta con la salinidad de agua intersticial ($r = 0.83$ $r^2 = 0.68$ $p = 0.04$) y subterránea ($r = 0.72$ $r^2 = 0.52$ $p = 0.1$) (Fig. 4). Así mismo, se encontró una alta correlación negativa entre la producción de hojarasca total y ORP ($r = -0.63$ $r^2 = 0.4$ $p = 0.1$) del agua intersticial de los sitios de monitoreo; además en cada uno de sus componentes sobresale la alta correlación negativa en flor ($r = -0.55$ $r^2 = 0.3$ $p = 0.26$), fruto ($r = -0.68$ $r^2 = 0.46$ $p = 0.14$), hojas ($r = -0.81$ $r^2 = 0.66$ $p = 0.05$) y estípulas ($r = -0.78$ $r^2 = 0.61$ $p = 0.07$) de *R. mangle*, mientras que *A. germinans* solamente el componente hoja y la densidad de árboles se correlacionaron de forma positiva con el ORP ($r = 0.74$ $r^2 = 0.54$ $p = 0.09$ y $r = 0.79$ $r^2 = 0.62$ $p = 0.61$, respectivamente). La conductividad del agua fue mayor en relación con la profundidad, los valores más altos se presentaron en Mojarrero (superficial 38, intersticial 80 y subterránea 88 mS / cm), los valores mínimos se registraron en Pajal (superficial

CUADRO 4

Parámetros físico-químicos del agua en sitios de muestreo de la Laguna Mecoacán, Tabasco

TABLE 4

Physico-chemical parameters of water sampled sites in Mecoacan Lagoon, Tabasco

		Boca	Cerros	Mojarrero	Aspoquero	Arrastradero	Pajalar	F
Superficial	Salinidad (ups)	20.4 ± 2.6	18.1 ± 3.9	17.4 ± 2.8	14.7 ± 2.3	12.5 ± 3.5	9 ± 0.5	kw=10.4
	Alcalinidad	-53.8 ± 16.4	-59.8 ± 17.6	-43 ± 5.4	-50.3 ± 7.2	-46.9 ± 6.2	-33.7 ± 10	0.61
	Conductividad (mS/cm)	32.6 ± 3.9	28.9 ± 5.7	38 ± 10.5	26.1 ± 4.3	41.3 ± 14.1	23.9 ± 7.6	0.6
	Temperatura (°C)	25 ± 1.1	25.3 ± 1.1	25.6 ± 0.9	25.2 ± 1.5	27.4 ± 2.1	24.6 ± 1	0.5
	pH	7.1 ± 0.2	7.1 ± 0.2	6.8 ± 0.1	7 ± 0.1	6.8 ± 0.1	6.9 ± 0.1	0.67
Intersticial	Salinidad (ups)	26.8 ± 1.4 ac	31.3 ± 2 a	56.1 ± 2.1 b	29.2 ± 2 ac	33.8 ± 2 a	22.8 ± 1 c	42.3
	Alcalinidad	-73 ± 8 a	-45.3 ± 6 cb	-39.1 ± 6.2 b	-44.1 ± 4.4 b	-48.4 ± 5.1 acb	-43.4 ± 7b	3.7
	Conductividad (mS/cm)	40.3 ± 2 ab	48 ± 2.8 ac	80.5 ± 2.9 d	45.6 ± 2.8 abc	51 ± 3 c	36 ± 1.4 b	37.5
	Temperatura (°C)	25.8 ± 0.8	27.6 ± 0.6	27.1 ± 0.5	26.3 ± 0.8	26.6 ± 0.5	26.4 ± 0.4	0.9
	pH	7.2 ± 0.1	6.9 ± 0.09	6.9 ± 0.09	6.7 ± 0.1	6.9 ± 0.1	6.8 ± 0.1	1.6
Subterránea	Salinidad (ups)	29.1 ± 0.6 a	40 ± 1 b	62.1 ± 1.8 c	39.3 ± 1.3 bd	43.7 ± 1.6 b	33 ± 1.4 ad	68.7
	Alcalinidad	-73.6 ± 9.4	-61.7 ± 6.7	-48.3 ± 4.3	-58.6 ± 5	-53.2 ± 5.5	-48.5 ± 5.8	2.2
	Conductividad (mS/cm)	44.1 ± 1.4 a	59.3 ± 2 b	88.4 ± 2.3 c	59.2 ± 2.3 b	61.1 ± 4.2 b	51 ± 2.9 ab	30.7
	Temperatura (°C)	26. ± 0.5	27.5 ± 0.6	27.2 ± 0.6	27.2 ± 0.6	26.3 ± 0.5	28.3 ± 0.6	1.8
	pH	7.3 ± 0.1 ab	7.1 ± 0.1 ab	6.9 ± 0.09 b	7.1 ± 0.1 ab	7 ± 0.1 ab	7.5 ± 0.2 ac	2.8

F = Test Tukey; kw = Test Kruskal Wallis (p<0.05) (±ES = Error estandar). Letras indican diferencias significativas entre sitios.

F = Tukey Test; kw = Kruskal Wallis Test (p<0.05) (±SE = Standard error). Letters indicate significant differences between sites.

24, intersticial 36 y subterránea 51 mS / cm) (Cuadro 4).

Modelos de predicción para la producción de hojarasca y frutos: El modelo de regresión múltiple para la producción de hojarasca total y frutos (*A. germinans* y *R. mangle*), se describe a continuación ($r^2 = 0.7$ p = 0.4 y $r^2 = 0.75$ p = 0.002, respectivamente):

$$Y_{\text{hojarasca}} = 5.094 + 0.146x + 0.696z \text{ Durbin-Watson} = 1.63$$

$$Y_{\text{frutos}} = 0.44 + 0.055x - 0.024z \text{ Durbin-Watson} = 1.55$$

Donde x (precipitación anual en mm) y z (salinidad del agua intersticial en ups), como variables que determinan la variación de Y (hojarasca ó frutos) como variable dependiente ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$).

DISCUSIÓN

En la Laguna Mecoacán la altura y densidad promedio del mangle (12.2 m y 2864 árboles.ha⁻¹ respectivamente) presentaron valores similares a lo reportado por Tovilla-Hernández, Infante-Mata, Ovalle-Estrada, Presa-Pérez y Cruz-Montes (2012) de 14.1 m y 2645 árboles.ha⁻¹ para la misma laguna con 286 estaciones de monitoreo distribuidos en las diferentes zonas fisonómicas del manglar (borde, cuenca y ribereño); sin embargo, los mismos autores encontraron diámetros y áreas basales superiores (12.6 cm y 19.62 m².ha⁻¹ respectivamente), debido a un muestreo extensivo a las diferentes zonas de manglar de la laguna. Domínguez (1991) identificó en la Laguna Mecoacán que *A. germinans*

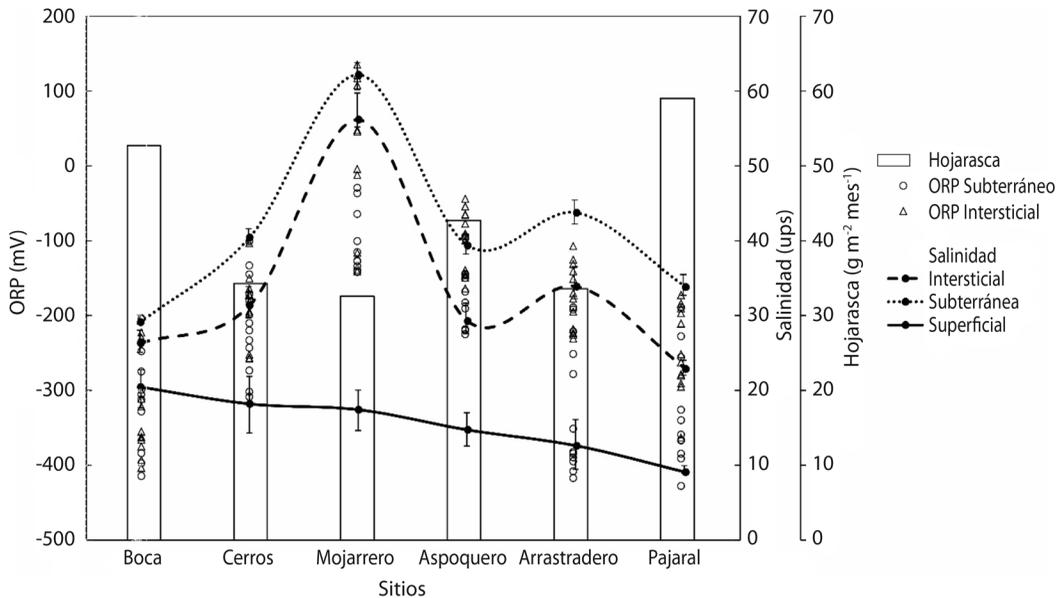


Fig. 4. Hojarasca, potencial redox (ORP) y salinidad en agua (superficial, intersticial y subterránea) en la Laguna Mecoacán. (\pm ES = Error estandar).

Fig. 4. Leaf litter, redox potential (ORP) and salinity in water (surface, interstitial and groundwater) in Mecoacán Lagoon. (\pm SE = Standard error).

fue la especie dominante, con alturas máximas de 22 m, coberturas de 13 m y áreas basales promedios de 6.27 m².

La densidad de *L. racemosa* presentó correlación negativa con la salinidad en los sitios, sin embargo, es una especie que presenta límites de tolerancia en 80 ups (Agraz-Hernández et al., 2006), por consecuencia la baja presencia de esta especie está más relacionada a los niveles de extracción para la venta de madera para la actividad agrícola (Tovilla-Hernández et al., 2013). Aún cuando hay registros de plántulas de *L. racemosa* en cinco sitios, solo en dos sitios (Cerros y Mojarrero) se desarrollan al estrato de recluta y en Cerros es donde se desarrolla al estrato adulto con hasta 1211 árboles.ha⁻¹ con salinidad superficial de 18 ups e intersticial de 31 ups. Hay que tomar en consideración que la densidad de los bosques está en función del crecimiento y maduración, debido a la competencia de la copa para el espacio (Schaeffer-Novelli & Cintrón, 1986).

Se acepta la hipótesis (i) que menciona un mayor desarrollo estructural de *A. germinans*

en manglar tipo cuenca con la mayor densidad asociado a altos niveles de salinidad intersticial y la especie *R. mangle* con mayor densidad en manglar tipo borde con salinidad intersticial baja, ya que se encontró a la especie *A. germinans* en manglar tipo cuenca (Mojarrero y Cerros) con la mayor densidad (3170 y 2844 árboles.ha⁻¹, respectivamente) y salinidad intersticial alta (56 y 31 ups, respectivamente), así mismo, *R. mangle* registró la mayor densidad en tipo borde (Pajalar) con la mayor densidad (1350 árboles.ha⁻¹) y salinidad intersticial baja (22 ups); como afirman Lugo y Snedaker (1974) es una adaptación intrínseca de ambas especies a ambientes particulares, mientras *R. mangle* tolera los suelos con alto grado de anoxia, *A. germinans* prospera en depresiones propensas a condiciones hiperhalinas. Los niveles de salinidad intersticial son similares a los reportados por Infante-Mata et al. (2014) donde identificaron variación espacial de la salinidad, en la zona este de la laguna, se registraron condiciones oligohalinas debido a los aportes de agua dulce de los ríos Escarbado

y González, mientras que al sur, predominan condiciones desde polihalinas hasta hiperhalinas, y al oeste domina la condición hiperhalina con dominancia de *A. germinans*, así mismo, identificaron que a mayor profundidad (75 y 100 cm) la salinidad se incrementa. López-Portillo y Ezcurra (1985) encontraron zonación de las especies en relación a la variable ambiental de salinidad en la Laguna Mecoacán, afirmaron que *A. germinans* cubre zonas fisiológicamente desfavorables (alta salinidad) y una negativa correlación con las densidades de las especies de *R. mangle* y *L. racemosa*, identificaron que las interacciones interespecíficas entre las especies del mangle cambian con la salinidad. Magaña (1999) identificó para la Laguna Mecoacán una zonificación del manglar fuertemente asociada a la salinidad del agua intersticial y las modificaciones artificiales de los flujos de agua.

El aporte de hojarasca del manglar en la Laguna Mecoacán registró un promedio de $515.37 \text{ g.m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, similar al reportado para la misma laguna por López-Portillo y Ezcurra (1985) de $614.4 \text{ g.m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ para bosques monoespecíficos de *A. germinans*. Se han realizado varios trabajos sobre productividad de hojarasca en el Golfo de México donde se reportan valores semejantes a los obtenidos por el presente estudio en la Laguna Mecoacán, Day et al. (1996) registró para la laguna de Términos $793 \text{ g.m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ para manglar de borde; Barreiro-Güemes (1999) reporta para el sistema estuarino Pom-Atasta, Campeche, un aporte de hojarasca promedio anual de $660.6 \text{ g.m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, caracterizado por un tipo fisonómico de borde; Flores-Verdugo, Day-Jr y Briseño-Dueñas (1987) reportaron para la Laguna El Verde, un aporte de hojarasca de $1100 \text{ g.m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, además afirman que la producción de hojarasca no está necesariamente correlacionado con la estructura del bosque de manglar, ya que hay áreas donde la mayor precipitación estacional, la alta rotación de agua dulce y la carga de nutrientes conducen a una mayor caída de hojarasca.

Nickerson y Thibodeau (1985) y Thibodeau y Nickerson (1986) propusieron que

la distribución de *R. mangle* y *A. germinans* pueden estar relacionados con las capacidades diferenciales de estas dos especies de mangle para oxidar el sustrato anaerobio. En la Laguna Mecoacán solo las densidades de la especie *A. germinans* se correlacionó de forma positiva con los valores de ORP en los sitios, sin embargo, McKee, Mendelssohn y Hester (1988) encontraron que tanto *R. mangle* como *A. germinans* son capaces de desarrollarse en sedimentos reducidos bajo la condición de que sus vías para la aireación de las raíces sean funcionales.

La condición reductora del suelo es un factor importante en los humedales, ya que influye en la supervivencia, crecimiento y productividad de las plantas, además afecta negativamente en las tasas fotosintéticas, aunque el impacto varía según la especie (Pezeshki & DeLaune, 2012). El ORP de agua intersticial se correlacionó de forma negativa con la producción de hojarasca total, pero en un análisis con cada componente, resultó correlación positiva del ORP con la producción de hojas y densidad de árboles de *A. germinans*, esto indica que la condición con tendencia oxidativas estimula la producción de hoja de *A. germinans* e inhibe la producción de hojarasca de *R. mangle*. Varios estudios sugieren que las especies del género *Avicennia* mantienen una zona de raíces más oxidada en comparación con las especies de *Rhizophora* (Nickerson & Thibodeau, 1985; Thibodeau & Nickerson, 1986; Alongi, 2009), las zonas más oxidadas de *Avicennia* se deben probablemente a una mayor relación de oxígeno liberado por las raíces de esta especie en comparación con especies de *Rhizophora* (Balk, Keuskamp, & Laanbroek, 2016).

Se acepta la hipótesis (ii) que menciona una mayor producción de hojarasca asociada a los meses de mayor precipitación con bajas concentraciones de salinidad en agua intersticial, ya que la más alta producción de hojarasca se presentó en los meses de mayor precipitación (octubre y noviembre) con bajos niveles de salinidad (31 y 28 ups, respectivamente). Varios estudios de caída de hojarasca de manglar demuestran que la mayor producción

presenta relación con los meses de mayor precipitación (Twilley, Lugo & Patterson-Zucca, 1986; Day, Conner, Lou, Day, & Navarro, 1987; Arreola-Lizárraga, Flores-Verdugo & Ortega-Rubio, 2004; Zaldivar-Jiménez et al., 2004; Infante-Mata, Moreno-Casasola & Madero-Vega, 2012). López-Portillo y Ezcurra (1985) estudiaron también en la Laguna Mecoacán la caída de hojarasca para la especie *A. germinans* y no registraron correlación de la caída de hojarasca con la precipitación; sin embargo, registran alta correlación con las variables ambientales de nivel del agua (mareas), evaporación, temperatura e insolación. Para la laguna Sontecomapan, Veracruz, Aké-Castillo, Vázquez y López-Portillo (2006) encontraron máximos de producción de hojarasca en la temporada de lluvias, sin embargo, registraron un pico de caída del componente hojas en la temporada de secas, afirmando que el patrón total de hojarasca, está determinado principalmente por alguno de sus componentes; lo mismo ocurre para la Laguna Mecoacán, donde los meses de mayor producción de hojarasca se refleja en el aumento de algún componente individual, en octubre se registró un aumento significativo del componente fruto ($24.1 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$) y en noviembre aumentó la producción de hojas ($48.6 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$).

La alta correlación negativa que existe entre la salinidad y la producción de hojarasca en la Laguna Mecoacán, indica que, a menor salinidad, mayor será el aporte de hojarasca al sistema. El gradiente de salinidad en la laguna se debe principalmente a los aportes de agua dulce que se descargan en su parte sureste en temporada de lluvias, con flujos de corriente en dirección contrarias a las manecillas del reloj (Gómez, 1977), que disminuyen los niveles de salinidad en el sureste (Arrastradero y Pajalal) hacia la Boca, y el menor aporte de agua en la zona oeste, que genera incremento de salinidad (Mojarrero). Una alta salinidad en el suelo provoca un estrés en los manglares con consecuencia de una menor caída de hojarasca (Twilley et al., 1986). Resultados similares reportan Day et al. (1996) en laguna de Términos, una alta relación negativa ($r^2 = -0.77$) respecto a la caída

de hojarasca y la salinidad del agua intersticial. Agraz-Hernández, García-Zaragoza, Iriarte-Vivar, Flores-Verdugo, & Moreno-Casasola (2011) también registraron para la laguna La Mancha, Veracruz, una correlación negativa alta entre la producción de hojarasca y la salinidad a 50 cm de profundidad (intersticial).

Se rechaza la hipótesis (iii) que menciona una mayor producción y desprendimiento de partes reproductivas (flor y fruto) del manglar en temporada de lluvias, relacionado con la presencia de inundación, ya que la mayor producción de flores se presentó a finales de la temporada de secas y principios de lluvias y frutos en temporada de lluvias. Algunos estudios realizados (Gil & Tomlinson, 1971; Williams, Bunt, & Duke, 1981; Shunula & Whittick, 1999; Stela & Salomao, 2009; Sharma, Rafiqul, Analuddin, & Hagihara, 2010) confirman la sincronización estacional muy marcada en la temporada de floración y fructificación con respecto a las variables ambientales de precipitación y nivel de inundación (hidroperíodo). Tal como lo afirma López-Portillo y Ezcurra (2002), la producción de flores del manglar se presenta en los meses más desfavorables y tienen una historia adaptativa que les permite liberar la mayor cantidad de frutos en los meses cuando se tienen los pulsos de inundación que duran hasta enero; condiciones que le permite al manglar implementar la estrategia de dispersión de los frutos y propágulos por medio de la hidrodinámica superficial, esto incluye los patrones de flotación y arraigarse al suelo por medio de raíces (Rabinowitz, 1978). Tendencia similar encontró Jiménez (1988) en los manglares de Costa Rica, cuatro especies diferentes de mangle presentaron floración desfasada en el tiempo, desprendieron sus propágulos entre los meses de agosto a diciembre, los meses con máxima inundación y salinidad baja. Agraz-Hernández et al., (2011) registraron en laguna de Términos, datos similares a la Laguna Mecoacán en relación con la producción de flores y frutos por cada una de las especies, para el caso de *R. mangle* una producción permanente de flores y frutos, con picos de producción en lluvias; en el caso de *A. germinans* libera

los frutos en agosto-septiembre que coincide con la temporada de inundación.

Los resultados del presente estudio indican que la estructura del manglar determina la producción temporal de hojarasca del manglar en la Laguna Mecoaacán, relacionado con la capacidad de adaptación a condiciones ambientales (precipitación, salinidad, potencial redox) de las especies presentes. La producción de hojarasca está asociada con las precipitaciones, que a su vez controla los niveles de salinidad y ORP con un resultado de aumento o disminución en la producción de hojarasca en escala espacial y tiempo. Este estudio permitió relacionar la capacidad en producción reproductiva (flores y frutos) de las tres especies, asociadas tanto a la temporada de secas como de precipitación. Se recomienda establecer los sitios estudiados como parcelas permanentes de monitoreo, para la medición en los cambios de estructura y productividad primaria del manglar. Además de la hojarasca, es importante estimar la biomasa en pie y debajo del suelo que estos ecosistemas son capaces de producir, para poder entender mejor la dinámica de nutrientes provenientes del manglar como una de las principales fuentes de energía *in situ* y exportado a zonas adyacentes, que sirve de soporte para la producción secundaria de crustáceos, moluscos y peces del sistema lagunar.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue desarrollado como parte de las actividades y con el apoyo de la Red Temática Áreas Naturales Protegidas CONA-CyT Proyecto 269540 y con el apoyo de la Red para el Conocimiento de los Recursos Costeros del Sureste de México.

RESUMEN

Los manglares se distribuyen a lo largo de gradientes topográficos en zonas costeras, donde las variaciones en salinidad y períodos de inundación influyen en la composición y productividad primaria. En este estudio se evaluaron los atributos estructurales y producción de hojarasca de los manglares de la Laguna Mecoaacán, Golfo de México. En seis sitios de monitoreo se determinó durante la segunda

semana de julio 2014, la composición florística, el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura, densidad del mangle adulto, juveniles, reclutas y plántulas. Además, se calcularon el área basal, índice de valor de importancia (IVI) y cobertura. Se tomaron muestras mensuales (noviembre 2014 a octubre 2015) de producción de hojarasca de las especies de mangle mediante trampas de captura, mientras que los parámetros físico-químicos de agua superficial, intersticial y subterránea fueron determinados mediante piezómetros. Los sitios de estudio en la Laguna Mecoaacán se clasificaron en dos tipos fisonómicos: Borde (Boca, Aspoquero, Arrastradero y Pajalar) y cuenca (Cerros y Mojarrero). La densidad promedio del manglar fue de 2 870 árboles. ha⁻¹. El área basal más alta se encontró en Pajalar (41.7 m². ha). *Avicennia germinans* (L.) Stearn presentó los valores más altos de IVI en todos los sitios. Se registró una cobertura media de 17.5 m². Las especies mostraron zonación con los niveles de salinidad de agua intersticial; *A. germinans* con mayor densidad en áreas de alta salinidad (hipersalinas), mientras *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn y *Rhizophora mangle* L. en áreas de menor salinidad. La producción de hojarasca fue de 5.15 ton. ha⁻¹. año⁻¹, mostró una correlación positiva con la precipitación y alta correlación negativa con los niveles de salinidad y ORP intersticial y subterránea. Los resultados indican que la variabilidad en la composición, la estructura y la producción de hojarasca en la Laguna Mecoaacán está determinada localmente por la capacidad de adaptación a las condiciones ambientales (precipitación, salinidad, potencial redox) de las especies presentes. Se recomienda establecer los sitios como parcelas permanentes de monitoreo y estimar la biomasa en pie y debajo del suelo para entender mejor la dinámica de nutrientes como una de las principales fuentes de energía *in situ* y exportado a zonas adyacentes.

Palabras clave: mangle, hojarasca, estructura del manglar, redox, salinidad.

REFERENCIAS

- Agraz-Hernández, C. M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F. J., & Jiménez-Zacarias, J. J. (2006). *Guía de Campo: Identificación de manglares en México. México D. F. Universidad Autónoma de Campeche*. México: Centro de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México, Comisión Federal de Electricidad, Universidad Autónoma de México, Comisión Nacional Forestal.
- Agraz-Hernández, C. M., García-Zaragoza, C., Iriarte-Vivar, S., Flores-Verdugo, F. J., & Moreno-Casasola, P. (2011). Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 19, 273-293.
- Aké-Castillo, J. A., Vázquez, G., & López-Portillo, J. (2006). Litterfall and decomposition of *Rhizophora*



- mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, 559, 101-111.
- Alongi, D. M. (2009). *The Energetics of Mangrove Forests*. Dordrecht The Netherlands: Springer.
- Arreola-Lizárraga, J. A., Flores-Verdugo, F. J., & Ortega-Rubio, A. (2004). Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany*, 79, 137-143.
- Ashton, E. C., Hogarth, P. J., & Ormond, R. (1999). Breakdown of mangrove leaf litter in a managed mangrove forest in Peninsular Malaysia. *Hydrobiologia*, 413, 77-88.
- Balk, M., Keuskamp, J. A., & Laanbroek, H. J. (2016). Potential for Sulfate Reduction in Mangrove Forest Soils: Comparison between Two Dominant Species of the Americas. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1855.
- Ball, M. C. (1980). Patterns of secondary succession in a mangrove forest of southern Florida. *Oecologia*, 44, 226-235.
- Barba, E. M., Rangel, J., & Ramos, R. (2006). Clasificación de los humedales de Tabasco mediante sistemas de información geográfica. *Universidad y Ciencia*, 22(002), 101-110.
- Carrillo-Bastos, A., Elizalde-Rendón, E. M., Torrescano, N., & Flores, G. (2008). Adaptación ante disturbios naturales, manglar de Puerto Morelos, Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana*, vol. 10(núm. 1), 31-38.
- Chen, R., & Twilley, R. R. (1999). Pattern of mangrove forest structure and soil nutrient dynamics along the Shark River Estuary, Florida. *Estuaries*, 22, 955-970.
- Barreiro-Güemes, M. T. (1999). Aporte de hojarasca y renovación foliar del manglar en un sistema estuarino del Sureste de México. *Revista de Biología Tropical*, 47(4), 729-737.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2013). *Instructivo para presentar programas de monitoreo de manglares de México*. México, D. F.: Programa de Restauración y Compensación Ambiental. Recuperado de http://www.conabio.gob.mx/web/proyectos/pdf/instructivos/Instructivo_Manglares_2013.pdf
- CONAGUA-SMN-EMAS. (2015). *Estación Meteorológica Paraíso, Tabasco*. México: Comisión Nacional del Agua, Servicio Meteorológico Nacional.
- Corella, J. F., Valdez-Hernández, J. I., Cetina, A. V., González-Cossio, F. V., Trinidad, S. A., & Aguirre, R. J. (2001). Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México*, 26(90), 120.
- Day, J. W., Conner, W. H., Lou, F. L., Day, R. H., & Navarro, A. M. (1987). The productivity and composition of mangrove forest, laguna de Términos, México. *Aquatic Botany*, 27, 267-284.
- Day, J. W., Coronado-Moolina, C., Vera-Herrera, F. R., Twilley, R., Rivera-Monroy, V. H., Álvarez-Guillen, H., & Conner, W. (1996). A 7 year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany*, 55, 39-60.
- Domínguez, D. M. (1991). *Estado actual del estrato arbóreo y algunos aspectos físicoquímicos de los manglares de la Laguna de Mecoacán, Tabasco, México* (Tesis de licenciatura). Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México.
- Domínguez, J. C., Sánchez, A. J., Florido, R., & Barba, M. E. (2003). Distribución de los macrocrustáceos en la Laguna Mecoacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiología*, 13(002), 127-136.
- Domínguez-Domínguez, M., Zavala-Cruz, J., & Martínez-Zurimendi, P. (2011). *Manejo forestal sustentable de los manglares de Tabasco*. Villahermosa, Tabasco, México: Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental, Colegio de Postgraduados.
- Flores-Verdugo, F. J., Day-Jr, J. W., & Briseño-Dueñas. (1987). Structure, litter fall, decomposition, and detritus dynamics of mangroves in a Mexican coastal lagoon with an ephemeral inlet. *Marine Ecology Progress Series*, 35, 83-90.
- Flores-Verdugo, F., Moreo-Casasola, P., Agraz-Hernández, C., Rosas, H. L., Pardo, D. B., & Bello, A. T. (2007). La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México, Sup.* 80, 33-47.
- Galaviz-Solís, A., Gutiérrez-Estrada, M., & Castro Del Río, A. (1987). Morfología, sedimentos e hidrodinámica de las lagunas Dos Bocas y Mecoacán, Tabasco, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 14(2), 1-23.
- Gil, A. M., & Tomlinson, P. B. (1971). Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the Shoot. *Biotrópica*, 3(2), 109-124.
- Gómez, A. H. (1977). Determinación de corrientes en la laguna costera Mecoacán de Tabasco, México. *Ciencias Marinas-International Journal of Marine Sciences*, 4(1), 67-80.
- Hernández, N. (2007). *Abundancia y distribución de Cnidarios (Medusa) y Ctenóforos (Agua Mala) En la Laguna Mecoacán Paraíso, Tabasco* (Tesis de Licenciatura). Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Tabasco, México.
- Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P., & Madero-Vega, C. (2012). Litterfall of tropical forested wetlands

- of Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*, 98, 1-11.
- Infante-Mata, D., Tovilla-Hernández, C., Ovalle-Estrada, F., De-La-Presa, J. C., Cruz-Montes, G., & López-Urbina, J. H. (2014). Caracterización de la salinidad en la temporada de secas en manglares y otros humedales de la Laguna Mecoacán, Tabasco. En M. González-Espinoza, & M. C. Brunel-Manse (Eds.), *Montañas, pueblo y agua. Dimensiones y realidades de la cuenca Grijalva* (pp. 283-196). México D.F.: El Colegio de la Frontera Sur.
- Jiménez, J. A. (1988). A hypothesis to explain the reduced distribution of the mangrove *Pelliciera rhizophorae*. *Biotrópica*, 16, 304-308.
- Krauss, K. W., Lovelock, C. E., McKee, K. L., López-Hoffman, L., Sousa, W. P., & Ewe, S. M. (2008). Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany*, 89, 105-127.
- Kristensen, E., Bouillon, S., Dittmar, T., & Marchand, C. (2008). Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review. *Aquatic Botany*, 89(2), 201-219.
- López-Portillo, J. G. (1982). *Ecología de manglares y de otras comunidades de halófitas en la costa de la Laguna Mecoacán, Tabasco, México* (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- López-Portillo, J., & Ezcurra, E. (1985). Response of three mangroves to salinity in two geofoms. *Functional Ecology*, 3, 355-361.
- López-Portillo, J., & Ezcurra, E. (2002). Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques*, 8(Es1), 27-51.
- Lugo, A. E., & Snedaker, S. C. (1974). The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology Systematic*, 5, 39-64.
- Magaña, A. M. (1999). *Relación entre la salinidad y la estructura de la comunidad del manglar en la laguna El Arrastradero de Paraíso, Tabasco, México y sus implicaciones en el manejo de este ecosistema* (Tesis de maestría). Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán.
- McKee, K. L., Mendelssohn, I. A., & Hester, M. W. (1988). Reexamination of pore water sulfide concentration and redox potential near the aerial roots of *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans*. *American Journal of Botany*, 75(9), 1352-1359.
- Medellín, G., & Marino-Tapia, I. (2013). Influencia de la marea en la hidrodinámica del sistema Mecoacán-río González, México. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 4(2), 71-90.
- Medina, E. (1999). Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and ligh stress under recurrent flooding. En A. Yañez-Arancibia, & A. L. Lara-Dominguez (Eds.), *Ecosistemas de Manglar en América Tropical* (pp. 109-126). México: NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. 380: Instituto de Ecología A.C., UICN/ORMA.
- Moreno-Casasola, P., & Warner, B. (2009). *Breviario para describir, observar y manejar humedales*. México: RAMSAR Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service US State Department.
- Nickerson, N. H., & Thibodeau, F. R. (1985). Association between pore water sulfide concentrations and the distribution of mangroves. *Biogeochemistry*, 1, 183-192.
- Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. México. D. F.: UNAM/ FCE.
- Pezeshki, S. R., & DeLaune, R. D. (2012). Soil Oxidation-Reduction in Wetlands and Its Impact on Plant Functioning. *Biology*, 1, 196-221.
- Rabinowitz, D. (1978). Dispersal properties of Mangrove Propagules. *Biotrópica*, 10(1), 47-57.
- Schaeffer-Novelli, Y., & Cintrón, G. (1986). Guía para estudio de áreas de manglezal: estructura, función y flora. Sao Paulo, Brasil: Instituto Oceanográfico.
- Sánchez, A. J., Salcedo, M., Florido, R., Mendoza, J., Ruiz-Carrera, V., & Álvarez-Pliego, N. (2015). Ciclos de inundación y conservación de servicios ambientales en la cuenca baja de los ríos Grijalva-Usumacinta. *ContactoS*, 97, 5-14.
- Sharma, S., Rafiqul, A. T., Analuddin, K., & Hagihara, A. (2010). Phenology and litterfall production of mangrove *Rhizophora stylosa* Griff. In the subtropical region, Okinawa Island, Japan. Japan: Proc. of International Conference on Environmental Aspects of Bangladesh (ICEAB10).
- Shunula, J. P., & Whittick, A. (1999). Aspects of Litter Production in Mangroves from Unguja Island, Zanzibar, Tanzania. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49(Sup. A), 51-54.
- Smith, T. J. (1992). Forest Structure. In E. A. I. Robertson & D. M. Alongi (Eds.), *Tropical Mangrove Ecosystems* (pp. 101-136). USA: American Geophysical Union.
- Steel, A., & Torrie, M. (1996). *Bioestadística: Principios y procedimientos*. México D. F. México: Edit. McGrawHill.
- Stela, M. C., & Salomao, O. B. (2009). Litter fall and decomposition of mangrove species *Avicennia marina* and *Rhizophora mucronata* in Maputo Bay, Mozambique. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 8(2), 173-182.

- Sterling, J. E., Hurley, M. M., & Minh, D. L. (2006). *Vietnam: a natural history*. USA: Yale University Press.
- Thibodeau, F. R., & Nickerson, N. H. (1986). Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *American Journal of Botany*, 73, 512-516.
- Thom, B. G. (1967). Mangrove ecology and deltaic geomorphology: Tabasco, México. *Journal of Ecology*, 55, 301-334.
- Tovilla-Hernández, C., Infante-Mata, D., Ovalle-Estrada, F., Presa-Pérez, J. C., & Cruz-Montes, G. (2012). *Informe inventario del manglar y avance de la intrusión salina en los municipios de Comalcalco, Jalpa de Méndez y Paraíso, Tabasco*. México: Fondo Institucional de Fomento Regional para el Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación, El Colegio de la Frontera Sur. Tapachula, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Tovilla-Hernández, C., Infante-Mata, D. M., Ovalle-Estrada, F., De-La-Presa, J. C., García-Alfaro, J. R., & De-La-Cruz, G. (2013). *Inventario del manglar y avances de la intrusión salina*. Tapachula, México: El Colegio de la Frontera Sur.
- Twilley, R. W., Lugo, A. E., & Patterson-Zucca, C. (1986). Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. *Ecology*, 6(3), 670-683.
- Valdez, J. I. (2002). Aprovechamiento forestal de manglares, en el estado de Nayarit, costa pacífica de México. *Madera y Bosques, Número especial 2002*, 129-145.
- Williams, W. T., Bunt, J. S., & Duke, N. C. (1981). Mangrove litter fall in north-eastern Australia. II Periodicity. *Australian Journal of Botany*, 29, 555-63.
- Zaldívar-Jiménez, A., Herrera-Silveira, J., Coronado-Molina, C., & Alonzo-Parra, D. (2004). Estructura y productividad de los manglares en la reserva de biosfera Ría Celestún, Yucatán, México. *Madera y Bosques*, 10(Es2), 25-35.