

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Transporte de nutrientes durante el desarrollo y
senescencia de las hojas de *Avicennia germinans* en la
laguna de Tampamachoco, Veracruz**



T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

LUIS ALBERTO ARAGÓN RAMÍREZ

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE A. LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN**

MÉXICO, D. F., 2015

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Aragón
Ramírez
Luis Alberto
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
305305433

2. Datos del tutor

Dr.
Jorge Alejandro
López-Portillo
Guzmán

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Helia Reyna
Osuna
Fernández

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Zenón
Cano
Santana

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Saraí
Montes
Recinas

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Yuriana
Martínez
Orea

7. Datos del trabajo escrito

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *Avicennia germinans* en la laguna de Tampamachoco, Veracruz.
73 pp.
2015

Dedicatoria

A mis padres...

Que me enseñaron a trabajar desde pequeño, a valorar las cosas, a salir adelante siempre con la mejor actitud y ganas de lograrlo sin importar nada. Gracias por todo el apoyo brindado siempre, espero puedan estar un poco orgullosos de mí de lo que yo lo estoy de ustedes, gracias!

A Bryan, espero convencerte de que quedan muchas cosas por hacer aún y lo mejor siempre está por venir...

A Edna, que a pesar de que las cosas se pongan difíciles nunca hay que dejar de caminar.

A Benny por esa gracia y alegría que posee en todo momento, no la pierdas nunca.

A Viri por estar siempre atrás de mí en todo, gracias por aconsejarme, apoyarme, por todas esas risas, por tu cariño, y por caminar a mi lado en esta etapa de mi vida...gracias!

Los amo.



Agradecimientos:

Al Dr. Jorge López-Portillo por el apoyo brindado durante el inicio y fin de este proyecto, por sus revisiones, comentarios que ayudaron a desarrollar y completar esta tesis.

A la Dra. Lucy Mora Palomino por brindarme su apoyo, atención y amistad en el laboratorio del instituto de Geología, gracias por los buenos momentos, comentarios, consejos y por todo lo enseñado que me impulsó a terminar este trabajo a pesar de todos los inconvenientes que se presentaron en el camino, gran parte de este trabajo es también gracias a usted.

A mis sinodales Yuriana Martínez Orea, Helia Osuna Fernández, a Saraí Montes Recinas y al Dr. Zenón Cano Santana muchas gracias por la asesoría, correcciones, comentarios, ánimos y toda la ayuda brindada en los momentos difíciles que me ayudaron a completar este trabajo.

A la Dra. Ana Laura Lara, a Víctor Vázquez, Moisés y Mauricio, por la ayuda dentro del manglar durante los muestreos, fue muy amena y agradable su compañía en campo.

A mis amigos con los cuales compartí grandes momentos dentro de la carrera: Rafael Gonzales, Rodrigo Saavedra, Gustavo Sánchez, Cesar Ríos, Tonatiuh Díaz, Alejandro Osorio, Alejandro Martínez, Daniel Santillán, Osman Franco, Leopoldo Vázquez, Jorge Marcos, Oswaldo González, Martín De los santos y Eric Moreno, por las clases y vivencias compartidas que ayudaron a forjar parte de mi carácter dentro de esta etapa de mi vida.

A mis compañeros del Instituto de Geología, de los cuales aprendí mucho y amenizaron el trabajo creando un ambiente agradable a lo largo de mi estancia. Gracias a la Mtra. Kumiko Shimada, a la Dra. Cristina Siebe, a Lucero a Don Roberto† y Arturo por su tiempo y ayuda brindada.

Al INECOL A.C. y al proyecto “Restauración hidráulica en la laguna de Tampamachoco para la rehabilitación del manglar y de sus servicios ambientales” que financió el material para la realización del estudio.

Al Instituto de Geología por todo el apoyo brindado, a Ana Luisa Alarcón del Instituto de Ciencias de la Atmosfera, al curso de actualización en informática para literatura científica impartido en la Facultad de Ciencias, a la DGBilio por la literatura proporcionada, al apoyo brindado por Ixchel Gonzales y Daniel Torres, a la Dra. N. Suarez por la literatura proporcionada.

Al ing. Rodolfo Hurtado Jara por su asesoría y a Diego Hernández Muciño por sus comentarios tan acertados.

¡Muchas gracias a todos por su apoyo!

Voy a decirte algo que tú ya sabes...

En el mundo no todo es alegría y color. El mundo es a veces un lugar terrible y por muy duro que tú seas, es capaz de arrodillarte a golpes y tenerte sometido permanentemente si tú no se lo impides.

Ni tú, ni yo, ni nadie golpea más fuerte que la vida, pero no importa lo fuerte que tú puedes golpear, sino lo fuerte que pueden golpearte. Y lo que puedes aguantar mientras avanzas...

Hay que soportar sin dejar de avanzar, así es como se gana.

Si tú sabes lo que vales ve y consigue lo que mereces, pero tendrás que soportar los golpes...

...Y no podrás decir que no estas donde querías llegar por culpa de él, de ella, ni de nadie, eso lo hacen los cobardes y tú no lo eres...

¡Tú eres capaz de todo!"

Rocky Balboa, 2006

ÍNDICE	Pág.
Resumen	1
Abstract	2
I. Introducción	3
II. Antecedentes	8
III. Objetivos y predicciones	10
IV. Sitio y especie de estudio	12
4.1. Sitio de estudio.....	12
4.2. Especie de estudio.....	14
V. Materiales y métodos	15
5.1. Trabajo general de campo.....	15
5.2. Identificación y marcaje.....	16
5.3. Rasgos fisicoquímicos en el agua superficial e intersticial.....	16
5.4. Colecta de muestras de suelo.....	17
5.5. Colecta de hojas.....	17
5.6. Área, peso fresco y peso seco de las hojas.....	18
5.7. Secado de suelo.....	18
5.8. Preparación de hojas y de suelo del horizonte orgánico.....	19
5.9. Contenido de Na, K, Ca y Mg en hojas y horizonte orgánico.....	19
5.10. Contenido de Na, K, Ca y Mg intercambiables en el horizonte arcilloso.....	20
5.11. Contenido de P en hojas y horizonte orgánico.....	20
5.12. Contenido de P en el horizonte arcilloso.....	20
5.13. Análisis estadísticos.....	21
VI. Resultados	23
6.1. Propiedades fisicoquímicas del agua.....	23
6.1.1. Salinidad en los suelos.....	23
6.1.2. Potencial redox.....	23
6.1.3. pH.....	24
6.1.4. Temperatura.....	25
6.2. Contenido de nutrientes totales en el estrato orgánico y nutrientes disponibles en el arcilloso.....	27
6.2.1. El horizonte orgánico.....	27
6.2.2. El horizonte arcilloso.....	28
6.3. Rasgos foliares.....	30
6.3.1. Peso seco.....	30
6.3.2. Área foliar.....	31
6.3.3. Masa por superficie foliar.....	32
6.4. Contenido de Na, K, Ca, Mg y P en hojas de diferente edad.....	34
6.5. Traslocación de nutrientes.....	39

6.6. <i>Relación de iones en hojas y suelo</i>	40
6.6.1. <i>Iones en las hojas</i>	40
6.6.2. <i>Iones del suelo</i>	42
VII. Discusión	46
7.1. <i>Las propiedades del agua</i>	46
7.2. <i>Nutrientes en el suelo</i>	47
7.3. <i>Los rasgos foliares</i>	48
7.4. <i>Nutrientes y edad foliar</i>	50
7.5. <i>Traslocación de nutrientes</i>	53
7.6. <i>Nutrientes en hojas y suelo</i>	55
VIII. Conclusiones	57
Literatura citada	60
Anexos	66

RESUMEN

La traslocación es un proceso fisiológico importante para la retención de nutrientes en plantas y en sitios deteriorados o con baja disponibilidad de nutrientes tiende a ser crucial. En este estudio se evaluó la traslocación de nutrientes en *Avicennia germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Se analizó la concentración de Na, K, Ca, Mg y P en hojas jóvenes, maduras y senescentes, durante la época de lluvias, nortes y secas en un sitio conservado y uno perturbado por el incremento crónico de salinidad. Lo anterior, para evaluar si existe un efecto del nivel de disturbio y de la época del año en la traslocación de nutrientes. Para caracterizar las condiciones bajo las que se desarrolla *A. germinans* en cada sitio se midieron variables físico-químicas del agua superficial, y de los horizontes orgánico y arcilloso; además, de variables foliares como área, peso seco y masa por unidad de área (LMA). Se evaluó la relación entre el contenido de nutrientes en hojas y en el suelo asociado cada árbol, tanto del horizonte orgánico como del arcilloso.

La traslocación de nutrientes en las hojas responde a la estacionalidad, al estado de conservación del sitio y a la incorporación de nutrientes a la planta. Dicha incorporación está relacionada con el desarrollo de las hojas y la disponibilidad de los nutrientes en el suelo, influenciada por el pH, la salinidad y el potencial redox. El K y el P se trasladaron de las hojas senescentes a otras partes de la planta (posiblemente a las hojas en desarrollo) en un ámbito de 10 a 48% y de 60 a 70%, respectivamente. Por otra parte de 9 a 88% de Ca y de 5.6 a 281% de Mg se acumularon en las hojas senescentes. La traslocación del Na (10 a 46%) estuvo estrechamente relacionada con la excreción de sales por glándulas foliares. La salinidad de la zona deteriorada redujo el área de las hojas, pero no la LMA. El potencial redox y el pH en dicha zona afectan negativamente el desarrollo de *A. germinans*. Los resultados de este trabajo permiten evaluar la importancia del K y P como nutrientes limitantes, caso contrario de Na, Ca y Mg, así como su variación estacional. El uso de estos indicadores de salud permite implementar y evaluar futuras estrategias de restauración de sitios deteriorados usando zonas conservadas como ecosistemas de referencia.

Palabras clave: manglar, traslocación de nutrientes, suelo, pH, temperatura, salinidad, área foliar, masa foliar por unidad de área, Na, K, Ca, Mg, P.

ABSTRACT

Traslocation among tissues is a process used by plants to retain key nutrients in sites where they are in limited supply. In this study was evaluated nutrient traslocation in the black mangrove *Avicennia germinans* leaves, in the Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. The traslocation pattern of Na, K, Ca, Mg and P was analyzed in young, mature and senescent leaves in three dates representing the dry, rainy and cold seasons in a preserved site and a site deteriorated by the chronic accumulation of salts to evaluate the differences in nutrient traslocation. At each site and time of year physico-chemical characteristics of superficial water and of the organic and clayey soil horizons were measured, in young, mature and senescent leaves. Nutrient traslocation in leaves was a function of time of development, seasonality and the conservation status of the site. K and P were traslocated out of the senescent leaves to other parts in the plant (maybe younger leaves) in a range from 10 to 48% and 60 to 70%, respectively. Ca and Mg accumulated on senescent leaves in a range from 9 to 88% and 5.6 to 281%, respectively. Na traslocation (10 a 46%) was directly related with salt secretion through leaf glands. Higher salinity values in the deteriorated site reduced mean leaf area but not leaf mass area (LMA), and more negative soil redox and higher pH in this zone contribute to negative effects on leaf development. The results of this thesis allow the importance of K and P as key nutrients, otherwise Na, Ca, Mg as well as seasonal variation. Using these data as indicators of mangrove community health allows the implementation and evaluation of future restoration strategies of deteriorated sites with the preserved sites as target ecosystems.

Keywords: mangrove, traslocation, soil, pH, temperature, salinity, leaf area, leaf mass per area, Na, K, Ca, Mg, P.

I. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de manglar son zonas transicionales entre el ecosistema marino y terrestre (Kathiresan y Bingham, 2001). Están constituidos por vegetación que tiene la capacidad de crecer en un medio con concentraciones salinas relativamente altas y se distribuyen en las zonas costeras intertropicales del mundo (Lewis, 2005). Se han caracterizado 54 especies de mangle, distribuidos en 20 géneros y 16 familias (Tomlinson, 1986). En México son frecuentes cuatro especies: *Rhizophora mangle* (L.) (mangle rojo; Rhizophoraceae), *Avicennia germinans* (L.) Stearn. (mangle negro; Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. y *Conocarpus erectus* (L.) (mangle blanco y mangle botoncillo; Combretaceae) (López-Portillo y Ezcurra, 2002), y en menor frecuencia *Rhizophora harrisonii* Leechm. (Rhizophoraceae) y *Avicennia bicolor* Standl. (Acanthaceae) (Rico-Gray, 1981; Nettel *et al.*, 2008).

El manglar juega un papel ecológico muy importante por brindar un gran número de servicios ambientales al ecosistema: captura de CO₂, protección de la costa contra fenómenos meteorológicos, aporte de materia orgánica a las cadenas tróficas de los ecosistemas aledaños; alta diversidad biológica, criadero durante las primeras etapas del crecimiento de muchos organismos de gran importancia ecológica y económica para el hombre, tales como crustáceos, moluscos y peces; y también refugio de aves migratorias (Twilley, 1988; Rivera-Monroy *et al.*, 1995). En México y en el mundo, las amenazas a los manglares se generan principalmente por actividades humanas: la falta de planificación del desarrollo agrícola, ganadero, urbano e industrial, la sobreexplotación de la madera, la contaminación por basura, pesticidas, fertilizantes e incluso derrames de petróleo remueven áreas importantes de su distribución y/o alteran las condiciones hidrológicas de los manglares (CONABIO, 2008). En 1980 los manglares abarcaban una superficie cercana a los 19.8 millones de ha en zonas costeras intertropicales del mundo, pero en 2005 se reportaron 15.2 millones de ha, lo que implica que en los últimos 20 años se perdió el 23% de la superficie total de manglares del mundo (FAO, 2007).

En México las cuatro especies de mangle más comunes se encuentran en la categoría de “amenazadas” por la ley NOM 059-SEMARNAT-2001; también están protegidas por la NOM 022-SEMARNAT-2003 y por el artículo 60 TER de la Ley

General de Vida Silvestre (LGVS, 2014). En 2014 México cuenta con 140 humedales decretados como sitios Ramsar (un tratado intergubernamental para la conservación y el uso racional de los humedales) y reconocidos como de gran importancia a nivel internacional (CONANP, 2013).

Se han realizado estudios acerca de la ecología y distribución de los manglares en México (por ejemplo, Kathiresan y Bingham, 2001; López-Portillo y Ezcurra 2002; Landgrave y Moreno-Casasola, 2012). Sin embargo, una parte muy importante y poco estudiada en la ecología de los manglares está relacionada con el ciclaje y retención de nutrientes, misma que se necesita para fortalecer las estrategias de restauración. La captura y retención de nutrientes por los organismos vivos es fundamental en su ciclo de vida. Los nutrientes se emplean en la formación de los órganos y estructuras vegetativas y reproductivas, tales como raíces, tallos, hojas, flores y frutos y su captura se lleva a cabo fundamentalmente por las raíces y en menor medida por las hojas (Naborns, 2006). También, los nutrientes son esenciales para el crecimiento normal de la planta y su deficiencia se refleja en procesos vitales como la fotosíntesis o en la salud de las hojas. Los macronutrientes (C, N, K, Ca, Mg, P, S y Si) se usan en cantidades relativamente altas (≥ 0.5 mg/l) para llevar a cabo procesos fisiológicos primordiales y para desarrollar el cuerpo de la planta, en tanto que los micronutrientes (Cl, Fe, B, Mg, Na, Zn, Cu, Ni y Mo) son en general empleados por las enzimas como cofactores en concentraciones menores a 0.5 mg/l (Raven *et al.*, 1992; Taiz y Zieger, 2006).

Los nutrientes se absorben por difusión del substrato hacia la corteza de la planta, a través de las células epidérmicas de los pelos radiculares que se desarrollan a partir del meristemo apical de la raíz (Raven *et al.*, 1992), por ejemplo en los manglares existen varios tipos de raíces: de anclaje, de cable y absorbentes; estas últimas son las encargadas de incorporar la mayor cantidad de nutrientes en solución (Schnetter, 2002). Una vez que los nutrientes pasan la epidermis pueden desplazarse en solución por dos vías: por el apoplasto, constituido por el continuo de las paredes celulares; y por el simplasto, que a su vez está constituido por el continuo de los citoplasmas de las células vivas, que utilizan los plasmodesmos como puentes de comunicación (Raven *et al.*, 1992). Los nutrientes llegan hasta la endodermis, que posee una región llamada “Banda de Caspary” que, por la disposición de la suberina, sólo permite el paso del

agua y los minerales disueltos a través del simplasto (Taiz y Zieger, 2006). El agua, por su parte, entra por osmosis a través de canales en las membranas llamadas aquaporinas (Maurel *et al.*, 2008), mientras que los minerales ingresan activamente por puertos (*gates*) especializados constituidos por proteínas portadoras en la membrana plasmática de las células endodérmicas (Taiz y Zieger, 2006). Una vez que los nutrientes pasan la endodermis, los iones minerales se desplazan en las células de la planta y entran al xilema de la raíz y después a los vasos y traqueidas del xilema del tallo para ser transportados al resto de la planta hasta depositarse en los tejidos del tallo y las hojas, como el parénquima y el mesófilo (Raven *et al.*, 1992). Una parte del agua es absorbida por la celulosa de las paredes celulares y otra parte se pierde por transpiración, principalmente a través de los estomas (Taiz y Zieger, 2006). El intercambio de agua por CO₂ y la energía lumínica del sol captada por los cloroplastos de las células del parénquima en empalizada producen carbohidratos por medio de la fotosíntesis que son los bloques de construcción y la fuente de energía para la planta (Naborns, 2006).

Naborns (2006) describe que los carbohidratos son transportados como savia elaborada por los elementos de los tubos cribosos y células de transferencia del floema desde las zonas fuente (las hojas) hasta las zonas sumidero, en donde se requieren para el crecimiento y la diferenciación de células; como las raíces, el tallo, y nuevas hojas o partes reproductivas. Los carbohidratos además de ser transportados principalmente por el floema, también se pueden mover por el simplasto y por el apoplasto. Después de ser absorbidos por las células de transferencia y pasados a los tubos cribosos, las moléculas de azúcar se combinan con iones H⁺ para entrar a la célula con ayuda de proteínas cotransportadoras. El flujo en el floema se da porque los azúcares generan un potencial osmótico que incrementa la tasa de absorción de agua y con ello la presión de turgencia. Las diferencias de presión, el flujo en sentido descendente y el depósito en los órganos que lo demandan. Esta forma de desplazamiento de agua, azúcares y otros solutos en el floema se conoce como modelo de flujo de presión. Este proceso se realiza normalmente cuando las hojas son funcionales, pero aún se desconoce qué ocurre cuando las hojas agotan su vida útil.

En este sentido, se ha propuesto que hay traslocación de elementos, esto es, el retiro de nutrientes de las hojas senescentes hacia la planta y haciéndolos disponibles para la formación de estructuras nuevas (Millard y Neilsen, 1989). Esto incrementa la eficiencia en la conservación y uso de nutrientes, especialmente los más escasos y reduce la dependencia del suministro que aporta el suelo, especialmente en sitios pobres en nutrientes (Pugnaire y Chapin, 1993). En estos sitios podría esperarse una alta eficiencia de traslocación en los nutrientes, pero asociado a una baja velocidad de crecimiento (Lajtha, 1987). Este fenómeno ha sido poco explorado en los manglares, que son comunidades que se establecen en suelos salinos.

En los mangles, los nutrientes indicadores principales de la limitación salina son Na, K, Ca y Mg (Medina *et al.*, 1995). Según su función en las plantas, estos elementos se pueden dividir en los que están involucrados en el balance osmótico, como el Na y el K, y en los que cumplen funciones estructurales, como el Ca y el Mg (Von Prael *et al.*, 1990). Como los manglares crecen en agua salobre, la sal entra a las raíces por canales que facilitan el flujo de K en la planta y que también permiten la entrada de Na. Los canales de K hacia el interior son aproximadamente 100 veces más selectivos para K que para Na, pero en el agua de mar la concentración de Na es aproximadamente 45 veces más que K, entonces el Na entra a las células de la raíz en cantidades significativas a través de canales de K (Amtmann y Sanders, 1999). Los mangles y otras halófitas utilizan el Na como un agente osmótico con energía barata y controlan su acumulación en la vacuola para mantener la presión de turgencia. Al mismo tiempo, las células vegetales remueven el Na del citoplasma por su toxicidad sobre las enzimas, manteniendo una concentración por debajo de 50 mmol L^{-1} mediante el bombeo de los iones en la vacuola y también la diferencia de concentración entre ambos compartimentos (Cram *et al.*, 2002).

Sobrado (2004) argumenta que los manglares pueden desarrollarse en un amplio ámbito de salinidades y de disponibilidad de agua. Como los mangles deben realizar la fotosíntesis en condiciones de bajos potenciales hídricos, han generado mecanismos de integración de sales del sustrato a los vasos del xilema (el apoplasto) que les permiten incrementar su potencial osmótico. Al mismo tiempo, esto incrementa su necesidad de acumular y desechar sales, principalmente de cloruro de sodio y de

potasio a través de glándulas foliares especializadas como las que están presentes en el mangle negro, *A. germinans*. Se ha propuesto que el exceso de sal se acumula en las hojas senescentes y es ahí desechada una vez que éstas se separan de la planta por abscisión (Lin, 1997). En las hojas senescentes hay otros elementos esenciales para el crecimiento y desarrollo de la planta que son escasos en el ambiente de los manglares, como N y P (Feller *et al.*, 2003; Lovelock *et al.*, 2005).

La razón de la escasez de nutrientes en los manglares es porque éstos crecen en ambientes costeros, normalmente donde dominan sedimentos finos producto de la deposición, en donde los árboles contribuyen al desarrollo de un horizonte orgánico superficial, relacionado con la acumulación de material vegetal poco mineralizado (Von Prah *et al.*, 1990). Von Prah *et al.* (1990) mencionan que de acuerdo a su origen, los suelos de manglar se pueden dividir en suelos inorgánicos y orgánicos. Los suelos inorgánicos se forman por el depósito de limos y arcillas en planos aluviales. Son suelos generalmente ricos en algunos nutrientes ya que poseen partículas de arcilla cargadas negativamente, las cuales atraen iones cargados positivamente como el Ca, Mg y K, no permitiendo su rápido lavado. Los suelos orgánicos se forman cuando el depósito de materia orgánica es mayor que su descomposición y por eso tienen poca arena, limo y arcilla, generan un ambiente reductor y los nutrientes se van liberando conforme se descompone la materia orgánica por oxidación. Si estos suelos se inundan estacionalmente, los nutrientes se liberan y pueden incorporarse a través de las raíces. Sin embargo, muchos nutrientes se pierden hacia otros ecosistemas si no son retenidos por las plantas.

Aproximadamente el 50% de la productividad ecológica de los manglares se exporta hacia otros ecosistemas como materia orgánica y nutrientes disueltos (Robertson *et al.*, 1992; Bernini *et al.*, 2010), lo que es importante para mantener las cadenas tróficas estuarinas y oceánicas (Lugo y Snedaker, 1974; Dittmar *et al.*, 2006; Bernini *et al.*, 2010). En este sentido, la alta productividad de los manglares resulta, como en otros bosques tropicales, de un ciclaje interno eficiente (Lovelock *et al.*, 2005; Reef *et al.*, 2010).

Cuando se modifican las condiciones hidrológicas del manglar surgen cambios drásticos y a menudo irreversibles en la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la

biota responde con cambios masivos en la composición y la riqueza de especies, así como en la productividad (Mitsch y Gosselink, 2000; Travieso-Bello *et al.*, 2005; Flores-Verdugo *et al.*, 2007), esto aunado a que *A. germinans* puede experimentar mortalidad debido a que es muy susceptible a los cambios en los patrones hidrológicos, las sequías y las inundaciones (Elster, 2000). Por ejemplo, en Quintana Roo y Yucatán, la construcción de carreteras ha interrumpido el flujo superficial y subsuperficial de agua en los manglares, provocando cambios en la salinidad y la subsecuente mortalidad de árboles en grandes extensiones (Trejo *et al.*, 1993; Gaona Pineda, 2007). Tal vez este tipo de disturbio es el más generalizado y frecuente, ya que en los últimos años se han urbanizado muchas regiones costeras, construyendo grandes desarrollos turísticos y llevando a cabo obras para la explotación y transporte de petróleo (López-Portillo y Ezcurra, 2002) o el establecimiento de líneas de distribución de energía eléctrica como en el caso de la zona estudiada en el presente estudio.

II. ANTECEDENTES

De los estudios existentes sobre los mecanismos del manglar a condiciones de estrés cabe mencionar el de Medina y Lugo (1995) realizado en la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Este es un estudio comparativo en hojas maduras de *Laguncularia racemosa* y de *Rhizophora mangle*, en donde se tomaron como indicadores el tamaño, peso y las concentraciones foliares de Na, K, Ca y Mg; reportando que al aumentar la salinidad del substrato el tamaño de las hojas disminuye, la relación peso/área aumenta y la concentración de N y P disminuye. Este trabajo se realizó en hojas maduras, pero al extenderse a hojas con diferente grado de desarrollo permitiría evaluar el efecto de la salinidad u otro disturbio en la traslocación de nutrientes.

La traslocación de nutrientes es un proceso fisiológico importante para la retención de nutrientes en plantas que denota la habilidad de una planta para reabsorber nutrientes de la hoja senescente. La eficiencia de traslocación o retraslocación (RE, *retraslocation efficiency*) se expresa en porcentaje del contenido acumulado en la última etapa de desarrollo foliar, sobre el anterior. Según Aerts (1996) se podría esperar que la eficiencia de retraslocación sea más alta en especies de

ambientes pobres en nutrientes que en las especies características de ambientes ricos en nutrientes. En algunos estudios se encontró que la retraslocación se incrementó con la fertilidad del suelo, en otros se encontró lo opuesto y en otros no hubo relación alguna, esto debido a una comparación entre especies diferentes y ambientes distintos, es por ello que en este estudio se realizará la comparación de ambientes contrastantes, pero en la misma especie.

Wang y Lin (1999) estudiaron la movilización de nutrientes durante el desarrollo de las hojas del mangle *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Lam. (Rhizophoraceae). Estos autores reportaron que el contenido de N, P y K aumentó rápidamente durante el crecimiento de las hojas, se estabilizó en su etapa de madurez y disminuyó en la etapa de senescencia; en un 60, 48 y 46%, respectivamente. Lo anterior sugiere la traslocación de N, P, K de las hojas senescentes a otros órganos activos de las plantas. Por otro lado, encontraron que el contenido de Na aumentó durante el crecimiento de las hojas, se estabilizó en su madurez y volvió a incrementarse en la senescencia (16.1%). Lo que implica que a diferencia del N, P, K; el Na se acumula en vez de trasladarse.

Estos autores en un estudio posterior (Lin y Wang, 2001) analizaron los cambios en la composición de las hojas de *Kandelia candel* (L.) Druce., *Bruguiera gymnorhiza* y *Rhizophora stylosa* Griff. (Rhizophoraceae). Encontraron que durante la senescencia foliar, grandes proporciones de N (70%), P (55%) y K (39%) fueron trasladadas fuera de las hojas; mientras que Na (20%), Ca (19%) y Mg (15%) se acumularon. Nuevamente, la traslocación de nutrientes de las hojas senescentes hacia nuevos tejidos permitió la conservación de N y P, fue menos importante para el K, y no ocurrió para Ca, Mg, Na.

Si los patrones detallados anteriormente en otras especies de mangle se repiten en *A. germinans*, se contribuiría a apoyar la hipótesis de que la alta productividad primaria de los manglares es en parte consecuencia de la conservación eficiente de los recursos limitantes, como el N y P. adicionalmente, la traslocación de nutrientes se puede evaluar en condiciones de disturbios aprovechando circunstancias fortuitas que generaran condiciones contrastantes; como es el caso de la zona deteriorada en el manglar de la Laguna de Tampamachoco en Tuxpan, Veracruz. En el manglar ubicado

en la ribera de dicha laguna se presentó una afectación debida a la construcción dentro del manglar de tres terraplenes orientados perpendicularmente a la dirección del flujo hídrico con dirección sur a norte. Esto provocó el estancamiento, la evaporación de agua el incremento de la salinidad en más de 100‰, causando una mortalidad masiva de árboles en una extensión de 20 ha, así como daños crónicos en 5 ha más (Bartolo, 2010). En este trabajo se evaluó en *A. germinans* la posible traslocación de algunos nutrientes a partir de las hojas senescentes, comparando dicha respuesta en una zona conservada con la zona de severa tensión ambiental generada por la construcción de los terraplenes. Adicionalmente, se incluyó la variable estacional (secas, lluvias, nortes).

En el presente trabajo también se caracterizaron las condiciones del suelo donde se establecía *A. germinans* así como el estado morfológico y nutricional de las hojas, durante las distintas estaciones del año. Lo anterior con el propósito de bosquejar el flujo de los nutrientes desde el suelo hasta las hojas, a lo largo del ciclo fenológico y de desarrollo de la especie; así como determinar el efecto del deterioro ambiental en este flujo. Esto ayudará a entender el efecto de los disturbios en el crecimiento y desarrollo de las hojas así como su repercusión en la retención de ciertos nutrientes en un ambiente halófilo.

III. OBJETIVOS Y PREDICCIONES

El objetivo general de este trabajo es evaluar la capacidad de *Avicennia germinans* de traslocar selectivamente los nutrientes de las hojas en dos sitios, uno conservado y otro deteriorado debido a la interrupción del flujo hídrico generado por la construcción de terraplenes. Los objetivos particulares, por su parte, son los siguientes:

1. Determinar los parámetros fisicoquímicos del agua y suelo (salinidad, potencial redox, pH y temperatura) de los dos sitios contrastantes ocupados por *A. germinans* en distintas estaciones (secas, lluvias y nortes).
2. Cuantificar la concentración de Na, K, Ca, Mg y P en los horizontes orgánico y arcilloso del suelo de los dos sitios contrastantes.

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

3. Cuantificar el peso seco, área y masa por superficie foliar en las distintas etapas de desarrollo de las hojas (crecimiento, madurez y senescencia) de árboles de *A. germinans* en los sitios de muestreo.
4. Cuantificar la concentración de Na, K, Ca, Mg y P en las etapas de desarrollo foliar de árboles de *A. germinans* en los sitios de muestreo.
5. Calcular la proporción traslocada de Na, K, Ca, Mg y P en cada etapa del desarrollo de las hojas en los dos sitios contrastantes.
6. Determinar la relación de las proporciones Na, K, Ca, Mg y P entre las hojas y el suelo asociado de *A. germinans*.

Con base en los objetivos planteados se formulan las siguientes predicciones:

1. Los parámetros fisicoquímicos diferirán notoriamente entre las dos zonas de estudio, debido al disturbio crónico presente en una de ellas. La salinidad será menor en la zona conservada y aumentará a medida que llega la temporada de secas; lo contrario ocurrirá con el potencial redox. El pH será menor en época de lluvias y mayor en secas; y la temperatura disminuirá con la profundidad del horizonte.
2. Se esperan diferencias en las concentraciones de iones entre los sitios; menores en la zona conservada y mayores en la deteriorada. Entre horizontes del suelo, habrá un aumento de iones con la profundidad del horizonte. La concentración de iones se verá influenciada por la estacionalidad del medio siendo mayor en la temporada de secas.
3. Se esperan diferencias en el tamaño de las hojas entre sitios, en el peso seco, así como en la masa por superficie foliar durante el desarrollo de la hoja.
4. La concentración de Na, K, Ca, Mg se incrementará durante el desarrollo de las hojas pero la concentración de P y K en las hojas disminuirá con la edad, también se esperan diferencias entre sitios.
5. La eficiencia de traslocación del P y K será mayor en la zona deteriorada y existirá acumulación de Na, Ca y Mg en las hojas en ambas zonas, siendo mucho mayor en la zona deteriorada.

6. Existirá una relación directa del contenido de iones en las hojas y el suelo, y ésta cambiará con el desarrollo de las hojas *A. germinans*.

IV. SITIO Y ESPECIE DE ESTUDIO

4.1. Sitio de estudio

El manglar bajo estudio forma parte de la reserva ecológica de la Central Termoeléctrica Presidente Adolfo López Mateos (CTPALM), ubicada en el Km 8 de la playa norte; colindando al norte con el ejido barra de Galindo, al sur con la comunidad de pescadores “La Mata”, al este con la laguna de Tampamachoco y al oeste con el Golfo de México; en el municipio de Tuxpan, Veracruz.

La reserva se ubica entre los 21° 00' 29" y 21° 01' 54" N y los 97° 15' 01" y 97° 21' 03" O (Basáñez, 2005). Desde 2006 está considerada como parte del sitio Ramsar 1602 que corresponde a la región “Manglares y Humedales de Tuxpan” (<http://ramsar.conanp.gob.mx/lsr.php>) (Fig. 1).

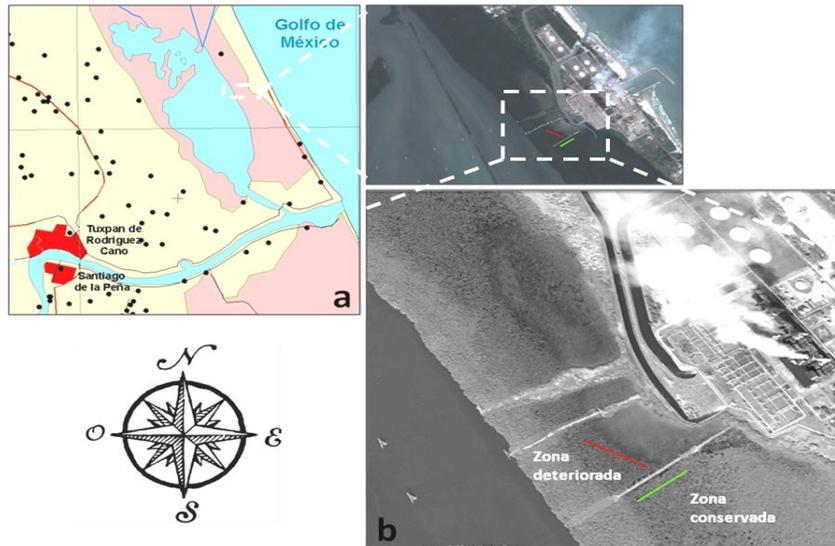


Figura 1. (a) Localización de la zona de estudio en la orilla este de la laguna de Tampamachoco en el municipio de Tuxpan, Veracruz (fuente: <http://ramsar.conanp.gob.mx/sitios.php>). (b) acercamiento al manglar en la orilla de la laguna donde se señalan las zonas deteriorada y conservada, en donde se realizó este trabajo (fuente: Google Earth).

Predomina el clima A (w2) con una temperatura media anual de 24.1°C, y una precipitación media anual de 1,241 mm (INAFED, 2014). En la región se presenta una

estación seca de noviembre a mayo y una lluviosa de junio a octubre. Además, de vientos conocidos como “Nortes” que pueden alcanzar los 80 km/h, de octubre a febrero. También se pueden presentar tormentas tropicales llegan a alcanzar la fuerza de huracanes con rachas de más de 120 km/h durante los meses de junio a septiembre. De marzo a junio hay vientos secos y calientes que disminuyen la humedad atmosférica conocidos como “suradas” (Basáñez, 2005).

El manglar de Tampamachoco posee un gran diversidad de aves como *Aratinga holochlora*, *Charadrius melodus*, mamíferos como *Glossophaga soricina*, *Urocyon cinereoargenteus*, anfibios como *Bufo marinus*, *Hyla smithi* y reptiles en alguna categoría de protección por la NOM-059, además de especies de crustáceos y peces objeto de comunidades pesqueras aledañas al sitio. La vegetación circundante está representada por pastizales y matorrales producto del deterioro y disminución de la selva baja debido a asentamientos y cambios en el uso de suelo. La comunidad de manglar posee una altura de 6 a 8 m aproximadamente con presencia de *Rhizophora mangle* en la orilla de la laguna, *Laguncularia racemosa* en la parte de menor nivel de inundación y *Conocarpus erectus* en la parte alta, tierra adentro. Posee una densidad de 1433.3 árboles/ha y una área basal de 16.6 m²/ha aproximadas, una dominancia relativa de 66.3% para *A. germinans* y 33.7% *R. mangle*. Dentro de las fuentes de disturbio al manglar de Tampamachoco son característicos la contaminación por descarga de agua residual, sobreexplotación pesquera, dragados, cambios de uso de suelo por implementación de agricultura y actividades industriales, crecimiento portuario y urbano e interrupción del flujo hídrico (Lara-Domínguez *et al.*, 2009).

En 1991 se instaló la planta termoeléctrica Presidente Adolfo López Mateos por parte de la Comisión Federal de Electricidad frente a la laguna de Tampamachoco y a un costado de la boca del río Tuxpan, como resultado de la construcción de los terraplenes para sostener las torres de alta tensión de la central Termoeléctrica el manglar fue fragmentado en partes, de las cuales se pueden distinguir tres zonas: una conservada, en donde el crecimiento de *A. germinans* es normal; otra deteriorada, en donde son evidentes los efectos del daño crónico, que resultan de una alta concentración de sales; y otra zona de mortalidad masiva (alrededor de 25 ha), en donde no ha sobrevivido árbol alguno (Fig. 3).

Para la comparación, de traslocación de nutrientes en *A. germinans*, realizada en el presente estudio se trabajó en la zona deteriorada que se encuentra entre dos de los terraplenes (Fig. 1) y se extiende por 1.2 km de largo con 0.03 Km de ancho, abarcando un área aproximada de 5 ha. La zona conservada empleada como referencia (zona testigo) se encuentra al sur del último terraplén, conectada al resto del manglar de la laguna.

4.2. Especie de estudio

Avicennia germinans L. (conocido comúnmente como mangle negro y madre de sal) pertenece a la familia Acanthaceae (Tropicos, 2014). De acuerdo con Jiménez y Lugo (1985), se distribuye desde Florida hasta Brasil en el océano Atlántico y desde México hasta Perú en el Océano Pacífico. Esta especie se localiza dentro de las zonas tropicales y subtropicales secas, húmedas y lluviosas con un intervalo muy amplio en su régimen de precipitación (800 a 7000 mm por año). Crece en planicies o cuencas con suelos arenosos, cenagosos o arcillosos, en un amplio espectro de salinidad; alcanzando su máximo desarrollo estructural en los bosques ribereños tropicales. Las poblaciones de *A. germinans* presentan grandes variaciones en tamaño y cobertura dependiendo de las condiciones en las que crece.

Según Agraz-Hernández (2006), esta especie crece como árbol o arbusto, de corteza levemente fisurada en placas y florece en el inicio de la época de secas (mayo-junio). Esta especie cuenta con un sistema radical subterráneo y superficial; con raíces de fijación y neumatóforos, estos últimos tienen geotropismo negativo y se desarrollan a partir de raíces laterales horizontales. Estos cuentan con lenticelas muy evidentes, que le permite realizar un intercambio de gases con la atmósfera para después traslocar el oxígeno de la atmósfera a las raíces más finas. El tamaño de las hojas varía mucho, son simples, opuestas, y la lámina foliar es de oblonga a lanceolada-elíptica, más o menos coriácea, cuentan con tricomas tricelulares peltados en el envés formando un indumento que cubre los estomas y las glándulas excretoras de sal, lo que posiblemente se podría considerar como una estrategia para evitar la pérdida de agua por evaporación. Las flores son verdosas, crema o blanquecinas, el fruto es una cápsula verde pálida, comprimida lateralmente y hasta de 4 cm de longitud en la

madurez. Esta especie se considera como vivípara debido a que la germinación ocurre cuando el embrión aún no se separa de la planta madre (Jiménez y Lugo, 1985). Es la especie dominante en los manglares donde la salinidad del suelo excede las 40 ‰. Aunque esta especie puede vivir en sustratos con salinidad de 0 a 100 ‰, en condiciones de alta salinidad su desarrollo estructural se limita a formas arbustivas (Cintrón *et al.*, 1978).

Dentro de las especies que conforman los manglares *A. germinans* parece ser la especie más eficiente en cuanto a la excreción de sal; lo que puede estar relacionado con su mejor desarrollo en condiciones de alta salinidad, en comparación con otras especies (Jiménez y Lugo, 1985).

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Trabajo general de campo

Se eligieron dos zonas de interés, en función del grado de deterioro. Ambas zonas con presencia de *A. germinans*. En la primera zona existe mortalidad de árboles debido a una elevada concentración de sales en el medio (zona deteriorada) y la segunda zona está conservada y fue tomada como testigo (zona conservada) (Fig. 2).

Se realizaron tres colectas de material foliar y de suelo: la primera en septiembre del 2012 (representativa de la temporada de lluvias), la segunda en diciembre del 2012 (en temporada de nortes) y la tercera en mayo del 2013 (en temporada de secas).



Figura 2. Composición fotográfica en donde se muestra la zona conservada (izquierda) y la zona deteriorada (derecha) divididas por el terraplén sur (centro).

5.2. Identificación y marcaje

Durante el primer muestreo en cada sitio se realizó la selección y el marcaje de 60 árboles de *A germinans*, con características de desarrollo similares como altura, edad y cobertura. La selección de los árboles se hizo al azar sobre una franja aproximadamente de 150 metros de sur a norte en la zona deteriorada y de este a oeste en la zona conservada (Fig. 3). De los 60 árboles en cada zona se seleccionaron diez al azar, esto se repitió durante cada muestreo.



Figura 3. Localización de los sitios de muestreo. Las líneas indican la franja de la zona deteriorada (roja) y conservada (verde) divididas por el terraplén sur. En la parte superior se ubica la central termoeléctrica y en la inferior parte del cuerpo de la Laguna de Tampamachoco, en Tuxpan, Veracruz.

5.3. Rasgos fisicoquímicos en el agua superficial e intersticial

Se tomó una muestra de agua con una jeringa conectada a una manguera flexible que estaba a su vez unida a un tubo de plástico delgado con tres ranuras en los primeros 5 cm de la punta. Al lado de cada árbol seleccionado, se colectó en 3 horizontes: superficial (agua de inundación), intersticial (en el horizonte O, donde crecen las raíces) y arcilloso (horizonte mineral A). Con ayuda de un multiparamétrico *Ultrameter II 6PSI*, se midieron los siguientes parámetros: pH, salinidad (‰), potencial redox (mV) y temperatura (°C) (Fig. 4).



Figura 4. Extracción de agua de los horizontes superficial, intersticial y mineral con la ayuda de una jeringa unida a una flecha con ranura. En el agua extraída se midió pH, salinidad, potencial redox y temperatura.

5.4. Colecta de muestras de suelo

Las muestras de suelo, tanto la fracción orgánica (de 0-20 cm de profundidad), como la arcillosa (20 a 30 cm de profundidad) se extrajeron con ayuda de un nucleador de metal, lo más cerca posible del árbol. Las muestras se separaron por fracción y se colocaron en bolsas de plástico previamente etiquetadas hasta su procesamiento (Fig. 5).



Figura 5. Colecta de suelo. Se muestra el horizonte orgánico que es una profusa carpeta de raíces.

5.5. Colecta de hojas

Se seleccionaron 10 ramas terminales o brotes (Fig. 6) de cada árbol, y de cada brote se seleccionaron y colectaron en bolsas de papel aproximadamente 10 g de cada uno de los siguientes tipos de hojas: hojas jóvenes (en expansión), hojas maduras (completamente expandidas) y hojas senescentes (amarillas o a punto de caer de la planta) (Fig. 7).



Figura 6a. Selección de ramas terminales o brotes.

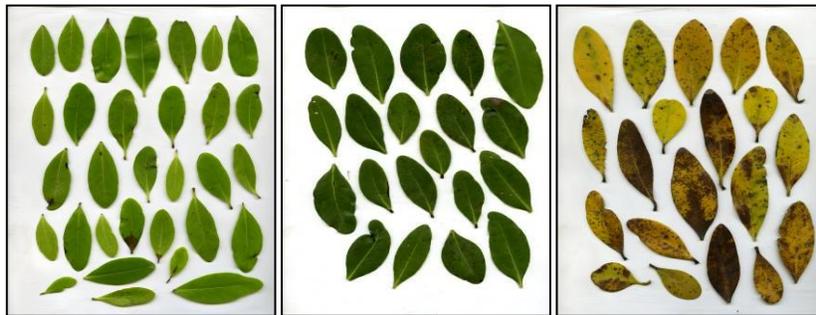


Figura 7. Grados de desarrollo foliar considerados para los análisis químicos. Izquierda hojas jóvenes; centro, hojas maduras; derecha, hojas senescentes.

Las muestras de suelo y hojas fueron trasladadas al laboratorio de Edafología Ambiental en el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México donde fueron preparadas para su posterior análisis.

5.6. Área, peso fresco y peso seco de las hojas

Las hojas se pesaron en una balanza analítica OHAUS TS120S Precision standard para obtener el peso fresco. El área foliar se midió con un escáner EPSON Perfection V 700 Photo y el programa Image-pro plus 5.1. Después, las hojas se secaron a 60°C en una estufa Venticell hasta alcanzar peso constante y se pesaron nuevamente para obtener el peso seco.

5.7. Secado de suelo

Las muestras de suelo se colocaron en charolas de plástico, separando la fracción orgánica de la fracción arcillosa, y se pusieron a secar durante 96 h en una cámara de

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

temperatura constante (25-27 °C). Las muestras secas fueron molidas y pasadas por un tamiz de 2 mm.

5.8. Preparación de hojas y de suelo del horizonte orgánico

Las muestras de hojas secas fueron llevadas a un molino Fritsch Pulverisette 14, para ser convertidas en polvo fino usando una criba de 0.2 mm para su posterior digestión química.

Para realizar las digestiones químicas de material foliar y de suelo del horizonte orgánico, se utilizaron 0.5 g. Las muestras se agregaron a cada uno de los tubos del horno digestor con ayuda de un embudo y una pistola anti-estática ZEROSTAT 3 MILTY PRO; y se les agregó 10 ml de ácido nítrico, dejándolas en pre-digestión durante 12 h.

La digestión del material se realizó durante un ciclo de 25 min en un microondas Anton Paar SYNTHOS 3000. La solución digerida se filtró en papel Whatman No. 40 y el filtrado se aforó a 25 ml con agua des-ionizada. Durante cada tanda de digestión se metieron dos blancos y dos patrones certificados GBW07604 Y NIST 1547^a. El extracto madre se colocó en tubos de plástico de 50 ml con tapa. Las determinaciones de Na, K, Ca, Mg y P se realizaron a partir del extracto madre.

5.9. Contenido de Na, K, Ca y Mg en hojas y horizonte orgánico

Para determinar el contenido de Ca y Mg se elaboraron curvas de calibración con una solución estándar de Ca de 100 ppm y una de K de 10 ppm, aforando a 50 ml. Se hicieron diluciones de los extractos digeridos y se les agregó cloruro de lantano hasta llegar a una concentración final de 0.5%. La determinación se hizo en un espectrofotómetro de absorción atómica PERKIN ELMER 3110. Por otra parte, para determinar el contenido de Na y K se elaboraron curvas de calibración con soluciones estándar de Na y K de 100 ppm, aforando a 50 ml. Se hicieron diluciones de los extractos digeridos y se les agregó cloruro de cesio hasta llegar a una concentración final de 0.1%. La determinación se hizo en un flamómetro CORNING 400.

5.10. Contenido de Na, K, Ca y Mg intercambiables en el horizonte arcilloso

Para obtener la solución madre para determinar el contenido de Na, K, Ca y Mg se realizaron extracciones en acetato de amonio 1N a pH 7 de la siguiente manera. En tubos de plástico de 50 ml se colocaron 4 g de muestra de suelo, pero como la conductividad fue mayor a 0.5 mS, se agregó 33 ml de alcohol etílico al 80% y las muestras se agitaron durante 10 min y se centrifugaron a 2500 rpm por 5 min, desechando el sobrenadante para eliminar las sales solubles. Este procedimiento se repitió dos veces más.

A las muestras lavadas se les agregó 33 ml de acetato de amonio 1N a pH 7 y se agitaron durante 10 min, se centrifugaron a 2500 rpm durante 5 min, se filtraron con papel del Whatman No. 40 y el sobrenadante se guardó en envases de plástico. Esto se repitió dos veces más y en la última lavada se agregaron 34 ml en vez de 33 ml para completar los 100 ml. Parte del extracto fue llevado a determinar el contenido de Na y K en un flamómetro CORNING 400 y otra parte a determinación de Ca y Mg con un espectrofotómetro de absorción atómica PERKIN ELMER 3110.

5.11. Contenido de P en hojas y horizonte orgánico

La determinación de P se hizo mediante el método colorimétrico amarillo del complejo vanadomolibdofosfórico (Chapman y Pratt, 1979). Las ventajas de este método son su simplicidad, la estabilidad del color, la independencia de transferencias y la adaptabilidad a sistemas nítricos, sulfúricos, clorhídricos o perclóricos. Se elaboró la curva de calibración con estándar de P de 50 ppm. Se tomó una alícuota de 2 ml de extracto de las hojas proveniente de la digestión y se le adicionó 7.5 ml del reactivo vanadomolibdico, se aforó a 50 ml y se dejó reposar durante 20 min para concentrar el color de la muestras, después se realizaron las lecturas en el espectrofotómetro GENESYS 20 Thermo Spectronic a 470 nm.

5.12. Contenido de P en el horizonte arcilloso

Para la determinación de P disponible se utilizó el método de Bray-Kurtz (1945). Se agregaron 2 g de suelo en un tubo de 30 ml, más 4 ml de solución extractora (NH₄F

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

0.03 M y HCl 0.025 M), se tapó y agitó durante 1 min y finalmente, se filtró en papel Whatman No 40.

Para la elaboración de las muestras estándar se usaron matraces aforados de 50 ml con 0, 5, 10, 15, 20 y 25 ml de la solución estándar de 12 mg P/L respectivamente, los cuales después se aforaron con la solución extractora.

Se tomó con una micropipeta 1 ml de cada una de las soluciones de la curva, del filtrado de las muestras, de la muestra patrón y de los blancos y se le agregó a cada tubo 2 ml de ácido bórico al 1% y 3 ml de la mezcla reactiva (H₂SO₄ 2.5 M, molibdato de amonio 4%, ácido ascórbico 1.75% y solución de tartrato de K y antimonio 0.275 %). Se homogenizó y dejó reposar por lo menos 1 h para que el color azul se desarrolle al máximo, luego se midió la absorbancia en un espectrofotómetro GENESYS 20 Thermo Spectronic a 720 nm.

5.13. Análisis estadísticos

Se llevaron a cabo análisis de varianza (ANDEVAS) de tres vías para probar si hubo efecto significativo del tipo de zona (deteriorada vs conservada), del horizonte edáfico (superficial, orgánico y arcilloso), de la edad foliar (joven, madura y senescente) y de la fecha de muestreo (septiembre-lluvias, diciembre-nortes y mayo-secas) sobre cada una de las propiedades fisicoquímicas del agua y suelo asociado, así como del contenido de nutrientes del suelo (horizonte orgánico y arcilloso). En las hojas se analizaron parámetros foliares (peso seco, área y masa por superficie foliar) de cada edad foliar y el contenido de nutrientes. En caso de haber un efecto de alguna de las variables de prueba, se realizaron comparaciones con una prueba de Tukey.

Para estimar la eficiencia de traslocación de nutrientes (%RE) de las hojas, se usó la siguiente fórmula (Aerts, 1996; Wen-Qing *et al.* 2003; Hagen-Thorn *et al.* 2006).

$$\%RE = \frac{\text{contenido (en mg/hoja) en la etapa } i - \text{contenido (en mg/hoja) en la etapa } i + 1}{\text{contenido (en mg/hoja) en la etapa } i} \times 100$$

Donde *i* es la etapa de desarrollo de una hoja (joven, madura o senescente), *i*+1 es la etapa de desarrollo siguiente. El contenido (mg/hoja) se obtuvo multiplicando la

concentración del elemento (en mg/g) de las hojas por la masa promedio (en g/hoja) de las hojas. Los valores %RE positivos (+) indicarían que existe traslocación del nutriente, los valores negativos (-) indicarían que el nutriente se acumuló en la hoja. En este estudio para fines más prácticos se cambiará el símbolo (-) para hacer referencia a “traslocación en la hoja” y el símbolo (+) para hacer referencia a “acumulación en la hoja”, ver Cuadro 3.

El %RE de Na, K, Ca, Mg y P se obtuvo de los cinco árboles de cada zona, durante las tres temporadas de muestreo. Sin embargo, la variación entre árboles en una misma temporada fue muy grande, en algunos casos mayor de 100% y en algunos casos también cambió el sentido de la traslocación (Anexo 7 y 8). Por este motivo se usó la mediana como estimador de tendencia central. Lin y Wang (2001) en *Kandelia candel*, *Bruguiera gymnorhiza* y *Rhizophora stylosa* registraron coeficientes de variación altos, en ocasiones más del 100% y tanto el grado como la dirección de la traslocación podían cambiar mensualmente.

Para explorar la relación entre los nutrientes de las hojas de *A. germinans* y del suelo asociado, se utilizaron análisis de componentes principales (ACP), la cual es una técnica estadística de síntesis de la información, en donde cada componente principal es una combinación lineal de las variables (Na, K, Ca, Mg y P) que explica un porcentaje decreciente de la variabilidad de los datos. El primer componente explica un porcentaje mayor que el eje siguiente, y así sucesivamente. Este análisis tiene sentido cuando existen altas correlaciones entre las variables y por lo tanto es posible analizar la variabilidad en un conjunto de variables con pocos factores (los componentes principales) en lugar de explicar la cada variable por separado.

Para analizar la relación de nutrientes del suelo y hojas en un contexto fenológico, se elaboró un diagrama con los contenidos en g/kg del horizonte orgánico y las etapas foliares durante cada época de muestreo.

Para hacer los ANDEVAS y el ACP fue utilizado el programa JMP 10 y para la elaboración de gráficos se utilizó el programa SigmaPlot ver. 10.0.

VI. RESULTADOS

6.1. Propiedades fisicoquímicas del agua

6.1.1. *Salinidad en los suelos.* Hubo un efecto significativo de la zona, estrato, fecha de muestreo, de la interacción estrato*zona, estrato*fecha pero no de zona*fecha ni estrato*zona*fecha sobre la salinidad (cuadro 1). Las comparaciones indicaron que la salinidad fue 9% mayor en la zona deteriorada que en la conservada y fue 195% más alta en el horizonte arcilloso que en el superficial pero esto depende de la fecha. La salinidad también fue 203% en mayo y 164% mayor en diciembre respecto a septiembre. En general, la salinidad aumentó del horizonte de inundación hacia el horizonte más profundo (el arcilloso) y fue mayor en mayo y menor en septiembre (Fig. 8).

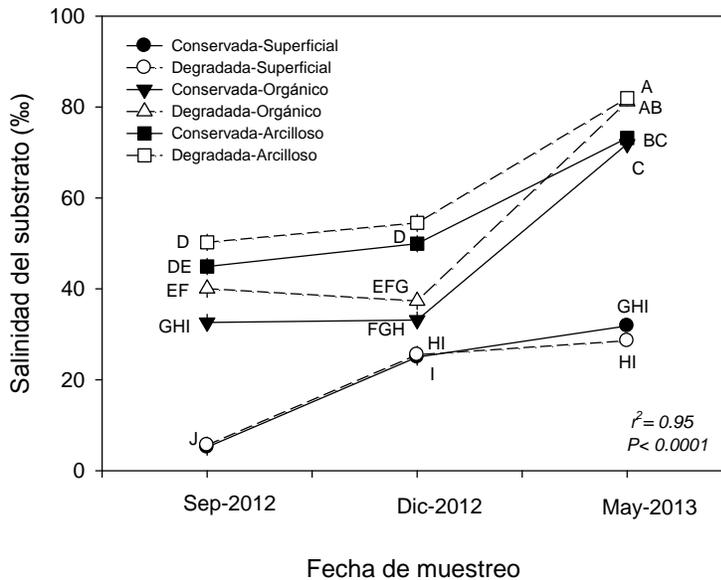


Figura 8. Salinidad ($\text{‰} \pm \text{e.e.}$) de diferentes horizontes del suelo en dos zonas de manglar (una conservada y otra deteriorada) durante las tres estaciones del año en la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Las letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N=174$).

6.1.2. *Potencial redox.* Hubo un efecto significativo de la zona, estrato, fecha de muestreo, de la interacción zona*fecha, estrato*fecha pero no de estrato*zona ni estrato*zona*fecha sobre el potencial redox (cuadro 1). Las comparaciones indicaron que el potencial redox de la zona deteriorada fue 114% más negativo que en la zona conservada, pero depende de la fecha, que el potencial redox del horizonte arcilloso y

orgánico fueron más negativos que el horizonte superficial (202 y 200% respectivamente) pero esto también depende de la fecha y que diciembre y septiembre fueron los meses más negativos respecto a mayo (182 y 109% respectivamente). En general, el potencial redox fue menos negativo en la capa superficial (el agua de inundación) que en los horizontes más profundos (orgánico y arcilloso) y los valores más negativos fueron en la época de nortes. Los valores fueron generalmente más negativos en los substratos de los sitios deteriorados (Fig. 9).

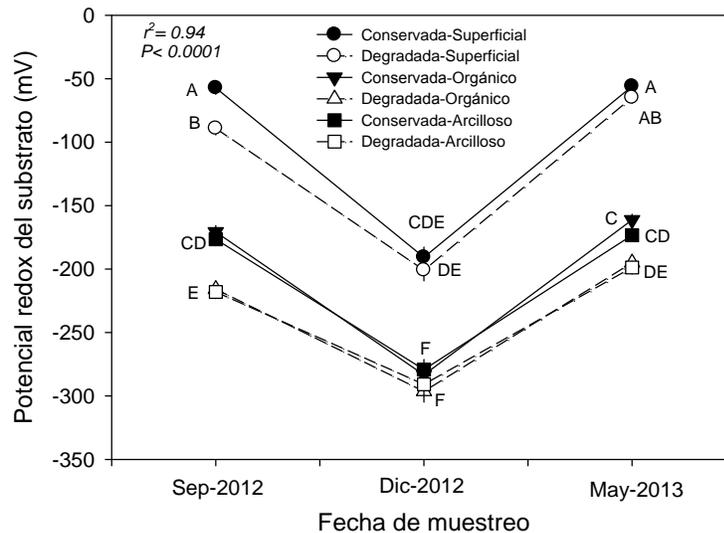


Figura 9. Potencial redox ($\% \pm e.e.$) de diferentes horizontes del suelo en dos zonas de manglar (una conservada y otra deteriorada) durante las tres estaciones del año en la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Las letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 174$).

6.1.3. *pH*. Hubo un efecto significativo de la zona, el estrato y la fecha de muestreo, así como de las interacciones estrato x zona, zona x fecha, estrato x fecha y estrato x zona x fecha sobre el pH (cuadro 1). Las comparaciones indicaron que el pH de la zona deteriorada fue 102% mayor al de la zona conservada, que el pH del horizonte superficial fue 118% mayor que el orgánico y arcilloso y que el pH del mes diciembre y mayo fue 102% y 101% mayor respecto a septiembre; es decir, fue mayor en el mes de nortes y disminuyó a medida que se acerca el mes de lluvias. En general, el pH fue mayor en la capa superficial (el agua de inundación) que en los horizontes más profundos (orgánico y arcilloso), pero esto depende de la fecha y de la zona (Fig. 10).

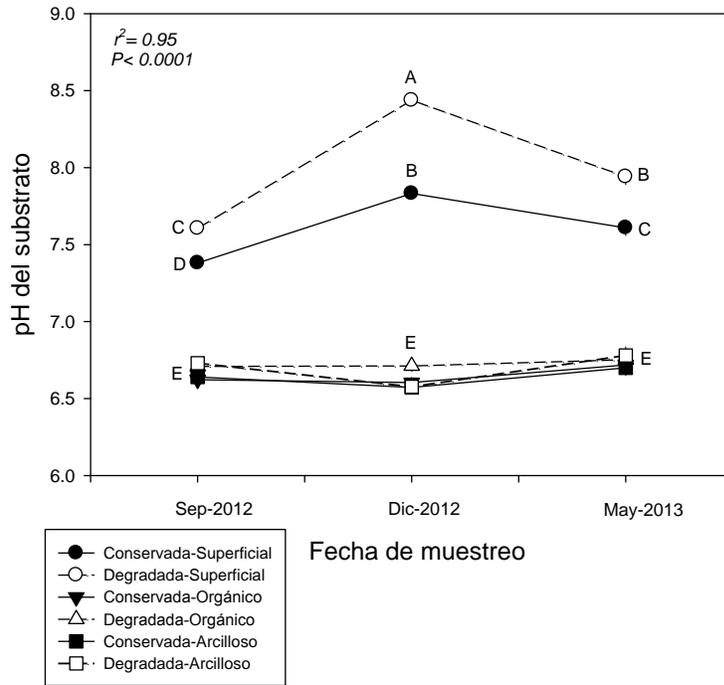


Figura 10. pH ($\% \pm e.e.$) de diferentes horizontes del suelo en dos zonas de manglar (una conservada y otra deteriorada) durante las tres estaciones del año en la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Las letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 174$).

6.1.4. Temperatura. Hubo un efecto significativo de la zona, el estrato y la fecha de muestreo así como de las interacciones estrato x zona, zona x fecha, estrato x fecha pero no de estrato x zona x fecha sobre la temperatura (cuadro 1). Las comparaciones indicaron que la temperatura de la zona deteriorada fue 102% mayor a la de la zona conservada, que la temperatura del horizonte superficial fue 108% mayor que el horizonte arcilloso y orgánico y que la temperatura de mayo fue 115% mayor y de septiembre fue 112% mayor respecto a diciembre; es decir, fue mayor en la fecha más calurosa y disminuyó a medida que llegó la temporada de nortes. En general, la temperatura fue mayor en la capa superficial (el agua de inundación) que en los horizontes más profundos (el orgánico y arcilloso) pero esto depende de la fecha y de la zona (Fig. 11).

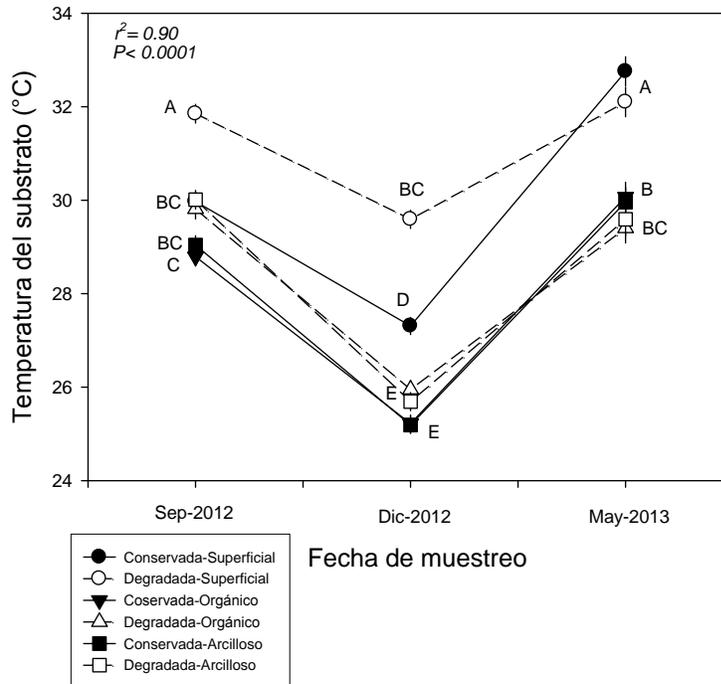


Figura 11. Temperatura ($\% \pm e.e.$) de diferentes horizontes del suelo en dos zonas de manglar (una conservada y otra deteriorada) durante las tres estaciones del año en la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Las letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 174$).

Cuadro 1. Efectos significativos de las variables en cada Zona (Z), Estrato (E) y Fecha (F) de los suelos ocupados por *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. ($N = 174$). Los valores de significancia están representados en el Anexo 1.

Variable	Z	E	F	E x Z	Z x F	E x F	E x Z x F	Contrastes
Salinidad	***	***	***	***	N.S.	***	N.S.	Fig. 8
Potencial redox	***	***	***	N.S.	**	**	N.S.	Fig. 9
pH	***	***	***	***	**	***	**	Fig. 10
Temperatura	***	***	***	**	***	***	N.S.	Fig. 11

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$, N.S.: $P > 0.05$, no significativo

6.2. Contenido de nutrientes totales en el sustrato orgánico y nutrientes disponibles en el arcilloso

6.2.1. El horizonte orgánico. En el Cuadro 2 se analiza el contenido de nutrientes en el horizonte orgánico del suelo del manglar.

Hubo un efecto significativo de la zona, la fecha de muestreo pero no de la interacción zona x fecha sobre el contenido de Na, K, Mg y la relación Na/K (Cuadro 4). Las comparaciones indicaron que la concentración de Na de la zona deteriorada fue 133% mayor que en la zona conservada y esta fue 198% más alta en mayo y 154% en diciembre respecto a septiembre. La concentración de K de la zona deteriorada fue 109% mayor que la conservada y esta fue 165% más alta en mayo y 127% en diciembre respecto a septiembre. La concentración de Mg de la zona deteriorada fue 114% mayor que la zona conservada y esta fue 134% más alta en mayo y 132% en diciembre respecto a septiembre. La relación Na/K en la zona deteriorada fue 125% mayor que en la zona conservada y fue 123% más alta en diciembre y mayo respecto a septiembre.

Hubo un efecto significativo de la zona, pero no de la fecha de muestreo ni de la interacción zona x fecha sobre el contenido de Ca (Cuadro 4). Las comparaciones indicaron que la concentración de Ca de la zona deteriorada fue 109% mayor que la zona conservada.

Hubo un efecto significativo de la fecha de muestreo, pero no de la zona ni de la interacción zona x fecha sobre el contenido de P y la relación Ca/Mg (Cuadro 4). Las comparaciones indicaron que la concentración de P fue 252% más alta en diciembre respecto a septiembre y mayo. La relación Ca/Mg fue 150% más alta en septiembre respecto a diciembre y mayo.

Cuadro 2. Concentración de nutrientes totales (g kg^{-1} ; e.e. entre paréntesis) en el horizonte orgánico de los suelos ocupados por *A. germinans* en la zona conservada y deteriorada en la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Las letras iguales debajo del error estándar indican que no hay diferencias significativas entre valores de la misma columna (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 30$)

Fecha	Zona	Na	K	Na/K	Ca	Mg	Ca/Mg	P
2012	Conservada	22.12 (2.13) D	3.50 (0.16) D	6.40 (0.73) B	5.13 (0.35) AB	8.16 (0.33) C	0.63 (0.05) A	0.28 (0.02) C
	Deteriorada	35.46 (1.08) C	3.60 (0.24) CD	9.99 (0.54) A	5.35 (0.19) AB	9.28 (0.57) BC	0.58 (0.03) AB	0.30 (0.03) BC
2012	Conservada	37.80 (1.91) C	4.32 (0.11) CD	8.82 (0.60) AB	5.44 (0.09) AB	11.22 (0.97) AB	0.49 (0.03) ABC	0.58 (0.07) A
	Deteriorada	50.93 (1.67) B	4.58 (0.14) BC	11.2 (0.60) A	5.90 (0.15) A	11.82 (0.78) AB	0.50 (0.02) ABC	0.48 (0.04) AB
2013	Conservada	51.40 (1.50) B	5.42 (0.43) AB	9.62 (0.43) A	4.95 (0.18) B	10.61 (0.47) ABC	0.47 (0.02) BC	0.26 (0.03) C
	Deteriorada	62.68 (2.56) A	6.30 (0.10) A	9.98 (0.52) A	5.61 (0.19) AB	12.86 (0.47) A	0.43 (0.009) C	0.17 (0.0) C

6.2.2. El horizonte arcilloso. (Cuadro 3).

Hubo un efecto significativo de la fecha de muestreo, pero no de la zona ni de la interacción zona x fecha sobre el contenido de Na, K, Ca, Mg (Cuadro 4). Las comparaciones indicaron que la concentración de Na fue 168% mayor en septiembre y 140% en diciembre respecto a mayo. La concentración de K fue 158% mayor en mayo y diciembre respecto a septiembre. La concentración de Ca en septiembre y diciembre fue 162% mayor respecto a mayo. La concentración de Mg en septiembre y diciembre fue 170% mayor respecto a mayo.

Hubo un efecto significativo de la zona y de la fecha de muestreo pero no de la interacción zona x fecha sobre el contenido de P (Cuadro 4). Las comparaciones indicaron que la concentración de P fue 141% mayor en la zona deteriorada respecto a la zona conservada y fue 250% más alta en diciembre y septiembre respecto a mayo.

Hubo un efecto significativo de la fecha de muestreo, pero no de la zona ni de la interacción zona x fecha sobre la relación Na/K (Cuadro 4). Las comparaciones

indicaron que la relación Na/K fue 275% mayor en septiembre y 162% en diciembre respecto a mayo pero esto depende de la zona.

No hubo efecto significativo de la zona, fecha de muestreo ni de la interacción zona x fecha sobre la relación Ca/Mg (Cuadro 4).

Cuadro 3. Concentración de iones disponibles, proporción de iones y concentración de fósforo (g kg⁻¹; e.e. entre paréntesis) en el horizonte arcilloso de los suelos ocupados por *A. germinans* en la zona conservada y deteriorada en la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Las letras iguales debajo del error estándar indican que no hay diferencias significativas entre los valores de la misma columna prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 30$).

Fecha	Zona	Na	K	Na/K	Ca	Mg	Ca/Mg	P
Septiembre 2012	Conservada	7.25 (0.34) A	1.82 (0.06) BC	3.97 (0.14) B	2.74 (0.31) A	2.91 (0.25) A	0.93 (0.03) A	0.0011 (0.0001) AB
	Deteriorada	7.73 (0.29) A	1.59 (0.05) C	4.89 (0.29) A	2.59 (0.10) A	2.92 (0.05) A	0.89 (0.04) A	0.0019 (0.0002) A
Diciembre 2012	Conservada	6.01 (0.62) ABC	2.24 (0.17) ABC	2.66 (0.08) C	2.66 (0.27) A	2.73 (0.37) A	1.0 (0.07) A	0.0015 (0.0001) A
	Deteriorada	6.55 (0.57) AB	2.40 (0.17) AB	2.72 (0.13) C	2.46 (0.34) A	2.62 (0.30) A	0.93 (0.04) A	0.0017 (0.0003) A
Mayo 2013	Conservada	4.83 (0.48) BC	2.81 (0.20) A	1.72 (0.20) D	2.06 (0.18) AB	1.98 (0.21) AB	1.05 (0.05) A	0.00030 (0.00009) C
	Deteriorada	4.04 (0.36) C	2.59 (0.17) A	1.58 (0.12) D	1.33 (0.08) B	1.46 (0.14) B	0.94 (0.12) A	0.00068 (0.00007) BC

Cuadro 4. Efectos significativos de los nutrientes en cada Zona (Z) y Fecha (F) de los suelos orgánicos (Org) y arcillosos (Arc) ocupados por *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. (N=30). Los valores de significancia están representados en el Anexo 2.

Variable	Z	F	Z x F	Contrastes
Na Org	***	***	N.S.	Cuadro 2
K Org	*	***	N.S.	Cuadro 2
Ca Org	*	N.S.	N.S.	Cuadro 2
Mg Org	*	***	N.S.	Cuadro 2
P Org	N.S.	***	N.S.	Cuadro 2
Na/K Org	**	**	*	Cuadro 2
Ca/Mg Org	N.S.	**	N.S.	Cuadro 2
Na Ar	N.S.	***	N.S.	Cuadro 3
K Ar	N.S.	***	N.S.	Cuadro 3
Ca Ar	N.S.	**	N.S.	Cuadro 3
Mg Ar	N.S.	***	N.S.	Cuadro 3
P Ar	*	***	N.S.	Cuadro 3
Na/K Ar	N.S.	***	*	Cuadro 3
Ca/Mg Ar	N.S.	N.S.	N.S.	Cuadro 3

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$, N.S.: $P > 0.05$, no significativo

6.3 Rasgos foliares

6.3.1. *Peso seco*. Hubo un efecto significativo de la zona, la edad foliar, la fecha de muestreo, así como de las interacciones zona x fecha, edad x fecha pero no de edad x zona ni edad x zona x fecha sobre el peso seco de las hojas (Cuadro 5). Las comparaciones indicaron que el peso seco fue 107% mayor en las hojas de la zona conservada pero esto depende de la fecha, 171% en las senescentes, 163% en las maduras respecto a las jóvenes pero esto también depende de la fecha, que el peso seco de las hojas fue 120% mayor en mayo respecto a diciembre y septiembre. En general, el peso seco fue mayor en la zona conservada, aumentó con el desarrollo de la hoja y fue mayor en la época de secas (Fig. 12).

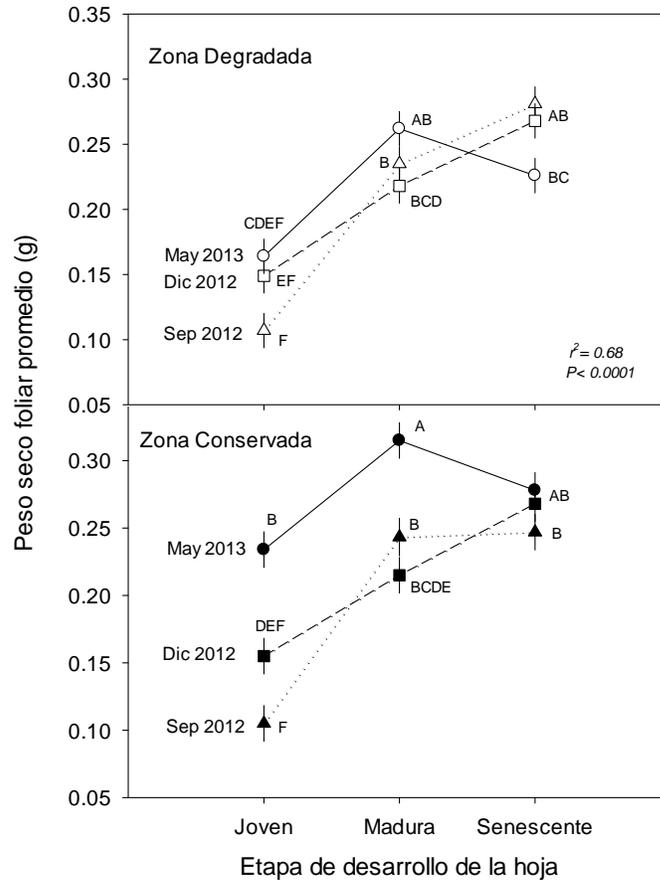


Figura 12. Peso seco (g \pm e.e.) de hojas de diferente edad de *Avicennia germinans* en una zona conservada y otra perturbada. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de diferencia significativa honesta de Tukey; $P < 0.05$, $N = 179$),

6.3.2. *Área foliar*. Hubo un efecto significativo de la zona, la edad foliar, la fecha de muestreo, así como de las interacciones zona x fecha y edad x fecha pero no de la edad x zona ni edad x zona x fecha sobre el área de las hojas (Cuadro 5). Las comparaciones indicaron que el área de las hojas de la zona conservada fue 108% mayor que la deteriorada pero esto depende de la fecha, que el área de las hojas senescentes y maduras fue 131% más grande respecto a las hojas jóvenes, pero esto también depende de la fecha y que el área de las hojas en mayo fue 112% más grande y en diciembre 105% respecto a septiembre. En general, el área de la hoja aumentó con el desarrollo hasta llegar a la etapa madura y senescente y también aumentó a medida que se acercó la temporada de secas (Fig. 13).

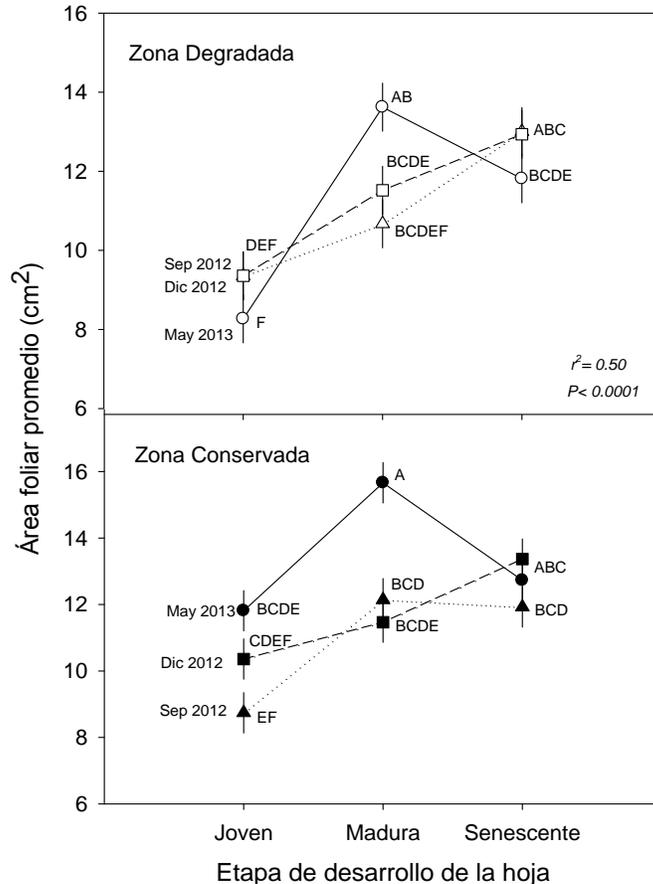


Figura 13. Área foliar (\pm e.e.) de hojas de diferente edad de *Avicennia germinans* en una zona conservada y otra perturbada. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de diferencia significativa honesta de Tukey; $P < 0.05$, $N = 179$),

6.3.3. *Masa por superficie foliar*. Hubo un efecto significativo de la edad foliar, de la fecha de muestreo, así como de las interacciones zona x fecha, edad x fecha y edad x zona x fecha pero no de la zona ni de la interacción edad x zona sobre la masa por superficie foliar de las hojas (Cuadro 5). Las comparaciones indicaron que la masa por superficie foliar fue 131% mayor en las hojas senescentes y 126% en las hojas maduras respecto a las hojas jóvenes pero esto depende de la fecha, que la masa por superficie foliar en mayo fue 112% mayor respecto a diciembre y septiembre pero esto depende de la zona. En general, la LMA de las hojas aumentó con el desarrollo foliar y fue mayor en la época de secas (Fig. 14).

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

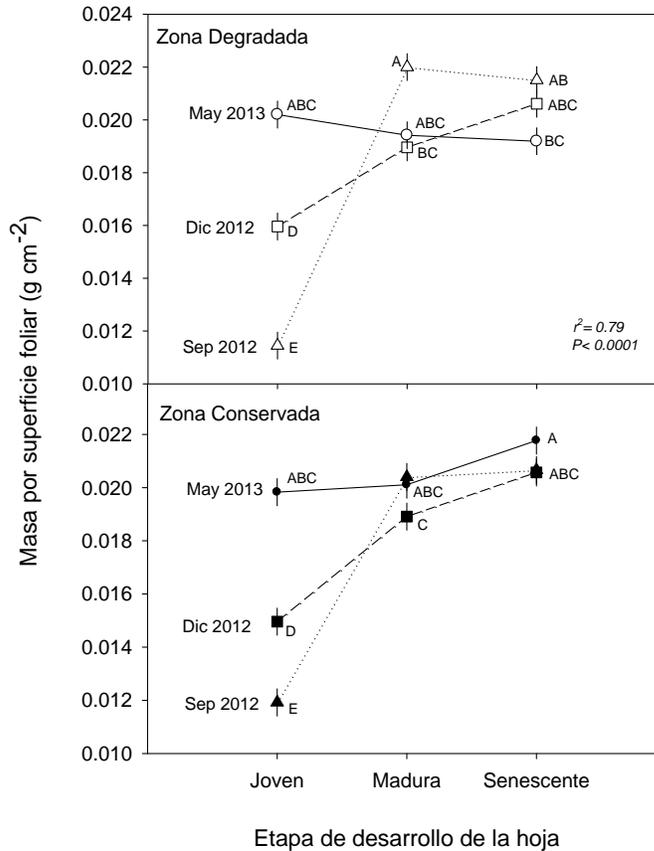


Figura 14. Masa por superficie foliar (\pm e.e.) de hojas de diferente edad de *Avicennia germinans* en una zona conservada y otra perturbada. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de diferencia significativa honesta de Tukey; $P < 0.05$, $N = 179$).

Los valores de los parámetros foliares están representados en la Anexo 3.

Cuadro 5. Efectos significativos de las variables en cada Zona (Z), Edad (Ed), Fecha (F) de las hojas de *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. ($N = 179$). Los valores de significancia están representados en el Anexo 4.

Variable	Z	E	F	E x Z	Z x F	E x F	E x Z x F	Contrastes
Peso seco	**	***	***	N.S.	***	***	N.S.	Fig. 12
Área	**	***	***	N.S.	**	***	N.S.	Fig. 13
LMA	N.S.	***	***	N.S.	**	***	*	Fig. 14

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$, N.S.: $P > 0.05$, no significativo

6.4. Contenido de Na, K, Ca, Mg y P en hojas de diferente edad

Hubo un efecto significativo de la edad foliar, de la fecha de muestreo, así como de las interacciones zona x fecha, edad x fecha, edad x zona x fecha, pero no de la zona ni de la edad x zona sobre el contenido de Na en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que el contenido de Na en la hoja joven fue 158% y en la hoja madura fue 112% más grande respecto a la hoja senescente y que el contenido de Na fue 136% mayor en mayo y 120% en diciembre respecto a septiembre. En lluvias la hoja joven incorporó Na, pero la etapa madura y senescente están secretando las sales por medio de las glándulas y disminuyen de esta manera su contenido, en nortes la hoja joven, madura y senescente continuaron incorporando Na, pero existe un efecto de dilución, aunado a la excreción por las glándulas en estas dos últimas etapas. En secas existió una transición entre etapas por lo cual las nuevas hojas jóvenes (recién formadas) y maduras poseen un alto contenido de Na (Fig. 15a).

Hubo un efecto significativo de la zona, de la edad foliar, de la fecha de muestreo, así como de la interacción zona x fecha pero no de la interacción edad x zona, edad x fecha ni edad x zona x fecha sobre el contenido de K en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que el contenido de K la zona deteriorada fue 137% mayor que la zona conservada, que el contenido de K de la etapa madura fue 116% y la etapa senescente fue un 105% mayor respecto a la etapa joven y que el contenido de diciembre y septiembre fue 246% más grande respecto al mes de mayo. En las hojas jóvenes el contenido de K fue menor, en nortes aumentó ligeramente y en secas cuando pasó a la etapa madura disminuyó, luego en lluvias la hoja madura volvió a aumentar su contenido de K, en nortes continuó aumentando y en secas disminuyó justo cuando la hoja entró a la etapa senescente. De manera general el K aumentó en la hoja joven alcanzando su máximo en la etapa madura y disminuyó en la etapa senescente (Fig. 15b).

Hubo un efecto significativo de la zona, de la etapa de desarrollo foliar, así como de las interacciones zona x fecha y edad x fecha pero no de la fecha ni de la interacción edad x fecha, edad x zona x fecha sobre el contenido de Ca en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que el contenido de Ca en la zona conservada fue un 133% mayor que la zona deteriorada, que el contenido de Ca fue 115% mayor en las

hojas senescentes y 110% en las maduras respecto a las hojas jóvenes. La hoja joven de lluvias (recién formada) posee una baja concentración de Ca, luego en nortes aumentó y en secas cuando la hoja pasó a la etapa madura aumentó más, luego en la temporada de lluvias siguiente volvió a aumentar, en nortes disminuyó y en secas cuando la hoja pasa a la etapa senescente el contenido continuó aumentando. En general el contenido de Ca aumentó con el desarrollo de la hoja (Fig. 15e).

Hubo un efecto significativo de la zona, de la edad foliar, de la fecha de muestreo, así como de las interacciones edad x zona, edad x fecha pero no de la zona x fecha ni edad x zona x fecha sobre el contenido de Mg en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que el contenido de Mg de la zona conservada fue un 129% mayor que la zona deteriorada, que el contenido de Mg fue 169% mayor en las hojas senescentes y 144% en las maduras respecto a las hojas jóvenes y que el contenido fue 134% mayor en diciembre respecto a septiembre y mayo. La hoja joven de lluvias (recién formada) posee una baja concentración de Mg, en nortes el contenido aumentó y en secas cuando la hoja pasó a la etapa madura el contenido disminuyó, en la temporada de lluvias siguiente el contenido aumentó, en nortes aumentó más y en secas cuando la hoja pasó a la etapa senescente el contenido disminuyó pero siguió siendo alto en comparación con las otras etapas. En general el contenido de Mg en la hoja aumentó con el desarrollo de la hoja (Fig. 15f).

Hubo un efecto significativo de la edad foliar, de la fecha de muestreo, así como de las interacciones zona x fecha y edad x fecha pero no de la zona ni de la interacción edad x zona, edad x zona x fecha sobre el contenido de P en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que el contenido de P en la hoja joven fue 190% mayor y 130% en la hoja madura respecto a la hoja senescente, que el contenido de P en diciembre fue 217% mayor y en mayo 155% respecto a septiembre. La hoja joven de lluvias (recién formada) posee una alta concentración de P, en nortes la concentración aumentó y en secas cuando la hoja pasó a la etapa madura el contenido disminuyó, en lluvias siguiente el contenido continuó disminuyendo, en nortes el contenido aumentó y en secas cuando la hoja pasó a la etapa senescente el contenido disminuyó. En general el P disminuyó con el desarrollo de la hoja, alcanzando su máximo en la etapa joven (Fig. 15d).

Hubo un efecto significativo de la edad foliar, fecha de muestreo, así como de la interacción zona x fecha pero no de la zona ni de la interacción edad x zona, edad x fecha y edad x zona x fecha sobre la relación Na/K en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que la relación Na/K fue 135% mayor en la hoja joven respecto a la hoja madura y 154% respecto a la senescente y que la relación Na/K en la hoja fue 328% mayor en mayo respecto a diciembre y septiembre. En general la relación Na/K fue mayor en la época de secas, esto quiere decir que hay más Na que K en las hojas y esta relación fue mayor en la zona deteriorada. La relación Na/K en la hoja joven (recién formada) fue alta durante la temporada de lluvias, en la época de nortes aumentó ligeramente, en secas cuando la hoja joven pasó a la etapa madura la relación siguió aumentando, en lluvias disminuyó, en nortes aumentó y en secas cuando la hoja madura pasó a senescente se incrementó más. En general la relación Na/K mostró que mientras la hoja se fue desarrollando, el Na disminuyó en tanto el K aumentó (Fig. 15c).

Hubo un efecto significativo de la edad foliar, de la fecha de muestreo, pero de la zona ni de la interacción edad x zona, zona x fecha, edad x fecha ni edad x zona x fecha sobre la relación Ca/Mg en las hojas (Cuadro 6). Las comparaciones indicaron que la relación Ca/Mg fue 147% mayor en las hojas jóvenes respecto a las hojas maduras y senescentes y que la relación fue 154% mayor en septiembre y 135% en mayo respecto a diciembre. La hoja joven de lluvias (recién formada) posee una relación Ca/Mg alta, en nortes la relación bajó y en secas cuando la hoja joven pasó a la etapa madura la relación aumentó, en lluvias se mantuvo, en nortes disminuyó y en secas cuando la hoja madura cambió a la etapa senescente la relación aumentó. En general la relación Ca/Mg mostró que al inicio la hoja joven incorporó más Ca que Mg, pero con el desarrollo, la relación bajó aunque el contenido de Ca en las hojas fuera grande, esto quiere decir que las hojas incorporaron aún todavía más Mg que Ca en las últimas etapas. (Fig. 15g). Los datos sobre concentración de iones están en el Anexo 5.

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

Cuadro 6. Efectos significativos de los nutrientes en cada Zona (Z), Edad (Ed), Fecha (F) de las hojas de *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. (N=90). Los valores de significancia están representados en el Anexo 6.

Variable	Z	Ed	F	E x Z	Z x F	E x F	E x Z x F	Contrastes
Na	N.S.	***	***	N.S.	***	***	**	Fig. 15a
K	***	*	***	N.S.	***	N.S.	N.S.	Fig. 15b
Ca	***	**	N.S.	N.S.	*	**	N.S.	Fig. 15e
Mg	***	***	***	*	N.S.	**	N.S.	Fig. 15f
P	N.S.	***	***	N.S.	***	***	N.S.	Fig. 15g
Na/K	N.S.	**	***	N.S.	*	N.S.	N.S.	Fig. 15c
Ca/Mg	N.S.	***	***	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	Fig. 15d

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$, N.S.: $P > 0.05$, no significativo

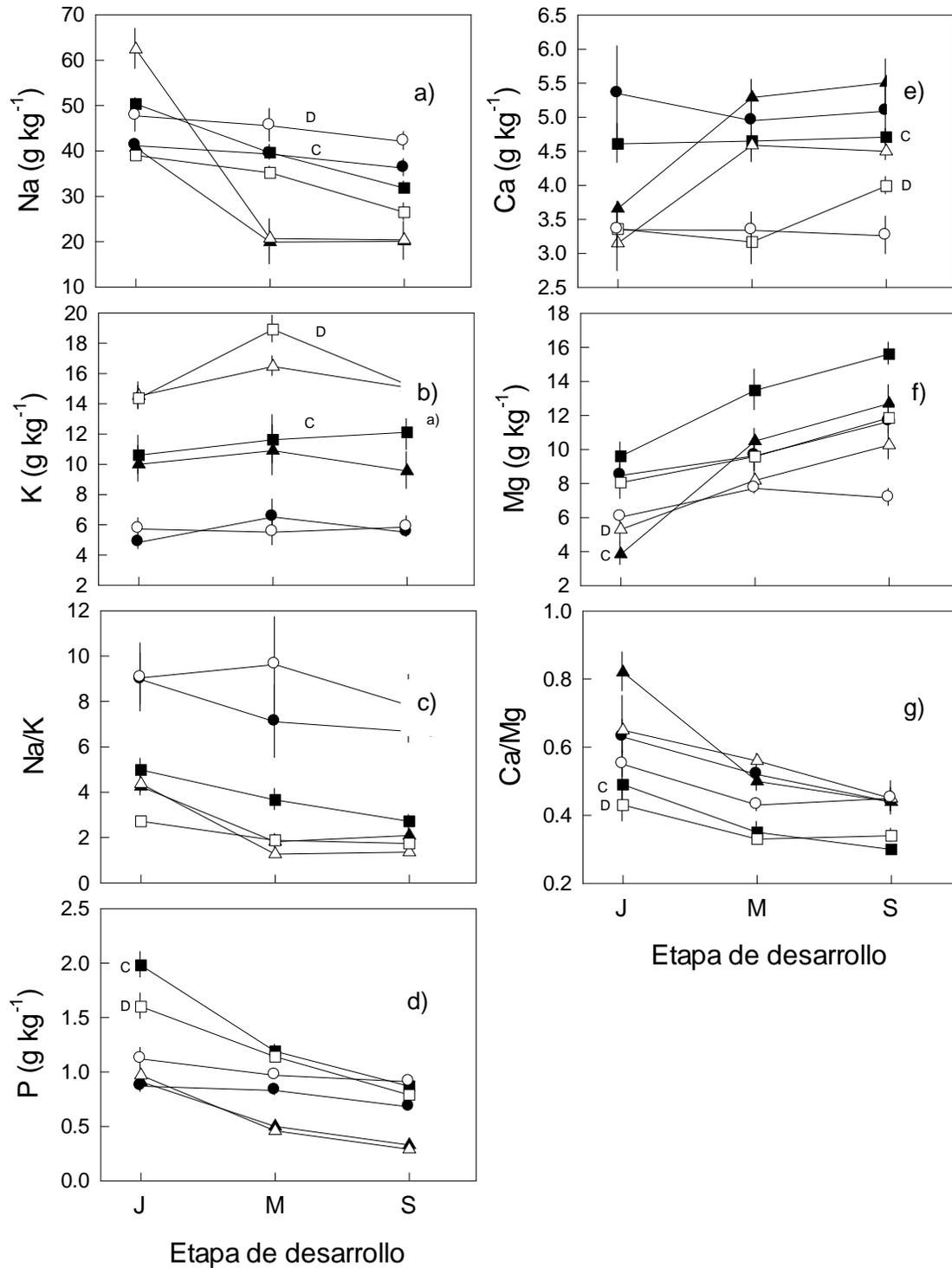


Figura 15. Contenido (en g/kg⁻¹; ± e.e.) de hojas de diferente edad: joven (J), madura (M) y senescente (S) de *Avicennia germinans* en una zona conservada (símbolos de color negro) y otra perturbada (símbolos de color blanco), durante tres fechas de muestreo: lluvias (triángulos), nortes (cuadros) y secas (círculos) (N=90).

En el Anexo 9 y 10 se presentan otros diagramas de los contenidos.

6.5. Traslocación de nutrientes

Los índices de traslocación en este estudio variaron dependiendo el nutriente, la edad foliar, la temporada de muestreo y el estado de conservación de la zona en algunos casos.

Las hojas maduras de la zona conservada se acumularon mayormente en un rango de -5.6 a +88% en Ca y de +8.3 a +251% en Mg; en tanto que el K se traslocó o se acumuló en niveles de -30 a +68% y el P de -53 a +26%, mientras que el Na -42 a +14%, esto indica que el Ca, Mg y K comenzaron a acumularse en las hojas maduras en tanto que el P y el Na fueron traslocados en mayor proporción pero también se acumularon en algunos casos (Cuadro 7).

En cuanto a las hojas senescentes de la zona conservada, el Ca y el Mg se acumularon y traslocaron en la hoja en menor proporción en un rango de -41 a +9.9% en Ca y de -34.1 a +7.7% en Mg; en tanto que el K se traslocó a niveles de -48.8 a +7.3% y el P de -23 a -61%, mientras que el Na fue de -10.8 a -46.5%. Esto indica que a diferencia del Ca, Mg y K, el P y el Na son traslocados de la hoja senescente hacia otras estructuras del árbol. De manera general, el Ca y el Mg se acumularon en un rango de +9 a +88% en Ca y de +6 a +281% en Mg; en tanto que el K se traslocó a niveles de -10 a -48% y el P de -25 a -53%, mientras que dependiendo de la época, el Na pudo o no traslocarse (Cuadro 7).

Durante la temporada de lluvias una proporción significativa de Ca y Mg se acumuló de la etapa juvenil a la madura, en tanto que ocurrió lo contrario con el Na independientemente del estado de conservación del sitio. En la transición de hojas maduras a seniles hubo alrededor de un -40% de traslocación de nutrientes, exceptuando la traslocación de P, que alcanzó valores de -60 y -69% en la zona conservada y deteriorada, respectivamente. Los valores de traslocación de hojas jóvenes a maduras siguieron tendencias similares durante la temporada de nortes, pero no así en la transición de maduras a seniles, en donde los porcentajes de traslocación fueron menos negativos en la zona conservada.

Por último, la diferencia entre zonas fue más marcada durante la época de secas, se traslocaron cantidades menores de todos los nutrientes de las hojas maduras a las hojas seniles. En la zona deteriorada existió una acumulación de todos los iones en las hojas senescentes, contrario al Na, K y P en la conservada.

Cuadro 7. Mediana de la eficiencia de traslocación de nutrientes (%) de la etapa joven a la madura (J→M) y de la etapa madura a la senescente (M→S) de las hojas de *A. germinans* en la zona conservada y deteriorada en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Signo negativo (-) indica traslocación; el signo positivo (+) indica acumulación del nutriente hacia la siguiente etapa foliar (N=5).

Zona		Septiembre (Lluvias)		Diciembre (Nortes)		Mayo (Secas)	
		J→M	M→S	J→M	M→S	J→M	M→S
Conservada	Na	-40.1	-46.5	-42.2	-21.0	+14.7	-10.8
	K	+17.0	-48.8	-30.1	+7.3	+68.5	-10.1
	Ca	+88.8	-41.8	-5.6	-3.9	+20.0	+9.9
	Mg	+251.7	-34.1	+8.3	+5.6	+36.0	+7.7
	P	-25.6	-61.5	-53.1	-34.5	+26.2	-23.5
Deteriorada	Na	-42.6	-41.9	-18.6	-38.8	-26.2	+16.3
	K	+83.6	-44.3	+12.1	-43.2	-9.2	+21.6
	Ca	+146.0	-47.4	+6.0	-1.6	-9.4	+7.0
	Mg	+164.0	-18.8	+38.4	-7.5	+10.7	+4.7
	P	-34.9	-68.7	-38.7	-46.0	-35.0	+8.0

6.6 Relación de iones en hojas y suelo

6.6.1. Iones en las hojas.

Los dos primeros componentes explicaron el 67% de la varianza, el primero explicó 44.7% y estuvo directamente correlacionado con las concentraciones de Ca y Mg e inversamente correlacionado con las concentraciones de Na y P. El segundo componente principal explicó 22.3% y está directamente correlacionado con la concentración de K e inversamente correlacionado con la concentración de Ca.

Cuadro 8. Autovalores y autovectores asociados a la concentración de nutrientes en las hojas de *Avicennia germinans* en las zonas conservada y deteriorada y en tres temporadas de medición. $P < 0.0001$, autovalores que aportan una proporción significativa para explicar la variabilidad de los datos (N=90).

Autovalores						
Número	Autovalor	%	% acum	Ji cuadrada	DF	P
1	2.2371	44.7	44.7	105.6	10.1	<.0001*
2	1.1134	22.2	67.0	46.2	8.3	<.0001*

Autovectores		
	Eje Principal 1	Eje Principal 2
Na	-0.55676	-0.22954
K	0.11069	0.87725
Ca	0.48009	-0.41967
Mg	0.48223	-0.03893
P	-0.46340	0.01003

La concentración de Ca y Mg aumentó de izquierda a derecha del eje 1 mientras que lo contrario sucedió con las concentraciones de Na y P (Fig.16). Por otra parte, a lo largo del eje 2 la concentración de K aumentó de abajo arriba y lo contrario sucedió con la concentración de Ca. Como los dos ejes están correlacionados con más de un nutriente, pueden ser utilizados para comparar, por medio de un ANOVA de dos vías (considerando el efecto del sitio y de la temporada de muestreo) con los puntajes del primer y segundo eje por separado.

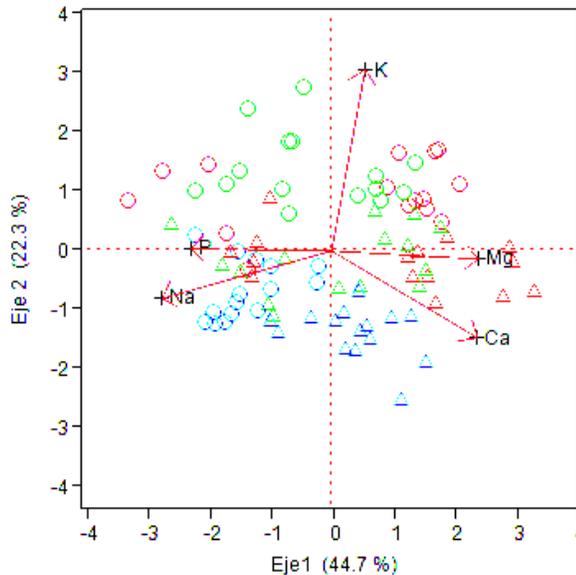


Figura 16. Bigráfico en donde se combinan los puntajes de los datos (símbolos) y las variables (flechas). Los colores indican la temporada del año (nortes, verde; secas, azul; lluvias, rojo) y la forma de los símbolos indica el sitio de colecta (círculos, zona conservada; triángulos, zona deteriorada). Los dos primeros ejes de este análisis de componentes principales explican el 67% de la variabilidad total de los datos.

Hubo un efecto significativo de la zona ($F_{1,72}=54$; $p<0.0001$), de la edad foliar ($F_{2,72}=119.8$, $p<0.0001$), pero no de la interacción ($F_{2,72}=0.193$; $p>0.824$) sobre los valores del componente principal 1 (CP1). Estos fueron significativamente mayores en el sitio conservado que en el deteriorado; asimismo, sus valores fueron aumentando entre la hoja joven y la senescente.

Por otro lado, hubo un efecto significativo de la zona ($F_{1,72}=115.34$, $p<0.0001$) y de la edad foliar ($F_{2,72}=3.70$, $p<0.029$), pero no de la interacción ($F_{2,72}=0.64$; $p>0.525$) sobre los valores del componente principal 2 (CP2). Estos fueron significativamente mayores en el sitio deteriorado que en el conservado; asimismo, no hubo cambios muy marcados entre las etapas de desarrollo foliar.

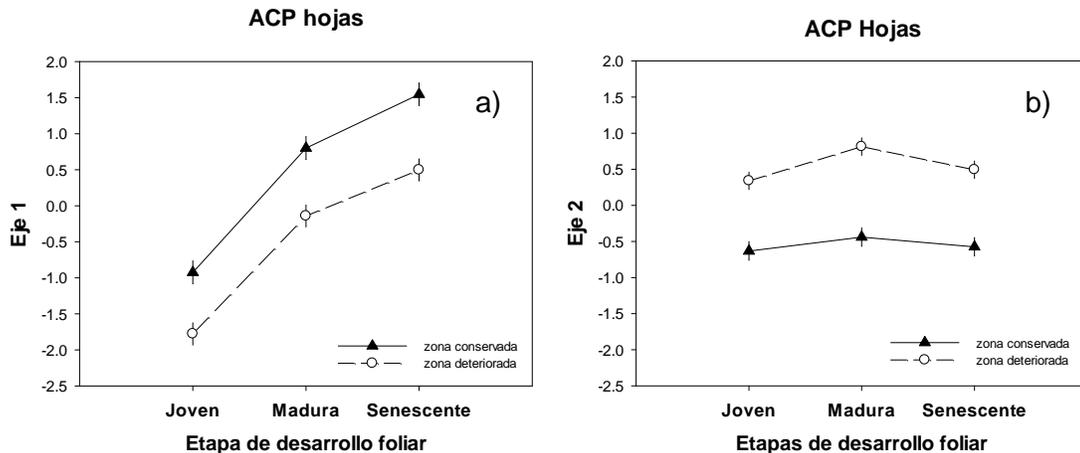


Figura 17. Comparación de los valores del componente principal 1 (a) y del 2 (b) en hojas de distinta edad de *A. germinans* en una zona conservada y una deteriorada en el manglar de Tampamachoco, Veracruz (N=90).

6.6.2. Iones del suelo.

Los dos primeros componentes explicaron el 80.8% de la varianza, el primero explicó 52.7% y estuvo directamente correlacionado con las concentraciones de Na, K y Mg. El segundo componente principal explicó 28.1% y estuvo directamente correlacionado con la concentración de Ca y P.

Cuadro 9. Autovalores y autovectores asociados a la concentración de nutrientes en el suelo de manglar de *Avicennia germinans* en las zonas conservada y deteriorada y en tres temporadas de medición. $P<0.0001$, autovalores que aportan una proporción significativa para explicar la variabilidad de los datos (N=30).

Autovalores						
Número	Autovalor	%	% acum	Ji cuadrada	DF	P
1	2.6342	52.6	52.6	69.1	8.9	<.0001*
2	1.4048	28.0	80.7	37.1	8.1	<.0001*

Autovectores		
	Eje Principal 1	Eje Principal 2
Na	0.57964	-0.05691
K	0.53878	-0.25617
Ca	0.26272	0.62038
Mg	0.53180	0.21209
P	-0.14798	0.70801

La concentración de Na, K, y Mg aumentó de izquierda a derecha del eje 1 (Fig. 18). Por otra parte, a lo largo del eje 2 la concentración de Ca y P aumentó de abajo a arriba. Se procedió a realizar un ANOVA de dos vías con los puntajes de primer y segundo eje por separado considerando como factores el efecto del sitio y de la temporada de muestreo.

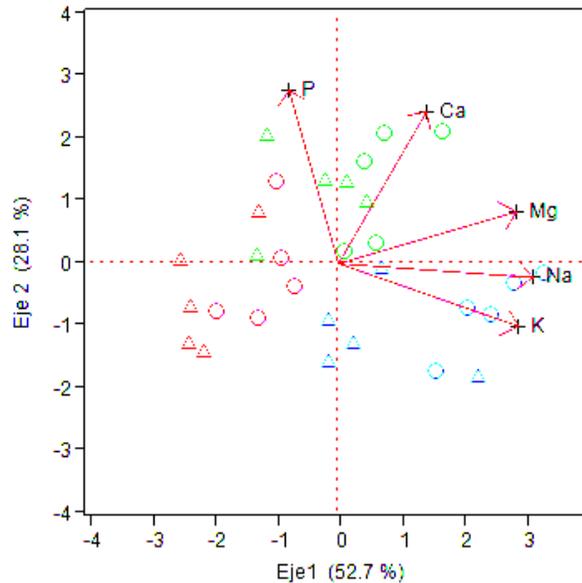


Figura 18. Bigráfico en donde se combinan los puntajes de los datos (símbolos) y las variables (flechas). Los colores indican la temporada del año (nortes, verde; secas, azul; lluvias, rojo) y la forma de los símbolos indica el sitio de colecta (círculos, zona conservada; triángulos, zona deteriorada). Los dos primeros ejes de este análisis de componentes principales explican el 67% de la variabilidad total de los datos.

Hubo un efecto significativo de la zona ($F_{1,24}=27.94$, $p<0.0001$) y de la temporada de muestreo ($F_{2,24}=52.5$, $p<0.0001$), pero no de la interacción ($F_{2,24}=1.20$; $p>0.318$) sobre los valores del componente principal 1 (CP1) estos fueron significativamente mayores en el sitio deteriorado que en el conservado; asimismo, los valores en ambos sitios aumentaron de la época de lluvias a la época de secas.

Por otro lado, hubo un efecto significativo de la temporada de muestreo ($F_{2,24}=18.96$, $p<0.0001$), pero no de la zona ($F_{1,24}=0.77$, $p>0.387$) ni de la interacción ($F_{2,24}=0.09$; $p>0.913$) sobre los valores del componente principal 2 (CP2). Estos fueron significativamente mayores en la temporada de nortes en relación con la temporada de lluvias y secas pero no hubo cambios muy marcados entre zonas.

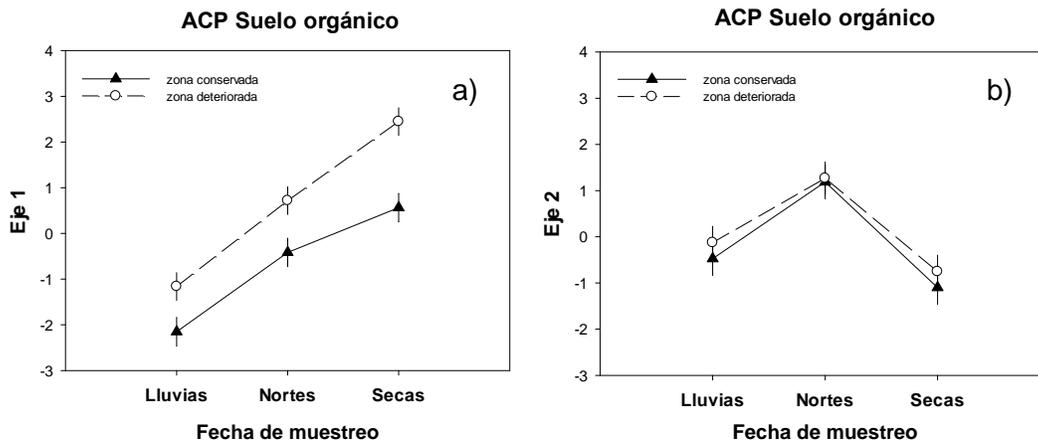


Figura 19. Comparación de los valores del primer eje (a) y del segundo eje (b) de componentes principales que sintetizan la variabilidad conjunta de la concentración de los nutrientes en muestras de suelo. Las barras verticales representan un error estándar (N=30).

La Figura 20 es el resultado de los contenidos en hojas y suelo en el contexto fenológico de *A. germinans*, la cual puede explicar el requerimiento de nutrientes por parte de la planta para invertir en la producción de otras estructuras como raíces, tallos, flores o frutos.

Aunque existe una similitud entre la temporada de lluvias y nortes, se puede apreciar que los contenidos varían entre las distintas temporadas de muestreo en cada zona de estudio.

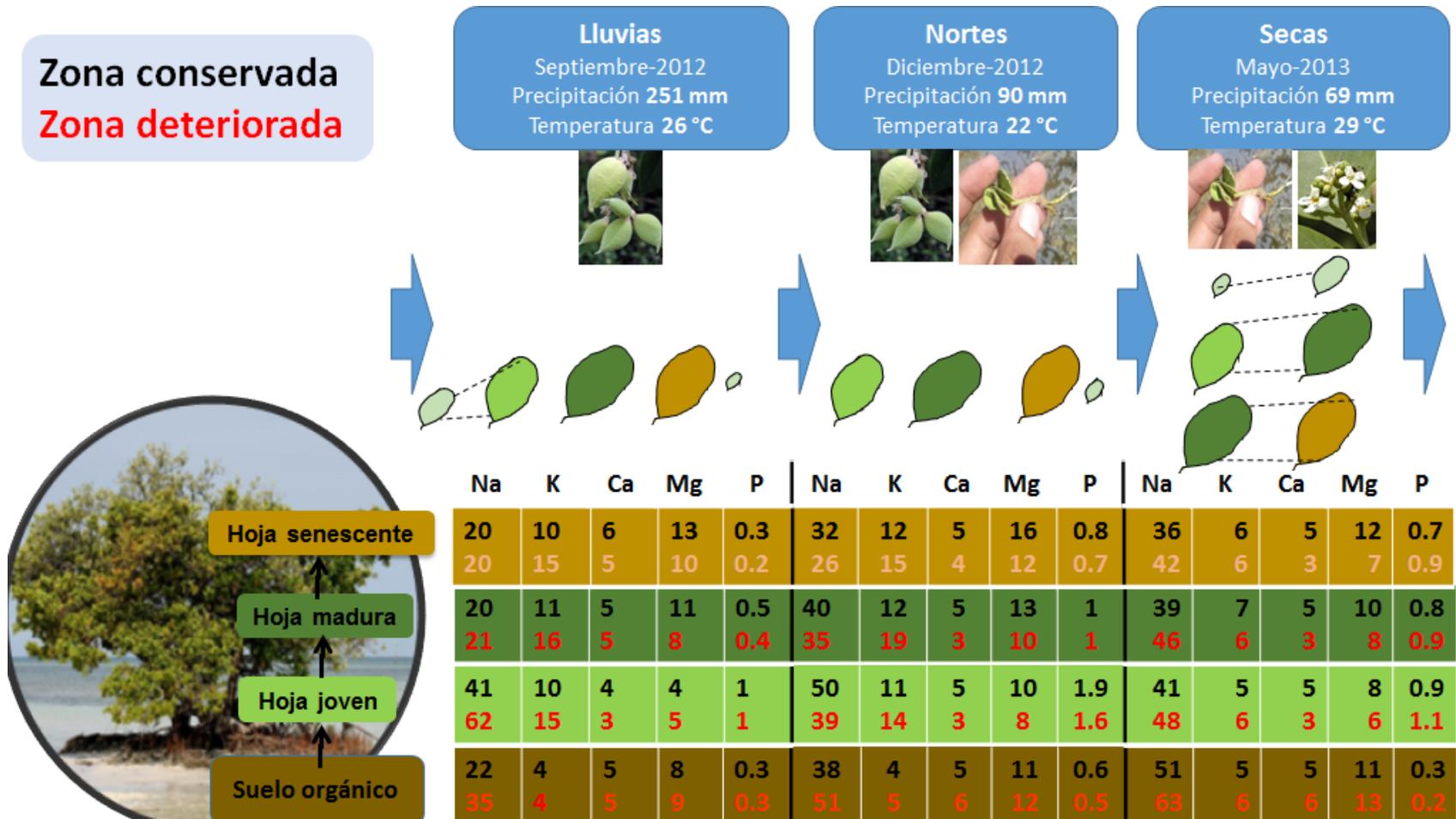


Figura 20. Esquema de relación entre los contenidos de nutrientes en g/kg de los valores obtenidos en el horizonte orgánico del suelo y en hojas de distinta edad: joven, color verde claro; madura, color verde oscuro; senescente, color café, en una zona conservada (datos en números color negro) y otra deteriorada (datos en números color rojo) y en tres épocas de muestreo. Se indica las temperaturas y precipitaciones medias de cada época, así como el mes en el que se tomaron las muestras. Las imágenes de las hojas indican la transición entre etapas foliares para cada temporada de muestreo.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Las propiedades del agua.

La concentración salina en el suelo fue mayor en la zona deteriorada que en la zona conservada, y disminuyó en la secuencia secas>nortes>lluvias. La salinidad, junto con el hidroperiodo, son determinantes para la fisionomía del manglar (Flores-Verdugo *et al.*, 2007). Ramírez Ochoa (2005) registró en un mismo sitio salinidades de 90, 25 y 30‰ en secas, nortes y lluvias, respectivamente, lo que demuestra que como en este estudio (61, 37 y 29.8‰ respectivamente) existe dilución de sales conforme aumenta la cantidad de agua dulce que proviene de tierra adentro.

El potencial redox de la zona deteriorada, por su parte, fue más negativo que la zona conservada y este decrece hacia horizontes más profundos, lo que indica una disminución del oxígeno, una degradación lenta de la materia orgánica y entre los horizontes el suelo es más denso y está saturado de humedad, lo que dificulta la difusión de oxígeno en esos estratos (López-Portillo y Ezcurra, 2002). Cuando el potencial redox va de -100 a -200mV, el ion sulfato (SO_4) es reducido por acción de microorganismos a ácido sulfhídrico (H_2S) y el dióxido de carbono (CO_2) a metano (CH_4), creando un ambiente desfavorable (Hogarth, 1999), esto puede provocar la muerte del manglar si no hay neumatóforos que permitan el intercambio de oxígeno con la atmósfera para generar una rizósfera oxidada (Kathiresan y Qasim, 2005). La falta de oxígeno y la descomposición anaerobia ocasiona desequilibrios en N y otros nutrientes (Walker, 1975; Valdés, 2010; Vovides *et al.*, 2011), esto podría estar contribuyendo al deterioro de la zona sujeta a estrés, limitando el desarrollo de *A. germinans*. Gotoh y Patrick (1974) argumentan que los potenciales redox más bajos se registran en temporada de lluvias, tal como en este estudio.

Por otra parte, el pH es mayor en la zona deteriorada, especialmente en el horizonte superficial. Según Vilhena *et al.* (2010) el pH del manglar oscila de 5.0 a 7.9, este tiene influencia en el equilibrio de óxido-reducción, en la solubilidad de algunos iones, y en procesos que afectan el transporte de iones en las membranas de la epidermis y células corticales de la raíz (Epstein y Bloom, 2005). En el suelo del manglar fuentes de alcalinidad son el Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Na^+ que se acumulan con la

influencia marina y éstas se concentran con la evaporación (Jaramillo, 2002). Es precisamente el incremento de estos iones lo que puede explicar los suelos más básicos del manglar de la zona deteriorada.

Como se mencionó anteriormente respecto a la salinidad, la estacionalidad también afecta el pH, pues en lluvias se diluyen las sales. En este estudio el pH fue mayor en la temporada de secas y menor en la temporada de lluvias. Por otra parte, el pH varió entre los estratos, siendo menor el estrato orgánico, esto debido a que los suelos orgánicos presentan reacciones más ácidas que los suelos minerales, generadas por los ácidos orgánicos acumulados en él (Jaramillo, 2002).

En este estudio se detectó también que la temperatura fue mayor en la zona deteriorada debido a la falta de cobertura vegetal lo que coincide con lo reportado por Ramírez Ochoa (2005) para zonas deterioradas en contraste con las zonas conservadas de manglar.

7.2. Nutrientes en el suelo

El contenido de nutrientes en el horizonte orgánico fue mayor en la zona deteriorada y disminuyó en temporada de lluvias, excepto el Ca que se mantuvo constante entre temporadas, debido tal vez a la relación antagónica con el exceso de Mg.

Según Bashan y Holguín (2002) y Ramírez Ochoa (2005), el P es limitante porque los fosfatos pueden precipitarse ante la disponibilidad de cationes, aunque en este estudio el contenido de P no varió entre zonas, quizá esto sea debido a una mayor incorporación del P por las plantas de la zona conservada (Fig. 20). Se encontró que el contenido de P en el horizonte orgánico fue mayor en la época de lluvias y menor en la época de secas, esto puede deberse a que el P se encuentra mayormente disponible en un pH ligeramente ácido.

En este estudio se encontró que la relación Na/K fue mayor en la zona deteriorada e inversamente proporcional a la relación Ca/Mg en el horizonte orgánico, lo que implica que la concentración de Na aumentó más que la de K. Esta proporción aumentó en época de nortes y secas, probablemente como consecuencia de una menor disponibilidad de agua dulce. Por otra parte, la relación Ca/Mg se incrementó en la época de lluvias, esto es por la intrusión del agua marina al aumentar el nivel de la

laguna provocando que la relación disminuya a medida que se acerca la temporada de sequía (Jaramillo, 2002).

Por su parte, en el horizonte arcilloso, la concentración de Na, K, Ca y Mg fue similar entre sitios, lo cual puede atribuirse a que las arcillas poseen carga negativa, atraen y retienen cationes (Solomon *et al.*, 2001), por lo tanto pueden saturarse rápidamente y al ser un horizonte más profundo es difícilmente afectado. La concentración de Na, Ca y Mg disminuyó en el sentido: lluvias>nortes>secas, patrón contrario al que registra el K. Esto puede atribuirse al aporte extra por escorrentía de sitios aledaños provocando una saturación de Na, Ca y Mg y a un lavado en el caso del K durante la temporada de lluvias (Jaramillo, 2002).

La concentración de P fue mayor en la zona deteriorada, lo que puede atribuirse a que no está siendo incorporado debido a una relación antagónica con otros iones como K, Ca o N. La concentración de P al igual que en el horizonte orgánico fue mayor en lluvias debido tal vez a la disminución del pH del medio.

7.3. Los rasgos foliares

El peso seco en las hojas aumentó con el desarrollo foliar, lo que es esperable ya que la cantidad de tejido aumenta con el desarrollo de la hoja (Raven *et al.*, 1992). El peso seco aumento en la temporada de secas, esto está asociado al desarrollo fenológico de la especie, que se refolia durante la época de secas para contar con hojas desarrolladas durante la época de lluvias, cuando la actividad fotosintética puede ser mayor, las hojas de la zona deteriorada poseen menor tejido, esto puede esperarse ya que hay una fuerte acumulación de iones en las vacuolas de las hojas, provocando cambios importantes en la división celular, la turgencia de la hoja, el grosor de las paredes celulares o en la cantidad de filas celulares en el parénquima en empalizada de las hojas, tal como Sobrado (2007) reportó para *L. racemosa* en salinidades de 0, 15 y 30‰.

.Por otra parte el área de la hoja fue significativamente mayor en la zona conservada que en la zona deteriorada (12.02 cm²/hoja vs 11.1 cm²/hoja), ya que el tamaño de la hoja es importante para la energía y el balance de agua, esta variación se relaciona con en el clima, geología, altitud o latitud y estrés por calor, frío, sequía,

aunado a una alta radiación que tiende a favorecer hojas pequeñas (Cornelissen *et al.*, 2003), tal como pareciera en este estudio. Medina *et al.* (1995) y Soto y Corrales (1987) reportaron una relación inversa entre el área foliar y la salinidad, lo que implica una capacidad limitada de expansión de la lámina foliar y fotosintética a medida que aumenta la salinidad (Suárez y Medina, 2006). En este estudio esto podría deberse a que la hoja reduce su tamaño para limitar la pérdida de agua y por ende disminuir la incorporación de sales en los tejidos además de mantener una tasa de producción foliar mayor respecto a la de mortalidad (Munns y Teeremat, 1986).

Además el área de las hojas aumentó en el sentido: joven < madura = senescente, es decir, una vez que la hoja se expandió completamente en la madurez no redujo su tamaño. Sin embargo Wang y Lin (1999) sugieren que durante la senescencia foliar varía la respiración, la lixiviación e hidrólisis de carbohidratos, proteínas, azúcar soluble y aminoácidos, esto da lugar a cambios en nutrientes y por ende en la masa de la hoja, tal y como mencionan Lin y Wang (2001) con *B. gymnorhiza*, ellos reportan una reducción de 34.2 a 29.2 cm² de la madurez a la senescencia foliar. A pesar de esto, en Tampamachoco no se registró esa disminución en la masa foliar de *A. germinans*.

El área de la hoja decreció en el sentido: secas > lluvias = nortes, posiblemente porque las hojas que se miden en secas, previamente a la refoliación, han adquirido su máxima expansión.

La determinación de la masa por superficie foliar (LMA) corresponde a la inversión estructural de la hoja para capturar luz y realizar fotosíntesis (Poorter *et al.*, 2009). Ésta tiende a ser menor en especies de ambientes ricos en recursos; la hoja invierte menos biomasa estructural y en general es más delgada, suave y tiene mayor cantidad de componentes citoplásmicos, como proteínas, minerales, ácidos orgánicos, N y altas tasas de actividad fotosintética y por el contrario en especies de ambientes pobres, las cuales invierten más en componentes estructurales (por ejemplo, lignina) y el costo energético de construcción y la longevidad de las hojas son mayores (Poorter *et al.*, 2009). Las hojas de *A. germinans* son duras, gruesas y poco atractivas para herbívoros, además de que poseen alta densidad de tejidos (Poorter y De Jong, 1999), por lo que se esperaría que la LMA de la zona deteriorada sea menor que en la zona conservada. En un estudio realizado por Suárez (2005) la LMA en *A. germinans*

aumentó con la salinidad y la sequía (0.01319 vs. 0.01596 g/cm² en baja y alta salinidad en lluvias y 0.01551 vs. 0.0173 g/cm² en baja y alta salinidad en secas, respectivamente). En este estudio, los datos indican que la LMA fue similar entre zonas: (0.0187 g/cm² en la zona conservada vs 0.0188 g/cm² en la zona deteriorada), contrario a lo que se esperaba al tener condiciones de estrés en la zona deteriorada.

Por otro lado, la LMA aumentó con el desarrollo de la hoja. Smith *et al.* (1989) reportó en *A. germinans* valores de 0.0481 vs. 0.0502 g/cm² en hojas jóvenes y viejas, respectivamente, misma tendencia también reportada por Suárez (2003) tal como en este estudio para la misma especie. Esto puede ser consecuencia del engrosamiento de las paredes celulares, ya que en Tampamachoco se registró que la concentración de sales por unidad de peso es mayor en las hojas jóvenes que en las senescentes.

También la LMA disminuyó en el sentido: secas>nortes = lluvias, esto podría deberse a que existe un aumento de radiación durante la temporada seca a diferencia de la temporada de lluvia, la cual incrementa la LMA. Poorter *et al.* (2009) argumentan que al aumentar el área, la intercepción de la luz se incrementa en condiciones de poca radiación, mientras que más biomasa fotosintética por unidad de área foliar también aumenta la capacidad fotosintética en alta intensidad de luz. Esto también podría explicar por qué es mayor el área de las hojas en época seca.

7.4. Nutrientes y edad foliar

La concentración de Na en las hojas fueron similares en ambas zonas, lo que puede estar relacionado con la eficiencia del mecanismo de secreción de sales de la hoja de *A. germinans* y tal como menciona Von Prael *et al.* (1990). También la concentración de Na en las hojas decreció con el desarrollo de la hoja. El Na acumulado en la etapa senescente fue menor que el registrado en la etapa madura, tal como señalan Cram *et al.* (2002) en *Bruguiera cylindrica* (L.) Blume (Rhizophoraceae), *A. marina* (Forsk.) Vierh., y *Avicennia rumphiana* Hallier f. (Acanthaceae), la concentración de Na en hojas maduras y senescentes es similar, por lo que ellos argumentan que la acumulación de sales consiste en un rápido incremento del contenido de la hoja a medida que crece desde la yema hasta la madurez, después ocurren cambios como el engrosamiento de la hoja que provoca un efecto de dilución: en *A. marina* la concentración de Na cayó un

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

50%. Según Zheng *et al.* (1999), la razón por la que los contenidos en las hojas jóvenes son mayores en las especies secretoras es debido a que la exclusión por las glándulas es el principal medio de expulsión y en las hojas jóvenes, las glándulas aún están desarrollándose.

En Tampamachoco la concentración de Na en las épocas de muestreo aumentó en el sentido: lluvias<nortes<secas, esto podría ser atribuido a la falta de agua disponible para la planta y a la pérdida de agua de la hoja. Suárez *et al.* (1998) registraron también un aumento en la concentración de Na en *A. germinans* en la temporada de sequía (18.66 g/kg) respecto a la temporada de lluvia (8.83 g/kg).

En el caso del K, la concentración en las hojas de la zona deteriorada fue mayor que en la conservada, lo que sugiere una actividad selectiva en contra de la concentración de Na. La concentración de K en las etapas de desarrollo foliar aumentó en el sentido: joven<senescente<madura, es decir, aumentó con el desarrollo de las hojas tal como lo menciona Cram *et al.* (2002). La concentración de K en las épocas de muestreo fue nortes=lluvias>secas, existe un aumento en lluvias y nortes, esto puede deberse a la disponibilidad y movilidad del K en el medio producto de lluvias.

La concentración de Ca y Mg en las hojas fue mayor en la zona conservada en ambos casos, esto podría ser atribuido a una relación antagónica en presencia de un exceso de Na en las hojas de la zona deteriorada. Por otra parte, la concentración de Ca y Mg aumentó con el desarrollo foliar. Zheng *et al.* (1999) en las secretoras *Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco (Primulaceae) y *A. marina*, notaron el mismo patrón que en Tampamachoco, ellos sugieren que esto puede atribuirse a la poca movilidad de ambos cationes y a una acumulación en los tejidos de la hoja. La concentración Ca fue similar entre temporadas, la concentración del Mg aumentó en el sentido: secas=lluvias<nortes, debido tal vez a la intrusión de agua de mar en la laguna.

El contenido de P en las hojas fue similar entre zonas, contrario a lo que se esperaría en la zona deteriorada ya que el NaCl incrementa la fuerza iónica en el suelo, la cual reduce la actividad, la toma y concentración de P en los tejidos foliares (Ahmad

et al., 2013). Aunque se ha demostrado que las raíces de los manglares pueden oxidar el entorno, modificando el microambiente para que el P pueda ser tomado como fosfato (Boto, 1985; López-Portillo y Ezcurra, 1989). En la zona deteriorada, como aún hay raíces vivas, es posible que esto explique la semejanza de valores entre zonas.

También el contenido de P disminuyó con el desarrollo de la hoja. Wang *et al.* (2011) registraron el mismo patrón; 1.1 g/kg en la hoja madura y 0.6 g/kg en la hoja senescente en *Kandelia obovata* Sheue (Rizophoraceae) lo que podría sugerir que el P es traslocado por la planta. La concentración de P en las hojas aumentó en el sentido: lluvias<secas<nortes, esto puede atribuirse a la movilidad del P en suelo y su incorporación a la raíces en un pH bajo.

La relación Na/K en la hoja disminuyó con el desarrollo foliar, esto puede deberse a que cuando la hoja comienza a desarrollarse va incorporando más Na que K, con el paso del tiempo y por acción de los mecanismos de secreción de sales por las glándulas esta relación disminuye. Wang y Lin (1999) en *B. gymnorhiza* encontraron una relación contraria a la que se reporta en este estudio. Posiblemente porque *B. gymnorhiza* no tiene glándulas de secreción y sólo depende de la ultrafiltración realizada a nivel de raíces.

Por otra parte, las hojas tienen una relación Na/K mayor en la época de secas y disminuye hacia la época de lluvias, posiblemente por el efecto de la disolución del Na con un mayor nivel de agua (Medina *et al.*, 1995). Con una baja relación Na/K en las células foliares y radicales se puede mantener la semipermeabilidad de la membrana plasmática, por el contrario, las altas concentraciones de Na interfieren la actividad de la ATP-asa responsable del transporte de K a través de la membrana plasmática. Por estos motivos, en substratos con alta concentración de Na, la capacidad para crecer en ambientes salinos parece depender de la eficiencia de la incorporación de K (Medina *et al.*, 1995).

La relación Ca/Mg en las hojas se incrementó con el desarrollo foliar y en la secuencia nortes<secas<lluvias, lo que sugiere una mayor acumulación de Ca en la hoja senescente y una menor con la estacionalidad, esto puede deberse a que en

secas la salinidad aumenta al evaporarse el agua de nortes por lo cual el contenido de Mg aumenta en el medio y se acumula más en la hoja reduciendo la relación.

7.5. Traslocación de nutrientes

El porcentaje de traslocación de Na en las hojas fue similar entre sitios, con un ámbito de traslocación de -40% en lluvias, -40 a -18 en nortes y -26% en secas, también con valores de acumulación (+16%) en esa misma época, Cram *et al.* (2002) reportaron que en la excretora *A. marina* la concentración en las hojas senescentes disminuyó -50%, lo que coincide con este estudio. Lin y Wang (2001) en las no excretoras *K. candel*, *B. gymnorhiza* y *R. stylosa* registraron un porcentaje de acumulación de +20.1%, +54.5% y traslocación de -12.1% respectivamente, estos resultados son contradictorios debido tal vez al mecanismo por el cual están adaptadas estas especies y tal parece que el mecanismo de excreción de *A. germinans* evita una acumulación de sales en la etapa senescente de la hoja. El porcentaje de traslocación del Na en la hoja disminuyó a medida que se acercó la temporada de secas, hasta llegar a un valor de acumulación en la hoja en la zona deteriorada de mayo. Esto podría estar relacionado con la fenología de *Avicennia* si se considera que en la temporada de secas es la temporada de refoliación. Los resultados de este estudio fueron contradictorios a la hipótesis de la acumulación en la hoja senescente como una estrategia de eliminación de Na por la planta, aunque hay estudios que apoyan lo obtenido en este estudio, por ejemplo: Waisel *et al.* (1986) estudiaron el balance de sal en las hojas de *A. marina*, ellos encontraron una gran cantidad de sales entrando a las hojas por el flujo de transpiración, estas fueron traslocadas fuera de las hojas vía floema, también Wang y Lin (1999), sugieren que la eliminación de sal por la pérdida de hojas no es una importante adaptación a los medios salinos, la principal razón del incremento de sal en las hojas senescentes es la pérdida de masa, aunque en Tampamachoco se registró la disminución en el peso seco entre sitios, no es posible poner a prueba esta hipótesis.

En el caso del K, el porcentaje de traslocación en las hojas varió entre zonas y a lo largo de las fechas de muestreo, presentando similitud en lluvias, en ambos casos el contenido de la hoja senescente fue menor al de la hoja madura. Lin y Wang (2001) en *K. candel*, *B. gymnorhiza* y *R. stylosa* registraron un porcentaje de traslocación de -

40.4%, -32,9% y -44.4% respectivamente, estos resultados son similares a los de *A. germinans* indicando que el K es traslocado fuera de la hoja senescente. Los porcentajes de traslocación de K fueron mayores en lluvias y menores e incluso con valores de acumulación en la zona deteriorada durante secas, lo cual indica que el K debido a su gran movilidad dependiendo las necesidades de la planta, puede o no traslocarse.

El porcentaje de traslocación del Ca en las hojas fue similar entre sitios pero varió durante el ciclo de vida de las hojas, en algunas ocasiones se acumuló y en otras se traslocó, de manera general se presentó una acumulación en la hoja senescente, principalmente en secas. Lin y Wang (2001) en las excretoras *K. candel*, *B. gymnorhiza* y *R. stylosa* registraron porcentajes de acumulación de +23.1%, +9.0%. +25.1% respectivamente en la hoja senescente. Los datos obtenidos en este estudio corresponden con Lin y Wang (2001) y parece indicar que a pesar que *A. germinans* posee un mecanismo excretor de sales, el Ca se va acumulando en la hoja con el desarrollo foliar, esto puede atribuirse a la poca movilidad del Ca dentro de la planta, esto aunado a que el Ca activa bombas para la salida de K de la célula, es decir, su acumulación puede ser el mecanismo para reducir el contenido de agua en las hojas, ocasionando el cierre de estomas y prepararse así la pérdida de la hoja por abscisión.

Con respecto al Mg, este se acumuló con el desarrollo foliar en ambas zonas pero varió entre épocas de muestreo. Lin y Wang (2001) registraron en *K. candel*, *B. gymnorhiza* y *R. stylosa* un porcentaje de acumulación de +22.3%, +11.5% y +13.1% respectivamente, estos resultados concuerdan con los reportados en este estudio ya que a pesar de que el Mg es un nutriente demasiado móvil, al igual que el Ca se está acumulando en las hojas, esto puede atribuirse al abundante contenido de Mg en el medio y empleo como constituyente de la clorofila.

En el caso del P, el porcentaje de traslocación fue similar entre sitios y épocas de muestreo, excepto en secas, en general hubo traslocación en el desarrollo foliar. Lin y Wang (2001) registraron en *K. candel*, *B. gymnorhiza* y *R. stylosa* un porcentaje anual de traslocación de -56.9%, -60.4% y -48.2% respectivamente. Estos porcentajes son correspondientes a los obtenidos en Tampamachoco, lo cual indica que el P es un nutriente limitante y su carácter relativamente móvil facilita su traslocación dentro de la

planta. La traslocación de P en las épocas de muestreo aumentó en el sentido: secas < nortes < lluvias, aunque las hojas de la zona deteriorada en la época de secas acumularon P, en general hay mayor traslocación de P en la época húmeda, sin embargo los resultados de este estudio indican que la traslocación se modifica dependiendo la época.

Escudero y Mediavilla, (2003) proponen que no siempre las especies de zonas más limitadas en nutrientes son las más eficaces y que la traslocación puede ser observada en manglares donde no hay deficiencia de nutrientes (Bernini *et al.*, 2010). Del Arco *et al.* (1991) sostienen que la falta de relación entre la limitación en nutrientes y la eficiencia de traslocación se debe al efecto de otros factores, como el estrés salino, tal y como se observó en este estudio. Aerts (1996) sostiene que las especies perennes reducen la pérdida de nutrientes no por una alta eficiencia de traslocación, sino por tener hojas con largo ciclo de vida y baja concentración de nutrientes. En un estudio con especies perennes y deciduas, mostró que la longevidad foliar fue más importante como un mecanismo de conservación de nutrientes que el mecanismo de reabsorción. En este estudio no se puso a prueba la longevidad foliar entre sitios, por lo cual no se cuenta con información para apoyar esta hipótesis.

7.6. Nutrientes en hojas y suelo

Al comparar la dinámica de los nutrientes presentados por el biográfico 16 y 18 se puede apreciar que existió una absorción selectiva por parte de *A. germinans* y que la dinámica de nutrientes en hojas y suelo posee un comportamiento distinto independientemente de la zona y la época de estudio, Barbazán (1998) sostiene que en general existe una alta correlación entre el análisis de suelos y plantas, pero no siempre es válido asumir que el contenido de un nutriente en la planta está directamente relacionado a la disponibilidad del mismo en el suelo, debido a la variabilidad en el pH y el anegamiento de los suelos con constante inundación e incluso en el caso del manglar esta correlación es inexistente (Bernini *et al.*, 2010) ya que los nutrientes pueden perderse por lixiviación, quedar inmovilizados en formas complejas, además de ser alterada su absorción por factores como la temperatura, el potencial redox y la época

del año (Escudero y Mediavilla, 2003), así como la demanda del ciclo fenológico y el desarrollo foliar, esto último podría complementar la exploración del comportamiento de las concentraciones de los nutrientes del suelo en este estudio (Fig. 20).

En la Figura 20 se observa los contenidos de Na, K, Ca, Mg y P del suelo responden a la estacionalidad manteniendo el patrón: lluvias<nortes<secas, para ambas zonas, pero en la hojas la concentración de nutrientes fue variable. De manera general el contenido de Na en el suelo es mayor que el de las hojas en ambas zonas y este aumenta en la zona deteriorada (excepto en nortes), el contenido de Na es mayor en la época de secas en el suelo y en las hojas. Los contenidos de Ca y Mg se mantuvieron en el suelo con valores bajos y similares entre zonas, fueron incorporados en las hojas a lo largo del ciclo de vida, (en mayor cantidad el Mg), respondiendo a la estacionalidad del medio. El contenido de K en hojas y suelo en general siempre fue mayor en la zona deteriorada, pero el contenido del suelo en comparación con las hojas fue menor, sobre todo en la época de nortes, llama la atención que el K es usado para el mecanismo de apertura de los estomas y en temporada de secas el contenido de K en las hojas fue el menor de las tres temporadas, quizá debido a que la hoja debe mantener sus estomas cerrados para evitar la pérdida de agua. El contenido de P es similar en el suelo en ambas zonas, pero siempre es mayor en las hojas que en el suelo, aunque en las hojas de la zona deteriorada el contenido es menor. Llama la atención que en la temporada de lluvias el contenido de P en las hojas es el menor de las tres temporadas, justo en la época en la cual inicia la producción de los frutos, lo que podría estar asociado con una mayor inversión de P para la formación de estas estructuras, todo lo anterior indica que los contenidos en las hojas y en el suelo cambian mayormente entre zonas en el orden: Na>K>Mg>P>Ca lo que sugiere que el P debido a su baja concentración en el suelo podría considerarse como un nutriente limitante, pero al pertenecer al penúltimo nutriente que menos difiere entre zonas podría sugerir que la zona deteriorada no está limitada por una deficiencia de nutrientes, que únicamente el Na, K y Mg están jugando un papel importante en la zona deteriorada.

VIII. CONCLUSIONES

Tomando en cuenta los resultados discutidos, se formulan las siguientes conclusiones:

1. Hubo diferencias en la zona deteriorada, existe una mayor concentración de sales y aumentó durante la época de secas y disminuyó durante la temporada de lluvias, el potencial redox fue más negativo en la zona deteriorada y este decrece hacia horizontes más profundos, el pH fue mayor en la zona deteriorada y disminuyó en la temporada de lluvias, la temperatura de la zona deteriorada fue menor debido a la falta de cobertura vegetal. Estas condiciones influyen sobre la dinámica y disponibilidad de los nutrientes en el suelo.
2. El contenido de nutrientes del estrato orgánico en la zona deteriorada fue mayor que en la zona conservada, pero en el estrato arcilloso no hubo diferencias lo que se relaciona con la alta concentración de sales en la zona deteriorada del horizonte orgánico y a una mayor profundidad y estabilidad de los contenidos en el horizonte arcilloso. El contenido de Na, K, Ca, Mg y P varió con la estacionalidad, aumentando en secas y disminuyendo en lluvias, pero en el estrato arcilloso se presentó un patrón contrario, exceptuando el contenido de K. El contenido de P del estrato arcilloso del suelo fue más alto en la zona deteriorada que en la conservada.
3. El % de tejido de las hojas de la zona conservada fue mayor, este aumento con el desarrollo de las hojas y a medida que se acerca la temporada de secas, el área fue menor en la zona deteriorada, aumento con el desarrollo foliar y fue mayor en la temporada seca que es cuando se produjo la mayor expansión foliar. Las hojas de ambas zonas presentaron índice de masa por superficie foliar similar, este aumentó con el desarrollo de la hoja.
4. Las cantidades de Na y P en las hojas fueron similares entre zonas, lo que se atribuye al mecanismo de excreción de sales por la hoja y a la alta eficiencia para tomar el P del suelo aún en sitios deteriorados. Las cantidades de Ca y Mg en las hojas fue más baja en la zona deteriorada que en la conservada, pero el K registró un patrón inverso, lo que implica la existencia de un

mecanismo de selección con fines osmóticos por parte de la planta. Las concentraciones Na, Mg y P en las hojas disminuyeron en lluvias y el K aumentó, el Ca fue similar entre épocas, estos iones responden a la naturaleza de su movilidad y a la demanda por la planta y su presencia en la hoja se favoreció con la estacionalidad del medio.

5. La traslocación de iones en las hojas varió entre sitios y épocas. El K y P poseen el mayor porcentaje de traslocación (-10 a -48 y -60 a -70% respectivamente), el Na se traslocó y acumuló en las hojas dependiendo la época (-10 a -46 y +16%). El Ca y el Mg se acumularon en las hojas senescentes (de +9 a +88 y de +5.6 a +281% respectivamente), aunque hubo variación en la dirección de la traslocación, se observó una mayor eficiencia en la época de lluvias en ambas zonas. La traslocación de Na, K y P en las hojas de la zona conservada fue más eficiente que en la zona deteriorada, por otro lado durante la época de secas todos los nutrientes se acumularon en las hojas de la zona deteriorada, lo cual indica que en la zona conservada hay un mayor reciclaje de K y P incluyendo el Na cuyo comportamiento fue contrario al que se esperaba en este estudio y esto puede estar relacionado con la eficiencia de las glándulas excretoras en las hojas de *A. germinans*.
6. Las concentración de nutrientes en hojas y suelo mostraron un comportamiento distinto, esto indica que hay absorción selectiva por parte de *A. germinans*. En este estudio no hubo relación entre los contenidos de nutrientes en las hojas y en suelo por lo que se atribuye al ambiente cambiante e inestable debido a la constante inundación que provoca la entrada y salida de nutrientes en el suelo del manglar. Sin embargo al comparar los contenidos del suelo y de las hojas se observó que cambian mayormente entre zonas en el orden: Na>K>Mg>P>Ca lo que sugiere que el P debido a su baja concentración en el suelo podría considerarse como un nutriente limitante, pero al pertenecer al penúltimo nutriente que menos difiere entre zonas puede sugerirnos que la zona deteriorada no está limitada por una deficiencia de nutrientes como el P, únicamente el Na, K y Mg están jugando un papel importante en la zona deteriorada; aunque también el K y P fueron

incorporados en mayor cantidad en la hoja en comparación con lo que está disponible en el suelo para la planta, esto apoya la hipótesis de que los manglares conservan sus recursos limitantes para mantener una alta productividad primaria.

7. En este estudio fue importante el uso de herramientas para caracterizar ambas zonas de manglar primero y después evaluar su influencia en la traslocación de nutrientes de *A. germinans*, las diferencias en los parámetros tomados nos dan una idea de las condiciones de perturbación de la zona deteriorada tomando como referencia la zona conservada en una época determinada, estas diferencias fueron más claras en el área foliar, pH, potencial redox, salinidad y en los nutrientes limitantes como el P y K, es posible que el uso de estos indicadores ayude en la proyección, seguimiento y evaluación de futuras estrategias de restauración en otros sitios deteriorados de manglar.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608
- Agraz-Hernández, C. M., R. Noriega-Trejo, J. López-Portillo, F. J. Flores-Verdugo y J. J. Jiménez-Zacarías. 2006. Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. 45 pp.
- Ahmad, P., M. M. Azooz, M. N. V. Preasad. 2013. Ecophysiology and responses of plants under salt stress. Springer. 495 pp.
- Amtmann, A. y D. Sanders. 1999. Mechanisms of Na⁺ uptake by plant cells. *Advances in Botanical Research* 29:75-112
- Barbazán, M. 1998. Análisis de plantas y síntomas visuales de deficiencia de nutrientes. Facultad de Agronomía. Universidad de la República de Montevideo, Montevideo. 27 pp.
- Bartolo Mateos, O. 2010. Mortalidad de manglar asociado a la laguna de Tampamachoco, Tuxpan, Veracruz. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Veracruzana. Poza Rica - Tuxpan. 46 pp.
- Basáñez Muñoz, A. J. 2005. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar: Manglares y humedales de Tuxpan. <<http://ramsar.conanp.gob.mx/sitios.php>>. Consultado el 15 de abril de 2014.
- Bashan, Y. y G. Holguín. 2002. Plant growth-promoting bacteria: a potential tool for arid mangrove reforestation. *Trees* 16: 159-166.
- Bernini, E., M. A. B. da Silva, T. M. S. do Carmo y G. R. F. Cuzzuol. 2010. Spatial and temporal variation of the nutrients in the sediment and leaves of two Brazilian mangrove species and their role in the retention of environmental heavy metals. *Brazilian Society of Plant Physiology* 22: 177-187.
- Boto, K., P. Saffigna y B. Clough. 1985. Role of nitrate in nitrogen nutrition of the mangrove *Avicennia marina*. *Marine Ecology Progress Series* 21: 259-265.
- Bray, R. H. y L. T. Kurtz. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59: 39-45.
- Chapman, H. D. y P. F. Pratt. 1979. Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas. Trillas, México. 195 pp.
- Cintrón, G., A. E. Lugo, D. J. Pool y G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica* 10: 110-112.
- CONABIO. 2008. Manglares de México. Comisión Nacional de Áreas Naturales protegidas, D. F., 35 pp.
- CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2013. <<http://ramsar.conanp.gob.mx/lsr.php>> Consultado el 21 de febrero de 2013.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas y H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

- Cram, W. J., P. G. Torr y D. A. Rose. 2002. Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves. *Trees* 16: 112-119.
- Del Arco, J. M., A. Escudero y M. V. Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- Dittmar, T., N. Hertkorn., G. Kattner y R. J. Lara 2006. Mangroves, a major source of dissolved organic carbon to the oceans. *Global Biogeochemistry* 20: 1-7.
- Elster, C. 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *Forest Ecology and Management* 131: 201-214.
- Epstein, E. y A. J. Bloom. 2005. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Segunda edición. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. 400 pp.
- Escudero, A., J. M. Del Arco, I. C. Sanz y J. Ayala. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- Escudero, A. y S. Mediavilla. 2003. Dinámica interna de los nutrientes. *Ecosistemas* 7: 1-8.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2007. The world's mangroves 1980-2005. Nations Forestry Paper 153, Roma, 77 pp.
- Feller, I. C., K. L. McKee, D. F. Whigham y J. P. O'Neill. 2003. Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. *Biogeochemistry* 62: 145-175.
- Flores-Verdugo, F., P. Moreno-Casasola, C. M. Agraz-Hernández, H. López-Rosas, D. Benitez-Pardo y A. C. Travieso-Bello. 2007. La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 33-47.
- Gaona Pineda, O. 2007. Consideraciones ambientales y prospección para la restauración de un ecosistema de Manglar al Sureste de la Reserva de la Biosfera "Los Petenes". Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 61 pp.
- Gotoh, S. y W. H. Patrick. 1974. Transformations of iron in water-logged soil as influenced by redox potential and pH. *Soil Science Society of America* 38: 66-71.
- Hagen-Thorn, A., I. Varnagiryte, B. Nihlgård y K. Armolaitis. 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology and Management* 228:33-39.
- Hogarth, P. J. 1999. The Biology of Mangroves. Oxford University Press. Nueva York. 228 pp.
- INAFED, Instituto para el Federalismo y el Desarrollo Municipal de la Secretaria de Gobernación (México). 2014. <<http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM30veracruz/index.html>>. Consultado el 6 de julio de 2014.
- Jaramillo, J. D. 2002. Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 613 pp.
- Jiménez, J. A., A. E. Lugo. 1985. Tree mortality in mangrove forests. *Biotropica* 17:177-185 pp.
- Kathiresan, K. y B. L. Bingham. 2001. Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in Marine Biology* 40: 81-251.

- Kathiresan, K. y S. Z. Qasim. 2005. Biodiversity of mangrove ecosystems. Hindustan Publishing Corporation, Nueva Delhi. 251 pp.
- Lajtha, K. 1987. Nutrient resorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the desert shrub *Larrea tridentata*. *Biogeochemistry* 4: 265–276.
- Landgrave, R. y P. Moreno-Casasola. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación Ambiental* 4: 19-35.
- Lara-Domínguez, A. L., J. López-Portillo, A. Ávila-Ángeles y A. D. Vázquez-Lule. 2009. Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D.F. 18 pp.
- Lewis, R., 2005. Ecological engineering for successful management and restoration of mangrove forests. *Ecological Engineering* 24: 403-418.
- Ley General de Vida Silvestre. 2014. Artículo 60. Cámara de diputados del congreso de la unión. Diario Oficial de la Federación. México 66 pp.
- Lin, P. 1997. Mangrove ecosystems in China. Science Press, Pekín, 209 pp.
- Lin, P. y W. Wang. 2001. Changes in the leaf composition, leaf mass and leaf area during leaf senescence in three species of mangroves. *Ecological Engineering* 16: 415-424.
- López-Portillo, J. y E. Ezcurra. 1989. Response of three mangroves to salinity in two geofoms. *Functional Ecology* 3: 355-361
- López-Portillo, J. y E. Ezcurra. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques* número especial, 27-51.
- Lovelock, C. E., I. C. Feller, K. L. McKee, B. M. J. Engelbrecht, y M. C. Ball, 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. *Functional Ecology* 18: 25-33.
- Lovelock, C.E., I.C. Feller, K. L. McKee y R. Thompson. 2005. Variation in mangrove forest structure and sediment characteristics in Bocas del Toro, Panama. *Caribbean Journal of Science* 41:456–464.
- Lugo, A. E. y S. C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 39-64.
- Maurel, C., L. Verdoucq, D. T. Luu y V. Santoni. 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Biology* 59: 595-624.
- Medina, E., A. E. Lugo y A. Novelo. 1995. Contenido mineral del tejido foliar de especies de manglar de la Laguna de Sontecomapan, Veracruz. México y su relación con la salinidad. *Biotropica* 27: 317-323.
- Millard, P. y G. H. Neilsen. 1989. The influence of nitrogen supply on the uptake and remobilization of stored N for the seasonal growth of apple trees. *Annals of Botany* 63: 301–309.
- Mitsch, W. J. y J. G. Gosselink. 2000. Wetlands. John Wiley y Sons, Nueva York. 920 pp.

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

- Munns, R. y J. B. Passioura. 1984. Effect of prolonged exposure to NaCl on the osmotic pressure of leaf xylem sap from intact, transpiring barley plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 11:497-507.
- Naborns, M. W. 2006. Introducción a la botánica. Pearson. Madrid, 744 pp.
- Naidoo, G. 2006. Factors contributing to dwarfing in the mangrove *Avicennia marina*. *Annals of Botany* 97: 1095-1101.
- Nettel, A., R. S. Dodd, Z. Afzal-Rafii, y C. Tovilla-Hernández. 2008. Genetic diversity enhanced by ancient introgression and secondary contact in East Pacific black mangroves. *Molecular Ecology* 17: 2680-2690.
- NOM-059-SEMARNAT-2010. Norma oficial mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010, segunda sección: 77 pp.
- Poorter, y R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163-176.
- Poorter, H., Ü. Niinemets, L. Poorter, I. J. Wright y R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565-588.
- Pugnaire, F. I. y F. S. Chapin. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology* 74: 124-129.
- Ramírez Ochoa, L. F. 2005. Factores que afectan la propagación y establecimiento de *Avicennia germinans* L. en ambientes degradados de regiones semiáridas subtropicales. Tesis Maestría en Ciencias Marinas en Oceanografía Biológica. Universidad de Puerto Rico. Mayagüez. 108 pp.
- Raven, P. H., R. F. Evert y S. E. Eichhorn. 1992. Biología de las plantas. Vol II. Editorial Reverté, S. A. Barcelona. 773 pp.
- Reef, R., I. C. Feller y C. E. Lovelock. 2010. Nutrition of mangroves. *Tree Physiology*. 30: 1148-1160.
- Rico-Gray, V. 1981. *Rhizophora harrisonii*. (Rhizophoraceae), un nuevo registro para las costas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41: 163-165.
- Rivera-Monroy, V. H., J. W. Day, R.R. Twilley, F. Vera-Herrera y C. Coronado-Molina. 1995. Flux of nitrogen and sediment in a fringe mangrove forest in Terminos Lagoon, México. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40: 139-160.
- Robertson, A. I., D. M. Alongi y K. G. Boto. 1992. Tropical mangrove ecosystems. American Geophysical Union, Washington, DC. 326 pp.
- Schnetter, M. L. 2002. El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas. *Revista Academia Colombiana de Ciencias*. 26:111-126.

- Smith, J. A. C., M. Popp, U. Lüttge, W. J. Cram, M. Diaz, H. Griffiths, H. S. J. Lee, E. Medina, C. Schäfer, K. H. Stimmel y B. Thonke. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relations and exchange of mangroves. *New Phytologist* 111: 293-307.
- Sobrado, M. A. 2004. Influence of external salinity on the osmolality of xylem sap, leaf tissue and leaf gland secretion of the mangrove *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. *Trees-Structure and Function* 18: 422-427.
- Sobrado, M. A. 2007. Relationship of water transport to anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* grown under contrasting salinities. *New Phytologist* 173: 584-591.
- Solomon, P. E., L. R. Berg y D. W. Martin. 2001. Biología. Quinta edición en español. Mc-Graw-Hill, Filadelfia. 1300 pp.
- Soto, R. y L. F. Corrales. 1987. Variación de algunas características foliares de *Avicennia germinans* (L.) L. (Avicenniaceae) en un gradiente climático y de salinidad. *Revista de Biología Tropical* 2: 245-256.
- Suárez, N. 2003. Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. *Photosynthetica* 41: 373-381.
- Suárez, N. 2005. Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biologia Plantarum* 49: 111-116.
- Suárez, N. y E. Medina. 2006. Influence of salinity on Na⁺ and K⁺ accumulation, and gas exchange in *Avicennia germinans*. *Photosynthetica* 44: 268-274.
- Suárez, N., M. A. Sobrado y E. Medina. 1998. Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings. *Oecologia* 114: 299-304.
- Taiz, L. y E. Zieger. 2006. Fisiología vegetal, vol I. Publicacions de la Universitat Jaume. España. 1338 pp
- Tropicos, 2014. Missouri Botanical Garden. <<http://www.tropicos.org/Name/33700886>>. Consultado el 11 de noviembre de 2014.
- Travieso-Bello, A. C., P. Moreno-Casasola y A. Campos. 2005. Efecto de diferentes manejos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales. *Interciencia* 30: 12-18.
- Trejo, J. C. R. Durán y I. Olmsted. 1993. Manglares de la Península de Yucatán. En Biodiversidad marina y costera de México. S.L. Salazar y N.E. González, (eds). Comisión Nacional de la Biodiversidad y Centro de investigaciones Costeras de Quintana Roo, 660-672 pp.
- Tomlinson, P. B. 1986. The botany of mangroves. Cambridge University Press. Londres, 413 pp.
- Twilley, R. R. 1988. Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters, En: B.O. Jansson (Ed.) Coastal-offshore ecosystem interactions. Springer-Verlag, Berlin 155-180 pp.
- Valdés Velarde, E. 2010. Evaluación del carbono y nutrimentos edáficos por clase de geofoma y tipo de manglar en marismas nacionales, Nayarit. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo de México. 233 pp.

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

- Vilhena, M. P. S. P., M. Lima Da Costa y J. F. Berrêdo. 2010. Continental and marine contributions to formation of mangrove sediments in an Eastern Amazonian mudplain: The case of the Marapanim Estuary. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 427-438.
- Von Prael, H., J. R. Cantera y R. Contreras. 1990. Manglares y hombres del Pacífico Colombiano. Ed. Presencia, Colombia. 193 pp.
- Vovides, A.G., J. López-Portillo y Y. Bashan. 2011. N₂-fixation along a gradient of long-term disturbance in tropical mangroves bordering the Gulf of Mexico. *Biology and Fertility of Soils* 47: 567-576.
- Waisel, Y., A. Eshel y M. Agami. 1986. Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina* *Physiologia Plantarum* 67: 67-72.
- Walker, N. 1975. Soil microbiology. Butterworths, Londres. 262 pp.
- Wang, W. y P. Lin. 1999. Transfer of salt and nutrients in *Bruguiera gymnorrhiza* leaves during development and senescence. *Mangroves and Salt Marshes* 3: 1-7.
- Wang, W., S. You, Y. Wang, L. Huang y M. Wang. 2011. Influence of frost on nutrient resorption during leaf senescence in a mangrove at its latitudinal limit of distribution. *Plant and Soil* 342:105-115.
- Wen-Qing W., M. Wang y P. Lin. 2003. Seasonal changes in element contents in mangrove element retranslocation during leaf senescence. *Plant and Soil* 252: 187-193.
- Zheng, W., W. Wang y P. Lin. 1999. Dynamics of element contents during the development of hypocotyles and leaves of certain mangrove species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233:247-257.

ANEXOS

Anexo 1. Efectos significativos de las variables en cada Zona (Z), Estrato (E), Fecha (F) de los suelos ocupados por *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. (N=174)

Variable	Z	E	F	E x Z	Z x F	E x F	E x Z x F
Salinidad	$F_{1,156}=28.9$ $p<0.0001$	$F_{2,156}=894$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=596$ $p<0.0001$	$F_{2,156}=10.72$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=0.89$, $p>0.409$	$F_{4,156}=61.82$, $p<0.0001$	$F_{4,156}=1.44$, $p>0.220$
Potencial redox	$F_{1,156}=68.4$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=618$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=586$ $p<0.0001$	$F_{2,156}=2.05$, $p>0.131$	$F_{2,156}=6.41$, $p<0.0021$	$F_{4,156}=4.51$, $p<0.0018$	$F_{4,156}=0.30$, $p>0.875$
pH	$F_{1,156}=72.1$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=1427.5$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=29.4$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=32.02$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=4.93$, $p<0.0084$	$F_{4,156}=47.86$, $p<0.0001$	$F_{4,156}=4.23$, $p<0.0028$
Temperatura	$F_{1,156}=28.1$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=181$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=443.9$, $p<0.0001$	$F_{2,156}=5.92$, $p<0.0033$	$F_{2,156}=27.32$, $p<0.0001$	$F_{4,156}=6.97$, $p<0.0001$	$F_{4,156}=2.25$, $p>0.066$

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.0001$, N.S.: $P>0.05$, no significativo

Anexo 2. Efectos significativos de los nutrientes en cada Zona (Z) y Fecha (F) de los suelos orgánicos (Org) y arcillosos (Arc) ocupados por *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. (N=30)

Variable	Z	F	Z x F
Na Org	$F_{1,24}=67.8$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=114.3$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=0.1852$, $p>0.832$
K Org	$F_{1,24}=4.7$, $p<0.039$	$F_{2,24}=50.2$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=1.57$, $p>0.228$
Ca Org	$F_{1,24}=6.5$, $p<0.017$	$F_{2,24}=2.5$, $p>0.102$	$F_{2,24}=0.53$, $p>0.591$
Mg Org	$F_{1,24}=6.4$, $p<0.018$	$F_{2,24}=13.7$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=0.86$, $p>0.434$
P Org	$F_{1,24}=2.7$, $p>0.111$	$F_{2,24}=29.7$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=1.04$, $p>0.365$
Na/K Org	$F_{1,24}=19.6$, $p<0.0002$	$F_{2,24}=5.8$, $p<0.009$	$F_{2,24}=3.9$, $p<0.034$
Ca/Mg Org	$F_{1,24}=1$, $p>0.331$	$F_{2,24}=11.2$, $p<0.0004$	$F_{2,24}=0.39$, $p>0.678$
Na Ar	$F_{1,24}=0.04$, $p>0.842$	$F_{2,24}=22$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=1.30$, $p>0.290$
K Ar	$F_{1,24}=0.6$, $p>0.453$	$F_{2,24}=21.4$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=1.05$, $p>0.362$
Ca Ar	$F_{1,24}=3.4$, $p>0.079$	$F_{2,24}=9.9$, $p<0.0007$	$F_{2,24}=0.89$, $p>0.422$
Mg Ar	$F_{1,24}=1$, $p>0.317$	$F_{2,24}=13.1$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=0.63$, $p>0.537$
P Ar	$F_{1,24}=7.3$, $p<0.012$	$F_{2,24}=22.5$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=1.11$, $p>0.344$
Na/K Ar	$F_{1,24}=3.7$, $p>0.067$	$F_{2,24}=124.5$, $p<0.0001$	$F_{2,24}=4.95$, $p<0.015$
Ca/Mg Ar	$F_{1,24}=1.5$, $p>0.225$	$F_{2,24}=0.7$, $p>0.484$	$F_{2,24}=0.11$, $p>0.891$

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.0001$, N.S.: $P>0.05$, no significativo

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

Anexo 3. Peso seco, área y masa por unidad de área foliar (LMA) (datos promedio con error estándar entre paréntesis) en hojas jóvenes (J), maduras (M) y senescentes (S) de *A. germinans* en las zonas conservada (C) y deteriorada (D) del manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. Letras iguales debajo del error estándar indican que no hubo diferencias significativas entre hojas de distinta edad (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 179$).

Fecha	Zona	Peso seco (g)			Área foliar (cm ²)			LMA (g/cm ²)		
		J	M	S	J	M	S	J	M	S
Sep 2012	C	0.10 (0.007) F	0.24 (0.015) B	0.24 (0.019) B	8.7 (0.6) EF	12.1 (0.7) BCD	11.9 (0.8) BCD	0.0119 (0.0002) E	0.0204 (0.0004) ABC	0.0206 (0.0005) ABC
		0.10 (0.004) F	0.23 (0.018) B	0.28 (0.023) AB	9.3 (0.3) DEF	10.6 (0.7) BCDEF	13.0 (1.0) ABC	0.0114 (0.0002) E	0.022 (0.0003) A	0.0215 (0.0004) AB
Dic 2012	C	0.15 (0.010) DEF	0.21 (0.008) BCDE	0.26 (0.017) AB	10.3 (0.4) CDEF	11.4 (0.6) BCDE	13.3 (0.4) ABC	0.0149 (0.0007) D	0.0189 (0.0005) C	0.0205 (0.0006) ABC
		0.14 (0.007) EF	0.21 (0.010) BCD	0.26 (0.018) AB	9.3 (0.4) DEF	11.5 (0.4) BCDE	12.9 (0.5) ABC	0.0159 (0.0002) D	0.0189 (0.0008) BC	0.0206 (0.0009) ABC
May 2013	C	0.23 (0.008) B	0.31 (0.008) A	0.27 (0.011) AB	11.8 (0.4) BCDE	15.6 (0.3) A	12.7 (0.5) ABC	0.0198 (0.0003) ABC	0.0201 (0.0004) ABC	0.0217 (0.0004) A
		0.16 (0.010) CDEF	0.26 (0.012) AB	0.22 (0.012) BC	8.2 (0.6) F	13.6 (0.7) AB	11.8 (0.5) BCDE	0.0202 (0.0003) ABC	0.0194 (0.0003) ABC	0.0191 (0.0004) BC

Anexo 4. Efectos significativos de las variables en cada Zona (Z), Edad (Ed), Fecha (F) de las hojas de *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. ($N = 179$)

Variable	Z	Ed	F	Ed x Z	Z x F	Ed x F	Ed x Z x F
Peso seco	$F_{1,161}=6.90$, $p < 0.0094$	$F_{2,161}=117.2$, $p < 0.0001$	$F_{2,161}=17.3$, $p < 0.0001$	$F_{2,161}=0.76$, $p > 0.464$	$F_{2,161}=10.96$, $p < 0.0001$	$F_{4,161}=111.13$, $p < 0.0001$	$F_{4,161}=0.451$, $p > 0.771$
Área	$F_{1,161}=8.5$, $p < 0.004$	$F_{2,161}=45.1$, $p < 0.0001$	$F_{2,161}=7.2$, $p < 0.001$	$F_{2,161}=1.74$, $p > 0.177$	$F_{2,161}=5.39$, $p < 0.0054$	$F_{4,161}=6.64$, $p < 0.0001$	$F_{4,161}=1.64$, $p > 0.164$
LMA	$F_{1,161}=0.003$, $p > 0.954$	$F_{2,161}=164.2$, $p < 0.0001$	$F_{2,161}=29.4$, $p < 0.0001$	$F_{2,161}=1.74$, $p > 0.177$	$F_{2,161}=4.71$, $p < 0.0102$	$F_{4,161}=55.05$, $p < 0.0001$	$F_{4,161}=2.95$, $p < 0.0218$

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$, N.S.: $P > 0.05$, no significativo

Anexo 5. Concentración y proporción de nutrientes (g kg^{-1} ; e.e. entre paréntesis) en hojas jóvenes (J), maduras (M) y senescentes (S) de *A. germinans* en la zona conservada (C) y deteriorada (D) del manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz en tres épocas del año: lluvias (septiembre 2012), nortes (diciembre de 2012) y secas (mayo de 2013). Letras iguales debajo del error estándar indican que no hay diferencias significativas entre hojas de distinta edad (prueba de Tukey; $P < 0.05$, $N = 90$).

Fecha	zona	Na			K			Na/K			Ca			Mg			Ca/Mg			P		
		J	M	S	J	M	S	J	M	S	J	M	S	J	M	S	J	M	S	J	M	S
Sep	C	40.7 (1.34)	19.9 (5.03)	20.1 (4.28)	10.0 (1.20)	10.9 (1.67)	9.56 (1.23)	4.25 (0.43)	1.82 (0.33)	2.09 (0.39)	3.66 (0.10)	5.29 (0.26)	5.51 (0.34)	3.85 (0.67)	10.5 (0.71)	12.7 (1.08)	0.82 (0.06)	0.50 (0.03)	0.44 (0.03)	0.91 (0.05)	0.50 (0.03)	0.33 (0.02)
		BCD	F	F	CDEFGH	CDEF	DEFGH	CDE	E	E	BCD	A	A	H	BCDE	AB	A	BCD	BCD	CDE	FGH	H
Sep	D	62.40 (4.48)	20.71 (2.79)	20.39 (1.23)	14.52 (0.89)	16.46 (0.67)	15.08 (1.03)	4.37 (0.41)	1.27 (0.19)	1.36 (0.10)	3.15 (0.42)	4.59 (0.18)	4.50 (0.14)	5.31 (0.84)	8.19 (0.44)	10.26 (0.88)	0.65 (0.10)	0.56 (0.02)	0.45 (0.05)	0.97 (0.04)	0.46 (0.04)	0.29 (0.01)
		A	F	F	ABCD	AB	ABC	CDE	E	E	D	ABCD	ABCD	GH	CDEFG	BCDE	AB	BC	BCD	CDE	GH	H
Dic	C	50.33 (1.29)	39.62 (1.69)	31.85 (1.39)	10.60 (1.28)	11.62 (1.62)	12.12 (1.22)	4.98 (0.49)	3.66 (0.48)	2.72 (0.27)	4.61 (0.29)	4.65 (0.32)	4.71 (0.12)	9.61 (0.80)	13.48 (1.21)	15.61 (0.66)	0.49 (0.05)	0.35 (0.03)	0.30 (0.01)	1.98 (0.12)	1.19 (0.06)	0.87 (0.01)
		AB	BCDE	DEF	CDEFG	BCDE	BCD	BCDE	CDE	DE	ABCD	ABCD	ABCD	BCDEF	AB	A	BCD	CD	D	A	C	CDE
Dic	D	39.01 (1.33)	35.18 (1.34)	26.49 (1.92)	14.37 (0.80)	18.91 (0.90)	15.27 (0.41)	2.72 (0.08)	1.88 (0.11)	1.74 (0.14)	3.36 (0.27)	3.17 (0.34)	3.99 (0.13)	8.06 (1.00)	9.59 (0.94)	11.86 (0.96)	0.43 (0.05)	0.33 (0.01)	0.34 (0.02)	1.60 (0.12)	1.14 (0.06)	0.79 (0.06)
		BCDE	CDE	EF	ABCD	A	ABC	DE	E	E	CD	D	ABCD	CDEFG	BCDEF	ABC	BCD	CD	CD	B	CD	EF
May	C	41.17 (0.66)	39.33 (1.08)	36.22 (1.94)	4.84 (0.49)	6.51 (1.15)	5.50 (0.29)	8.96 (1.15)	7.10 (1.62)	6.68 (0.53)	5.35 (0.69)	4.95 (0.30)	5.09 (0.38)	8.48 (0.72)	9.64 (0.94)	11.65 (0.74)	0.63 (0.05)	0.52 (0.03)	0.44 (0.03)	0.87 (0.06)	0.83 (0.05)	0.68 (0.03)
		BCD	BCDE	CDE	H	EFGH	GH	AB	ABCD	ABCD	A	ABC	AB	CDEFG	BCDEF	ABCD	AB	BCD	BCD	CDE	DE	EFG
May	D	47.73 (3.64)	45.54 (3.67)	42.09 (2.04)	5.72 (0.70)	5.51 (0.91)	5.85 (0.70)	9.04 (1.51)	9.62 (2.09)	7.82 (1.35)	3.35 (0.28)	3.34 (0.26)	3.26 (0.28)	6.04 (0.28)	7.72 (0.35)	7.16 (0.52)	0.55 (0.04)	0.43 (0.02)	0.45 (0.03)	1.12 (0.10)	0.97 (0.01)	0.91 (0.04)
		BC	BC	BCD	FGH	GH	FGH	AB	A	ABC	CD	CD	D	EFGH	DEFGH	FGH	BC	BCD	BCD	CD	CDE	CDE

Anexo 6. Efectos significativos de los nutrientes en cada Zona (Z), Edad (Ed), Fecha (F) de las hojas de *A. germinans* en el manglar de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. (N=90)

Variable	Z	Ed	F	Ed x Z	Z x F	Ed x F	Ed x Z x F
Na	$F_{1,72}=3.3$ $p>0.074$	$F_{2,72}=71.8$ $p<0.0001$	$F_{2,72}=27.7$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=1.87$, $p>0.160$	$F_{2,2}=14.06$, $p<0.0001$	$F_{4,72}=20.68$, $p<0.0001$	$F_{4,72}=4.93$, $p<0.0014$
K	$F_{1,72}=47.1$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=3.9$, $p<0.023$	$F_{2,72}=111.5$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=0.40$, $p>0.670$	$F_{2,72}=11.31$, $p<0.0001$	$F_{4,72}=0.59$, $p>0.668$	$F_{2,72}=1.28$, $p>0.284$
Ca	$F_{1,72}=68.1$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=5.6$, $p<0.0054$	$F_{2,72}=2$, $p>0.05$	$F_{2,72}=0.02$, $p>0.974$	$F_{2,72}=4.4$, $p<0.0157$	$F_{4,72}=6.04$, $p<0.0003$	$F_{4,72}=0.62$, $p>0.643$
Mg	$F_{1,72}=39.3$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=51.3$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=25.7$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=4.52$, $p<0.014$	$F_{2,72}=2.64$, $p>0.077$	$F_{4,72}=4.81$, $p<0.0017$	$F_{4,72}=1.06$, $p>0.318$
P	$F_{1,72}=0.09$, $p>0.758$	$F_{2,72}=133.5$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=171.3$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=0.33$, $p>0.715$	$F_{2,72}=12.87$, $p<0.0001$	$F_{4,72}=18.99$, $p<0.0001$	$F_{4,72}=2.22$, $p>0.074$
Na/K	$F_{1,72}=0.4$ $p>0.517$	$F_{2,72}=8.2$, $p<0.0006$	$F_{2,72}=76.59$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=0.28$, $p>0.756$	$F_{2,72}=4.10$, $p<0.020$	$F_{4,72}=0.83$, $p>0.510$	$F_{4,72}=0.53$, $p>0.710$
Ca/Mg	$F_{1,72}=2.3$ $p>0.136$	$F_{2,72}=27.1$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=27.7$, $p<0.0001$	$F_{2,72}=2.79$, $p>0.067$	$F_{2,72}=0.19$, $p>0.819$	$F_{4,72}=1.64$, $p>0.173$	$F_{4,72}=1.00$, $p>0.410$

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.0001$, N.S.: $P>0.05$, no significativo

Anexo 7. Eficiencia de traslocación (en %) de la etapa joven a la madura; promedio, e.e. y mediana (sombreado) para cada zona y fecha de muestreo en las hojas de *A. germinans* del manglar de laguna de Tampamachoco, Veracruz (N=5).

Árbol	Fecha	Zona	RE%				
			%Na	%K	%Ca	%Mg	%P
1	1	Conservada	28.1	-361.9	-345.9	-650.4	-9.7
2	1	Conservada	32.6	-20.01	-162.9	-552.7	-6.5
3	1	Conservada	40.1	-17.0	-88.8	-251.7	25.6
4	1	Conservada	46.8	-6.07	-24.8	-177.4	37.8
5	1	Conservada	57.7	7.69	-10.6	-142.9	54.0
	Promedio		41.1	-79.4	-126.6	-355.0	20.2
	Error estándar		5.3	70.7	61.0	103.3	12.4
1	1	Deteriorada	23.8	-200.3	-330.8	-410.0	-35.4
2	1	Deteriorada	35.8	-132.7	-160.5	-395.9	-20.3
3	1	Deteriorada	42.6	-83.6	-146.0	-164.9	34.9
4	1	Deteriorada	57.6	-79.4	-139.6	-78.1	39.2
5	1	Deteriorada	62.2	-7.6	-50.4	-22.9	53.1
	Promedio		44.4	-100.7	-165.5	-214.4	14.3
	Error estándar		7	31.9	45.6	80.3	17.6
1	2	Conservada	-5.5	-122.8	-12.7	-101.7	-0.4
2	2	Conservada	10.3	-24.9	-4.2	-62.2	13.1
3	2	Conservada	42.2	30.1	5.6	-8.3	53.1
4	2	Conservada	49.0	36.0	14.0	3.6	67.6
5	2	Conservada	56.0	50.5	55.1	36.4	74.7
	Promedio		30.4	-6.2	11.5	-26.4	41.6
	Error estándar		11.9	31.8	11.7	24.6	14.9
1	2	Deteriorada	-41.1	-125.6	-42.9	-47.7	-28.4
2	2	Deteriorada	-14.4	-97.6	-3.5	-46.4	-8.6
3	2	Deteriorada	18.6	-12.1	6.0	-38.4	38.7
4	2	Deteriorada	23.0	-3.1	19.1	-8.8	45.9
5	2	Deteriorada	26.2	3.1	19.3	2.5	48.9
	Promedio		2.4	-47.1	-0.3	-27.7	19.3
	Error estándar		13.0	26.8	11.4	10.3	15.8
1	3	Conservada	-58.0	-159.9	-84.8	-134.1	-75.7
2	3	Conservada	-33.6	-88.6	-28.9	-37.6	-50.1

Transporte de nutrientes durante el desarrollo y senescencia de las hojas de *A. germinans*

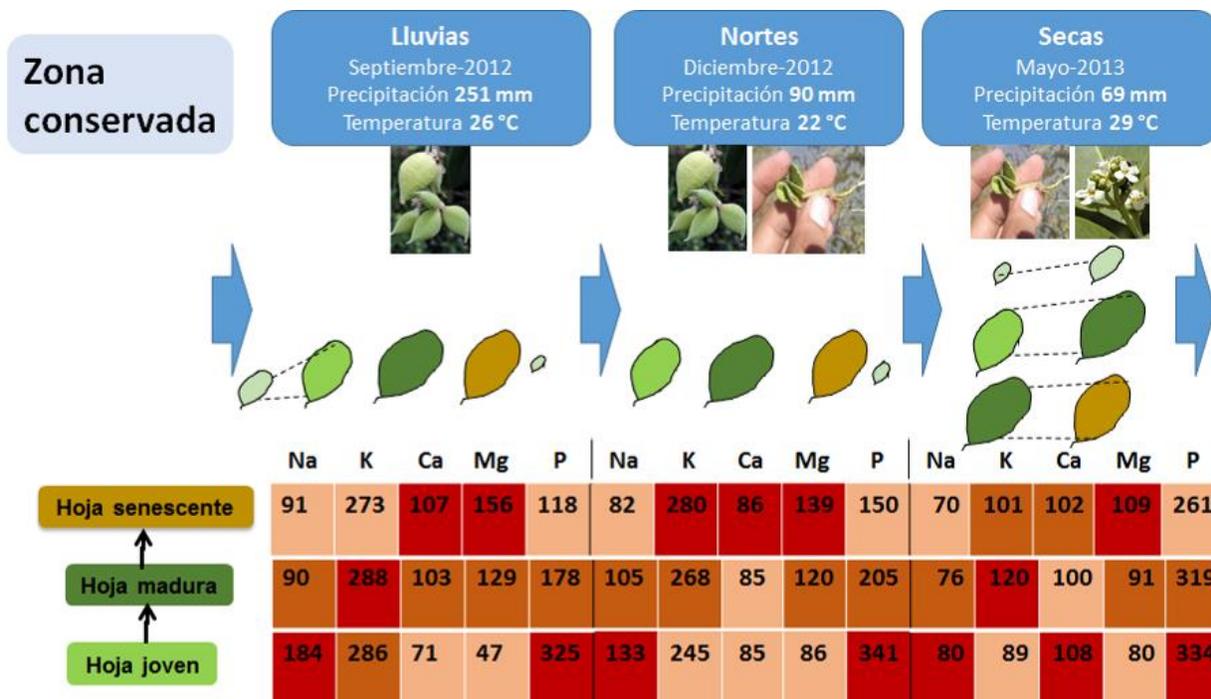
3	3	Conservada	-14.7	-68.5	-20.0	-36.0	-26.2
4	3	Conservada	-14.5	-28.2	-13.4	-27.3	-17.7
5	3	Conservada	-2.3	-16.3	14.9	-18.2	24.7
	Promedio		-24.6	-72.3	-26.4	-50.6	-29.0
	Error estándar		9.7	25.5	16.3	21.1	16.8
1	3	Deteriorada	-21.8	-18.3	-42.8	-47.7	-62.1
2	3	Deteriorada	6.3	-4.0	-7.1	-45.3	28.2
3	3	Deteriorada	26.2	9.2	9.4	-10.7	35.0
4	3	Deteriorada	28.6	38.5	34.7	2.7	38.3
5	3	Deteriorada	34.4	46.4	43.6	25.0	41.6
	Promedio		14.7	14.4	7.6	-15.2	16.2
	Error estándar		10.2	12.3	15.4	14	19.6

Anexo 8. Eficiencia de traslocación (en %) de la etapa madura a la senescente; promedio, e.e. y mediana (sombreado) para cada zona y fecha de muestreo en las hojas de *A. germinans* del manglar de laguna de Tampamachoco, Veracruz (N=5).

Árbol	Fecha	Zona	RE%				
			%Na	%K	%Ca	%Mg	%P
1	1	Conservada	3.7	12.0	-33.6	-43.0	20.8
2	1	Conservada	36.1	47.0	32.2	24.7	51.8
3	1	Conservada	45.6	48.8	41.8	34.1	61.5
4	1	Conservada	48.8	58.0	51.7	51.7	75.1
5	1	Conservada	54.4	61.7	69.8	53.1	77.4
	Promedio		37.7	45.5	32.4	24.1	57.3
	Error estándar		9.0	8.8	17.6	17.6	10.2
1	1	Deteriorada	8.8	4.2	-9.7	-12.5	9.0
2	1	Deteriorada	35.8	31.2	30.7	3.6	40.2
3	1	Deteriorada	41.9	44.3	47.4	18.8	68.7
4	1	Deteriorada	44.7	67.3	62.2	46.5	76.6
5	1	Deteriorada	63.0	66.7	61.4	60.0	82.3
	Promedio		38.8	42.7	38.4	23.2	55.3
	Error estándar		8.7	11.8	31.3	13.3	13.6
1	2	Conservada	0.5	-51.6	-39.3	-105.2	-6.8
2	2	Conservada	7.3	-14.8	-4.4	-18.0	-2.3

3	2	Conservada	21.0	-7.3	3.9	-5.6	34.5
4	2	Conservada	29.7	-1.4	4.6	3.2	43.7
5	2	Conservada	43.0	37.4	27.3	20.6	53.5
	Promedio		20.3	-7.5	-1.5	-21.0	24.5
	Error estándar		7.6	14.2	10.8	21.9	12.2
1	2	Deteriorada	12.0	-34.1	-16.3	-54.7	-19.5
2	2	Deteriorada	37.6	36.5	0.2	-0.1	36.4
3	2	Deteriorada	38.8	43.2	1.6	7.5	46.0
4	2	Deteriorada	58.5	51.2	7.7	16.1	67.6
5	2	Deteriorada	60.4	65.0	21.3	41.0	71.7
	Promedio		41.4	32.3	2.8	1.9	40.4
	Error estándar		8.7	17.2	6.0	15.7	16.3
1	3	Conservada	-6.6	-70.8	-16.1	-94.2	-2.1
2	3	Conservada	-5.6	-18.5	-13.7	-30.8	15.3
3	3	Conservada	10.8	10.1	-9.9	-7.7	23.5
4	3	Conservada	46.1	65.8	47.6	34.1	47.2
5	3	Conservada	58.5	66.4	48.8	47.1	62.9
	Promedio		20.6	10.6	11.3	-10.2	29.3
	Error estándar		13.4	26.1	15.0	25.2	11.5
1	3	Deteriorada	-37.8	-123.0	-57.0	-45.1	-61.9
2	3	Deteriorada	-18.6	-65.9	-23.4	-17.8	-25.8
3	3	Deteriorada	-16.3	-21.6	-7.0	-4.7	-8.0
4	3	Deteriorada	23.4	13.8	10.2	22.6	24.7
5	3	Deteriorada	27.9	43.3	30.6	28.8	35.9
	Promedio		-4.2	-30.7	-9.3	-3.2	-7.0
	Error estándar		12.7	29.4	14.9	13.5	17.6

Anexo 9. Contenido de nutrientes en tres edades de hojas de *A. germinans* del manglar de laguna de Tampamachoco, Veracruz, en una zona conservada durante tres épocas de muestreo. La intensidad del color rojo aumenta con la concentración del nutriente en la hoja. Se indica las temperaturas y precipitaciones medias de cada época, así como el mes en el que se tomaron las muestras. Las imágenes de las hojas indican la transición entre etapas foliares para cada temporada de muestreo.



Anexo 10. Contenido de nutrientes en tres edades de hojas de *A. germinans* del manglar de laguna de Tampamachoco, Veracruz, en una zona conservada durante tres épocas de muestreo. La intensidad del color rojo aumenta con la concentración del nutriente en la hoja. Se indica las temperaturas y precipitaciones medias de cada época, así como el mes en el que se tomaron las muestras. Las imágenes de las hojas indican la transición entre etapas foliares para cada temporada de muestreo.

