



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**VARIACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA-a EN
Rhizophora mangle Y *Avicennia germinans* EN LA COSTA NORTE
DE YUCATÁN**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
BLANCA CASTELLANOS BASTO

TUTOR PRINCIPAL
DR. RODOLFO RIOJA NIETO
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL

COMITÉ TUTOR:
DR. FRANCISCO FLORES VERDUGO
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, U. MAZATLÁN
DR. DANIEL ARCEO CARRANZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL
DR. CÉSAR BERLANGA ROBLES
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN ALIMENTACIÓN Y DESARROLLO A. C., MAZATLÁN
DR. JORGE HERRERA SILVEIRA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS-IPN, MÉRIDA

SISAL, YUCATÁN, AGOSTO, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**VARIACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA-a EN
Rhizophora mangle Y *Avicennia germinans* EN LA COSTA NORTE
DE YUCATÁN**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
BLANCA CASTELLANOS BASTO

TUTOR PRINCIPAL

DR. RODOLFO RIOJA NIETO
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL

COMITÉ TUTOR:

DR. FRANCISCO FLORES VERDUGO
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, U. MAZATLÁN

DR. DANIEL ARCEO CARRANZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL

DR. CÉSAR BERLANGA ROBLES
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN ALIMENTACIÓN Y DESARROLLO A. C., MAZATLÁN

DR. JORGE HERRERA SILVEIRA
CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS-IPN, MÉRIDA

SISAL, YUCATÁN, AGOSTO, 2018

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a CONACYT por la beca 463652 otorgada para la realización de los estudios de maestría y de la tesis.

Al Dr. Rodolfo Rioja Nieto, por aceptarme como su tutorada, su dirección y valiosas aportaciones para la mejora de la tesis.

Al laboratorio de Análisis Espacial de Zonas Costeras COSTALAB por el préstamo del equipo GER 1500 y de las instalaciones.

Al Dr. Jorge Herrera Silveira por su apoyo, asesoría y capacitación para una mejor comprensión en el tema. Y por sus valiosas contribuciones para la mejora de la tesis.

Al Dr. Francisco Flores Verdugo por su apoyo, asesoría y valiosas contribuciones a la tesis.

Al Dr. César Berlanga Robles por su apoyo, paciencia, asesoría y valiosas aportaciones a la tesis.

Al Dr. Daniel Arceo Carranza, por su asesoría en la toma de muestras en campo y sus aportaciones a la tesis. Por su apoyo con el programa PRIMER y Permanova, y su apoyo con literatura.

Al maestro Eduardo Pacheco por facilitarme el programa Matlab y R, e introducirme al lenguaje de programación.

Al Dr. Edgar Torres Irineo, por apoyarme, dirigirme en el uso de los GLM y proporcionarme literatura.

A los técnicos: Ana Ruiz, Alberto Sosa, Erick Barrera, Johnny Valdez, por su tiempo y apoyo en campo.

Al Dr. José Luis Hernández Stefanoni por su apoyo y motivación para continuar con los estudios.

Índice.	Página
1. Introducción.	1
2. Marco teórico.	
<hr/>	
2.1. Clasificación de los bosques de manglar.	4
2.2. Estructura de manglar en Sisal.	6
2.3. Factores influyentes en la distribución del manglar.	6
2.4. Factores que determinan la actividad fotosintética del mangle.	7
2.5. Determinación de la concentración de clorofila-a mediante métodos indirectos.	8
3. Antecedentes.	11
4. Hipótesis.	13
5. Objetivos.	14
6. Materiales y métodos.	
<hr/>	
6.1. Área de estudio.	15
6.2. Variables ambientales.	18
6.3. Variables estructurales.	18
6.4. Mediciones radiométricas.	19
6.5. Análisis estadísticos.	19
7. Resultados.	
<hr/>	
7.1. Variables ambientales.	21
7.2. Variables estructurales.	24
7.3. Concentración de clorofila-a.	26
7.4. Variación de la concentración de clorofila-a entre especies.	29
7.5. Variación de la concentración de clorofila-a entre sitios.	30
7.6. Efecto ambiental y estructural sobre la concentración de clorofila-a.	31
8. Discusión.	38
9. Conclusión.	43
REFERENCIAS	44

Índice de figuras	Página
Figura 1. Distribución del manglar en Yucatán.	3
Figura 2. Tipos ecológicos de manglar muestreados en Sisal.	6
Figura 3. Ubicación geográfica de Sisal.	15
Figura 4. Sitio de muestreo denominado “duna”.	16
Figura 5. Sitio de muestreo denominado “ciénaga”.	17
Figura 6. Nivel de inundación en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	21
Figura 7. Temperatura intersticial de los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	22
Figura 8. Salinidad intersticial de los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	22
Figura 9. Oxígeno disuelto del agua intersticial los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	23
Figura 10. Humedad ambiental registrada en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	23
Figura 11. Temperatura ambiente registrada en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	24
Figura 12. Altura de los individuos de <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Avicennia germinans</i> a lo largo del tiempo.	25
Figura 13. Diámetro del tronco de los individuos de <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Avicennia germinans</i> en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo.	25
Figura 14. Área basal de los individuos de <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Avicennia germinans</i> a lo largo del tiempo.	26
Figura 15. Concentración de clorofila-a de <i>Rhizophora mangle</i> en el tiempo.	27
Figura 16. Concentración de clorofila-a de <i>Avicennia germinans</i> en el tiempo.	27
Figura 17. Concentración de clorofila-a de las especies <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Avicennia germinans</i> en el sitio duna a lo largo del tiempo.	28
Figura 18. Concentración de clorofila-a de las especies <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Avicennia germinans</i> en el sitio ciénaga a lo largo del tiempo.	29
Figura 19. Prueba de disimilitud de la concentración de clorofila-a por factor especie.	30
Figura 20. Prueba de similitud de la concentración de clorofila-a por factor sitio.	31
Figura 21. Matriz de dispersión de la concentración de clorofila-a de las variables ambientales y de las variables estructurales.	32

Figura 22. Validación de los supuestos del modelo 1.	33
Figura 23. Regresión lineal de las variables explicativas contra los residuos del modelo 1.	34
Índice de tablas.	
Tabla 1. Valores de CC-a obtenidos para los sitios de manglar de Puerto Sisal.	29
tabla 2. Resultados del análisis de covarianza para el modelo 1 ajustado por medio del método no paramétrico Modelo Lineal Generalizado.	35
tabla 3. Resultados del análisis de covarianza para el modelo 2 ajustado.	36
tabla 4. Prueba de comparación múltiple de la concentración de clorofila-a por sitio y especie.	37

RESUMEN

La concentración de pigmentos relacionados con la productividad primaria, en específico la clorofila-a, puede ser determinada *in situ* mediante el uso de técnicas indirectas. Esto permite obtener información con una alta resolución temporal sobre la condición de la vegetación y esta a su vez relacionarla con diferentes factores como la variación ambiental. En el presente estudio se determinó la variación en la concentración de clorofila-a en dos especies de mangle a lo largo del tiempo. Los sitios se visitaron cada dos semanas durante un año en donde se obtuvieron mediciones radiométricas en la hoja de individuos de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* con un espectrofotoradiómetro portable en dos sitios en Puerto Sisal, Yucatán con diferentes características hidrológicas, y además se midieron variables estructurales y ambientales. Los individuos de *A. germinans* registraron un mayor diámetro a la altura del pecho (DAP) y área basal (AB), mientras que *R. mangle* registró los individuos más altos y con la mayor concentración de clorofila-a. Se obtuvo una variación significativa ($p < 0.05$) en la concentración de clorofila-a de acuerdo a la especie, al sitio y a lo largo del tiempo. Dicha variación se ve influenciada principalmente por el sitio (55.51%), seguido por el área basal (12.37%), la temporalidad (11.89%) y el nivel de inundación (2.16%).

Palabras clave: productividad primaria; determinación de clorofila-a *in situ*; *Rhizophora mangle*; *Avicennia germinans*; Yucatán, México.

ABSTRACT.

The concentration of pigments related to primary productivity, specifically chlorophyll-a can be determined *in situ* by indirect techniques. These techniques allow obtaining information with a high temporal resolution on the vegetation condition and relate to different factors like environmental variation. This field work determined the variation of chlorophyll-a concentration in two mangrove species over time. The sites were visited every two weeks for a year where leaf adaxial spectra of *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans* individuals were measured using a portable spectrophotometer in two sites of Sisal, Yucatan with different hydrological characteristics and structural and environmental variables were measured. The individuals of *A. germinans* recorded a greater diameter at breast height (DBH) and basal area (BA) while *R. mangle* recorded the highest individuals and the highest chlorophyll-a concentration. Significant difference ($p < 0.05$) were observed between the chlorophyll-a concentration of the species, sites and over time. The variation of chlorophyll-a concentration is influenced mainly by the site (55.51%), the basal area (12.37%), temporal resolution (11.89%) and flood level (2.16%).

Palabras clave: primary productivity; chlorophyll-a *in situ* determination; *Rhizophora mangle*; *Avicennia germinans*; Yucatán, México.

1. INTRODUCCIÓN

Los manglares se componen de plantas leñosas generalmente de 2 m a 25 m de altura, fanerógamas o espermatofitas (plantas vasculares que producen semillas). En ocasiones presentan alguna planta epífita (aérea) o parásita; son de hoja perenne, algo succulenta, con sistema radical que cumple la función de sostén en el fondo lodoso, poseen raíces aéreas respiratorias que les permite captar gases atmosféricos y transportarlos a las raíces que se encuentran en suelos poco oxigenados (CONABIO, 2008).

Los manglares presentan alta capacidad a la presión osmótica en tejidos (Rzedowski, 2006) y adaptaciones para tolerar la sal (Sánchez *et al.*, 2007), como la reducción de la conductancia estomática de la hoja provocado por la alta irradiancia solar y condiciones hipersalinas que influyen en su crecimiento y fisiología (Gilman *et al.*, 2008; Solarte María *et al.*, 2010). Son plantas halófitas facultativas (Sánchez *et al.*, 2007) con mecanismos de regulación de sales como la exclusión, en la cual las raíces evitan la entrada de sales; ultrafiltración, mecanismo de absorción selectiva; y excreción, o eliminación de sal por glándulas foliares especializadas (Naidoo, 1984; 1985; Cintron y Schaeffer-Novelli, 1985; Agraz-Hernández *et al.*, 2006).

Los manglares ofrecen una gama de bienes y servicios para el ser humano (Ewel *et al.*, 1998), especialmente a través de productos forestales (Spalding *et al.*, 2010), de pesca (Díaz-Gaxiola, 2011; Walters *et al.*, 2008) y de almacenaje de Carbono (Rodríguez-Zuñiga y Troche-Souza, 2015). Actúan como zonas de amortiguamiento contra eventos meteorológicos de elevada energía estabilizando la línea de costa, contribuyen a la formación de suelos controlando la erosión, tienen la capacidad de depuración y captación de contaminantes y de gases de efecto invernadero (IPCC, 2003; Donato *et al.*, 2011; Gómez-Aguilar León, 2013).

Los manglares son altamente productivos (Rodríguez-Zuñiga y Troche-Souza, 2015) con cerca de $2 \text{ t C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (McLeod *et al.*, 2011). Son generadores de gran cantidad de nutrientes y materia orgánica que es transportada por la marea hacia el mar o los cuerpos lagunares adyacentes (Herrera-Silveira, 1999; Flores-Verdugo *et al.*, 2007; Díaz-Gaxiola,

2011). Albergan gran variedad de flora y fauna silvestre (Flores-Verdugo *et al.*, 2007), funcionan como zonas de alimentación, refugio y crianza de especies de importancia comercial (Robertson y Duke, 1990; Jennerjahn e Ittekkot, 2002; Dittmar *et al.*, 2006; Díaz Gaxiola, 2011). Así mismo, poseen alto valor estético y recreativo (CONABIO, 2008). En términos financieros su valor supera con creces cualquier uso alternativo cuando se considera a mediano o largo plazo (Spalding *et al.*, 2010).

En México se encuentra la cuarta mayor superficie de manglar en el mundo (Giri *et al.*, 2011), registrando seis especies de las cuales *Rhizophora mangle* L. (mangle rojo), *Laguncularia racemosa* L. Gaertn (mangle blanco), *Avicennia germinans* L. (mangle negro), *Conocarpus erectus* L. (botoncillo) son las más comunes (Rodríguez-Zúñiga y Troche-Souza, 2015). En el país se cuenta con una superficie aproximada de 775 555 has, de los cuales el 12.01% equivalente a 93 171 ha corresponden al litoral costero de Yucatán (Valderrama-Landeros *et al.*, 2017).

En esta región, los bosques de manglar están asociados a los sistemas lagunares de la Reserva Federal de la Biósfera Ría Celestún, Reserva Federal de la Biósfera Ría Lagartos, a la Reserva Estatal El Palmar, a la Reserva Estatal Bocas de Dzilam, Reserva Estatal Ciénagas y manglares de la costa norte de Yucatán y al Estero de Ría Lagartos (Fig. 1). Todas las especies de manglar están sujetas a protección especial de acuerdo a la NOM-O59 SEMARNAT-2010 y reguladas en cuanto a su preservación, conservación, aprovechamiento sustentable y restauración a través de la NOM-022 SEMARNAT-2003 (CONABIO, 2008; 2009; CONAFOR, 2013; SEDUMA, 2018).

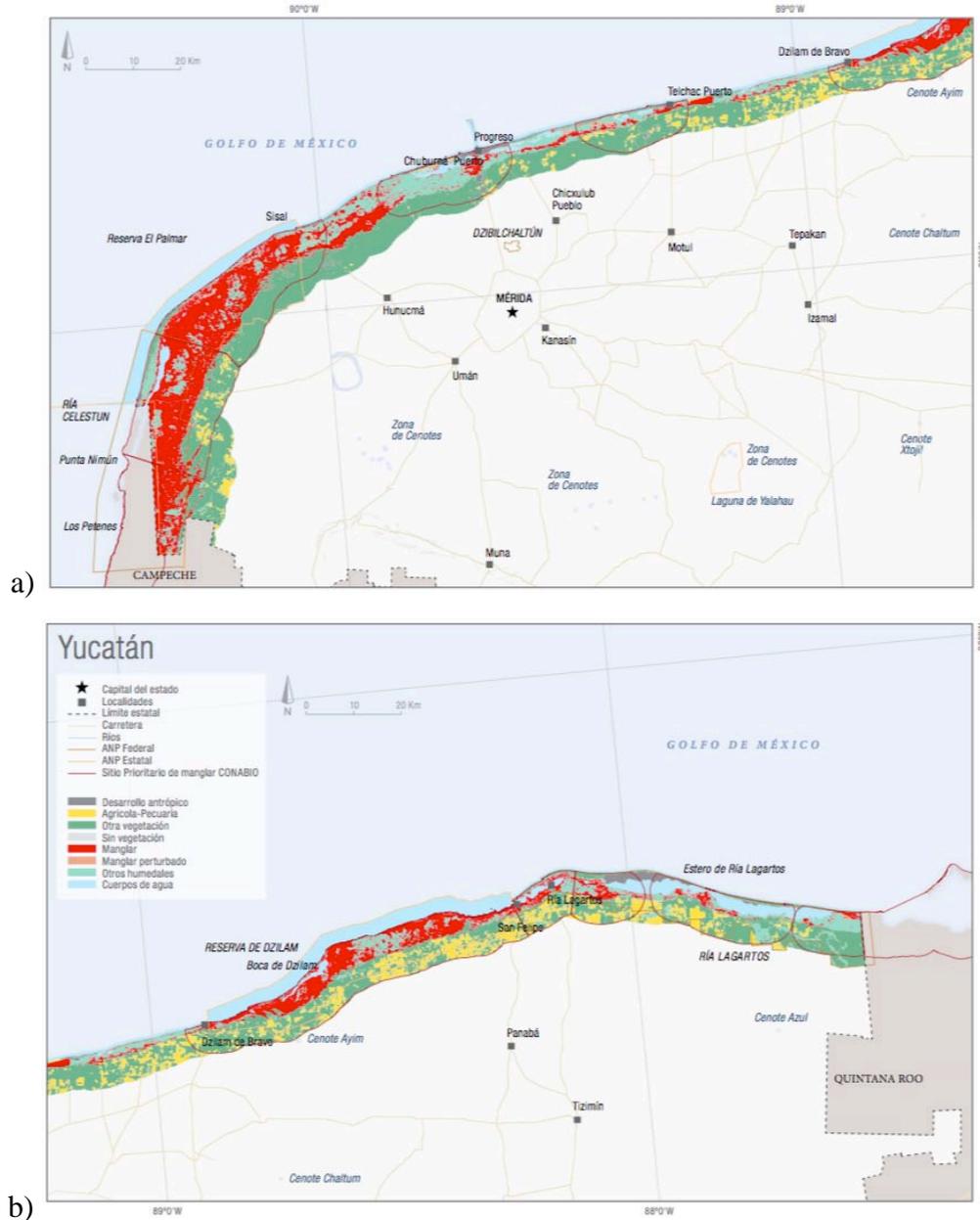


Figura 1 (a y b). Distribución de manglar en Yucatán, obtenido de CONABIO, (2015).

A pesar que las especies de manglar son perennes, su concentración de clorofila presenta variaciones estacionales (Pastor-Guzmán *et al.*, 2015). Los patrones temporales de la productividad primaria neta del manglar se vinculan a la estructura del dosel y clima (Escobar y Maass, 2008). Dada la importancia que estos sitios presentan, es necesario determinar los factores que afectan principalmente sobre la condición vegetal de los sitios de manglar. Y su relación de la concentración de clorofila-a (CC-a) de las especies con sus características estructurales, del ambiente, los sitios en los que se encuentran y la temporalidad.

2. MARCO TEÓRICO.

2.1. Clasificación de los bosques de manglar.

Existen distintas clasificaciones de los bosques de manglar basados en las características geomorfológicas de las regiones en donde se distribuyen, las características ecológicas y las unidades de hábitat, las cuales se describen brevemente en esta sección.

Twilley y colaboradores (1998), describen los patrones de estructura y función de los manglares mediante un esquema integral jerárquico de acuerdo con: a) su distribución global o regional, b) el tipo de ambiente geomorfológico, c) el tipo ecológico, considerando la comunidad vegetal y d) las unidades de hábitat (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2018).

La distribución global de manglar se caracteriza en cuanto a una clasificación geomorfológica global de los ambientes en función al intervalo de marea, materia orgánica del suelo y materia total suspendida. Se divide en tres categorías: 1) Minerogénicos con alta amplitud de mareas, 2) Minerogénicos con baja amplitud de mareas, y 3) Organogénicos con baja amplitud de mareas (Balke y Fries, 2016).

En México, la distribución regional de los manglares está caracterizada por un criterio geopolítico, el cual, el Sistema de Monitoreo de los Manglares de México (SMMM) utiliza para generar las estadísticas sobre su extensión. El SMMM establece cinco regiones: 1) Pacífico norte (Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa y Nayarit), 2) Pacífico centro (Jalisco, Colima, Michoacán), 3) Pacífico sur (Guerrero, Oaxaca y Chiapas), 4) Golfo de México (Tamaulipas, Veracruz y Tabasco), 5) Península de Yucatán (Campeche, Yucatán y Quintana Roo) (CONABIO/USAID, 2005; Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2013).

En cuanto al ambiente geomorfológico, Thom (1984), propone que los ambientes van en función del origen del sedimento (terrágeno o alóctono y carbonatado o autóctono), el proceso costero dominante (fluvial, marea, oleaje, mixto, mixto fluvial y marea, mixto oleaje y marea de baja intensidad) y la geofoma inicial por un ambiente deltaico, laguna de barrera con delta al interior, ambiente deltaico con laguna(s) costera(s), valles de río inundado abierto

(estuarino), plataformas carbonatadas, ambientes detrás de barrera móvil, arena, guijarros, terraplén de detritus de coral, y bahías con o sin barrera (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2018).

Por otro lado, el ambiente ecológico conforma diferentes comunidades de especies de acuerdo con la interacción entre la hidrología y la topografía, conformando unidades de hábitat asociadas al tipo de suelo, la disponibilidad de nutrientes y los factores que causan estrés ambiental, como la salinidad y el tiempo de exposición a la sequía o a la frecuencia de inundación (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2018).

La descripción ecológica de las comunidades descrito por Lugo y Snedaker (1974), identifican a las comunidades de manglar con base en sus características estructurales, producción de hojarasca, tasa de degradación y exportación de detritus, relacionando la fisonomía de los bosques de manglar con la topografía, los patrones locales de marea y drenaje terrestre superficial. Estos autores proponen la siguiente clasificación: 1) bosque ribereño, 2) bosque de franja, 3) bosque sobre inundado, 4) bosque de cuenca, 5) bosque enano. Posteriormente, Cintron y colaboradores (1985), redujeron esta la clasificación a tres tipos: franja, ribereño y cuenca. De acuerdo a esta última clasificación, el manglar de franja crece en contacto directo con el mar, dónde el aporte de nutrientes es limitado, permitiendo al manglar alcanzar menores alturas comparado con el ribereño y de cuenca. El manglar ribereño se establece en la porción estuarina, dónde el agua salada se mezcla con el agua dulce, por lo que la salinidad es menor a la del agua del mar y recibe gran cantidad de nutrientes y minerales. El manglar de cuenca se desarrolla en sitios con drenaje pobre y predominio de intrusión salina, dónde el flujo de agua es principalmente estacional y permanece estancado por periodos relativamente largos.

La unidad de hábitat a su vez, se clasifica de acuerdo al estrato de la vegetación, considerando la altura promedio del dosel en: 1) arbustivo, cuando la altura es menor a los dos metros y, 2) arbóreo, cuando la altura es mayor a los dos metros, subdividido en bajo (2 m a 10 m), mediano (10 m a 20 m), y alto (>20 m) (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2018).

2.2. Estructura de manglar en Sisal.

En Sisal, localizado en la península de Yucatán, México, se observan diferentes tipos ecológicos de manglar a escala local (Fig. 2) definidos por su estructura forestal e hidroperiodo: 1) manglar de franja, que se encuentran a la orilla del agua y son inundados por las mareas; 2) manglar de cuenca, distribuido en zonas internas bajas inundadas; 3) manglar chaparro, con altura promedio de entre 1.5 m y 2 m y se encuentran en condiciones con limitación de nutrientes en el sedimento y alta salinidad; 4) manglar de Petén, asociado a cuerpos de agua conocidos como ojos de agua. Este tipo de manglar adquiere mayores alturas debido a las elevadas concentraciones de nutrientes, baja salinidad y suelos con mayor materia orgánica (Agraz-Hernández *et al.*, 2006).

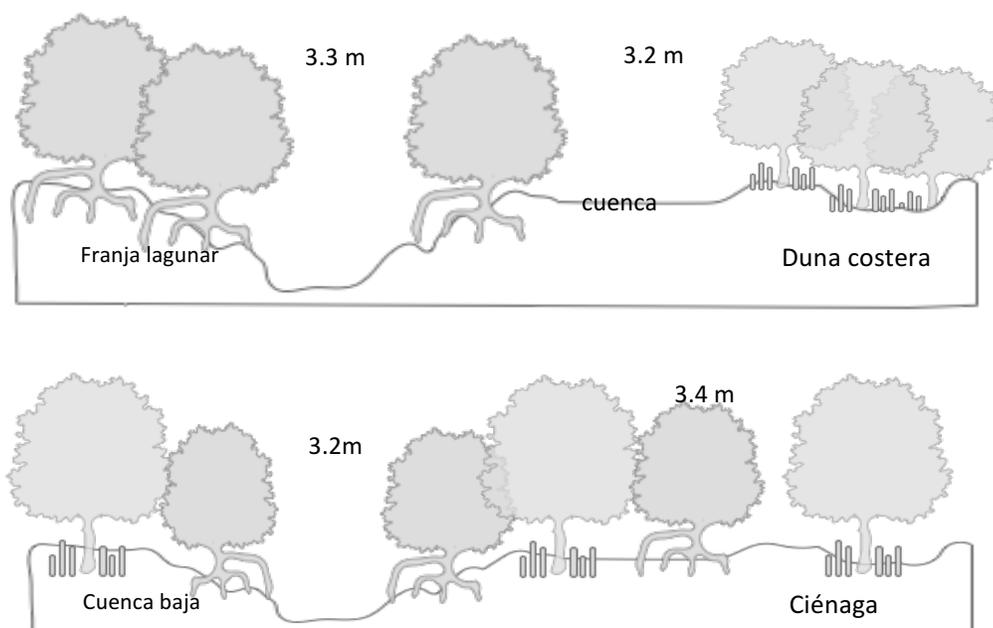


Figura 2. Tipos ecológicos de manglar muestreados en Sisal.

2.3. Factores influyentes en la distribución del manglar.

La distribución del manglar está determinada por cuatro factores clave principales: 1) el marco geofísico general, basado en la historia de la superficie terrestre, del nivel medio del mar, el clima y las mareas, 2) el control geomorfológico determinado por los procesos de sedimentación y erosión, dominancia de procesos continentales, costeros y de micro topografía; 3) el factor hidrológico, determinado por el hidroperiodo y el aporte y calidad de agua, contribuyendo al transporte, deposición y acumulación o erosión de los sedimentos, y 4)

el factor biológico organizado en niveles jerárquicos: individuos (adaptación), poblaciones (migración y extinción local) y comunidades (interacciones inter e intraespecíficas) (Thom, 1984; Duke *et al.*, 1998).

Los factores biológicos pueden tener mayor influencia a escala local (Arita y Rodríguez, 2001), debido a que los procesos poblacionales y de las interacciones intra e interespecíficas de las especies, les confiere a las comunidades su fisonomía, estructura y función (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2018). Por el contrario, los factores físicos del ambiente en cambio, tienden a tener una mayor importancia a escala global (Arita y Rodríguez, 2001). La alta tasa de evaporación y la obtención de agua pueden combinarse para aumentar la salinidad de los suelos, que se traduce en zonas caracterizadas por un estado hipersalino del sistema, donde la escasa precipitación y la alta temperatura, favorecen los procesos de evaporación, sometiendo al mangle a estrés hídrico y salino (Agraz-Hernández, 1999; Ridd y Stieglitz, 2002; Moroyoqui- Rojo y Flores-Verdugo, 2007).

El hidroperiodo es el resultado de la frecuencia y duración de la inundación, que determina las condiciones de oxidación/reducción (Lewis, 1982; Mitsch y Gosselink, 2000), provocado por las mareas, ríos y escurrimientos, así como de las áreas de inundación afectadas por las fluctuaciones del nivel freático y de la acreción (Flores-Verdugo *et al.*, 1995; Rico-Gray y Palacios, 1996; Martínez *et al.*, 1997; Agraz-Hernández, 1999; Méndez, 2003). Las condiciones impuestas por el hidroperiodo crean condiciones físicas y químicas que afectan la anaerobiosis del suelo, la acumulación de materia orgánica, la disponibilidad de nutrientes, la riqueza y composición de especies, y la productividad primaria (Flores-Verdugo *et al.*, 2007).

La cobertura de manglar y su dinámica estacional no es del todo entendida. Para el área de Sisal, los factores ambientales más importantes en relación con el cambio en la cobertura de manglar parecen estar relacionados con la temporada climática (Pastor Guzmán *et al.*, 2015).

2.4. Factores que determinan la actividad fotosintética del mangle.

Los factores del ambiente de mayor influencia en la fotosíntesis de la planta son la variación de la incidencia de irradiación, la temperatura, la humedad y los cambios de estación (Schulze

y Caldwell, 1994; Flores-de-Santiago Francisco *et al.*, 2012). El proceso fotosintético en la hoja de mangle es determinante para su crecimiento y fisiología (Solarte María *et al.*, 2010), ya que el metabolismo vegetal se ve afectado mediante la reducción de la conductancia estomática provocado por la alta irradiancia solar y las condiciones hipersalinas que a su vez influyen en su crecimiento (Gilman *et al.*, 2008). Por esta razón, la concentración de pigmentación en la hoja de mangle se relaciona al estrés fisiológico (Flores-Verdugo *et al.*, 2015), determinado por la disponibilidad de agua (Jiménez y Sauter, 1991), la salinidad presente (Zaldívar-Jiménez *et al.*, 2004), los periodos de inundación (Jiménez y Sauter, 1991) y a la influencia del clima (Flores-Verdugo *et al.*, 2015).

De igual manera, la fotosíntesis depende de la configuración de la hoja. La clorofila está organizada en estructuras captadoras de luz, denominados complejos antena, unidos a proteínas y conectados a los fotosistemas (I y II) a través de un centro de reacción (Manrique-Reol, 2003) para la conversión de energía lumínica a energía química que conducen al almacenamiento de compuestos de alto poder calórico (González *et al.*, 2014). La concentración de clorofila (CC) está dada por la concentración de clorofila-a (CC-a) esencial en la fase energética y la concentración de clorofila-b (CC-b) que captura la luz a diferente longitud de onda.

El pigmento contenido en la hoja varía de acuerdo a la cantidad de radiación solar absorbida por lo que una CC baja limita directamente la actividad fotosintética y producción primaria (Gilbert *et al.*, 1997; Peñuelas y Fillela 1998; Richardson *et al.*, 2002; Flores-de-Santiago *et al.*, 2013; Wollschlaeger *et al.*, 2014; Zeng y Duoliang, 2015). El color verde de la clorofila se debe a la capacidad de la hoja de absorber las fracciones roja y azul de la luz solar, transmitiendo colores cuya mezcla apreciamos en diversos tonos de verde (Manrique-Reol, 2003).

2.5. Determinación de la concentración de clorofila mediante métodos indirectos.

La CC-a de las especies de manglar, puede ser determinada mediante mediciones espectrales y ecuaciones radiométricas de modelos empíricos (Pastor-Guzmán *et al.*, 2015). Las herramientas más comunes para determinar la tasa de fotosíntesis, el estado de los procesos

fotoquímicos de la fotosíntesis y el contenido de pigmentos, son el IRGA (analizador de gases en infrarrojo), el fluorómetro y el espectrofotoradiómetro (medidor de clorofila *in situ*) (Solarte María *et al.*, 2010).

El uso del espectrofotoradiómetro portable es la técnica más práctica comparado con aquellas que requieren colectas de la hoja, solventes y traslado a laboratorio, cuando el tiempo es clave en la variación del estado natural del contenido de pigmentos (Pastor-Guzmán *et al.*, 2015). El espectrofotoradiómetro detecta el haz espectral incidente de la muestra a una longitud de onda seleccionada (Weidner y Jack, 1980). La energía radiada se caracteriza por el tamaño (longitud de onda en μm) y frecuencia (número de ondas por unidad de tiempo en Hz) que puede ser reflejada, absorbida o transmitida. Si la proporción del flujo radiante reflejado, absorbido o transmitido es muy diferente a los distintos rasgos de la superficie, entonces es posible identificar objetos de acuerdo a sus propiedades espectrales (Alonso *et al.*, 1999; Mullan Daniel, 2012).

La cantidad de energía que es absorbida y reflejada por la hoja, está en función del aumento de emisión en bandas térmicas y depende de la pigmentación en la hoja, su estructura celular, del contenido de humedad en la hoja (Hernández-Palma, 2011), y del ángulo de iluminación (Goel y Thompson, 2000; Houborg y Anderson, 2009). La región infra roja cercana (NIR) se relaciona a la estructura de la hoja, la región del infra rojo medio (MIR) al contenido de agua y la porción de luz visible radiada, se relaciona al contenido/concentración de pigmentos (Zhang *et al.*, 2014). La coloración verde tiene base en una alta reflectancia en longitudes de onda que corresponde al verde; en las proporciones azul y roja la radiación es fuertemente absorbida por los pigmentos presentes en los cloroplastos, mientras que la radiación en el infrarrojo es fuertemente reflejada por el aire presente en el parénquima esponjoso de las hojas (Tiner *et al.*, 2015). Mientras más desarrollado esté el tejido, mayor será la reflectancia (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2005).

Existen alternativas para seleccionar la mejor técnica de estimación de CC, ya sea por medio del cálculo de los Índices de Vegetación (IV) o a través de modelos de transferencia radiativa (Goel y Thompson, 2000; Houborg y Anderson, 2009), que permiten la conversión

de las lecturas de reflectancia por medio de equipos portátiles a valores de CC (Pastor-Guzmán *et al.*, 2015). Diversos autores (Markwell *et al.*, 1995; Richardson *et al.*, 2002; Rücker *et al.*, 2006; Houborg *et al.*, 2009; Marenco *et al.*, 2009; Coste *et al.*, 2010; Mielke *et al.*, 2010; Ling *et al.*, 2011; Brito *et al.*, 2011; Cerovic *et al.*, 2012; Pastor-Guzmán *et al.*, 2015), reportan ecuaciones de calibración para la predicción de la CC a nivel de hoja con el uso del Spad-502 Minolta. De éstos, únicamente Connelly (1997), reporta ecuaciones específicas para la especie *R. mangle*. Sin embargo, de todas las ecuaciones de calibración reportadas en la literatura, la ecuación propuesta por Pastor-Guzmán *et al.* (2015), determina una mejor asociación entre la CC de las hojas de manglar con los IV y en especial con el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada verde (NDVIgreen).

La dificultad relacionada con el uso de las ecuaciones de calibración, como el caso de la sobre posición de información en algunas bandas (Gitelson y Merzlyak, 2003; Dash y Curran, 2004), se resuelve por medio del cálculo de los IV, en dónde se realizan combinaciones aritméticas de dos o más bandas espectrales sobre una característica en particular (Blackburn, 2005). Esto se debe a que la relación que existe entre los IV y la CC a nivel hoja y espacial se explica por la variabilidad de la información de acuerdo a las diferencias estructurales entre las especies de manglar y el efecto que cada una tiene en la reflectancia de sus hojas.

Otro problema que surge al tratar de estimar la CC en especies de manglar por medio del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), es que este IV se aplica empleando la banda roja (650-690 nm). Sin embargo, los dos pigmentos responsables de la fotosíntesis (clorofila a y clorofila b), se encuentran en el rango del espectro verde, entre las dos regiones azul (460-480 nm) y roja (650-690). Lo que hace que el NDVIgreen sea más sensible al correlacionarse con la CC y por lo tanto de mayor utilidad para la predicción de la CC (Pastor-Guzmán *et al.*, 2015).

3. ANTECEDENTES.

Distintos trabajos han explorado la respuesta espectral de las especies de manglar en relación con la concentración de pigmentos en hoja. Alonso y colaboradores (1999), concluyeron que el nivel de reflectancia se asocia a los tipos de pigmento, en un 65% por la CC-a, 29% por la xantofila y 6% por los carotenos, la estructura de la hoja y al contenido de humedad. Wang Le y Sousa Wayne (2009), estudiaron la reflectancia espectral de la hoja de mangle de un bosque dominado por *A. germinans*, *L. racemosa* y *R. mangle*. Demostraron que las bandas de longitudes 780, 790, 800, 1480, 1530, y 1550 nm son las más útiles para la clasificación de las especies. Panigraphy y colaboradores (2012), evaluaron las características espectrales de la superficie de la hoja de *A. alba*, *A. marina*, *R. mucronata* y *Caseolaris sonneratia*, demostrando diferencia entre ellas. Zhang y colaboradores (2012), evaluaron la relación del contenido de pigmentos: CC-a, CC-b, carotenoides totales y la reflectancia de la hoja de *A. germinans* y *R. mangle*, encontrando relación entre la respuesta espectral y los niveles totales de pigmentos contenidos en la hoja; la banda roja (739 a 742 nm) demostró ser mejor predictor de contenido de pigmentos en condiciones de salud y estrés. Flores de Santiago y colaboradores (2012), determinaron que los patrones de precipitación afectan directamente a la variación de la CC, resultando en un incremento durante lluvias para *L. racemosa*, *R. mangle*, y *A. germinans*. Así mismo, los índices de vegetación que utilizan la banda roja son mejores predictores para caracterizar la estacionalidad en el contenido de CC en las especies *A. germinans*, *L. racemosa* y *R. Mangle* (Flores de Santiago, et al., 2013). Alonso y colaboradores (2014), determinaron que la respuesta espectral de la vegetación fotosintéticamente activa, se caracteriza por una baja reflectancia en la región visible debido a las fuertes bandas de absorción que poseen los pigmentos fotosintéticos, principalmente carotenos y CC-a en un rango de 504nm y 680nm, y por una alta reflectancia en el NIR relacionado con la morfología de la hoja, lo que permite diferenciarla de otro tipo de elementos. Zhang y colaboradores (2014), determinaron que las bandas 520, 560, 650, 710, 760, 2100 y 2230 nm corresponden a la región para la absorción de concentración de clorofila y la banda roja (739 a 742 nm) para almidón, celulosa, nitrógeno y proteína de las especies *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa*. Pastor-Guzmán y colaboradores (2015), probaron que la capacidad de banda espectral de 705-750 nm y el cálculo de Índices de Vegetación son buenos predictores para el contenido de CC-a a diferentes escalas en especies de manglar. Estos

autores, encontraron que las características espectrales foliares para las regiones visibles y del Infra-rojo cercano del espectro presentan una alta sensibilidad al índice NDVIgreen comparado con otros índices para el cálculo de CC mediante la ecuación de calibración $Y = -54.545 + 149.39x$. En dicho trabajo se evaluó la correlación de diversos índices de vegetación, calculados a partir de los valores de reflectancia medidos en campo a nivel hoja en cuatro especies de manglar presentes en Sisal y Celestún, con el uso de un SPAD-502. Posteriormente, los valores de reflectancia obtenidos fueron transformados a valores de CC mediante las distintas fórmulas reportadas para especies de manglar. De las fórmulas utilizadas, la anteriormente descrita mostró un alto nivel de confianza y una mayor correlación (80.5%) para el cálculo de CC mediante el uso del NDVIgreen. Bartolo-Mateos (2015), determina que la salinidad en sitios estables y deteriorados dentro de la Reserva Ecológica de la CTPALM en Tuxpan, Veracruz varía de acuerdo a la época del año y del sitio. Se encontró que *A. germinans* es una especie altamente tolerante al estrés causado por los cambios de salinidad en el tiempo. Flores-Verdugo y colaboradores (2015), examinaron los cambios hidrológicos y de irradiación de *A. germinans* en condiciones hipersalinas. Sus resultados indican que el crecimiento de las plántulas es óptimo donde reciben aproximadamente un 50% de la atenuación solar. Así mismo, en manglares sanos no se encontró un cambio estacional evidente que favorezca al crecimiento de las plántulas. Flores-de-Santiago y colaboradores (2016), examinaron la relación estacional entre la reflectancia (400-1000 nm) y el contenido de pigmentos de la hoja en *A. germinans*, *L. racemosa* y *R. mangle* bajo condiciones de estrés y salud en dos estaciones: secas y lluvias. Los resultados indican que la condición de estrés marca mayor variabilidad en el contenido de CC-a durante secas. Es probable que la fotosíntesis en el mangle estresado se deba a una mayor frecuencia de saturación de luz, ya que cualquier exceso de luz presenta un desperdicio y da origen a la fotoinhibición y otros efectos nocivos. Si bien existe una gran cantidad de literatura relacionada con las características espectrales de las hojas de manglar, son escasos los trabajos que incluyan los valores de concentración de CC-a considerando distintas temporadas y condiciones ambientales. En el presente trabajo se explora si existe relación de la concentración de clorofila-a (CC-a) de dos especies de mangle, *R. mangle* y *A. germinans*, con variables ambientales y estructurales, y su variación en el tiempo en dos sitios de muestreo, uno perturbado y otro en condiciones naturales.

4. HIPÓTESIS.

Debido a la alta vulnerabilidad de la respuesta espectral de las hojas de mangle con los cambios temporales de la incidencia de irradiación, de la condición climática, a las características locales de los sitios, y a las características fisiológicas de las especies, se espera encontrar que la concentración de clorofila-a de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* varíe de acuerdo a la especie, al sitio y a lo largo del tiempo.

5. OBJETIVOS.

5.1. General.

- Analizar la variación temporal de la CC-a de *R. mangle* y *A. germinans* en dos sitios de la costa Norte de Yucatán con diferente régimen hidrológico y evaluar su relación con las características estructurales de las especies, ambientales y locales.

5.2. Particulares.

- Caracterizar los sitios seleccionados con base en su salinidad intersticial, temperatura intersticial, oxígeno disuelto, temperatura, humedad relativa del aire y nivel de inundación.
- Determinar las variables estructurales de altura, DAP y área basal de los manglares en los dos sitios seleccionados.
- Analizar la reflectancia de las hojas de *R. mangle* y *A. germinans* y determinar los valores de CC-a de cada una de las especies.
- Determinar la variación espacio temporal de la CC-a de las especies y la relación con las variables ambientales y estructurales.

6. MATERIALES Y MÉTODOS.

6.1. Área de estudio.

La localidad de Sisal se ubica sobre las coordenadas 21°09'55" N, 90°01'50" O, en el litoral nor-poniente del Estado de Yucatán, en la región marítima denominada Golfo de México, dentro de los límites de la Reserva Estatal “Ciénagas y manglares de la costa norte de Yucatán, al extremo Este de la Reserva Estatal “El Palmar” (Fig. 3). El puerto de Sisal pertenece al Municipio de Hunucmá y fue construido sobre la franja arenosa que divide el mar con la ciénaga. Por tierra se encuentra a 63 km de la ciudad de Mérida y por mar a 40 km del puerto de Progreso (SEMAR, 2015).

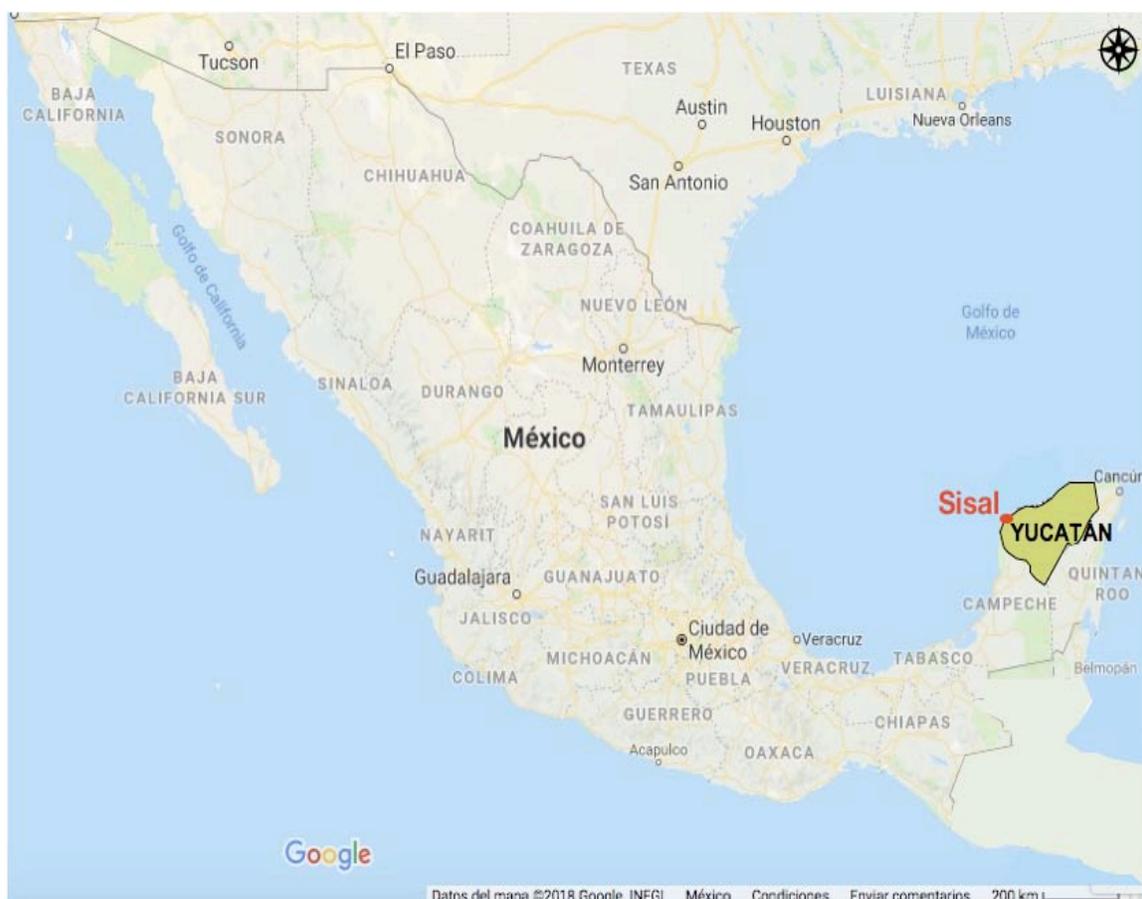


Figura 3. Ubicación geográfica de Sisal 21°09'55" N, 90°01'50" O. Modificado de Google earth (2018.).

El clima en Sisal es el más seco de los semiáridos presente en Yucatán, es cálido con lluvia en verano y presenta brisas marinas y vientos provenientes del Sur y Oeste (Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994; Orellana-Lanza *et al.*, 2010), con una temperatura media anual de

25.6°C (SEMAR, 2015). La alta temperatura se debe a la fuerte influencia que ejerce la corriente Ecuatorial Norte que durante la mitad caliente del año almacena gran cantidad de calor. Durante la mitad fresca del año la temperatura es abatida sensiblemente por el paso de los frentes fríos que inician a finales de Septiembre (Orellana-Lanza *et al.*, 2010). Una de las características más constantes, es el hecho de que las estaciones hídricas del año están mejor marcadas que las térmicas (Rzedowski, 2006). De esta manera, el patrón climático se divide en secas (marzo-mayo), lluvias (junio-octubre) y nortes (noviembre-febrero), con una precipitación de 300 a 600 mm anuales (Orellana-Lanza *et al.*, 2010).

Para este estudio se seleccionaron dos sitios de manglar para realizar las mediciones a lo largo del tiempo. El primer sitio denominado como “duna” se ubica al interior de las instalaciones de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en Sisal (Fig. 4) establecido sobre la duna costera. El suelo no presenta materia orgánica, es de tipo calizo cárstico formado por arenas finas y medias, con algunos depósitos de concha. Las irregularidades en la topografía del terreno han inducido a la formación de una depresión somera que permite el estancamiento de agua proveniente de las lluvias y descargas temporales de los estanques de manejo y cría de peces. En este sitio se observan las especies *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa*.



Figura 4. Sitio de muestreo denominado “duna” dentro de las instalaciones de la UNAM en Sisal.

El segundo sitio es un manglar de cuenca baja. Se encuentra dentro un humedal costero localmente conocido como “Ciénaga” que topográficamente carece de elevaciones significativas (SEMAR, 2015). Se ubica al sur de las instalaciones de la UNAM a unos 700 metros del puerto de abrigo y 20 metros del sistema “Petén Pila”. El tipo de suelo es arcilloso con escasa materia orgánica que evita la rápida filtración del agua hacia el subsuelo y facilita su estancamiento. Se clasifica como carso-tectónico de planicie palustre costera de inundación de evolución reciente (Bautista *et al.*, 2005). No presenta entrada de agua de mar. El cuerpo de agua es estacionalmente inundado. Su nivel de inundación está determinado principalmente por la precipitación pluvial y descargas de agua terrestres (Zaldivar-Jimenez *et al.*, 2004; Zavala-Hidalgo y Fernández-Eguiarte, 2004). Presenta un intervalo periódico de mareas menor a 30 cm (Agraz-Hernández *et al.*, 2006), del afloramiento de agua proveniente del Petén Pila ubicado más al sur del sitio. En este sitio se presentan las especies *R. mangle* y *A. germinans*, sin asociación de otro tipo de especies (Fig. 5). En adelante este sitio será referido como “ciénaga”



Figura 5. Sitio de muestreo denominado “ciénaga”, el cual se encuentra a 20 metros del Petén Pila, cercano al puerto de abrigo de Sisal.

Se llevaron a cabo visitas quincenales en los dos sitios de muestreo en el periodo del 28 de septiembre de 2016 al 13 de septiembre de 2017. Durante cada campaña se obtuvieron mediciones ambientales, estructurales y radiométricas, las cuales se describen en las siguientes secciones.

6.2. Variables ambientales.

Al llegar a cada uno de los sitios se extrajeron muestras de agua intersticial para la medición de parámetros fisicoquímicos, con la finalidad de evitar alterar las lecturas con el paso del muestreo. De acuerdo al procedimiento de muestreo del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (CONAFOR, 2015), la muestra se extrajo con un sifón y jeringa (60 ml). El sifón consiste en un tubo de acrílico de 30 mm de diámetro y 50 cm de largo, perforado en un extremo y conectado al otro con una manguera de plástico. Una vez obtenida la muestra se midió la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto con una sonda multiparamétrica YSI modelo Pro 2030. La temperatura y humedad relativa del ambiente también se obtuvieron utilizando un anemómetro AMPROBE modelo TMA40-A. El nivel de inundación en los sitios se monitoreó con una estaca fija y graduada, y se estableció la medida observada en la primera campaña como el nivel de referencia (n_0).

6.3. Variables estructurales.

Para cada sitio de muestreo se obtuvieron mediciones de tres individuos pertenecientes a las especies *R. mangle* y *A. germinans*, respectivamente. Estos individuos seleccionados aleatoriamente, fueron muestreados en cada campaña a lo largo del periodo de estudio. La altura de los individuos se obtuvo con un hipsómetro marca HAGLÖF modelo Vertex IV HS102. El equipo calcula la altura mediante variables trigonométricas obtenidas al medir el ángulo y la distancia por medio de ultrasonido y un sensor de inclinación. El diámetro a la altura del pecho (DAP) se midió con un Vernier, considerando el tronco principal (Kauffman Boone *et al.*, 2013). Con el DAP obtenido se calculó el área basal (AB) de acuerdo a la guía de campo para la identificación de los manglares en México (Agraz-Hernández *et al.*, 2006):

$$AB = (r^2)(\pi), \text{ donde } r = \frac{DAP}{2}$$

6.4. Mediciones radiométricas.

En cada campaña se seleccionaron aleatoriamente 15 hojas en la zona alta del dosel y 15 hojas en la parte media de cada individuo muestreado, obteniendo en total 30 hojas por individuo. Por cada hoja se obtuvieron mediciones radiométricas de la reflectancia sin causar daño a la hoja. Para la medición radiométrica se utilizó un espectrofotoradiómetro portátil modelo GER 1500 equipado con la sonda leaf-clip, un panel de calibración integrado y un cable de fibra óptica. La lectura radiométrica se calibró cada 5 mediciones con un panel de reflectancia Spectralon. Para cada hoja se obtuvieron lecturas de 512 bandas (350 a 1050 nm) con resolución de 3.2 nm. Los valores de reflectancia de las 30 hojas por individuo se promediaron para calcular el NDVIgreen de cada uno de los tiempos de muestreo. De acuerdo con Gitelson *et al.* (1996), se utilizó la siguiente fórmula:

$$NDVIgreen = \frac{(\rho_{NIR} - \rho_{GREEN})}{(\rho_{NIR} + \rho_{GREEN})}$$

donde ρ_{NIR} para este caso corresponde al valor promedio de reflectancia en la longitud de onda en el Infrarrojo cercano (750 nm) y ρ_{GREEN} corresponde al valor promedio de reflectancia en la longitud de onda visible del verde (550 nm). Posteriormente, los valores del NDVIgreen se transformaron a concentración de Clorofila a (CC-a) utilizando la ecuación de Pastor-Guzmán *et al.* (2015):

$$CCa = -54.545 + 149.39x$$

Donde 'x' corresponde al valor NDVIgreen obtenido. La selección de la fórmula para el cálculo de CC-a con el uso del Índice de Vegetación NDVIgreen se basó en los resultados obtenidos por Pastor-Guzmán *et al.* (2015).

6.5. Análisis estadístico.

Se llevó a cabo un Análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) y un análisis cluster en Primer v7 (Clarke y Gorley, 2015), para determinar las diferencias en la CC-a entre especies y sitios mediante la clasificación de los individuos en grupos. La matriz de la CC-a se normalizó

y se generó la matriz de similitud de acuerdo con Kruskal (1964), considerando la distancia euclídeana de los factores especie y sitio. Para el factor especie se utilizaron dos grupos: especie *R. mangle* (Rm) y especie *A. germinans* (Ag). Para el factor sitio se determinaron los grupos: sitio duna y sitio ciénaga. En ambos análisis se aplicó la bondad de ajuste de la regresión mediante el cálculo del estrés. No todos los datos se ajustaron a una distribución normal, y ninguna transformación cambió esta condición, por lo tanto, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) con el programa R (R Core Team, 2017) para determinar la significancia de las variaciones con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ en la CC-a de las especies, entre los sitios y a lo largo del tiempo, así como su relación con las variables ambientales y estructurales descritas. En el primer modelo (modelo 1) se consideraron todas las variables que pudieran explicar la variación en la CC-a (temperatura intersticial, salinidad intersticial, oxígeno disuelto, nivel de inundación, humedad relativa del ambiente, temperatura ambiente, diámetro a la altura del pecho, área basal, altura, y los factores: sitios, especies y tiempo). Al no cumplirse con los supuestos de normalidad, homogeneidad e independencia, se utilizó una distribución de errores tipo Gamma en las variables dependientes, un coeficiente de variación constante y una función de ligadura logarítmica (log) (McCullagh y Nelder. 1989). Posteriormente, se realizó un análisis de covarianza con la prueba de “Fisher” para determinar la cantidad de varianza explicada por el modelo (Zuur *et al.*, 2009).

Con el objetivo de obtener el modelo más parsimonioso (modelo 2), se empleó el criterio de información Akaike (AIC) (Akaike, 1974; Zuur *et al.*, 2009), con selección de eliminación. Cada etapa eliminó la variable menos influyente según el contraste individual, comparando los modelos con la hipótesis nula (H_0) “las medias poblacionales normalmente distribuidas con desviación estándar y varianza, son iguales”. Con el modelo 2 obtenido, se realizó un análisis de covarianzas con la prueba de “Fisher” para determinar las relaciones significativas ($\alpha = 0.05$) entre las variables ambientales y estructurales y la CC-a. Se empleó la prueba de hipótesis de comparación por pares post hoc “TUKEY” para determinar si la CC-a varía entre las especies, los sitios y a lo largo del tiempo.

7. RESULTADOS.

7.1. Variables ambientales.

En la primera campaña se registró un nivel de inundación (n_0) de 0.47 m para el sitio duna y de 0.44 m para el sitio ciénaga, las cuáles se tomaron como referencia para la variación en el nivel de inundación de los sitios. Se observa el rango de variación temporal en el nivel de inundación de - 0.15 a 0.23 m para el sitio duna y de - 0.16 a 0.38 m para el sitio ciénaga. Se hace la observación que de mayo a junio no se encontró agua en el sitio ciénaga (Fig. 6). En ambos sitios el cambio de nivel de inundación es relativamente similar. De acuerdo con el registro puntual, en el sitio duna se observó un nivel máximo de inundación de 0.54 m en junio y un nivel mínimo de inundación de 0.03 m en mayo. En el caso de la ciénaga, la máxima inundación registró un nivel de 0.60 m en enero y un nivel mínimo de 0.20 m en abril.

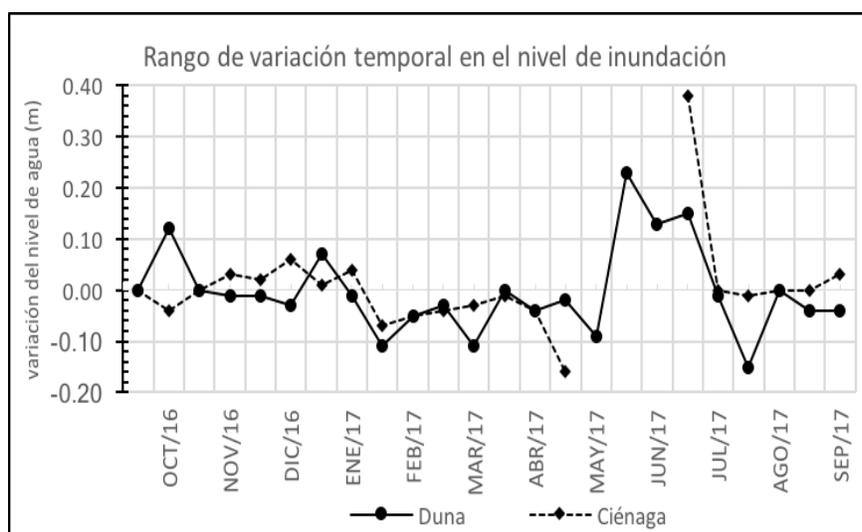


Figura 6. Rango de variación temporal en el nivel de inundación en los sitios de muestreo. La línea negra representa la variación en el nivel de inundación del sitio duna y la punteada, en el sitio ciénaga. El valor de 0 corresponde a la primera observación obtenida al inicio del periodo de muestreo.

La tendencia en la variación de la temperatura intersticial fue similar en ambos sitios (Fig. 7). En el sitio duna se registró una máxima de 30.7 °C en abril y una mínima de 20.4 °C en enero. En el sitio ciénaga, la temperatura intersticial registró una máxima de 36.1 °C en agosto y una mínima de 24.3 °C también en enero. Durante el periodo de mayo a junio, la falta de agua en el sitio ciénaga no permitió que se colectaran muestras del agua intersticial y se realizaran las lecturas de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto.

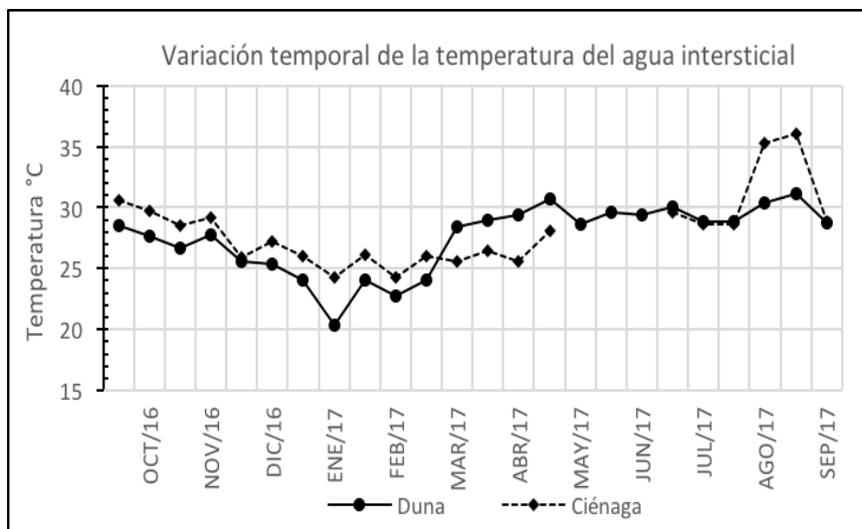


Figura 7. Temperatura intersticial de los sitios de muestreo a lo largo del tiempo. La línea negra representa la variación de la temperatura intersticial del sitio duna y la punteada, del sitio ciénaga.

La salinidad en el sitio duna registró un valor máximo de 34.6% en marzo y mínimo de 19.5% en agosto. En el sitio ciénaga, se registró un máximo de 44.8% a finales de septiembre y mínimo de 0.6% en julio. La salinidad en los sitios registró un promedio anual de 28.53% y de 22.0% para los sitios duna y ciénaga respectivamente (Fig. 8).

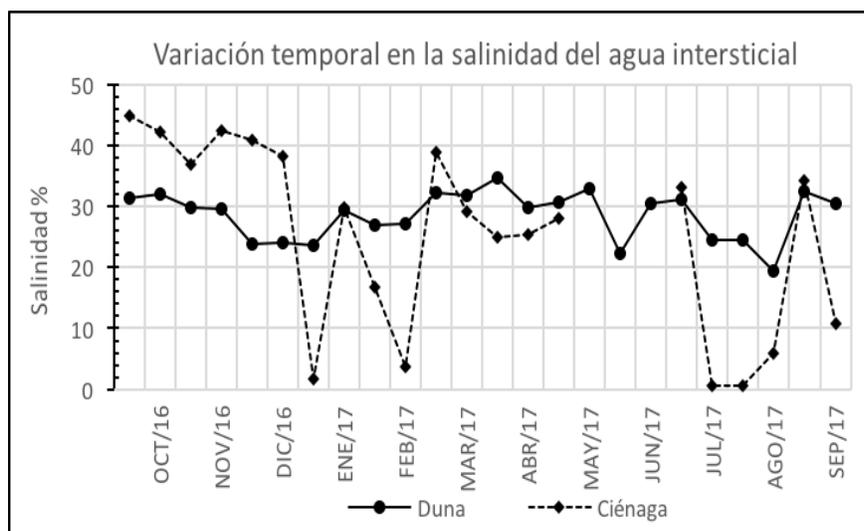


Figura 8. Salinidad intersticial de los sitios de muestreo a lo largo del tiempo. La línea negra representa la variación en la salinidad intersticial del sitio duna y la punteada del sitio ciénaga.

La variación temporal del oxígeno disuelto muestra una variación distinta entre sitios (Fig. 9). En el sitio duna se registró un valor máximo de 7.3% y mínimo de 2.3%, ambos en

septiembre de 2016 y 2017, respectivamente. En el sitio ciénaga los valores fueron menores, registrándose un máximo de 4.4% en diciembre y un mínimo de 0.1% en abril.

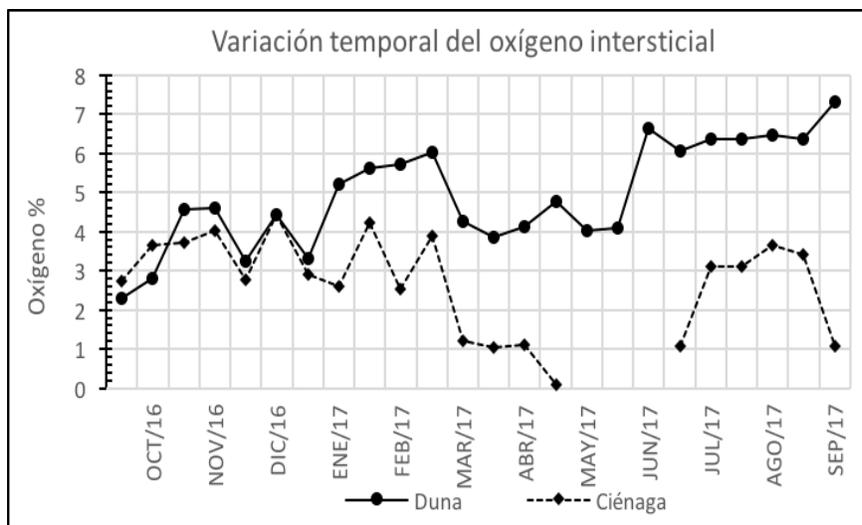


Figura 9. Oxígeno disuelto del agua intersticial de los sitios de muestreo a lo largo del tiempo. La línea negra representa la variación del oxígeno intersticial disuelto del sitio duna y la punteada del sitio ciénaga.

La humedad relativa del ambiente siguió un patrón muy similar en ambos sitios a lo largo del tiempo (Fig. 10). En el sitio duna se registró un valor máximo de 74.8% en agosto y un mínimo 30.1% en abril. En el sitio ciénaga se registró un valor máximo de 81.1% también en agosto y un mínimo de 42.1% en mayo.

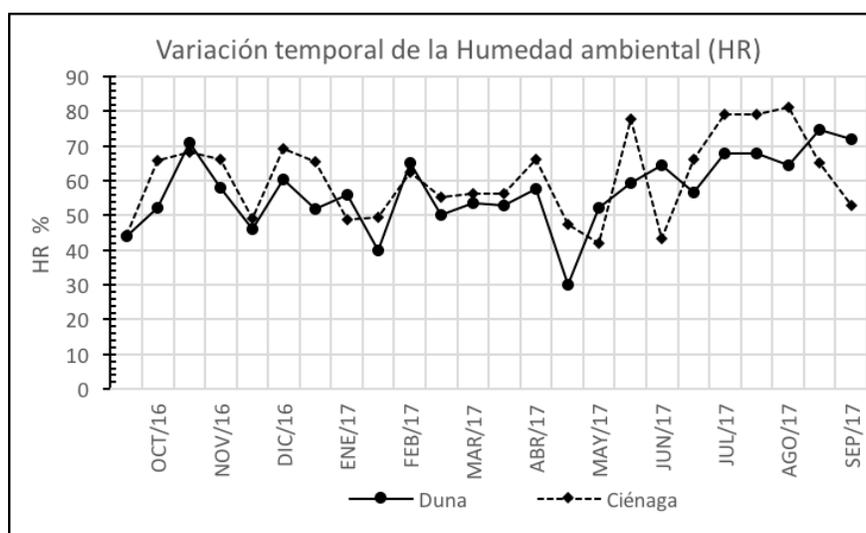


Figura 10. Humedad ambiental registrada en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo. La línea negra representa la variación de la humedad ambiental del sitio duna y la punteada al sitio ciénaga.

La temperatura ambiental fue muy similar en ambos sitios (Fig. 11). En el sitio duna se registró una máxima de 38.2°C en octubre y una mínima de 23.2°C en enero. En el sitio ciénaga se registró una máxima de 38.8°C en septiembre y una mínima de 24.7°C también en enero.

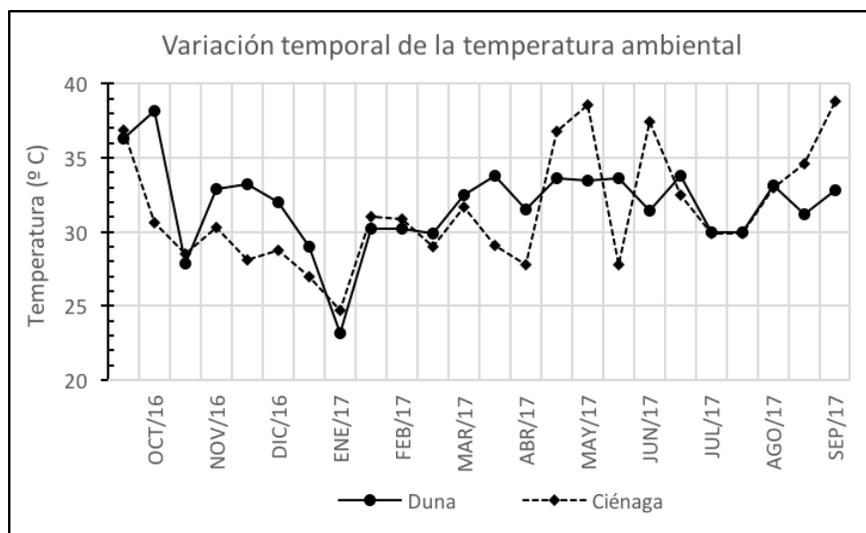


Figura 11. Temperatura ambiente registrada en los sitios de muestreo en el tiempo. La línea negra representa la variación de la temperatura ambiental del sitio duna y la punteada, al sitio ciénaga.

7.2. Variables estructurales.

En general, los individuos muestreados presentaron condiciones saludables sin herbivoría ni hojas secas. Durante la temporada de secas (de marzo a mayo) se observó la tala de algunos individuos cercanos a la zona de muestreo del sitio ciénaga. En el sitio duna los individuos presentaron alturas constantes a lo largo del tiempo. Los individuos de *R. mangle* registraron alturas de 2.7 m a 3.3 m y los de *A. germinans* de 2.5 m a 3.2 m. En el sitio ciénaga, los individuos de *R. mangle* registraron alturas de 2.5 m a 3.2 m y los de *A. germinans* de 2.4 m a 3.4 m (Fig. 12). Si bien se observa disminución en la altura para algunos individuos, ésta se atribuye a errores en la medición, los cuales fueron < 4 cm.

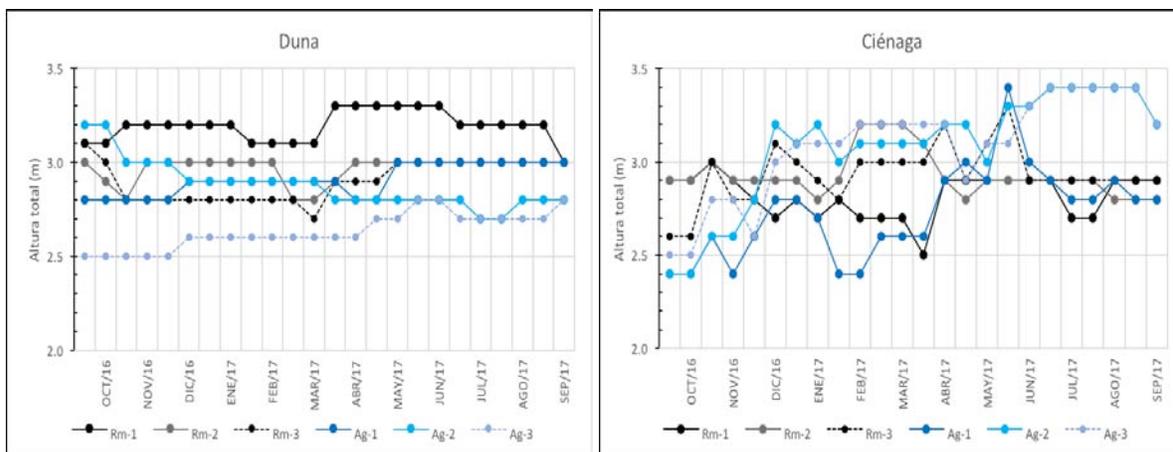


Figura 12. Altura máxima de los individuos de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* a lo largo del tiempo. Las líneas de color representan la variación de las alturas en el tiempo. El tono gris representa a los individuos de *Rhizophora mangle* y el azul a los de *Avicennia germinans*.

En el sitio duna se registran valores del DAP de 2.6 cm a 4.2 cm para los individuos de *R. mangle* y de 3.1 cm a 4.7 cm para los de *A. germinans*. En el sitio ciénaga, los valores del DAP de *R. mangle* registraron valores de 1.9 cm a 3.3 cm y los de *A. germinans* de 4.3 cm a 6.0 cm. En ambos sitios se observan que *A. germinans* registra el mayor DAP (Fig. 13).

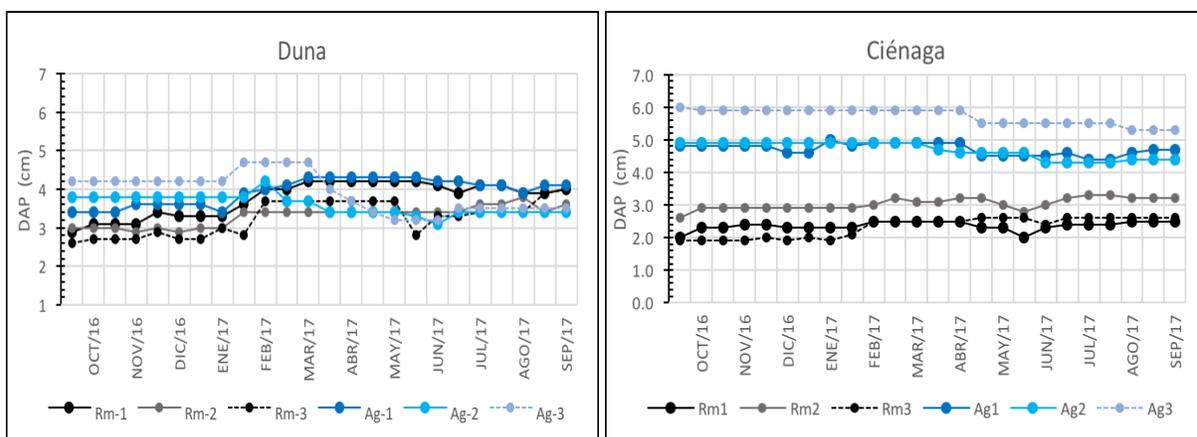


Figura 13. Diámetro del tronco de los individuos de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo. Las líneas de color representan la variación del DAP de los individuos en el tiempo. El tono gris representa a los individuos de *Rhizophora mangle* y el azul a los de *Avicennia germinans*.

Los valores del AB del sitio duna fueron muy similares en contraste con el sitio Ciénaga, dónde se observaron mayores diferencias (Fig. 14). Los individuos de *R. mangle* en el sitio duna registraron un AB de 5.3 cm^2 a 13.9 cm^2 y los de *A. germinans* un AB de 7.5 cm^2 a 17.3 cm^2 . En el sitio ciénaga los individuos de *R. mangle* muestreados registraron un AB

menor de 2.8 cm^2 a 8.6 cm^2 que los de *A. germinans* de 14.5 cm^2 a 28.3 cm^2 . En general, los de *A. germinans* registraron el AB más alto de los sitios.

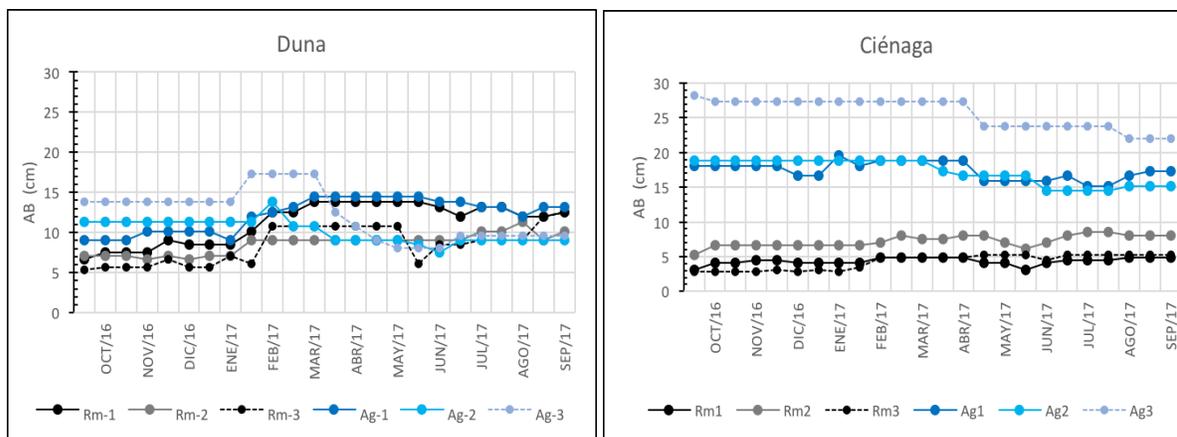


Figura 14 Área Basal de los individuos de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* en los sitios de muestreo a lo largo del tiempo. Las líneas de color representan la variación del AB de los individuos en el tiempo. El tono gris representa a los individuos de *Rhizophora mangle* y el azul a los de *Avicennia germinans*.

7.3. Concentración de clorofila-a.

Los individuos de *R. mangle* y de *A. germinans* de los sitios duna y ciénaga presentaron una curva espectral de vegetación sana (Anexo I). De las dos especies, los individuos de *A. germinans* presentaron una mayor reflectancia en la región visible.

La tendencia de la variación temporal de la CC-a de *R. mangle* es similar en ambos sitios (Fig. 15). Sin embargo, se observa una diferenciación sutil de los valores de la CC-a por sitio. En el sitio duna se registró una máxima CC-a de $44.81 \mu\text{g cm}^{-2}$ en marzo y una mínima de $24.0 \mu\text{g cm}^{-2}$ en febrero. En el sitio ciénaga se registró una máxima CC-a de $36.27 \mu\text{g cm}^{-2}$ en diciembre y una mínima de $17.48 \mu\text{g cm}^{-2}$ en abril.

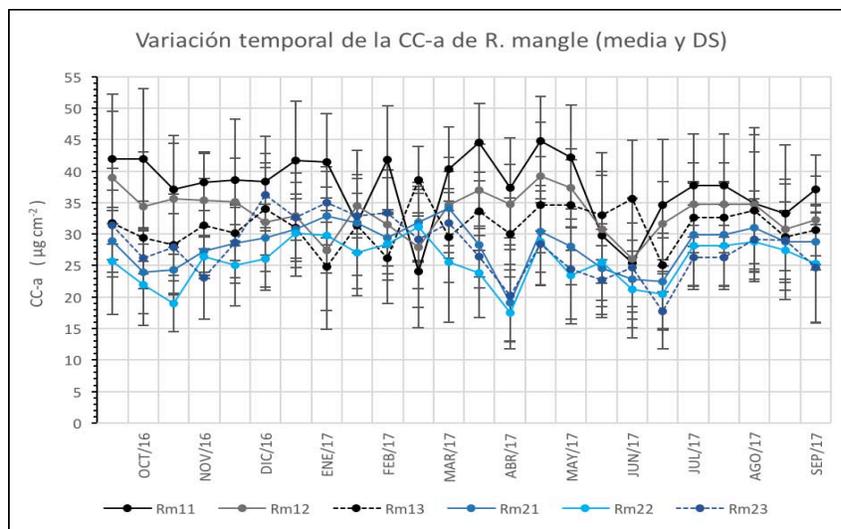


Figura 15. Concentración de clorofila-a de *R. mangle* en el tiempo. Los colores grises representan a los individuos del sitio duna y los azules a los individuos del sitio ciénaga. Los intervalos de error representan la desviación estándar.

La tendencia en la variación temporal de la CC-a de *A. germinans* es muy similar en ambos sitios (Fig. 16). La CC-a de los individuos es similar, con excepción de un individuo del sitio ciénaga que presentó la CC-a más alta de todos. En el sitio duna se registró una CC-a máxima de $28.59 \mu\text{g cm}^{-2}$ en julio y una mínima de $4.85 \mu\text{g cm}^{-2}$ en febrero. En el sitio ciénaga se registró, la CC-a máxima fue de $35.33 \mu\text{g cm}^{-2}$ en diciembre y la mínima de $9.55 \mu\text{g cm}^{-2}$ en abril. La máxima CC-a se registró en el sitio ciénaga.

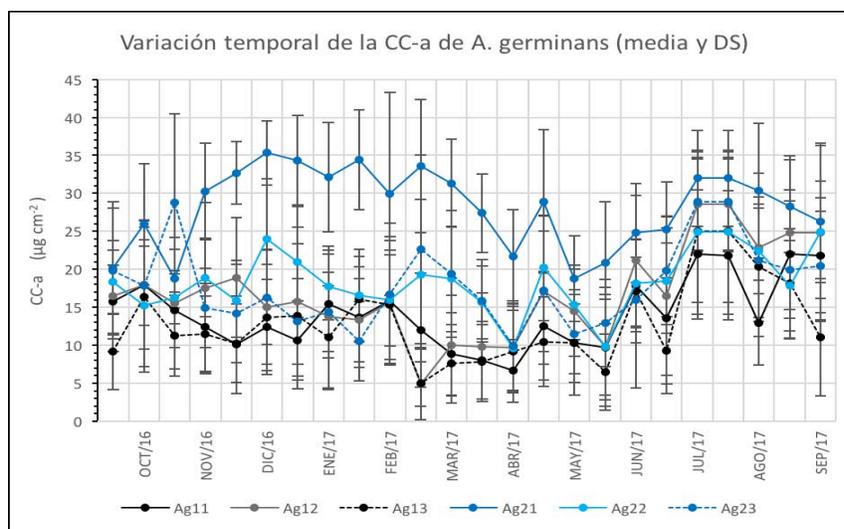


Figura 16. Concentración de clorofila-a de *A. germinans* en el tiempo. Los colores grises representan a los individuos del sitio duna y los azules a los individuos del sitio ciénaga. Los intervalos de error representan la desviación estándar.

La variación temporal de la CC-a en el sitio duna presenta una clara diferencia en los valores de la CC-a acuerdo a la especie (Fig. 17). Los individuos de *R. mangle* registraron una mayor CC-a de 24.0-44.81 $\mu\text{g cm}^{-2}$ y los de *A. germinans* una menor CC-a de 4.85-28.59 $\mu\text{g cm}^{-2}$.

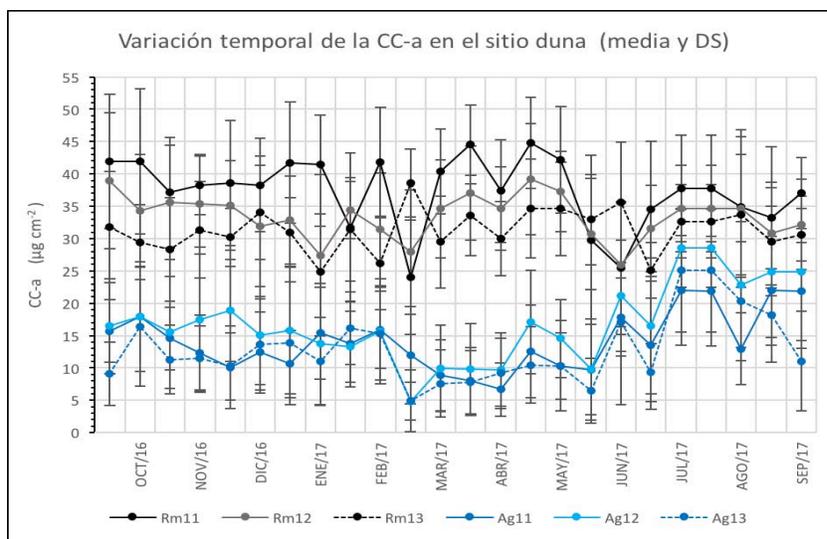


Figura 17. Concentración de clorofila-a de las especies *R. mangle* y *A. germinans* en el sitio duna a lo largo del tiempo. Los colores grises representan a los individuos de la especie *R. mangle* y los azules a los individuos de la especie *A. germinans*. Los intervalos de error representan la desviación estándar.

En el sitio ciénaga, por el contrario, la separación de los valores de la CC-a por especie no es muy clara (Fig. 18). A partir de diciembre 2016 a junio 2017, los valores de la CC-a de las especies se separan. Los individuos de *R. mangle* registraron una mayor CC-a de 17.48-36.27 $\mu\text{g cm}^{-2}$ y los de *A. germinans* una menor CC-a de 9.55-35.33 $\mu\text{g cm}^{-2}$ exceptuando con un individuo que presenta valores similares de 18.79-35.33 $\mu\text{g cm}^{-2}$ a los de *R. mangle* a lo largo del tiempo.

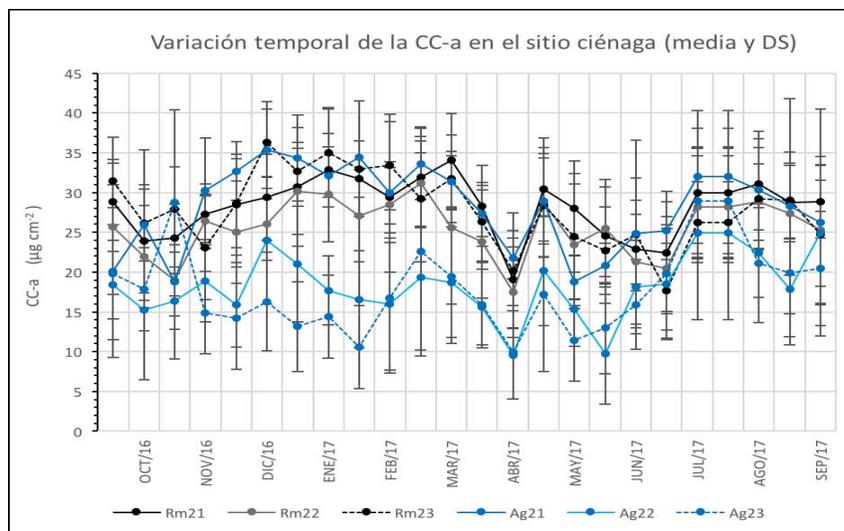


Figura 18. Concentración de clorofila-a de las especies *R. mangle* y *A. germinans* en el sitio ciénaga a lo largo del tiempo. Los colores grises representan a los individuos de la especie *R. mangle* y los azules a los individuos de la especie *A. germinans*. Los intervalos de error representan la desviación estándar.

El promedio anual por sitio registró una CC-a de $34.06 \mu\text{g cm}^{-2}$ para los individuos de *R. mangle* y de $14.76 \mu\text{g cm}^{-2}$ para los de *A. germinans* del sitio duna. En el sitio ciénaga se registró un promedio anual de $27.23 \mu\text{g cm}^{-2}$ para los de *R. mangle* y de $21.50 \mu\text{g cm}^{-2}$ para los de *A. germinans* (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de CC-a $\mu\text{g cm}^{-2}$ obtenidos para los sitios de manglar de Puerto Sisal, Yucatán (2016-2017). En dónde 2015, corresponde a los valores registrados por Pastor y colaboradores, (2015).

	2016-2017				2015	
	<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Avicennia germinans</i>	<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Avicennia germinans</i>	<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Avicennia germinans</i>
	Duna	ciénaga	duna	ciénaga		
min	24.0	4.85	17.48	9.55	22.28	20.35
max	44.81	28.59	36.27	35.33	96.14	82.81
media	34.06	27.23	14.76	21.50	59.21	51.58

7.4. Variación en la concentración de clorofila-a entre especies.

El análisis MDS representó gráficamente a 2 conjuntos de similitud del 92% de acuerdo al criterio: CC-a por especie, con un valor de estrés de 0.01 excelente para la bondad del ajuste. Ag se refiere a los individuos de la especie *A. germinans* y Rm a los de *R. mangle*. El análisis

también representó a 2 subconjuntos con un porcentaje de similitud del 96% de acuerdo al criterio: CC-a por sitio. La numeración 11, 12, 13 representa a los individuos del sitio duna y el 21, 22, 23 a los del sitio ciénaga (Fig. 19). En el gráfico se observa, con excepción de un individuo (Ag21), que hay diferencia en la CC-a entre las especies. En donde Ag21 corresponde a un individuo de *A. germinans* del sitio ciénaga.

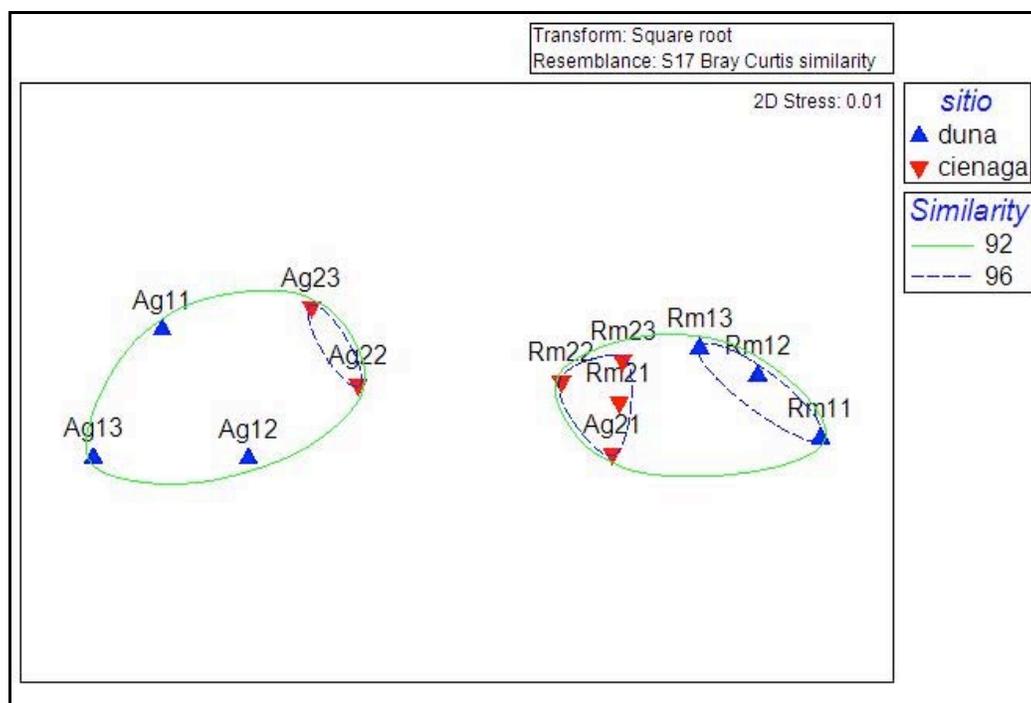


Figura 19. Prueba de similitud Bray Curtis para la concentración de clorofila-a por factor especie y sitio con valor de estrés 0.01. La isolinia verde representa la similitud al 92 % y la línea punteada negra al 96 %.

7.5. Variación en la concentración de clorofila-a entre sitios.

El análisis de Cluster agrupó a 2 conjuntos de similitud del 92% de acuerdo al criterio: CC-a por especie, y 2 subconjuntos de similitud del 96% para la CC-a por sitio. En donde un individuo de *A. germinans* (Ag21) del sitio ciénaga presentó mayor similitud a los individuos de *R. mangle* del mismo sitio (Fig. 20).

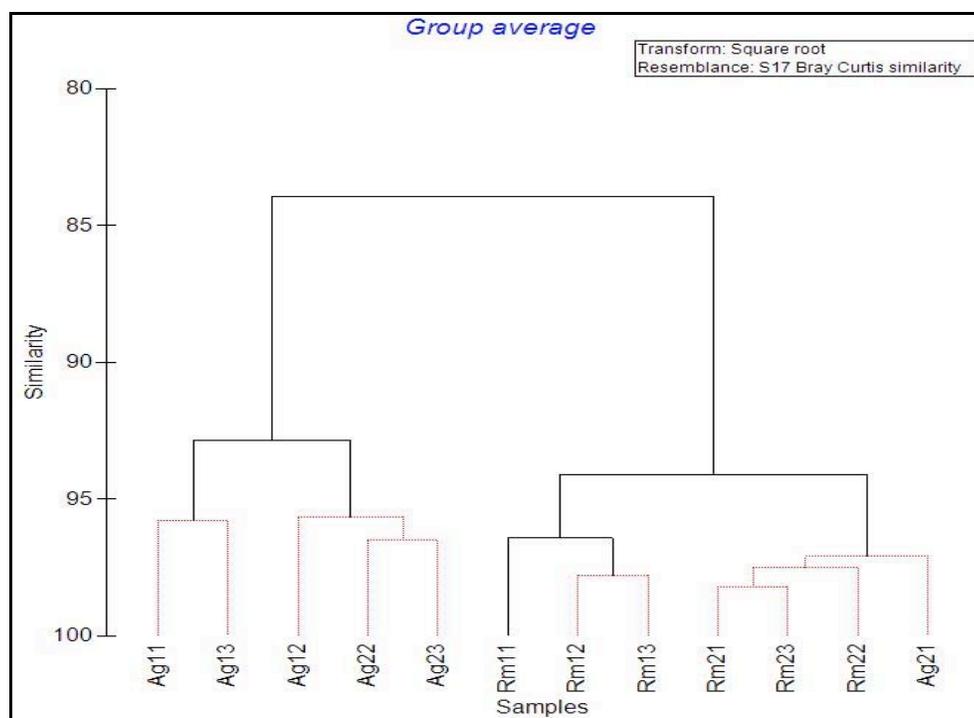


Figura 20. Prueba de similitud Bray Curtis de la concentración de clorofila-a por factor sitio.

7.6. Efecto ambiental y estructural sobre la concentración de clorofila-a.

Se presenta de manera exploratoria la relación lineal entre las variables ambientales, estructurales y de la CC-a, utilizando una regresión lineal simple, y como una primera aproximación para identificar la posible autocorrelación entre las variables (Fig. 21). En la matriz de correlación se aprecia una alta correlación ($p > 0.5$) entre la temperatura intersticial y la salinidad intersticial con un 0.52 y entre el DAP y el AB con un valor de 0.99.

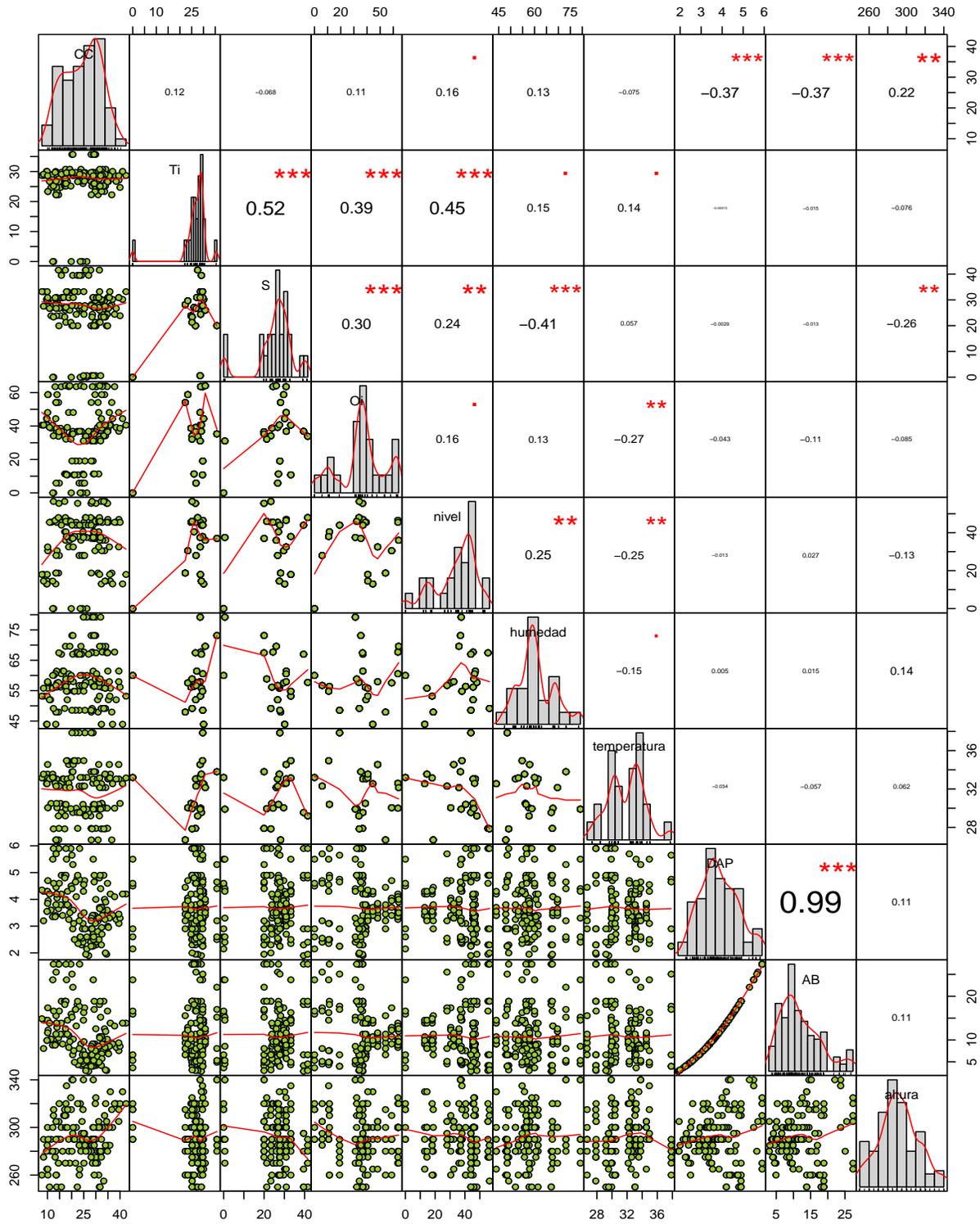


Figura 21. Matriz de dispersión de la concentración de clorofila-a, de las variables ambientales y de las variables estructurales. Los puntos verdes representan la dispersión de la regresión lineal simple de las variables. Los recuadros con números representan los valores de correlación entre las variables. Las marcas de estrella representan los valores con una correlación significativa.

Para la validación de los supuestos, se determinó como modelo 1: CC-a - temperatura intersticial + salinidad intersticial + oxígeno disuelto + nivel de inundación + humedad relativa del ambiente + temperatura ambiente + diámetro a la altura del pecho + área basal + altura de los individuos + factores sitios, especies y tiempo (Fig. 22). Se aprecia una homogeneidad de varianza en la dispersión de los puntos al azar (Fig. 22a); un bajo nivel de ajuste de los residuos en los extremos, lo que asume que los datos presentan una distribución no normal (Fig. 22b); datos no independientes por influencia de variables explicativas correlacionadas entre sí (Fig. 22c) y la presencia de valores extremos que podrían influir en el modelo (Fig. 22d).

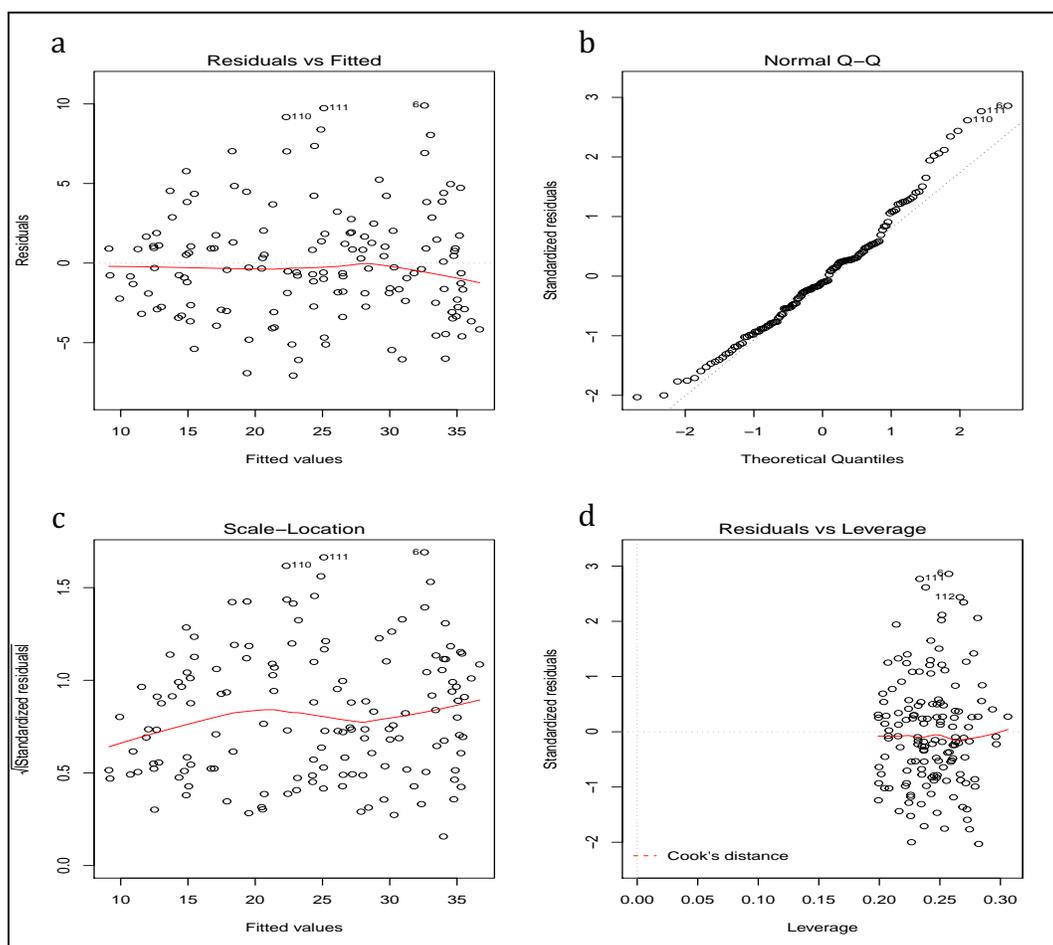


Figura 22. Validación de los supuestos del modelo 1: (a) residuos vs valores ajustados (homogeneidad), (b) distribución de los residuos (Q-Q; normalidad), (c) residuos vs valores predichos (independencia) y (d) observación de la influencia potencial de valores atípicos sobre el modelo. Los números 6, 110, 111 y 112 indican valores extremos. El “6” corresponde a la humedad ambiental del sitio duna en octubre de 2016, el “110” a la altura de un individuo de *R. mangle* del sitio duna en agosto 2017, el “111” a la CC-a de un individuo de *R. mangle* y el “112” a la temperatura intersticial, ambos del sitio duna en el mes de septiembre 2017. La línea roja representa el modelo a validar.

En la relación lineal de las variables explicativas contra los residuos del modelo 1, la dispersión de puntos para la gráfica de la temperatura y salinidad no se observa del todo claro, debido a la escala de los datos. Se observa que la dispersión de puntos de la temperatura ambiente presenta una relación lineal inversa (negativa), y el DAP y AB una regresión no lineal (Fig. 23).

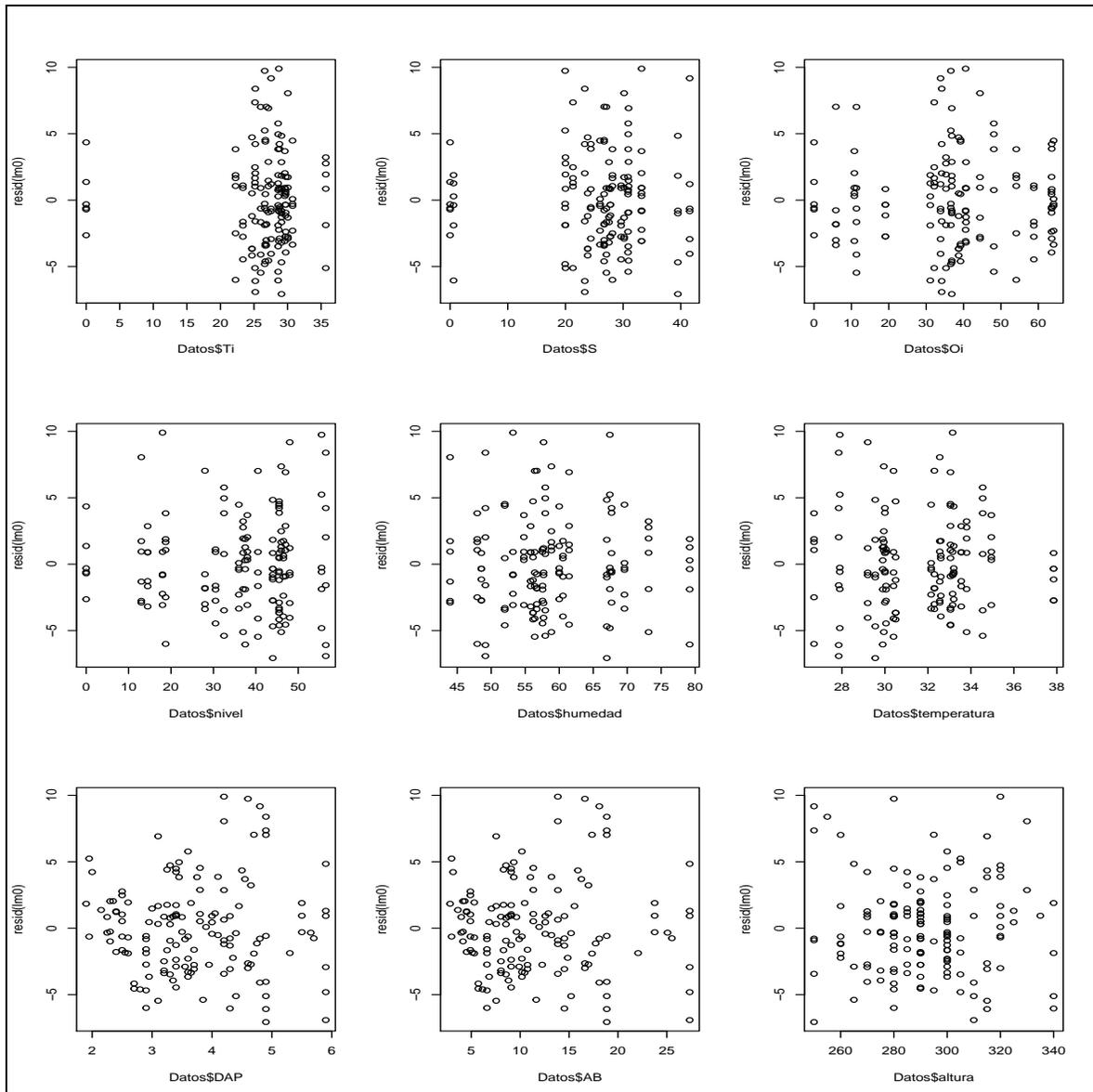


Figura 23. Regresión lineal de las variables explicativas vs residuos del modelo 1, donde \$Ti es la temperatura intersticial, \$\$ la salinidad, \$Oi el oxígeno intersticial disuelto, \$nivel el nivel de inundación, \$humedad la humedad relativa del ambiente, \$temperatura la temperatura ambiente, \$DAP el diámetro a la altura del pecho, \$AB el área basal, \$altura la altura de los individuos.

El modelo 1 al no ser idóneo, se linealizó por medio de un Modelo Lineal Generalizado (GLM) mediante la transformación de la variable dependiente. Con el GLM el modelo 1 ajustado presenta un valor de AIC de 852.9486 con un error estándar aproximado de 4.555044 como estimación de máxima probabilidad de los parámetros de la distribución gamma.

A partir de este modelo, se realiza el análisis de covarianza (tabla 2), donde se observa que las variables temperatura intersticial, salinidad, oxígeno disuelto, nivel de inundación, temperatura, humedad, altura de los individuos, DAP y AB tienen una relación significativa ($p < 0.05$) con la CC-a. El análisis de covarianza y de residuos indica que algunas variables explicativas fueron significativas ($p < 0.001$), otras como la variable humedad, temperatura, nivel de inundación, salinidad y oxígeno disuelto, DAP y AB aportan información redundante debido a su alta correlación; el porcentaje de explicación del modelo 1 ajustado es de 21.53% siendo la interacción del factor sitio y especie (sitio:spp) el de la mayor cantidad de varianza explicada (devianza) por el modelo, con valor de 10.98 (51%) y la temperatura intersticial la de menor explicación con devianza de 0.26 equivalente al 1.24%.

Tabla 2. Resultados del análisis de covarianza para el modelo 1 ajustado por medio del Modelo Lineal Generalizado. * indica un valor significativo.

Analysis of Deviance Table						
Model: Gamma, link: log						
Response: CC						
Terms added sequentially (first to last)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			143	21.5364		
Ti	1	0.2672	142	21.2692	7.6993	0.0065018 **
S	1	0.3694	141	20.8997	10.6452	0.0014740 **
Oi	1	0.1337	140	20.7660	3.8528	0.0522113 .
nivel	1	0.2691	139	20.4969	7.7547	0.0063183 **
humedad	1	0.0036	138	20.4933	0.1032	0.7486653
temperatura	1	0.0090	137	20.4843	0.2597	0.6113566
DAP	1	2.6613	136	17.8230	76.6825	2.888e-14 ***
AB	1	0.0075	135	17.8155	0.2170	0.6422536
altura	1	1.1901	134	16.6254	34.2917	5.091e-08 ***
sitio:spp	3	10.9852	131	5.6402	105.5091	< 2.2e-16 ***
spp:tiempo	22	1.9145	109	3.7257	2.5075	0.0009245 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1						

En la simplificación del modelo 1 ajustado por medio de la función stepAIC, se obtuvo el modelo 2: $CC \sim \text{nivel de inundación} + \text{temperatura} + AB + \text{sitio:spp} + \text{spp:tiempo}$ como el modelo más parsimonioso, con un valor de probabilidad AIC inferior de 846.48 y error estándar aproximado de 4.384013. Cabe mencionar que el programa determinó un valor de AIC mayor para DAP (849.66) dentro del modelo. Y debido a la naturaleza para el cálculo de AB que se obtiene a partir del DAP, se reforzó la decisión de incluir el AB en el modelo y no el DAP.

A partir del modelo simplificado se realizó nuevamente el análisis de covarianza (tabla 3). El análisis de covarianza y de residuos del modelo 2, indica que la mayoría de las variables explicativas fueron significativas ($p < 0.001$) exceptuando temperatura. La interacción del factor sitio-especie (sitio:spp) presenta la mayor devianza explicada (11.95) por el modelo 2, seguido de AB (2.66), la interacción del factor especie-tiempo (spp:tiempo) (2.56), el nivel de inundación (0.46), y por último la variable predictora temperatura con un equivalente al 0.02.

Tabla 3. Resultados del análisis de covarianza para el modelo 2 ajustado. * indica un valor significativo.

Analysis of Deviance Table							
Model: Gamma, link: log							
Response: CC							
Terms added sequentially (first to last)							
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)	
NULL			143	21.5364			
nivel	1	0.4649	142	21.0715	13.5994	0.0003469	***
temperatura	1	0.0208	141	21.0507	0.6073	0.4374104	
AB	1	2.6637	140	18.3870	77.9165	1.392e-14	***
sitio:spp	3	11.9553	137	6.4317	116.5698	< 2.2e-16	***
spp:tiempo	22	2.5607	115	3.8710	3.4047	9.768e-06	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1							

En la prueba de hipótesis lineal general y de comparación múltiple por “Tukey” (Anexo II) con base al modelo 2 (más parsimonioso), considerando la variación de la CC-a con respecto al sitio y la especie, se determinó que la CC-a de *R. mangle* y *A. germinans* varía significativamente ($p < 0.01$) en el sitio duna, en contraste con el sitio ciénaga, en donde la CC-

a de *R. mangle* y *A. germinans* no presenta diferencias significativas ($p > 0.69$). La CC-a de *R. mangle* en el sitio duna comparado con el sitio ciénaga es estadísticamente diferente ($p < 0.01$). Para el caso de la CC-a *A. germinans* en el sitio duna comparado con el sitio ciénaga, de igual manera resultó significativamente diferente ($p < 0.01$) (Tabla 4).

Tabla 4. Prueba de comparación múltiple de la concentración de clorofila-a por sitio y especie.

		R. mangle		A. germinans	
		duna	ciénaga	duna	ciénaga
R. mangle	Duna				
	Ciénaga	0.01			
A. germinans	duna	0.01	0.01		
	ciénaga	0.01	0.696	0.01	

Los resultados de la prueba de hipótesis lineal general y de comparación múltiple del modelo 2 (Anexo III) con la función glht en R con respecto a la CC-a de las especies en el tiempo, determinó que la CC-a de las especies varía significativamente en el tiempo por lo menos un mes ($p < 0.01$).

8. DISCUSIÓN.

La CC-a de *R. mangle* y *A. germinans* en los sitios de manglar de la duna y ciénaga de Sisal, varía ($p < 0.05$) en relación a la temporalidad, entre especies de un mismo sitio y entre la misma especie de acuerdo al sitio. Así mismo, la CC-a varía ($p < 0.05$) en función del nivel de inundación presente, al área basal según la especie, del sitio, y de la temporalidad.

Los resultados del estudio concuerdan con lo descrito por diversos autores (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2005; Flores-de-Santiago *et al.*, 2012; Pastor-Guzmán *et al.*, 2015), quienes explican que la variabilidad en la CC-a entre *R. mangle* y *A. germinans* se debe a las diferencias estructurales que presentan en relación al DAP y el AB, al desarrollo del tejido de sus hojas de acuerdo a la especie, a la presencia de fuentes de agua cercanas, las características locales y a la temporalidad.

La variable “sitio”, resultó ser el factor más influyente sobre la variación de la CC-a de las especies, seguido del área basal, la temporalidad y el nivel de inundación. Esto es, porque las características locales de los sitios afectan directamente sobre la condición fisiológica de las especies y a su capacidad fotosintética. Para que las especies se desarrollen adecuadamente requieren de todos los recursos disponibles del suelo. Por tanto, las características de los sitios, como son la topografía y estructura del suelo, así como la frecuencia y tiempo de inundación, se deben de considerar en estudios futuros.

A pesar que el factor hidrológico es importante en los procesos fisicoquímicos en los sitios de manglar, y de encontrarse significativamente ($p < 0.05$) relacionados el nivel de inundación y el área basal sobre la variación en la CC-a de las especies de manglar, el factor “nivel de inundación” pareciera influir en menor proporción en comparación con las otras variables. Los registros sugieren que las características del agua como son la temperatura intersticial y oxígeno disuelto, parecen variar gradualmente a lo largo del tiempo, con excepción de la salinidad en el sitio ciénaga que presenta cambios con un mayor margen de variación.

Los valores de CC-a encontrados para *R. mangle* y *A. germinans*, coincide con observaciones realizadas por Pastor-Guzmán y colaboradores (2015). Los individuos de *R. mangle* registraron su máxima CC-a en la duna, mientras que los individuos de *A. germinans* registraron su máxima CC-a en la ciénaga. Sin embargo, los individuos de *R. mangle* registraron valores de CC-a mayores, tanto en la duna como en la ciénaga. Arita y Rodríguez (2001), y Monroy-Torres y colaboradores (2014), explican que las variaciones interespecíficas en las respuestas fisiológicas de las especies se encuentran en función de la composición y estructura de los sitios de manglar. De igual modo, los nutrientes disponibles provenientes del recambio de agua de los estanques experimentales de producción que se realiza de manera periódica para eliminar los restos de excretas y restos de alimento (Contreras-Sánchez *et al.*, 2015), viene acompañado de amonio, lixiviados de proteína animal (Concha-Frías *et al.*, 2018), fosfatos, vitaminas, carbonatos de calcio, entre otros (Fraga *et al.*, 2006). Y pudiese ser aprovechado por *R. mangle* de manera más eficiente, debido a su exposición directa, en comparación con los individuos de *A. germinans* que se encuentran detrás de estos.

En general la CC-a de las especies varía gradualmente a lo largo del año. Sin embargo, la variación de la CC-a de *R. mangle* y *A. germinans*, presenta un cambio más marcado de acuerdo con la temporalidad climática: nortes (noviembre a febrero), secas (marzo a mayo) y lluvias (junio a octubre), de acuerdo a la especie y al sitio en que se encuentren.

Diversos autores (Moorthy y Kathiresan, 1999; Gilman *et al.*, 2008; Flores-de-Santiago *et al.*, 2016), explican que esto se debe a la eficiencia fotosintética de la especie, a la tolerancia de las especies de manglar, a las condiciones de luminosidad y al aprovechamiento de la radiación solar para la producción de biomasa que es requerida para el crecimiento mismo de la hoja, lo que se traduce en CC-a. Una menor producción fotosintética al nivel de la hoja, se debe a una mayor frecuencia de saturación de la luz determinada por la temporalidad climática, ya que el exceso de luz da origen a la foto inhibición y presenta un desperdicio, así como afecta a la apertura y cierre estomático que juega el papel de retención o liberación de agua en forma de humedad.

El registro de CC-a de los individuos de *R. mangle* en la ciénaga y de *A. germinans* de la duna y ciénaga de Sisal, se comportan de acuerdo con observaciones reportadas por diversos autores para las mismas especies en condiciones distintas de estrés y condición (Flores-de-Santiago *et al.*, 2012). Estos autores sugieren, que la CC-a aumenta en temporada de lluvias y disminuye con la temporada de secas, debido a que la estacionalidad climática modifica los patrones de la CC-a como resultado morfológico de las hojas, en respuesta a los cambios ecológicos, fisiológicos y de productividad. Sin embargo, pareciera no ocurrir lo mismo con los individuos de *R. mangle* muestreados en la duna. Que presentan una mayor CC-a para la temporada de secas y una menor CC-a durante la temporada de lluvias. Esta acción puede deberse a que el sitio permanece inundado todo el año y es en la temporada de secas cuando recibe aportes de agua por parte de los estanques de producción acuícola.

El registro del nivel máximo de inundación para los sitios, no sobrepasa la isolínea de altitud topográfica de 1 msnm. De acuerdo con las observaciones de Batllori y colaboradores (2006), de manera local, la inundación disminuye drásticamente durante la temporada de secas y se recarga en la temporada de lluvias. Los resultados registran en la duna un nivel de inundación que no rebasa los 0.54 m y se mantiene con agua todo el año gracias al aporte antropogénico de agua, proveniente de las descargas de los estanques experimentales de producción de róbalo blanco (*Centropomus undecimalis*), a pesar de que las características de suelo presentes favorecen la rápida infiltración. En cambio, la influencia del Petén sobre la ciénaga, particularmente al término de las lluvias, con el manto freático recargado y la influencia climática sobre el sitio, favorece cambios mucho más marcados que va desde un sitio totalmente seco en temporada de secas a encontrarse el sitio sin sobrepasar los 0.60 m en temporada de nortes. Cuando el nivel de inundación disminuye, la temperatura intersticial aumenta y viceversa. Así mismo, la salinidad se ve condicionada por la profundidad, favoreciendo la evaporación y concentración de sales (Álvarez-Góngora *et al.*, 2012).

La salinidad refleja la importancia relativa de cada sitio y la influencia de las fuentes de agua (Herrera-Silveira, 2006). Por tanto, la concentración de sal depende específicamente del sitio y no de su ubicación geográfica como sugieren algunos autores (Bautista *et al.* 2005; Batllori *et al.*, 2006). En Sisal, se registra heterogeneidad en la salinidad intersticial. Desde

oligohalinas (<10%) hasta hiperhalinas (>40%) dependiendo del sitio y la estacionalidad del balance de agua. En relación al promedio anual de salinidad en la ciénaga (22%) y duna (28.53%), la ciénaga presenta condiciones de salinidad similares a lo reportado por Herrera-Silveira (2006) para la laguna de Celestún (21%), y la duna de Sisal a la laguna de Bojórquez (30%), que, de igual manera, parece ser afectada por descargas de agua residual y de drenaje pluvial. Los sitios ciénaga de Sisal y la laguna de Celestún comparten similitud en la amplia variación puntual de la salinidad en el tiempo. Para los sitios duna de Sisal y la laguna de Bojórquez esta variación puntual es similarmente baja.

A pesar de que el sitio ciénaga registra los valores puntuales de salinidad más altos que en el sitio duna, el promedio anual de salinidad del sitio ciénaga sugiere valores medios menores a la duna. Particularmente por eventos durante la temporada de nortes en dónde se registran los valores puntuales más bajos de ambos sitios. En dónde, una vez recargado el manto freático con las lluvias, se produce un afloramiento de agua oligohalina que es transportado por las mareas hacia el sitio. En cambio, los valores de salinidad registrados en el sitio duna presentan una variación gradual debido al constante aporte de agua que recibe el sitio.

El oxígeno disuelto intersticial disponible en los sitios aumenta junto con la temporada de lluvias tanto en la duna como en la ciénaga a más del doble. Se infiere que las características del suelo en la duna como son el tamaño de grano (arena) y composición, permiten la oxigenación de este a diferencia de la ciénaga. Los valores de oxígeno disuelto registrados en el sitio duna son casi constantes a comparación del sitio ciénaga, en dónde los valores son muy variables a lo largo del tiempo. Misma condición que resulta junto con el nivel de inundación de los sitios. Esta condición es descrita por diversos autores (Unger *et al.*, 2009; Cruz-Jiménez Juan *et al.*, 2012), quienes explican que la deficiencia de oxígeno como efecto principal derivado del estado de inundación y del tiempo de residencia, modifica el metabolismo vegetal, debido a que compromete la disponibilidad de nutrientes del suelo.

Basado en el criterio establecido para las categorías de manglar, en ambos sitios se aprecia manglar arbóreo en edad reproductiva adulta (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2018) y con

alturas similares. De acuerdo con las alturas observadas (<4m) de los individuos monitoreados, en el sitio ciénaga se observa manglar chaparro (Gutierrez-Mendoza y Herrera-Silveira, 2014). Diversos autores (Zaldívar-Jiménez *et al.*, 2010; Gutierrez-Mendoza y Herrera-Silveira, 2014), asocian las alturas del manglar chaparro a estrés causado por deficiencia en nutrientes, estrés hidrológico y de salinidad, debido a que dependen del flujo y nivel de marea (Nuttle y Portnoy, 1992). En cambio, los individuos del sitio duna, son individuos relativamente jóvenes (no mayor a los 6 años). Los individuos presentes de *R. mangle* de la duna, alcanzan a penas, mayores alturas que los individuos de la misma especie en la ciénaga y que los individuos de *A. germinans* presentes en ambos sitios. En este sitio (duna), el tamaño del grano del suelo permite la rápida infiltración, lo que favorece que el agua está en constante recambio con agua rica en alto contenido de nutrientes, presencia de fosfatos y formas reducidas de nitrógeno, proveniente de las descargas de los estanques de producción de peces, lo que permite una mejor disponibilidad de recursos para ser aprovechado por las raíces. Lo que sugiere que los individuos de la duna a pesar de ser más jóvenes se encuentran bajo condiciones más favorables para su crecimiento, ya sea por menor estrés ambiental determinado por la constante inundación, valores más altos de oxigenación, menor variación en la salinidad y una mayor disponibilidad de nutrientes.

A pesar que los individuos de *R. mangle* registran mayores alturas, los individuos de *A. germinans* registran el DAP y AB más alto. En el sitio duna superan por una diferencia mínima a los individuos de *R. mangle*. En cambio, en la ciénaga se observa una diferencia mucho más marcada. De acuerdo con resultados de Rodríguez-Rodríguez y colaboradores (2016), un incremento promedio constante en la salinidad intersticial como sucede en el sitio ciénaga de Sisal, da como resultado una disminución del AB a corto plazo (>20 años). En contraste con individuos de *A. germinans*, quienes parecen tener un mejor desempeño ante estos cambios. Por tanto, se infiere que el tamaño del DAP y AB registrado podría relacionarse de igual modo con el estrés hídrico al cuál se encuentren los individuos. Una cantidad considerable de sal en el suelo, puede llegar a impedir el transporte de agua y la absorción de nutrientes a través de las raíces (Díaz-Hernández *et al.*, 2015).

9. CONCLUSIÓN.

La dinámica de los sitios de manglar se encuentra sujeta por diversos factores biológicos, climáticos y locales. Su extensión y difícil acceso son condicionantes al momento de su estudio. Las herramientas de percepción remota tales como el uso de multi espectrofotoradiómetros (GER 1500) simplifica la complejidad del acceso a grandes extensiones de área, facilitando su estudio. El uso de ecuaciones radiométricas para la obtención de valores de CC-a sobre las especies de manglar en especial por la descrita por Pastor y colaboradores (2015) mejora la precisión y confianza de los resultados. La obtención de la CC-a a partir de valores de reflectancia, mediante la metodología propuesta son fáciles de calcular y permite monitorear características fisiológicas en manglares de difícil acceso con una menor inversión de financiamiento.

La CC-a registrada en Sisal para las especies *R. mangle* y *A. germinans* varía de acuerdo a la especie y al sitio en que se encuentren establecidas. La sensibilidad de la variabilidad de la CC-a de las especies de manglar *R. mangle* y *A. germinans*, depende principalmente a las características locales de los sitios, el área basal, la temporalidad y del nivel de inundación.

En Sisal, la máxima producción de CC-a está representada por individuos de *R. mangle* de la duna, seguido de los individuos de *R. mangle* de la ciénaga, de los individuos de *A. germinans* de la ciénaga y por último los de la duna. Si bien los individuos de *A. germinans* presentan los troncos más gruesos y el mayor AB, son los individuos de *R. Mangle* aquellos con mejor eficiencia fotosintética.

Las características presentes en los sitios de Sisal, determinan la disponibilidad de agua, nutrientes, salinidad y oxigenación, principalmente establecidos por el nivel de inundación. El nivel de inundación a su vez, depende del aporte de agua por las descargas externas hacia los sitios y por el aporte pluvial, representado principalmente por la temporada de secas y nortes. Cuando el agua superficial disminuye, la salinidad y la temperatura intersticial aumentan y viceversa.

REFERENCIAS.

Agraz-Hernández Claudia. 1999. Reforestación experimental de manglares en ecosistemas lagunares estuarinos de la costa noroccidental de México. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 133 p.

Agraz-Hernández Claudia, Noriega-Trejo Rodolfo, López-Portillo Jorge, Flores-Verdugo Francisco, Jiménez-Zacarías Juan José. 2006. Guía de Campo. Identificación de los manglares en México. EPOMEX, INECOL-CONAFOR. 45 p.

Akaike, H. 1974. A new look at the Statistical Identification Model. IEEE: Transactions on Automatic Control. 19: 716-723 pp.

Alonso Carmelo, Moreno Victoriano, Rodríguez Elías. 1999. Determinación experimental de la firma espectral de la vegetación. Una sencilla práctica de introducción a la teledetección. Teledetección. VIII Congreso Nacional de Teledetección. 429-432 pp.

Alonso M., Rodríguez-Caballero E., Chamizo S., Escribano P., Cantón Y. 2014. Evaluación de los diferentes índices para cartografiar biocostras a partir de la información espectral. Revista de Teledetección. 42: 79-98 pp.

Álvarez-Góngora Cynthia, Liceaga-Correa Maria, Herrera-Silveira Jorge. 2012. Variaciones estacionales de la estructura comunitaria del fitoplancton en zonas de descarga de agua subterránea en la costa norte de la Península de Yucatán. Revista de Biología Tropical. 60 (1):157-172 pp.

Arita H., Rodríguez P. 2001. Ecología geográfica y macroecología. En: Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México. 63-80 pp.

Balke T., Fries D. 2016. Geomorphic knowledge for mangrove restoration: a pan-tropical categorization. *Earth Surface Processes and Landforms*. 41 (2): 231-239 pp.

Bartolo-Mateos Olga. 2015. Potencial hídrico en *Avicennia germinans* en sitios estables y deteriorados de la zona de Reserva Ecológica de la CTPALM, Tuxpan, Veracruz, México. 45 p.

Batllore-Sampedro Eduardo, González-Piedra Julio, Díaz-Sosa Julio, Febles-Patrón José. 2006. Caracterización hidrológica de la región costera noroccidental del estado de Yucatán, México. *Investigaciones Geográficas*. 59: 74-92 pp.

Bautista-Zúñiga Francisco, Batllori-Sampedro E., Palacio Gerardo, Ortiz-Pérez M. y Castillo-González M. 2005. Integración del conocimiento actual sobre los paisajes geomorfológicos de la Península de Yucatán, p. 33- 58. *En: F. Bautista y G. Palacio (Eds.) Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto Nacional de Ecología. 282 p.

Blackburn G. 2005. Hyperspectral remote sensing of plant pigments. *Journal of Experimental Botany*. 58: 855-867 pp.

Brito G., Sofiatti V., Brandao Z., Silva V., Silva F., Silva D. 2011. Non-destructive analysis of photosynthetic pigments in cotton plants. *Acta Scientiarum Agronomy*. 33: 671-678 pp.

Cerovic Z., Masdoumier G., Ghazlen N., Latouche G. 2012. A new optical leaf clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiologia Plantarum*. 146: 251-260 pp.

Cintron G., Lugo A., Martínez R. 1985. Structural and functional properties of mangroves forests. *En: The Botany and Natural History of Panama: La Botánica e Historia Natural de Panamá*. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden. W. G.

D'Arcy y M. O. CRC Press. Saint Luis, Missouri. 53-66 pp.

Cintron G., Schaeffer-Novelli Y. 1985. Características y desarrollo estructural de los manglares de Norte y Sur América. *Ciencia Interamericana*, 25 (1-4): 4-15 pp.

Clarke K., Gorley R. 2015. Primer v7: user manual/tutorial. Primer-E, Plymouth, 296 pp.

CONABIO/USAID. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional. 2005. II Taller sobre la problemática de los ecosistemas de manglar. Puerto Vallarta.

CONABIO. 2008. Manglares de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 38 p.

CONABIO. 2009. Manglares de México: Extensión y distribución. 2da edición Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 99 p. En: http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca

CONAFOR. 2013. Inventario Estatal Forestal y de Suelos. 140 p.

CONAFOR. 2015. Procedimientos de muestreo. Inventario Nacional Forestal y de Suelos. 261 p. En: <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/infys/temas/documentos-metodologicos>

Concha-Frías Bartolo, Álvarez-González Carlos, Gaxiola Gabriela, Chiappa Xavier, Sánchez-Zamora Adolfo, Martínez-García Rafael, Camarillo-Coop Susana, Peña Emyr, Jiménez-Martínez Luis, Cruz-Alvarado Fanny. 2018. Dietary protein requirement in common snook (*Centropomus undecimalis*) juveniles reared in marine and brackish water. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*. 5 (13): 45-54 pp.

Connelly X. 1997. The use of a chlorophyll meter (Spad-502) for field determinations of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) leaf chlorophyll amount. NASA Technical Reports Server. 198-190 pp

Contreras-Sánchez Wilfrido, Contreras-García María, Mcdonal-Vera Alejandro, Hernández-Vidal Ulises, Cruz-Rosado Leonardo, Martínez-García Rafael. 2015. Manual para la producción de róbalo blanco (*Centropomus undecimalis*) en cautiverio. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Colección José N. Rovirosa. Biodiversidad, Desarrollo Sustentable y Trópico Húmedo. 2: 31 p.

Coste S., Baraloto C., Leroy C., Marcon E., Renaud A., Ridchardson A., Roggy J., Schimann H., Uddling J., Hérault B. 2010. Assessing foliar chlorophyll contents with the Spad-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science*. 67:607-607 pp.

Cruz-Jiménez Juan, Moreno Liz, Magnitskiy Stanislav. 2012. *Revista Colombiana de Ciencias hortícolas*. 6(1): 99-109 pp.

Dash J., Curran P. 2004. The MERIS terrestrial chlorophyll index. *International Journal of Remote Sensing*. 25: 5403-5413 pp.

Díaz-Gaxiola Jesús Manuel. 2011. Una revisión sobre los manglares: características, problemáticas y su marco jurídico. Importancia de los manglares, el daño de los efectos antropogénicos y su marco jurídico: caso sistema lagunar de Topolobampo. *Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal*. 3 (7): 355-369 pp.

Díaz-Hernández Yusnier, Torrecillas-Melendreras Arturo, Rodríguez-Hernández Pedro. 2015. Fluctuaciones del diámetro del tronco como indicador de estrés en frutales y su uso en el manejo del riego. *Cultivos tropicales*. 36:59-66 pp.

Dittmar T., Hertkorn N., Kattner G., Lara R. 2006. Mangrove, a major Source of dissolved organic carbon to the oceans. *Global Biogeochemical Cycles*. 20 (1): 7 p.

Donato D., Kauffman J., Murdiyarso D., Kurnianto S., Stidham M., Kanninen M. 2011. Mangrove among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience*. 4 (5): 293-297 pp.

Duke N. Ball M. Ellison J. 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangrove. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 7: 27-47 pp.

Escobar E., Maass M. 2008. Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas, en la Capital natural de México. *CONABIO*. 1: 161-189 pp.

Ewel K., Twilley R., Ong, J., 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecol. Biogeography*. 7: 83-94 pp.

Flores-de-Santiago Francisco, Kovacs John, Flores-Verdugo Francisco. 2012. Seasonal changes in leaf chlorophyll a content and morphology in a sub-tropical mangrove forest of the Mexican Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 444: 57-68 pp.

Flores-de-Santiago Francisco, Kovacs John, Flores-Verdugo Francisco. 2013. Assessing the Utility of a Portable Pocket Instrument for Estimating Seasonal Mangrove Leaf Chlorophyll Contents. *Bulletin Marine Sci*. 89: 621–633 pp.

Flores-de-Santiago Francisco, Kovacs Jhon, Flores-Verdugo Francisco, 2013. The influence of seasonality in estimating mangrove leaf chlorophyll-a content from hyperspectral data. *Wetlands Ecology Management*. 21, 193–207 pp.

Flores-de-Santiago Francisco, Kovacs Jhon, Wang Jinfei, Flores-Verdugo Francisco, Zhang Chunhua, González-Farías Fernando. 2016. Examining the influence of seasonality, condition,

and species composition on mangrove leaf pigment contents and laboratory based spectroscopy data. Remote sensing. 20 p.

Flores-Guido José Salvador, Espejel-Carvajal Ileana. 1994. Etnoflora yucatanense. Tipo de vegetación de la península de Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán, sostenibilidad maya. Fascículo 3.

Flores-Verdugo F., Agraz-Hernández C., Martínez-Cordero F. 1995. Programa de reforestación de manglares por el desarrollo acuícola de Aquanova-Boca Cegada (Nayarit): Evaluación ecológica integral y medidas de mitigación, Anteproyecto. Unidad Mazatlán en Acuicultura y Manejo Ambiental. Informe Final Técnico, Centro de Investigaciones en Alimentación y Desarrollo, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Mazatlán, Sinaloa.

Flores-Verdugo F., Agraz-Hernández D., Benitez-Pardo. 2007. Ecosistemas acuáticos costeros: Importancia, retos y prioridades para su conservación. En: Óscar Sanchez, Mónica Herzing, Eduardo Peters, Roberto Márquez, Luis Zambrano. 2007. Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México. Instituto Nacional de Ecología. 297 p.

Flores-Verdugo F., Zebadua-Penagos F., Flores-de-Santiago F. 2015. Assessing the influence of artificially constructed channels in the growth of afforested Black mangrove (*Avicennia germinans*) within arid coastal region. Journal of Environmental Management. 113-120 pp.

Gilbert M., González-Piqueras J., García-Haro J. 1997. Acerca de los índices de vegetación. Revista de teledetección. 8: 35-45 pp.

Fraga Iliana, Reyes Rodrigo, Ortega Niorge, Regueira Ernesto, Font Reinaldo, Bravo Alexis. 2008. Desarrollo de un banco de reproductores de Róbalo (*Centropomus undecimalis*, Bloch 1792): I. Manejo del alimento. Centro de Investigaciones Pesqueras, Ciudad de la Habana (Cuba). Comunicación Científica, Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura. 198-207 pp.

Gilman E., Ellison J., Duke N., Field C. 2008. Threats to mangrove from climate change and adaptation options: a review. *Aquatic Botany*. 89:237–250 pp.

Giri C., Ochieng E., Tienszen L., Zhu Z., Singh A., Loveland T., Masek J., Duke N. 2011. Status and distribution of mangrove forest of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography*. 20: 154-159 pp.

Gitelson A., Kaufman Y., Merzlyak M. 1996. Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS. *Remote sensing environmental*. 58: 289-298 pp.

Gitelson A., Merzlyak M. 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *Journal of Plant Physiology*. 160: 271-282 pp.

Goel N., Thompson R. 2000. A snapshot of canopy reflectance models and a universal model for the radiation regime. *Remote Sensing Review*. 18: 197-225 pp.

Gómez-Aguilar León Rodrigo. 2013. Características estructurales de los bosques de manglar del Noroeste de México. 65 p. version en línea en: [https://www.uam.es/departamentos/ciencias/ecologia/Posgrado%20en%20Ecologia/Tesis%20Leidas/Tesis%20Maestria%20\(TFM\)/Leidas%202013/TFM%20Leon%20Rodrigo%20Gomez.pdf](https://www.uam.es/departamentos/ciencias/ecologia/Posgrado%20en%20Ecologia/Tesis%20Leidas/Tesis%20Maestria%20(TFM)/Leidas%202013/TFM%20Leon%20Rodrigo%20Gomez.pdf)

González Arelis, Briceño, Chirinos José, Buonocore, Villareal Ángel. 2014. Variación de la concentración de clorofila a, b, clorofila total y tasa de fotosíntesis en *Avicennia germinans* en el manglar de Punta de Palmas, municipio Miranda, estado Zulia, Venezuela. *Revista Investigaciones Científicas UNERMB*. 5: 67-82 pp.

Gutierrez-Mendoza Janitzin, Herrera-Silveira Jorge. 2014. Almacenes de Carbono en manglares de tipo Chaparro en un escenario cárstico. En: Paz F., Wong J. (editores) 2015. *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus interacciones en México:*

Síntesis a 2014. Programa Mexicano del Carbono, Centro de Investigación y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida, Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco. 640 p.

Hernández-Palma Jaime. 2011. Procesamiento digital de imágenes. En manejo y conservación de recursos forestales. 3-38pp.

Herrera-Silveira Jorge. 2006. Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotrópicos*. 19 (2): 94-108 pp.

Herrera-Silveira Jorge, Martín Mayte, Díaz-Arce Verónica. 1999. Variaciones del Fitopláncton en cuatro lagunas costeras del Estado de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*. 47: 47-56 pp.

Houborg R., Anderson M. 2009. Utility of an image-based canopy reflectance modeling tool for remote estimation of LAI and leaf chlorophyll content at regional scales. *Journal of Applied Remote Sensing*. 3: 29 pp.

IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. 2003. Good practice guidance and uncertainty management in national greenhouse gas inventories. IGEIS, Japón.

Jennerjahn T., Ittekkot V. 2002. Relevance of mangrove for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Die Naturwissenschaften*. 89 (1): 23-20 pp.

Jiménez J., Sauter, K. 1991. Structure and dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. *Estuaries*, 14(1): 49-56 pp.

Kruskal, J. B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*. 29 (1): 1-27 pp.

Kauffman J. Boone, Donato Daniel, Adame María. 2013. Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares. Documento de trabajo 117. Bogor, Indonesia CIFOR. 48 p.

Lewis R. 1982. Mangrove forest. En: Lewis R. Creation and Restoration of Coastal Plant Communities. 153-171 pp.

Ling Q., Huang W., Jarvis P. 2011. Use of a Spad-502 meter to measure leaf chlorophyll concentration in *Arabidopsis thaliana*. *Photosynthesis Research*. 107: 209-214 pp.

Lugo A., Snedaker S. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review Ecology and Systematics*. 5: 39-64 pp.

Marenco R., Antezana-Vera S., Nascimento H. 2009. Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and Spad-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*. 47: 184-190 pp.

Manrique-Reol Esteban. 2003. Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas*. 12 (1): 1-11 pp.

Markwell J., Osterman J., Mitchell J. 1995. Calibration of the Minolta Spad-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthesis Research*. 46: 467-472 pp.

Martínez M., Moreno-Casasola P., Vázquez G. 1997. Long term effect of sand movement and inundation by water on tropical coastal sand dune vegetation. *Canadian Journal of Botany*. 75: 2005-2014 pp.

Mcleod Elizabeth, Chmura Gail, Bouillon Steven, Rodney Salm, Björk Mats, Duarte Carlos, Lovelock Catherine, Schlesinger William, Silliman Brian. 2011. A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environmental*. 9 (10): 552-560 pp.

McCullagh Peter, Nelder John. 1989. Generalized Linear Models. Chapman and Hall. 2: 511 pp.

Méndez L. 2003. Fisonomía y estructura de diferentes asociaciones de manglar y su relación con la geomorfología del abanico deltaico de Arroyo Seco. Jalisco. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 81 p.

Mielke M., Schaffer B., Li C. 2010. Use of a Spad meter to estimate chlorophyll content in *Eugenia Uniflora L.* leaves as affected by contrasting light environments and soil flooding. *Photosynthetica*. 48: 332- 338 pp.

Mitsch W., Gosselink J. 2000. Wetlands. John Wiley and Sons, Nueva York.

Monroy-Torres Mariana, Flores-Verdugo Francisco, Flores-de-Santiago Francisco. 2014. Crecimiento de tres especies de mangle subtropical en respuesta a la variabilidad en el hidroperiodo en un tanque experimental. *Ciencias Marinas*. 40 (4): 263-275 pp.

Moorthy P., Kathiresan K. 1999. Photosynthetic efficiency in Rhizophoracean mangrove with reference to compartmentalization of photosynthetic pigments. *Revista de Biología Tropical*. 47 (1-2): 21:25 pp.

Moroyoqui-Rojo Leonardo, Flores-Verdugo Francisco. 2005. Análisis de la eficiencia en la remoción de nutrientes en un sistema experimental silvopescuero (manglar-ictiofauna) con recirculación de agua. MSc dissertation, CIDIR Instituto Politécnico Nacional de México, Guasave.

Mullan Daniel. 2012. Radiometría Espectral. Cap. 7: 69-80 pp. En: Reynolds Matthew, Pask Alistar, Mullan Debra, Chávez Perla. 2012. Fitomejoramiento fisiológico I: enfoques interdisciplinarios para mejorar la adaptación del cultivo. Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y el Trigo. 176 p

Naidoo G. 1984. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Lam. *New Phytologist*. 93:369-376 pp.

Naidoo G. 1985. Effects of waterlogging and salinity on plant-water relations and on the accumulation of solutes in three mangrove species. *Aquatic Botany*. 22:133-143 pp.

Nuttle W., Portnoy J. 1992. Effect of rising sea on runoff and groundwater discharge to coastal ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 34:203-212 pp.

Orellana-Lanza Roger, Espadas-Manrique Celene, Conde-Álvarez Cecilia, Gay- García Carlos. 2010. Atlas Escenarios de Cambio Climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, A. C., Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Centro de Ciencias de la Atmósfera (UNAM), FOMIX Yucatán, SEDUMA Yucatán, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. Mérida, Yucatán. 111pp.

Panigraphy S., Kumar T., Manjunath K. 2012. Hyperspectral leaf signature as an added dimension for species discrimination: case of study of four tropical mangroves. *Wetlands ecological Management*. 20: 101-110 pp.

Pastor-Guzman J., Atkinson P.M., Dash J., y Rioja-Nieto R. 2015. Spatiotemporal variation in mangrove chlorophyll concentration using Landsat 8. *Remote Sensing*. 14530-14558 pp.

Peñuelas J., Fillela I. 1998. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plants Science*. 3: 151-156 pp.

R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Richardson A., Dulgan S., Berlyn G. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*. 153: 185-194 pp.

Rico-Gray V., Palacios M. 1996. Salinidad y el nivel de agua como factores en la distribución de vegetación en la ciénaga del NW de Campeche, México. *Acta Botánica Mexicana*. 34: 53-61 pp.

Ridd PV, Stieglitz T. 2002. Dry season salinity changes in arid estuaries fringed by mangroves and saltflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 54:1039–1049 pp.

Robertson A., Duke N. 1990. Mangrove fish communities in tropical Queensland, Australia: spatial and temporal patterns in densities, biomass and community structure. *Marine Biology*. 104: 369-379 pp.

Robertson A., Duke N. 1990. Recruitment, growth and residence time of fishes in a tropical Australian mangrove system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 31: 723-743 pp.

Rodríguez- Rodríguez Jenny, Mancera-Pineda José, Rodríguez-P Juan. 2016. Validación y aplicación de un modelo de restauración de manglar basado en individuos para tres especies en la Ciénaga Grande de Santa Marta. *Caldasia*. 38 (2): 285-299 pp.

Rodríguez-Zúñiga M., Trouche-Souza C., Vázquez-Lule A., Márquez-Mendoza J., Vázquez-Balderas B., Valderrama-Landeros L., Velázquez-Salazar S., Cruz-López M., Ressler R., Uribe-Martínez A., Cerdeira-Estrada S., Acosta-Velázquez J., Díaz-Gallegos J., Jiménez-Rosenberg R., Fueyo-Mac D., Galindo-Leal C. 2013. Manglares de México: extensión, distribución y monitoreo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 128 pp.

Rodríguez-Zuñiga M., Troche-Souza C. 2015. Manglares de México: diez años de retos en su monitoreo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas*, 120:14-19 pp.

Rodríguez-Zúñiga M., Villeda-Chávez E., Vázquez-Lule A., Bejarano M., Cruz-López M., Olguín M., Villela-Gaytán S., Flores R. (coordinadores). 2018. Métodos para la caracterización de los manglares mexicanos: un enfoque espacial multiescala. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México. 272 pp.

Rücker G., Wouter A., Lamers J., Ibragimov N., Kienzler K., Strunz G., Mueller A., Vlek P. 2006. Regional estimation of leaf chlorophyll in cotton in Uzbekistan by upscaling a vegetation index from plant scale to PROBA-1/CHRIS hyperspectral satellite data. In Proceedings of the 4th ESA proba-1/CHRIS Workshop. Frascati, Esrin. 1-8 pp.

Rzedowski. 2006. Capítulo 19: Vegetación acuática y subacuática. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2006. Vegetación de México. 1: 340-364 pp.

Sánchez Oscar, Herzig Mónica, Peters Eduardo, Márquez Roberto, Zambrano Luis. 2007. Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México. Instituto Nacional de Ecología. 293 p.

Schulze E., Caldwell M. 1994. Ecophysiology of photosynthesis. Springer-Verlag, Berlin. 529-549 pp.

SEDUMA Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente. 2018. En: <http://www.seduma.yucatan.gob.mx/areas-naturales/sanpy.php>

SEMAR Secretaría de Marina Armada de México. 2015. En: <http://www.gob.mx/semar>. [21-11-15]

Solarte María Elena, Moreno Leonardo, Melgarejo Luz. 2010. Fotosíntesis y pigmentos vegetales, en Experimentos en fisiología vegetal. 6 (1):107-122 pp.

Spalding M., Kainuma M., Collins L. 2010. World Atlas of Mangroves. Londres y Washington, Earthscan.

Thom B. 1984. Coastal landforms and geomorphic processes. En: The mangrove Ecosystem: Research methods. Snedake S., Snedaker J. UNESCO. París. 3-17 pp.

Twilley Robert, Gottfriedb Robert, Rivera-Monroya Victor, Zhanga Wanqiao, Montaño-Armijos Mariano, Boderod Alejandro. 1998. An approach and preliminary model of integrating ecological and economic constraints of environmental quality in the Guayas river estuary, Ecuador. *Environmental Science & Policy*. 1 (4): 271-288 pp.

Tiner Ralph, Lang Megan, Klemas Victor. 2015. Remote Sensing of Wetlands: Applications and Advances. CRC Press. Taylor & Francis Group. 555 pp.

Unger I., Kennedy A., Muzika R. 2009. Flooding effects on soil microbial communities. *Applied Soil Ecology Journal*. 42: 1-8 pp.

Valderrama-Landeros L. H., Rodríguez-Zúñiga M. T., Troche-Souza C., Velázquez-Salazar S., Villeda-Chávez E., Alcántar-Maya J. A., Vázquez-Balderas B., Cruz-López M. I., Ressler R. 2017. Manglares de México: actualización y exploración de los datos del sistema de monitoreo 1970/1980-2015. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México. 128 p.

Walters B., Rönnbäck P., Kovacs J., Crona B., Hussein A., Badola R., Dahdouh-Guebas F., Barbier E. 2008. Ethnobiology, socio-economics and Management of mangrove forests: a review. *Aquatic Botany*. 89: 220-236 pp.

Wang Le, Sousa Wayne. 2009. Distinguishing mangrove species with laboratory measurements of hyperspectral leaf reflectance. *International Journal of Remote Sensing*. 5 (30): 1267-1281 pp.

Weidner Victor, Hsia Jack. 1980. NBS specular reflectometer-spectrophotometer. *Applied Optics*. 8 (19): 1268-1273 pp.

Wollschlaeger J., Roettgers R., Petersen W., Wiltshire K. 2014. Performance of absorption coefficient measurements for the in situ determination of chlorophyll-a and total suspended matter. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. ELSEVIER. 34p.

Zaldívar-Jiménez A. 2004. Cambios en los patrones de estructura y productividad en manglares sometidos a gradientes ambientales en una laguna costera cárstica en la península de Yucatán (SE, México). Tesis de maestría en ciencias. Departamento de Recursos del mar. Mérida, CINVESTAV-IPN. 74 p.

Zaldívar-Jiménez A., Herrera-Silveira J., Coronado-Molina Carlos, Alonzo-Parra David. 2004. Estructura y productividad de los manglares en la reserva de la biósfera Ría Celestún, Yucatán, México. *Madera y Bosques*. 2 (10): 25-35 pp. Versión digital disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61709902>

Zaldívar-Jiménez A., Herrera-Silveira J., Teutli Hernández C., Comín F., Andrade J., Coronado-Molina C., Pérez-Ceballos R. 2010. Conceptual framework for mangrove restoration in the Yucatán Peninsula. *Ecological Restoration*. 28 (3): 333-342 pp.

Zaldívar-Jiménez A., Herrera-Silveira J., Teutli Hernández C., Hernández Saavedra R., Caamal Sosa J. 2010. Manglares. Capítulo 3. 138-139 pp. En: *Biodiversidad y Desarrollo humano en Yucatán*. 2010. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.

Zavala-Hidalgo, J., Fernández-Eguiarte A. 2004. Propuesta para la regionalización de los mares mexicanos desde el punto de vista de los procesos físicos: el caso del Golfo de México. *Taller de Ordenamiento Ecológico Costero*. Nov. 15-16, 2004. En preparación.

Zeng Lihua, Duoliang Li. 2015. Development of in situ sensors for chlorophyll concentration measurement. *Hindawi. Journal of sensors*. 16p.

Zhang Chunhua, Liu Yali, Kovacs John, Flores-Verdugo Francisco, Flores-de-Santiago Francisco, Chen Ke. 2012. Spectral response to varying levels of leaf pigments collected from a degraded mangrove forest. *Journal of Applied Remote Sensing*. 6 (1). 14 p.

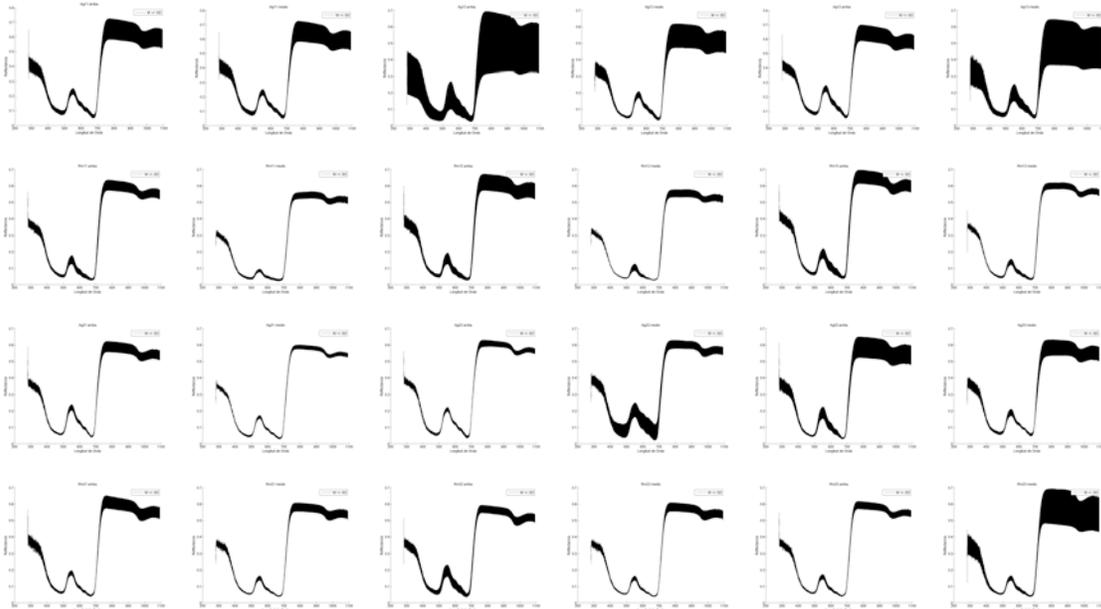
Zhang Chunhua, Kovacs John, Liu Yali, Flores-Verdugo Francisco, Flores-de-Santiago Francisco. 2014. Separating mangrove species and conditions using laboratory hyperspectral data: a case study of a degraded mangrove forest of the Mexican Pacific. *Remote sensing*. 6: 11673-11688 pp.

Zuur Alain, Ieno Elena, Walker Neil, Saveliev Anatoly, Smith Graham. 2009. *Mixed effects Models and Extensions in ecology with R*. Springer. 574 pp.

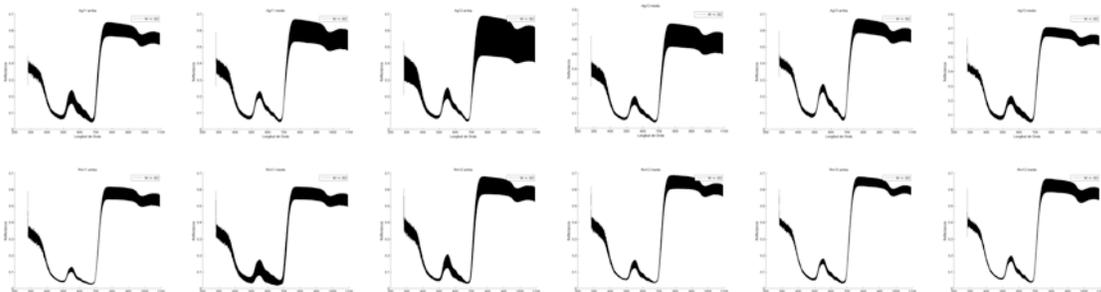
ANEXOS.

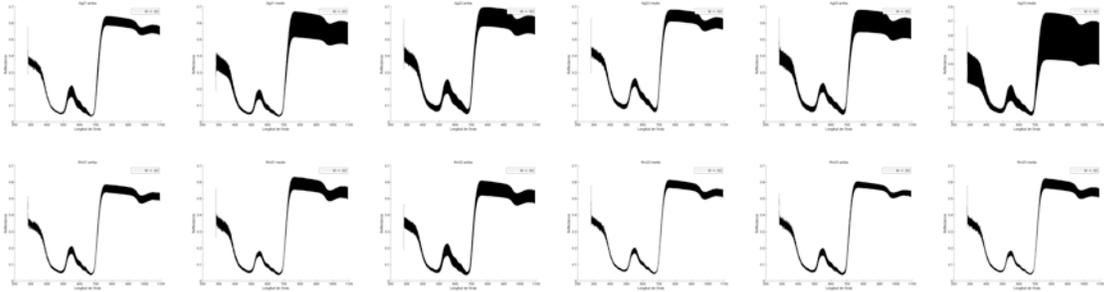
Anexo I. Gráficas de reflectancia de las especies *R. mangle* y *A. germinans* a lo largo del periodo de estudio. En orden de izquierda a derecha se observa las gráficas de reflectancia de los individuos numerados del uno al tres, siendo primero las mediciones en la parte media del dosel, seguidas de la parte alta del dosel. Siguiendo el orden de arriba hacia abajo se observan a continuación, las gráficas correspondientes de *A. germinans* y posterior las de *R. mangle* acomodado en campañas.

Campaña 1: 28-septiembre-2016.

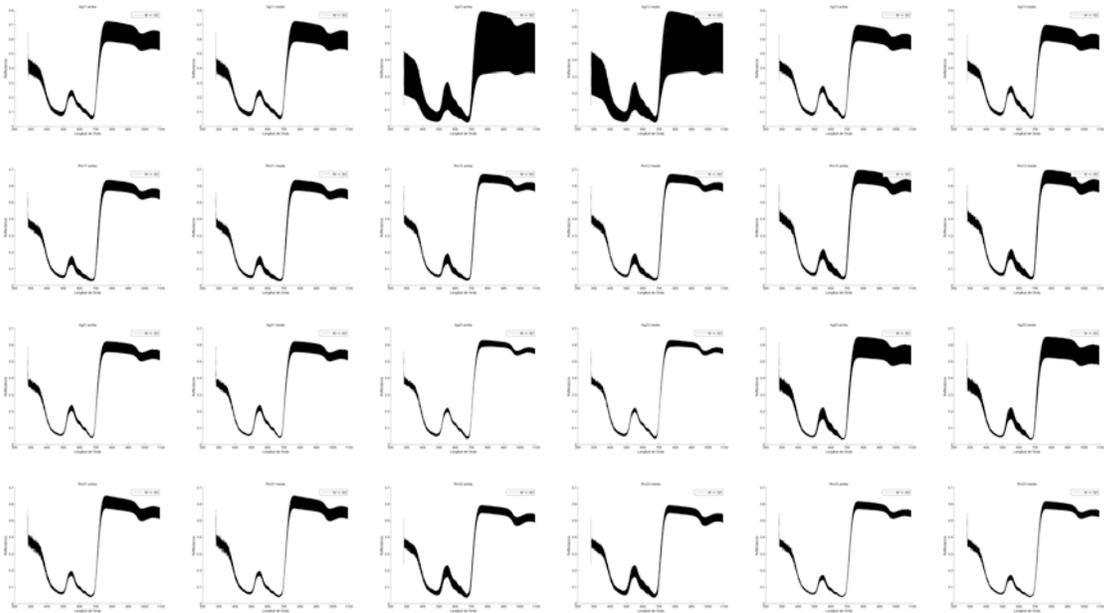


Campaña 2: 13-octubre-2016.

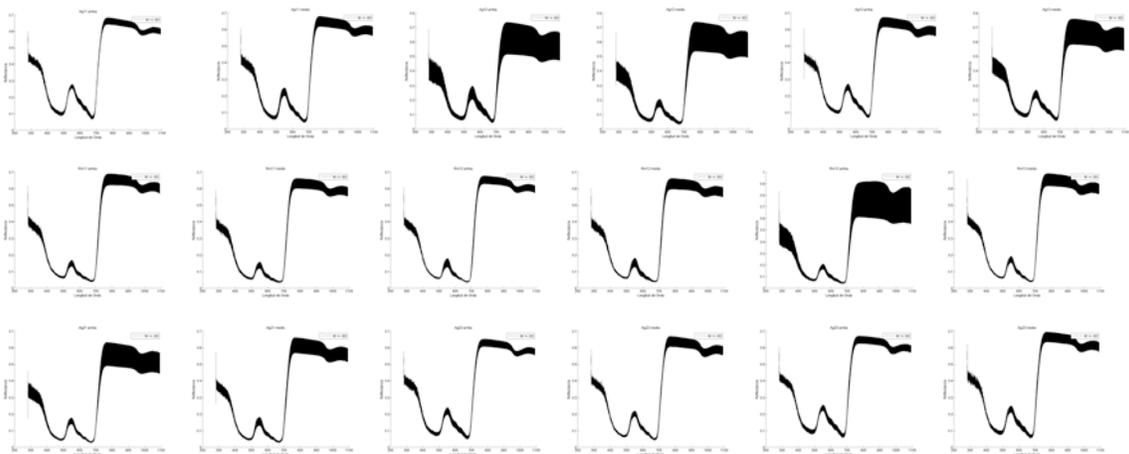


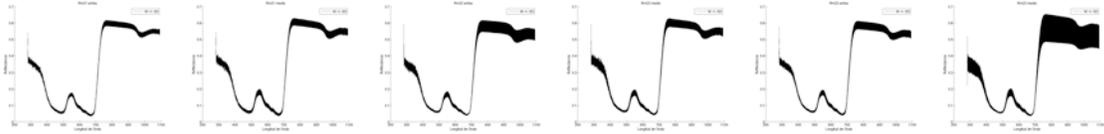


Campana 3: 26-octubre-2016.

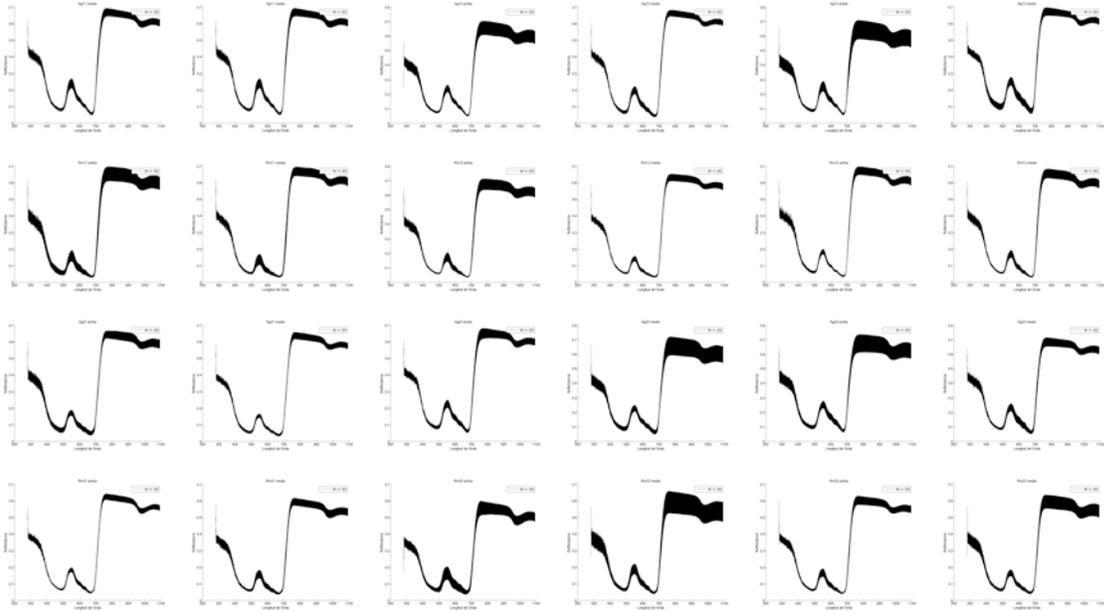


Campana 4: 09-noviembre-2016.

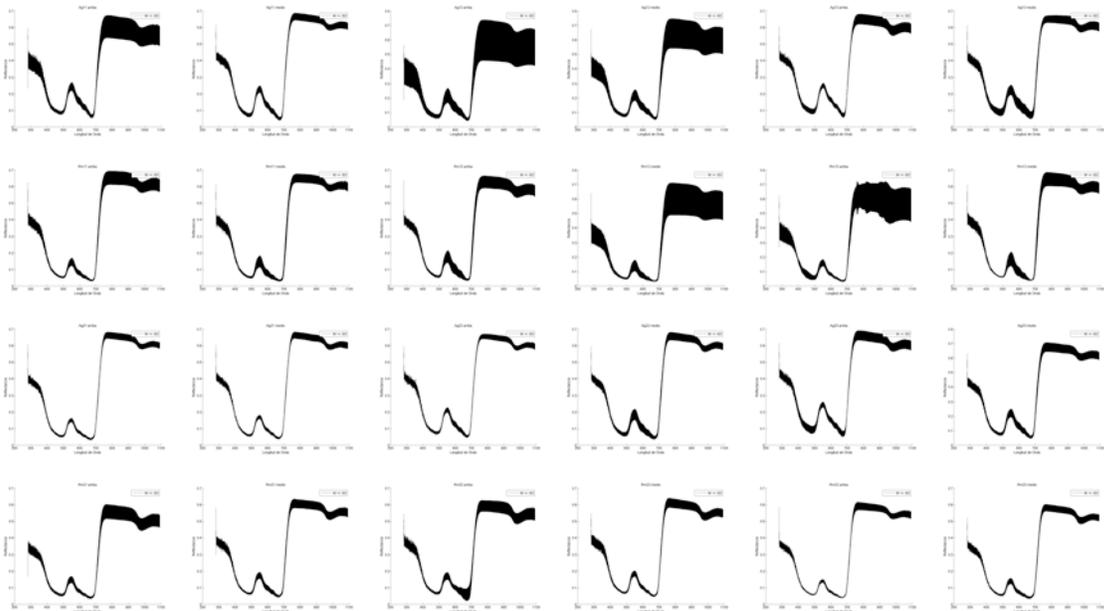




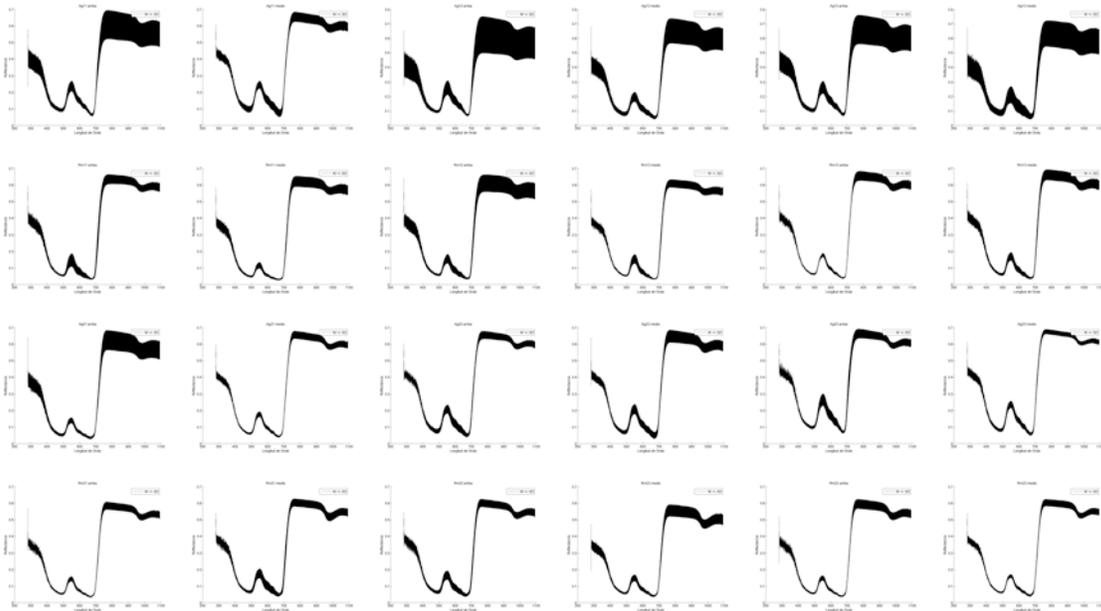
Campana 5: 23-noviembre-2016.



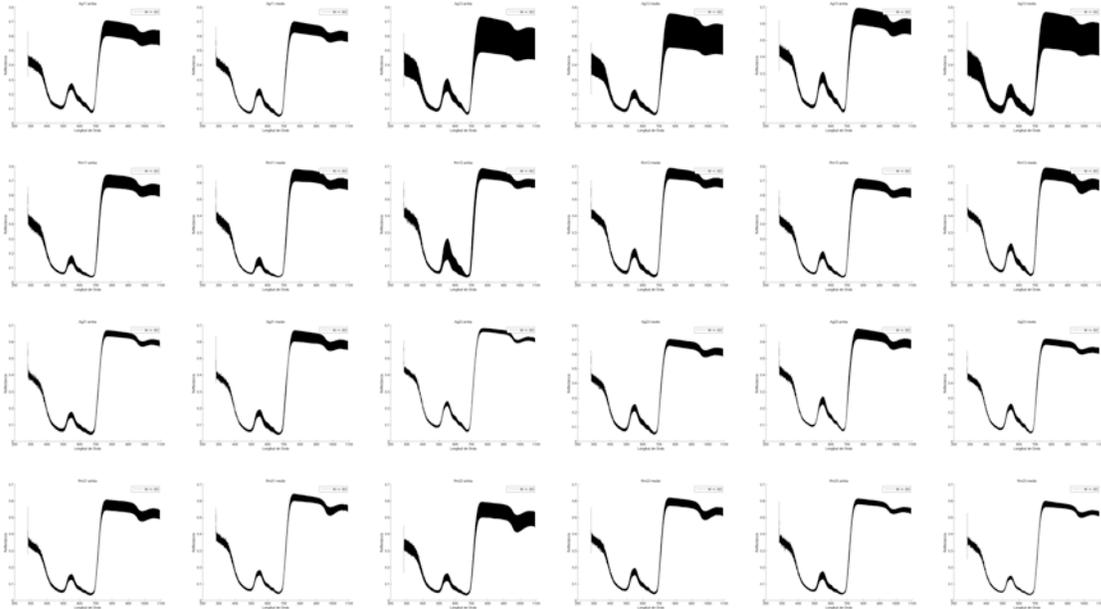
Campana 6: 09-diciembre-2016.



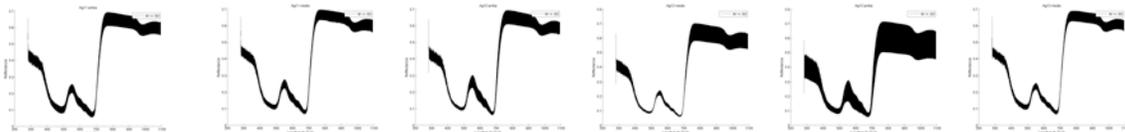
Campaña 7: 21-diciembre-2016.

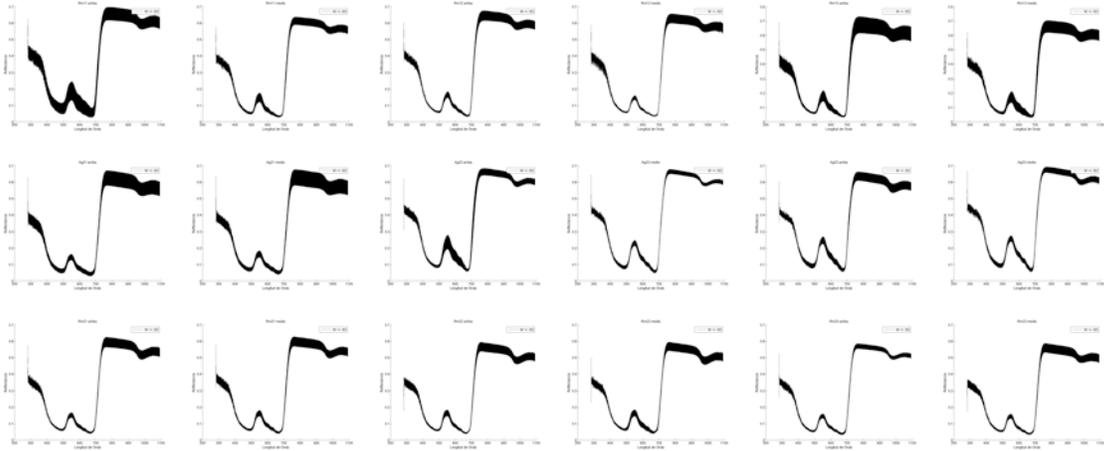


Campaña 8: 09-enero-2017.

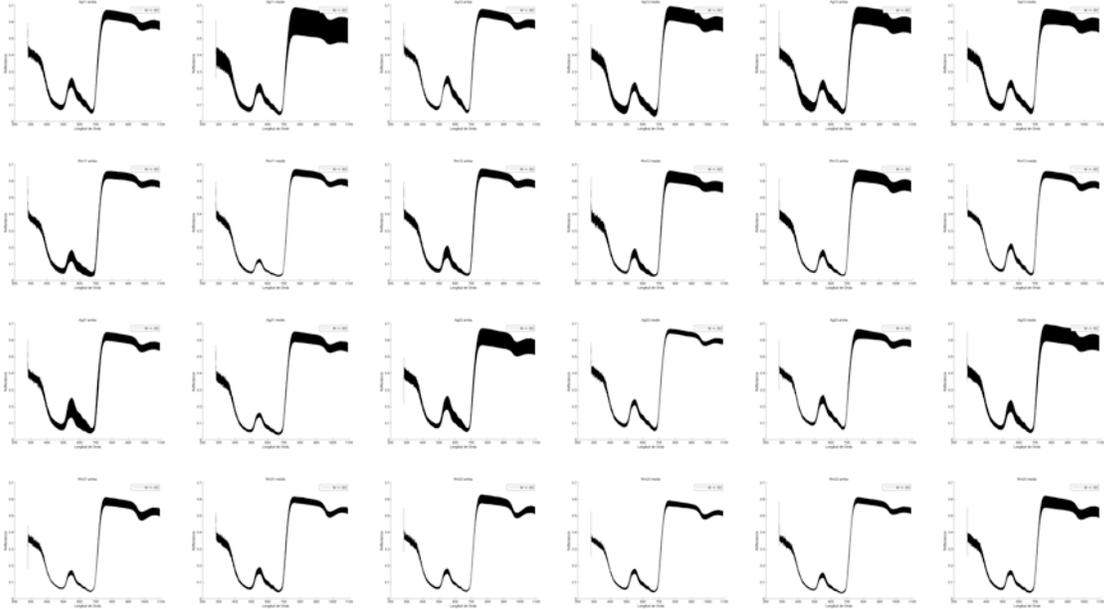


Campaña 9: 25-enero-2017.

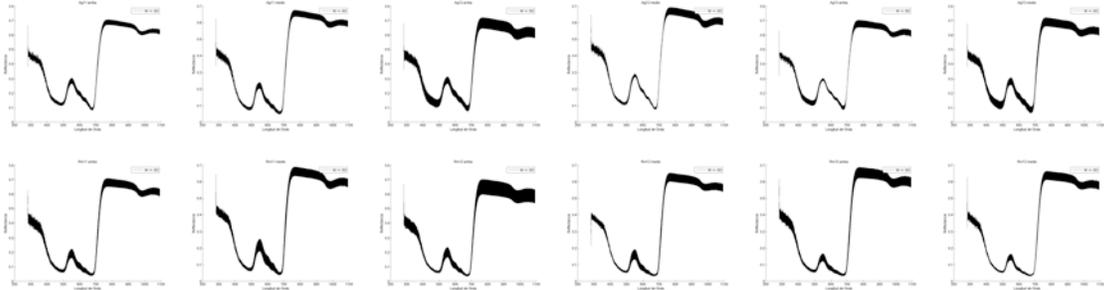


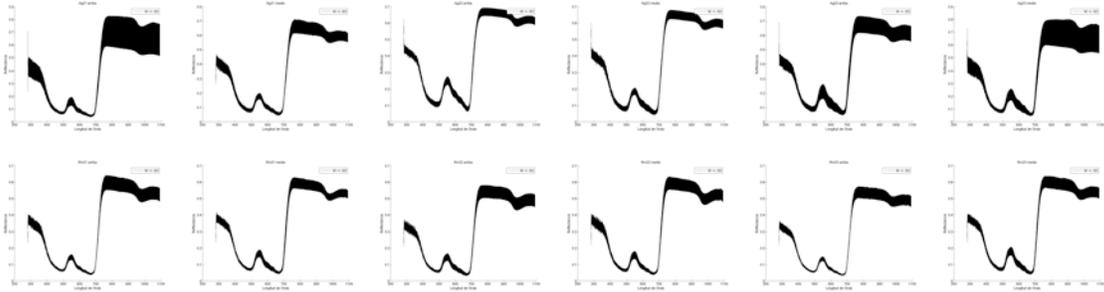


Campana 10: 09-febrero-2017.

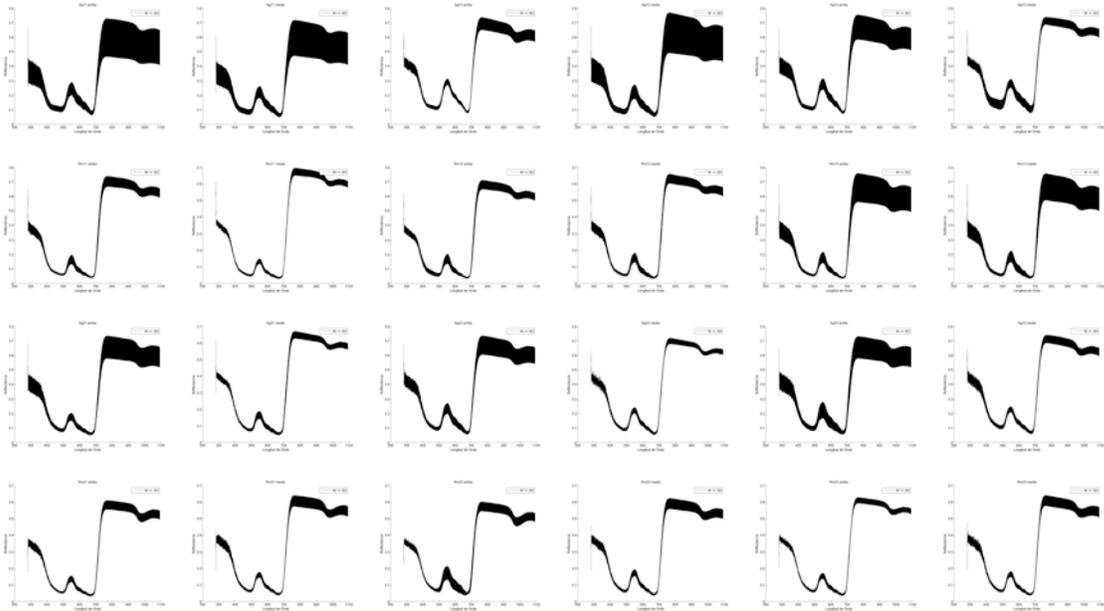


Campana 11: 22-febrero-2017.

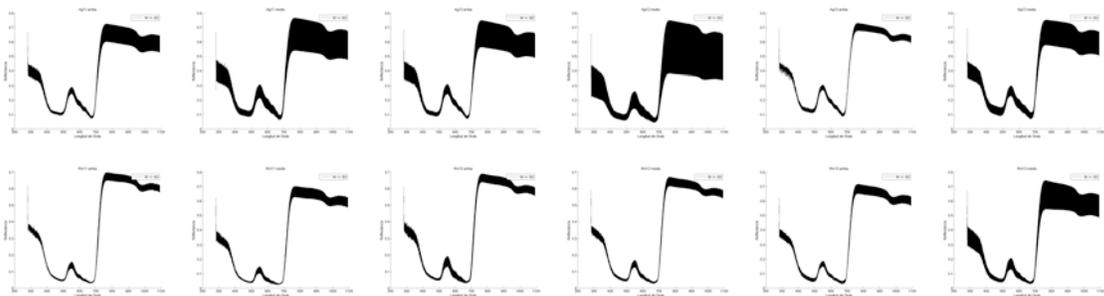


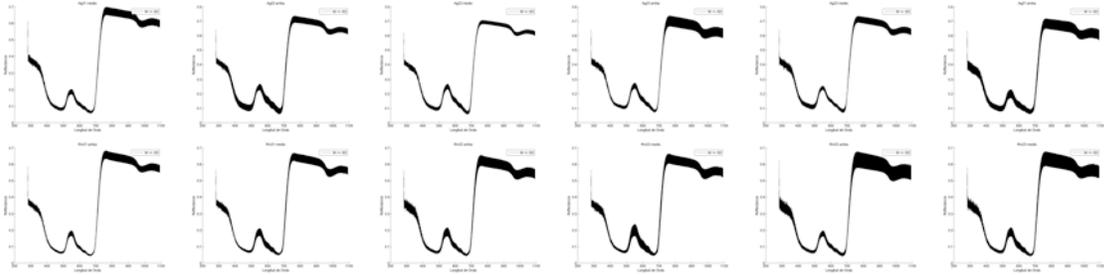


Campaña 12: 10-marzo-2017.

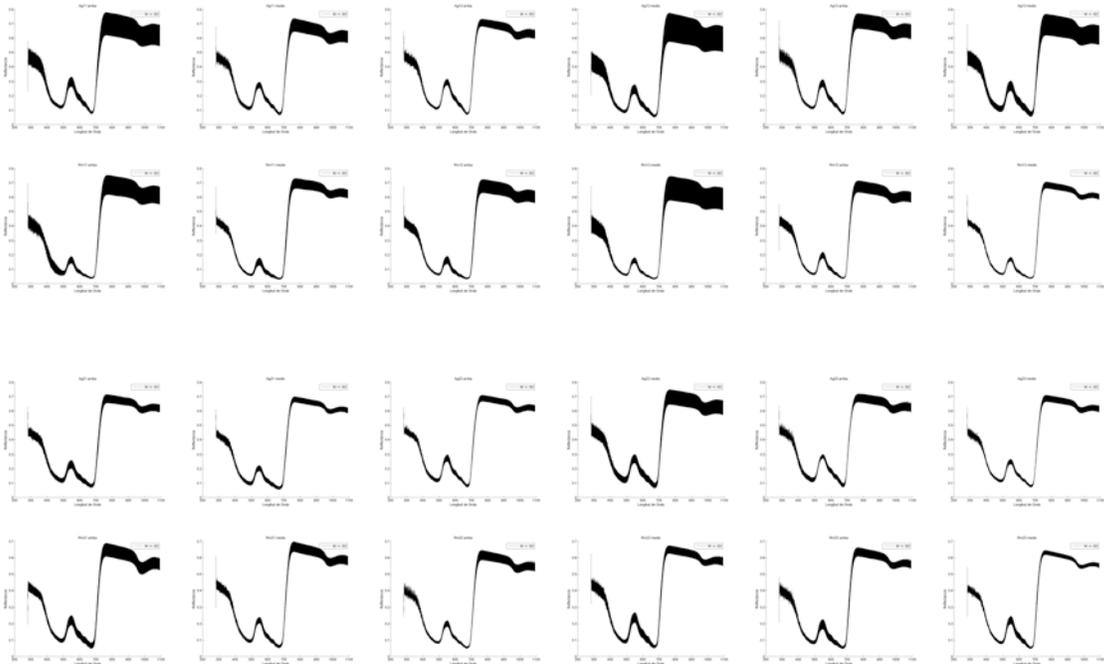


Campaña 13: 27-marzo-2017.

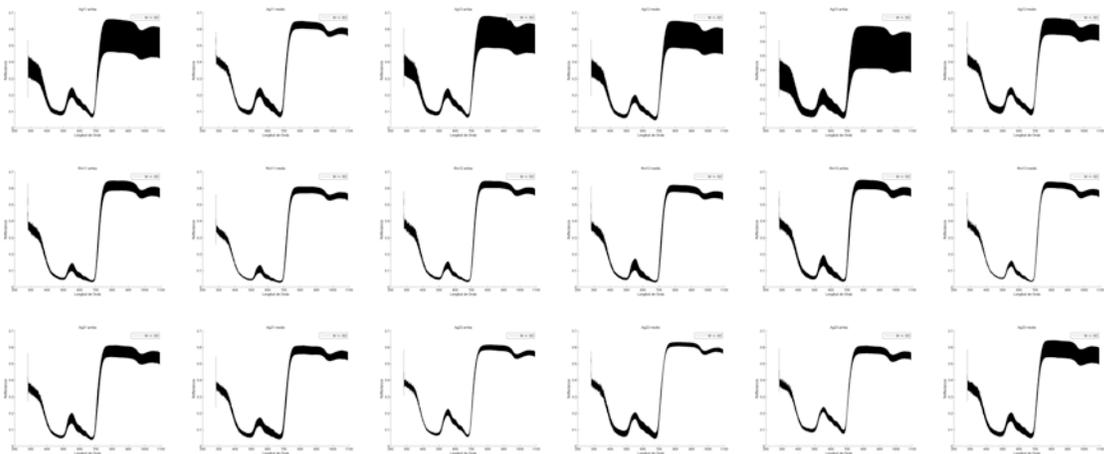


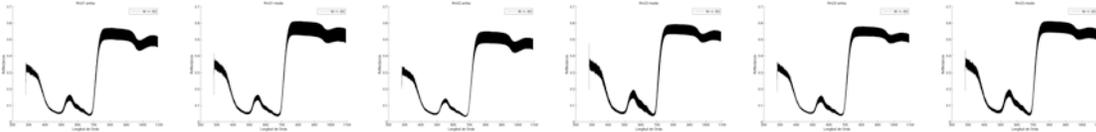


Campaña 14: 17-abril-2017.

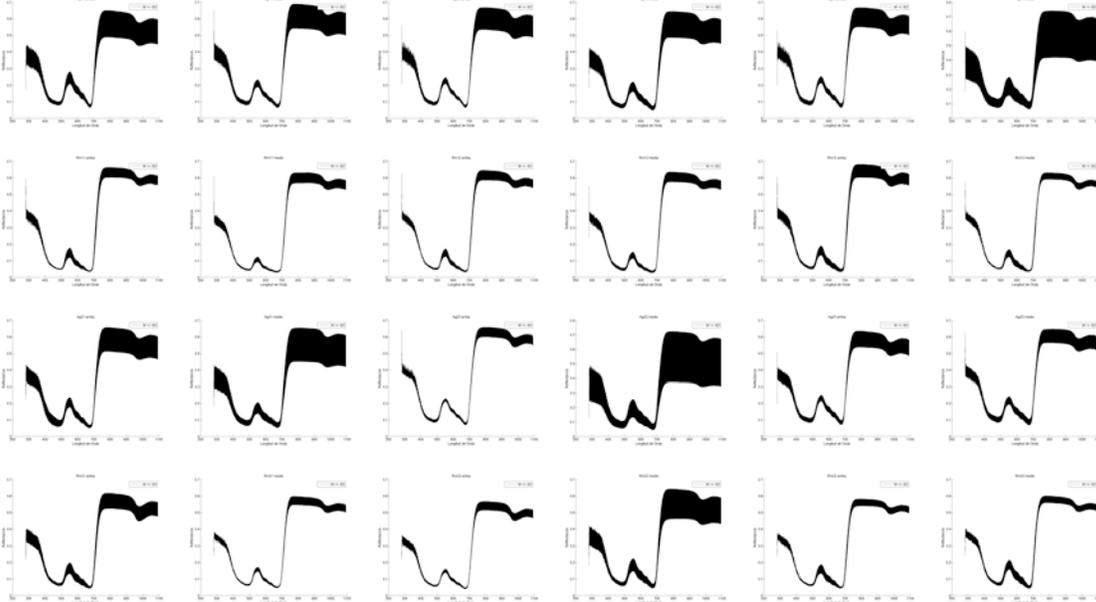


Campaña 15: 26-abril-2017.

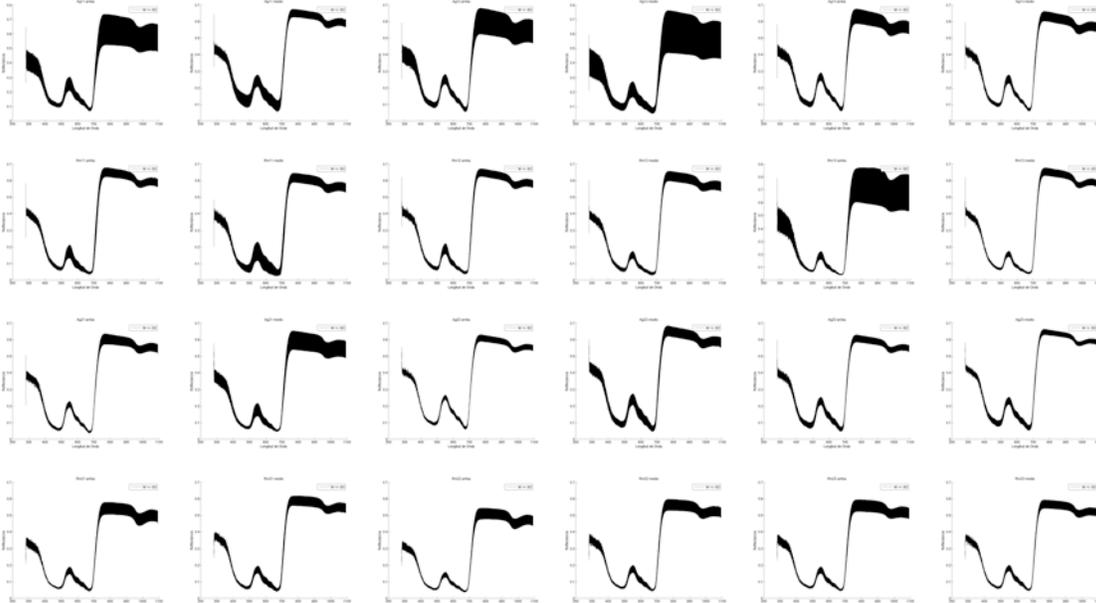




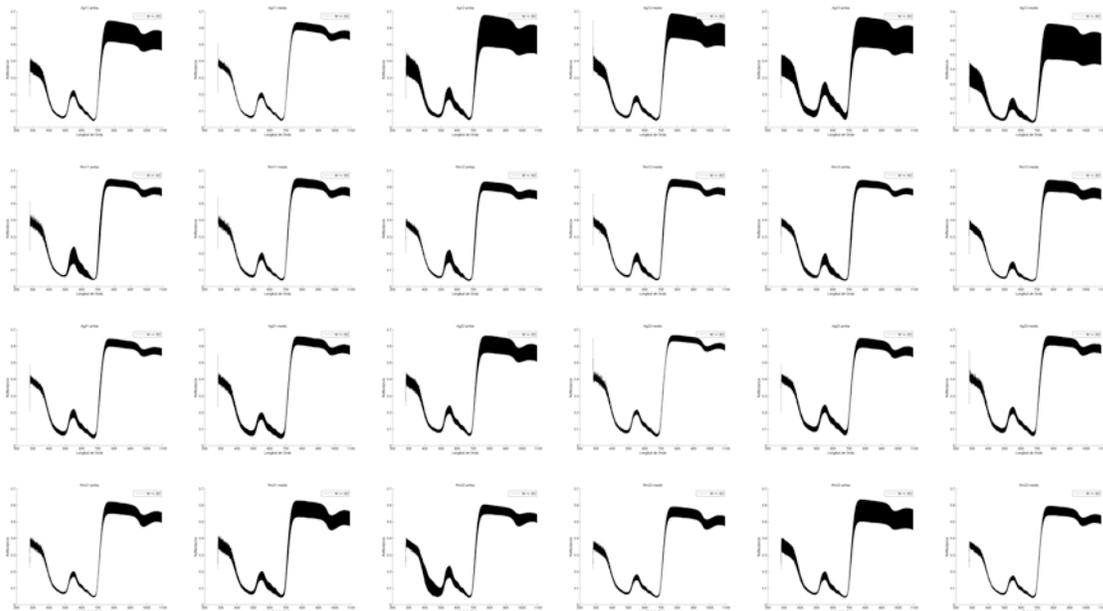
Campaña 16: 12-mayo-2017.



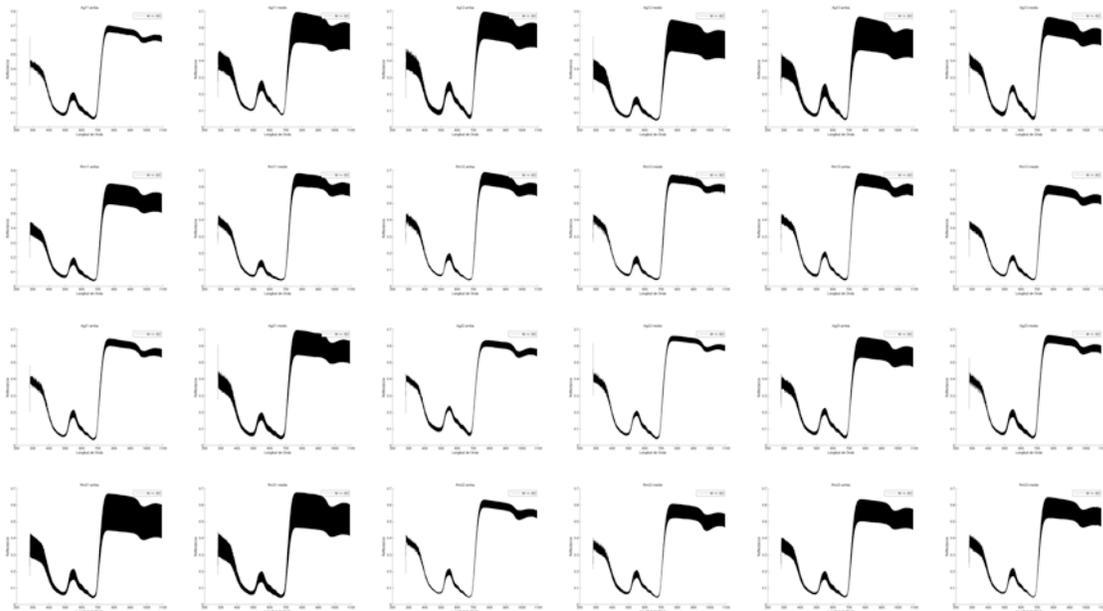
Campaña 17: 29-mayo-2017.



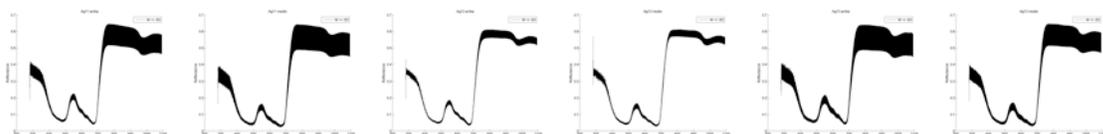
Campaña 18: 14-junio-2017.

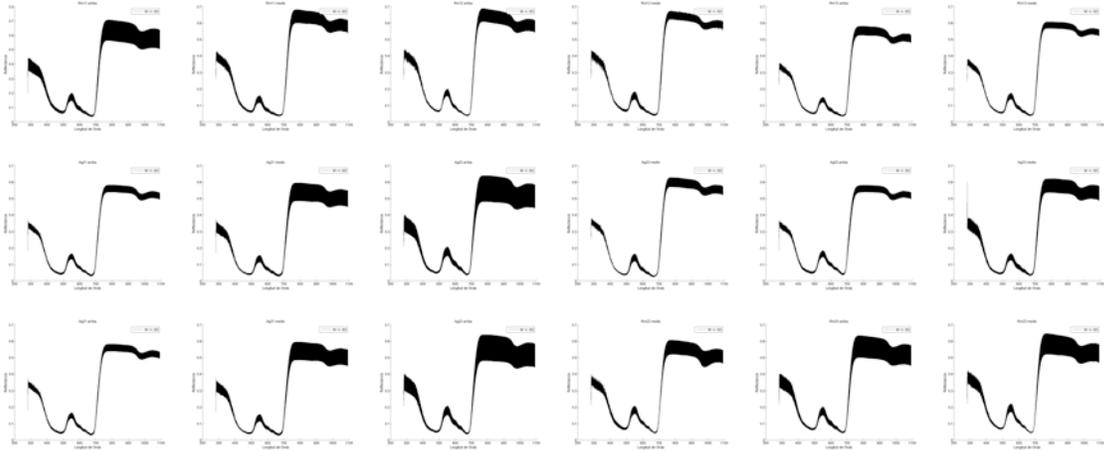


Campaña 19: 28-junio-2017.

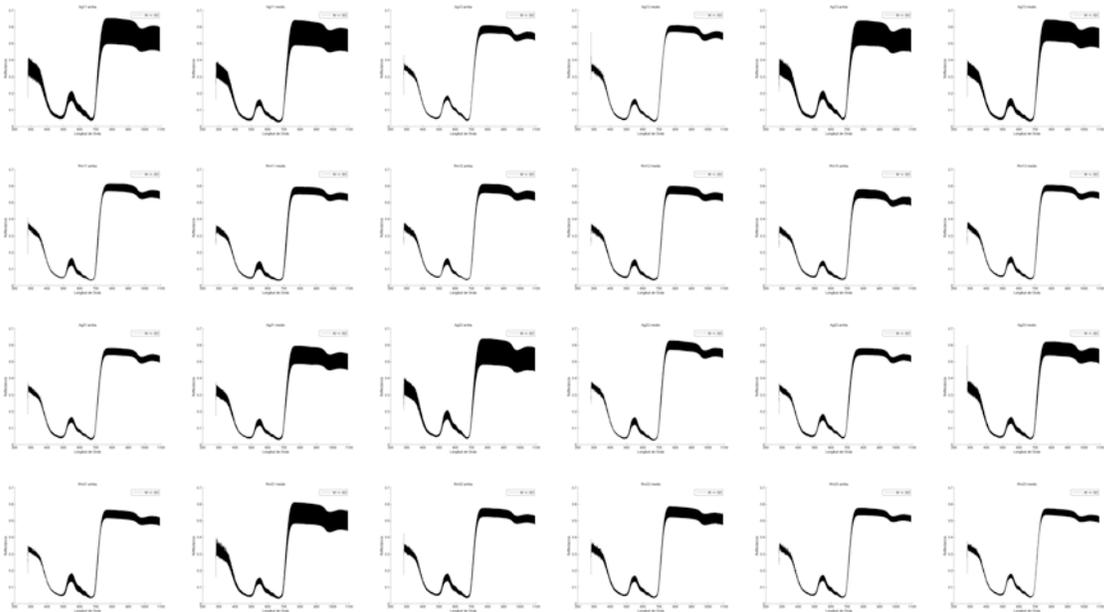


Campaña 20: 11-julio-2017.

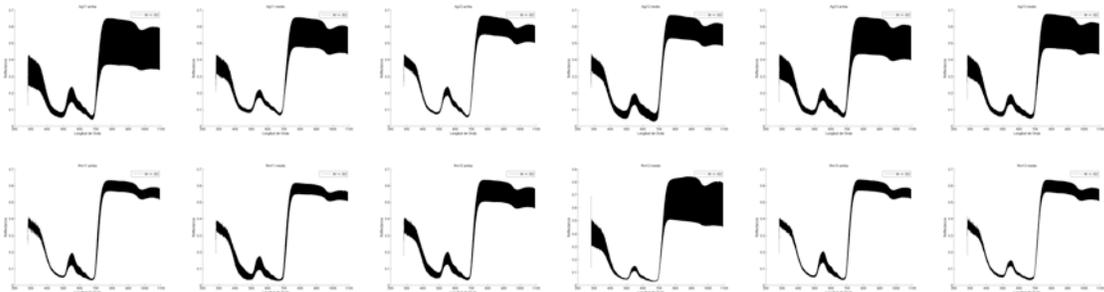


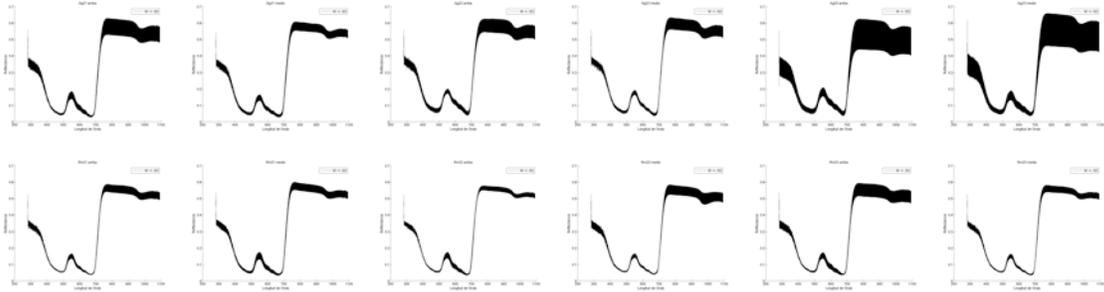


Campaña 21: 26-julio-2017.

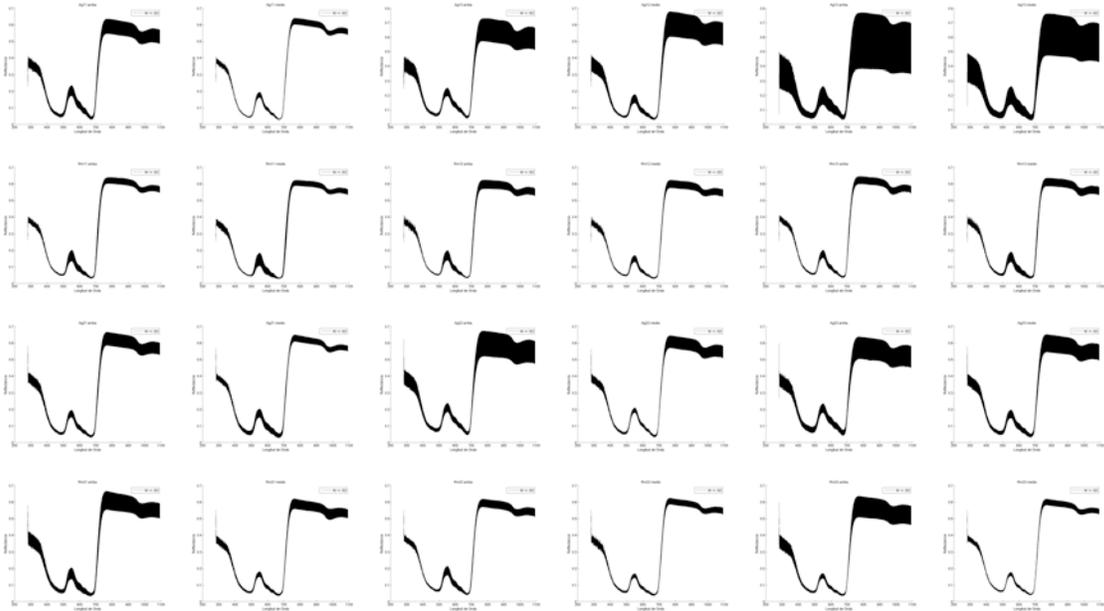


Campaña 22: 14-agosto-2017.

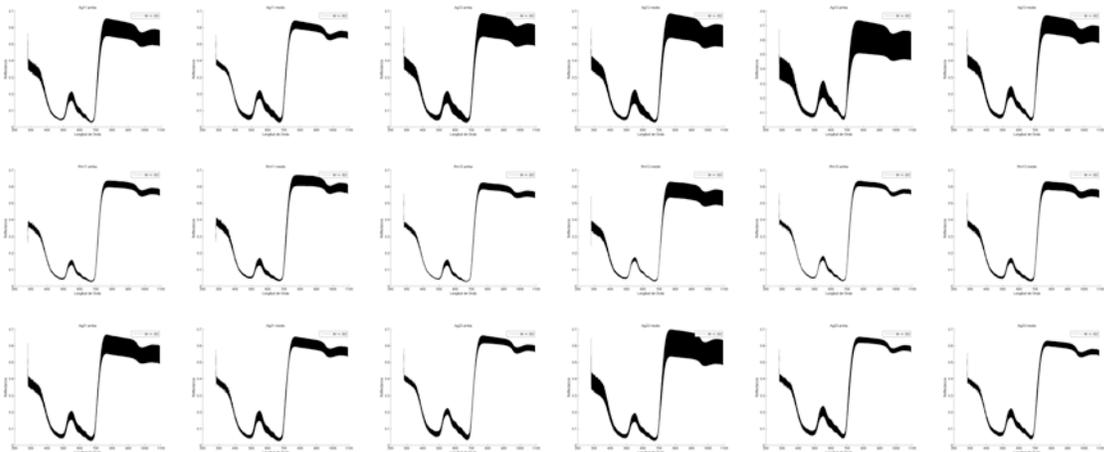


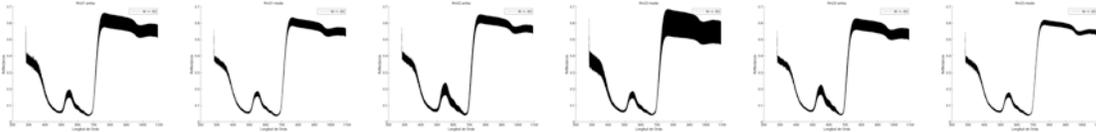


Campaña 23: 31-agosto-2017.



Campaña 24: 13-septiembre-2017.





Anexo II. Prueba de hipótesis por factor sitio contra especie.

```

Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses

Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts

Fit: glm(formula = modelo3, family = Gamma(link = "log"), data = datos)

Linear Hypotheses:
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
1-2 - 1-1 == 0 -0.37673   0.05920  -6.364  <0.001 ***
2-1 - 1-1 == 0 -0.81968   0.05375 -15.251  <0.001 ***
2-2 - 1-1 == 0 -0.26062   0.08842  -2.947   0.0152 *
2-1 - 1-2 == 0 -0.44295   0.06682  -6.628  <0.001 ***
2-2 - 1-2 == 0  0.11611   0.11091   1.047   0.6960
2-2 - 2-1 == 0  0.55906   0.07755   7.209  <0.001 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

```

Anexo III. Variación de la CC-a a lo largo del tiempo para cada especie (siguiente hoja).

Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses
Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
1-02-1-01 == 0	0.035133	0.146266	0.240	1.0000	1-05-1-04 == 0	-0.028268	0.155462	-0.182	1.0000	2-08-1-07 == 0	-0.920532	0.155687	-5.913	<.01 ***
1-03-1-01 == 0	0.058072	0.151790	0.383	1.0000	1-06-1-04 == 0	0.093586	0.170740	0.548	1.0000	2-09-1-07 == 0	-0.763694	0.161673	-4.724	<.01 ***
1-04-1-01 == 0	0.067311	0.166092	0.405	1.0000	1-07-1-04 == 0	0.087549	0.181255	0.483	1.0000	2-10-1-07 == 0	-0.420127	0.163324	-2.572	0.9956
1-05-1-01 == 0	0.039043	0.150221	0.260	1.0000	1-08-1-04 == 0	0.172239	0.201616	0.854	1.0000	2-11-1-07 == 0	-0.556626	0.154823	-3.595	0.0539 *
1-06-1-01 == 0	0.160897	0.154052	1.044	1.0000	1-09-1-04 == 0	-0.196758	0.191320	-1.028	1.0000	2-12-1-07 == 0	-0.685486	0.173812	-3.944	0.0165 *
1-07-1-01 == 0	0.154860	0.163600	0.947	1.0000	1-10-1-04 == 0	-0.049492	0.155627	-0.318	1.0000	1-09-1-08 == 0	-0.368947	0.174336	-2.116	0.8954
1-08-1-01 == 0	0.239550	0.183458	1.306	0.9998	1-11-1-04 == 0	0.010079	0.181764	0.055	1.0000	1-10-1-08 == 0	-0.221731	0.182735	-1.213	0.9999
1-09-1-01 == 0	-0.129397	0.154264	-0.839	1.0000	1-12-1-04 == 0	0.097644	0.221953	0.440	1.0000	1-11-1-08 == 0	-0.162160	0.165958	-0.977	1.0000
1-10-1-01 == 0	0.017819	0.149406	0.119	1.0000	2-01-1-04 == 0	-0.799827	0.175336	-4.562	<.01 **	1-12-1-08 == 0	-0.074595	0.177729	-0.420	1.0000
1-11-1-01 == 0	0.077390	0.152497	0.507	1.0000	2-02-1-04 == 0	-0.854714	0.174530	-4.897	<.01 ***	2-01-1-08 == 0	-0.972066	0.183512	-5.297	<.01 ***
1-12-1-01 == 0	0.164955	0.173632	0.950	1.0000	2-03-1-04 == 0	-0.823160	0.162848	-5.055	<.01 ***	2-02-1-08 == 0	-0.102695	0.185996	-0.521	<.01 ***
2-01-1-01 == 0	-0.732516	0.156169	-4.691	<.01 ***	2-04-1-04 == 0	-0.852105	0.156135	-5.457	<.01 ***	2-03-1-08 == 0	-0.595399	0.200745	-2.959	<.01 ***
2-02-1-01 == 0	-0.787403	0.156308	-5.038	<.01 ***	2-05-1-04 == 0	-0.868809	0.167421	-5.189	<.01 ***	2-04-1-08 == 0	-0.102434	0.201304	-0.509	<.01 ***
2-03-1-01 == 0	-0.755849	0.159487	-4.739	<.01 ***	2-06-1-04 == 0	-0.931736	0.181965	-5.120	<.01 ***	2-05-1-08 == 0	-0.104108	0.181313	-0.574	<.01 ***
2-04-1-01 == 0	-0.784794	0.174505	-4.497	<.01 **	2-07-1-04 == 0	-0.825111	0.189656	-4.351	<.01 **	2-06-1-08 == 0	-0.1103975	0.164278	-0.670	<.01 ***
2-05-1-01 == 0	-0.801498	0.162181	-4.942	<.01 ***	2-08-1-04 == 0	-0.832983	0.209380	-3.978	0.0148 *	2-07-1-08 == 0	-0.397349	0.154839	-2.561	<.01 ***
2-06-1-01 == 0	-0.864425	0.166055	-5.205	<.01 ***	2-09-1-04 == 0	-0.676145	0.197092	-3.431	0.0910 .	2-08-1-08 == 0	-0.105222	0.150266	-0.690	<.01 ***
2-07-1-01 == 0	-0.757799	0.172600	-4.390	<.01 **	2-10-1-04 == 0	-0.332578	0.161042	-2.065	0.9152	2-09-1-08 == 0	-0.848384	0.175403	-4.837	<.01 ***
2-08-1-01 == 0	-0.765672	0.191728	-3.994	0.0124 *	2-11-1-04 == 0	-0.469077	0.187565	-2.501	0.6508	2-10-1-08 == 0	-0.504817	0.182840	-2.761	0.4442
2-09-1-01 == 0	-0.608834	0.161109	-3.779	0.0300 *	2-12-1-04 == 0	-0.597938	0.229806	-2.602	0.5714	2-11-1-08 == 0	-0.641316	0.167338	-3.832	0.0240 *
2-10-1-01 == 0	-0.265267	0.154797	-1.714	0.9889	1-06-1-05 == 0	0.121854	0.151684	0.803	1.0000	2-12-1-08 == 0	-0.770177	0.180638	-4.264	<.01 ***
2-11-1-01 == 0	-0.401766	0.159131	-2.525	0.6323	1-07-1-05 == 0	0.115817	0.159885	0.724	1.0000	1-10-1-09 == 0	0.147216	0.162658	0.905	1.0000
2-12-1-01 == 0	-0.530627	0.183259	-2.896	0.3453	1-08-1-05 == 0	0.205007	0.178373	1.124	1.0000	1-11-1-09 == 0	0.206786	0.147884	1.398	0.9994
1-03-1-02 == 0	0.022939	0.150803	0.152	1.0000	1-09-1-05 == 0	-0.168840	0.162792	-1.035	1.0000	1-12-1-09 == 0	0.294352	0.153189	1.921	0.9583
1-04-1-02 == 0	0.032178	0.165176	0.195	1.0000	1-10-1-05 == 0	-0.021224	0.146454	-0.145	1.0000	2-01-1-09 == 0	-0.603119	0.158075	-3.815	0.0247 *
1-05-1-02 == 0	0.003910	0.150160	0.026	1.0000	1-11-1-05 == 0	0.038346	0.156432	0.245	1.0000	2-02-1-09 == 0	-0.658006	0.159254	-4.132	<.01 **
1-06-1-02 == 0	0.125764	0.155117	0.811	1.0000	1-12-1-05 == 0	0.125912	0.186185	0.676	1.0000	2-03-1-09 == 0	-0.626452	0.173049	-3.620	0.0486 *
1-07-1-02 == 0	0.119727	0.165265	0.724	1.0000	2-01-1-05 == 0	-0.771559	0.155239	-4.970	<.01 ***	2-04-1-09 == 0	-0.655397	0.194027	-3.378	0.1037
1-08-1-02 == 0	0.204417	0.185837	1.100	1.0000	2-02-1-05 == 0	-0.826446	0.155279	-5.322	<.01 ***	2-05-1-09 == 0	-0.672102	0.169131	-3.974	0.0139 *
1-09-1-02 == 0	-0.164529	0.155366	-1.059	1.0000	2-03-1-05 == 0	-0.794892	0.154557	-5.143	<.01 ***	2-06-1-09 == 0	-0.735029	0.162741	-4.517	<.01 **
1-10-1-02 == 0	-0.017314	0.149141	-0.116	1.0000	2-04-1-05 == 0	-0.823837	0.159954	-5.154	<.01 ***	2-07-1-09 == 0	-0.628403	0.165746	-3.791	0.0265 *
1-11-1-02 == 0	0.042257	0.153620	0.275	1.0000	2-05-1-05 == 0	-0.840541	0.154218	-5.450	<.01 ***	2-08-1-09 == 0	-0.636276	0.179835	-3.538	0.0639 *
1-12-1-02 == 0	0.129822	0.175594	0.739	1.0000	2-06-1-05 == 0	-0.903469	0.160150	-5.641	<.01 ***	2-09-1-09 == 0	-0.479438	0.149813	-3.200	0.1708
2-01-1-02 == 0	-0.767649	0.156054	-4.919	<.01 ***	2-07-1-05 == 0	-0.796843	0.166234	-4.793	<.01 ***	2-10-1-09 == 0	-0.135871	0.164687	-0.825	1.0000
2-02-1-02 == 0	-0.822535	0.156060	-5.271	<.01 ***	2-08-1-05 == 0	-0.804716	0.184340	-4.365	<.01 **	2-11-1-09 == 0	-0.272369	0.151518	-1.798	0.9804
2-03-1-02 == 0	-0.790982	0.158371	-4.994	<.01 ***	2-09-1-05 == 0	-0.647877	0.166662	-3.887	0.0186 *	2-12-1-09 == 0	-0.401230	0.159513	-2.515	0.6416
2-04-1-02 == 0	-0.819927	0.173469	-4.727	<.01 ***	2-10-1-05 == 0	-0.304310	0.149318	-2.038	0.9249	1-11-1-10 == 0	0.059571	0.157104	0.379	1.0000
2-05-1-02 == 0	-0.836631	0.161967	-5.165	<.01 ***	2-11-1-05 == 0	-0.440809	0.160445	-2.747	0.4566	1-12-1-10 == 0	0.147136	0.186676	0.788	1.0000
2-06-1-02 == 0	-0.899558	0.166914	-5.389	<.01 ***	2-12-1-05 == 0	-0.569670	0.192135	-2.965	0.2974	2-01-1-10 == 0	-0.750335	0.154537	-4.855	<.01 ***
2-07-1-02 == 0	-0.792932	0.174074	-4.555	<.01 **	1-07-1-06 == 0	-0.066037	0.148511	-0.441	1.0000	2-02-1-10 == 0	-0.805221	0.154380	-5.216	<.01 ***
2-08-1-02 == 0	-0.800805	0.193912	-4.130	<.01 **	1-08-1-06 == 0	0.078653	0.159928	0.492	1.0000	2-03-1-10 == 0	-0.773668	0.152972	-5.058	<.01 ***
2-09-1-02 == 0	-0.643967	0.162060	-3.974	0.0142 *	1-09-1-06 == 0	-0.290293	0.155315	-1.869	0.9694	2-04-1-10 == 0	-0.802613	0.160098	-5.013	<.01 ***
2-10-1-02 == 0	-0.300400	0.154442	-1.945	0.9530	1-10-1-06 == 0	-0.143078	0.153408	-0.933	1.0000	2-05-1-10 == 0	-0.819317	0.154541	-5.302	<.01 ***
2-11-1-02 == 0	-0.436899	0.160111	-2.729	0.4682	1-11-1-06 == 0	-0.083507	0.149312	-0.559	1.0000	2-06-1-10 == 0	-0.882244	0.161851	-5.451	<.01 ***
2-12-1-02 == 0	-0.565760	0.184996	-3.058	0.2440	1-12-1-06 == 0	0.004059	0.170130	0.024	1.0000	2-07-1-10 == 0	-0.775618	0.169301	-4.587	<.01 ***
1-04-1-03 == 0	0.009239	0.154876	0.060	1.0000	2-01-1-06 == 0	-0.893413	0.156420	-5.712	<.01 ***	2-08-1-10 == 0	-0.783491	0.188608	-4.154	<.01 **
1-05-1-03 == 0	-0.019029	0.151478	-0.126	1.0000	2-02-1-06 == 0	-0.948299	0.157581	-6.018	<.01 ***	2-09-1-10 == 0	-0.626653	0.166578	-3.762	0.0303 *
1-06-1-03 == 0	0.102824	0.165072	0.623	1.0000	2-03-1-06 == 0	-0.916746	0.165558	-5.537	<.01 ***	2-10-1-10 == 0	-0.283086	0.149112	-1.898	0.9631
1-07-1-03 == 0	0.096787	0.178255	0.543	1.0000	2-04-1-06 == 0	-0.945691	0.172455	-5.484	<.01 ***	2-11-1-10 == 0	-0.419585	0.161144	-2.604	0.5686
1-08-1-03 == 0	0.181478	0.202086	0.898	1.0000	2-05-1-06 == 0	-0.962395	0.157179	-6.123	<.01 ***	2-12-1-10 == 0	-0.548446	0.192666	-2.847	0.3833
1-09-1-03 == 0	-0.187469	0.171287	-1.094	1.0000	2-06-1-06 == 0	-1.025322	0.152855	-6.708	<.01 ***	1-12-1-11 == 0	0.087566	0.158202	0.554	1.0000
1-10-1-03 == 0	-0.040253	0.149772	-0.269	1.0000	2-07-1-06 == 0	-0.918696	0.153663	-5.979	<.01 ***	2-01-1-11 == 0	-0.809906	0.155033	-5.224	<.01 ***
1-11-1-03 == 0	0.019317	0.167450	0.115	1.0000	2-08-1-06 == 0	-0.926569	0.165035	-5.614	<.01 ***	2-02-1-11 == 0	-0.864792	0.156250	-5.535	<.01 ***
1-12-1-03 == 0	0.106883	0.198467	0.539	1.0000	2-09-1-06 == 0	-0.769731	0.157868	-4.876	<.01 ***	2-03-1-11 == 0	-0.833239	0.168060	-4.958	<.01 ***
2-01-1-03 == 0	-0.790588	0.162993	-4.850	<.01 ***	2-10-1-06 == 0	-0.426164	0.154774	-2.753	0.4513	2-04-1-11 == 0	-0.862184	0.183498	-4.699	<.01 ***
2-02-1-03 == 0	-0.845475	0.162134	-5.215	<.01 ***	2-11-1-06 == 0	-0.562663	0.152111	-3.699	0.0365 *	2-05-1-11 == 0	-0.878888	0.161890	-5.429	<.01 ***
2-03-1-03 == 0	-0.810921	0.155784	-5.225	<.01 ***	2-12-1-06 == 0	-0.691523	0.174809	-3.956	0.0146 *	2-06-1-11 == 0	-0.941815	0.155956	-6.039	<.01 ***
2-04-1-03 == 0	-0.842866	0.165413	-5.096	<.01 ***	1-08-1-07 == 0	0.084690	0.151259	0.560	1.0000	2-07-1-11 == 0	-0.835189	0.158009	-5.286	<.01 ***
2-05-1-03 == 0	-0.859571	0.164736	-5.218	<.01 ***	1-09-1-07 == 0	-0.284256	0.160067	-1.776	0.9831	2-08-1-11 == 0	-0.843062	0.170968	-4.931	<.01 ***
2-06-1-03 == 0	-0.922498	0.177507	-5.197	<.01 ***	1-10-1-07 == 0	-0.137041	0.162811	-0.842	1.0000	2-09-1-11 == 0	-0.686224	0.150652	-4.555	<.01 ***
2-07-1-03 == 0	-0.815872	0.187429	-4.353	<.01 **	1-11-1-07 == 0	-0.077470	0.152909	-0.507	1.0000	2-10-1-11 == 0	-0.342657	0.158513	-2.162	0.8740
2-08-1-03 == 0	-0.823745	0.210391	-3.915	0.0180 *	1-12-1-07 == 0	0.010096	0.170223	0.059	1.0000	2-11-1-11 == 0	-0.47915			