



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Crecimiento y sobrevivencia de cinco especies nativas
arbóreas en un gradiente freático con fines de
restauración ecológica de humedales asociados al río
Lacantún, Marqués de Comillas, Chiapas, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Teresita de Atocha Ramírez Huicab

DIRECTOR DE TESIS:

Doctora María Julia Carabias Lillo

Ciudad Universitaria, Cd. Mx, 2021





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.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad que me ha brindado y por ser un pilar en mi formación académica.

Al Institute of International Education, Latin America and Caribbean por otorgarme el financiamiento de la Beca ExxonMobil para la Investigación en su edición 2020 y permitir cubrir algunos gastos del proyecto.

A Natura y Ecosistemas Mexicanos, A. C. por abrirme las puertas y brindarme todo el apoyo posible, haciendo que el trabajo en la selva resultara una experiencia extraordinaria y enriquecedora.

A la M. en C. Rocío Aguilar Fernández, por ser parte crucial en la elaboración del diseño experimental y por el asesoramiento brindado durante todo el proceso.

A la Dra. Luisa Alba Lois (†), a la M. en C. Paulina Mendoza von der Borch y a la M. en C. Fabiola Ramírez Corona, por todo el cariño y los consejos que me dieron en el camino y por sembrar en mí algo más que conocimiento.

Al M. en C. Iván Castellanos Vargas, por sus aportaciones y el asesoramiento brindado durante la elaboración de esta tesis.

Un agradecimiento especial a mi asesora, la Dra. Julia Carabias Lillo, por ser un parteaguas en mi vida personal y profesional. Gracias por el apoyo, las horas de trabajo, las experiencias compartidas en campo y, sobre todo, por creer en mí y ser luz en los momentos oscuros.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis tres madres; Rosalba, Lourdes (†) y Teresa, por ser mi mayor motivación para seguir adelante y por apoyarme en cada paso del camino.

A Lulú, por todas esas palabras de aliento, en las buenas y en las malas, y por ser más que una hermana para mí.

Al Taller de Ciencia para Jóvenes Campeche, por ayudarme a encontrar mi vocación.

Agradezco a los miembros del jurado, el Dr. Zenón Cano, la Dra. Paula Meli, la Dra. Lucía Leñero y a la M. en C. Luisa Granados, por los valiosos comentarios y sugerencias que permitieron enriquecer y concluir este trabajo.

A Alejandro, por estar desde el día cero en el proyecto, por ser mi compañero y cómplice y hacer más amenos los muestreos. A los trabajadores de las Estaciones Chajul, Tzendales y Lacanjá, especialmente a Don Quintana y Doña Francisca, por su hospitalidad y apoyo en la realización de esa tesis.

A Nicolás, Patricia, Naomi, Aurora y Reyna, por su colaboración en el análisis de datos.

A mis amigos, los de “aquí” y los de “allá”, especialmente a Daniela y Mariana, gracias por celebrar mis alegrías y llorar mis penas, por no dejarme flaquear y caminar a mi lado, inclusive, aunque nuestros caminos ya no sean los mismos.

En esta tesis no sólo se encuentra plasmado el trabajo de dos años, también lleva impresa las alegrías, tristezas y frustraciones del camino. Gracias a todas las personas que colaboraron en el proyecto y las que han caminado a mi lado durante mi formación personal y profesional, aunque no me alcance el espacio para escribir sus nombres, tengan por seguro que un pedacito, tanto de la tesis como de mi corazón, son suyos.

CONTENIDO

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN

2. MARCO CONCEPTUAL

2.1 HUMEDALES Y SU CLASIFICACIÓN

2.2 CONCEPTOS GENERALES DE LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

2.3 LA RESTAURACIÓN DE HUMEDALES RIBEREÑOS

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

4. MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

5. RESULTADOS

6. DISCUSIÓN

7. RECOMENDACIONES PARA LA RESTAURACIÓN DE HUMEDALES

ASOCIADOS AL RÍO LACANTÚN

8. CONCLUSIONES

REFERENCIAS

ANEXOS

ANEXO 1. RECOPIACIÓN DE TABLAS Y ESTADÍSTICOS

ANEXO 2. RECOPIACIÓN DE IMÁGENES SATELITALES

RESUMEN

Los humedales son ecosistemas reguladores del ciclo hidrológico, refugio de diversas especies de flora y fauna y generadores de alimento. Tienen un alto grado de importancia en aspectos ecológicos, culturales, económicos y sociales para las comunidades sociales y biológicas. No obstante, estos ecosistemas han sido fuertemente alterados y, por lo general, las metodologías para su restauración no se sustentan con bases científicas.

El presente trabajo conjuntó el conocimiento científico y el empírico de ejidatarios del municipio Marqués de Comillas para la restauración de humedales a través de la introducción de cinco especies arbóreas nativas tolerantes a la inundación. Se evaluaron parámetros de crecimiento y sobrevivencia a lo largo de un gradiente freático comprendido entre (-2.31 m y 1.00 m) en el periodo correspondiente a marzo 2019 – marzo 2020. Se establecieron 7 parcelas experimentales sumando un total de 350 individuos.

Los resultados sugieren que el hidroperíodo tiene un efecto significativo en la sobrevivencia de algunas especies. *Pachira aquatica* e *Inga vera* son las especies que presentaron mayores valores de sobrevivencia (>90% y >85%, respectivamente).

En cuanto al crecimiento, a pesar de no haber encontrado un efecto significativo entre la especie y el hidroperíodo, se observó que *Salix humboldtiana* y *Ficus cotinifolia* son las especies con los mayores crecimientos en altura (2.68 y 2.47 m., respectivamente). Asimismo, se reporta que las especies introducidas no son capaces de tolerar períodos de inundación superiores a los tres meses.

Con base en los resultados obtenidos, se presenta un modelo de arreglo espacial que puede ser utilizado para la recuperación de humedales asociados al río Lacantún y aquellos degradados por actividades agropecuarias, así como una lista de humedales identificados en el municipio los cuales pueden ser sujetos a experimentación.

1. Introducción

Los humedales cumplen diversas funciones ecosistémicas a diferentes escalas (Ramsar, 2006; Erwin, 2009; Russi *et al.*, 2013). De acuerdo con las características concernientes al tipo, tamaño y ubicación del humedal, cada uno puede aportar una amplia gama de servicios ecosistémicos, que van desde la conformación del hábitat para la vida silvestre o la provisión de recursos a los seres humanos que permiten satisfacer algunas de sus necesidades básicas, hasta la regulación de los ciclos biogeoquímicos y la estabilización de los procesos atmosféricos (De Groot *et al.*, 2006; Gann *et al.*, 2019).

A pesar de que en algunos casos estos servicios ecosistémicos no son tan evidentes ni tan fáciles de cuantificar, representan una pieza clave en el mantenimiento de la vida en la Tierra (Rodríguez *et al.*, 2016). La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio examina la enorme importancia, en términos económicos, de los humedales, evaluándose en cerca de 15 mil millones de dólares en 1997 (MEA, 2005).

Si bien los humedales ocupan menos del 9% de la superficie terrestre, suministran hasta el 40% de la energía natural anual renovable global (Zedler y Kercher, 2005). A pesar de su importancia para las sociedades humanas, los humedales se están degradando y destruyendo rápidamente; cerca de la mitad de los humedales en el mundo han sufrido algún tipo de cambio de uso de suelo para actividades como la agricultura, plantaciones forestales o el establecimiento de zonas habitacionales que traen consigo la creación de carreteras, incrementando el turismo y dando pie a la urbanización (Revenga *et al.*, 2000; Gann *et al.*, 2019).

La pérdida de diversidad biológica y de servicios ecosistémicos es uno de los principales problemas con los que nos enfrentamos en la actualidad y es el resultado de

la deforestación, la sobreexplotación de especies, la contaminación del suelo y los cuerpos de agua, la invasión de especies y el cambio climático de origen antropogénico (IPBES, 2019).

Una de las problemáticas que requiere particular atención, es la generada por la transformación de estos ecosistemas en cultivos agrícolas ya sea para el autoconsumo o para la producción de materia prima para la industria alimentaria, o bien, la conversión a potreros para ganadería extensiva (Ferrati, 2005; Erwin, 2009). Es bien sabido que para el mantenimiento de este tipo de ganadería en zonas de humedales es necesario el establecimiento de especies tolerantes al forrajeo y a la inundación (Fleischner, 1994). En la mayoría de los casos, esto resulta en la introducción de especies vegetales, principalmente gramíneas de origen africano o asiático, que compiten con la vegetación nativa, consiguiendo desplazarla y generando comunidades ecológicas casi monoespecíficas en un proceso de invasión biológica (López *et al.*, 2013).

Para hacer frente a la extensa degradación de estos ecosistemas, la restauración de humedales se ha convertido en una práctica recurrente en varios países del mundo (Bullock *et al.*, 2011). Diversos estudios reportan que la restauración puede recuperar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de los humedales (Zedler, 2000). Sin embargo, no hay información científica suficiente que oriente las mejores prácticas para la restauración de humedales (Moreno-Mateos *et al.*, 2012).

2. Marco conceptual

2.1. Humedales y su clasificación

De acuerdo con la Convención Relativa a los Humedales de Importancia Internacional especialmente como Hábitat de Aves Acuáticas (RAMSAR), se define a los humedales como: *“todas aquellas extensiones de marismas, pantanos y turberas o superficies cubiertas de agua, ya sean de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda los 6 metros”* (Secretaría de la Convención de Ramsar, 2013). Los humedales constituyen un umbral entre ambientes acuáticos y terrestres y no existe una definición universalmente registrada sobre estos ecosistemas.

A consecuencia de esto se han generado una serie de confusiones e inconsistencias en torno a su clasificación, inventario y manejo (Mitsch y Gosselink, 2000). A nivel global existen diversos sistemas para clasificar a los humedales, bajo numerosos criterios, que en ciertos casos son aplicables únicamente a regímenes específicos, con carácter local o para aplicaciones o necesidades de manejo concretas (Green, 1997; Warner y Rubec, 1997; Holl *et al.*, 2003). Cada clasificación busca conjuntar las condiciones ambientales del sitio y el tipo de vegetación dominante presente en el humedal (Keddy, 2004).

En este estudio se utiliza la clasificación de la fundación Ducks Unlimited de México (DUMAC 2018). Esta clasificación toma como línea base el Sistema de Clasificación de Humedales y de Hábitats de Aguas Profundas de Cowardin (1979),

utilizado por el Programa Nacional de Inventario de Humedales del Departamento de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos. Es importante mencionar que se efectuaron algunas modificaciones con base en las necesidades que se presentaron para México (Carrera y De la Fuente, 2003).

Se trata de una clasificación de tipo jerárquica que se subdivide de acuerdo con el régimen hidrológico (i.e. marino, estuarino, lacustre, palustre, ribertino y tierras altas) y tipo de vegetación presente en el humedal (acuática, emergente, selva inundable, asociación mixta, entre otras). Su estructura va desde los niveles más generales, los sistemas y subsistemas, hasta alcanzar las categorías más específicas, designadas como clases. El término sistema hace referencia a un conglomerado de tipos de hábitats cuyo común denominador es la influencia de factores hidrológicos, geomorfológicos o biológicos similares. El subsistema se basa principalmente en el régimen hidrológico, mientras que la clase describe el aspecto general del hábitat en términos de la vegetación dominante, fisiografía del sustrato o uso del suelo en el caso de tierras altas (Cowardin *et al.*, 1979). Uno de los sistemas de esta clasificación es el sistema ribereño.

En el siguiente cuadro, se presenta un esquema general de la clasificación utilizada en este estudio.

Cuadro 1. Esquema general de la clasificación propuesta por la asociación DUMAC, México. Tomado de González *et al.*, 2010.

SISTEMA	SUBSISTEMA	CLASE
Marino	Submareal	{ Agua Abierta Vegetación Acuática
	Intermareal	{ Playa Vegetación Acuática Manglar
Estuarino	Submareal	{ Agua Abierta Vegetación Acuática
	Intermareal	{ Vegetación Acuática Llanura Costera Inundable Emergente Bajo Litoral Emergente Alto Litoral Manglar Manglar de Distribución Dispersa Manglar Chaparral Manglar Muerto/Sucesión de Manglar Llanura Costera Modificada Selva Inundable Petén Asociación Mixta
Lacustre	Limnético	{ Agua Abierta Vegetación Acuática
	Litoral	{ Agua Abierta Vegetación Acuática
Palustre		{ Agua Abierta Vegetación Acuática Emergente Selva Inundable Emergente/Selva Inundable Agua Abierta/Cenote Emergente/Aguada Petén
<u>Ribereño</u>		{ Ribereño <u>Ribereño con Vegetación</u> Artificial
Tierra Alta		{ Agricultura/Ganadería/Desarrollo Vegetación Natural Banco de Material
Modificador		{ Artificial Modificado

Para el humedal estudiado, la clasificación no reconoce la existencia de subsistemas.

2.1.1 Sistema ribereño

“Este sistema comprende a todos los humedales y hábitats de aguas profundas contenidas dentro de un canal, exceptuando a los humedales dominados por emergentes

persistentes y hábitats que contienen una salinidad derivada del océano mayor a 0.5%. Se considera un canal como un conducto abierto, natural o artificialmente creado, que contenga agua en movimiento ya sea continua o periódicamente, o que forme una conexión entre dos cuerpos de agua (Cowardin et al., 1979). El sistema ribereño se encuentra delimitado en la orilla exterior por tierras altas, por los bancos del canal (incluyendo los naturales o artificiales), o por humedales dominados por emergentes persistentes” (Ducks Unlimited de México, A.C., 2018).

Ribereño con vegetación

En esta clase se encuentran los ríos y arroyos tributarios, que exhiban un flujo de agua irregular pudiendo llevar agua temporal o estacionalmente, ocasionando que su cauce pueda ser colonizado por plantas pioneras, perennes o anuales durante los periodos en donde el flujo de agua es bajo, o bien, pueden presentar vegetación emergente perenne o matorral, la cual, al ser muy escasa, hace que no sea posible clasificar el área como palustre (Cowardin et al., 1979).

Algunas de las especies de plantas, que se encuentran comprendidas en esta clase se caracterizan por poseer hojas flotantes que les permiten moverse libremente sobre la superficie del agua. Estas plantas se ubican principalmente en las partes protegidas de las corrientes más fuertes de los ríos en donde el movimiento de agua es poco; sin embargo, la vegetación que crece bajo la superficie del agua puede presentar una forma hidrodinámica o aplanada en respuesta al flujo y la velocidad del agua (Olmsted, 1993).

2.2 Conceptos generales de la restauración ecológica

La restauración ecológica como noción integradora tiene sus orígenes en los años ochenta, teniendo como antecedente el desarrollo de muchas áreas que se encontraban orientadas en la reforestación, el tratamiento de aguas contaminadas y la recuperación de minas abandonadas, con el pasar de los años el término fue adoptando componentes sociales, políticos y ecológicos mejor consolidados (Moreno-Casasola y Warner, 2009).

El concepto de restauración ha sufrido cambios a lo largo del tiempo. En la actualidad suele ser un término que se enfoca más en los medios que en el fin. De acuerdo con la Sociedad para la Restauración Ecológica se define como: “*el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido*” (Gann *et al.*, 2019). Este concepto tiene sus bases en los procesos de sucesión secundaria¹ y mediante la intervención del ecosistema se busca que éste asuma una trayectoria autónoma de recuperación (Sánchez, 2005; Vargas, 2011). Las acciones tienen como finalidad conducir al ecosistema a un estado previamente determinado, siendo que este puede ser otro sistema al que se aspira llegar (Cervantes *et al.*, 2008; Gann *et al.*, 2019). Las estrategias empleadas en los proyectos de restauración son muchas y muy variadas, y deben responder a las características del sitio y a necesidades concretas, tomando en cuenta los contextos sociales, económicos y ecológicos (Vargas, 2011; Gann *et al.*, 2019).

Como respuesta a la pérdida de ecosistemas naturales y a la importancia de los humedales en términos, tanto ecológicos como sociales, la restauración ecológica se ha transformado en prioridad en muchos países (Streever, 1999; Hobbs *et al.*, 2004; Erwin,

¹ Tipo de sucesión ecológica, producida por una perturbación importante y en la que ocurre una nueva colonización del espacio, generalmente por especies que se encontraban antes del disturbio.

2009; Gann *et al.*, 2019). A raíz de esto, se han manifestado una gran cantidad de términos que hacen referencia a una serie de actividades relacionadas con la creación de humedales. Dentro de estos términos se encuentran: “restauración”, “rehabilitación”, “construcción” y “mitigación” Cada término hace referencia a la cantidad de servicios ecosistémicos que logran reestablecerse en un intervalo de tiempo y es erróneo considerarlos a todos sinónimos de restauración ecológica (Copeland, 2013).

De acuerdo con los Estándares Internacionales para la Práctica de la Restauración de la SER, ahora es posible considerar un “Continuo Restaurativo”, el cual, incluye una variedad de actividades e intervenciones que permiten mejorar las condiciones ambientales y detener y en algunos casos revertir la degradación del ecosistema y la fragmentación del paisaje (Gann *et al.*, 2019). En la Figura 1 se ejemplifica cómo funciona este concepto.

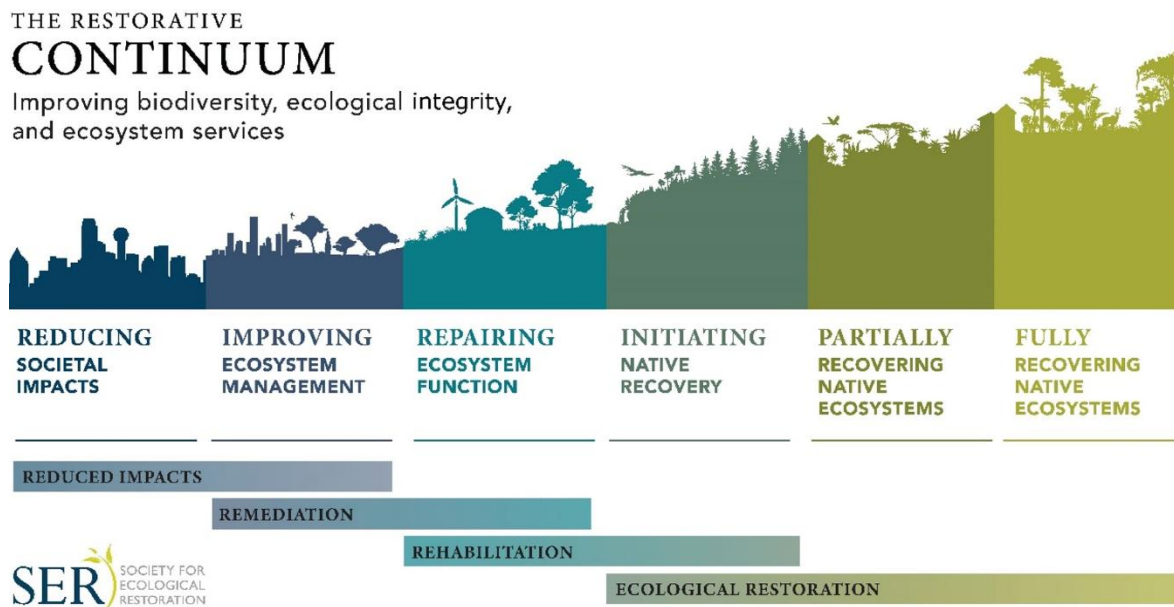


Figura 1. Continuo Recuperativo. Se incluyen cuatro categorías principales de prácticas restaurativas. A medida que uno se mueve de izquierda a derecha en el continuo, aumentan los resultados de salud

ecológica y biodiversidad, y la calidad y cantidad de los servicios de los ecosistemas. Tomado de Gann *et al.*, 2019.

Este “Continuo” permite destacar las interconexiones entre las diferentes actividades y reconoce que las características específicas de la localidad en donde se realizan las intervenciones son las que dictan cuáles serán las actividades más adecuadas para las diferentes unidades de paisaje que se pretenden mejorar (Gann *et al.*, 2019).

De esta forma, la restauración ecológica como tal, y todas aquellas actividades afines pueden verse como un todo integrado dentro de un amplio paradigma de sostenibilidad, pero para que esto sea posible es indispensable lograr la integración de los contextos locales y regionales, así como la participación de las comunidades locales y la academia (Rosselli *et al.*, 2008; Gann *et al.*, 2019).

2.2.1 Sucesión ecológica y sucesión suspendida

La sucesión ecológica es el proceso en el que ocurren cambios en una comunidad a través del tiempo que incluye el reemplazo de especies, la modificación de la estructura de la comunidad y la alteración de la disponibilidad de recursos (Hobbs *et al.*, 2009). Los cambios en la estructura y/o composición de una comunidad vegetal están dados por alguna de las causas siguientes: 1) disponibilidad de sitio (dado por la apertura de un claro o por la formación de nuevo sustrato), 2) disponibilidad diferencial de especies (dada por un cambio en la identidad de los propágulos regenerativos que permanecen o se dispersan hacia un sitio) y 3) diferencias en el desempeño de las especies (el crecimiento, la reproducción y sobrevivencia serán afectados por la disponibilidad de

recursos, las condiciones ambientales y las interacciones con otros organismos); si alguna de estas condiciones ocurre, la comunidad cambiará en el tiempo (Pickett *et al.*, 2008).

Después de un disturbio, entendido como un evento discreto en el tiempo que genera una alteración en la estructura de un ecosistema, comunidad o población, la sucesión opera como un proceso de reparación o cambio (White y Pickett, 1985; Young *et al.*, 2001; Jones, 2009). La velocidad y dirección de la sucesión obedecerá a ciertas condiciones como la disponibilidad de sitio y de especies, las condiciones ambientales y la magnitud del disturbio (Luken, 1990; Matthews y Endres, 2010). Los disturbios naturales forman parte de la trayectoria histórica de los ecosistemas e incluso constituyen uno de los factores que han moldeado la adaptación y evolución de las especies (Vega y Peters, 2003). Después de un disturbio de magnitud relativamente leve, los mecanismos regenerativos conducen, con el tiempo, a la recuperación de la estructura, la composición de especies y el funcionamiento del ecosistema original (Copeland, 2010; Viers *et al.*, 2012). Por otro lado, las alteraciones relativamente pequeñas pueden ser mitigadas de forma autónoma y eficaz, de tal modo que el ecosistema se reorienta hacia una trayectoria análoga a la inmediatamente anterior al disturbio (Maass, 2003; Watanabe *et al.*, 2005). Sin embargo, los disturbios de origen antropogénico suelen ser de magnitud severa, gran extensión y alta recurrencia (Sánchez, 2005).

Los disturbios de gran magnitud provocados por los humanos eliminan gran parte de los propágulos del suelo, por lo que se altera el curso de la sucesión y con ello la composición de la comunidad en el tiempo (Luken, 1990; Hilderbrand *et al.*, 2005). Un ejemplo de este tipo de disturbios es la deforestación, la cual afecta las fuentes de

propágulos y los vectores de dispersión, tanto bióticos como abióticos, alterando el ambiente de forma local y provocando un cambio en las interacciones de los organismos que persisten en el sitio perturbado (Picket *et al.*, 2008).

Cuando las capacidades de resiliencia² se vuelven insuficientes, el curso de la sucesión se modifica, por lo que el ecosistema alcanza un estado distinto del original y se dice que se presenta un estado de sucesión suspendida (Saucedo, 2011). El manejo, basado en las causas principales de la sucesión, puede modificar la velocidad y dirección de los cambios (Luken, 1990; Picket *et al.*, 2008; Hobbs *et al.*, 2009). Cuando un hábitat dado se encuentra en estado de sucesión suspendida, es necesario intervenir con técnicas de restauración para recuperar sus características originales, o, al menos parte de ellas (Brunet, 2007; Hobbs *et al.*, 2009).

2.2.2 Procesos hidrológicos

Los procesos hidrológicos que ocurren en los humedales nos permiten categorizarlos. Estos procesos están estrechamente relacionados entre sí y a su vez, determinan los procesos ecológicos (Maurer, 2006). Diversos autores han llegado a la conclusión de que la hidrología constituye el factor más importante y organizador a nivel ecológico en el ecosistema del humedal, tanto a nivel estructural como funcional (Mitsch y Gosslink, 1993; Copeland, 2013).

En los diferentes tipos de humedales, las condiciones hidrológicas están determinadas por el clima, los patrones estacionales de entrada y salida de agua hacia

² Capacidad de un sistema para evitar el desplazamiento de un estado previo por un disturbio.

y desde el humedal, es decir, el flujo hídrico y las fluctuaciones del manto freático (Mitsch y Gosselink, 2000).

Uno de los procesos hidrológicos más importantes es el hidroperiodo, el cual está definido por el número de inundaciones por unidad de tiempo (frecuencia de inundación), el periodo de inundación (tiempo en que se permanece inundado) y el nivel de inundación, este proceso define las características en el hábitat que establecen el desarrollo de biotipos de vegetación y resulta clave en el crecimiento de las plántulas (Krauss *et al.*, 2006, Bashan *et al.*, 2013). Para poder entender el hidroperiodo, es necesario realizar un seguimiento mensual y registrar la variabilidad interanual.

Si bien existen numerosos parámetros hidrológicos que pueden ser cuantificados, para el caso de los humedales ribereños estos parámetros pueden monitorearse de una forma sencilla y económica mediante mediciones continuas del nivel del agua, es decir, mediciones del manto freático (Mitsch y Gosselink, 2000; Rosselli *et al.*, 2008).

De igual forma, se debe considerar a la microtopografía como un factor fundamental en el nivel del manto freático, y por consecuencia en el funcionamiento del humedal (D'Avanzo, 1989; Rosselli *et al.*, 2008). Por esta razón, la caracterización de la microtopografía de los humedales permite determinar las áreas potenciales para restauración (Lewis, 1982). Existen una gran variedad de métodos para caracterizar la microtopografía, estos van desde el uso de teodolitos y equipos sofisticados hasta la manguera de nivel; los detalles de estas metodologías fueron descrito por García-Márquez (1984).

2.3 La restauración de humedales ribereños

Cuando se habla de restauración, el objetivo es lograr un humedal con la misma composición de especies y función que el original o, en su defecto, que un humedal de referencia, asegurando su autosostenibilidad (Cronk y Fennessy, 2001; Young *et al.*, 2001; Rey-Benayas *et al.*, 2009; Copeland, 2013).

De acuerdo con ciertos autores (Keddy, 2004; Moreno-Casasola y Warner, 2009; Meli *et al.*, 2013), una aproximación desde la perspectiva del paisaje puede encaminar a la restauración ecológica a otras escalas. Meli y colaboradores (2013) señalan que la restauración de ecosistemas ribereños debe abordarse tanto a escala local como de paisaje, de modo que pueda enmarcarse en un escenario de manejo de cuencas, con criterios que permitan definir las áreas donde la relación costo-beneficio de la restauración resulte favorable.

De igual forma, se debe tomar en cuenta que para lograr la restauración ecológica de un humedal es indispensable considerar una serie de factores, uno de ellos es la hidrología (Flores-Verdugo *et al.*, 2007). La hidrología puede estar afectada por factores directos o indirectos, en la mayoría de los casos, como consecuencia de los cambios de uso de suelo, y si ésta no se logra recuperar es muy probable que, en consecuencia, se vean afectados la calidad del agua, la composición florística de los humedales y su calidad como hábitat para especies animales y vegetales (Álvarez-Cobelas *et al.*, 2001; Maurer, 2006).

Otro factor determinante es el establecimiento de especies exóticas e invasoras, las cuales desempeña un papel determinante en la degradación de estos sitios, ya que

ciertas especies tienen la capacidad de desplazar a algunas especies nativas (Begon *et al.*, 1986), obstaculizando su reclutamiento y se convierten en dominantes en la comunidad. Esto genera cambios notables a todos los niveles (Vitousek, 1986; Macdonald *et al.*, 1989). A nivel ecosistémico, pueden cambiar la dinámica de los ecosistemas y su productividad, alterar los ciclos hidrológicos y biogeoquímicos, acelerarla erosión del suelo y las tasas de descomposición, (Vitousek, 1986; Usher, 1988; Macdonald *et al.*, 1989; Maurer, 2006). por lo que, si se logra controlar el establecimiento de estas especies es probable que el proceso de degradación se detenga e incluso se revierta (Zedler y Kercher, 2005).

Particularmente, en casos de invasiones por plantas exóticas en los humedales tropicales y subtropicales de América, se tiene registro de ciertas especies pertenecientes a distintas familias y formas de crecimiento, en donde es importante resaltar el papel de las gramíneas. Amplias zonas de humedales de las regiones tropicales de América, conteniendo las tierras bajas de la cuenca del Amazonas, han sido invadidas por el zacate Pará (*Brachiaria mutica*). Esta especie es de origen africano y fue introducida en México en 1872 (Parson, 1972), estableciéndose principalmente en los estados del sur del país (COTECOCA, 1987).

Otras gramíneas acuáticas que se han introducido a los humedales mexicanos son especies pertenecientes a los géneros *Brachiaria* y *Echinochloa* (COTECOCA 1991, 1995). Hoy en día, las especies que se pueden encontrar en los humedales de agua dulce del estado de Chiapas son *B. decumbens* (pasto alemán) y *E. polystachya* (pasto chonaltpo o “mira pa’rriba”) (COTECOCA, 1991; Moreno-Casasola *et al.*, 2011).

El papel que desempeñan los pastos es esencial; sin embargo, existen opiniones contradictorias. Ciertos autores mencionan que los pastos conservan relativamente la humedad del suelo y su presencia es clave para la formación de microambientes que permiten la germinación de ciertas semillas de determinadas especies (e. g. González-Montagut, 1996; Zimmerman *et al.*, 2000) y ser menos agresivo a las plántulas de dichas especies (Chapman *et al.*, 2002). Otros estudios, por el contrario, han demostrado que los pastos afectan negativamente el desempeño de las plántulas de las especies nativas de selva (Holl *et al.*, 2000). No obstante, algo que no podemos olvidar es que el establecimiento de especies nativas en campos ganaderos se ve afectado por la presencia de pastos forrajeros exóticos introducidos (Sarmiento, 1997; Ganade y Brown, 2002).

En el contexto de los humedales, los cuales pueden o no, ser potreros ganaderos abandonados, la dinámica de los pastos ha sido poco estudiada; siendo los trabajos de Travieso-Bello *et al.*, (2005), sobre los efectos de diferentes manejos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales, y de Rodríguez-Medina y colaboradores (2017) sobre el efecto de la ganadería y la variación estacional sobre la composición florística y la biomasa vegetal en los humedales de la costa centro oeste del Golfo de México algunos referentes. En el caso particular del sitio, también podemos mencionar los trabajos realizados por Meli y colaboradores (2015).

Si bien en los últimos años se ha logrado un gran avance en el área de la restauración, y se cuenta con un conjunto de mejores prácticas, no podemos afirmar la existencia de una única técnica, debido a que se trata de una disciplina muy amplia que contempla a todos los ecosistemas (Copeland, 2010).

Es importante hacer hincapié en los aspectos fundamentales para lograr el éxito, sea cual sea el ecosistema para restaurar (Kumar *et al.*, 2011). Uno de los aspectos fundamentales para el éxito de la restauración es el seguimiento y evaluación del proceso y de sus resultados durante varios años (Rosselli *et al.*, 2008). La evaluación debe incluir la medición de atributos específicos del ecosistema en una sola ocasión, o a través del monitoreo, que es la repetición sistemática de la evaluación a lo largo del tiempo (Callaway *et al.*, 2001).

Como se mencionó con anterioridad, los humedales son ecosistemas que permiten regular el ciclo hidrológico, actúan como refugio de diversas especies de flora y fauna y son generadores de alimento. Estos, tienen un alto grado de importancia en aspectos ecológicos, culturales, económicos y sociales para las comunidades biológicas y humanas ribereñas (Zedler y Kercher, 2005).

Dada la importancia ecológica y económica, y la gran extensión y diversidad de estos ecosistemas en el país, México ha intensificado los estudios, evaluaciones y monitoreo en materia de humedales en los últimos años (Ressler, 2020); no obstante, aún es necesario continuar con los estudios sobre humedales para asegurar que estos ecosistemas sigan brindando los beneficios que prestan a las poblaciones humanas ribereñas y a las comunidades ecológicas que en ellos habitan (Moreno-Casasola y B. Warner, 2009).

Debido a esto, el presente trabajo busca sentar las bases para una metodología de restauración en humedales perturbados por actividades agropecuarias conjuntando el conocimiento científico y el empírico de ejidatarios del municipio Marqués de Comillas, Chiapas y el uso de técnicas de restauración activa.

3. Objetivos e hipótesis

3.1. Objetivo general

Evaluar la respuesta de especies arbóreas nativas tolerantes a la inundación a distintos niveles de manto freático, mediante la sobrevivencia y crecimiento, en un humedal ribereño perturbado por actividades agropecuarias para proponer recomendaciones de restauración de este tipo de humedales asociados al río Lacantún en el municipio Marqués de Comillas, Chiapas, México.

3.2. Objetivos particulares

- Evaluar la sobrevivencia y crecimiento de cinco especies arbóreas nativas a lo largo del gradiente freático.
- Identificar los principales humedales ribereños asociados al río Lacantún del municipio Marqués de Comillas.
- Reconstruir la historia de uso y perturbación del humedal ribereño y rescatar el conocimiento empírico de las acciones de restauración realizadas por agentes locales.

3.3. Hipótesis

Si el éxito en la sobrevivencia y el crecimiento en altura y diámetro de las especies arbóreas nativas depende del flujo hídrico del humedal (Flores-Verdugo *et al.*, 2007), entonces se espera una respuesta diferencial en estos parámetros al introducir a las especies a diferentes niveles del manto freático.

4. Métodos

4.1. Área de estudio

El municipio Marqués de Comillas se localiza al sur del Estado de Chiapas, en la zona correspondiente a la Selva Lacandona. Pertenece a la *Región Hidrológica Grijalva-Usumacinta*, particularmente a la subcuenca del río Lacantún (Fig. 2). Su relieve se encuentra constituido por una serie de lomeríos con llanuras con altitudes máximas de 220 m snm.

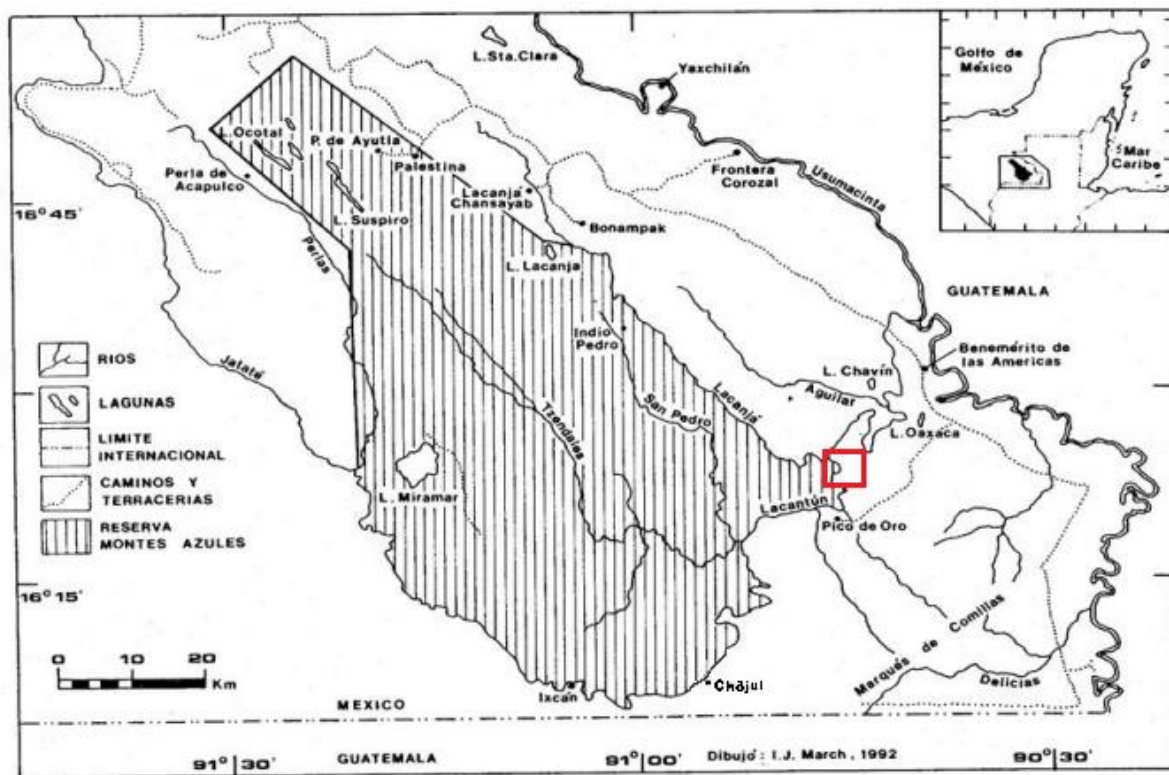


Figura 2. Área de estudio en la Región de Marqués de Comillas, Chiapas. El recuadro rojo indica la localización específica del área de estudio. Modificado de Fuentealba 2009.

Presenta llanuras aluviales, cuya principal influencia es el río Lacantún. Este cuerpo de agua lleva consigo el acarreo de sedimentos, y gracias a la deposición de

estos, es posible observar las sinuosidades del canal que dan origen a la formación de meandros (Navarrete-Segueda *et al.*, 2015). Debido a que es la única región de la subcuenca en donde no se tiene presencia de afloraciones de la roca madre y su topografía está determinada por colinas de acarreo, formadas por sedimentos y arcilla, existe una diferencia muy marcada con respecto a la biota que la habita, haciendo que esta región sea particularmente diferente al resto de la subcuenca (De la Maza y Carabias, 2011).

El estudio se llevó a cabo en un humedal del río Lacantún, ubicado cerca de la desembocadura del río Lacan Há, al suroeste del municipio Quiringüicharo, en el municipio Marqués de Comillas. Se trata de una laguna que se encuentra en los límites de un predio de 36 ha (16°24.216' N, 090° 45.526' O). Es una laguna fluctuante de aproximadamente 6 ha que llega a superar los 3 o 4 metros de profundidad en la época de mayor creciente del río Lacantún (septiembre-octubre) y a secarse por completo en el mes de mayo (Carabias *et al.*, 2015).

La vegetación que se encuentra en el humedal es diversa. Por un lado, en la periferia, se presenta una fuerte alteración respecto a las condiciones originales del sitio, predominando un pastizal que llega a medir hasta un metro de altura. En este se observan por lo menos dos especies de gramíneas introducidas; *Brachiaria decumbens* (pasto alemán) y *Echynocloa polystachya* (pasto chontalpo o “mira pa’riba”). Sin embargo, el resto de la periferia del humedal se encuentra cubierto por *Guadua longifolia* (Jimba), especie nativa de la región (Pennington y Sarukhán, 2005).

Se trata de una laguna muy importante, ya que es un sitio en el cual se ha registrado el avistamiento de aves acuáticas, dentro de ellas el jabirú (*Jabiru mycteria*), además de servir como corredor para diversas especies de aves como la guacamaya roja (*Ara macao*), mamíferos como el jaguar (*Panthera onca*) y el tapir (*Tapirus bairdii*), todas estas especies consideradas bajo la categoría “en peligro de extinción” por la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Ramírez-Albores, 2006; SEMARNAT, 2010; De la Maza, 2015).

4.1.1. Clima

De acuerdo con la clasificación de Köppen, el clima de la región corresponde al tipo *Am*, (cálido húmedo), la temperatura media anual es de 25°C, con variaciones isotermas y la precipitación de 3000 mm (INE, 2000). La gran mayoría de las precipitaciones ocurren entre mayo y octubre. Durante los meses de febrero y abril se tiene registro de un corto periodo de precipitación con menos de 60 mm por mes (De la Maza, 2015).

4.1.2. Vegetación

Según el sistema de clasificación de Miranda y Hernández-X (1963), la vegetación dominante en Marqués de Comillas corresponde al tipo denominado como selva alta perennifolia. La estratificación de la vegetación se encuentra representada por: árboles emergentes con una altura mayor a los 50 m, un dosel de aproximadamente 30 m de altura, un estrato medio de 20 m, y un sotobosque arbustivo y herbáceo. Las especies arbóreas más representativas son: *Ceiba pentandra* (ceiba), *Cedrela odorata* (cedro), *Brosimum alicastrum* (ramón), *Cecropia peltata* (guarumbo) y *Schizolobium parahyba* (plumillo). Dentro del estrato arbustivo podemos encontrar la presencia de *Bactris baculifera* (chocho) (Carabias *et al.*, 2015).

A pesar de que la región de la Selva Lacandona, en donde se sitúa dicho municipio, resulta ser uno de los sitios con mayor cobertura vegetal natural y una alta diversidad de especies, el mayor porcentaje de esta cobertura en Marqués de Comillas corresponde a vegetación secundaria, en donde se encuentran representadas las especies; *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), *Luhea candida* (Tiliaceae) y *Trichospermum mexicanum* (Tiliaceae) (Carabias *et al.*, 2015).

4.1.3. Prácticas pasadas de restauración ecológica

En el municipio Marqués de Comillas se han realizado una gran variedad de proyectos de restauración ecológica, teniendo como ejes principales la restauración de ecosistemas ribereños y los claros antropogénicos (Ruiz, 2011; Aguilar-Fernández, 2013; Meli *et al.*, 2013). Hacia 2008 la investigación en la zona se centraba en las limitaciones ecológicas que existían para lograr la restauración a partir del establecimiento de parcelas experimentales. En la actualidad, gracias a la iniciativa de los ejidatarios y el trabajo conjunto con la comunidad académica, existe el conocimiento para manejar las limitaciones para recobrar la vegetación natural en riberas y claros a escala local (Aguilar-Fernández, 2013).

No obstante, es necesario llevar a cabo el seguimiento adecuado, evaluar el proceso de recuperación de los ecosistemas y monitorear el éxito de la restauración para obtener resultados sólidos y prometedores (Maass, 2003). Gracias a la gran difusión y asesoramiento brindado, el sitio de estudio también ha sido objeto de proyectos de reforestación a pequeña escala (Aguilar-Fernández, 2013; Meli *et al.*, 2013).

En el predio de estudio ha habido varios intentos no sistemáticos de restauración llevados a cabo por ejidatarios locales. Por ejemplo, en enero de 2017 se introdujeron cerca de 140 plántulas de la especie *Inga vera*, 80 de *Pachira aquatica* y 25 de *Ficus cotinifolia*. Las plántulas de las demás especies fueron producidas en un vivero local. Su acomodo se realizó de forma aleatoria, y debido al número tan dispar de plántulas y al tiempo de siembra de estas, la zona reforestada adquirió una conformación semejante a un “monocultivo”.

Las acciones de seguimiento para esta reforestación consistieron únicamente en la remoción de pastos aproximadamente cada 15-20 días, no se realizó ningún tipo de medición por lo que los únicos datos que se tienen son los de las alturas a la fecha de enero 2020.

4.2 Descripción de las especies de estudio

Se utilizaron un total de cinco especies nativas (Cuadro 2). Las plantas de las especies, *Pachira aquatica*, *Inga Vera* y *Ficus cotinifolia*, fueron producidas en un vivero local, con semillas de la región, mientras que en el caso de *Salix humboldtiana* y *Bravaisia integerrima* se utilizó la técnica de trasplante de plántulas de su medio natural, esto debido a que no fue posible producirlas en el vivero. Antes de la siembra en las parcelas experimentales se mantuvieron plántulas en el vivero para disminuir el estrés. Se utilizaron estas especies porque son consideradas como de rápido crecimiento y resistentes a la inundación. Además, estas especies ya han sido utilizadas en proyectos de reforestación dentro del municipio Marqués de Comillas (Meli y Carrasco, 2011; Meli *et al.*, 2015).

Cuadro 2. Características generales y descripción de las especies utilizadas en la restauración de ecosistemas ribereños en el municipio Marqués de Comillas.

Espece	Familia	Características	Usos	Dispersión	Referencias
<i>Pachira aquatica</i>	Malvaceae	Crece bien en la sombra o con mucho sol, resistente a la inundación.	Estabilización de cauces fluviales, protección de mantos acuíferos, fruto comestible.	Zoocoria	(Meli <i>et al.</i> , 2011). (Pennington T.D. y J. Sarukhán, 2005)
<i>Inga vera</i>	Fabaceae	Crecimiento rápido y en suelos relativamente pobres, soporta la inundación y tiempos de sequía.	Sombra, fruto comestible, sitios de sombra y percha.	Barocoria y zoocoria	(Meli <i>et al.</i> , 2011). (Pennington T.D. y J. Sarukhán, 2005).
<i>Bravaisia integerrima</i>	Acanthaceae	Crecimiento rápido, requiere de suelos arcillosos y saturados de agua, soporta la inundación.	Sombra, protección de mantos acuíferos y es utilizado como leña.	Anemocoria y zoocoria	(Palacios, 2006). (Pennington T.D. y J. Sarukhán, 2005).
<i>Salix humboldtiana</i>	Salicaceae	Necesita de suelos arenosos y mucha agua. Crecimiento rápido.	Construcciones rurales, cestería, fruto comestible.	Anemocoria e hidrocoria	(Meli <i>et al.</i> , 2011). (Pennington T.D. y J. Sarukhán, 2005)
<i>Ficus cotinifolia</i>	Moraceae	Es tolerante al agua, debido a sus raíces crece bien en las riberas.	Carnada para peces.	Zoocoria	(Meli <i>et al.</i> , 2011). (Pennington T.D. y J. Sarukhán, 2005)

4.3 Método de restauración

El método de restauración consistió en introducir las especies indicadas en el Cuadro 1 en un área intervenida en el humedal (16°24.198' N, 090°45.543' O) como una solución ante el establecimiento de gramíneas, resultado de la perturbación antropogénica (actividades agropecuarias).

Se delimitaron 7 parcelas de 18 x 22 metros cada una. Cada parcela se dividió en cinco callejones con una distancia de separación de 3 metros cada uno. Los callejones

se establecieron de manera perpendicular a la orilla de la laguna con la finalidad de tener distintas condiciones de humedad definidas por la profundidad del manto freático.

En cada callejón, se abrieron las cepas de reforestación utilizando un cavahoyos a una profundidad de 20 centímetros y una distancia de 2 metros entre cada cepa. De esta manera, cada callejón contenía un total de 10 individuos, mientras que las parcelas estaban compuestas por 50 individuos, es decir, se contó con 350 individuos, 70 por cada especie.

La distribución de los individuos en los callejones se realizó de manera sistemática con el fin de que cada individuo de cada especie en una parcela se encontrara ubicado a distintos niveles del manto freático, evitando así los sesgos ocasionados por las elevaciones del terreno o cualquier otro factor físico (Fig. 3)

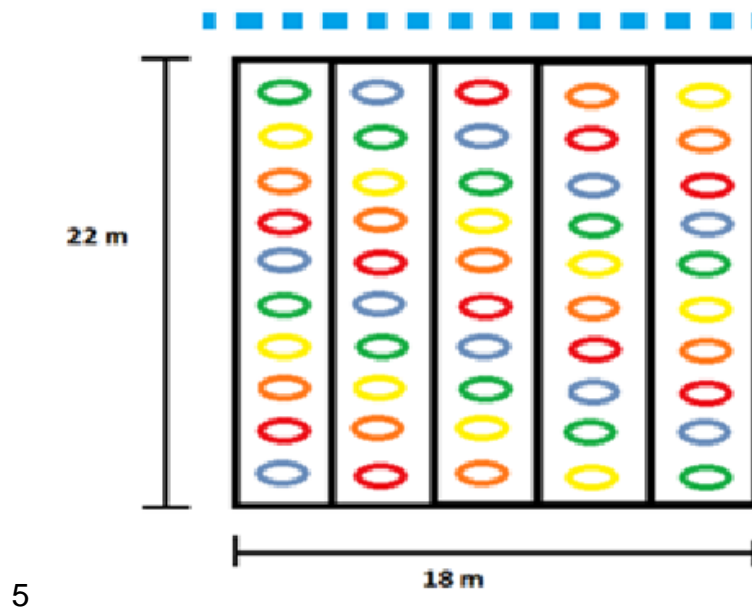
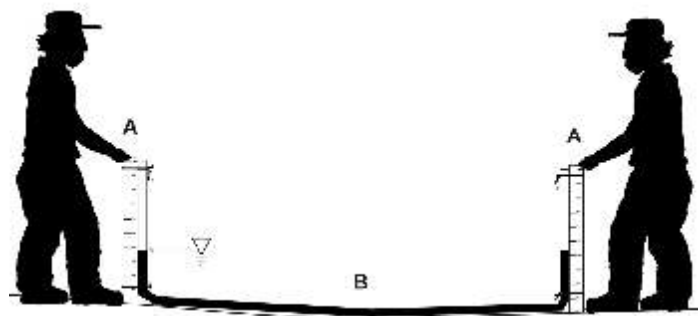


Figura 3. Disposición de las plántulas en las parcelas experimentales, donde cada color representa una plántula de una especie diferente, siendo; verde – *Pachira aquatica*, amarillo – *Inga vera*, naranja - *Bravaisia integerrima*, rojo – *Salix humboldtiana* y azul – *Ficus cotinifolia*. La línea punteada de color azul hace referencia a la orilla de la laguna.

4.4 Obtención del nivel freático

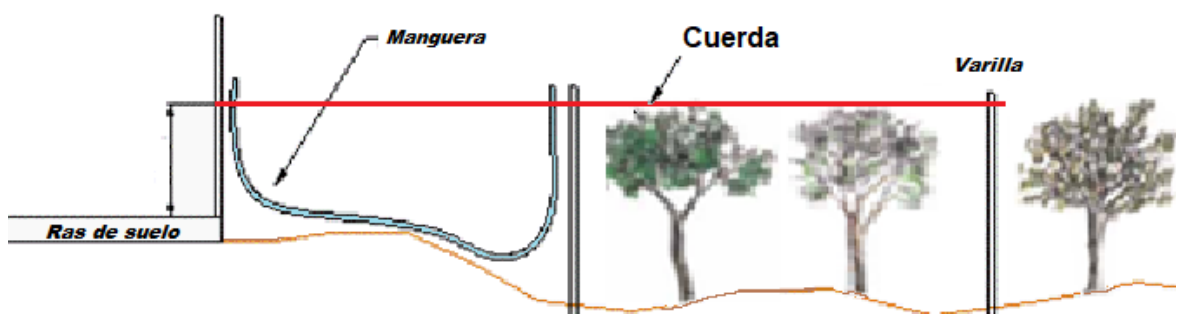
Para obtener el nivel freático al que fueron establecidos cada una de las plántulas, se utilizó el método empleado en la construcción para la nivelación, el cual se basa en el principio de Pascal. Este principio establece que “la presión ejercida sobre un fluido incompresible y en equilibrio dentro de un recipiente de paredes indeformables se transmite con igual intensidad en todas las direcciones y en todos los puntos del fluido” (Millán, 2006). La aplicación de este principio en la parcela se realizó de la siguiente manera:

1. Se utilizó como referencia el primer callejón de cada parcela.
2. A un costado de la primera y última plántula del callejón se abrió una cepa hasta que el agua fuera visible a simple vista.
3. Se colocaron varillas de 1/2” en cada cepa.
4. Se empleó una manguera transparente de 30 m llena de agua (cuidado de no dejar burbujas en el interior), formando una “U” y sujetándola en la varilla.
5. Se registró el punto en el cual el fluido encontraba su estabilidad, es decir, se encontraban completamente horizontales (menisco), en ese punto se colocó una marca en cada varilla (Esquema 1).



Esquema 1. Representación de la manguera sujeta a la varilla, mostrando su colocación en el campo y el nivel de los meniscos (Tomado de Moreno-Casasola y Warner, 2009).

6. Se midió la distancia de la marca al inicio del agua dentro de la cepa de reforestación.
7. A partir de estos dos puntos de referencia se obtuvieron los niveles del manto freático en los demás callejones, repitiendo el mismo método.
8. Junto a la primera plántula de cada callejón se enterró una varilla de metal de $\frac{1}{2}$ " , utilizando como referencia la marca de la varilla del primer callejón.
9. Se colocó nuevamente la manguera entre la varilla del callejón 1 (C1) plántula 1 (P1), y la varilla del callejón 2 (C2) plántula 1.
10. En el punto de la varilla C2 P1 en donde coincidía el menisco de agua con la marca del C1 P1 se realizó una marca. Este procedimiento se realizó en todos los callejones, tomando siempre como referencia el nivel del callejón anterior. En el caso de la última plántula del segundo callejón se utilizó como referencia el nivel de la última plántula del callejón contiguo.
11. Se amarró a cada extremo de cada varilla una cuerda fina en el lugar donde se colocaron las marcas, de tal forma que esta quedara completamente tensa y al costado de cada una de las plántulas del callejón. Este procedimiento se repitió con todas las varillas (Esquema 2).



Esquema 2. Representación gráfica del método de nivelación empleado en la construcción.

12. Finalmente, se midió la distancia de la cuerda a ras de suelo. Esta medición se sumó a la profundidad a la que se encontró el agua en la cepa de referencia. Una vez obtenido el nivel freático de cada plántula, se utilizó la regla de Sturges para realizar el cálculo de categorías necesarias y la amplitud de rango de estas. La regla de Sturges es un criterio muy utilizado cuando se quiere calcular el número de clases (o intervalos) necesarios para representar fielmente los datos (Sturges, 1926).

De acuerdo con esto, se propone que dadas N observaciones, el número k de intervalos viene dado por

$$K = 1 + \log_2 (N)$$

Donde N es el número de muestras observadas y k el número óptimo de clases o intervalos.

Obteniendo así, un total de 7 categorías de manto freático (Cuadro 3).

Cuadro 3. Categorías establecidas de acuerdo con la profundidad del manto utilizando la regla de Sturges.

Categoría	Profundidad del manto freático (m)
a	1.20 - 1.35
b	1.36 - 1.51
c	1.52 - 1.67
d	1.68 - 1.83
e	1.84 - 1.99
f	2.00 - 2.15
g	2.16 - 2.31

13. Para poder registrar la variación del hidroperiodo, en la cepa del callejón 1, parcela 1, se enterró una varilla de metal a tal profundidad que el agua fuera visible a simple vista, y en la misma se realizaron marcas cada 10 cm, de modo

que, mes con mes se introdujo un flexómetro en la cepa y se registró la profundidad a la que se encontraba el agua. Los datos se tomaron del 14 de marzo de 2019 al 16 de marzo de 2020.

Con este método fue posible determinar la profundidad del manto freático a la que se colocó cada plántula. Se empleó este método basado en la nivelación debido a que es muy económico, sencillo y eficaz, además, se utilizó con la finalidad de que pueda ser replicado por los campesinos en el contexto regional.

4.5 Evaluación de la restauración

4.5.1 Análisis de la sobrevivencia de las especies introducidas

Para determinar la sobrevivencia de cada especie se realizó un seguimiento mensual de los individuos introducidos a partir del día 14 de marzo de 2019, fecha en que se realizaron los trasplantes, hasta el día 16 de marzo de 2020. Con los datos obtenidos se elaboraron seis curvas de supervivencia, la primera agrupando a los individuos por especie, indistintamente de la categoría del manto a la que se encontraban ubicados, y las cinco restantes agrupando a las plántulas de cada especie de acuerdo con la categoría de manto correspondiente (Cuadro 2).

La probabilidad de sobrevivencia (l_x) para cada categoría: especie y nivel del manto, se calculó como la proporción de plántulas vivas a un tiempo dado (N_x) respecto al número de plántulas inicial (N_0): $l_x = \frac{N_x}{N_0}$

El análisis de la sobrevivencia se realizó mediante una estimación no paramétrica de Kaplan-Meier, el cual utiliza un método de cálculo de las tablas de mortalidad que

estima la función de riesgo o sobrevivencia para el tiempo en que tiene lugar cada evento, en este caso, la muerte de un organismo (Miller, 1981).

Para poder determinar si existen diferencias significativas entre las variables a probar, se utilizaron los estadísticos Log-Rank y Wilcoxon.

4.5.2. Análisis de crecimiento de las especies introducidas

Del 14 de marzo de 2019 al 16 de marzo de 2020 se realizaron mediciones mensuales de cada plántula de cada especie del diámetro a la base y su altura (desde el ras del suelo hasta la rama más alta). A fin de determinar el efecto de la identidad de la especie y la profundidad del manto freático sobre el crecimiento de las plántulas se aplicó un análisis de varianza factorial (Zimmerman y Zumbo, 2004).

Posteriormente se realizó la prueba de Tukey para realizar comparaciones *post hoc* y encontrar las diferencias (Zimmerman y Zumbo, 2004).

4.6 Reconstrucción de la historia de uso del humedal estudiado

El predio en el que se encuentra el humedal de estudio (QUIR-3) fue adquirido por un nuevo dueño hace algunos años, y, debido a que el antiguo dueño falleció y su familia migró de la región, se realizaron entrevistas semi-estructuradas a las personas que conocieron el lugar y el manejo que realizó el dueño original.

Para tal efecto se le preguntó a los entrevistados: 1) cuál era su relación con el dueño; 2) hace cuánto tiempo que lo conocieron; 3) durante cuánto tiempo estuvieron en

contacto con el sitio de estudio, y 4) cuáles eran las actividades que realizaban en la laguna.

Se entrevistaron a un total de 12 personas, en su mayoría hombres, los cuales habitaban en el ejido de Quiringüicharo, una comunidad ubicada a 5 km del predio. Sus edades comprenden entre los 40 y 62 años.

Retomando las reforestaciones realizadas por ejidatarios locales, se midió la altura total y el diámetro a la altura del pecho de los árboles introducidos a partir del 2017.

Adicionalmente se recurrió al uso de las capas satelitales propuestas por Hansen y colaboradores (2013) en las que se evalúa la cobertura forestal y los cambios en la misma, los datos recabados corresponden únicamente al periodo 2000-2018.

4.6.1. Descripción de la vegetación y de algunas prácticas pasadas de reforestación empírica

Debido a que en el sitio se han realizado trabajos empíricos por parte de algunos pobladores, se recabó la información pertinente a estos trabajos (fecha de siembra, especie introducida, seguimiento del crecimiento) para entender mejor las condiciones de los individuos que lograron establecerse. Asimismo, se realizó un recorrido por la periferia del humedal para caracterizar de manera general el tipo de vegetación dominante.

4.7 Identificación de los humedales asociados al río Lacantún

Para identificar los humedales asociados al río Lacantún en el municipio Marqués de Comillas, se hizo uso de los Sistemas de Información Geográfica, particularmente la

plataforma competente al Sistema de Información Geográfica del Agua de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2008). Se trata de una plataforma interactiva que despliega un mapa de la República Mexicana en donde se encuentra plasmada información georreferenciada correspondiente a los sistemas hidrológicos del país.

Se utilizaron de las capas: a) inventario nacional de humedales, b) análisis de priorización de humedales, c) contexto hidrológico, d) presión antropogénica y e) contexto social. De estas capas fue posible obtener los datos correspondientes a: 1) región hidrológica, 2) cuenca a la que pertenece el humedal, 3) índice de priorización de humedales (este valor está dado por la dimensión del humedal y la cuenca y región hidrológica a la que pertenece, las especificaciones se detallan en CONAGUA 2008), 4) presión antropogénica (valor asignado con base en un algoritmo que considera el tipo de vegetación y como ésta sufrió algún cambio a lo largo del tiempo), 5) combinación de elementos (este rubro hace referencia al tipo de elementos presentes en el humedal: vegetación, agua, suelo) y 6) clase de humedal. Adicionalmente, se hizo uso de la herramienta de medición para delimitar el polígono que ocupaba el humedal y determinar el área total comprendida (CONAGUA, 2008).

Las capas de a, b y d manejan información a una escala mayor en comparación con las demás capas. Sin embargo, al estar presentes en la misma región hidrológica es posible extrapolar esta información a escalas más locales (CONAGUA, 2011).

Las imágenes satelitales de los humedales se obtuvieron utilizando la plataforma digital EarthExplorer (EE), que constituye una herramienta de búsqueda desarrollada por el Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS). Esta plataforma admite la

búsqueda de inventarios de satélites, aviones y otros sensores remotos a través de capacidades de consulta interactivas. Las imágenes fueron obtenidas de forma manual, después de realizar un recorrido por el sitio de interés, siguiendo el caudal del río Lacantún y posteriormente el Usumacinta. Por cada humedal identificado se presentan dos imágenes, una mostrando un nivel de detalle menos amplio y otro con un acercamiento mayor, en cada imagen se muestra la superposición de los datos correspondientes a latitud y la longitud.

4.8 Recomendaciones para la restauración

Con el análisis de resultados obtenido se elaboraron las recomendaciones pertinentes en materia de restauración, procurando la integración del contexto social. Las recomendaciones se utilizarán en un futuro para elaborar un pequeño manual con las bases para realizar proyectos de restauración en humedales perturbados por actividades agropecuarias, se distribuirá de manera local con los campesinos en cuyos predios se localizan los humedales asociados al río Lacantún.

5. Resultados

5.1 Descripción del hidroperiodo del humedal

Con los datos mensuales recabados durante el 14 de febrero de 2019 y el 16 de marzo de 2020 y las categorías obtenidas a partir de la regla de Sturges (Cuadro 2), se elaboró la siguiente gráfica que muestra el comportamiento del hidroperiodo del humedal (Fig. 4). En la gráfica se encuentran representadas todas las categorías del manto freático, mismas que se encuentran diferenciadas por colores diferentes.

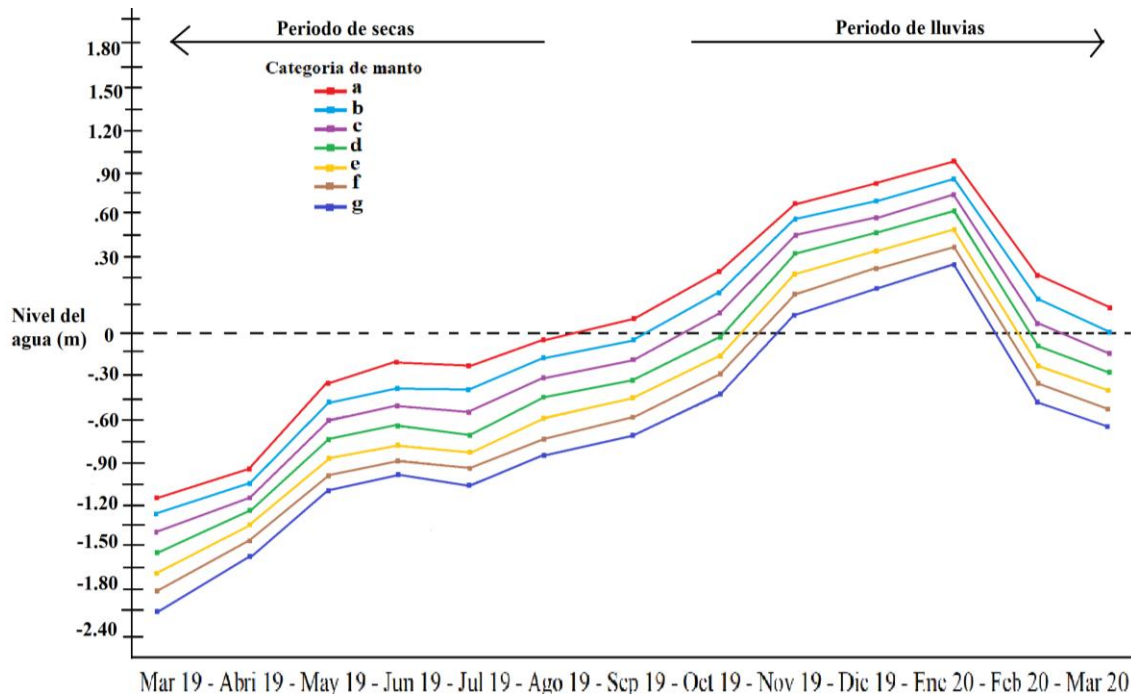


Figura 4. Hidroperiodo del humedal reportado durante la temporada (marzo 2019-marzo 2020), cada color corresponde a una categoría de manto freático específica, la línea punteada hace referencia al nivel del suelo.

De acuerdo con la Figura 4, se trata de un humedal cuya principal fuente de abastecimiento de agua es la proveniente de las lluvias. Durante los meses de mayo, junio, julio y agosto, se observó un aumento en el nivel del agua. A pesar de que la

temporada de lluvia resultó ser tardía, puesto que normalmente ésta presenta sus puntos más altos durante los meses de septiembre – octubre, y menos intensa (supera el metro y medio de altura) observamos que todas las categorías llegan a estar inundadas cuando menos por tres meses (periodo noviembre – enero 2020).

5.2 Sobrevivencia de las especies introducidas

De la Figura 5 observamos que las especies con mayor sobrevivencia fueron *Pachira aquatica* (96%), *Inga vera* (91%), y *Ficus cotinifolia* (86%); mientras que las que presentaron una menor sobrevivencia fueron *Salix humboldtiana* (67%) y *Bravaisia integerrima* (39%). La sobrevivencia de *Ficus cotinifolia* y *Pachira aquatica* no disminuyó sino hasta el periodo de inundación de enero de 2020 mientras que la sobrevivencia de *Inga vera*, *Salix humboldtiana* y *Bravaisia integerrima* presentó un decremento desde el mes de abril de 2019 (Fig. 5),

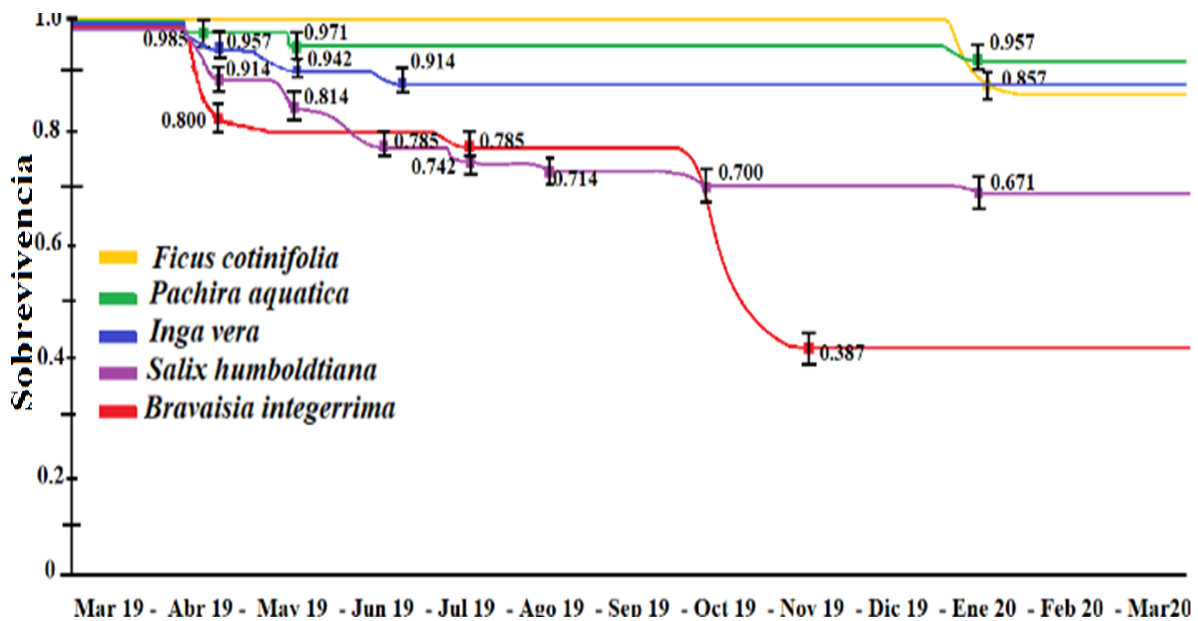


Figura 5. Curvas de sobrevivencia de las especies introducidas en un humedal durante el periodo marzo 2019

– marzo 2020.

En *S. humboldtiana* se observó que el decremento en la sobrevivencia es constante y paulatino durante todo el tiempo de muestreo, mientras que en las demás especies encontramos decrementos en la sobrevivencia sólo en ciertos meses.

De acuerdo con los estadísticos Log-Rank y Wilcoxon presentados en el cuadro 3, se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de las plántulas de las diferentes especies introducidas en la restauración ($\chi^2 = 92.070$ g.l.=4, $p < 0.0001$).

Cuadro 3. Estadísticos Log-Rank y Wilcoxon para la sobrevivencia de las especies introducidas en la restauración durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

Estadístico	χ^2	g.l.	Valor de p
Log-Rank	92.070	4	<.0001*
Wilcoxon	92.126	4	<.0001*

B. integerrima es la especie con menor porcentaje de sobrevivencia (39%), no presentó disminución en la sobrevivencia durante el periodo de inundación de enero de 2020, este comportamiento también se observó en las plántulas de *I. vera* y *S. humboldtiana*.

En la Figura 6 se presenta la gráfica de sobrevivencia para *B. integerrima* a lo largo del gradiente freático. Se observaron dos periodos de mortandad significativos para la especie. El primer periodo correspondió al mes de abril de 2019, después del trasplante, en donde los individuos en todas las categorías, con excepción de los de la a, presentaron descensos en la sobrevivencia. El segundo periodo significativo ocurrió en el mes de noviembre de 2019, este periodo resultó ser decisivo para la categoría de manto a, puesto que en este mes la sobrevivencia se redujo a cero, y aunque también

se ven fuertemente disminuidas las plántulas de las categorías b, c y d, el decremento no suele ser tan drástico como en la categoría a.

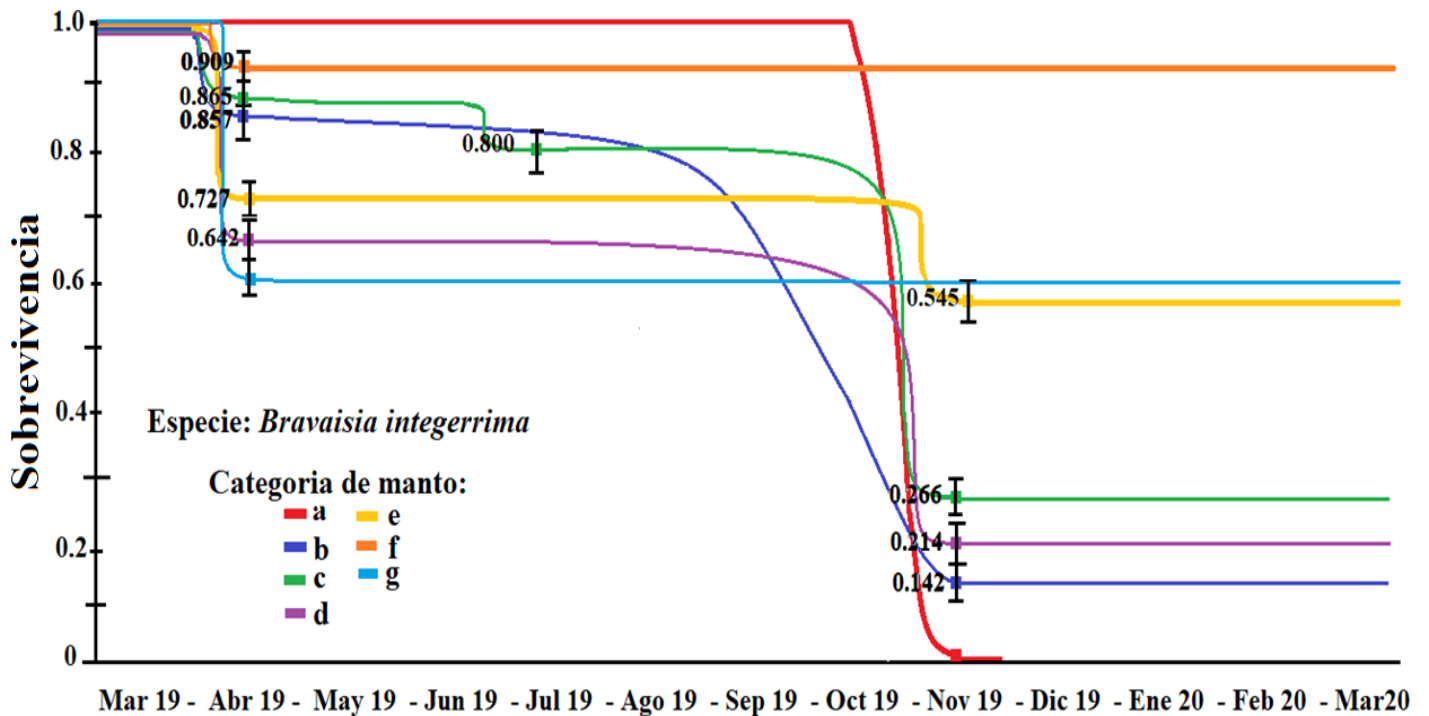


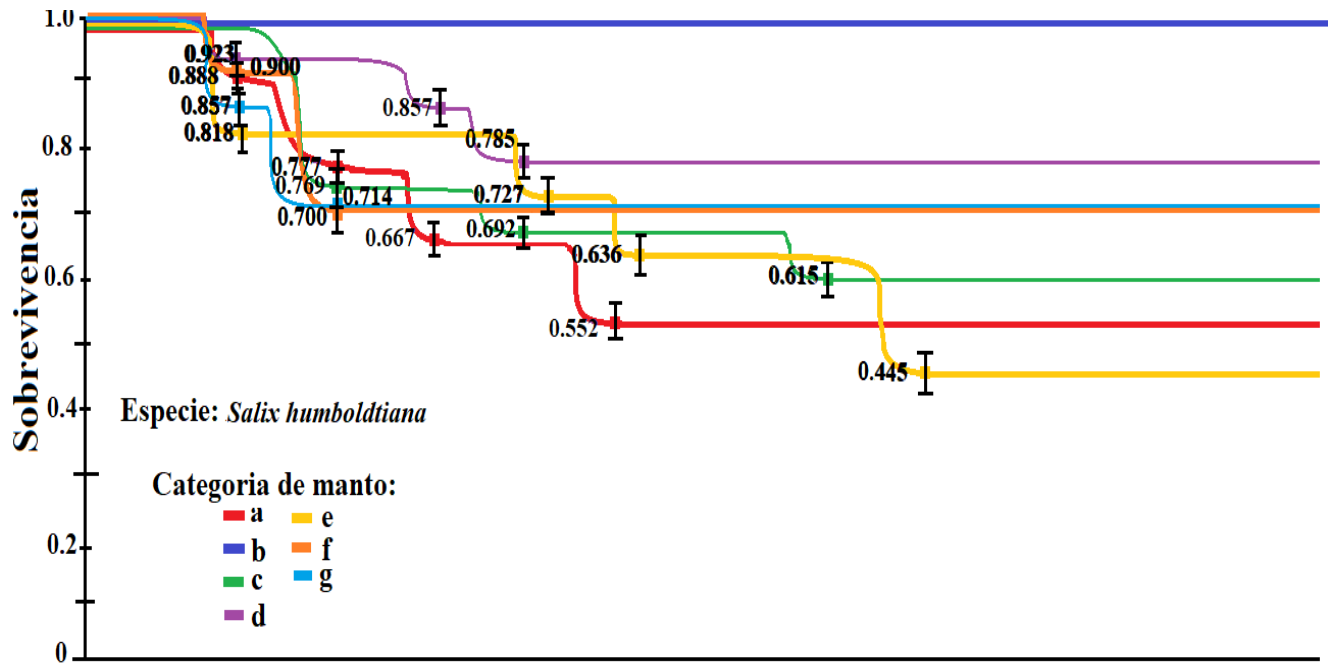
Figura 6. Curvas de sobrevivencia de la especie *B. integerrima* a lo largo del gradiente freático durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

Para esta especie, las plántulas que presentaron una mayor sobrevivencia fueron las establecidas en la categoría del manto f, en donde la profundidad del manto freático se encontraba entre los 2.00 m y 2.15 m de profundidad.

De acuerdo con los estadísticos Log-Rank y Wilcoxon se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia a lo largo del gradiente freático ($\chi^2 = 14.957$ g.l.=6, $p < 0.05$)

En la Figura 7 se presenta la gráfica de sobrevivencia de las plántulas de *S. humboldtiana*. Como se mencionó anteriormente, las plántulas de esta especie

presentaron disminuciones constantes casi en todos los meses correspondientes a la época de secas (abril – agosto 2019).



Mar 19 - Abr 19 - May 19 - Jun 19 - Jul 19 - Ago 19 - Sep 19 - Oct 19 - Nov 19 - Dic 19 - Ene 20 - Feb 20 - Mar 20
 Figura 7. Curvas de sobrevivencia de la especie *S. humboldtiana* a lo largo del gradiente freático durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

Con excepción de los individuos de la categoría b, cuya profundidad del manto freático varía entre 1.36 m y 1.51 m, todas las demás categorías del manto freático presentaron disminuciones en la sobrevivencia, y al igual que ocurre con las plántulas de *B. integerrima*, las plántulas no presentaron disminución en la sobrevivencia durante el periodo de inundación de enero de 2020.

No obstante, no se encontraron diferencias significativas para la sobrevivencia de las plántulas de *S. humboldtiana* (Cuadro 4).

Cuadro 4. Estadísticos Log-Rank y Wilcoxon sobre la supervivencia de *S. humboldtiana* a lo largo del gradiente freático durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

Estadístico	χ^2	<i>g.l.</i>	Valor de <i>p</i>
Log-Rank	5.896	6	0.434
Wilcoxon	5.257	6	0.511

En las figuras 8, 9 y 10, se presentan las gráficas de supervivencia de las especies *I. vera*, *F. cotinifolia* y *P. aquatica* respectivamente.

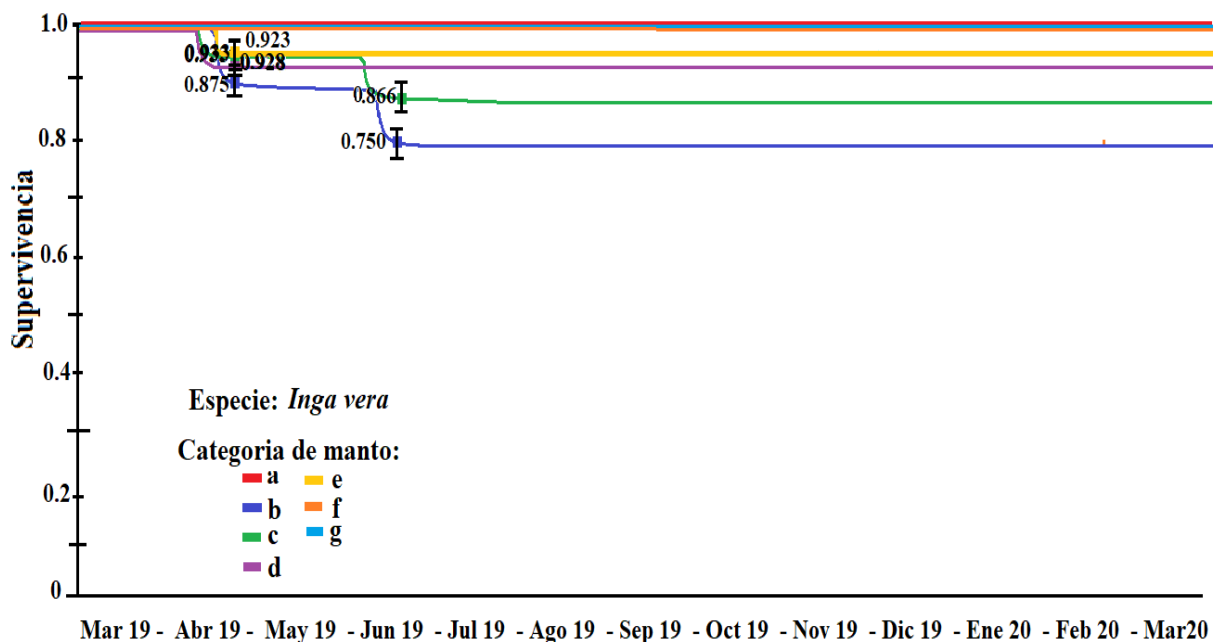


Figura 8. Curvas de supervivencia de la especie *I. vera* a lo largo del gradiente freático durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

En el caso de *I. vera*, observamos que la supervivencia disminuyó únicamente en los primeros meses de muestreo, casi contrario a lo que ocurre con las plántulas de *F. cotinifolia*, en donde la supervivencia disminuye únicamente en el último trimestre de muestreo (Fig. 9)

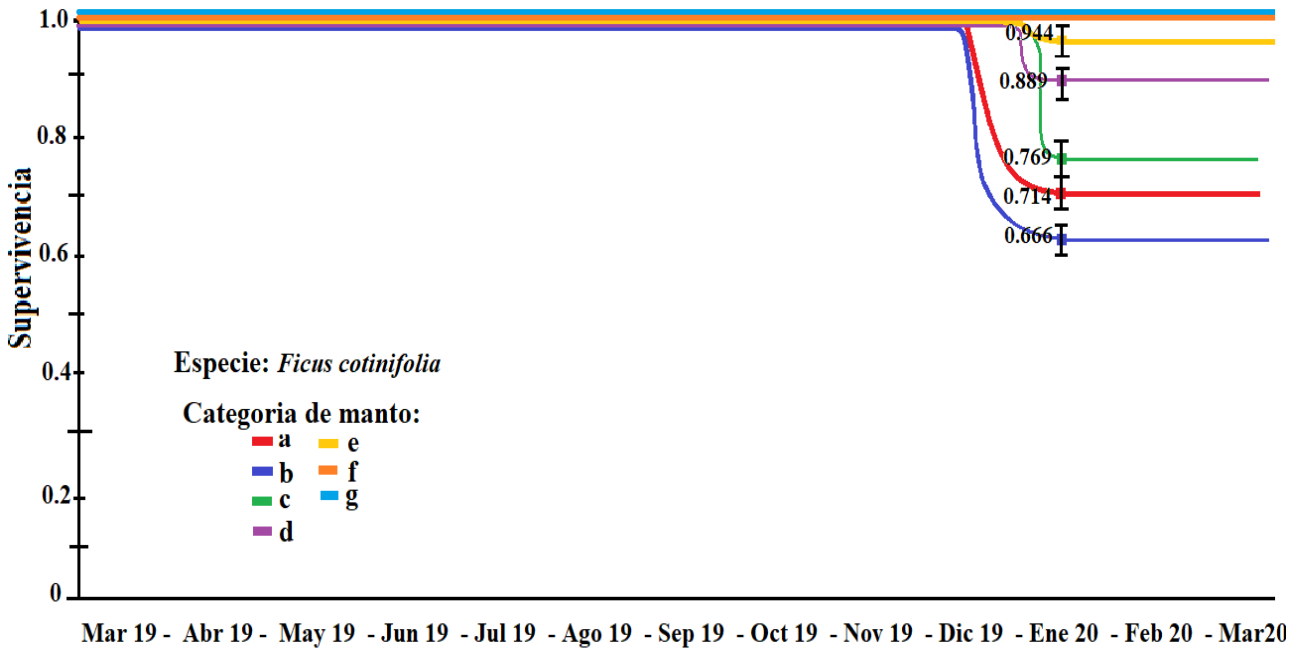


Figura 9. Curvas de sobrevivencia de la especie *F. cotinifolia* a lo largo del gradiente freático durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

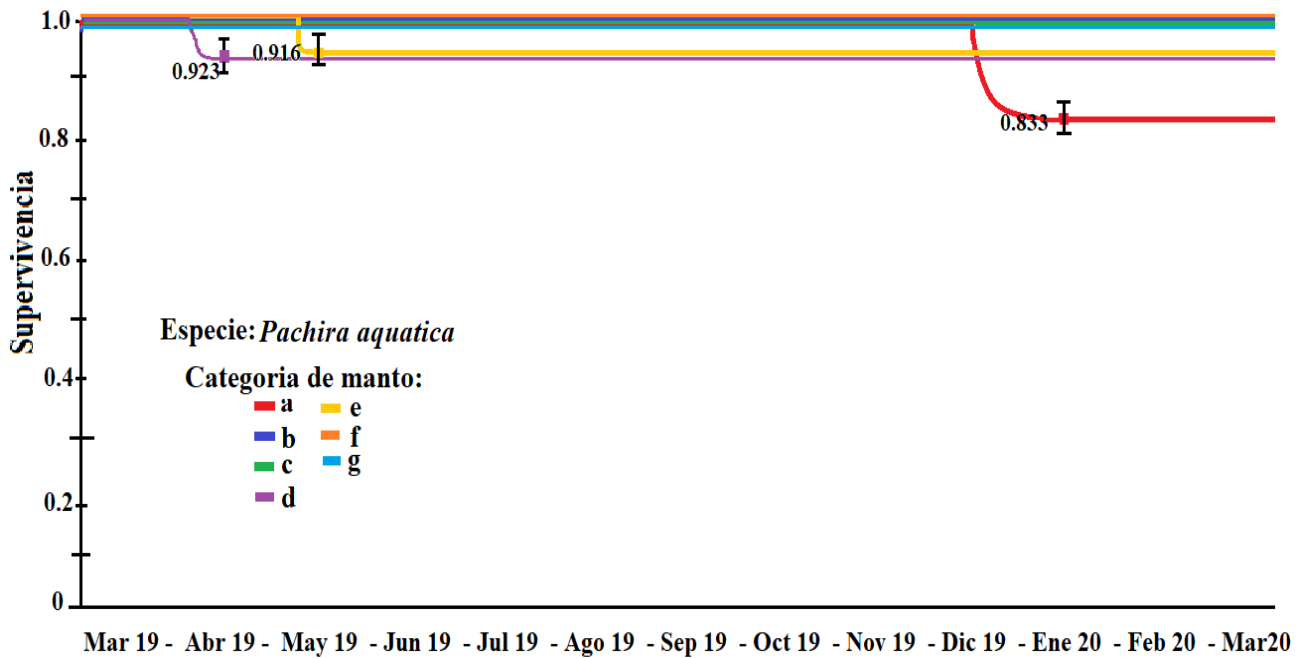


Figura 10. Curvas de sobrevivencia de la especie *P. aquatica* a lo largo del gradiente freático durante el periodo marzo 2019 – marzo 2020.

A pesar de que la sobrevivencia no fue significativa ($p > 0.05$) en ninguna de estas tres especies, (*I. vera*: $X^2=4.981$, g.l.=6; *F. cotinifolia*: $X^2=8.064$, g.l.=6 y *P. aquatica*: $X^2=4.670$, g.l.=6) si es posible observar ciertas tendencias. La primera de ellas se situó en el mes de enero, durante el periodo de inundación. Se observó que la sobrevivencia tanto *F. cotinifolia* como *P. aquatica* disminuyeron; sin embargo, para esta última la sobrevivencia sólo se ve afectada en la categoría de manto a. La segunda tendencia se presentó en las categorías f y g, en donde las plántulas de las tres especies concluyeron el periodo de monitoreo con el 100% de la sobrevivencia.

5.3 Crecimiento de las especies introducidas

6.1.1 Crecimiento en altura

No hubo un efecto significativo del factor especie sobre el factor de categoría de manto freático ($F_{(24,315)}=0.721$, $p > 0.05$, $r^2=0.052$).

De acuerdo con la prueba de Tukey (Fig. 11), se cuenta con la presencia de tres grupos, el grupo A, integrado por *S. humboldtiana* y *F. cotinifolia*; el grupo B integrado por *P. aquatica* e *I. vera* y el grupo C, en donde se encuentra únicamente *B. integerrima*. Las principales diferencias se encuentran entre los grupos A y C.

Se observó que la especie que presenta la mayor dispersión en el crecimiento es *F. cotinifolia*, seguida por *S. humboldtiana*. La especie con mayor dispersión es *I. vera*.

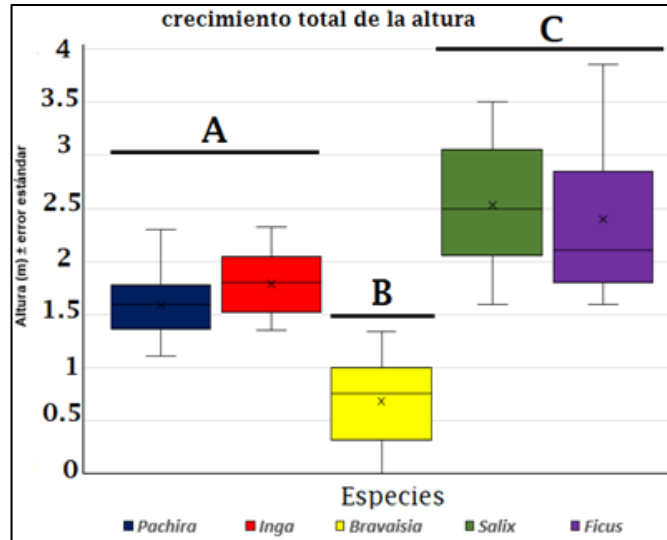


Figura 11. Comparación del crecimiento en altura entre las especies de plantas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($p < 0.05$)

Asimismo, se observó que las especies que presentaron el mayor crecimiento en altura son *F. cotinifolia* y *S. humboldtiana*. *B. integerrima* presentó diferencias significativas en su crecimiento en algunas categorías de manto freático.

A continuación, se presentan los crecimientos de las especies de acuerdo con los grupos formados a partir de la prueba de Tukey (Figuras 12-13).

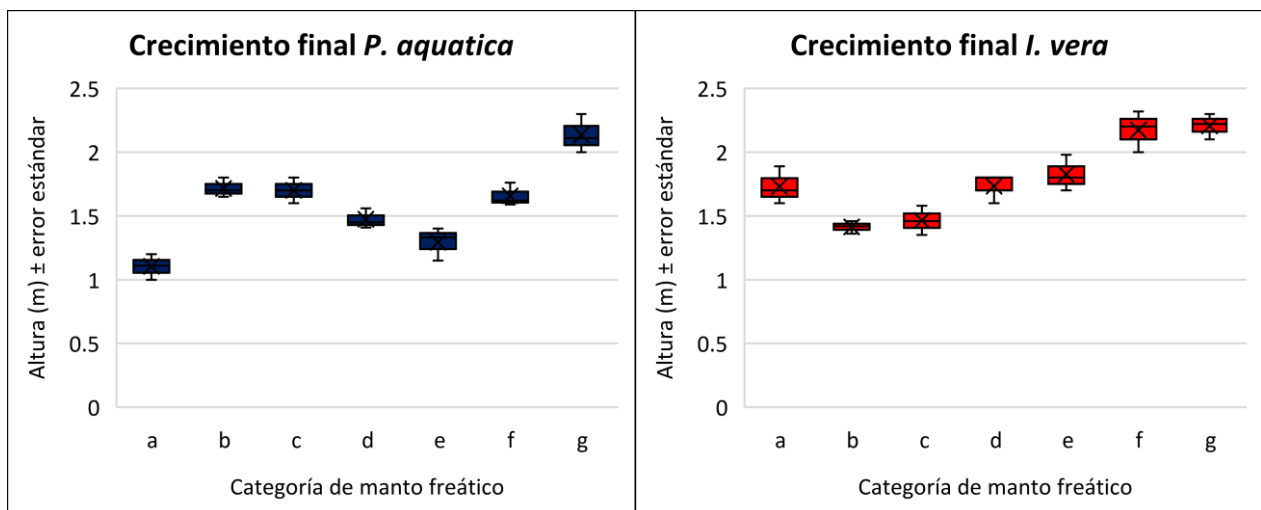


Figura 12. Crecimiento final a lo largo del gradiente freático de las especies que integran el grupo A.

De acuerdo con la Fig. 12, la categoría del manto freático en la cual las plántulas de ambas especies presentan el mayor crecimiento es la categoría g.

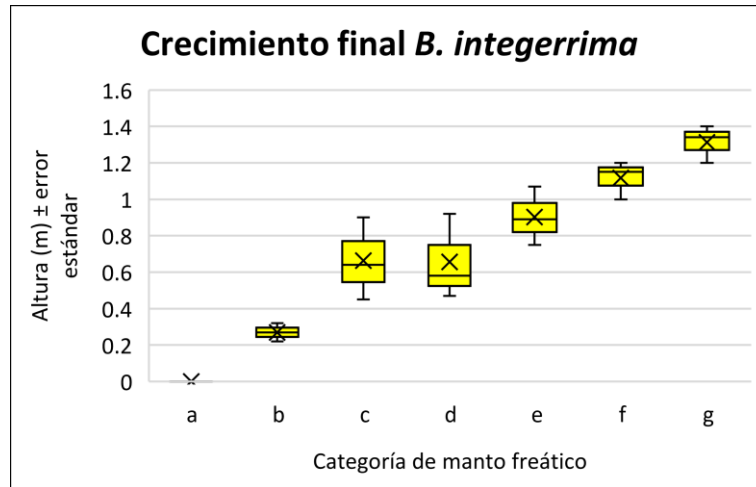


Figura 12. Crecimiento final a lo largo del gradiente freático de las especies que integran el grupo B.

El grupo B se encuentra integrado únicamente por *B. integerrima*, en la Fig. 12 se observan diferencias significativas entre las categorías b, c y d con respecto a las categorías f y g, siendo en estas últimas donde se encuentran las plántulas de mayor tamaño.

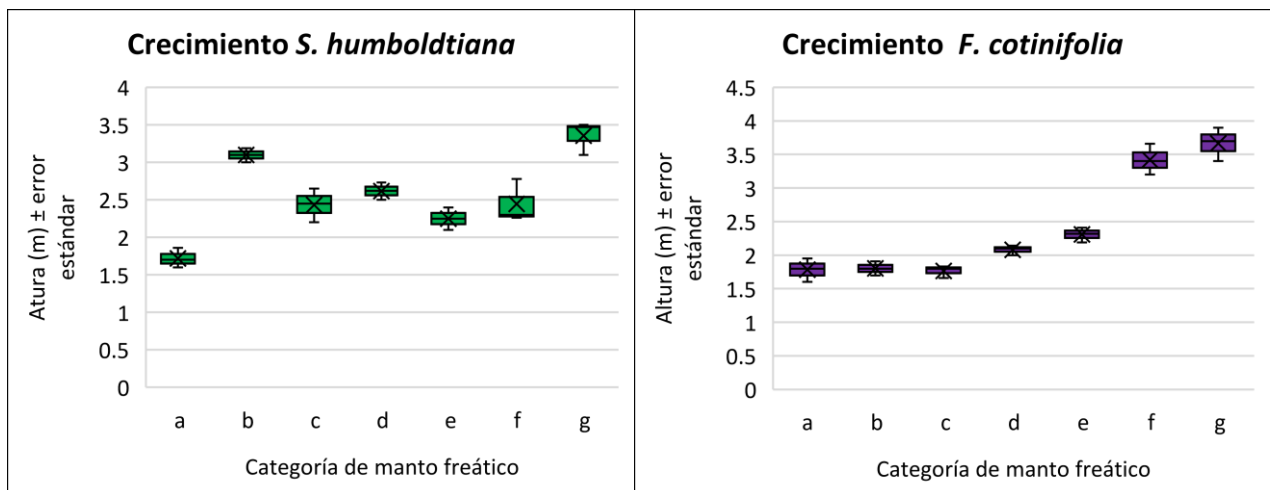


Figura 13. Crecimiento final a lo largo del gradiente freático de las especies que integran el grupo C.

Finalmente, tenemos al grupo C, el cual está integrado por *S. humboldtiana* y *F. cotinifolia*. Este es el grupo en el que se observaron los mayores crecimientos, especialmente en la categoría b para *S. humboldtiana* y g para ambas especies.

5.3.2 Crecimiento en diámetro de la base

Los resultados indican que los factores determinantes del crecimiento en diámetro de los individuos resultan ser la especie y la categoría de manto; sin embargo, no existe un efecto significativo en la interacción de estos dos factores $F_{(24,315)}=5.428$, $p>0.05$, $r^2=0.053$.

De acuerdo con la prueba de Tukey (Fig. 14), se cuenta con la presencia de cuatro grupos, el grupo A, compuesto por *P. aquatica* e *I. vera*; el grupo B y C en donde se encuentran únicamente *B. integerrima* y *S. humboldtiana*, respectivamente y el grupo D en donde se encuentra *F. cotinifolia*. Las principales diferencias se encuentran entre los grupos B y D.

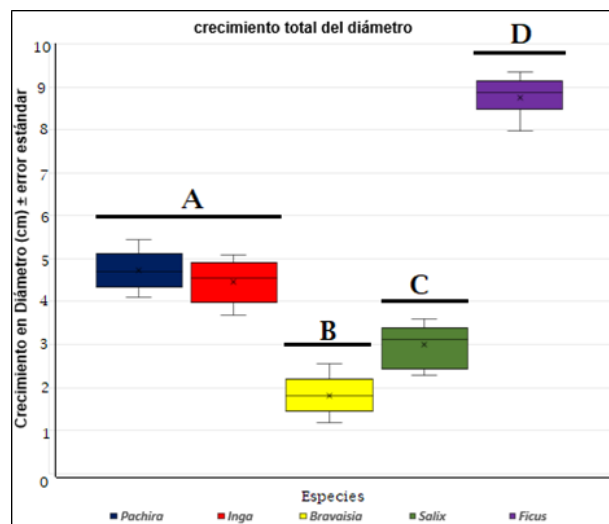


Figura 14. Comparación del crecimiento en diámetro entre las especies de plantas. Las letras diferentes denotan diferencias significativas según la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey.

De la Figura 14 resalta que *F. cotinifolia* es la especie que presenta un mayor crecimiento del diámetro basal. Mientras que *B. integerrima* y *S. humboldtiana* exhiben los menores crecimientos. Al igual que en el caso de la altura, se presentan las comparaciones por pares de categorías de manto freático (Ver Anexo 1).

En la Figura 15 se encuentran representados los diámetros finales de las especies que integran el grupo a, en ambos casos encontramos que la categoría en donde se encuentran los mayores diámetros es en la categoría g. Asimismo, en esta categoría el diámetro final de las plántulas es menos disperso en comparación con las categorías b y f para ambas especies.

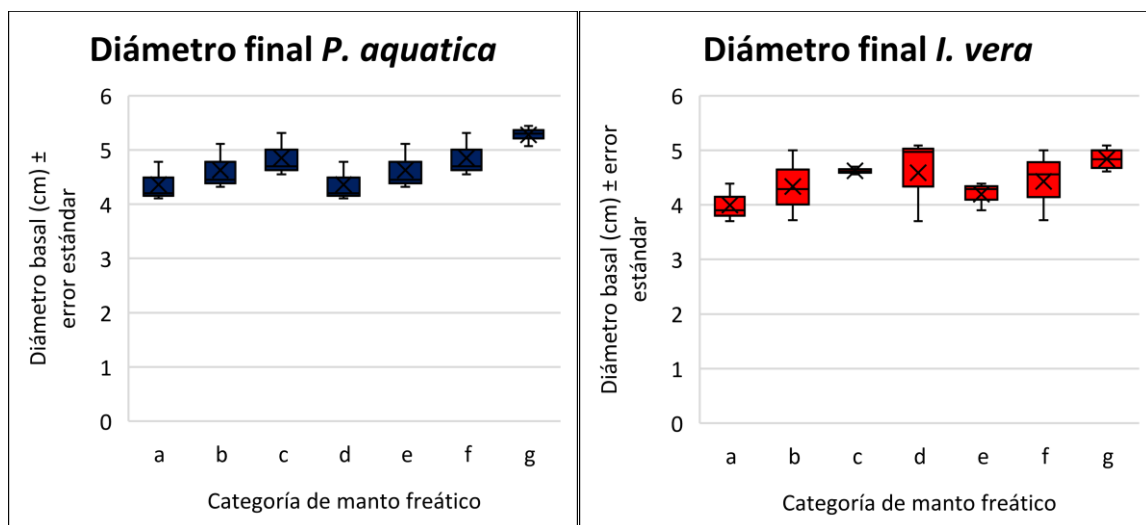
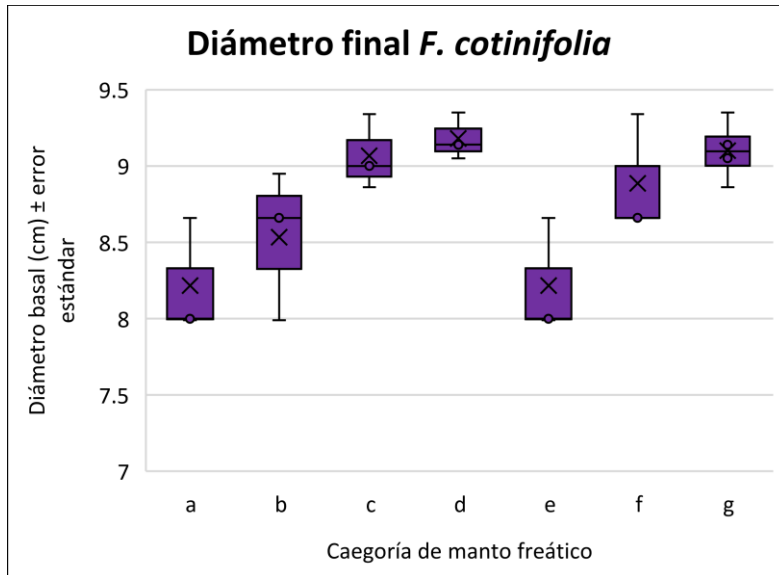
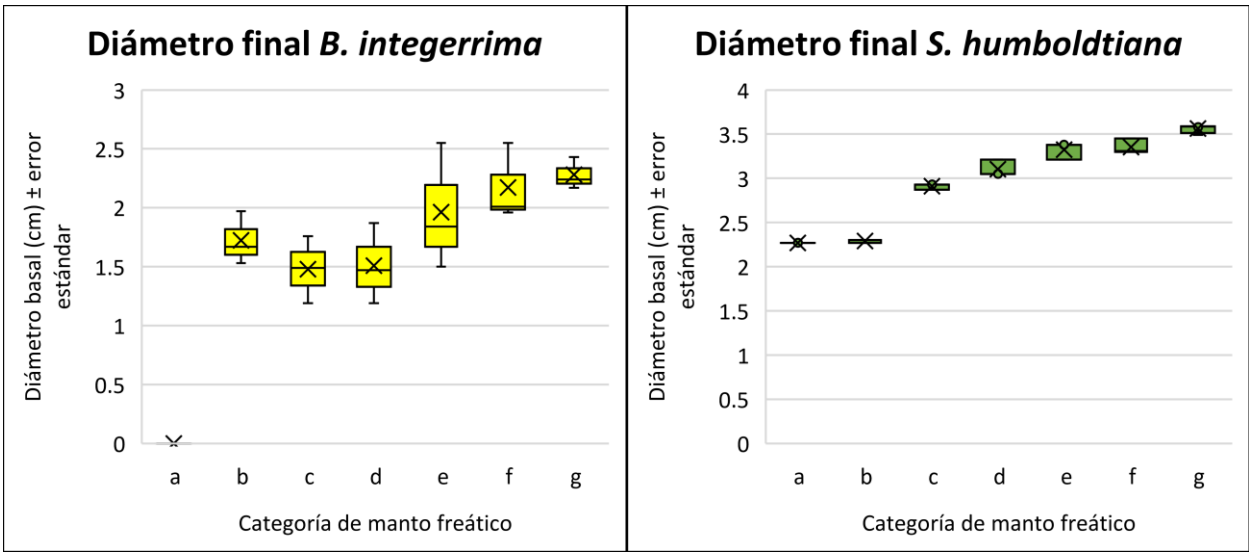


Figura 15. Crecimiento basal final a lo largo del gradiente freático de las especies que integran el grupo A.

En las Figuras 16 - 18 se presentan los diámetros finales de las especies *B. integerrima*, *S. humboldtiana* y *F. cotinifolia*. En el caso de *B. integerrima*, se observa que en la categoría a el crecimiento se encuentra en cero, esto se explica ya que ninguna de las plántulas de esa categoría logró resistir al término del muestreo.

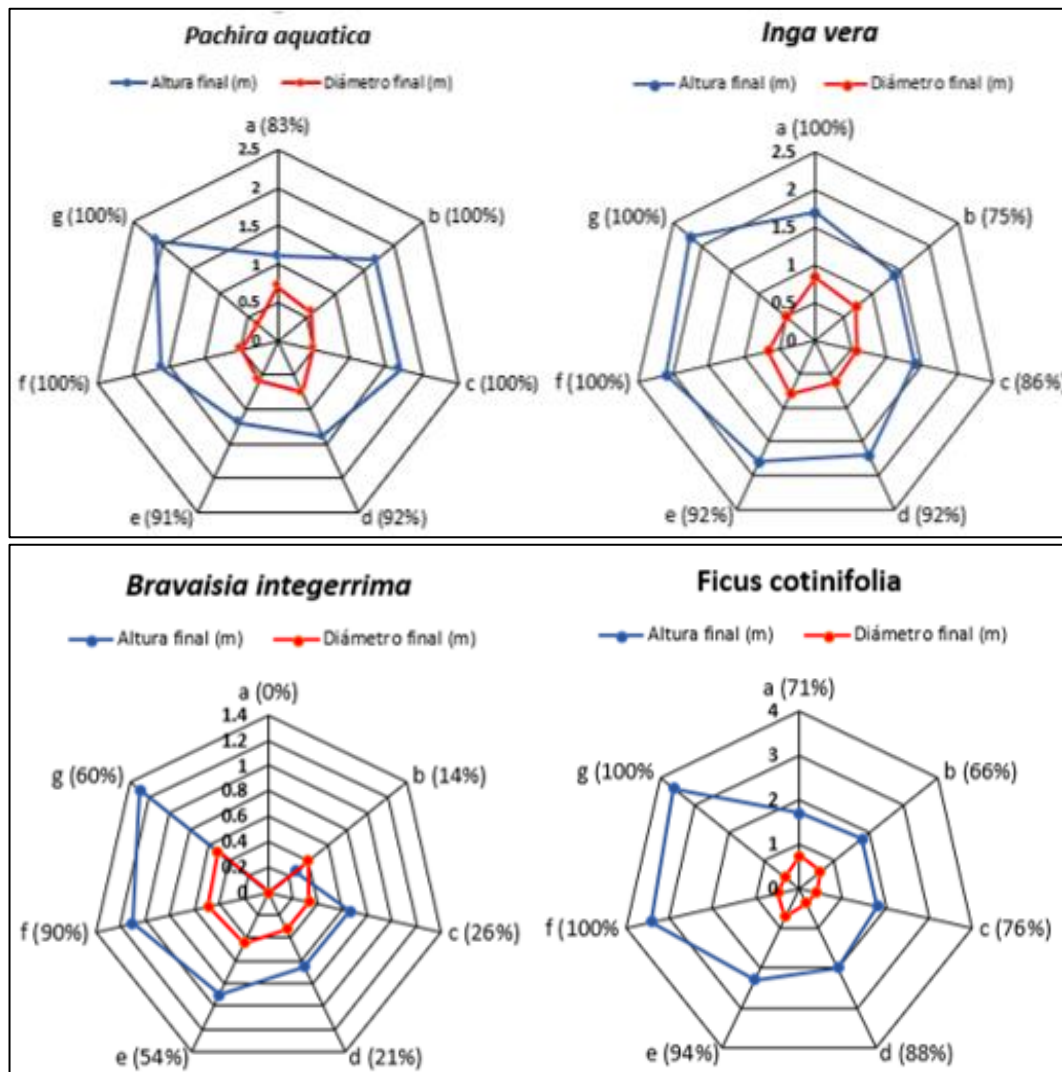


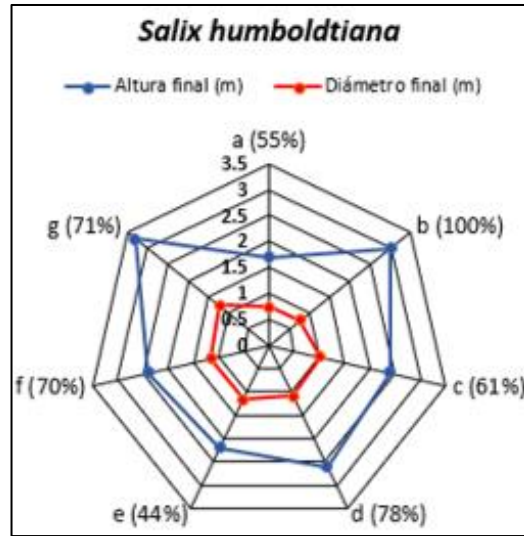
Figuras 16, 17 y 18. Crecimiento basal final a lo largo del gradiente freático de las especies *B. integerrima*, *S. humboldtiana* y *F. cotinifolia*, respectivamente.

En la Fig. 18 se presenta el crecimiento *F. cotinifolia* en todas las categorías, se observa que sólo se encuentran efectos significativos cuando se compara la categoría a con respecto a las categorías d, f y g.

Estos resultados indican que las plántulas de *F. cotinifolia* que se encuentran en categorías donde la profundidad del manto freático sobrepasa los dos metros desarrollan un mayor diámetro basal.

Como una forma de ayudar al lector a integrar los resultados, en las Figuras 19 - 21 se presenta un resumen por especie de los parámetros evaluados. En los vértices de cada gráfico, se encuentran las categorías de manto freático y el porcentaje de sobrevivencia de las plántulas. Al centro y en color rojo se presenta el diámetro, mientras que la línea azul hace referencia a la altura de las mismas.





Figuras 19, 20 y 21. Resumen por especie de los parámetros evaluados a lo largo del gradiente freático. Cada letra ubicada en el vértice del gráfico representa una categoría de manto freático, siendo la categoría a la que presenta la mayor profundidad de manto freático.

5.4 Reconstrucción de la historia de uso del humedal

El humedal de estudio (QUIR-2) presentó una forma curva. Esto indica que se formó por el corte de un meandro del río Lacantún. En la figura 22 y 23 se muestra un diagrama de cómo pudo formarse este cuerpo de agua y como luce en la actualidad, respectivamente.



Figura 22. Diagrama de la dinámica que siguió el meandro hasta convertirse en el humedal de estudio (QUIR-3).



Figuras 23. Imagen satelital que muestra cómo luce el humedal QUIR-3 actualmente.

En el año 2000, el predio donde se encuentra el humedal de estudio (QUIR-3) tenía una extensión de 57 Hectáreas. Las actividades realizadas en la periferia del predio consistían principalmente en la agricultura, se mencionó que el dueño sembraba principalmente maíz, frijol y calabaza; no obstante, gran parte de la selva fue conservada por el dueño. Dentro de la laguna efectuaba la pesca para autoconsumo; sin embargo, esta actividad también era realizada por algunos otros habitantes de las parcelas vecinas, quienes argumentaban que “les daba permiso” para pescar.

Los entrevistados indicaron que la vegetación de aquel entonces, hace aproximadamente 30 años, estaba compuesta en su mayoría por jimba (*Bambusa longifolia*), zapote de agua (*Pachira aquatica*) y guarubmo (*Cecropia obtusifolia*). La fauna de la laguna estaba compuesta principalmente por tortugas, cocodrilos, pejelagartos y carpas (especie exótica). Sin embargo, de acuerdo con los testimonios de los lugareños, hace aproximadamente 15 años la diversidad de fauna ha ido decreciendo. En la actualidad, sólo pueden encontrarse muy pocos peces nativos, algunos cocodrilos

y poblaciones en crecimiento de *Pterygoplichthys* (especies exóticas de la familia Loricariidae, conocidos como plecos o pez diablo).

Aún en vida, el dueño vendió parte de sus tierras a ejidatarios de Quiringüicharo, quienes lo deforestaron para el establecimiento de potreros (Fig. 24).



Figura 24. Imagen satelital que muestra el cambio en la cobertura forestal del humedal durante el periodo 2000-2018. En rojo se presenta la pérdida de cobertura.

Gracias a estos testimonios sabemos que a mediados de 1999 el antiguo dueño adquirió 25 cabezas de ganado; sin embargo, no se tiene claro lo que sucedió después, puesto que algunos argumentan que vendió más de la mitad y otros que las dejó en su predio.

En 2008 el dueño fallece y la familia decide vender parte de terreno a Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C., asociación dedicada a la conservación y recuperación de flora y fauna nativa. Gracias a la voluntad del difunto, hoy día se encuentra operando una estación de campo en este territorio

A raíz de esto, fue posible que comenzaran a realizarse pequeñas acciones de reforestación, que tenían como finalidad recuperar la cobertura arbórea y lograr estabilizar el suelo en las orillas del humedal.

Como se mencionó anteriormente, las especies que fueron introducidas en el 2017 fueron *Pachira aquatica*, *Inga vera* y *Ficus cotinifolia*. Estas se establecieron en áreas donde la profundidad del manto freático se encontraba por debajo de los 3.15 m.

5.5 Identificación de los humedales asociados al río Lacantún

En la Figura 25 se encuentran georreferenciados los humedales identificados y limitados por el río Lacantún del municipio Marqués de Comillas.

De acuerdo con la información recabada, los humedales que presentaron menores presiones antropogénicas (REF-1 y QUIR-3) se encuentran ubicados en zonas bien conservadas. En el caso de REF-1 se encuentra dentro de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA). Por el contrario, los humedales que presentaron una presión antropogénica mayor son aquellos que se encuentran bajo el régimen de propiedad ejidal.

Todos los humedales identificados presentaron un índice de prioridad alto/prioritario al encontrarse dentro de la región de la Selva Lacandona y una región importante de la Cuenca del Usumacinta.

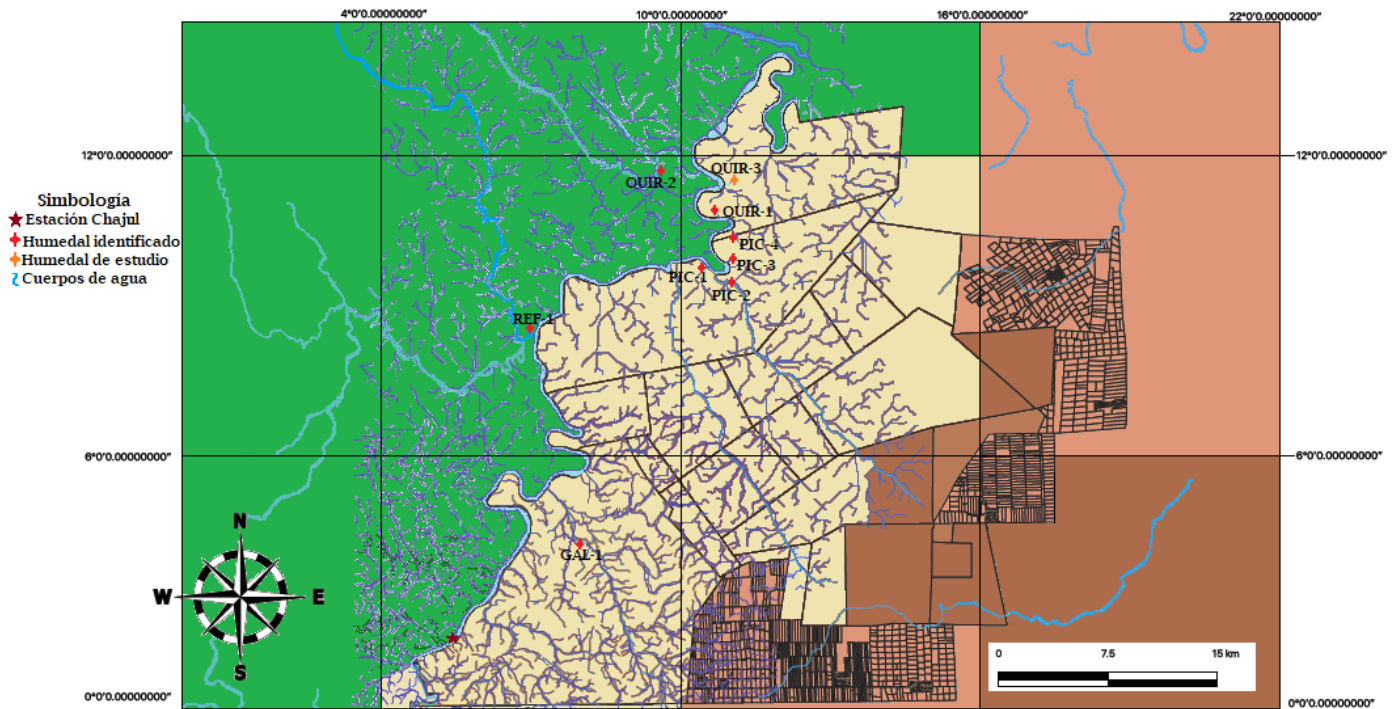


Figura 25. Ubicación de los humedales con potencial de restauración identificados en la región Marqués de Comillas

En el Anexo 2 se encuentran las imágenes satelitales correspondientes a cada humedal y un cuadro en donde se enlistan sus principales características. En las imágenes es posible apreciar que, debido a la ubicación, área comprendida y combinación de elementos de los humedales que se encuentran en las diferentes regiones correspondientes al municipio Marqués de Comillas, estos podrían actuar como una especie de corredor que permita el flujo de especies desde la RBMA hacia el Marqués de Comillas y viceversa. De acuerdo con los datos recabados y las imágenes satelitales es posible determinar que los humedales en los que se pueden realizar proyectos de restauración ecológica son aquellos cuya combinación de elementos corresponde al tipo “suelo-vegetación” y “suelo-agua-vegetación”.

6. Discusión

6.1 Medición del hidroperiodo del humedal

De acuerdo con lo presentado en la Fig. 4, se sugiere que en el humedal se presenta una estacionalidad muy marcada, siendo que la época de lluvias presenta periodos de inundación que duran aproximadamente tres meses. Esto pudimos corroborarlo durante las entrevistas que realizamos a los lugareños, quienes mencionaron que el río presenta un comportamiento de “crecida” cada tres años, por lo cual se esperaría que durante 2021 las plántulas se sometieron a niveles de inundación superiores a los encontrados durante el periodo de muestreo.

Gracias al empleo de un método práctico para la obtención del nivel freático, fue posible concluir el periodo de muestreo sin contratiempos. Esto resulta particularmente importante, ya que de emplear este método en proyectos posteriores se puede garantizar que exista una menor probabilidad de pérdida de datos.

Asimismo, reiteramos que este método no requiere de una inversión significativa de recursos, y que permite conocer en determinada época a qué profundidad se encuentra la capa freática, de modo que, si consideramos los resultados de este estudio, es posible sugerir un acomodo particular de especies; y en el caso de tratarse de terrenos en donde se presenten relieves topográficos no tan pronunciados, sería posible determinar distancias longitudinales al borde del humedal.

6.2 Supervivencia de las especies introducidas

Los resultados muestran que las plántulas de *Pachira aquatica* fueron las que exhibieron un mayor porcentaje en la supervivencia final (96%). De acuerdo con lo reportado por Infante-Mata *et al.* (2014) se trata de una especie característica de las planicies costeras, en donde se le considera como un elemento acompañante de los manglares y es capaz de establecerse en sitios en donde la capa freática fluctúa entre 1.5 a – 1 m con un periodo de inundación de 8 a 12 meses. Esto concuerda con lo encontrado en este estudio; sin embargo, también es importante agregar que esta especie puede soportar fluctuaciones de la capa freática que van por debajo del metro de profundidad y llegan hasta - 2.3 m.

Debido a sus características morfológicas, las raíces adventicias de *Pachira aquatica* se van alargando y engrosando hasta formar contrafuertes, esto es importante ya que puede aprovecharse para estabilizar los suelos inundables, haciendo que la retención de sedimentos sea favorable para otras especies (Infante-Mata *et al.*, 2014).

Como se mencionó anteriormente, todas las especies presentan tendencias particulares en cuanto a los meses en los que la supervivencia se ve disminuida. No obstante, los resultados indican que la temporada en la que se realizó el trasplante (época de secas) puede explicar el primer periodo significativo en la disminución de la supervivencia (abril – mayo 2019), ya que las condiciones ambientales, principalmente temperatura y precipitación, pudieron jugar un papel importante en la adecuación de las plántulas. Esto concuerda con un estudio realizado por Román y colaboradores (2007) en donde evaluaron el efecto de deshierbe y fertilización sobre el desempeño de

plántulas de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, encontrando que la sobrevivencia fue buena en la época de lluvias y la mayor parte de la mortandad (> 70%) se dio en el periodo correspondiente a la época de secas. Asimismo, coincide con lo reportado por Hau y Corlett (2003); Ramírez-Marcial (2003) y Álvarez-Aquino *et al.* (2004) respecto al aumento en la mortalidad de especies arbóreas establecidas en zonas agropecuarias de Veracruz durante la estación seca. Cabe aclarar que esta fecha se eligió debido a que, estando cerca del inicio de lluvias, era posible tener un mayor número de meses de crecimiento antes de la temporada de inundación, de tal manera que se esperaba que las plántulas alcanzaran una talla que hubiera sobrepasado el nivel del agua al momento de la inundación.

Por su parte, las condiciones micro climáticas asociadas al deshierbe pueden tener un efecto significativo para todas las especies, de acuerdo con De Steven (1991), Aide *et al.*, (1995), Guariguata *et al.*, (1995) y Haggan *et al.*, (1997) dependiendo de la especie, la vegetación de gramíneas y hierbas puede ser una barrera importante para las plántulas de árboles nativos de rápido crecimiento. Este factor puede no sólo estar relacionado con la sobrevivencia, sino también con el crecimiento y este punto se discutirá más adelante.

A pesar de que parece no tener lógica la comparación de la sobrevivencia de plántulas en praderas ganaderas y el humedal de estudio (QUIR-2), no debemos olvidar que este sitio fue sujeto a diversos cambios de uso de suelo, pasando por los sembradíos hasta la presencia de cabezas de ganado bovino o equino. Debido a esto, los resultados muestran la importancia de trasplantar las plántulas durante la temporada de lluvias para

brindar mejores posibilidades de aclimatación a las especies y esto concuerda con lo propuesto por Rodríguez-Velázquez (2005), en su estudio sobre el desempeño de plántulas trasplantadas a praderas ganaderas en la región de Marqués de Comillas. No obstante, también tenemos que ponderar el hecho de que los niveles de inundación afectan la sobrevivencia de las plántulas y que pueden favorecer que éstas hayan alcanzado una altura mayor para el momento de la inundación. Por ello, se experimentó introduciendo plántulas en el mes que permitía lograr un mayor tiempo de crecimiento antes de la inundación, es decir, marzo.

Por otra parte, e independientemente del periodo de aclimatación, es posible suponer que la elevada mortalidad de *Bravaisia integerrima* y *Salix humboldtiana* pueda deberse a que no tuvieron un periodo de aclimatación suficiente antes de ser trasplantadas a las parcelas experimentales, pues todas las plántulas de estas especies fueron obtenidas de manchones presentes en la selva colindante con el humedal. Sin embargo, resulta de particular interés que *Bravaisia integerrima* presentara la sobrevivencia más baja en todas las categorías del manto freático, ya que, de acuerdo con la literatura y la experiencia en campo de los lugareños, se trata de una especie con grandes raíces adventicias, capaz de tolerar la inundación, incluso es conocida con el nombre de “Cien pies” debido a que tiende a extender sus raíces hacía las zonas con mayor humedad, creando el efecto de “desplazarse” (Palacios, 2006; Ramos-Reyes *et al.*, 2011).

No obstante, como se observa en la Figura 5, esta especie no presenta mortalidad durante los meses en los que ocurre la inundación (diciembre 2019 – enero 2020), lo que

puede ser indicativo de las consideraciones que deben tomarse para esta especie, algunas de estas pueden ser: germinar y aclimatar las plántulas en vivero, sembrarlas durante la temporada de lluvias y considerar un tamaño de trasplante superior a los 80 cm.

Un caso similar ocurre con las plántulas de *Inga vera*, las cuales no presentan mortalidad en estos mismos periodos y cuya sobrevivencia no es significativa a lo largo del gradiente freático; sin embargo, al tratarse de una especie germinada en el vivero debería considerarse, partiendo de aspectos ecológicos y de la propia biología de la especie, el tamaño del trasplante, estableciendo como mínimos los 90 cm, ya que en las plántulas más jóvenes el tallo resulta tener un diámetro basal pequeño, lo que la deja en desventaja al momento de establecerla en un sitio con vegetación herbácea.

Finalmente, analizando el comportamiento de las plántulas de la especie *Ficus cotinifolia* observamos que no tienen problemas de aclimatación; sin embargo, no son candidatas para establecerse en el borde de los humedales, puesto que sólo son capaces de tolerar inundaciones que no superen los 50 cm por encima del suelo y por un periodo no mayor a tres meses (Fig. 9).

Los resultados obtenidos nos permiten responder a la pregunta de cuáles son los umbrales óptimos con respecto al manto freático a los cuales deben establecerse las especies y en función a ello, cómo será su respuesta ante los periodos de inundación; no obstante, sería muy interesante y enriquecedor llevar a cabo los siguientes experimentos: relación parte aérea-raíz y experimentos relacionados con la competencia

existente entre las especies nativas y pastos/gramíneas, y así entender de forma más clara el comportamiento de las diferentes especies.

Es importante considerar que el traslado y el manejo que se les da a las plántulas puede afectar la sobrevivencia dependiendo de la especie y, en ocasiones, del tamaño de las plántulas al momento de ser trasplantadas (Benítez-Malvido *et al.*, 2005).

6.3 Crecimiento de las especies introducidas

A pesar de que la microtopografía se encuentra estrechamente relacionada con los gradientes freáticos, y que a su vez, estos son factores determinantes en el establecimiento de especies en los humedales (Flores-Verdugo *et al.*, 2007), en este estudio se observa que la interacción entre las condiciones freáticas y las especies establecidas no son estadísticamente significativas ($F_{(24, 315)}=0.721$, $p>0.05$, $r^2=0.052$) para determinar un mayor crecimiento, tanto de altura como diámetro basal; no obstante, se encontraron características que vale la pena recuperar.

Las especies que presentaron mayores crecimientos en altura fueron *Salix humboldtiana* y *Ficus cotinifolia* (2.68 m y 2.47 m respectivamente), esto quiere decir que es posible utilizar a estas dos especies como estabilizadoras ya que en tan solo 12 meses lograron alcanzar alturas que les permiten tolerar condiciones adversas, como pueden ser periodos de inundación ocasionadas por el crecimiento del humedal, o bien, competencia por los pastos. Sin embargo, también es importante considerar la sobrevivencia de estas especies a lo largo del gradiente, ya que, si partimos de la premisa de que estas especies crecen igual de bien en cualquier condición de manto

freático, entonces se puede optimizar la producción y acomodo de las plántulas durante la restauración del humedal.

Por su parte, las plántulas de *Bravaisia integerrima* exhiben comportamientos particulares, puesto que a profundidades de manto freático de 1.20 a 1.43 m (categorías a y b) y de 1.84 a 1.99 m (categorías f y g) las medias de crecimiento son semejantes, denotando así la plasticidad que tiene la especie para adaptarse a condiciones extremos y aun así desarrollarse adecuadamente; no obstante, no podemos dejar de lado que a pesar de que los patrones de crecimiento son semejantes, la sobrevivencia en cada categoría es completamente diferente.

Como se mencionó anteriormente, el tamaño de las plántulas al momento del trasplante debe ser un punto por considerar para tener éxito en el desarrollo de las plántulas; sin embargo, el óptimo de este tamaño puede variar de una especie a otra. En este estudio las plántulas introducidas tenían, cuando menos, 40 cm de alto; sin embargo, el tamaño inicial del trasplante no fue una variable control, por lo que es posible que los resultados puedan presentar algún tipo de sesgo.

Inga vera, *Bravaisia integerrima* y *Salix humboldtiana* fueron las especies cuyo tamaño inicial de trasplante (45 ± 5 cm) era menor en comparación con las otras especies; sin embargo, en la comparación por pares de medias (Anexo 1) podemos observar que el crecimiento de estas es estadísticamente significativo y poseen una diferencia de medias importante (*B. integerrima* vs *S. humboldtiana*, 1.954m; *I. vera* vs *B. integerrima*, 1.215 m; *I. vera* vs *S. humboldtiana*, .739 m). Esto puede explicarse por alguna de las siguientes razones: 1) existen un patrones de variación entre las especies, en donde S.

humboldtiana presenta un mayor crecimiento, pero una menor sobrevivencia e *I. vera* una mayor sobrevivencia, pero un menor crecimiento; 2) la interacción biótica entre la cobertura de pastos y las especies introducidas, siendo que para *B. integerrima* resulte favorable encontrarse rodeada por pastos y esto le permita tener un mayor crecimiento en comparación con *I. vera*, a la que los pastos le generan un efecto negativo, ya que pueden ocasionar interferencia lumínica y/o establecer competencia por recursos a nivel de las raíces, tratándose de un efecto de nodricismo o 3) aspectos relacionados con la morfología de las especies (Ricker, 1998). Estas son hipótesis por comprobar en etapas posteriores.

Al ser *S. humboldtiana* y *F. cotinifolia* las dos especies que presentan mayores crecimientos en altura, y dado que *F. cotinifolia* presenta desarrollo de raíces aéreas y *S. humboldtiana* un sistema radical superficial y extendido, es conveniente separarlas cuando menos tres metros para que esto no represente algún impedimento en el desarrollo. Al establecerlas juntas se puede lograr el frenado del crecimiento de pastos, lo que favorecería a *B. integerrima*, siempre y cuando para esta se considere en cuenta un tamaño de trasplante inicial adecuado.

En cuanto al crecimiento del diámetro a la altura de la base existe un efecto significativo de la especie ($F_{(4,315)}=56.600$, $p<0.05$, $r^2=0.418$), siendo *F. cotinifolia* la especie que presenta mayor crecimiento, esto puede estar dado por ciertos atributos en la historia de vida de la especie, cuestiones de habilidad competitiva o la tolerancia a altos niveles de radiación solar e inundación (Jordano, 1983). Esto resulta importante, ya que en los meses de diciembre 2019 y febrero 2020 se observó a algunos individuos

pertenecientes a las categorías de manto freático a y b en periodo de floración y fructificación. Esto resulta inusual, ya que, de acuerdo con lo reportado en la literatura, la fructificación de *F. cotinifolia* ocurre de dos a tres años después del trasplante de las plántulas (Ragusa-Netto, 2002). Este comportamiento puede explicarse si consideramos las observaciones en campo realizadas por Windsor *et al.*, 1989, en donde se sugiere que la fase reproductiva de las especies del género *Ficus* es sumamente asincrónica y puede entenderse en términos de los requerimientos individuales básicos de cada uno de los árboles.

A esta observación no debe restársele importancia, puesto que existe literatura que propone al género *Ficus* como uno de los recursos alimentarios claves para los vertebrados tropicales frugívoros, principalmente durante los periodos de escasez de frutos (Gautier-Hion y Michaloud, 1989).

No obstante, este comportamiento también se observó en algunas plantas de las categorías a, b y c de las especies *I. vera* y *B. integerrima*.

Las plántulas de *Inga vera* suelen tener diámetros basales no mayores a 10 cm durante el primer año de vida, sin embargo, durante este tiempo desarrollan ramas largas y copas aplanadas y extendidas (Pennington y Sarukhán, 2005), al colocarse en la orilla pueden crecer bien y servir como protección a los árboles que se establezcan detrás, estas características también pueden dar paso al establecimiento de otras especies como plumillo (*Schizolobium prahybum*), guarumo (*Cecropia obtusifolia*) y ceiba (*Ceiba pentandra*) mismas que fueron observados durante la toma de datos de este estudio.

A pesar de que no se encontró una interacción significativa entre los factores especie y manto freático que determinen una mayor tasa de crecimiento total del diámetro de la base ($F_{(24,315)}=0.740$, $p<0.05$, $r^2=0.053$), sí se observaron tendencias de crecimiento particularmente interesantes; tal es el caso de *F. cotinifolia*. Se encontraron diferencias significativas entre las categorías f y g con respecto a la categoría a, esto nos habla del papel que juega la disponibilidad de agua y su menor tolerancia en exceso de esta, puesto que sólo se aprecian cambios significativos en condiciones extremas del manto. Lo que en este caso se traduce en un mayor crecimiento del diámetro basal a mayor profundidad de la capa freática.

6.4 Reconstrucción de la historia de uso del humedal estudiado

Tal y como lo mencionan Gann y colaboradores (2019), al incorporar el conocimiento ecológico local en las actividades de restauración ecológica, es posible identificar y evaluar rápidamente las especies y su idoneidad, procesos y etapas de sucesión e interacciones claves de especies, haciendo que las intervenciones en los sitios sean particularmente efectivas para la reparación de ecosistemas degradados, de igual forma, es posible entender la dinámica de perturbación del ecosistema.

Gracias a la información recaudada por agentes locales, fue posible tener un panorama general sobre los principales factores de perturbación a los que estuvo sometido el humedal a lo largo del tiempo. No obstante, la falta de precisión en las fechas proporcionadas hace que no sea del todo posible establecer la temporalidad y duración de los periodos de perturbación.

Si bien las herramientas satelitales pueden brindarnos información importante sobre el deterioro de estos ecosistemas y sus características a escala de paisaje a lo largo del tiempo (Vogelmann *et al.*, 2001), en este estudio sólo se obtuvieron imágenes con una temporalidad de 10 años, lo cual resulta ser una pequeña parte para entender el mosaico de transformación ocurrido en el humedal.

Sin embargo, con la información obtenida se puede aseverar que el espacio que fue restaurado mediante el experimento si correspondió a un área perturbada por uso agropecuario.

La reconstrucción de la historia de uso y perturbación de un ecosistema juega un papel importante, sobre todo al momento de escoger un sistema de referencia o bien, simplemente nos permite entender de mejor manera cómo fueron los procesos degradativos y plantear la mejor estrategia para revertirlos (Rosselli *et al.*, 2008).

Una vez comprendida la dinámica de perturbación del sitio y elaborada una estrategia de intervención de acorde con los recursos y necesidades, es posible comenzar a plantear los objetivos que desean cubrirse, sin dejar de lado la participación local y el establecimiento de monitoreos por largos periodos de tiempo. De este modo, se garantizaría que los futuros proyectos de restauración culminaran de forma exitosa (Moreno-Casasola y Warner, 2009; Vargas y Mora, 2008).

6.5 Identificación de los humedales asociados al río Lacantún

El río Lacantún es el cauce de agua más representativo de la región Marqués de Comillas. La subcuenca exhibe planicies y terrazas aluviales que dejan al descubierto

sinuosidades de canales o meandros formados por el mismo río. Estas sinuosidades forman estrechos y alargados cuerpos de agua que, dependiendo de las condiciones de creciente de río y del régimen hidrológico, pueden tomar el carácter de perennes o temporales (Navarrete-Segueda *et al.*, 2015).

Los Sistemas de Información Geográfica (SIG) resultan ser una herramienta indispensable para el análisis de zonas extensas y complejas, puesto que permiten incorporar datos espaciales de diferentes fuentes y esto resulta ser la base para ubicar geográficamente determinados atributos ambientales (Salem, 2003). Es por ello por lo que consideramos de gran utilidad el Inventario Nacional de Humedales y la Plataforma del Sistema de Información Geográfica del Agua realizados por la CONAGUA.

Estas herramientas cobran relevancia debido a la necesidad de considerar y priorizar los espacios donde los esfuerzos de restauración deben dirigirse, ya que, la mayoría de los humedales identificados son propiedad de los pobladores, en donde efectúan sus actividades productivas, por lo que se deben buscar las mejores herramientas considerando las dimensiones social, económica y ambiental (Cardona, 2005).

Los humedales de la Reserva de la Biósfera Montes Azules no pueden ser utilizados como sistema de referencia porque pertenecen a unidades geomorfológicas diferentes, separadas por el río Lacantún. Del lado del Marqués de Comillas, no se encontraron humedales en buen estado de conservación. Por esta razón es que se recurrió a la historia de uso para comprender como era el ecosistema antes de su perturbación antropogénica.

Adicional al humedal de estudio (QUIR-2), se identificaron 8 humedales (GAL-1, REF-1, PIC-1, PIC-2, PIC-3, PIC-4, QUIR-1, QUIR-3) que son susceptibles de ser restaurados, ocupan una superficie aproximada de 48 hectáreas. El perímetro por restaurar equivale a aproximadamente 15 kilómetros.

7. Recomendaciones para la restauración de humedales asociados al río Lacantún

Los resultados obtenidos en este trabajo nos permitieron elaborar un diagrama en el que se muestra la distribución sugerida para el establecimiento de las especies en la plantación para restaurar este tipo de humedales, a un costado se enmarcan los niveles freáticos correspondientes para cada hilera de plántulas. (Fig. 26).

Las consideraciones iniciales sugieren que:

1. No se deben introducir plántulas de la especie *B. integerrima* en las categorías a y b, es decir, cuando la profundidad del manto freático oscile entre 1.20 m y 1.51 m.
2. Las especies *P. aquatica*, *F. cotinifolia* e *I. vera* toleran mejor la inundación, se recomienda introducirlas en las categorías a, b y c, donde la profundidad del manto freático varía entre 1.20 m y 1.67 m.
3. *B. integerrima* y *F. cotinifolia* crecen mejor en las categorías de manto freático f y g, cuya profundidad varía entre 2.0 m y 2.31 m.

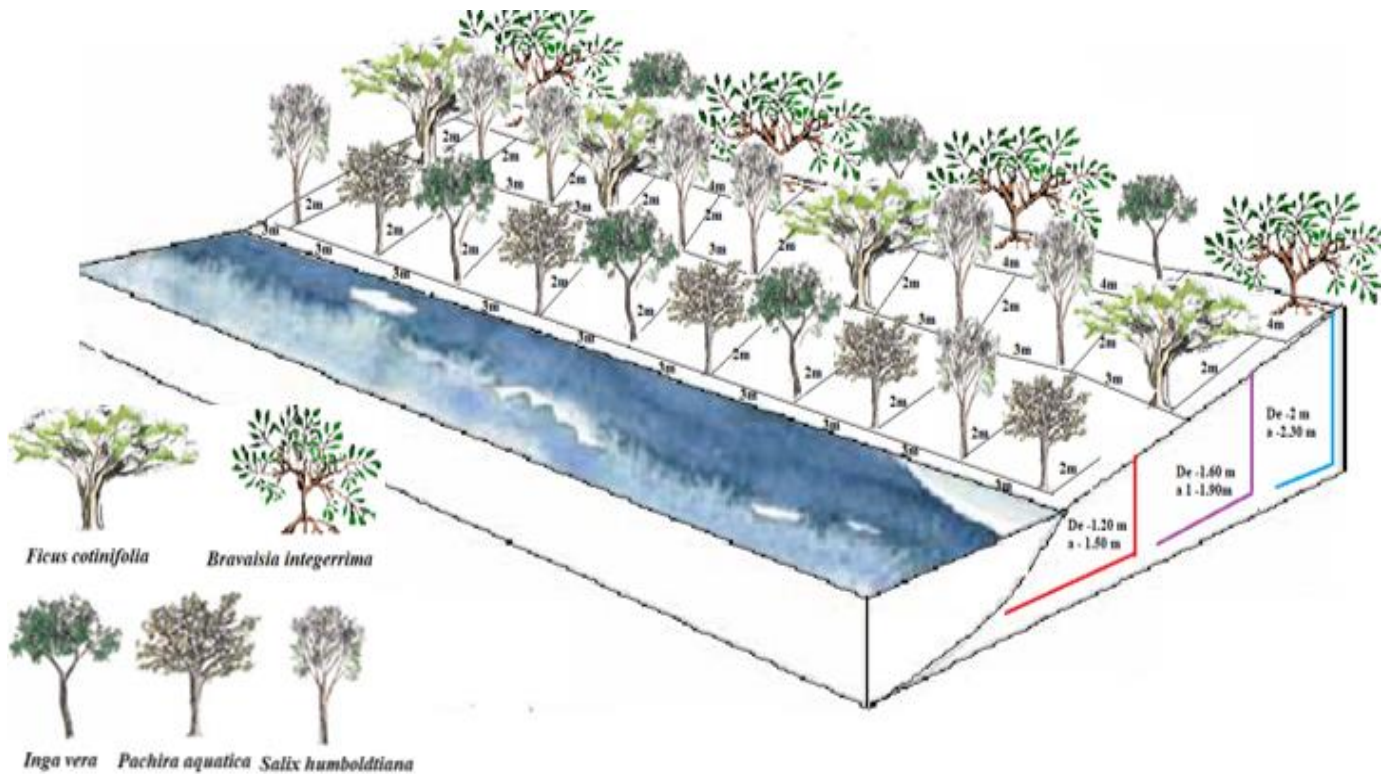


Figura 26. Modelo propuesto para la introducción de especies en humedales asociados al río Lacantún. Se tomaron en cuenta los parámetros de crecimiento y sobrevivencia evaluados, mismos que se presentan en las Figuras 19-21 de la sección de resultados.

Otras recomendaciones sugieren que:

1. Se deben introducir plántulas con tamaños superiores a 90 cm.
2. Todos los individuos, sin importar que hayan sido germinados en vivero o extraídos de algún espacio natural, deben pasar por un proceso de aclimatación en el vivero.

Adicionalmente, se debe mencionar que el acomodo de estas especies, y la separación entre ellas, también se encuentran sustentadas con observaciones en campo, tanto de este estudio como en las observaciones personales de agentes locales.

8. Conclusiones

- Se recomienda establecer a *Pachira aquatica* a las orillas de los humedales ribereños, ya que presenta un alto porcentaje de sobrevivencia; no obstante, debe combinarse con otras especies y no establecerse como monocultivo.
- *Salix humboldtiana* y *Ficus cotinifolia* son las especies con los mayores crecimientos totales en altura.
- *Pachira aquatica* e *Inga vera* toleran periodos de inundación de hasta tres meses cuando el agua sube por encima de los 90 cm del nivel del suelo.
- *Bravaisia integerrima* presenta muy poca tolerancia a niveles de inundación
- Realizar experimentos en donde se correlacione la capa freática con la remoción de pastos/gramíneas puede brindar un panorama general sobre el comportamiento diferencial de los parámetros crecimiento y sobrevivencia.
- Identificar los humedales ribereños y reconstruir su historia de uso y perturbación es sólo el primer paso para plantear un proyecto de restauración ecológica.
- Se propone una metodología para la restauración en 8 humedales semejantes que abarcan una superficie de 48 ha y un perímetro de 14.72 km.
- Se sugiere considerar a la restauración como una herramienta clave para la recuperación de los humedales y desacelerar sus altas tasas de destrucción.
- Es fundamental conjuntar todos los sectores de la sociedad y velar, principalmente por la integridad del capital natural.

Referencias

- Aguilar-Fernández, R., (2013). Análisis de los componentes socioambientales para la restauración de claros antropogénicos en la selva tropical húmeda, Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de maestría, UNAM. México.
- Aide, M., J. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano (1995). Forest recovery in abandoned pasture in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. (77):77-86.
- Álvarez-Aquino C., Williams-Linera G. y Newton A. (2004). Experimental native tree seeding establishment for the restoration of a Mexican cloud forest. *Restoration Ecology*. 12(3):412-418.
- Álvarez-Cobelas, M., S. Cirujano y S. Sánchez-Carrillo. (2001). Hydrological and botanical man-made changes in the Spanish wetland of Las Tablas de Daimiel. *Biological Conservation* 97: 89-98
- Bashan Y, Moreno M, Salazar BG, Alvarez L. (2013). Restoration and recovery of hurricane-damaged mangroves using the knickpoint retreat effect and tides as dredging tools. *Journal Environmental Management*. 116: 196–203.
- Begon, M. J. L. Harper y C. R. Townsend (1986). *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, L. Camargo, y I.D.K. Ferraz. (2005). Responses of seedling transplants to environmental variations in constrating habitats of Central Amazona. *Journal of Tropical Ecology*. 21:397-406.

- Brunet, J. (2007). Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology*. 44: 563–572.
- Bullock J. M., Aronson J., Newton A.C., Pywell R.F. y Rey-Benayas J.M. (2011). Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* (10):541-549.
- Callaway, J.C., G. Sullivan J.S. Desmond, G. D. Williams y J. B. Zedler. (2001). Assessment and Monitoring. En: J.B. Zedler (Ed.). *Handbook for Restoring Tidal Wetlands*. CRC Press, Boca Raton, Florida, EE.UU.
- Carabias, J., E. Martínez, P. Meli, A. Molina, S. Morató, R. Lucía y V. Towns. (2015). La vegetación de la selva. En: Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (Coords.), (2015). *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Cardona, N. (2005). Consideraciones socioeconómicas en el diseño de proyectos sustentables de restauración ecológica. En O. Sánchez, E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdéz y D. Azuara (Eds.), *Temas sobre restauración ecológica*. INE, México.
- Carrera, E. y G. de la Fuente. (2003). *Inventario y Clasificación de Humedales en México. Parte 1*. Ducks Unlimited de México A.C., México.
- Cervantes, V., J. Carabias y V. Arriaga. (2008). Evolución de las políticas públicas de restauración ambiental, en *Capital natural de México*, vol. III: Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad. Conabio. México

Chapman C.A., Chapman L.J., Zanne A. y Burgess M.A. (2002). Does weeding promote regeneration of an indigenous tree community in felled pine plantations in Uganda? *Restoration Ecology* 10:408-415

CONAGUA (2011). Estadísticas del agua en México. S. d. M. A. y. R. N. Comisión Nacional del Agua. SEMARNAT. México D.F.,

CONAGUA, SEMARNAT, INEGI, CONABIO, CONANP. INE (2008). Documento Estratégico Rector del Inventario Nacional de Humedales. México, D.F.

Copeland, C., & Zinn, J. A. (2013). Wetlands: An overview of issues. Congressional Research Service.

COTECOCA. (1987). Las Gramíneas de México. T. II. S. A. R. H., México, D. F.

COTECOCA. (1991). Las Gramíneas de México. T. III. S. A. R. H., México, D. F.

COTECOCA 1995. Las Gramíneas de México. Tomo IV. SARH-COTECOCA México, D.F.

Cowardin, L. M., Carter, V., Golet, F. C. y LaRoe, E. T. 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States. US Fish and Wildlife Service FWS/OBS 79/31.

Cronk, J.K. y M.S. Fennessy. (2001). Wetland Plants: Biology and Ecology. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, EE.UU.

D'Avanzo C. (1989). Long term evaluation of wetland-creation projects. En: Kusler J.A. y Kentula M.E. Eds. Wetland Creation and Restoration: The Status of the Science, Vol. 1, 75- 84, U. S. Environmental Protection Agency, Corvallis, Oregon.

De Groot, R.S., Stuij, M.A.M., Finlayson, C.M. y Davidson, N. (2006). Valoración de humedales: Lineamientos para valorar los beneficios derivados de los servicios de los ecosistemas de humedales, Informe Técnico de Ramsar núm. 3/Núm. 27 de la Serie Técnica del CDB. Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland, Suiza, y Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica, Montreal, Canadá.

De la Maza, J., y J. Carabias (Eds.), (2011). Usumacinta: bases para una política de sustentabilidad ambiental. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua–Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C. México.

De la Maza, J. (2015). Caracterización de la subcuenca del Lacantún. En: Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (Coords.), 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C. México.

De Steven, D. (1991). Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications*. 9 (3):998-1008.

Ducks Unlimited de México (DUMAC) (2018). México. Esquema de Clasificación de Humedales y de las Tierras Altas Asociadas. Recuperado de: <http://www.dumac.org/dumac/habitat/esp/proyectos02b4.html>

Erwin, K.L. (2009). Wetlands and Global Climate Change: The Role of Wetland Restoration in a Changing World. *Wetlands Ecology and Management* 17: 71-84.

Ferrati R., Canziani G.A. y Moreno DR. (2005). Estero del Ibera: hydrometeorological and hydrological characterization. *Ecological Modelling* 186:3–15

Fleischner, T. L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology* 8: 629-644.

Flores-Verdugo F., Agraz, M., Pardo, D., F., López-Rosas, H., Moreno Casasola, P. y Bello, A. (2007). La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80. 10.17129/botsci.1755.

Fuentealba Durand, B., y Martínez Ramos, M. (2009). Efecto de la remoción inicial de pastos en la regeneración natural de la vegetación de selva en praderas ganaderas tropicales abandonadas. Tesis de maestría, UNAM. México

Ganade G. y Brown V.K. (2002). Succession in old pastures of Central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* 83:743-754.

Gann, G.D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C.R., Jonson, J., Hallett, J.G., Eisenberg, C., Guariguata, M.R., Liu, J., Hua, F., Echeverría, C., Gonzales, E., Shaw, N., Decler, K. and Dixon, K.W. (2019), International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology*, 27: S1-S46. <https://doi.org/10.1111/rec.13035>

García-Márquez F. (1984). *Topografía Aplicada*. Concepto, S.A., México, D.F.

Gautier-Hion, A. y G. Michaloud. (1989). Are fig always keystone resources for tropical frugivorous vertebrate? A test in Gabon. *Ecology* 70:1826-1833.

González-Montagut R. (1996). Establishment of tree rain forest species along a riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, México. Tesis doctoral, Harvard University, Cambridge.

González E., León G., Moreno T. A. y Leal-Nares, O. (2010). Inventario y clasificación de humedales en México. Ducks Unlimited de México A.C.(DUMAC).

Green, D. L. (1997). "Wetland technical manual, wetland classification", The Ecological Services Unit for the Water Environments, Unit of the Department of Land and Water Conservation, Australia (Consultado de: <http://www.dlwc.nsw.gov.au/care/wetlands/facts/pdfs/wetclass.pdf> el 27 de octubre de 2018)

Guariguata, M., R. Rheingans, y F. Montagnini. (1995). Early woody invasion in Costa Rica: Implications for forest restoration. *Restoration Ecology*. 3 (4):252-260.

Haggard, J., K. Wightman, y R. Fisher. (1997). The potential of plantations to forest woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *Forestry Ecology and Management*. 99: 55-64

Hansen, MC., PV Potapov, R. Moore, M. Hancher, SA Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, SV Stehman, SJ Goetz, TR Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, CO Justice, y JRG Townshend. (2013). "Mapas mundiales de alta resolución del cambio de la cubierta forestal del siglo XXI". *Science* 342 (15 de noviembre): 850–53. Datos disponibles en línea en: <http://earthenginepartners.appspot.com/science-2013-global-forest>

- Hau B.C y Corlett R.T. (2003). Factors affecting the early survival and growth of native tree seedlings planted on a degraded hillside grassland in Hong Kong, China. *Restoration Ecology*. 11(4):483-488.
- Hilderbrand, R.H., Watts, A.C. & Randle, A.M. (2005). The myths of restoration ecology. *Ecology and Society* 10: 19.
- Holl K.D., Loik M.E., Lin E.H.V. y Samuels I.A. (2000). Tropical mountain forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- INE. 2000. Programa de Manejo: Reserva de la Biosfera de Montes Azules, México. INE-Semarnap, México.
- Infante-Mata D., Moreno-Casasola P., Madero-Vega C. (2014). ¿Pachira aquatica, un indicador del límite del manglar? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Volume 85, Issue 1. Pages 143-160, ISSN 1870-3453, <https://doi.org/10.7550/rmb.32656>.
- IPBES (2019): Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Jones H. P, Schmitz O. J (2009). Rapid recovery of damaged ecosystems. *Plos One* 4 (5): e5653, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005653>
- Jordano, P., (1983), Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica*, 15: 38-41.

- Keddy, P. A. (2004), *Wetland Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Krauss K.W., Doyle T.W., Twilley R. R., Rivera-Monroy VH, Sullivan J.K. (2006). Evaluating the relative contributions of hydroperiod and soil fertility on growth of south Florida mangroves. *Hydrobiology* 569: 311–324.
- Lewis R.R. (1982). Mangrove forest. En: Lewis R.R. (Ed). *Creation and Restoration of Coastal Plant Communities*, 153-171, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- López Rosas, H., V. E. Espejel González y P. Moreno-Casasola (2013). Zacate alemán (*Echinochloa pyramidalis*): planta invasora de humedales costeros del sureste mexicano. *Investigación ambiental. Ciencia y política pública* 5(2): 53-63
- Luken, J. (1990). *Directing ecological succession*. Chapman and Hall, Cambridge.
- Maass, M. (2003). Principios generales sobre manejo de ecosistemas, en: O. Sánchez, E. Vega, E. Peters, O. Monrroy-Vilchis (Eds). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. INE, México, 117-135.
- Macdonald, I.A.W., L. L. Loope, B.Usher y O.Hamann, (1989). *Wildlife Conservation and the Invasion of Nature Reserves by Introduced Species: a Global Perspective*. En: J.A. Drake y H.A. Mooney (Eds.). *Biological Invasions: a global perspective*. Scope pp. 215-255.
- Matthews J. W, Endress A. G. (2010). Rate of succession in restored wetlands and the role of site context. *Applied Vegetation Science* 13: 346–355, <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01076.x>

- Meli, P. y Carrasco, C. (2011). Restauración ecológica de riberas: manual para la recuperación de la vegetación ribereña en arroyos de la Selva Lacandona. Colección Corredor Biológico Mesoamericano México; Serie diálogos/ Número 5. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Meli, P., Rey Benayas, J. M., Carabias, J., Ruiz, L. y Martínez-Ramos, M. (2013). Restauración de los servicios ecosistémicos ribereños. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. En A. Lara, P. Laterra, R. Manson y G. Barrantes (Eds.). Servicios ecosistémicos hídricos en América Latina y el Caribe (39-58). Red ProAgua – CYTED. Valdivia, Chile.
- Meli, P., Rey Benayas, J., Martínez Ramos, M., & Carabias, J. (2015). Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New Forests*, 46(4), 507–525. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9479-3>
- Millán Gomez, Simón (2006). *Procedimientos de Mecanizado*. Madrid: Editorial Paraninfo. ISBN 84-9732-428-5.
- Millenium Ecosystem Assesment (MEA). (2005). *Ecosystems and human well-being: a framework for assessment. Wetlands and water*. World Resources Institute. Washington, DC.
- Miller, R.G. (1981). *Survival Analysis*. John Wiley y Sons, Inc. N.Y.
- Miranda, F. y Hernández X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la sociedad Botánica de México*. 28:29-178.
- Mitsch, W. J. y J. G. Gosselink. (2000). *Wetlands*, John Wiley and Sons Inc., Nueva York.

- Moreno-Casasola P. y B. Warner. (Ed). (2009). Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable No.1 RAMSAR, Instituto de Ecología A.C., CONANP, Us Fish and Wildlife Service, US State Department. Xalapa, Ver. México.
- Moreno-Casasola, P., Sánchez Higuero, L., Vázquez, J., y López-Rosas, H. (2011). Cambios en la composición de la comunidad vegetal después de la restauración de un humedal tropical en Veracruz, México. *Ciencia UAT*, 6(1), 52-57. Recuperado de <http://www.revistaciencia.uat.edu.mx/index.php/CienciaUAT/article/view/68>
- Moreno-Mateos D., Power M.E., Comín F.A., Yockteng R. (2012). Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. *PLoS Biology* 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001247>
- Navarrete-Segueda, A., Vázquez-Selem, L. y Siebe, C., (2015). Caracterización geopedológica y calidad de sitio de una selva tropical. En: Carabias, J., de la Maza, J., Cadena, R. (Eds.), *Conservación Y Desarrollo Sustentable En La Selva Lacandona. 25 Años de Actividades Y Experiencias. Natura y Ecosistemas Mexicanos*, México, 87–96.
- Nepstad D. D., C. Uhl, Pereira y Cardoso da Silva. (1996). A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest to eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39
- Olmsted, I. (1993). "Wetlands of Mexico", en Whigham, D. F., D. Dykyjová and S. Hejny (eds.), *Wetlands of The World I: Inventory, Ecology and Management, Handbook of Vegetation Science*, Kluwer, Dordrecht, pp. 637–678.
- Palacios, E. (2006). Ficha técnica de *Bravaisia integerrima*. Cuarenta y ocho especies de la flora de Chiapas incluidas en el PROY-NOM-059- ECOL-2000. Instituto de Historia

Natural y Ecología. Bases de datos. SNIB CONABIO. Proyecto No. W008. México. D.F., México. <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/ise/fichasnom/Bravaisiaintegerrima00.pdf>

Parson, J. (1972). Spread of African Pasture Grasses to the American Tropics. *Journal of Range Management* 25: 12-17.

Pennington T.D. y J. Sarukhán (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.

Pickett, S., M. Cadenasso y S. Meiners. (2008). Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Applied Vegetation Science* 12: 9-21.

Ragusa-Netto, J . (2002). Fenología fructífera y consumo por aves en *Ficus calyptroceras* (Miq.) Miq. (Moraceae). *Revista Brasileña de Biología*, 62 (2), 339-346. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000200018>

Ramírez-Albores, J. (2006). Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropica*, 6(2) <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000200019>

Ramírez-Marcial N. (2003). Survival and growth of tree seedings in antropogenically disturbed Mexican montane rainforests. *Journal of Vegetation Science*. 14:881-890

Ramos-Reyes, R., E. A. Maldonado-Sánchez y S. Ochoa Gaona. (2011). Análisis antropogénico de los cambios de usos, en dos reservas ecológicas en Tabasco, México. *Agricultura Sostenible* Vol. 7.

Ramsar. (2006). Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), 4a. edición. Secretaría de la Convención de Ramsar. Gland, Suiza.

Ressl R, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (2020). Proyecto interno ejecutado por la CONABIO: Los manglares de México: estado actual y establecimiento de un programa de monitoreo a largo plazo: 2a y 3era etapas. Version 1.7. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/snuea3> accessed via GBIF.org on 2020-08-10.

Revenge, C., J. Brunner, N. Henninger, K. Kassem, and R. Payne. (2000). Pilot Analysis of Freshwater Ecosystems: Freshwater Systems. World Resources Institute. Washington, DC, USA.

Rey-Benayas J. M, Newton A. C, Diaz A, Bullock J. M (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325: 1121–1124.

Ricker M. (1998). Enriching the tropical rain forest with fruit trees: a biological and ecological analysis in Los Tuxtlas (Veracruz, México), PhD Thesis, Faculty of the Graduate School, Yale University

Rodríguez García, L., Curetti, G., Garegnani, G., Grilli, G., Pastorella, F., & Paletto, A. (2016). La valoración de los servicios ecosistémicos en los ecosistemas forestales: un caso de estudio en Los Alpes Italianos. *Bosque (Valdivia)*, 37(1), 41-52.

- Rodríguez-Medina, K., Moreno-Casasola, P., y Yañez-Arenas, C. (2017). Efecto de la ganadería y la variación estacional sobre la composición florística y la biomasa vegetal en los humedales de la costa centro oeste del Golfo de México. *Acta Botánica Mexicana*, (119), 79-99. <https://doi.org/10.21829/abm119.2017.1233>
- Rodríguez-Velázquez, J. (2005). Desempeño de plántulas trasplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría. Ciego, UNAM. México.
- Román, F., Levy, S., Perales, H., Ramírez, N., Douterlungne, D., y López, S. (2007). Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la selva Lacandona. Chiapas, México. *Ecología aplicada*, 6(1), 2. México.
- Rosselli, L., Hammen, T, Stiles, F., Chisacá, L., Camargo, G., Guillot Monroy, G., Useche, Y., y Rivera, D. (2008). Protocolo de recuperación y rehabilitación ecológica de humedales en centros urbanos.
- Ruiz, L., (2011). Herramientas legales para la conservación y restauración de la vegetación ribereña: un estudio de caso en la Selva Lacandona. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Society for Ecological. México,
- Russi, D., P. ten Brink, A. Farmer, T. Badura, D. Coates, J. Förster, R. Kumar y N. Davidson. (2013). *The Economics of Ecosystems and Biodiversity for Water and Wetlands*. IEEP, London and Brussels. Ramsar Secretariat, Gland.
- Salem, B.B. (2003). Application of GIS to biodiversity monitoring. *Journal of Arid Environments* 54:91-114.

Sánchez, O. (2005). Restauración ecológica: algunos conceptos, postulados y debates al inicio del siglo XXI. En O. Sánchez, E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdés y D. Azuara (Eds.), Temas sobre restauración ecológica. INE, México.

Sarmiento F.O. (1997). Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropicana forest and shreds mountain landscapes. *Environmental Conservation* 24:14-23.

Saucedo, E. (2011). Regeneración de la comunidad vegetal y de dos poblaciones de artrópodos durante un proceso de restauración ecológica en el área de amortiguamiento 8 de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, DF. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Secretaría de la Convención de Ramsar, (2013). Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), 6a. edición. Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland, Suiza.

SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 diciembre, 2010.

Streever, W. (1999). An International perspective on wetland rehabilitation. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.

Sturges, H. (1926) The choice of a class-interval. *Journal American Statistical Association*, 21, 65–66. DOI: 10.1080/01621459.1926.10502161

Travieso-Bello, A. C., Moreno-Casasola, P., y Campos, A. (2005). Efecto de diferentes manejos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales. *Interciencia*, 30(1), 12-18.

Usher, M., B. (1988). *Biological Invasions to Nature Reserves: A Search for Generalisations*. En: *Biological Conservation*. 44(1-2): 119-135.

Vargas R. O. (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana*, 16 (2), 221-246. ISSN: 0120-548X. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=319028008017>

Vargas, O. y Mora, F. (2008). La restauración ecológica. Su contexto, definiciones y dimensiones.

Vega, E. y E. Peters. (2003). Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. En: O. Sánchez, E, Vega, E. Peters y O. Monrroy-Vilchis (Eds.), *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. INE, México, 137-150.

Vitousek, P.M. (1986). *Biological Invasions and Ecosystem Properties: Can Species Make a Difference?*. En: H.A. Mooney J.A. y Drake (Eds.). *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, Nueva York. 163-178.

Vogelmann, J.E., D. Helder, R. Morfitt, M.J. Choate, J.W. Merchant y H. Bulley. (2001). Effects of Landsat 5 Thematic Mapper and Landsat 7 Enhanced Thematic Mapper Plus radiometric and geometric calibrations and corrections on landscape characterization. *Remote Sensing of Environment* 78:55-70.

- Warner, B. G. y D. A. Rubec. (1997). The Canadian Wetland Classification System, National Wetlands Working Group, Ontario.
- White, P. y Pickett, S. (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando.
- Windsor, D.M., Morrison, D.W., Estribi, M.A. y B., De Leon. (1989). Phenology of fruit and leaf production by “strangler” figs on Barro Colorado Island. *Experientia* 45: 647-653. Panamá.
- Young, T.P., Chase, J.M. & Huddleston, R.T. (2001). Community succession and assembly: comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration* 19: 5–18.
- Zedler JB. (2000). Progress in wetland restoration ecology. *Trends Ecol Evol* 10: 402-407.
- Zedler JB. y Kercher S. (2005). Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Ann Rev Environ Res* 30: 39–74.
- Zimmerman, W. D. y Zumbo, B. (1993). Relative Power of the Wilcoxon Test, the Friedman Test, and Repeated-Measures ANOVA on Ranks, *The Journal of Experimental Education*, 62:1, 75-86, DOI: 10.1080/00220973.1993.9943832
- Zimmerman J.K., Pascarella J.B. y Aide T.M. (2000). Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.

ANEXO 1. Recopilación de tablas y estadísticos.

Tabla A1.1 Descriptivos de las medias de crecimiento total de la altura durante el periodo (marzo 19 – marzo 20). Las casillas en blanco son indicativas de que todos los individuos de esa categoría murieron.

Tasa de crecimiento total – Altura (m)			
Especie	Manto	Media	Desv. E.
Bravaisia	a	-	-
	b	0.32	0.10
	c	0.45	0.70
	d	0.47	0.85
	e	1.07	0.93
	f	1.58	0.65
	g	1.55	1.32
Ficus	a	1.952	1.26
	b	1.91	1.42
	c	1.83	1.13
	d	2.04	1.0
	e	2.59	0.78
	f	3.11	0.86
	g	3.86	0.59
Inga	a	1.89	0.13
	b	1.46	1.14
	c	1.58	0.76
	d	1.96	0.90
	e	1.98	0.62
	f	2.32	0.47
	g	2.43	0.87
Pachira	a	1.11	1.18
	b	1.80	0.23
	c	1.80	0.42
	d	1.56	0.66
	e	1.33	0.88
	f	1.76	0.30
	g	2.30	0.43
Salix	a	1.86	1.70
	b	3.19	1.90
	c	2.65	2.13
	d	2.73	2.00
	e	2.02	2.60
	f	2.78	2.00
	g	3.50	2.43

Tabla A1.2 Descriptivos de las medias de crecimiento total del diámetro basal durante el periodo (marzo 19 – marzo 20). Las casillas en blanco son indicativas de que todos los individuos de esa categoría murieron.

Tasa de crecimiento total – Diámetro basal (cm)			
Especie	Manto	Media	Desv. E.
Bravaisia	a	-	-
	b	1.14	0.10
	c	1.00	0.60
	d	1.18	0.62
	e	2.37	0.70
	f	4.00	1.10
	g	3.40	1.10
Ficus	a	6.97	0.90
	b	7.52	0.80
	c	7.96	0.65
	d	8.64	0.80
	e	8.90	0.53
	f	10.42	0.85
	g	10.23	1.00
Inga	a	3.90	1.10
	b	4.83	0.85
	c	3.70	0.59
	d	4.68	0.59
	e	4.50	0.65
	f	4.75	0.85
	g	4.38	1.00
Pachira	a	4.13	1.00
	b	4.80	0.75
	c	4.88	0.65
	d	4.90	0.65
	e	4.40	0.68
	f	5.04	0.80
	g	5.28	1.00
Salix	a	1.78	0.80
	b	4.23	1.00
	c	3.13	0.65
	d	3.46	0.62
	e	2.11	0.71
	f	2.60	0.75
	g	3.20	0.90

Tabla A1.3. Comparaciones por pares de especies para el crecimiento total de la altura(m) durante el periodo (marzo 19 – marzo 20). Con * se presentan los valores significativos.

(I) Especie	(J) Especie	Diferencia de medias (I-J)	Desv. Error	Sig. ^b	95% de intervalo de confianza para diferencia ^b	
					Límite inferior	Límite superior
<i>Bravaisia</i>	<i>Ficus</i>	-1.742 [*]	0.242	0.0001**	-2.427	-1.056
	<i>Inga</i>	-1.215 [*]	0.245	0.0001**	-1.909	-.522
	<i>Pachira</i>	-.937 [*]	0.240	0.001*	-1.615	-.259
	<i>Salix</i>	-1.954 [*]	0.240	0.0001**	-2.633	-1.275
<i>Ficus</i>	<i>Bravaisia</i>	1.742 [*]	0.242	0.0001**	1.056	2.427
	<i>Inga</i>	0.526	0.244	0.318	-.164	1.216
	<i>Pachira</i>	0.805 [*]	0.239	0.008*	.130	1.479
	<i>Salix</i>	-0.213	0.239	1.000	-.888	.462
<i>Inga</i>	<i>Bravaisia</i>	1.215 [*]	0.245	0.0001**	.522	1.909
	<i>Ficus</i>	-0.526	0.244	0.318	-1.216	.164
	<i>Pachira</i>	0.279	0.242	1.000	-.404	.962
	<i>Salix</i>	-0.739 [*]	0.242	0.024	-1.422	-.055
<i>Pachira</i>	<i>Bravaisia</i>	0.937 [*]	0.240	0.001*	.259	1.615
	<i>Ficus</i>	-0.805 [*]	0.239	0.008*	-1.479	-.130
	<i>Inga</i>	-0.279	0.242	1.000	-.962	.404
	<i>Salix</i>	-1.017 [*]	0.236	0.0001**	-1.686	-.349
<i>Salix</i>	<i>Bravaisia</i>	1.954 [*]	0.240	0.0001**	1.275	2.633
	<i>Ficus</i>	0.213	0.239	1.000	-.462	.888
	<i>Inga</i>	0.739 [*]	0.242	0.024*	.055	1.422
	<i>Pachira</i>	1.017 [*]	0.236	0.0001**	.349	1.686

Se basa en medias marginales estimadas

*. La diferencia de medias es significativa en el nivel .05.

b. Ajuste para varias comparaciones: Bonferroni.

Tabla A1.4. Resultados de la prueba de Tukey, comparación de los valores estimados de las especies. En rojo y con ** se presentan las diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Especies	Estimado	Error estándar	Valor de T	Pr(> t)
<i>Bravaisia*Ficus</i>	-0.544	0.1133	-4.930	0.001**
<i>Inga*Ficus</i>	-0.409	0.1348	-4.626	0.004**
<i>Pachira*Ficus</i>	-0.723	0.1674	-6.512	<.0001***
<i>Salix*Ficus</i>	0.856	0.0127	2.652	0.536
<i>Inga*Bravaisia</i>	0.225	0.0195	3.425	<.0001**
<i>Pachira*Bravaisia</i>	-0.589	0.1141	-4.683	<.0001**
<i>Salix*Bravaisia</i>	0.719	0.2413	6.481	<.0001***
<i>Pachira*Inga</i>	-0.324	0.1266	-2.995	0.326
<i>Salix*Inga</i>	0.683	0.1987	6.167	<.0001***
<i>Salix*Pachira</i>	0.897	0.2568	7.163	<.0001***

Tabla A1.5. Comparaciones por pares de especies para el crecimiento total del diámetro basal (cm) durante el periodo (marzo 19 – marzo 20). Con * se presentan los valores significativos.

(I) Especie	(J) Especie	Diferencia de medias (I-J)	Desv. Error	Sig. ^b	95% de intervalo de confianza para diferencia ^b	
					Límite inferior	Límite superior
Bravaisia	Ficus	-6.794 [*]	0.489	0.0001**	-8.176	-5.412
	Inga	-2.525 [*]	0.494	0.0001**	-3.923	-1.127
	Pachira	-2.906 [*]	0.484	0.0001**	-4.274	-1.538
	Salix	-1.060	0.484	0.294	-2.429	0.309
Ficus	Bravaisia	6.794 [*]	0.489	0.0001**	5.412	8.176
	Inga	4.269 [*]	0.492	0.0001**	2.878	5.660
	Pachira	3.888 [*]	0.481	0.0001**	2.527	5.248
	Salix	5.734 [*]	0.482	0.0001**	4.373	7.096
Inga	Bravaisia	2.525 [*]	0.494	0.0001**	1.127	3.923
	Ficus	-4.269 [*]	0.492	0.0001**	-5.660	-2.878
	Pachira	-0.381	0.487	0.0001**	-1.758	0.996
	Salix	1.466 [*]	0.488	0.029*	0.087	2.844
Pachira	Bravaisia	2.906 [*]	0.484	0.0001**	1.538	4.274
	Ficus	-3.888 [*]	0.481	0.0001**	-5.248	-2.527
	Inga	0.381	0.487	1.000	-0.996	1.758
	Salix	1.847 [*]	0.477	0.001*	0.499	3.195
Salix	Bravaisia	1.060	0.484	0.294	-0.309	2.429
	Ficus	-5.734 [*]	0.482	0.0001**	-7.096	-4.373
	Inga	-1.466 [*]	0.488	0.029*	-2.844	-0.087
	Pachira	-1.847 [*]	0.477	0.001*	-3.195	-0.499

Se basa en medias marginales estimadas

*. La diferencia de medias es significativa en el nivel .05.

b. Ajuste para varias comparaciones: Bonferroni.

Tabla A1.6. Resultados de la prueba de Tukey, comparación de los valores estimados de las especies. En rojo y con ** se presentan las diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Especies	Estimado	Error estándar	Valor de T	Pr(> t)
<i>Bravaisia*Ficus</i>	-0.43386	0.1133	-3.829	<.0001***
<i>Inga*Ficus</i>	-0.145	0.1248	-4.626	0.00450*
<i>Pachira*Ficus</i>	-0.6120	0.1554	-4.307	<0.0001**
<i>Salix*Ficus</i>	0.60841	0.2413	5.370	<0.001**
<i>Inga*Bravaisia</i>	0.6415	0.3195	3.425	<.0001**
<i>Pachira*Bravaisia</i>	-0.589	0.2251	-4.683	<.0001**
<i>Salix*Bravaisia</i>	0.719	0.3523	6.481	<.0001***
<i>Pachira*Inga</i>	-0.213	0.0157	-1.884	0.33723
<i>Salix*Inga</i>	0.5723	0.0987	5.056	<.0001***
<i>Salix*Pachira</i>	0.7867	0.3568	6.942	<.0001***

ANEXO 2. Recopilación de imágenes satelitales.

La clave asignada y la localidad a la que pertenece el humedal identificado, coincide con la clave del mapa 1 presentado en la sección de resultados.

Cuadro A2.1. Características de los humedales vinculados al río Lacantún identificados en el municipio Marqués de Comillas, Chiapas.

Clave	Ubicación	Área comprendida	Región Hidrológica	Nombre de la Cuenca	Índice de prioridad	Presión antropogénica	Clase	Combinación de elementos
GAL-1	N 16°10'17'' W 90°61'55''	2.37 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Palustre	Suelo-vegetación
REF-1	N 16°18'27'' W 90°52'54''	2.42 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	2	Fluvial	Suelo-vegetación
PIC-1	N 16°20'24'' W 90°46'18''	0.98 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Fluvial	Suelo-agua
PIC-2	N 16°20'08'' W 90°45'27''	2.53 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Fluvial	Suelo-agua
PIC-3	N 16°20'33'' W 90°44'51''	2.38 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Palustre	Suelo
PIC-4	N 16°21'27'' W 90°44'56''	21.25 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Fluvial	Suelo-agua
QUIR-1	N 16°22'48'' W 90°6'00''	8.17 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Fluvial	Suelo-agua-vegetación
QUIR-2	N 16°24'34'' W 90°46'49''	1.97 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	2	Fluvial	Suelo-agua-vegetación
QUIR-3	N 16°24'13'' W 90°45'26''	5.94 Ha	Río Lacantún y tributarios	Grijalva-Usumacinta	Alto	10	Fluvial	Suelo-agua-vegetación



Figura A2. 1. Clave asignada: **GAL-1**
Localidad: **Galacia.**



Figura A2. 2. Clave asignada: **GAL-1**
Localidad: **Galacia.**



Figura A2. 3. Clave asignada: REF-1
Localidad: Reforma agraria.



Figura A2. 4. Clave asignada: REF-1
Localidad: Reforma agraria.



Figura A2. 5. Clave asignada: **PIC-1**
Localidad: **Zamora Pico de Oro.**



Figura A2. 6. Clave asignada: **PIC-1**
Localidad: **Zamora Pico de Oro.**

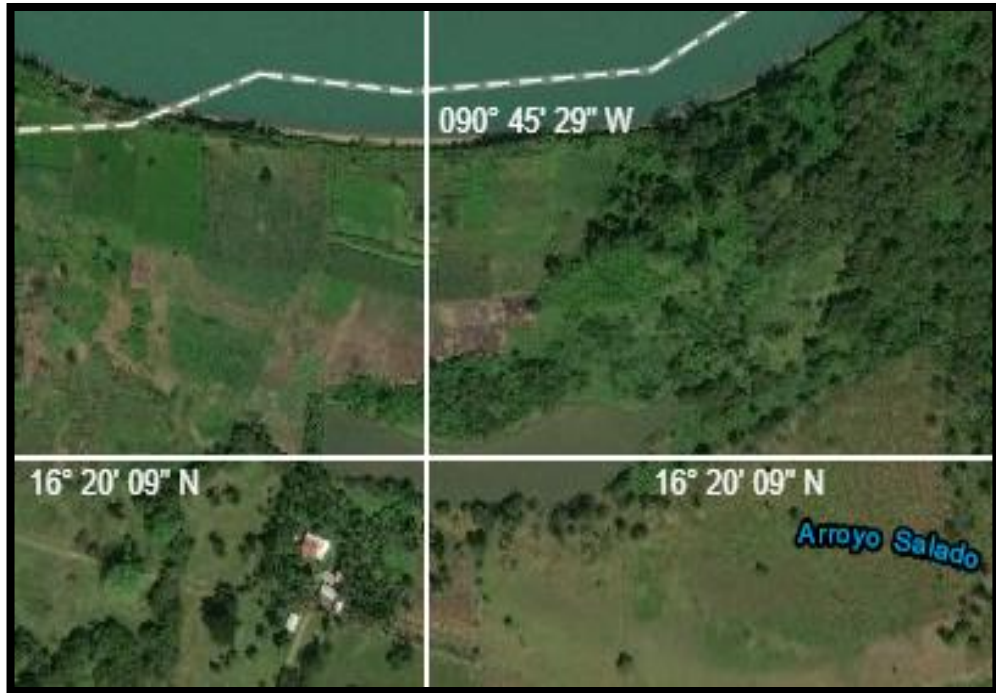


Figura A2. 7. Clave asignada: **PIC-2**

Localidad: **Zamora Pico de Oro.**



Figura A2. 8. Clave asignada: **PIC-2**

Localidad: **Zamora Pico de Oro.**

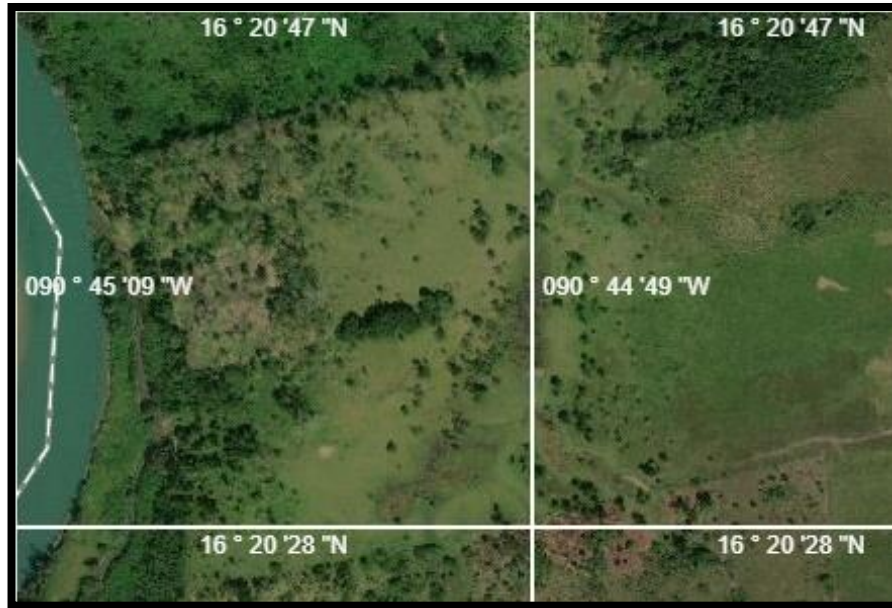


Figura A2. 9. Clave asignada: **PIC-3**

Localidad: **Zamora Pico de Oro.**



Figura A2. 10. Clave asignada: **PIC-3**

Localidad: **Zamora Pico de Oro.**



Figura A2. 11. Clave asignada: **PIC-4**
Localidad: **Zamora Pico de Oro.**

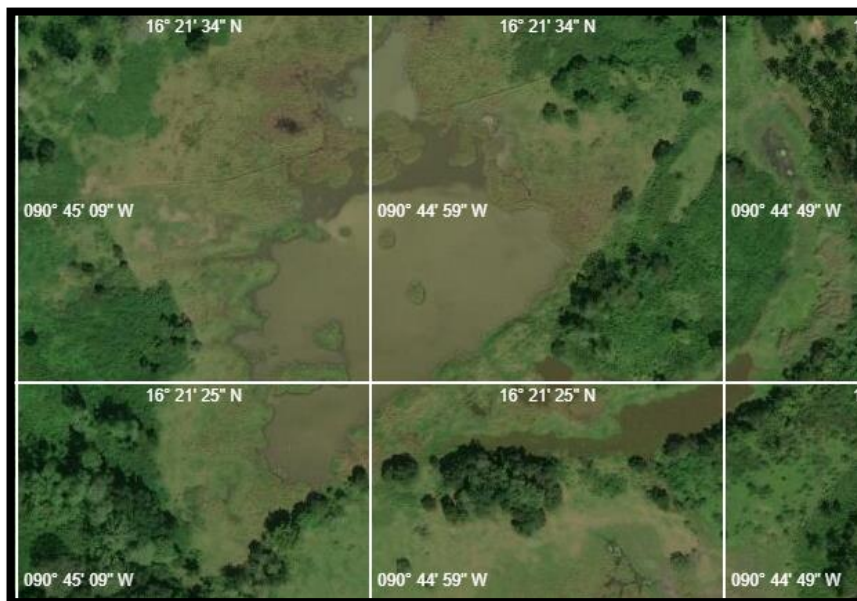


Figura A2. 12. Clave asignada: **PIC-4**
Localidad: **Zamora Pico de Oro.**

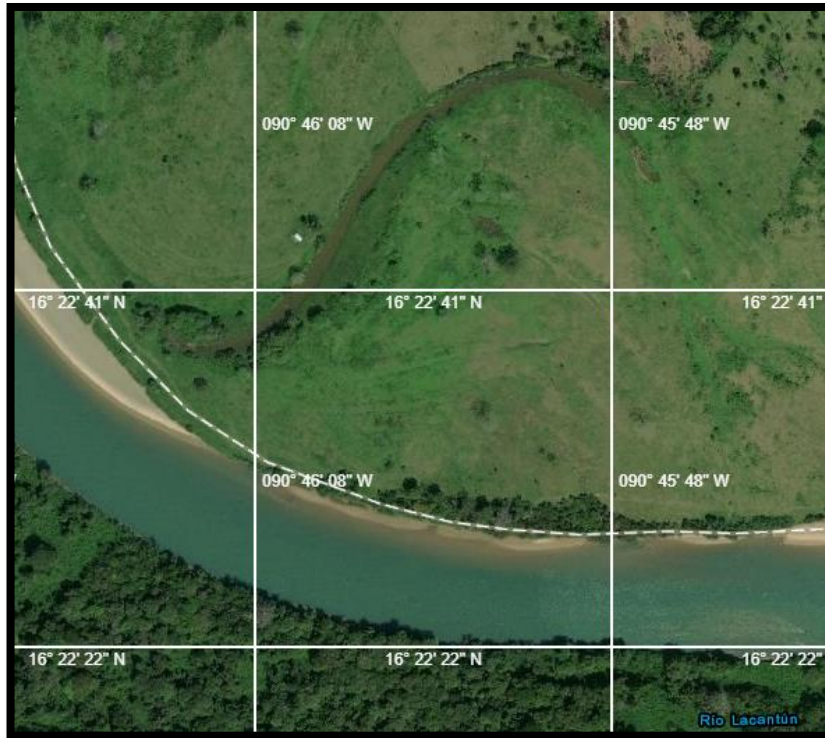


Figura A2. 13. Clave asignada: **QUIR-1**
 Localidad: **Quiringüicharo.**

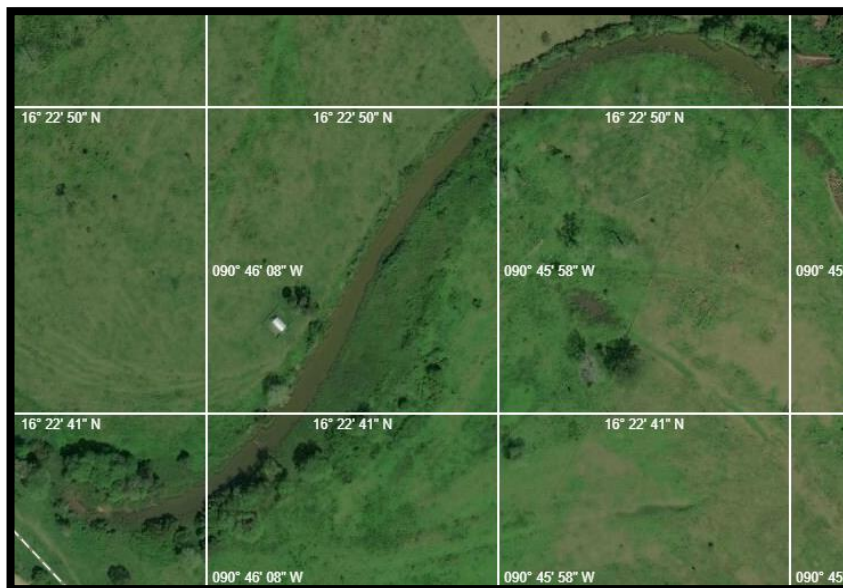


Figura A2. 14. Clave asignada: **QUIR-1**
 Localidad: **Quiringüicharo.**



Figura A2. 15. Clave asignada: **QUIR-2**
Localidad: **Quiringüicharo.**

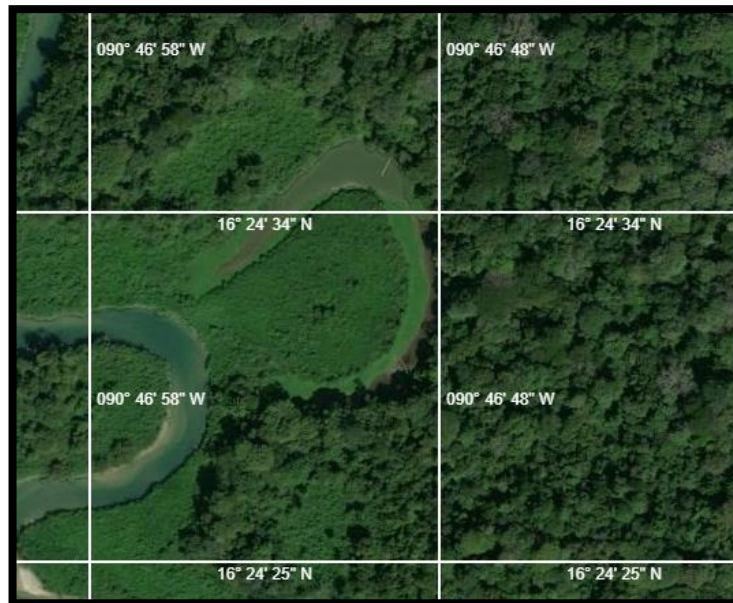


Figura A2. 16. Clave asignada: **QUIR-2**
Localidad: **Quiringüicharo.**



Figura A2. 17. Clave asignada: **QUIR-3**
 Localidad: **Quiringüicharo.**



Figura A2. 18. Clave asignada: **QUIR-3**
 Localidad: **Quiringüicharo.**