

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Efecto de factores abióticos en el desarrollo de raíces primarias, crecimiento y supervivencia de propágulos en *Rhizophora mangle* L.

The abiotic factors effects on the development of primary roots, growth and survival of *Rhizophora mangle* L. propagules

José Luis Febles-Patrón*, Jorge Novelo López
y Eduardo Batllori Sampedro

RESUMEN

Se realizó un experimento para conocer el efecto de los factores abióticos en el desarrollo de raíces primarias, crecimiento y supervivencia de propágulos de mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.). Se colectaron 180 propágulos en la ciénaga de Santa Clara, en la costa norte de Yucatán, México, y se formaron 6 grupos de 30 individuos. Los propágulos se colocaron en orificios de una lámina de poliestireno expandido y se mantuvieron durante 48 días en recipientes de plástico, en posición vertical y con el hipocótilo inmerso en agua. Se establecieron tres salinidades: dulce (5-7 ups), marina (30-40 ups) e hipersalina (70-75 ups), bajo dos condiciones de iluminación (sombra y radiación solar directa) con un máximo albedo. Las plantas que permanecieron bajo condiciones de sombra (SD, SM y SH) presentaron una supervivencia de 100%, mientras que en los tratamientos expuestos directamente a la radiación solar directa (LD, LM y LH) presentaron una supervivencia inversa a la salinidad. El desarrollo de las raíces fue gradualmente menor al aumentar la salinidad, disminuyendo cuando los propágulos se encontraron expuestos a la insolación directa y a una mayor temperatura del agua. Los propágulos sometidos al tratamiento sombra-dulce (SD), presentaron una mayor ganancia de peso por el desarrollo de raíces y hojas (sólo en este tratamiento se produjeron hojas). La salinidad es el factor que controla la producción de raíces en los propágulos de *R. mangle* en la etapa de establecimiento. La insolación y la temperatura provocan un incremento del estrés fisiológico en los propágulos, disminuyendo la producción de raíces y aumentando la mortalidad.

PALABRAS CLAVE:

Fase de establecimiento, insolación, mortalidad, *Rhizophora mangle* L., salinidad del agua, Yucatán.

ABSTRACT

An experiment was made to know the abiotic factors effect on the development of primary roots, growth and survival of red mangrove propagules (*Rhizophora mangle* L.). 180 propagules were collected at the Santa Clara swamp, in the North coast of Yucatan, Mexico, forming 6 groups of 30 individuals. Propagules were placed in orifices of a white expanded polystyrene sheet, maintaining them during 48 days in plastic containers, with a vertical position and with hipocotil immersed in water. There were considered three salinities: freshwater (5-7 ups), sea water (30-40 ups) and hypersaline water (70-75 ups), and two conditions of illumination (shade and direct solar radiation) with a maximum Albedo, representing a total of six treatments. Plants under shade conditions (SD, SM and SH) presented a survival of 100%, whereas the treatments exposed directly to solar radiation (LD, LM and

* Departamento de Ecología Humana. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV-IPN), Unidad Mérida. Km 6 antigua carretera a Progreso, Mérida, Yucatán, México. C.P. 97310. febles@mda.cinvestav.mx

LH) presented an inverse survival to the water salinity. Roots development was gradually less when increasing the salinity, intensifying when the propagules were exposed to direct radiation and a greater temperature of the water. The propagules at the shade-freshwater treatment (SD), presented a greater gain of weight due to the development of roots and leaves (only in this treatment leaves were developed). Salinity is the factor that controls the roots production in the *R. mangle* propagules at the establishment stage. Insolation and temperature cause an increase of physiological stress in the propagules, diminishing the production of roots and increasing mortality.

KEY WORDS:

Establishment phase, insolation, mortality, *Rhizophora mangle* L., water salinity, Yucatán.

INTRODUCCIÓN

Una de las actividades de restauración ambiental en los humedales costeros de México ha sido la reforestación del manglar. En este sentido, una de las técnicas propuestas es la siembra directa de propágulos de mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) (Elster, 2000; Reyes y Tovilla, 2002). No obstante, hace falta información experimental que permita demostrar el efecto de factores como la salinidad, temperatura, radiación solar, inundación, nutrimentos, etc., en el establecimiento, crecimiento y supervivencia de los propágulos. Es importante considerar estos factores en las pruebas de reforestación con propágulos y plántulas de *R. mangle*, debido a que la mortalidad es alta durante la fase de establecimiento, justo cuando las raíces están desarrollándose (Elster *et al.* 1999; Elster, 2000).

Los manglares son dependientes del reclutamiento de plántulas para su mantenimiento (Craighead, 1971; Tomlinson, 1994); por lo tanto, el establecimiento y supervivencia de las plántulas afecta directamente los patrones de distribución y abundancia (McKee, 1995 a y b). Existe una amplia tolerancia de los

manglares a diferentes condiciones ambientales que se expresan en respuestas funcionales y estructurales (Jiménez, 1994). La salinidad del agua superficial e intersticial son factores importantes que pueden afectar el establecimiento, la zonación, estructura y la supervivencia (Elster *et al.*, 1999).

Las especies de mangle presentan diversas adaptaciones fisiológicas para tolerar la salinidad del suelo. Entre éstas, podemos mencionar la exclusión y excreción de sales que son muy importantes en el balance osmótico de la planta (Jiménez, 1994). Las especies exclusoras son aquellas que limitan el ingreso de sales a las plantas hasta en un 99%, mientras que las especies excretoras permiten un mayor ingreso de sales al sistema circulatorio, secretándola posteriormente a través de glándulas ubicadas en la superficie foliar. *R. mangle* L. es una especie exclusora y es menos tolerante a la salinidad del suelo (máximo 65 ups), comparada con especies como *Avicennia germinans* L. que puede tolerar hasta 100 ups, debido a su adaptación secretora (Jiménez, 1994).

Elster *et al.* (1999), reportan para la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia, que en áreas de bosque el crecimiento de plántulas está controlado principalmente por los cambios en la salinidad, mientras que la inundación estacional regula la mortalidad. En áreas desprovistas de vegetación, la regeneración es afectada por la salinidad extremadamente alta, altas temperaturas y desecación de la superficie del suelo. En este sentido, las condiciones físicas extremas pueden ser críticas para la supervivencia de plántulas de manglar (Rabinowitz, 1978).

Así, en este estudio se realizó un experimento para conocer el efecto de la salinidad y la insolación, en el desarrollo de raíces primarias, crecimiento y supervivencia en propágulos de mangle rojo.

ÁREA DE TRABAJO

El trabajo experimental se realizó en la ciudad de Mérida, Yucatán, ubicada al sureste de México. El clima en la zona corresponde al subtipo Awo(i')g (García, 1988), con una marcada estacionalidad pluvial concentrada durante el período mayo-octubre. Por lo regular septiembre es el mes más lluvioso (186,9 mm promedio) y abril es el más seco (15,8 mm promedio). La precipitación media anual varía de 838 a 1128 mm, con un porcentaje de lluvia invernal entre 6 y 10,2% (Duch, 1988). La temperatura media anual varía entre 24,5 y 27°C, con un máximo promedio de 29,5°C en el mes de mayo y mínima promedio de 23,4°C en enero. No obstante, puede presentar una temperatura máxima extrema de 39,9°C en mayo y una mínima extrema de 12,6°C en enero (Duch, 1988).

METODOLOGÍA

Durante el mes de agosto de 2004 se colectaron 180 propágulos de mangle rojo (*R. mangle*) en la ciénaga de Santa Clara, en la costa norte de Yucatán. Cada propágulo fue pesado en una balanza analítica electrónica, modelo Ohaus Navigator, y se obtuvo el Peso Inicial (P_i). Con estos propágulos se formaron seis grupos de 30 individuos para someterlos a tratamientos con diferentes condiciones de luz y salinidad. Para controlar la intensidad de luz sobre los propágulos se instaló una tela de mallasombra (número 80 color verde) en un área de 6 m². Para controlar la salinidad del agua en los tratamientos, se colectó agua dulce de manantial (5 a 7 ups), agua marina (35 a 40 ups) y agua hipersalina (70 a 75 ups) en la costa yucateca. La salinidad fue medida usando una sonda YSI Modelo 85, con una amplitud de 0 a 80 ups y una exactitud de $\pm 0,1$ ups (Unidades potenciales de salinidad, equivale a partes por mil o gramos

por litro de agua). Se utilizaron seis recipientes de plástico de 1 m de largo por 40 cm de ancho y 20 cm de alto. Posteriormente se vertió agua con diferentes concentraciones de sal en cada uno de los recipientes hasta lograr una columna de agua de 7 cm de profundidad. En cada recipiente, se colocó sobre el agua una lámina de poliestireno expandido de 1 cm de grosor, a la cual se le realizaron treinta orificios de 1,5 cm de diámetro. Los propágulos se colocaron en cada orificio de la lámina y se mantuvieron en posición vertical y con el hipocótilo inmerso en agua durante 48 días. Para evitarles daños por el roce con la lámina se colocó alrededor de cada propágulo, a la altura de la lámina, una esponja sintética de 1 cm de ancho.

Tres recipientes se colocaron en el área acondicionada con la mallasombra y tres permanecieron expuestos a la luz solar directa. De esta manera quedaron establecidos los siguientes seis tratamientos: (1) sombra - agua dulce (SD), (2) sombra - agua marina (SM), (3) sombra - agua hipersalina (SH), (4) luz - agua dulce (LD), (5) luz - agua marina (LM) y (6) luz - agua hipersalina (LH).

Los propágulos se colocaron en los recipientes el 2 de agosto de 2004 (Tiempo 1) y para mantener el nivel de salinidad del agua en cada tratamiento, se realizaron cambios de agua constantes durante 48 días (Tiempo 2), fecha en que se realizó la evaluación de la respuesta de los propágulos sometidos a los seis tratamientos. Los parámetros que se utilizaron para la evaluación fueron: sobrevivencia, número de raíces, largo de la raíz, número de hojas, peso inicial (P_i) vs. peso final (P_f) y balance de biomasa neto.

Para estimar la variación diurna de la temperatura del agua en cada tratamiento, se realizó un ciclo de 24 horas el 9 de septiembre, en el que se realizaron medi-

ciones cada cuatro horas utilizando la sonda YSI 85 (rango de -5 a $65^{\circ}\text{C} \pm 0,1$).

Se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes del número y largo de las raíces, además de la biomasa neta obtenida entre los tratamientos. También se realizó una prueba de Mann-Whitney para la comparación del peso inicial y final de cada tratamiento. Para comparar la temperatura obtenida en el ciclo de 24 h, se realizó otra prueba de Kruskal-Wallis, además de una correlación no paramétrica de Spearman entre los valores promedio de la temperatura, la sobrevivencia, el número y largo de raíces, así como la biomasa neta obtenida para cada tratamiento.

RESULTADOS

Sobrevivencia

Los propágulos que permanecieron bajo condiciones de sombra (SD, SM y SH) presentaron una sobrevivencia de 100%,

mientras que en los tratamientos expuestos directamente a la insolación, se observó un gradiente de sobrevivencia inverso a la concentración salina; en el tratamiento LD el valor de sobrevivencia fue de 53,33%, en LM de 40% y en LH de 0% (Figura 1).

Número de raíces

Al aumentar la salinidad se incrementó la inhibición en el desarrollo de las raíces en los propágulos, aumentando cuando los propágulos se encontraron expuestos a la insolación directa y a una mayor temperatura del agua. Se registraron diferencias significativas entre los tratamientos, debido principalmente a la mayor producción de raíces en SD y SM (Figura 2).

Todos los propágulos del tratamiento SD presentaron raíces. La mayoría entre tres y cuatro raíces (40 y 46,7%, respectivamente), una proporción relativamente baja presentó cinco raíces (6,7%) y los demás presentaron entre

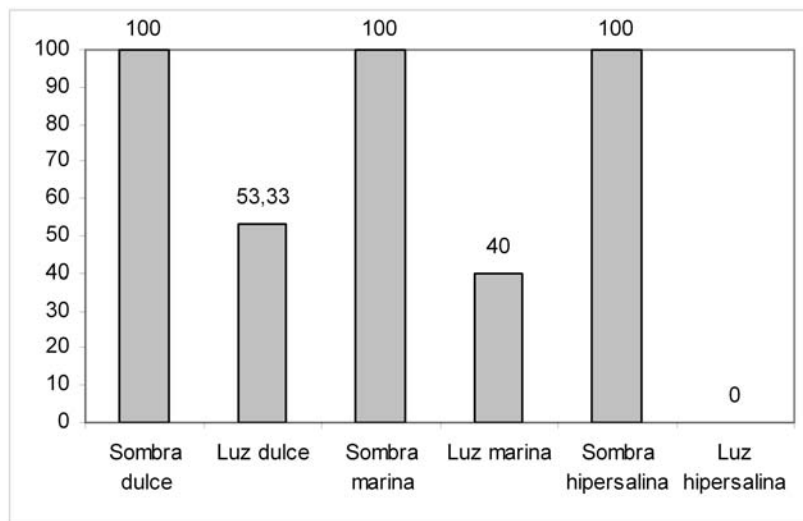


Figura 1. Sobrevivencia obtenida en los tratamientos del experimento

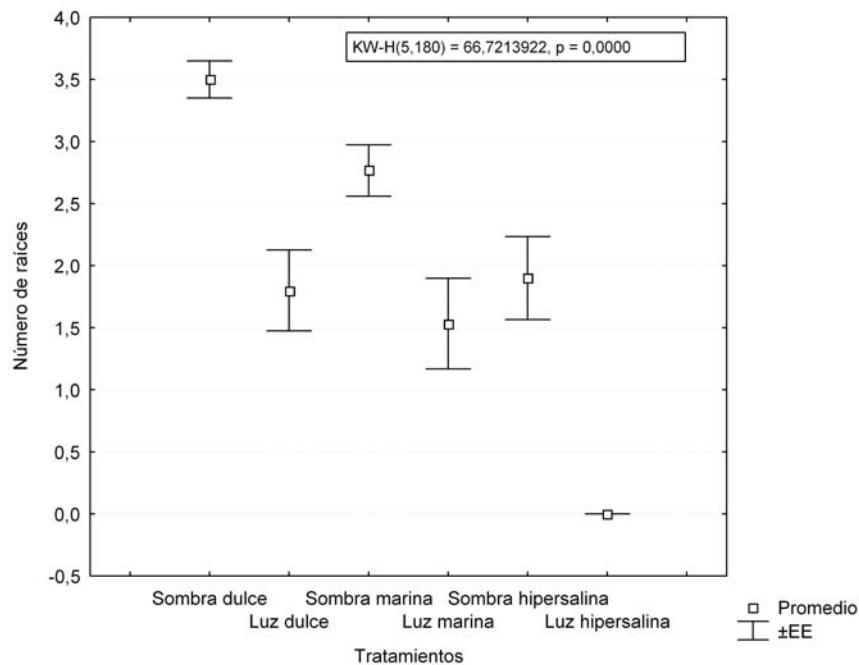


Figura 2. Prueba de Kruskal-Wallis del número de raíces obtenido en el experimento

una y dos raíces (6,6%). En el tratamiento SM no todos los propágulos presentaron raíces. El 66,7% desarrolló dos o tres raíces, el 20% presentó cuatro, el 3,3% desarrolló una, mientras que el 3,3% no presentó ninguna raíz. En el tratamiento SH el 23,3% presentó únicamente una raíz, pero el 30% no presentó ninguna. De los propágulos sometidos al tratamiento LD, el 46,6% no presentó desarrollo de raíces. En el tratamiento LM la proporción de propágulos sin raíces aumentó al 60%, mientras que en el tratamiento LH ninguno desarrolló raíces (Figura 3).

Largo de las raíces

Se encontraron diferencias significativas en el largo de las raíces entre los tratamientos. El largo promedio de la raíz fue

menor en los tratamientos sometidos a la insolación directa, para cada condición de salinidad. El agua marina (con salinidades de 35 ups) estimuló el mayor crecimiento longitudinal de las raíces de los propágulos, en ambas condiciones de luz y sombra (Figura 4). Para el tratamiento SM el valor promedio fue de 5,49 cm ($EE=\pm 0,37$) y para LM de 2,17 cm ($EE=\pm 0,51$). Los tratamientos con agua dulce ocuparon un lugar intermedio entre los tratamientos marinos e hipersalinos; para SD el valor promedio fue de 4,16 cm ($EE=\pm 0,20$) y 1,46 cm ($EE=\pm 0,27$) en LD. Los tratamientos con aguas hipersalinas, ocasionaron que los propágulos presenten poco o nulo desarrollo de raíces; para el tratamiento SH el valor promedio del largo de la raíz fue de 0,61 cm ($EE=\pm 0,09$) y para LH el valor fue de 0 cm.

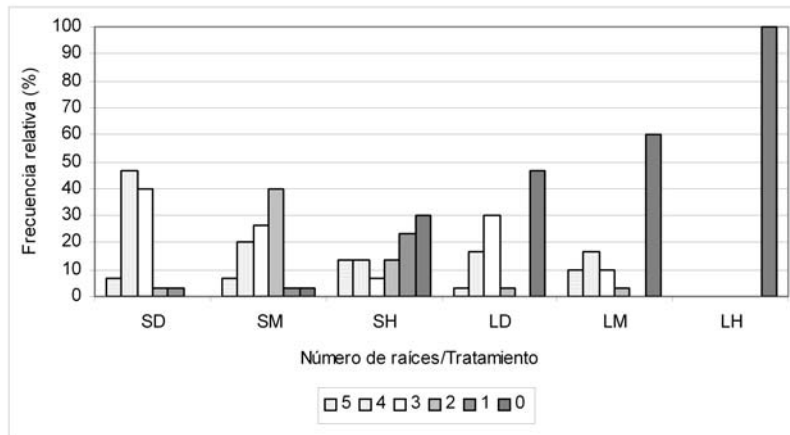


Figura 3. Proporción del número de raíces que presentaron los propágulos en cada tratamiento: sombra – agua dulce (SD), sombra – agua marina (SM), sombra – agua hipersalina (SH), luz – agua dulce (LD), luz – agua marina (LM) y luz – agua hipersalina (LH)

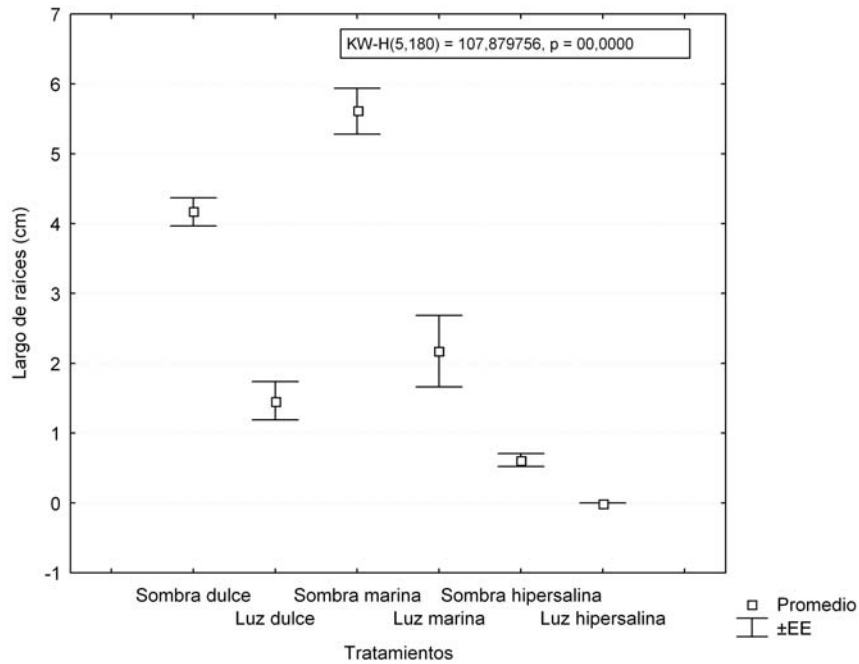


Figura 4. Prueba de Kruskal-Wallis del largo de las raíces obtenido en el experimento

Peso inicial (P_i), Peso final (P_f) y balance de biomasa neto

Tanto los tratamientos de luz como los de sombra presentaron un mayor balance de biomasa neto a menor salinidad del agua. Los propágulos del tratamiento SD presentaron un P_i promedio de 11,17 g ($EE=\pm 0,56$) y un P_f de 13,04 g ($EE=\pm 0,67$), presentando un incremento promedio neto de 1,87 g ($EE=\pm 0,13$), correspondiente al 16,73%. Para el tratamiento SM el valor promedio de P_i fue de 9,96 g ($EE=\pm 0,41$) y P_f de 10,25 g ($EE=\pm 0,46$), obteniendo una ganancia promedio en peso de 0,29 g ($EE=\pm 0,41$), correspondiente al 2,94 %. Los propágulos del tratamiento SH presentaron un P_i de 13,47 g ($EE=\pm 0,67$) y un P_f de 10,40 g ($EE=\pm 0,59$), registrando una pérdida de 3,06 g ($EE=\pm 0,20$), equivalente al 22,7%. El P_i

de los propágulos del tratamiento LD fue de 12,54 g ($EE=\pm 0,50$) y el P_f de 13,17 g ($EE=\pm 0,55$), con una ganancia promedio de peso de 0,63 g ($EE=\pm 0,21$) (5,03%). En el tratamiento LM los propágulos obtuvieron un P_i de 11,55 g ($EE=\pm 0,40$) y un P_f de 11,04 g ($EE=\pm 0,57$), representando una pérdida de peso de 0,50 g ($EE=\pm 0,31$) (4,38%). Para el tratamiento en condiciones extremas LH, el P_i promedio fue de 11,87 g ($EE=\pm 0,43$) y el P_f de 7,57 g ($EE=\pm 0,32$), teniendo una pérdida considerable de 4,30 g ($EE=\pm 0,15$), equivalente al 36,21% (Figura 5).

La prueba de Mann-Whitney entre los pesos iniciales (P_i) y finales (P_f) de los propágulos, indicó diferencias significativas en tres tratamientos: SD, SH y LH (Tabla 1). Para el caso del tratamiento SD, la diferencia significativa ($p < 0,03$) se

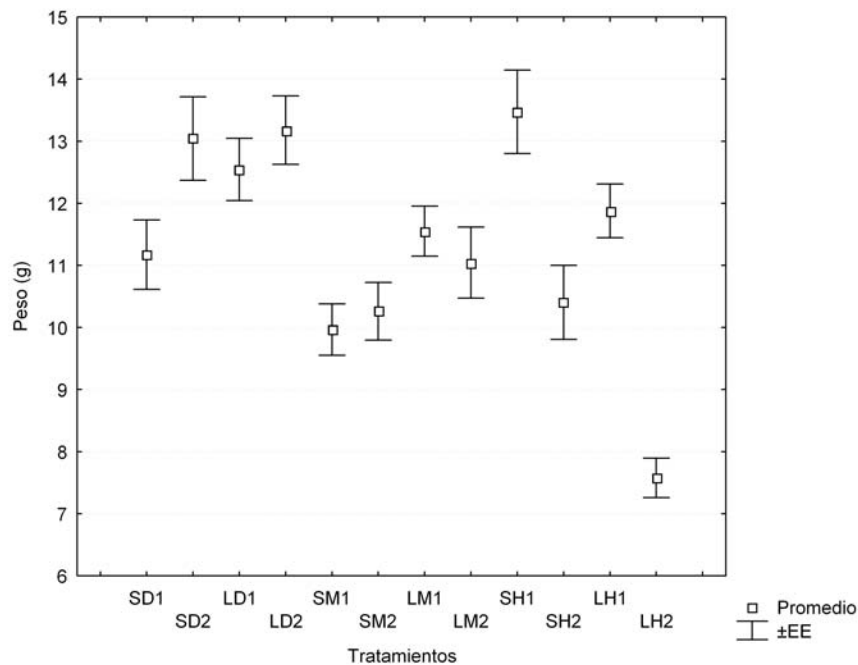


Figura 5. Peso inicial (1) y final (2) para los diferentes tratamientos del experimento

Tabla 1. Prueba de Mann-Whitney para los pesos inicial y final de cada tratamiento utilizado en el experimento

	SD	LD	SM	LM	SH	LH
U de Mann-Whitney	303,000	394,000	398,000	396,000	237,000	54,000
W de Wilcoxon	768,000	859,000	863,000	861,000	702,000	519,000
Z	-2,173	-,828	-,769	-,798	-3,149	-5,855
Sig. asintót. (bilateral)	,030	,408	,442	,425	,002	,000

a Variable de agrupación: peso 1 y 2.

debió a una considerable ganancia de peso por el desarrollo de raíces y hojas (sólo en SD se produjeron hojas), por encontrarse los propágulos en condiciones de bajo estrés salino y térmico; en el caso contrario, los tratamientos SH y LH presentaron diferencias significativas ($p < 0,002$ y $p < 0,001$) debido a la pérdida de peso de los propágulos por deshidratación al encontrarse en condiciones ambientales extremas. De manera general, los resultados indican que los propágulos responden al gradiente que va desde el tratamiento SD hasta LH y que la diferencia entre esta amplitud, determina la sobrevivencia y la ganancia o pérdida de biomasa (Figura 6).

Temperatura del agua

A través del ciclo de 24 h se observó un gradiente de menor a mayor temperatura, salinidad e insolación. Para los tratamientos que se encontraban en sombra los valores máximos fueron los siguientes: SD= 31,70°C, SM= 31,90°C y SH= 33,20°C (entre 16 y 20 h). En los tratamientos que se encontraban direc-

tamente a la luz, la temperatura aumentó notoriamente (3,4 °C) con relación a los que se encontraban en la sombra; el tratamiento LD presentó un valor máximo de 35,90°C, para LM fue de 35,20°C y para la condición extrema de luz y salinidad (LH) el valor fue de 36,60°C (entre 16 y 20 h) (Figura 7).

A través de la prueba de Kruskal-Wallis no se encontraron diferencias significativas entre sitios. No obstante, es evidente la menor temperatura en los tratamientos a la sombra, contra los valores máximos registrados bajo condiciones de insolación directa (Figura 8).

En la tabla 2 se observa de manera detallada que existe una correlación inversa y altamente significativa entre los valores promedio de la temperatura del agua con la sobrevivencia y con el número de raíces encontrado en los tratamientos. Por otra parte, es interesante notar que la sobrevivencia se relaciona de forma directa y significativa con el número promedio de raíces en los tratamientos.

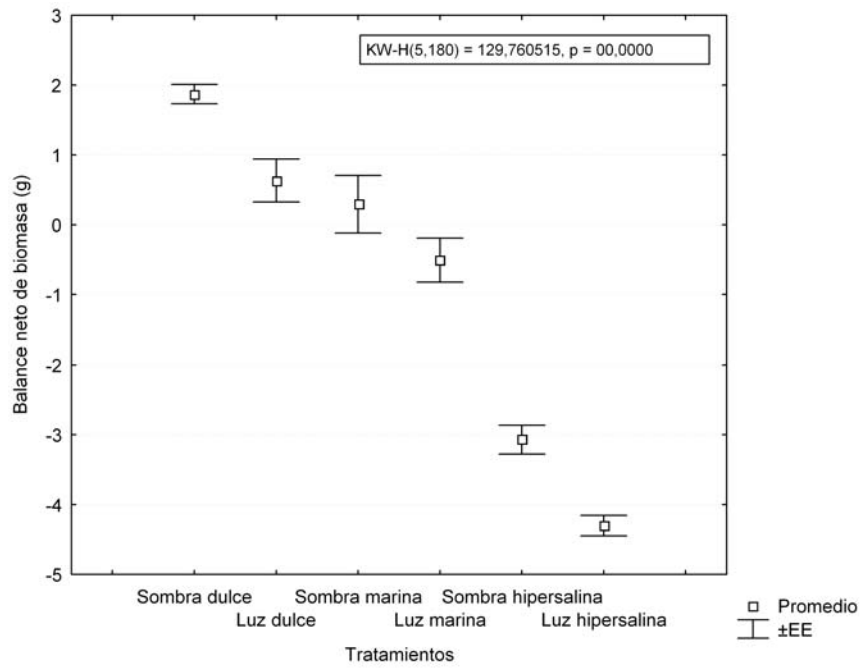


Figura 6. Prueba de Kruskal-Wallis del balance neto de biomasa en los tratamientos del experimento

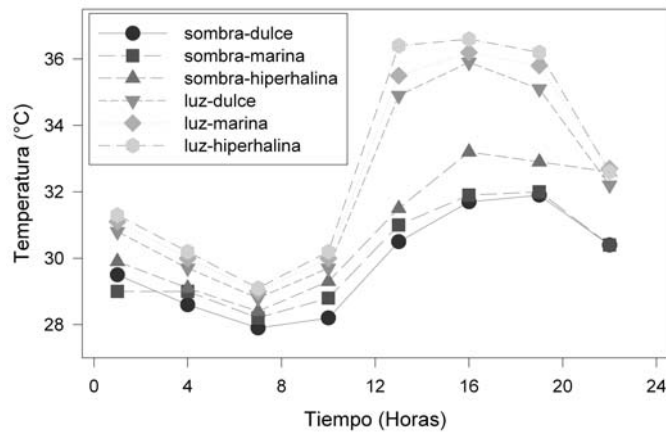


Figura 7. Fluctuación de la temperatura del agua (°C) a través de un ciclo de 24 h (9 de septiembre de 2004)

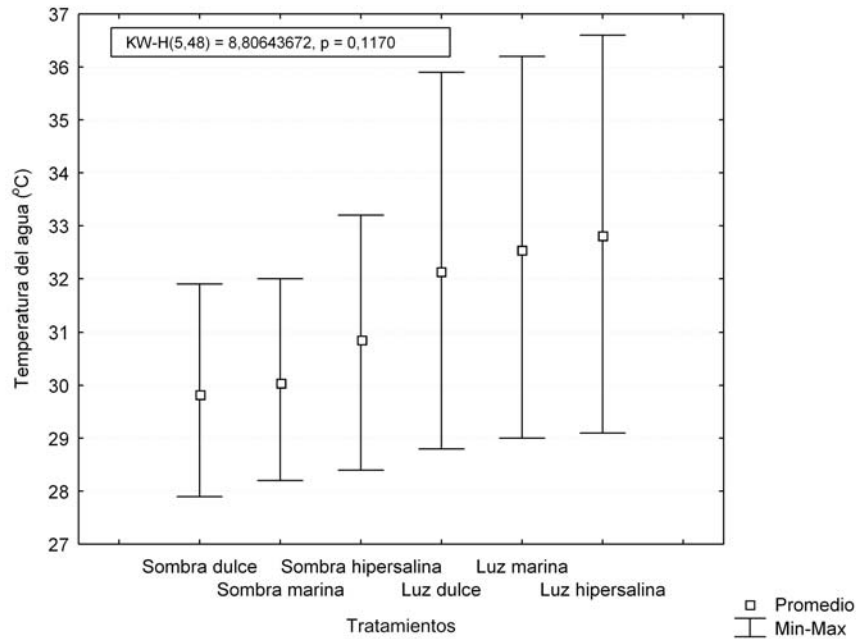


Figura 8. Prueba de Kruskal-Wallis para la temperatura del agua en los tratamientos del experimento

Tabla 2. Correlación de Spearman entre los valores promedio de los parámetros obtenidos en los tratamientos del experimento

		Temperatura	Sobrevivencia	Número de raíces	Largo de raíces	Biomasa
Temperatura	Coefficiente de correlación	1				
	Sig. (unilateral)	.	**	**		
	N	6				
Sobrevivencia	Coefficiente de correlación	-0,94	1			
	Sig. (unilateral)	0,003	.	**		
	N	6	6			
Número de raíces	Coefficiente de correlación	-1	0,94	1		
	Sig. (unilateral)	0,000	0,003	.		
	N	6	6	6		
Largo de raíces	Coefficiente de correlación	-0,71	0,58	0,71	1	
	Sig. (unilateral)	0,055	0,115	0,055	.	
	N	6	6	6	6	
Biomasa	Coefficiente de correlación	-0,71	0,52	0,71	0,71	1
	Sig. (unilateral)	0,055	0,147	0,055	0,055	.
	N	6	6	6	6	6

** La correlación es significativa al nivel 0,01 (unilateral).

DISCUSIÓN

Los manglares pueden establecerse en condiciones variables de salinidad. No obstante, en la región del Caribe y Golfo de México, *R. mangle* se desarrolla mejor en salinidades cercanas al agua de mar o menores (Lugo y Snedaker, 1974; Cintrón *et al.*, 1978; Elster, 2000). En general, varios estudios muestran que el óptimo desarrollo de *R. mangle* se alcanza a salinidades más bajas que el agua de mar (< 35 ups) (Medina, 1998; Marchand *et al.*, 2004). Davis (1940) describió que los propágulos de *R. mangle* producen raíces en menor tiempo en agua dulce que en agua marina. Pannier (1959) registró una máxima producción de hojas y raíces en plántulas de *R. mangle* de seis meses de edad con una salinidad del agua de 9 ups. Por su parte, Werner y Stelzer (1990) confirmaron un incremento en el crecimiento de raíces de *R. mangle* con salinidades de 14 ups.

Nuestros resultados indican que el agua hipersalina (70 ups) y la exposición directa a la insolación, inhiben el desarrollo de las raíces en los propágulos. Por el contrario, en el tratamiento de sombra-dulce (SD) y luz-dulce (LD) se observó el desarrollo de raíces vigorosas. El vigor de las raíces del tratamiento SD favoreció el desarrollo de hojas; después de "30 días" iniciaron la formación de un par de hojas y el 86,6% de los propágulos concluyeron su desarrollo para el final del experimento (48 días).

De acuerdo con Reyes y Tovilla (2002), los factores ambientales como la temperatura, insolación y evaporación contribuyen a elevar la salinidad, disminuir la disponibilidad de agua e incrementar la mortalidad de las plantas. Por su parte, Lugo y Snedaker (1974) y Clough *et al.* (1982), mencionan que las temperaturas óptimas para el desarrollo adecuado de los procesos fotosintéticos

de los manglares se registran alrededor de los 35°C. En este estudio encontramos una correlación inversa significativa entre la temperatura y el número promedio de raíces en los tratamientos.

Con relación al efecto de la insolación, Tovilla y Orihuela (2002) observaron el desarrollo de propágulos de *R. mangle* en condiciones de sombra (50% de iluminación) e iluminación directa (100%) encontrando durante el primer año que la mayor mortalidad se registró al sol, ya que el 49,5% perecieron; en comparación con el 38,5% de aquellas desarrolladas a la sombra. Al respecto, McKee (1995c) indica que el proceso de arraigo temprano de los propágulos está más relacionado con la disponibilidad de nutrientes en el medio que con la luz. La mortalidad al sol, está relacionada también con el flujo de mareas a lo largo del año (Tovilla y Orihuela, 2002). Ellison y Farnsworth (1993) en Belice, observaron que *R. mangle* presentó mayor sobrevivencia relacionada con una mayor influencia de las mareas presentes en cada sitio, independientemente de si las plántulas estuvieran bajo el dosel del bosque o al sol.

Los resultados de Smith y Lee (1999), quienes observaron que la cantidad de luz afecta la producción de raíces en *R. mangle*, indican que puede existir un mejor desarrollo a la sombra en la fase inicial de desarrollo. En este sentido, es posible que existan asociaciones positivas importantes entre individuos o nodricismo, protegiendo a los propágulos de la insolación y temperaturas extremas (Lema *et al.*, 2003), lo cual sugiere que el establecimiento podría ser un factor clave en la formación de patrones agregados o parches de vegetación, tan comúnmente observados en las ciénagas y lagunas costeras de México. Así, cualquier proceso de restauración ambiental en ecosistemas de manglar

debe considerar la sombra como un factor críticamente importante, principalmente durante la fase de establecimiento.

CONCLUSIONES

Los propágulos sometidos al tratamiento sombra-dulce (SD), presentaron una mayor ganancia de peso por el desarrollo de raíces y hojas (sólo en este tratamiento se produjeron hojas), por encontrarse los propágulos en condiciones de bajo estrés salino. En el caso extremo, los tratamientos sombra-hipersalino (SH) y luz-hipersalino (LH), presentaron diferencias significativas en comparación con los otros tratamientos debido a la pérdida de peso de los propágulos por deshidratación, al encontrarse en condiciones de salinidad extrema.

Con base en las observaciones realizadas en este experimento, podemos corroborar que la salinidad es el factor que controla la producción de raíces en los propágulos de *R. mangle* en la etapa de establecimiento. La insolación provoca un incremento del estrés fisiológico en los propágulos, disminuyendo la producción de raíces y aumentando la mortalidad.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Cristian Tovilla Hernández y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito. A Fabián Rivera y Elisa Cuevas por el apoyo técnico durante el desarrollo del experimento.

REFERENCIAS

- Cintrón, G., A.E. Lugo, D.J. Pool and G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica* 10:110-121.
- Clough, B. F., T.J. Andrews y I. Cowan. 1982. Physiological processes in mangroves. In: B. Clough (Ed.). *Mangrove Ecosystems in Australia: Structure, Function and Management*, ANU Press, Canberra: 193-210.
- Craighead, F.C. 1971. The tree of south Florida 1. The natural environments and their succession. Coral Gables: University of Miami Press.
- Davis, J.H. 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* (Papers from Tortugas Lab. 32) 517: 303-412.
- Duch, J. 1988. La conformación territorial del estado de Yucatán. Los componentes del medio físico. Universidad Autónoma Chapingo. Centro Regional de la Península de Yucatán, México. 427 p.
- Ellison, A.M. y E.J. Farnsworth. 1993. Seedling survivorship growth and response to disturbance in Belizean mangroves. *American Journal of Botany* 80:1137-1145.
- Elster, C., L. Perdomo-Trujillo y M.L. Schnetter. 1999. Impact of ecological factors on the regeneration of mangroves in the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Hydrobiologica* 413:35-46.
- Elster, C. 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *Forest Ecology and Management* 131:201-214.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema climático de Köppen. 2ª. Edición. México. D.F. 243 p.
- Jiménez, J.A. 1994. Los mangles del Pacífico centroamericano. Universidad Nacional, Instituto Nacional de Biodiversidad. UNA. 336 p.

- Lema, L., J. Polanía y L. Urrego. 2003. Dispersión y establecimiento de las especies de mangle del Río Ranchería en el período de máxima fructificación. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 27(102):93-103.
- Lugo, A.E. y S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:39-64.
- Marchand, C., F. Baltzer, E. Lallier-Verges y P. Alberic. 2004. Pore-water chemistry in mangrove sediments: relationship with species composition and developmental stages (French Guiana). *Marine Ecology* 208(2-4):361-381.
- McKee, K.L. 1995a. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101(4):448-460.
- McKee, K.L. 1995b. Mangrove species distribution and propagules predation in Belize: an exception to the dominance-predation hypothesis. *Biotropica* 27 (3):334-345.
- McKee, K.L. 1995c. Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of Neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* 82:299-307.
- Medina, E. 1998. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding. IV Simposio de Ecosistemas Brasileiros, Academia de Ciencias de Sao Paulo, Brasil. Vol. V, pp. 25-56.
- Pannier, F. 1959. El efecto de distintas concentraciones salinas sobre el desarrollo de *Rhizophora mangle* L. *Acta Científica Venezolana* 10:68-78.
- Rabinowitz, D. 1978. Early growth of mangrove seedlings in Panamá, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography* 5:113-133.
- Reyes, M.A. y C. Tovilla. 2002. Restauración de áreas alteradas de manglar con *Rhizophora mangle* en la costa de Chiapas. *Madera y Bosques*, Número especial 1:103-114.
- Smith, S.M. y D.W. Lee. 1999. Effects of light quantity and quality on early seedling development in the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. *Bulletin of Marine Science* 65(3): 795-806.
- Tomlinson, P.B. 1994. The botany of mangroves. Harvard University. Harvard Forest. Petersham, Mass. 419 p.
- Tovilla, C. y D.E. Orihuela. 2002. Floración, establecimiento de propágulos y supervivencia de *Rhizophora mangle* L. en el manglar de barra de Tecoaapa, Guerrero, México. *Madera y Bosques*, Número especial 1:89-102.
- Werner, A. y R. Stelzer. 1990. Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant, Cell and Environment* 13:243-255.

Manuscrito recibido el 15 de mayo de 2006

Aceptado para su publicación el 29 de marzo de 2007

Este documento se debe citar como:

Febles-Patrón J.L., J. Novelo López y E. Battlori Sampedro. 2007. Efecto de factores abióticos en el desarrollo de raíces primarias, crecimiento y supervivencia de propágulos en *Rhizophora mangle* L. *Madera y Bosques* 13(2):15-27

