



Efecto de la restauración hidrológica sobre la productividad de raíces subterráneas en los manglares de Laguna de Términos, México

ROSELA PÉREZ-CEBALLOS^{1*}, KARINA RIVERA-ROSALES², ARTURO ZALDÍVAR-JIMÉNEZ³, JULIO CANALES-DELGADILLO¹, ROBERTO BRITO-PÉREZ², LUIS AMADOR DEL ÁNGEL² Y MARTÍN MERINO-IBARRA⁴

Botanical Sciences
96 (4): 569-581, 2018

DOI: 10.17129/botsci.1989

Received:
2 de abril de 2018
Accepted:
19 de julio de 2018
Editor de sección:
Neptalí Ramírez-Marcial

Resumen

Antecedentes: Cambios en los patrones hidrológicos degradan la estructura forestal y afectan la productividad primaria. Con acciones de restauración hidrológica, se pretende restablecer condiciones biogeoquímicas para facilitar el establecimiento, supervivencia y crecimiento de la vegetación del manglar que permitan la recuperación de la estructura forestal y la productividad de raíces subterráneas (< 20 mm).

Pregunta: ¿Pueden los cambios ambientales inducidos por la restauración hidrológica reactivar la productividad de raíces?

Especie en estudio: Los cambios en biomasa y productividad de raíces subterráneas de *Avicennia germinans* fueron usadas como indicador de éxito de la restauración.

Sitio de estudio y fechas: Isla del Carmen, Laguna de Términos, Campeche, agosto de 2013 a febrero de 2015.

Métodos: Se seleccionaron tres sitios de manglar en restauración y uno natural como referencia. En ellos se evaluó la concentración de algunos nutrientes (nitratos, nitritos, amonio y fosfatos) y reguladores como la salinidad y el hidroperiodo. Se evaluó entre sitios la biomasa y productividad de raíces en núcleos de crecimiento enterrados a 30 cm de profundidad durante 18 meses.

Resultados: La productividad de raíces < 20 mm de diámetro fue menor en los sitios en restauración (17 a 233 g m⁻² año⁻¹) que en el sitio de referencia (414 g m⁻² año⁻¹). La productividad de raíces estuvo asociada con la estructura forestal y las condiciones hidrológicas.

Conclusiones: La proporción de raíces > 2 mm de diámetro fue mayor en el sitio de referencia y decreció hacia los sitios restaurados, indicando que la estructura forestal (regeneración natural) y el tiempo (años) después de la restauración fue importante para la recuperación funcional del ecosistema de manglar.

Palabras clave: biogeoquímica, hidroperiodo, producción subterránea, raíces finas, rehabilitación hidrológica.

Abstract

Background: Changes in hydrological patterns produce degradation that affects forest structure and primary productivity. With actions of hydrological restoration, it is intended to restore biogeochemical conditions to facilitate the establishment, survival and growth of mangrove vegetation to recovering the forest structure and the productivity of underground roots (< 20 mm).

Research question: Inducing changes in environmental variables through hydrological restoration reactivate the process of roots production?

Study species: Biomass and fine roots production of *Avicennia germinans* were used as indicators of restoration success.

Study sites and dates: This study was carried out from August 2013 to February 2015 in Isla del Carmen, located in Terminos Lagoon, Campeche.

Methods: The study included four sampling sites, three of which were sites restored at different times. The fourth one was a natural undisturbed mangrove patch used as a reference for comparisons. After incubation of about 18 months within buried growth cores in each study site, biomass and roots production were quantified and contrasted.

Results: The restored sites showed a lower root production (< 20 mm) (17 to 233 g m⁻² yr⁻¹) regard to the reference site (414 g m⁻² yr⁻¹). The analyses showed that production is determined by the forestry structure and hydrological conditions.

Conclusion: The proportion of roots > 2 mm in diameter was greater in the reference site and decreased towards the restored sites, indicating that the forest structure (natural regeneration) and the time (years) after the restoration was important for the functional recovery of the mangrove ecosystem.

Keywords: belowground production, biogeochemistry, fine roots, hydrological rehabilitation, hydroperiod.

¹ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Estación El Carmen Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. del Carmen, Campeche, México.

² Centro de Investigación de Ciencias Ambientales de la Universidad Autónoma del Carmen, Ciudad del Carmen, Campeche, México.

³ ATEC Asesoría Técnica y Estudios Costeros SCP, Mérida, Yucatán, México.

⁴ Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

*Autor para correspondencia: rosela.perezc@gmail.com

This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License CC BY-NC (4.0) international.

L

os manglares son ecosistemas dominantes en la zona intermareal de las regiones tropicales y subtropicales (Twilley & Day 2012, Clough 2013). Forman hábitats constituidos por plantas tolerantes a suelos salinos e hipersalinos, y muy reducidos por la falta de oxígeno por estar inundados frecuentemente (Lugo & Snedaker 1974, Tomlinson 2016). Una de las razones de su éxito es que poseen raíces aéreas que, aparte de brindar soporte mecánico a la planta, transportan oxígeno a la rizósfera; las raíces transportan nutrientes y savia elaborada, además que absorben agua y nutrientes del substrato (Srikanth *et al.* 2015).

Muchos microorganismos que son importantes en los ciclos biogeoquímicos viven asociados a las raíces del manglar (Bashan & Holguin 2002, Gomes *et al.* 2014). Las raíces son también hábitat para una meiofauna y la macrofauna muy diversa (Bosire *et al.* 2008, Nagelkerken & Faunce 2008, Serafy *et al.* 2015) y su arquitectura es aprovechada como guardería y refugio durante parte del ciclo de vida de muchas especies de importancia ecológica y comercial que además aprovechan el detritus generado por la descomposición de la hojarasca y las raíces finas (Nagelkerken *et al.* 2008, Zhila *et al.* 2014).

Los manglares tienen dos tipos de raíces que pueden representar hasta el 60 % del total de la estructura del árbol (Komiyama *et al.* 2008): (1) aéreas (crecen por arriba del suelo), que tienen forma de zanco y dan apoyo mecánico en *Rhizophora* o de pneumatóforos que crecen verticalmente y permiten un intercambio directo entre la atmósfera y el suelo (ejemplo, *Avicennia* spp. y *Laguncularia racemosa*; (2) las subterráneas que transportan nutrientes y agua (Adame *et al.* 2017). Las raíces subterráneas se pueden dividir de acuerdo a su grosor (Komiyama *et al.* 1987, Vogt *et al.* 1998, Adame *et al.* 2017); reconociendo que las raíces de 0 a 20 mm funcionan para tomar agua y nutrientes del substrato; las mayores a 20 mm sirven para la comunicación entre pneumatóforos, cuyo crecimiento radial proporciona soporte y cobertura subterránea al árbol. Por otro lado, la biomasa y productividad de las raíces finas tienen una relación directa con la elevación del suelo (acreción) pudiendo responder al incremento del nivel del mar (McKee 2011). El suelo de los manglares está compuesto por sedimentos minerales y componentes orgánicos, fundamentalmente raíces, pero también madera y hojarasca derivados de la productividad primaria del manglar.

En los estuarios hay abundantes sedimentos terrígenos (alóctonos, constituidos por minerales) que forman planicies lodosas que los manglares pueden colonizar (Thom 1967, Feller *et al.* 2010, Lovelock *et al.* 2015, Woodroffe *et al.* 2016). En contraste, en ambientes sin ríos con poco aporte de sedimentos, los manglares son la fuente primordial de la acumulación del suelo autóctono y principalmente orgánico (McKee & Faulkner 2000, Cahoon *et al.* 2006, McKee 2011). La producción de las raíces subterráneas en los manglares contribuye a la formación de la turba, y son la acumulación de raíces vivas y muertas quienes mayor contribuyen en la elevación del suelo (Krauss *et al.* 2013). Además, se ha establecido claramente que los manglares tienen una contribución significativa en la captura subterránea de carbono a través de las raíces finas (Chmura *et al.* 2003, Alongi 2014).

Debido a que la biomasa y productividad de raíces presentan variaciones en función de la estacionalidad anual, la calidad ambiental y gradientes de hidroperíodo (Castañeda-Moya *et al.* 2011), es posible utilizar su cuantificación como un método confiable para evaluar el estado ecológico de un manglar (Reddy & DeLaune 2008). Además, la evaluación de la productividad de las raíces ante los cambios cualitativos y biogeoquímicos del agua y suelo o de disponibilidad de nutrientes, permiten también evaluar el estado de conservación de los manglares (Feller *et al.* 2003, Naidoo 2009, Castañeda-Moya *et al.* 2013).

Las raíces son clave en el proceso de oxigenación del suelo durante las inundaciones, porque participan en el intercambio gaseoso entre el suelo, el agua y la atmósfera (Skelton & Allaway 1996, Alongi & Brinkman 2011), modifican el pH y mejoran la infiltración de agua y el transporte de nutrientes (Srikanth *et al.* 2015). Las raíces forman asociaciones simbióticas con bacterias y hongos (Bashan & Holguin 2002). La productividad de raíces en función de la disponibilidad de nutrientes, principalmente el déficit de fósforo (ambientes carbonatados); la productividad puede aumentar de 40 a 60 % respecto a la aérea (Komiyama *et al.* 2000, Castañeda-Moya *et al.* 2013). Cuando el fósforo es escaso, hay mayor productividad de biomasa subterránea debido a una mayor asimilación y reciclaje del fósforo (Sherman *et al.* 2003, Kulpnik & Koltai 2016). Adicionalmente, la rápida producción, senescencia y descomposición de

las raíces, son consideradas variables integradoras del funcionamiento del ecosistema (Ellison 2000, McKee & Faulkner 2000, Donato *et al.* 2011, Ouyang *et al.* 2017), y son especialmente importantes en el proceso de formación de suelo en los manglares establecidos en ambientes carbonatados, un factor crítico para la resiliencia del ecosistema ante la elevación del nivel del mar (Cahoon *et al.* 2006).

La degradación y pérdida de los manglares es un problema global (Giri *et al.* 2011). En México, se ha perdido alrededor del 10 % de los bosques de manglar en un periodo de tan sólo 35 años (Valderrama-Landeros *et al.* 2017). Es por ello que se ha enfatizado la importancia de su restauración para recuperar sus procesos y funciones (Zaldivar-Jimenez *et al.* 2010, Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013), especialmente en la mitigación de los efectos del cambio climático. Documentar y comprender los efectos de la restauración hidrológica sobre la productividad de raíces, abre la posibilidad de utilizarla como indicador de la recuperación de funciones del ecosistema (McKee & Faulkner 2000).

Este estudio tiene como objetivo evaluar la biomasa y productividad de raíces subterráneas de manglares en tres sitios sujetos a acciones de restauración con diferente condición ecológica (estructura forestal y tiempo de restauración hidrológica) y compararlo con un sitio de referencia natural. El propósito de este estudio fue evaluar la utilidad de la biomasa y la productividad de raíces como indicador de la recuperación de los manglares sometidos a restauración hidrológica.

Materiales y métodos

Área de estudio. El área de estudio fue en el estero Bahamitas en la Isla del Carmen, Campeche, dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos. Está en una isla de barrera (Bach *et al.* 2005) constituida por dunas y cordones litorales arenosos; detrás de ellos, se distribuyen los manglares de franja y cuenca en función de las mareas y la microtopografía (Lugo & Snedaker 1974).

La laguna de Términos tiene un área aproximada de 2,500 km² y una profundidad media de 3.5 m, tiene una descarga de agua dulce continental y un comportamiento estuarino (Yañez-Arancibia & Day 2010). El sistema lagunar se separa en la zona occidental que recibe la mayor proporción de las descargas de los ríos y un aporte de sedimentos lodosos; y la zona oriental predominan los sedimentos calcáreos (Bach *et al.* 2005). A través de la corriente litoral entra el agua del Golfo de México a la laguna de Términos desde las Bocas de Puerto Real y del Carmen (Contreras-Ruiz *et al.* 2014). Las especies que se distribuyen en el área de estudio son *Rhizophora mangle* L. (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y *Conocarpus erectus* L. (mangle botoncillo) (Day *et al.* 1987). Además, hay en la zona lagunar praderas de pastos marinos, principalmente *Thalassia testudinum* (Grenz *et al.* 2017).

El clima de la región es húmedo tropical con precipitaciones anuales que van desde 1,100 – 2,000 mm. Las épocas climáticas que se han registrado para la región son secas (febrero-abril), transición (mayo), húmedo (junio-septiembre), y nortes (octubre-marzo) (Guerra-Santos & Kahl 2018). Las mareas astronómicas en Isla del Carmen son diurnas con intervalo de amplitud de 0.43 m, con mareas mínimas de -0.24 m y máximas de 0.92 m (Escudero *et al.* 2014).

El área de estudio corresponde a una zona de manglar con vegetación muerta debido a la pérdida de la conectividad hidrológica con la laguna de Términos que modificó los patrones del hidroperiodo. Por ello, se realizaron acciones de restauración ecológica donde la principal acción fue la rehabilitación hidrológica y el desazolve de canales de marea en función de la microtopografía (Figura 1). Con ello se buscó la reactivación del régimen hidrológico (principalmente el hidroperiodo) y los procesos biogeoquímicos (Zaldivar-Jimenez *et al.* 2017).

Diseño de muestreo. Se establecieron tres sitios para cubrir un gradiente de condición ecológica y un sitio 4 fue utilizado como referencia (sitio testigo; Figura 1) para los análisis (Zaldivar-Jimenez *et al.* 2017). El gradiente de la condición ecológica se determinó con base en la estructura de la vegetación y el tiempo de la restauración. En el sitio 1 se identificaron plántulas de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* (altura promedio = 0.43 m, densidad = 111 ind. ha⁻¹). En el sitio 2 se registraron juveniles de *A. germinans* (altura promedio = 0.55 m, densidad = 82 ind. ha⁻¹);

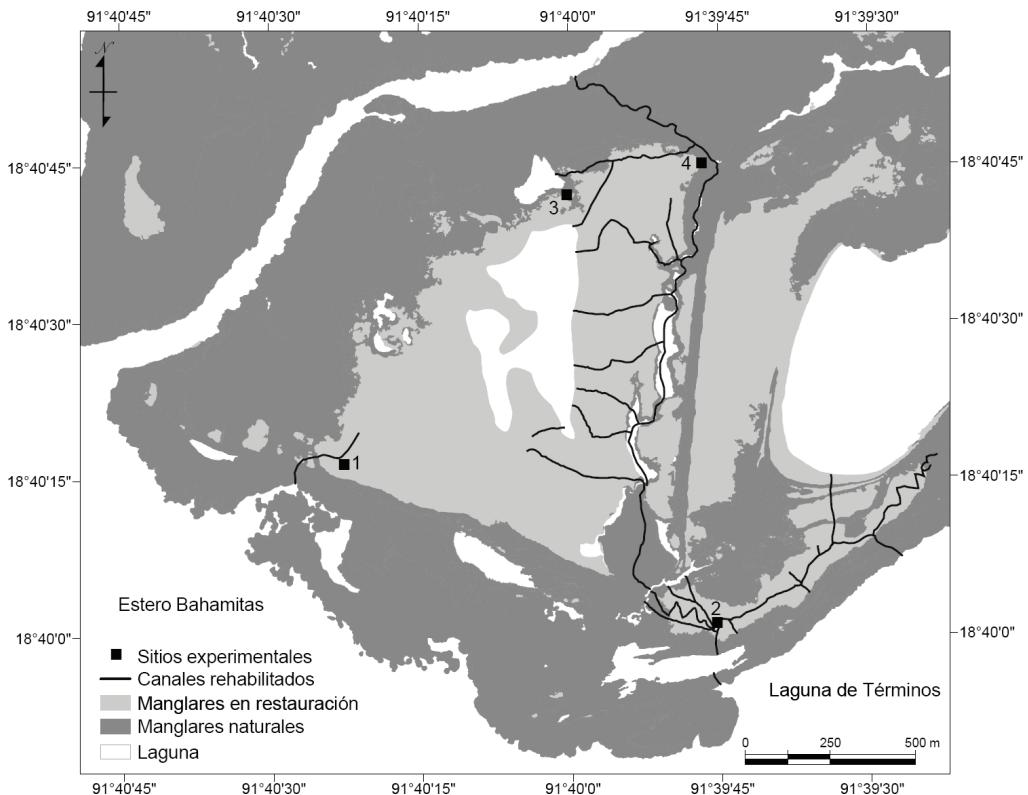


Figura 1. Área de estudio donde se ubican los sitios de muestreo representados por los cuadrados negros; se muestran además, las áreas sometidas a restauración (color gris claro) y las zonas de manglares naturales o sin disturbio (color gris oscuro).

mientras que en el sitio 3 se registró *A. germinans* en forma arbustiva (altura promedio = 1.86 m, densidad = 1,450 ind. ha⁻¹). El sitio 4 de referencia, fue donde se observó la cobertura vegetal con mayor desarrollo (*A. germinans*, árboles de 5.85 m de altura, densidad = 3,400 ind. ha⁻¹) (Rivera-Rosales 2017). Los sitios degradados fueron sometidos a un tratamiento de restauración hidrológica en los años 2010, 2012 y 2013 (Sitio 2, Sitio 3, y Sitio 1 respectivamente). En cada sitio se establecieron dos unidades de muestreo para la determinación de la biomasa, productividad de raíces finas e hidroperíodo. En cada una de estas unidades de muestreo fueron medidas variables fisicoquímicas (temperatura, salinidad, pH y potencial de óxido reducción (Eh)), además de los nutrientes (nitritos, nitratos, amonio y fosfatos) así como la concentración de sulfuros del agua intersticial. La duración del experimento fue de 18 meses (agosto 2013 - febrero 2015).

Variables hidrológicas. El régimen de inundación fue determinado con medidores automáticos de presión “hobo water level” (Onset Computer Corporation), instalados en cada uno de los sitios de estudio dentro tubos de PVC hidráulico de tres pulgadas de diámetro a una profundidad mayor a 50 cm. Los sensores fueron programados para registrar valores cada 60 minutos durante el año 2014. La duración, el nivel y la frecuencia de inundación que definen al hidroperíodo, se calcularon mensualmente.

La colecta de muestras de agua intersticial se realizó a 30 cm de profundidad utilizando una jeringa y tubos de acrílico que se introdujeron en el suelo. Las variables fisicoquímicas fueron medidas en campo. La salinidad y la temperatura se midieron con una sonda multiparamétrica YSI-30, el potencial redox (Eh) y el pH mediante un tester combo de ORP/pH (Hanna-HI9126). Las muestras de agua intersticial se colectaron en recipientes de plástico y se transportaron al laboratorio para análisis químico. Para determinar la concentración de iones se utilizó un espectrofotómetro CHEMetrics V-2000. La concentración de los sulfuros (S²⁻) del agua intersticial se

analizó *in situ* mediante el método de azul de metileno, mientras que los iones restantes fueron determinados en el laboratorio el mismo día de su colecta utilizando cloruro de estaño para la determinación de PO_4^{3-} , clorante azoico para NO_2^- , reducción de cadmio para NO_3^- y nesslerización directa para NH_4^+ (APHA 2005).

Biomasa y productividad de raíces. Se colectaron ocho núcleos de suelo en cada sitio (cuatro núcleos x unidad de muestreo), mediante un nucleador de acero inoxidable (diámetro = 10 cm × profundidad = 30 cm). La biomasa capturada en los núcleos fue separada de las raíces mediante lavado y enjuague con agua dulce para eliminar el suelo completamente y lograr la separación de las raíces vivas (Adame *et al.* 2014). Las raíces fueron clasificadas para su análisis según el diámetro en raíces finas (< 2 mm), medianas (2 – 5 mm), gruesas (5 – 20 mm) (Komiyama *et al.* 1987, Vogt *et al.* 1998, Adame *et al.* 2017). Una vez separadas, las raíces vivas se secaron a 60 °C por 48 horas en una estufa y se pesaron en una balanza analítica. La biomasa fue calculada mediante los gramos de raíces secas por metro cuadrado de suelo (Adame *et al.* 2014).

Para determinar la productividad de raíces, se fabricaron núcleos de crecimiento de raíces de 10 cm de diámetro por 30 cm de altura con “peat moss” (características similares a la densidad del suelo del manglar) comercial libre de raíces, utilizando bolsas de plástico con luz de malla de 3 mm (Castañeda-Moya *et al.* 2011, Adame *et al.* 2014). Estos núcleos se implantaron verticalmente a 30 cm de profundidad en los sitios de muestreo y se incubaron por 18 meses. Al final de este período las unidades se extrajeron y se procesaron siguiendo el mismo protocolo utilizado para la determinación de la biomasa de raíces. La productividad de las raíces ($\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) se determinó utilizando el peso de las raíces secas (g) por metro cuadrado de suelo dividido entre el tiempo total (años) del experimento (Adame *et al.* 2014).

Análisis de datos. Se calcularon los valores medios ± errores estándar de biomasa de raíces (g m^{-2}) y productividad de raíces ($\text{g m}^{-2} \text{ año}$). Para comparar entre sitio, los valores encontrados entre sitios de biomasa y productividad de raíces, así como de las variables hidrológicas (fisicoquímicas y químicas), se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis (KW). Para determinar la asociación de la biomasa y productividad de raíces se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este tipo de análisis se realiza cuando hay correlación entre variables, reduce la dimensionalidad de los datos mediante relaciones lineales entre variables e identifica las que explican el mayor porcentaje de variación (Anderson 2003). Para el ACP se incluyeron las variables con diferencias significativas entre sitios. Los fosfatos ($p = 0.06$) también se incluyeron en el análisis por ser importantes en la productividad de raíces (McKee 2010). Para normalizar los datos se aplicó una transformación logarítmica ($\log V+1$) a la biomasa, productividad, salinidad, nitratos más nitritos, amonio, fosfatos, periodo, nivel y frecuencia de inundación. Este análisis se llevó a cabo utilizando el programa PRIMER v6 (Clarke & Gorley 2006). Todos los resultados fueron considerados significativos a $p \leq 0.05$.

Resultados

Variables hidrológicas. Hizo variaciones significativas de la salinidad entre sitios ($\chi^2 = 9.11$, $p < 0.050$; Figura 2). Las salinidades más altas se registraron en los sitios 1 y 3 (57 y 56 ups, respectivamente) y las menores en los sitios 2 y 4 (48 y 42 ups, respectivamente). No hubo diferencias significativas entre sitios en la temperatura intersticial, pH, Eh y sulfuros; pero si en la concentración de $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ ($\chi^2 = 15.13$, $p = 0.001$). La mayor concentración se registró en el sitio 1 (6.58 mg l⁻¹) y la menor en el sitio 4 (0.93 mg l⁻¹; Figura 2). La concentración de NH_4^+ , fluctuó entre 66.80 y 207.49 mg l⁻¹ ($\chi^2 = 12.73$, $p < 0.05$, Figura 2) y hubo diferencias significativas entre sitio. Finalmente, la concentración de PO_4^{3-} varió entre 2.05 y 6.36 mg l⁻¹, y tampoco hubieron diferencias significativas entre los sitios de muestreo ($\chi^2 = 7.22$, $p = 0.064$, Figura 2).

Hidroperiodo. La frecuencia, la duración y el nivel de inundación fueron significativamente diferentes entre sitios ($\chi^2 = 29.93$, $p < 0.001$). Las comparaciones múltiples indicaron que los sitios 1 y 3 difirieron de los sitios 2 y 4 en todas las variables relacionadas con el hidroperiodo (Figura 3).

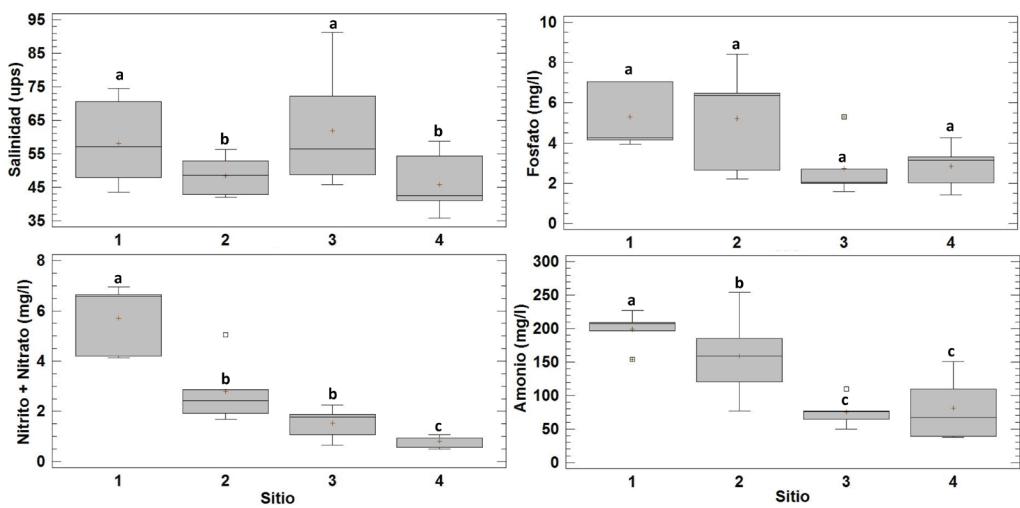


Figura 2. Variación espacial de la características fisicoquímicas y químicas (valor promedio y error estándar). Las letras distintas indican que hubo diferencias significativas entre los sitios.

Los mayores niveles de inundación y las inundaciones más prolongadas se registraron en los sitios 1 y 3 (0.11 – 0.33 m; 473 - 738 h mes⁻¹). En contraste, los valores de inundación y el periodo en los sitios 2 y 4 oscilaron entre 0.04 – 0.12 m, y 95 – 524 h mes⁻¹ respectivamente. Finalmente, se registraron de 9 a 17 inundaciones mes⁻¹ en los sitios 2 y 4, y de 1 a 5 inundaciones mes⁻¹ en los sitios 1 y 3 (Figura 3).

Biomasa y productividad de raíces. Hubo diferencias significativas entre sitios, en la biomasa ($\chi^2 = 19.85, p < 0.001$) durante el periodo de estudio. En los sitios 3 y 4 se registró la mayor biomasa de raíces (Tabla 1). En todas las categorías de raíces analizadas, la biomasa de raíces

Tabla 1. Biomasa y productividad de raíces para cada una de las categorías de raíces, se presentan todos los sitios de muestreo con su mediana (percentil de 25 y 75 %). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Biomasa (g m ⁻²)	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Sitio 4	χ^2	<i>p</i>
Finas	1.7 ^a (0.8, 3.8)	10.2 ^b (5.20, 31.2)	434.2 ^c (310.7, 581.9)	354.6 ^c (215.8, 414.8)	19.6	< 0.001
Medianas	0 ^a (0, 2.5)	86.6 ^b (49.7, 98.0)	225.4 ^c (197.3, 294.1)	201.2 ^c (132.7, 293.8)	20	< 0.001
Gruesas	0 ^a (0, 8.59)	21.6 ^a (0, 48.38)	287.7 ^b (227.91, 401.07)	606.1 ^c (424.6, 1173.0)	19.9	< 0.001
Total	1.7 ^a (0.8, 17.5)	118.4 ^b (67.6, 164.9)	988.0 ^c (725.7, 1208.3)	1140.2 ^c (963.8, 1936.9)	19.8	< 0.001
Productividad (g m ⁻² año ⁻¹)						
Finas	6.4 ^a (5.7, 24.4)	55.9 ^b (32.6, 93.2)	47.8 ^b (14.9, 100.8)	153.0 ^b (102.0, 227.7)	14.5	< 0.001
Medianas	5.3 (0, 31.1)	80.6 (13.1, 127.5)	32.9 (22.0, 118.4)	121.5 (52.3, 144.4)	7.31	0.062
Gruesas	0 (0, 26.8)	95.8 (0, 132.26)	49.9 (12.1, 310.5)	85.7 (0, 353)	3.47	0.324
Total	16.8 ^a (5.7, 79.8)	232.5 ^b (64.1, 313.9)	197.7 ^b (71.4, 496.6)	414 ^b (280, 634.2)	11.1	0.011

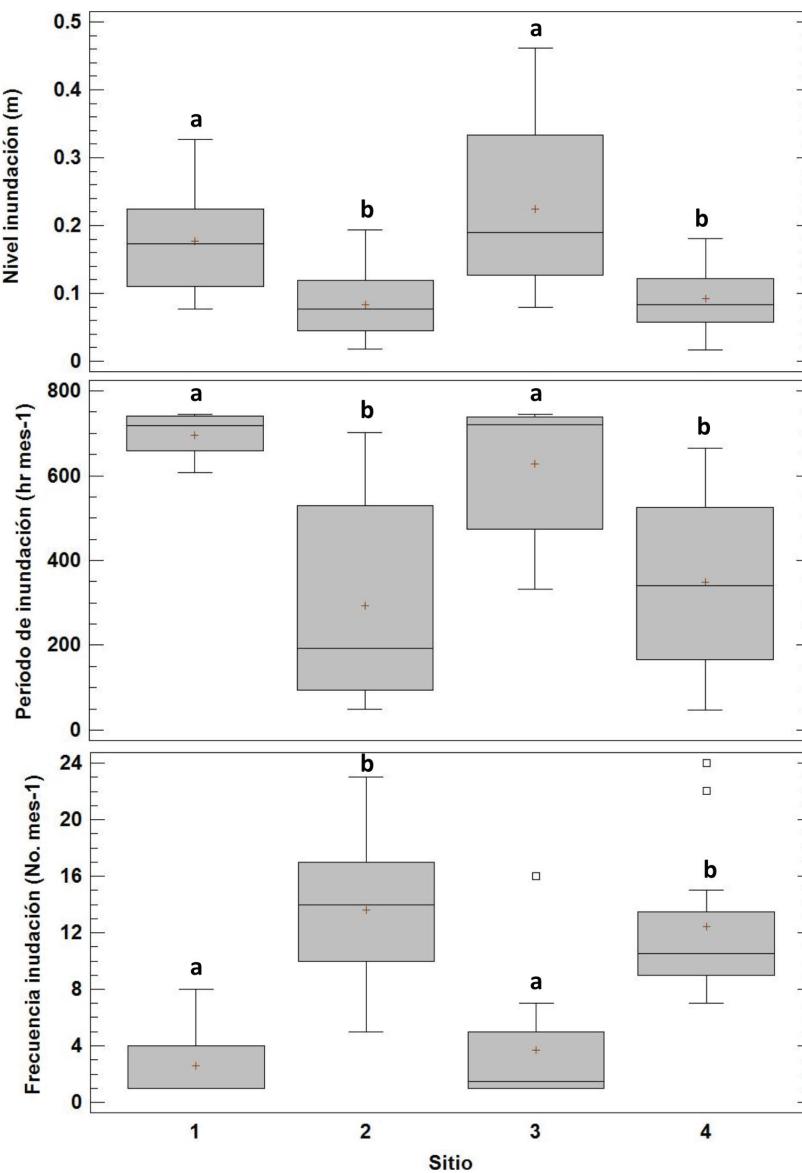


Figura 3. Variación espacial de las características del hidroperíodo.

fue mayor en los sitios 3 y 4. La contribución de las raíces finas y medianas fue mayor en el sitio 3, con el 46 % en las finas ($\chi^2 = 19.60, p < 0.001$) y el 24 % en las medianas ($\chi^2 = 20.0, p < 0.001$); mientras que la mayor proporción de las raíces gruesas fue en el sitio 4 con el 52 % ($\chi^2 = 19.94, p < 0.001$; Tabla 1).

La productividad de raíces también varió significativamente entre sitios ($\chi^2 = 11.07, p < 0.05$), siendo mayor en el sitio 4, intermedia los sitios 2 y 3 y menor el sitio 1 (Tabla 1), asociándola a la cobertura de la vegetación presente. Adicionalmente, la productividad de raíces finas fue mayor en el sitio 4 que respecto a los demás sitios de muestreo ($\chi^2 = 14.54, p < 0.05$). Sin embargo, la productividad de raíces medianas y gruesas fue similar entre sitios ($\chi^2 = 7.31, p > 0.05; \chi^2 = 3.47, p > 0.05$, respectivamente; Tabla 1).

Los dos componentes del ACP explicaron el 79 % de la variabilidad total de los datos, en el primer (PC1, 51.6 % de la varianza) las variables más relevantes fueron la biomasa, la productividad de raíces y las concentraciones de $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$, NH_4^+ y PO_4^{3-} . En el segundo componente (PC2, 27.4 % de la varianza) las variables de mayor relevancia fueron salinidad, nivel, periodo y frecuencia de inundación (Tabla 2, Figura 4). Este análisis indicó una correlación negativa de

Tabla 2. Porcentaje de las variables utilizadas en el Análisis de Componentes Principales. Los números en negritas son los coeficientes de mayor influencia en los dos primeros componentes principales.

VARIABLES	PC1	PC2
Biomasa de raíces	0.434	0.110
Productividad de raíces	0.443	-0.023
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$	-0.443	-0.097
NH_4^+	-0.401	-0.287
PO_4^{3-}	-0.356	-0.286
Salinidad	-0.235	0.417
Nivel de inundación	-0.108	0.528
Periodo de inundación	-0.153	0.514
Frecuencia de inundación	-0.238	-0.313

la biomasa y productividad de raíces con las concentraciones de $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$, NH_4^+ y PO_4^{3-} . La menor biomasa y productividad de raíces se registraron en el sitio 1 y 2, influenciados por las mayores concentraciones de PO_4^{3-} , $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ y NH_4^+ . La mayor cantidad de biomasa y productividad se registraron en el sitio natural (sitio de referencia) asociándose a mayores frecuencias de inundación. Por otro lado, hubo correlación positiva entre la salinidad con el nivel y el periodo de las inundaciones, pero negativa con la frecuencia de inundación (Figura 4).

Discusión

La cantidad de biomasa en los manglares de referencia fue de 11.62 Mg ha^{-1} similares a los reportados en los manglares de tipo franja de *R. mangle* en México (11.30 Mg ha^{-1} ; Adame *et al.*

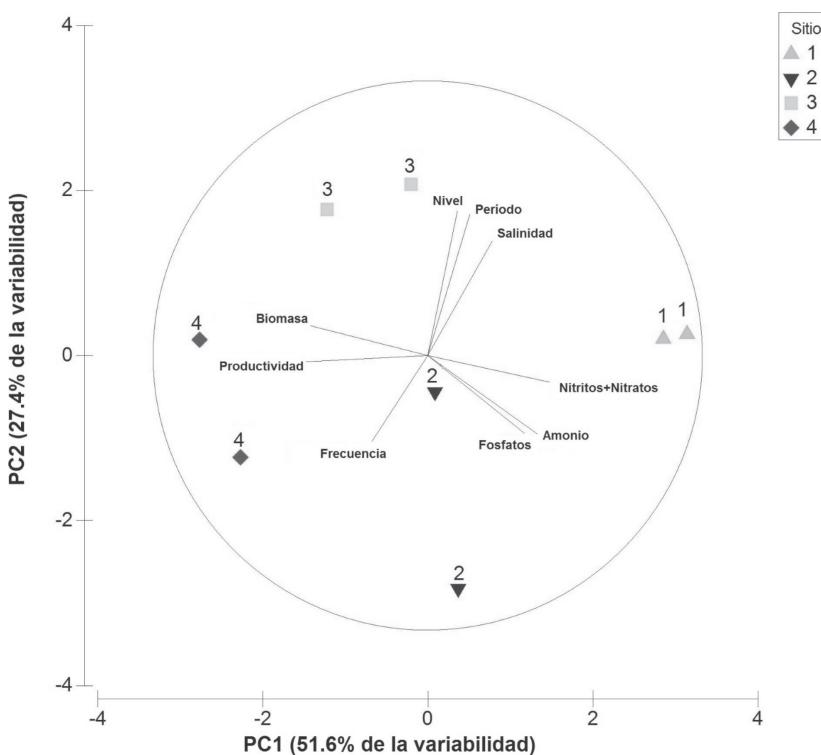


Figura 4. Ordenación multivariada de los componentes 1 y 2 del análisis de componentes principales donde se incluyeron los nutrientes, el hidroperíodo, la biomasa y productividad de raíces.

2013) y también fue similar a los manglares tipo franja y ribereños en Micronesia (9.50 a 13.17 Mg ha⁻¹; Cormier *et al.* 2015). Además, se pudo demostrar que los manglares en restauración (sitio 1, 2 y 3) se ha reactivado el proceso de producción de raíces y que la variabilidad dependió de la estructura forestal presente, encontrándose valores de 0.02 y 9.47 Mg ha⁻¹ que corresponden a sitios con plántulas y con arbustos de *A. germinans* respectivamente. Las variaciones de la biomasa de raíces entre tipos de manglar de diferentes escenarios ambientales está en función de la densidad de árboles, la salinidad del suelo y el hidroperíodo (Adame *et al.* 2017).

La productividad de raíces en los manglares en restauración (sitio 1, 2 y 3) fluctuó entre 0.17 a 2.32 Mg ha⁻¹ año⁻¹ y de 3.60 Mg ha⁻¹ año⁻¹ para los manglares de referencia (sitio 4); lo que fue similar a los valores reportados para los manglares conservados (1.4 a 2.89 Mg ha⁻¹ año⁻¹; Castañeda-Moya *et al.* 2011) y restaurados en Florida (1.83 a 2.10 Mg ha⁻¹ año⁻¹; McKee & Faulkner 2000). Además, se comparó con otros manglares naturales de Belice que fue de 0.43 a 1.97 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (McKee *et al.* 2007) y en Micronesia de 0.46 a 7.5 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Cormier *et al.* 2015); demostrando que la productividad está en los intervalos de los manglares restaurados de Belice, Micronesia y Florida, pero están por debajo de los manglares de referencia. Además, en el sitio 2 (5 años después del inicio de las acciones de restauración) la productividad fue igual a la del sitio de referencia (Tabla 1); donde a pesar de que la estructura forestal fue arbustiva (< 0.55 m) la productividad fue mayor (2.32 Mg ha⁻¹ año⁻¹), esto se atribuye al tiempo transcurrido después de la restauración que también fue un factor clave.

El incremento en la biomasa y productividad de raíces fue diferencial en los sitios de restauración; como el sitio 3, que después de 2 años de que fueron intervenidos, alcanzaron valores similares a los manglares de referencia (sitio 4). La diferencia en la velocidad de respuesta de las raíces del sitio 3, respecto a los sitios 1 y 2 fue porque en el momento de la intervención existía una cobertura de manglar relicto arbustiva y de baja densidad de *A. germinans*. Comparando con otros sitios se ha reportado que después de 6 años en manglares reforestados la biomasa alcanza valores comparables con manglares naturales (Bosire *et al.* 2008). Los sitios degradados que presentan vegetación relicto, requieren menor tiempo para reactivar el proceso de productividad de raíces favoreciendo la captura carbono subterráneo (Tamooh *et al.* 2008).

La disponibilidad limitada de fósforo incrementó la biomasa y productividad de raíces finas. Los manglares de Laguna de Términos tuvieron más del 40 % de materia orgánica en suelo pero son deficientes en nutrientes, especialmente del fósforo (Coronado-Molina *et al.* 2012); por ello la absorción de nutrientes en estos manglares depende una mayor productividad de las raíces finas (Feller *et al.* 1999). En este estudio se observó una relación N:P mayor a 62, lo que evidencia la limitada disponibilidad de este nutriente en el área de estudio, como ocurrió en los manglares de Shark River y Taylor Slough en Florida, en donde se reportaron relaciones N:P iguales a 32 (Castañeda-Moya *et al.* 2013). Por otro lado, la deficiencia de fósforo limita la altura de los árboles cuando existen deficiencias de este elemento (Feller *et al.* 1999) aunque el crecimiento también está en función del Eh (Cormier *et al.* 2015) y de la salinidad.

En este estudio, el sitio de referencias (sitio 4) la biomasa y la productividad de raíces fue influenciada por la frecuencia de inundación; la cual en los otros sitios, esta contribución no fue notable. Por otro lado, el hidroperíodo contribuyó directamente a la estabilización de la concentración de nutrientes y salinidad del agua intersticial. La salinidad intersticial en el sitio 2 (mayor tiempo de restauración), fue similar a la del sitio conservado (sitio 4). A pesar de que la salinidad del suelo regula el desarrollo de las raíces (Sherman *et al.* 2003), las concentraciones registradas no tuvieron un efecto claro en la biomasa y productividad, esta falta de relación puede ser debida a la sinergia entre la salinidad y otros factores reguladores como temperatura, pH y sulfuros en el suelo (Adame *et al.* 2014) y a los cambios por la restauración hidrológica (Perez-Ceballos *et al.* 2017).

Las raíces subterráneas finas (< 2 mm) participan en la absorción de agua y nutrientes, mientras que medianas y gruesas (2 a 20 mm) son importantes en el transporte, almacenamiento de materiales y soporte de la planta (Gleason & Ewel 2002). La biomasa de raíces finas representó el 51 % del total de raíces en los manglares restaurados; en contraste con los manglares naturales en donde las raíces medianas y gruesas (> 2 mm) representaron el 69 % del total. Similares valores fueron registrados en manglares con tres años en restauración en Kenya (65-90 %; Lang'at *et al.* 2013). La acumulación de la mayor biomasa de raíces gruesas fue una señal de mayor

longevidad (Adame *et al.* 2014) y la longevidad de raíces es en un mecanismo para conservar nutrientes en estructuras más gruesas y perennes (Huxham *et al.* 2010). Respecto a la productividad de raíces en función al tamaño, las finas representaron la mayor contribución en los sitios naturales (42 %) que en los de restauración (38 %). En manglares de Florida se determinó que el comportamiento de raíces finas se relacionó con la calidad ambiental del suelo y el agua (Castañeda-Moya *et al.* 2013). El sitio 2 de restauración (5 años de intervención) presentó la mayor productividad de raíces con $2.32 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y fueron las raíces finas y medianas ($< 5 \text{ mm}$) las que mayor contribuyeron (59 %). Se ha evaluado que la productividad tiene una relación positiva con la edad de la vegetación y el tiempo de la restauración (Tamooh *et al.* 2008).

Nosotros concluimos que la productividad de raíces varió en función de la recuperación de la estructura de la vegetación (regeneración natural) y del tiempo de la restauración hidrológica; determinado por las condiciones ambientales del suelo, la hidrología y la recuperación de cobertura de la vegetación (de plántulas a arbustos). La biomasa y productividad de raíces demostró ser una variable integral del ecosistema. Por lo tanto, su cuantificación de las raíces fue la señal de la recuperación funcional del manglar después de la restauración hidrológica.

Las diferencias ambientales encontradas en los sitios de estudio, demostraron que el desazolve de los canales de marea como una estrategia de restauración hidrológica, contribuyó a mejorar la calidad del suelo y del agua en áreas de manglar degradados, generando las condiciones necesarias para desarrollo de biomasa y productividad de raíces subterráneas.

Agradecimientos

Agradecemos a la Universidad Autónoma del Carmen y al proyecto del Gran Ecosistema del Golfo de México por ser las instituciones responsables para implementar el Programa Piloto de Restauración de manglares en la Isla del Carmen. En especial Emma Guevara Carrío por el soporte logístico; a Tomás Zaldívar Jiménez, Mario Alejandro Gómez Ponce, Hernán Álvarez Guillén y Andrés Reda Dearly por la colecta de datos de campo. También agradecemos a Fermín S. Castillo-Sandoval por el apoyo para los análisis químicos. Se le agradece a la Sra. Herminia Rejón Salazar y a la Comunidad de Restauradores del manglar de Isla Aguada por el soporte en el trabajo de campo realizado en las acciones de restauración del área de estudio. Finalmente, a la Comisión Nacional Forestal (CA-CONAFOR-UNACAR-GoM LME 2014- 2016) por el financiamiento otorgado para la realización de las obras y acciones empleado en la restauración del área de estudio; así como, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por las Cátedras 849 y 171 asignados al proyecto 345 denominado “Programa interdisciplinario de investigación de largo plazo en Limnología tropical”.

Literatura Citada

- Adame MF, Zaldivar-Jimenez A, Teutli C, Caamal JP, Andueza MT, Lopez-Adame H, Cano R, Hernandez-Arana HA, Torres-Lara R, Herrera-Silveira JA. 2013. Drivers of mangrove litterfall within a karstic region affected by frequent hurricanes. *Biotropica* **45**: 147-154. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12000>
- Adame MF, Teutli C, Santini NS, Caamal JP, Zaldivar-Jimenez A, Hernandez R, Herrera-Silveira JA. 2014. Root biomass and production of mangroves surrounding a karstic oligotrophic coastal lagoon. *Wetlands* **34**: 479-488. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0514-5>
- Adame MF, Cherian S, Reef R, Stewart-koster B. 2017. Mangrove root biomass and the uncertainty of belowground carbon estimations. *Forest Ecology Management* **403**: 52-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.016>
- Alongi DM, Brinkman R. 2011. Hydrology and biogeochemistry of mangrove forests. In: Levitt DF, Carley-Moses D, Tanaka T, eds. *Forest hydrology and biogeochemistry, synthesis of past research and future directions, ecological studies*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 203-219. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5_10
- Alongi DM. 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annual Review of Marine Science* **6**: 195-219. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>
- Anderson TW. 2003. *An introduction to multivariate statistical analysis*. Hoboken, NJ: Wiley series in probability and statistics. ISBN-13: 978-0471360919
- APHA [American Public Health Association] 2005. *Standard methods for the examination of water &*

- wastewater. American Water Works Association/Water Environment Federation Washington, D.C.: Port City Press.
- Bach L, Calderon R, Cepeda MF, Oczkowski A, Olsen S, Robadue D. 2005. *Managing freshwater inflows to estuaries level one site profile: Laguna de Términos and its Watershed, Mexico*. Narragansett, RI: Coastal Resources Center, University of Rhode Island.
- Bashan Y, Holguin G. 2002. Plant growth-promoting bacteria: A potential tool for arid mangrove reforestation. *Trees - Structure and Function* **16**: 159-166. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0152-4>
- Bosire JO, Dahdouh-Guebas F, Walton M, Crona BI, Lewis RR, Field C, Kairo JG, Koedam N. 2008. Functionality of restored mangroves: A review. *Aquatic Botany* **89**: 251-259. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.03.010>
- Cahoon DR, Hensel PF, Spencer T, Reed DJ, McKee KL, Saintilan N. 2006. Coastal wetland vulnerability to relative sea-level rise: wetland elevation trends and process controls. *Ecological Studies: Wetlands and Natural Resource Management* **190**: 271-292. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-540-33187-2_12
- Castañeda-Moya E, Twilley RR, Rivera-Monroy VH, Marx BD, Coronado-Molina C, Ewe SML. 2011. Patterns of root dynamics in mangrove forests along environmental gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. *Ecosystems* **14**: 1178-1195. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9473-3>
- Castañeda-Moya E, Twilley RR, Rivera-Monroy VH. 2013. Allocation of biomass and net primary productivity of mangrove forests along environmental gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. *Forest Ecology and Management* **307**: 226-241. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.011>
- Chmura GL, Anisfeld SC, Cahoon DR, Lynch JC. 2003. Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global Biogeochemical Cycles* **17**: 1111. DOI: <https://doi.org/10.1029/2002GB001917>
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E.
- Clough BF. 2013. Primary productivity and growth of mangrove forests. In: Robertson AI, Alongi DM, eds. *Tropical mangrove ecosystems, coastal and estuarine studies*. Washington, DC: American Geophysical Union, 225-249. DOI: <https://doi.org/10.1029/CE041p0225>
- Contreras-Ruiz EA, Douillet P, Zavala-Hidalgo J. 2014. Tidal dynamics of the Terminos Lagoon, Mexico: observations and 3D numerical modelling. *Ocean Dynamics* **64**: 1349-1371. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10236-014-0752-3>
- Cormier N, Twilley RR, Ewel KC, Krauss KW. 2015. Fine root productivity varies along nitrogen and phosphorus gradients in high-rainfall mangrove forests of Micronesia. *Hydrobiologia* **750**: 69-87. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2178-4>
- Coronado-Molina C, Alvarez-Guillen H, Day JW, Reyes E, Perez BC, Vera-Herrera F, Twilley R. 2012. Litterfall dynamics in carbonate and deltaic mangrove ecosystems in the Gulf of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* **20**: 123-136. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11273-012-9249-3>
- Day JW, Conner WH, Ley-Lou F, Day RH, Navarro AM. 1987. The productivity and composition of mangrove forests, Laguna de Términos, Mexico. *Aquatic Botany* **27**: 267-284. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90046-5](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90046-5)
- Donato DC, Kauffman JB, Murdiyars D, Kurnianto S, Stidham M, Kanninen M. 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience* **4**: 293-297. DOI: <https://doi.org/10.1038/ngeo1123>
- Ellison AM. 2000. Mangrove restoration: Do we know enough? *Restoration Ecology* **8**: 219-229. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80033.x>
- Escudero M, Silva R, Mendoza E. 2014. Beach erosion driven by natural and human activity at Isla del Carmen barrier Island, Mexico. *Journal of Coastal Research* **71**: 62-74. DOI: <https://doi.org/10.2112/SI71-008.1>
- Feller IC, Whigham DF, O'Neill JP, McKee KL. 1999. Effects of nutrient enrichment on within-stand cycling in a mangrove forest. *Ecology* **80**: 2193-2205. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2193:EONEOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2193:EONEOW]2.0.CO;2)
- Feller IC, Whigham DF, McKee KL, Lovelock CE. 2003. Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia* **134**: 405-414. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1117-z>
- Feller IC, Lovelock CE, Berger U, McKee KL, Joye SB, Ball MC. 2010. Biocomplexity in mangrove ecosystems. *Annual Review of Marine Science* **2**: 395-417. DOI: [10.1146/annurev.marine.010908.163809](https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163809)
- Giri C, Ochieng E, Tieszen LL, Zhu Z, Singh A, Loveland T, Masek J, Duke N. 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 154-159. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00584.x>
- Gleason SM, Ewel KC. 2002. Organic matter dynamics on the forest floor of a Micronesian mangrove forest: An investigation of species composition shifts. *Biotropica* **34**: 190-198. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00530.x>

- Gomes N, Cleary DFR, Pires A, Almeida A, Cunha A, Mendonca-Hagler LCS, Smalla K. 2014. Assessing variation in bacterial composition between the rhizospheres of two mangrove tree species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **139**: 40-45. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.022>
- Grenz C, Fichez R, Silva CA, Calva-Benitez L, Conan P, Contreras-Ruiz EA, Denis L, Díaz-Ruiz S, Douillet P, Gallegos-Martinez ME, Ghiglione JF, Gutiérrez-Mendieta F, Origel-Moreno M, Márquez-García Z, Muñoz-Caravaca A, Pujo-Pay M, Torres-Alvarado R, Zavala-Hidalgo J. 2017. Benthic ecology of tropical coastal lagoons: Environmental changes over the last decades in the Términos Lagoon, Mexico. *Comptes Rendus Geoscience* **349**: 319-329. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crte.2017.09.016>.
- Guerra-Santos J, Kahl JDW. 2018. Redefining the Seasons in the Términos Lagoon Region of Southeastern México: May Is a Transition Month, Not a Dry Month. *Journal of Coastal Research* **34**: 193-201. DOI: <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00114.1>
- Huxham M, Langat J, Tamoh F, Kennedy H, Mencuccini M, Skov MW, Kairo J. 2010. Decomposition of mangrove roots: Effects of location, nutrients, species identity and mix in a Kenyan forest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **88**: 135-142. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.03.021>
- Kapulnik Y, Koltai H. 2016. Fine-tuning by strigolactones of root response to low phosphate. *Journal of Integrative Plant Biology* **58**: 203-212. DOI: <https://doi.org/10.1111/jipb.12454>
- Komiyama A, Ogino K, Aksornkoae S, Sabhasri S. 1987. Root biomass of a mangrove forest in southern Thailand. 1. Estimation by the trench method and the zonal structure of root biomass. *Journal of Tropical Ecology* **3**: 97-108. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400001826>
- Komiyama A, Havanond S, Srisawatt W, Mochida Y, Fujimoto K, Ohnishi T, Ishihara S, Miyagi T. 2000. Top/root biomass ratio of a secondary mangrove (*Ceriops tagal* (Perr.) C.B. Rob.) forest. *Forest Ecology and Management* **139**: 127-134. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00339-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00339-4)
- Komiyama A, Ong JE, Poungparn S. 2008. Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* **89**: 128-137. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.006>
- Krauss KW, McKee KL, Lovelock CE, Cahoon DR, Saintilan N, Reef R, Chen L. 2013. How mangrove forests adjust to rising sea level. *New Phytologist* **202**: 19-34. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12605>
- Lang'at JKS, Kirui BKY, Skov MW, Kairo JG, Mencuccini M, Huxham M. 2013. Species mixing boosts root yield in mangrove trees. *Oecologia* **172**: 271-278. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2490-x>
- Lovelock CE, Cahoon DR, Friess DA, Guntenspergen GR, Krauss KW, Reef R, Rogers K., Saunders ML, Sidik F, Swales A, Saintilan N, Thuyen LX, Triet T. 2015. The vulnerability of Indo-Pacific mangrove forests to sea-level rise. *Nature* **526**: 559-563. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature15538>
- Lugo AE, Snedaker SC. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 39-64. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000351>
- McKee KL, Faulkner PL. 2000. Restoration of biogeochemical function in mangrove forests. *Restoration Ecology* **8**: 247-259. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80036.x>
- McKee KL, Cahoon DR, Feller IC. 2007. Caribbean mangroves adjust to rising sea level through biotic controls on change in soil elevation. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 545-556. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00317.x>
- McKee KL. 2010. Root proliferation in decaying roots and old root channels: a nutrient conservation mechanism in oligotrophic mangrove forests? *Journal of Ecology* **89**: 876-887. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00606.x>
- McKee KL. 2011. Biophysical controls on accretion and elevation change in Caribbean mangrove ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **91**: 475-483. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.05.001>
- Nagelkerken I, Blaber SJM, Bouillon S, Green P, Haywood M, Kirton LG, Meynecke JO, Pawlik J, Penrose HM, Sasekumar A, Somerfield PJ. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany* **89**: 155-185. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.007>
- Nagelkerken I, Faunce CH. 2008. What makes mangroves attractive to fish? Use of artificial units to test the influence of water depth, cross-shelf location, and presence of root structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**: 559-565. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.04.011>
- Naidoo G. 2009. Differential effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth of dwarf *Avicennia marina* mangroves. *Aquatic Botany* **90**: 184-190. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.10.001>
- Ouyang X, Lee SY, Connolly RM. 2017. The role of root decomposition in global mangrove and saltmarsh carbon budgets. *Earth-Science Reviews* **166**: 53-63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.01.004>
- Perez-Ceballos R, Echeverria-Avila S, Zaldivar-Jimenez A, Zaldivar-Jimenez T, Herrera-Silveira J. 2017. Contribution of microtopography and hydroperiod to the natural regeneration of *Avicennia germinans* in a restored mangrove forest. *Ciencias Marinas* **43**: 55-67. DOI: <https://doi.org/10.7773/cm.v43i1.2683>
- Reddy KR, DeLaune RD. 2008. Biogeochemical characteristics. In: *Biogeochemistry of wetlands*. CRC Press, 27-65. DOI: <https://doi.org/10.1201/9780203491454.ch3>

- Rivera-Rosales KY. 2017. Patrones de biomasa y productividad de raíces en manglares sometidos a restauración ecológica. Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Carmen.
- Rodríguez-Zúñiga T, Troche-Souza C, Vázquez-Lule AD, Márquez-Mendoza J, Vázquez-Balderas B, Valderrama-Landeros L, Velázquez-Salazar S, Cruz-López MI, Ressl R, Uribe-Martínez A, Cerdeira-Estrada S, Acosta-Velázquez J, Díaz C. 2013. *Manglares de México, Extensión, Distribución y Monitoreo*. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-8328-02-4
- Serafy JE, Shideler GS, Araújo RJ, Nagelkerken I. 2015. Mangroves enhance reef fish abundance at the Caribbean regional scale. *PLoS One* **10**: e0142022. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142022>
- Sherman RE, Fahey TJ, Martinez P. 2003. Spatial patterns of biomass and aboveground net primary productivity in a mangrove ecosystem in the Dominican Republic. *Ecosystems* **6**: 384-398. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0191-8>
- Skelton NJ, Allaway WG. 1996. Oxygen and pressure changes measured in situ during flooding in roots of the grey mangrove Avicennia marina (Forssk.) Vierh. *Aquatic Botany* **54**: 165-175. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(96\)01043-1](https://doi.org/10.1016/0304-3770(96)01043-1)
- Srikanth S, Lum SKY, Chen Z. 2015. Mangrove root: adaptations and ecological importance. *Trees* **30**: 451-465. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1233-0>
- Tamoooh F, Huxham M, Karachi M, Mencuccini M, Kairo JG, Kirui B. 2008. Below-ground root yield and distribution in natural and replanted mangrove forests at Gazi bay, Kenya. *Forest Ecology and Management* **256**: 1290-1297. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.026>
- Thom BG. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology. Tabasco, Mexico. *Journla of Ecology* **55**: 301-343. DOI: <https://doi.org/10.2307/2257879>
- Tomlinson P. 2016. The Botany of Mangroves. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN: 9781107080676
- Twilley R, Day J. 2012. Mangrove wetlands. In: Day J, Crump BC, Kemp WM, Yáñez-Arancibia A, eds. *Estuarine Ecology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., 165-202. ISBN: 9780471755678
- Valderrama-Landeros LH, Rodríguez-Zúñiga MT, Troche-Souza C, Velázquez-Salazar S, Villeda-Chávez E, Alcántara-Maya JA, Vázquez-Balderas BI, Cruz-López MI, Ressl R. 2017. *Manglares de México: actualización y exploración de los datos del sistema de monitoreo 1970/1980-2015*. Ciudad de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-8328-78-9 (digital)
- Vogt KA, Vogt DJ, Bloomfield J. 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant Soil* **200**: 71-89. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1004313515294>
- Woodroffe CD, Rogers K, McKee KL, Lovelock CE, Mendelssohn IA, Saintilan N. 2016. Mangrove sedimentation and response to relative sea-level rise. *Annual Review of Marine Science* **8**: 243-266. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034025>
- Yáñez-Arancibia A, Day JW. 2010. La zona costera frente al cambio climático: vulnerabilidad de un sistema biocomplejo e implicaciones en el manejo costero. In: Rivera-Arriaga E, Azuz-Adeath I, Alpuche Gual L, Villalobo-Zapata GL, eds. *Cambio Climático en México un Enfoque Costero-Marino*. Campeche, Mexico: Universidad Autónoma de Campeche, Cetys-Universidad, Gobierno del Estado de Campeche, 3-22.
- Zaldivar-Jimenez MA, Herrera-Silveira JA, Teutli-Hernandez C, Comin FA, Andrade JL, Coronado-Molina C, Pérez-Ceballos R. 2010. Conceptual framework for mangrove restoration in the Yucatan Peninsula. *Environmental Development* **28**: 333-342. DOI: <https://doi.org/10.3368/er.28.3.333>
- Zaldivar-Jimenez A, Ladrón de Guevara-Porras P, Pérez-Ceballos R, Díaz-Mondragón S, Rosado-Solórzano R. 2017. US-Mexico joint Gulf of Mexico large marine ecosystem based assessment and management: Experience in community involvement and mangrove wetland restoration in Términos lagoon, Mexico. *Environmental Development* **22**: 206-213. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.02.007>
- Zhila H, Mahmood H, Rozainah MZ. 2014. Biodiversity and biomass of a natural and degraded mangrove forest of Peninsular Malaysia. *Environmental Earth Sciences* **71**: 4629-4635. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12665-013-2853-6>