

00376

11



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

POTENCIAL HÍDRICO Y CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA  
EN DOS ESPECIES DE MANGLAR  
(*Avicennia germinans* (L.) L. Y *Rhizophora mangle* L.)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS  
(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A

BIÓL. CLAUDIA GABRIELA MONTES CARTAS

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

2002



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.

ESTA TRABAJO NO SE  
DE LA BIBLIOTECA

UNIVERSIDAD DE  
MADRID  
BIBLIOTECA DE  
CIENCIAS FÍSICAS  
Y MATEMÁTICAS  
CALLE DE SERRA  
117, 28002 MADRID

**Potencial hídrico y conductancia estomática**  
**en dos especies de manglar**  
*(Avicennia germinans (L.) L. y Rhizophora mangle L.)*

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## Agradecimientos

Este apartado es para agradecer a todas las personas que me ayudaron a terminar esta tesis durante todos estos años.

El trabajo se conformó con las sugerencias de los miembros del comité tutorial y posteriormente con las revisiones realizadas por los sinodales. Esto permitió mejorar sustancialmente tanto el formato como el contenido del trabajo. Muchas gracias a todos los que se interesaron en mejorar el trabajo.

Especialmente quedo agradecida con Jorge por haberme esperado durante tantos años para recibirme.

El trabajo de campo fue posible gracias a todos los muchachos que me ayudaron en él y que lo hicieron ameno a pesar de estar con el agua hasta las rodillas y rodeados de mosquitos. Toño, sobrevivimos a una tormenta en la laguna, nunca se me va a olvidar; Ricardo que me aguantó con lo del porómetro; Armando, que se raspó la rodilla al saltar la cerca; Miguel Angel que siempre me acompañó en los muestreos desde la madrugada hasta muy entrada la noche y con quien intercambiaba mis horribles tortas por sus deliciosa comida; Oswaldo que hizo unas impresiones muy bonitas de los estomas en los días de más calor; Juan Carlos que fue al que más picaron los mosquitos por usar el repelente ecológico; Paty que me ayudó en el sitio 1 en esos días lluviosos de agosto; Adrián que me ayudó en el sitio 2; a Rodolfo que me regañó por darle tan poco dinero a los lancharos; Carlitos que hasta calentura le dió; Jorge que me ayudó aunque siempre se quejó de que a él su asesor no lo había ayudado en el campo; Guillermo que desde que llegó al campo con nosotros hizo que mejoraran las condiciones laborales de los esclavos, al menos los del sitio 1 que tenían donde sentarse, mesas y tomaban café, e ideó cosas prácticas para el muestreo.

Especialmente recuerdo a Daniel, Leonel y Balam. Ellos fueron los que me acompañaron la mayor parte de las veces al campo. Balam nos contaba muchos chistes lo cual era muy agradable. Daniel siempre estuvo en el sitio 1 y me ayudó mucho con todo el trabajo de campo muy eficientemente. Leonel siempre me acompañó a los sitios 5 y 6. Llegar a las cuatro de la mañana al sitio 6 con el agua hasta la rodilla no era nada agradable pero fue soportable gracias a las bromas, chistes y corretizas que les ponían las abejas a Leonel y a Balam. Hicieron que el trabajo fuera agradable. A los tres los conocí un día antes de llegar al campo. En particular a Daniel y a Leonel los vi por primera vez en la estación de camiones a las cuatro de la mañana, unas horas antes de irnos al campo. De esa época hay muchas anécdotas. Muchas gracias a los tres.

Las instalaciones de CICOLMA, la estación de Biología, y las personas que ahí laboran hicieron también posible el trabajo de campo. Enrique me conseguía las cosas que se me olvidaban o necesitaba de última hora, Fernando siempre fue amable y Tacho nos convidaba de su comida al regresar del trabajo de campo.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias con los que conviví durante 12 años y que por lo mismo son muchos y no me alcanzaría el espacio para mencionar a todos. Muchos de ellos me ayudaron con dudas académicas y Marco siempre tuvo disposición para resolver mis dudas de cómputo.

Gracias Verónica por ayudarme con los trámites.

El CONACyT dió apoyo para esta tesis a través de los proyectos 1856P-N y 25935 otorgados al Dr. Jorge López-Portillo y la beca de maestría.





## ÍNDICE

### Resumen

1.- Introducción	1
Adaptaciones morfológicas de las hojas	3
Regulación de sales	3
Especies bajo estudio	
<i>Rhizophora mangle</i> L.	4
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	4
Zona de estudio	5
Geomorfología y vegetación	5
Antecedentes	8
Salinidad	9
Inundación	9
Salinidad e inundación	9
Radiación fotosintéticamente activa, diferencia de presión de vapor hoja-aire y salinidad	10
Ácido abscísico	11
Presentación de la tesis	11

### 2.- Potencial hídrico y conductancia estomática de dos especies arbóreas de manglar (*Avicennia germinans* (L.) L. y *Rhizophora mangle* L.) en dos ambientes geomorfológicos

Resumen	14
Introducción	15
Materiales y métodos	
Sitio de estudio y selección de individuos	17
Variables ambientales	17
Potencial hídrico y conductancia estomática	18
Análisis estadísticos	19
Resultados	
Características ambientales	19
Potencial hídrico diurno	22
Conductancia estomática diurna	24
Potencial hídrico en un ciclo anual	24
Conductancia estomática en un ciclo anual	28
Relación entre potencial hídrico, conductancia estomática y factores ambientales	29
Discusión	
Potencial hídrico diurno	38
Conductancia estomática diurna	39
Conductancias estomáticas altas	40
Zonación metabólica	41



Diferencias de potencial hídrico y conductancia estomática entre especies en dos geoformas	42
Distribución de las especies	42
Método	43
Conclusiones	45
3.- Comportamiento estomático de <i>Rhizophora mangle</i> L. en dos geoformas alrededor de un ambiente lagunar	
Resumen	48
Introducción	49
Materiales y métodos	
Sitio de estudio y selección de individuos	51
Variables ambientales	51
Comportamiento estomático	51
Área foliar	52
Análisis estadísticos	52
Resultados	
Características ambientales	52
Conductancia estomática y proporción de estomas abiertos	55
Comportamiento estomático, densidad estomática y área foliar	56
Relación de la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar con las variables ambientales	66
Discusión	
Relación entre conductancia estomática y proporción de estomas abiertos	68
Comportamiento estomático, densidad estomática, área foliar y salinidad	68
Variación temporal del comportamiento estomático	69
Conclusiones	71
4.- Discusión general	
Literatura citada	75

## Resumen

Los manglares presentan una distribución diferencial de las especies vegetales con respecto al cuerpo de agua dando lugar a una zonación espacial. En esta zonación se distinguen diferentes bandas de vegetación establecidas sobre diferentes geoformas como el borde y la planicie lodosa.

Se evaluó la hipótesis de zonación fisiológica para tratar de entender la distribución de las especies considerando que el potencial hídrico y la conductancia estomática serán comparativamente mayores en la especie dominante en cada zona del manglar y que el potencial hídrico, la conductancia estomática, la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar disminuirán hacia tierra adentro. En un ciclo anual se determinó el potencial hídrico y la conductancia estomática de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* en dos geoformas diferentes: Borde, dominado por *R. mangle* y planicie lodosa, dominada por *A. germinans* en un sitio de la laguna. Así mismo en el borde y la planicie lodosa de seis sitios de la laguna se determinó la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar de *R. mangle*.

El nivel de agua se incrementó del borde (40 cm) a la planicie lodosa (22 cm por debajo del nivel del suelo) y de los sitios más cercanos a la barra de la laguna (15 cm por debajo del nivel del suelo) a los más alejados (15 cm); la salinidad fue mayor en la planicie lodosa (36 ‰) que en el borde (13 ‰) y en los sitios más cerca de la barra de la laguna (34 ‰) con respecto a los más alejados (13 ‰). Tanto el nivel de agua como la salinidad disminuyeron en la época de seca (25 cm por debajo del nivel del suelo y 36 ‰, respectivamente) comparada con la época húmeda (40 cm y 21 ‰, respectivamente). Esto indicó la existencia de un gradiente espacial y temporal en el nivel de agua y la salinidad.

El potencial hídrico de *A. germinans* fluctuó entre  $-6.5$  y  $-2.0$  MPa y el de *R. mangle* se situó entre  $-4.5$  y  $-2.0$  Mpa. La conductancia estomática de *A. germinans* registró valores de hasta  $887 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y el de *R. mangle*  $278 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . El potencial hídrico de ambas especies estuvo determinado negativamente por la salinidad y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (cuya variación promedio fue de entre 0.3 y 1.0 kPa) indicando que las especies responden de manera similar ante las condiciones ambientales. La conductancia estomática de *A. germinans* estuvo explicada negativamente por el nivel de agua, la salinidad y la diferencia de presión de vapor y positivamente por la radiación fotosintéticamente activa (que alcanzó  $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y el potencial hídrico foliar; la conductancia estomática de *R. mangle* se relacionó negativamente con el nivel de agua y positivamente con la radiación fotosintéticamente activa.

La proporción de estomas abiertos se incrementó a mayor radiación fotosintéticamente activa y salinidad y disminuyó con el incremento en la temperatura del aire (que fluctuó entre 25 y 30 °C en promedio), la humedad relativa del aire (cuya variación promedio fue entre 70 y 90%) y el nivel de agua. La densidad estomática se incrementó con el aumento en el nivel de agua, la disminución de la salinidad y en los sitios ubicados al sur de la laguna. Las diferentes curvas de respuesta en el potencial hídrico, la conductancia estomática y la proporción de estomas abiertos durante el periodo diurno se explican por las variaciones en el incremento en la demanda

evaporativa. Las diferencias registradas en las variables antes mencionadas entre geoformas y épocas del año se asociaron con la salinidad y el nivel de agua.

El potencial hídrico y la conductancia estomática de *A. germinans* disminuyeron del borde a la planicie lodosa; el potencial hídrico de *R. mangle* disminuyó hacia la planicie lodosa, mientras que la conductancia estomática de *R. mangle* se mantuvo relativamente constante. El potencial hídrico fue más negativo y la conductancia estomática mayor de *A. germinans* con respecto a *R. mangle* en ambas geoformas. De estos resultados se desprende que la hipótesis de zonación metabólica no se cumple para estas variables.

La respuesta diferencial de potencial hídrico y conductancia estomática entre las especies se asocia a sus diferencias en la tolerancia a la salinidad. *A. germinans* presentó potenciales hídricos y conductancias estomáticas mayores que *R. mangle* lo que indicaría una mayor tolerancia de *A. germinans* a la salinidad explicada en parte por su mecanismo de eliminación de sales a través de glándulas. La mayor tolerancia a la salinidad de *A. germinans* contribuye a explicar su dominancia en la planicie lodosa, más salina que el borde, con respecto a *R. mangle*.

Los resultados ponen de manifiesto que la salinidad no es la única variable responsable de la zonación de las especies y que se deben estudiar otros aspectos para complementar el entendimiento de la distribución de las especies.

## INTRODUCCIÓN

Los manglares son comunidades dominadas por especies leñosas que se desarrollan en las zonas intertropicales, bajo temperaturas que van de los 20 a los 30 °C en promedio (Lugo y Snedaker, 1974; Soto y Jiménez, 1982; Jiménez, 1985; Tomlinson, 1986). Los manglares pueden desarrollarse tanto en suelos arenosos como arcillosos, sobre bancos ostrícolas o en arrecifes coralinos emergidos (Chapman, 1976). Bordean las zonas costeras y crecen sobre el margen de los ríos, lagunas, estuarios y zonas libres de oleaje intenso, donde alcanzan grandes extensiones. La precipitación pluvial en estas áreas puede abarcar desde 800 mm hasta 10, 000 mm al año (Cintrón *et al.*, 1978, Jiménez, 1985). Las especies del manglar son halófitas facultativas, porque crecen tanto en agua dulce como salina (hasta 100 ‰ durante la época seca; Soto y Jiménez, 1982). La concentración de oxígeno en los suelos es muy baja porque están frecuentemente inundados como consecuencia de las variaciones estacionales que resultan de las fluctuaciones en las mareas y la hidrología local (McKee, 1996).

Uno de los factores ambientales más estudiados en los manglares es la salinidad. El efecto de este factor se refleja en diferentes tasas fotosintéticas, respiratorias y transpiratorias, así como en la respuesta diferencial entre las especies (Lugo *et al.*, 1975; Ball y Farquhar, 1984a,b; Sobrado, 1999). Lugo *et al.* (1975) realizaron mediciones simultáneas de fotosíntesis que decrecieron en el sentido *Rhizophora mangle* - *Avicennia germinans* - *Laguncularia racemosa* - *Conocarpus erectus*. Las tasa fotosintética y transpirativa fueron mayores en las zonas cercanas al cuerpo de agua y disminuyeron tierra adentro. Por otra parte, la especie característica de cada zona maximizó su fotosíntesis y mostró tasas metabólicas mayores que las de los individuos de las otras especies asociadas, lo que podría interpretarse como una ventaja competitiva para la especie característica. Con estos resultados, Lugo *et al.* (1975) propusieron que había una base metabólica para la zonación en los manglares, una hipótesis que no ha sido puesta a prueba.

Hay evidencia de que los patrones de aumento o disminución de la fotosíntesis y de la conductancia estomática son similares (Medina, 1999), por lo que debería esperarse una mayor conductancia estomática en la especie característica de cada comunidad en relación con las especies asociadas. Con este supuesto, se realizó un estudio comparativo entre zonas contiguas en diferentes ambientes geomorfológicos dominadas por una especie diferente. De manera complementaria, se midió el potencial hídrico de la planta como un indicador de la tensión salina.

Los estomas son los principales reguladores de la pérdida de agua foliar (Lambers *et al.*, 2000) por lo que la proporción de estomas abiertos, de manera similar a la conductancia estomática, debe responder a la demanda evaporativa y la salinidad del medio. Por otro lado, se evaluaron los cambios en el área foliar y la densidad estomática en una especie de manglar, ya que ambas variables están estrechamente relacionadas con la salinidad y el intercambio gaseoso (Werner y Stelzer, 1990; Medina *et al.*, 1995; Ball, *et al.*, 1988; Kozłowski y Pallardy, 1997).

Bajo esta óptica, se planteó estudiar algunos aspectos fisiológicos y morfológicos tales como el potencial hídrico y la conductancia estomática de dos especies de manglar, el mangle negro *Avicennia germinans* (L.) L. y el mangle rojo *Rhizophora mangle* L., así como la proporción de estomas abiertos, densidad estomática y área foliar de *R. mangle*

L. en una laguna costera del Golfo de México. Dos aspectos se consideraron importantes para el desarrollo de este trabajo. El primero está relacionado con la variación temporal de la salinidad y el segundo con la variación espacial (entre geoformas), que involucra diferentes regímenes de salinidad e inundación en suelos diferentes (Thom, 1967; López-Portillo y Ezcurra, 1989a). En base a lo anterior se plantearon dos hipótesis:

1) El potencial hídrico y la conductancia estomática de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* disminuyen con el incremento en la salinidad, es decir, del borde de la laguna hacia la planicie lodosa y cada especie incrementa su potencial hídrico y conductancia estomática, en relación con la otra, en la geoforma que domina (Figura 1.1)

2) La proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar disminuirán ante el incremento en la salinidad para evitar la pérdida de agua ante las condiciones de aridez generadas por la salinidad.

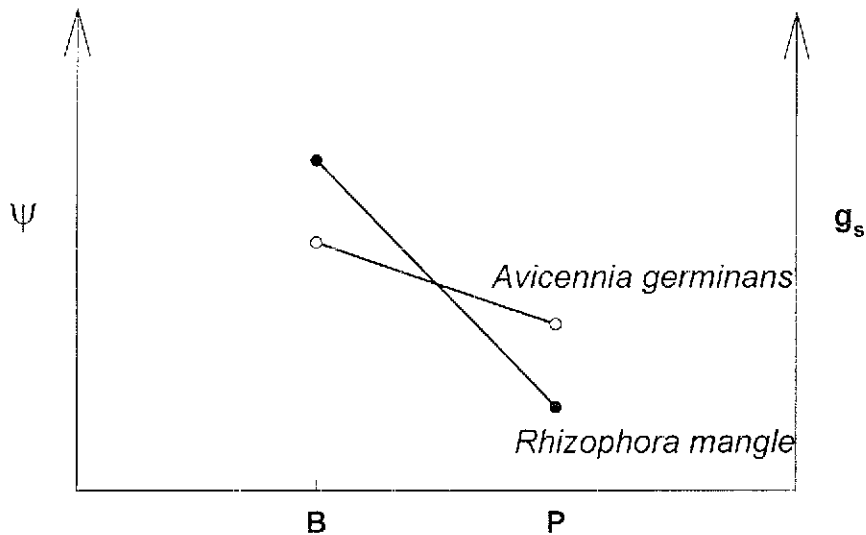


Fig. 1.1. Hipótesis general del trabajo donde se indica el comportamiento esperado de la conductancia estomática ( $g_s$ ) y el potencial hídrico ( $\Psi$ ) de cada especie en las dos geoformas: Borde (B) y planicie lodosa (P).

El objetivo general de la presente investigación fue poner a prueba la hipótesis de zonación metabólica propuesta por Lugo *et al.* (1975) utilizando como variables la conductancia estomática y potencial hídrico de dos especies de manglar con una marcada distribución diferencial, ya que *Rhizophora mangle* domina en el borde de la laguna y *Avicennia germinans* domina tierra adentro, en la planicie lodosa. Asimismo, se determinó la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar de *Rhizophora mangle* en dos geoformas durante un ciclo anual y su relación con la salinidad, la inundación, y algunas variables atmosféricas asociadas con el intercambio gaseoso.

### **Adaptaciones morfológicas de las hojas**

Los procesos fisiológicos como la transpiración se realizan principalmente a nivel de las hojas, las cuales presentan modificaciones morfológicas y fisiológicas que optimizan el uso del agua por la planta en función de las condiciones ambientales (Kozłowski y Pallardy, 1997). Las características morfológicas de las hojas se modifican con la salinidad del medio, por ejemplo, el área foliar disminuye al incrementarse la salinidad y disminuir la precipitación pluvial anual (Ball y Pidsley, 1995; Medina *et al.*, 1995; Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). Las hojas de la mayoría de los manglares exhiben una amplia gama de características xeromórficas. Pueden ser suculentas o relativamente delgadas, pero con una cutícula cerosa en el haz y un tomento de diferentes formas de tricomas en el envés. Con excepción de las especies con hojas isobilaterales (como *Laguncularia racemosa*), los estomas se restringen a la epidermis del envés de la hoja y están hundidos (Saenger, 1982; Tomlinson, 1986). En términos de frecuencia y dimensión, los estomas de las especies de manglar son similares a los de plantas de otros hábitats (Saenger, 1982); sin embargo, otros estudios muestran una disminución en la densidad estomática y área foliar (Ball y Pidsley, 1995; Medina *et al.*, 1995; Werner y Stelzer, 1990) al incrementarse la salinidad y disminuir la precipitación pluvial anual (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996).

### **Regulación de sales**

Las especies de manglar poseen diferentes mecanismos para la regulación de sales como la exclusión, acumulación y excreción. (1) La exclusión es un mecanismo de absorción selectiva (Rains y Epstein, 1967) o ultrafiltración (Scholander *et al.*, 1962; Scholander, 1968), mediante la cual la planta elimina las sales de agua a nivel de raíces. Como este proceso se realiza con diferentes eficiencias, las sales que pasan al xilema son arrastradas en la corriente de transpiración y pueden ser excretadas o acumuladas en vacuolas (Scholander, 1968; Joshi *et al.*, 1975). (2) La planta acumula la sal en las hojas y éstas aumentan en grosor o succulencia (Jennings, 1968; Tomlinson, 1986). Algunas especies acumulan gran cantidad de sodio en vacuolas; cuyas hojas se eliminan una vez que los nutrientes se translocan a otras partes de la planta (Atkinson *et al.*, 1967). (3) Las sales que pasan al xilema, principalmente cloruro de sodio, se eliminan a través de glándulas de sal que se localizan en la superficie de las hojas. Las plantas con este mecanismo presentan una mayor concentración de sales en la savia (Scholander, 1968). Estos mecanismos les permiten a las plantas eliminar hasta un 90 % de la sal de la solución externa (Scholander *et al.*, 1962, 1966; Ball, 1996). *Avicennia* es un género predominantemente excretor mientras que *Rhizophora* es un género exclusor (Scholander

*et al.*, 1962). Por ejemplo, en *Rhizophora* se incrementa el contenido de sal con la edad de la hoja lo que no sucede en *Aegialitis*, un género excretor (Atkinson *et al.*, 1967).

### **Especies bajo estudio**

#### ***Rhizophora mangle* L.**

El mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) se distribuye en zonas tropicales desde México hasta Perú en el Pacífico, y desde Florida hasta Brasil en el Atlántico, bajo un amplio intervalo de regímenes de precipitación, que van de los 800 a 10,000mm al año, pero restringida a temperaturas de 21 a 30 °C (Jiménez, 1985). Esta es la especie dominante en el borde a lo largo de las costas protegidas. Se desarrolla mejor estructuralmente en suelos inundados la mayor parte del año, en sedimentos de aluvión, bajo la influencia de agua salina y continental. Se presenta en una amplia gama de tipos de suelo con valores de pH 7 y contenidos de humedad, azufre, nitrógeno y carbón mayores a los suelos en los que se desarrolla *Avicennia*, de textura arenosa a arcillosa, y desde zonas inundadas con agua dulce a zonas con salinidad mayor a 60‰ (Hesse, 1961; Jiménez, 1985). En las comunidades de manglar, el mangle rojo puede crecer solo o asociado a *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Pelliciera rhizophorae* y *Rhizophora harrisonii* (Jiménez, 1985). En las zonas tropicales no sujetas al efecto de los huracanes, *R. mangle* alcanza alturas de 40 a 50 m en bosques ribereños (cuencas interfluviales) (Jiménez, 1985; Ramírez-García y Segura-Zamorano, 1994). Esta especie puede formar bancos de plántulas bajo el dosel y en los claros se ubican los bancos más densos de plántulas (Jiménez, 1985). *R. mangle* elimina las sales por ultrafiltración a nivel de las raíces (Scholander *et al.*, 1962).

#### ***Avicennia germinans* (L.) L.**

El mangle negro (*Avicennia germinans* (L.) L.) se distribuye desde Florida hasta Brasil en el Atlántico y desde México hasta Perú en el Pacífico. Crece en zonas tropicales y subtropicales secas, húmedas y lluviosas con un amplio intervalo en el régimen de precipitación (800 a 7000 mm por año). Esta es la especie más tolerante a temperaturas bajas de las especies de manglar presentes en México (Lot-Helgueras *et al.*, 1975). Crece en áreas inundadas y salobres, en planicies o cuencas. Al igual que *Rhizophora mangle*, sus mayores dimensiones se observan en las cuencas interfluviales. Es la especie dominante en zonas con climas áridos, donde la salinidad del suelo excede 40‰, pero puede ocupar substratos con un amplio intervalo de salinidades (0 a 100‰). En alta salinidad se reduce su desarrollo estructural en formas arbustivas y una reducción en la cobertura vegetal (Cintron *et al.*, 1978) El mangle negro puede crecer solo o asociado a otras especies de manglar, se ha registrado creciendo con *Rhizophora mangle*, *R. harrisonii*, *R. racemosa*, *Avicennia tonduzzi*, *A. schaueriana*, *Laguncularia racemosa* y *Pelliciera rhizophorae* (Jiménez y Lugo, 1985). En el Caribe los bosques de esta especie no exceden los 15 m de altura, pero en México y Centro América alcanza hasta 30 m. *Avicennia germinans*, al igual que *Rhizophora mangle*, se puede establecer bajo el dosel, aunque su desarrollo es mejor bajo dosel abierto (J. I. Valdez, com. per.) y es fácilmente dañada por vientos fuertes (Wadsworth y Englerth, 1959, en Jiménez y Lugo, 1985). Esta especie es polimórfica y el tamaño de la hoja es uno de los caracteres morfológicos más variables, mismo que se ha asociado a la salinidad del suelo (Jiménez y Lugo, 1985). *A. germinans* presenta tricomas tricelulares peltados en el envés formando un indumento

que cubre las glándulas de sal y los estomas, lo que posiblemente contribuya a reducir la pérdida de agua (Saenger, 1982). Al parecer, esta especie es la más eficiente entre las excretoras de sal y esto parece asociarse con un mejor desarrollo en alta salinidad con relación a otras especies (Joshi *et al.*, 1975).

## ZONA DE ESTUDIO

Esta investigación se realizó en seis sitios distribuidos a lo largo de la laguna de La Mancha (92° 22' 40" O, 19° 36' 0" N) de septiembre de 1996 a agosto de 1997 (Fig. 1.2). El clima es cálido húmedo con lluvias de verano (García, 1988). La temperatura media durante el periodo de estudio fue de 24.4 °C y la precipitación total anual de 1087.6 mm (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, 1996-1997). Alrededor del 86% de la precipitación anual se presenta en el verano (junio a septiembre). Durante el otoño e invierno (octubre a marzo) los "nortes" aportan entre el 5 y 10% de la precipitación anual (Valverde, 1992). La Fig. 1.2 muestra el diagrama ombrotérmico durante el periodo de estudio. Los meses secos abarcan el periodo de noviembre a mayo (meses con mayor evaporación que precipitación) y la época húmeda, de junio a octubre (con precipitaciones mayores a los 100 mm por mes) (García, 1988).

La laguna de la Mancha tiene una extensión de 150 ha (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984) y cuenta con 386 ha de manglar (H. Hernández-Trejo, datos sin publicar), con el eje mayor de aproximadamente 3 km orientado N-S y con un angostamiento (El Crucero) que separa dos cuerpos de agua mayores. La boca de la laguna se cierra de manera intermitente, y se puede abrir de manera natural o por excavación de los pobladores locales cuando el nivel de ésta lo permite (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984, J. López-Portillo, com. per.). Según la clasificación de Lankford (1977), la laguna corresponde a una depresión inundada protegida por una barrera arenosa producto de la acción del oleaje y las corrientes marinas. La batimetría indica una profundidad somera de 1.5 m en promedio excepto en los canales de erosión, donde es máxima la velocidad del agua que deja la laguna tras la apertura de la boca. Las modificaciones de la laguna se deben a procesos litorales, nortes, huracanes y sedimentación de terrígenos (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984). La laguna es un sistema mesohalino con un valor promedio de salinidad de 18‰ en superficie y 22‰ en fondo. La salinidad está relacionada directamente con los aportes de agua dulce, en un gradiente promedio anual de 36 a 1‰ en dirección N-S (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984).

## GEOMORFOLOGÍA Y VEGETACIÓN

Siguiendo la caracterización propuesta por Thom (1967), en los alrededores de la laguna se pueden distinguir tres geoformas: borde, planicie lodosa (Fig. 1.3) y cuenca interfluvial. En el borde, *Rhizophora mangle* forma un estrecho cinturón prácticamente monoespecífico. El borde está poco sujeto a la acción del oleaje y las corrientes fuertes, no hay por tanto una fuerte deposición ni erosión, pero permanece inundado la mayor parte del tiempo (Thom, 1967). Inmediatamente atrás del borde, se localiza la planicie



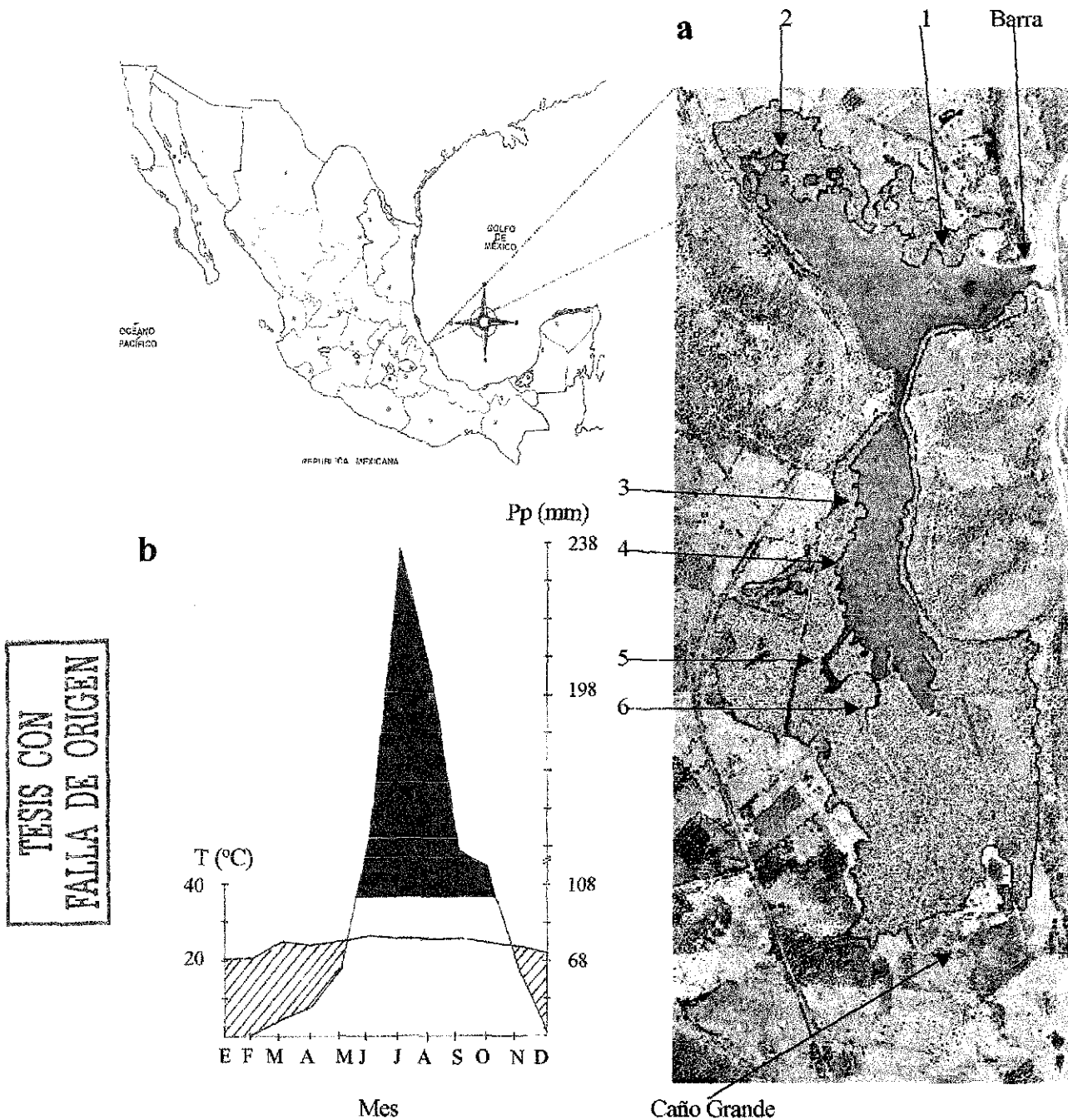


Fig. 1.2. a) Laguna del Morro de La Mancha, Veracruz. Se indican los sitios de muestreo, la barra y el principal aporte de agua dulce a la laguna Caño Grande. 1, 2, 3, 4, 5 y 6 sitios de muestreo. Sitio 1: Capítulo 2; sitios 1-6: Capítulo 3. Procesamiento digital: H. Hernández-Trejo (1998). b) Climograma ombrotérmico de la zona de 1996 a 1997. El área sombreada corresponde a la época húmeda (precipitación mayor a la evaporación) y el área ashurada a la época seca (evaporación mayor a precipitación). Datos tomados de la estación Biológica CICOLMA, La Mancha, Actopan, Veracruz (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos).

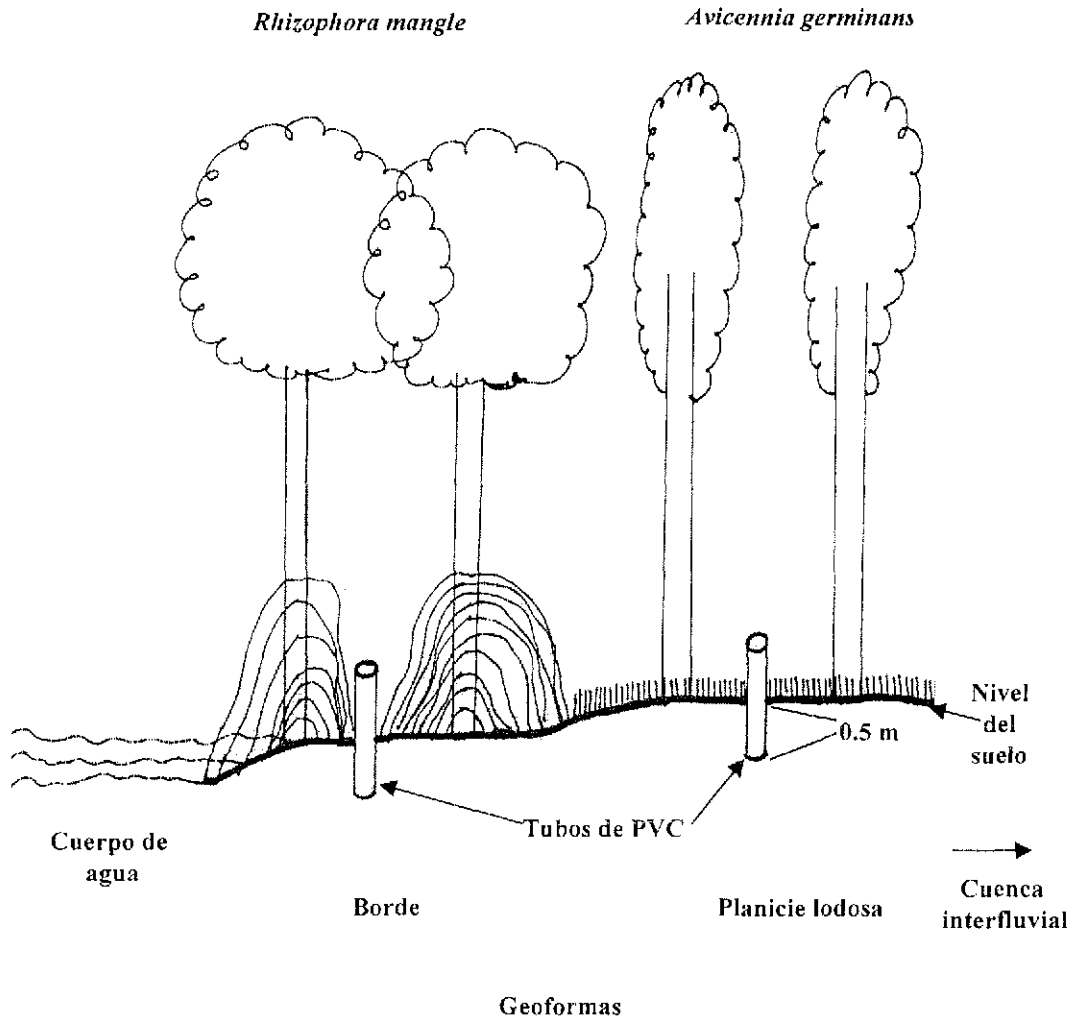


Fig. 1.3. Ubicación de las geoformas con respecto al cuerpo de agua (borde y planicie lodosa), especies en estudio (*Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*) y tubos de PVC para medir salinidad intersticial y nivel de agua en cada geoforma.

lodosa. Este ambiente es producto del flujo de agua y de los sedimentos finos inorgánicos que acarrea. Conforme se acumulan los sedimentos se construye una planicie sujeta a las fluctuaciones del nivel de agua por marea y/o durante la época húmeda. El flujo de agua es relativamente lento, lo que facilita la deposición de los sedimentos finos. En esta geoforma predomina *Avicennia germinans*. El suelo está menos húmedo en la época seca y con marea baja. La concentración de oxígeno es generalmente baja, aún durante la época seca (Thom, 1967). Por último, la cuenca interfluvial se localiza en suelos más altos, con respecto al borde y la planicie lodosa, y por tanto mejor drenados y en ella el aporte de agua continental reduce en general la concentración salina. Por otra parte, los suelos tienen un mayor contenido de materia orgánica proveniente de las plantas que crecen en esta geoforma (Thom, 1967). El manglar de la Laguna de La Mancha está

compuesto principalmente por *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*. *Conocarpus erectus* está presente, pero de manera localizada y escasa en terrenos más elevados y alejados del borde de agua (Novelo-Retana, 1978, Rico-Gray, 1979). En las zonas menos salinas y más altas es frecuente encontrar a *Acrostichum aureum* (Novelo-Retana, 1978), uno de los dos helechos de los manglares presentes en México (López-Portillo, com. per.). Otras especies presentes son *Batis maritima*, *Sesuvium maritimum*, *Tillandsia ionantha*, *Fimbristylis castanea*, *Brassalova nodosa* (Rico-Gray, 1979). El Cuadro 1.1 muestra las características estructurales de las especies arbóreas del manglar en un sitio cercano a la barra.

Cuadro 1.1. Características estructurales de las especies arbóreas del manglar (Rico-Gray, 1979).

Especie	Frecuencia relativa (%)	Dominancia relativa (%)	Altura promedio (m)	Altura mínima-máxima (m)
<i>Rhizophora mangle</i>	33	24	8.3	4-10.5
<i>Avicennia germinans</i>	37	42	10.0	3-12.0
<i>Laguncularia racemosa</i>	28	31	8.4	3-11.0
<i>Conocarpus erectus</i>	1	2	4.8	4-5.5

## ANTECEDENTES

La mayoría de los manglares se desarrollan en ambientes salobres lo que representa un problema para la toma de agua de las especies de manglar. El paso de agua a través de la membrana celular es un proceso pasivo (Taiz y Zeiger, 1991). Sin embargo, las plantas que se establecen en ambientes salinos deben generar potenciales hídricos más negativos que el del substrato (Scholander, 1968; Smith *et al.*, 1989), lo que frecuentemente logran a través de la acumulación de solutos orgánicos (Naidoo, 1985; Ball, 1996). De esta manera reducen el potencial hídrico celular y generan un gradiente de concentración que permite el flujo de agua ultrafiltrada de las raíces hacia el xilema, para finalmente pasar a la atmósfera como consecuencia de la transpiración (Scholander *et al.* 1962, 1966; Scholander, 1968; Moon *et al.* 1986).

El potencial hídrico ( $\Psi$ ) y la conductancia estomática ( $g_s$ ) de las especies de manglar se evalúan principalmente considerando el efecto de la salinidad. Otros factores importantes del estado hídrico de la planta como el nivel de inundación ( $NA$ , que junto con la salinidad afectan la disponibilidad de agua en el suelo), la radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ), la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire ( $DPV$ ), la humedad relativa ( $HR$ ), la temperatura foliar ( $T_f$ ) y la temperatura del aire ( $T_a$ ), también han sido explorados. Los estudios bajo condiciones controladas han permitido evaluar el efecto individual y la interacción de dos o más factores sobre  $\Psi$  y  $g_s$ . Los estudios de campo han permitido un acercamiento al comportamiento de intercambio

gaseoso y del estado hídrico de la planta considerando las variaciones no sólo diurnas, sino también estacionales (Theuri *et al.*, 1999) y en diferentes localidades (Lin y Sternberg, 1992b).

### Salinidad

Las estimaciones del potencial hídrico y las tasas de transpiración pusieron de manifiesto los valores reducidos en estas variables en manglares al compararlos con glicófitas (Scholander *et al.*, 1962, 1965, 1966; Björkman *et al.*, 1988; Sternberg *et al.*, 1991). La conductancia estomática fue de  $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en *Xanthium sp.* una planta que crece cerca de los manglares y la de *Avicennia marina* de  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; el potencial hídrico de *Premna obtusifolia* fue de  $-0.5 \text{ MPa}$  y el de *Avicennia marina* de  $-4.0 \text{ MPa}$  (Björkman *et al.*, 1988). Las especies de manglar registraron un decremento en  $\Psi$  (Downtown, 1982; Drennan y Pammenter, 1982; Naidoo, 1986, 1987, Suárez *et al.*, 1998) y  $g_s$  (Drennan y Pammenter, 1982; Ball y Farquhar, 1984b; Naidoo, 1986, 1987; Lin y Sternberg, 1993; Sobrado, 1999) al incrementarse la salinidad del medio. Se ha propuesto que el efecto de la salinidad sobre estos procesos está mediado por los bajos potenciales osmóticos, más que por la salinidad en sí (Naidoo, 1986). Probablemente la salinidad reduce la toma de nitrógeno, al mismo tiempo que éste es utilizado para realizar el ajuste osmótico, afectando negativamente el crecimiento de la planta (Naidoo, 1987). En *Avicennia* la adaptación a suelos hipersalinos se obtiene incrementando la concentración de solutos (Suárez *et al.*, 1998; Naidoo, 1985) y la elasticidad de las células permitiéndole a la planta tomar agua y mantener la turgencia (Suárez *et al.*, 1998). En *Rhizophora*, se lograría a través de una ligera deshidratación de los tejidos (Naidoo, 1985). Aún cuando la mayor salinidad tiene un efecto negativo, las especies de manglar pueden desarrollar tasas fotosintéticas (Clough y Sim, 1989) y conductancias estomáticas altas en condiciones favorables de campo (Becker *et al.*, 1997).

### Inundación

Otro factor importante en las condiciones ambientales en las que se desarrollan los manglares es la inundación. Los suelos inundados presentan una menor concentración de oxígeno (Ball, 1996) afectando el proceso de respiración aeróbica, lo que posiblemente resulta en una disminución de los canales de agua y en menor conductancia hidráulica (Lambers *et al.*, 2000) disminuyendo  $\Psi$  y  $g_s$ .  $\Psi$  y  $g_s$  de *Bruguiera gymnorrhiza* disminuyeron cuando se expuso durante más tiempo a condiciones de inundación, indicando que los estomas se cierran al disminuir  $\Psi$  (Naidoo, 1984). Las condiciones de inundación prolongada tienen efectos semejantes a los de la reducción en la disponibilidad de agua, como se registró en *A. marina*. Tanto  $\Psi$  como  $g_s$  disminuyeron en condiciones de drenado indicando que se reduce el aporte de agua a la planta (Naidoo *et al.*, 1997).

### Salinidad e inundación

Algunos trabajos han evaluado la respuesta conjunta de estas variables. En experimentos de laboratorio,  $g_s$  disminuyó bajo condiciones de inundación (nivel de agua de 5 cm por arriba de la superficie del suelo) y salinidad (un tercio de agua de mar) tanto en *A. marina* como en *R. mucronata*; mientras que  $\Psi$  fue más negativo al incrementarse la salinidad en ambas especies ( $-5.7$  a  $-8.5 \text{ MPa}$  en *A. marina*;  $-4.6$  a  $-7.46 \text{ MPa}$  en *R. mucronata*;

Naidoo, 1985). Al parecer, la interacción de salinidad e inundación incrementan la resistencia en la raíz, disminuyendo la absorción de agua, lo que trae como consecuencia una reducción en la apertura estomática probablemente mediada por los bajos niveles de oxígeno en la raíces (Naidoo, 1985).

La salinidad y el nivel de inundación se modifican entre localidades, tipos de manglar y estaciones del año. Clough y Sim (1989) mostraron que el intercambio gaseoso fue mayor en los sitios menos salinos y con baja *DPV*. A menor escala, en sitios ubicados en una misma localidad, también se observan diferentes curvas de intercambio gaseoso. *R. mangle* mostró una disminución de  $g_s$  en manglares ribereños con respecto a manglares achaparrados ubicados en terrenos más altos (Lin y Sternberg, 1992b). Lugo *et al.* (1975) registraron diferencias en la tasa de transpiración en diferentes especies dependiendo de su posición tierra adentro. La toma de  $\text{CO}_2$  disminuyó en *Conocarpus erectus* a mediodía, mientras que esta depresión no se registró en *A. germinans* en una isla de vegetación ubicada en la planicie aluvial donde ambas especies coexisten (Smith *et al.*, 1989). *R. mangle* registró  $\Psi$  menos negativos en época húmeda con respecto a la seca, siendo más negativos en manglares ribereños que achaparrados; mientras que  $g_s$  fue mayor en los manglares ribereños que en los achaparrados en la misma época (Lin y Sternberg, 1992a).  $\Psi$  y  $g_s$  disminuyeron en *A. germinans* (Smith *et al.*, 1989) y *R. mangle* (Lin y Sternberg, 1992a) en la época seca comparada con la húmeda. Las diferencias observadas, tanto entre localidades como entre épocas, se atribuyen a la modificación en las características edáficas asociadas a la estacionalidad y topografía. Estas diferencias de  $\Psi$  y  $g_s$  implican una disponibilidad de agua diferente para cada tipo de manglar asociada a la salinidad del sitio: A mayor salinidad, menor disponibilidad de agua (Smith *et al.*, 1989, Lin y Sternberg, 1992a,b).

### **Radiación fotosintéticamente activa, diferencia de presión de vapor hoja-aire y salinidad**

La conductancia estomática está determinada de manera negativa por *DPV* (Attiwill y Clough, 1980; Ball *et al.*, 1988, Theuri *et al.*, 1999).  $T_f$ ,  $T_a$  y  $HR$  son funciones de *DPV* y junto con *RFA* influyen en  $g_s$  (Andrews *et al.*, 1984; Ball y Critchley, 1982; Andrews y Muller, 1985; Naidoo *et al.*, 1997; Theuri *et al.*, 1999).  $\Psi$  y  $g_s$  mostraron respuestas variables a lo largo del día en condiciones de campo. La tasa de transpiración de *A. marina* fue relativamente constante a altas radiaciones y no muestra cambios en  $g_s$  a lo largo del día, excepto en radiaciones mayores a  $300 \text{ W m}^{-2}$  (Attiwill y Clough, 1980).  $g_s$  es mayor por la mañana y tarde, y menor al mediodía (Miller, 1972; Smith *et al.*, 1989; Andrews *et al.*, 1984; Andrews y Muller, 1985) al incrementarse la demanda evapotranspirativa (Andrews y Muller, 1985). Este decremento a mediodía también se observa en  $\Psi$  (Smith *et al.*, 1989; Theuri *et al.*, 1999). También se registraron comportamientos oscilatorios que se refieren a variaciones cíclicas detectadas durante el día en diferentes procesos fisiológicos (por ejemplo, intercambio de  $\text{CO}_2$ , transpiración) y que están acopladas a las oscilaciones cíclicas en las condiciones ambientales (por ejemplo temperatura del aire, diferencia de presión de vapor aire-hoja). Los intervalos de las oscilaciones cíclicas pueden ser de menos de 10 minutos o presentarse cada 30-50 minutos (Naidoo y von Willer, 1994).  $g_s$  oscilatoria de *R. stylosa* se asoció a las variaciones en  $T_f$  en condiciones de campo (Andrews y Muller, 1985), mientras que  $\Psi$  y  $g_s$  de *A. geminans* en condiciones de laboratorio son generadas por cualquier factor que

altere el sistema hidráulico de la planta como el potencial osmótico del sustrato, la temperatura de la raíz o su escisión (Naidoo y von Willer, 1994).

Se han realizado estudios de laboratorio para evaluar la respuesta de las plantas ante la combinación de diferentes variables ambientales y edáficas. *R. apiculata* y *R. stylosa* reducen  $g_s$  al incrementarse la salinidad del medio y esta reducción es más drástica cuando se reduce  $HR$  (Ball *et al.*, 1997) Algo similar se observó, en condiciones de laboratorio, en *A. marina* y *Aegiceras corniculatum* al reducirse  $g_s$  ante el incremento en la salinidad y  $DPV$  (Ball y Farquhar, 1984a).

### Ácido abscísico

Además de responder a las condiciones ambientales, los estomas están regulados por factores endógenos como las hormonas. El ácido abscísico (*ABA*), una fitohormona, cruza la membrana de la planta y se acumula en el suelo (Kozlowski y Pallardy, 1997). La concentración de *ABA* en el suelo se incrementa cuando éste pierde humedad, lo que podría ser detectado por las raíces de las plantas. En los suelos salinos la actividad microbiana es inhibida, no hay descomposición del *ABA* y por tanto su concentración aumenta. Al disminuir la humedad del suelo (o al aumentar la salinidad), las raíces translocan *ABA* hacia el xilema y su concentración aumenta en las hojas, donde también es producido en el citoplasma de las células del mesófilo. En las hojas deshidratadas el *ABA* es transportado a la epidermis y por un mecanismo que no está claro, genera el cierre estomático (Kozlowski y Pallardy, 1997; Lambers *et al.*, 2000). Es posible que este mecanismo también exista en las especies de manglar, porque se ha encontrado en altas concentraciones en las hojas (Farnsworth y Farrant, 1998), pero no hay literatura publicada al respecto.

## PRESENTACIÓN DE LA TESIS

La investigación se realizó a través del desarrollo de dos partes. La primera de ellas, presentada en el Capítulo 2, consistió en probar la hipótesis de zonación metabólica en términos de potencial hídrico y conductancia estomática durante un ciclo anual de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*, especies con mecanismos diferentes de eliminación de sales, en el borde y la planicie lodosa en un sitio de la laguna. Se rechazó la hipótesis de zonación metabólica propuesta por Lugo *et al.* (1975) en términos del potencial hídrico y la conductancia estomática. El potencial hídrico y la conductancia estomática de *A. germinans*, más tolerante a la salinidad, abarcaron un intervalo mayor de valores que los de *R. mangle*, lo que explica por qué *A. germinans* domina en la planicie lodosa, pero no explica por qué *R. mangle* domina en el borde.

En la segunda parte del trabajo, presentada en el Capítulo 3, se estudió el cambio en la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar de *Rhizophora mangle* en dos geofomas contrastantes (el borde y la planicie lodosa) en un gradiente de salinidad espacial y temporal. Se encontró una correlación positiva entre la proporción de estomas abiertos y la conductancia estomática. La proporción de estomas abiertos se incrementó con la salinidad y disminuyó con el nivel de inundación. La densidad estomática se incrementó con la salinidad y hacia los sitios ubicados al sur de la laguna. No hubo diferencias en el área foliar en el gradiente de salinidad. Las diferencias

entre geoformas en las tres variables no fueron consistentes con el incremento en la salinidad en la planicie lodosa. Por último, en el Capítulo 4, se presenta un recuento de los resultados obtenidos en los dos capítulos anteriores en términos de la zonación metabólica y se plantean otras posibles variables que influyan en la zonación metabólica.

Potencial hídrico y conductancia estomática de dos especies arbóreas de manglar (*Avicennia germinans* (L.) L. y *Rhizophora mangle* L.) en dos ambientes geomorfológicos



## Resumen

Las especies de manglar se distribuyen en bandas alrededor del cuerpo de agua, dando lugar a una zonación. En la laguna de La Mancha, el borde está dominado por *Rhizophora mangle* y la planicie lodosa por *Avicennia germinans*. Se puso a prueba la hipótesis de la zonación metabólica propuesta por Lugo *et al.*, 1975, en la que se plantea que el potencial hídrico y la conductancia estomática disminuirán tierra adentro en ambas especies de mangle y serán comparativamente mayores para la especie dominante en la geoforma respectiva. Para tal fin, se midió el potencial hídrico y la conductancia estomática de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* en un sitio y dos geoformas diferentes (borde y planicie lodosa) durante un ciclo anual.

En relación con las variaciones a lo largo del día, el potencial hídrico de *A. germinans* varió entre  $-6.5$  y  $-2.0$  MPa y el de *R. mangle* entre  $-4.5$  y  $-2.0$  Mpa. El potencial hídrico diurno mostró una curva típica de déficit hídrico, más negativo a mediodía, excepto en agosto cuando la humedad del aire y la precipitación pluvial fueron altas. Se registraron variaciones significativas en la conductancia estomática diurna de *A. germinans* pero no en *R. mangle*. Los valores máximos promedio de conductancia estomática fueron mayores en *A. germinans* ( $884 \pm 1.5$  mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) que en *R. mangle* ( $278 \pm 0.24$  mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Estos valores, que son de los más altos en relación con otros datos publicados, indican que ambas especies pueden incrementar su conductancia estomática cuando aumenta la humedad atmosférica y la radiación lumínica.

El potencial hídrico de *A. germinans* y *R. mangle* se relacionaron negativamente con la diferencia de presión de vapor aire-hoja y la salinidad indicando que ambas especies responden de manera similar a las condiciones ambientales. La conductancia estomática de *A. germinans* aumentó con la radiación fotosintéticamente activa y disminuyó con el nivel de agua, la salinidad y la diferencia de presión de vapor. La conductancia estomática de *R. mangle* se relacionó positivamente con la radiación fotosintéticamente activa y negativamente con el nivel de agua. Las variaciones del potencial hídrico y la conductancia estomática se atribuyeron a las variaciones en las condiciones ambientales diurnas (diferencia de presión de vapor aire-hoja y radiación fotosintéticamente activa) y estacionales (salinidad y nivel de agua).

En relación con las geoformas, los potenciales hídricos de *A. germinans* y *R. mangle* fueron más negativos en la planicie lodosa en el mes seco (mayo). El potencial hídrico de *A. germinans* fue generalmente más negativo que el de *R. mangle* en ambas geoformas. La conductancia estomática de *A. germinans* fue menor en la planicie lodosa, pero la de *R. mangle* fue similar entre geoformas.

Los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis de la zonación metabólica. La distribución de las especies se discute en términos de su tolerancia fisiológica a través de los mecanismos de regulación de sales y otros posibles factores que la determinan.

## INTRODUCCIÓN

Una característica común de los manglares es que las especies vegetales se distribuyen en bandas con relación al cuerpo de agua que bordean, dando lugar a una zonación que ha sido intensamente estudiada (e.g. Davis, 1940; López-Portillo y Ezcurra, 1989a,b; Bunt, 1996), aunque también se han reportado manglares que no presentan esta zonación (Ramírez-García y Segura-Zamorano, 1994). La distribución y fisonomía de los manglares puede entenderse a la luz de los procesos geomorfológicos, es decir, de los procesos hidrodinámicos y de sedimentación que interactúan generando un paisaje en cambio constante (Thom, 1982; Kench, 1999). Los patrones de distribución de especies observados en los manglares responden en gran medida a las condiciones externas de sedimentación, microtopografía, hidrología y geoquímica que generan distintos ambientes geomorfológicos. Ejemplos de estos son el borde, la planicie lodosa y las cuencas interfluviales (Thom, 1967). En ellos se establecen diferentes comunidades de bosques prácticamente monoespecíficos (el borde y la planicie lodosa) o mixtos (la cuenca interfluvial) (Thom, 1967, López-Portillo y Ezcurra 1989b).

Los manglares se desarrollan en zonas tropicales con temperaturas, humedad y radiación altas en un ambiente salino y frecuentemente inundado. Cuando aumenta la salinidad del medio disminuye la disponibilidad de agua en el suelo y la planta genera potenciales hídricos ( $\Psi$ ) más negativos para extraer agua y reduce su conductancia estomática (Naidoo, 1984, 1985; Ball, 1996) Debido a ello, las especies de manglar pueden generar potenciales hídricos muy negativos ( $-2.5$  a  $-6$  MPa) y conductancias estomáticas menores (alrededor de  $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en comparación con las glicófitas (e. g. Sternberg *et al.*, 1991; Sobrado, 1999).

Al interactuar con la salinidad y la inundación, las variables atmosféricas modulan las relaciones hídricas y el ritmo de crecimiento de la planta (Ball y Farquhar, 1984a; Ball, 1988a,b; Ball *et al.*, 1988; Björkman *et al.*, 1988; Ball *et al.*, 1997). En este sentido, durante el día se incrementa la temperatura, la radiación y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire y disminuye la humedad del aire: estos cambios incrementan la demanda evaporativa de la atmósfera. El potencial hídrico y la conductancia estomática en las especies de manglar son mayores por la mañana y la tarde y disminuyen hacia mediodía a consecuencia del incremento en la demanda evaporativa (Miller, 1972; Andrews y Muller, 1985; Smith *et al.*, 1989). El efecto negativo que tiene el incremento en la demanda evaporativa se acentúa al combinarse con una mayor salinidad (Ball y Farquhar, 1984a; Ball *et al.*, 1997).

Las características ambientales se modifican entre sitios (los sitios contiguos con diferentes asociaciones de manglar difieren en las características del sustrato) y durante las estaciones del año (en la época seca la demanda evaporativa es mayor y la disponibilidad de agua del suelo disminuye en relación con la época húmeda). El potencial hídrico y la conductancia estomática de los mangles se reducen como consecuencia de la mayor demanda evaporativa a mediodía y en la época de seca, especialmente en los sitios de mayor salinidad (Smith *et al.*, 1989; Lin y Sternberg, 1992a; Theuri *et al.*, 1999).

Las especies arbóreas de manglar cuentan con atributos morfológicos y fisiológicos que les permiten crecer en estos ambientes costeros en donde uno de los factores ambientales de mayor importancia es la salinidad. Ésta no sólo está asociada al desarrollo, la estructura y la distribución del manglar (Vázquez-Yanes, 1971, Cintrón *et*

*al.*, 1978, Bunt *et al.*, 1982) sino que también repercute en procesos fisiológicos como el potencial hídrico (Scholander *et al.*, 1962, 1966; Ball, 1988b; Björkman *et al.*, 1988), la conductancia estomática (Ball *et al.*, 1988; Björkman *et al.*, 1988; Ball y Farquhar, 1984a,b; Clough y Sim, 1989; Werner y Stelzer, 1990) y la fotosíntesis (Ball, 1988b; Ball *et al.*, 1988; Björkman *et al.*, 1988; Ball y Farquhar, 1984a,b; Clough y Sim, 1989; Werner y Stelzer, 1990; Lin y Sternberg, 1992c) Las especies de manglar registran valores diferentes para cada una de estas variables. Por ejemplo, el potencial hídrico es más negativo en *Avicennia* que en *Rhizophora* (Scholander *et al.*, 1966; Björkman *et al.*, 1988). Se ha sugerido que las diferencias en las características fisiológicas influyen en la distribución y desarrollo de los mangles de acuerdo a su nivel de tolerancia a las variables ambientales (Mizrachi *et al.*, 1980; Björkman *et al.*, 1988; Clough y Sim, 1989; Lin y Sternberg, 1992b; Ball y Pidsley, 1995; Ball, 1996).

Las tasas de transpiración y la conductancia estomática en los manglares son menores que en las plantas glicófitas (Ball, 1996), sin embargo, los resultados reportados por Becker *et al.* (1997) contradicen lo anterior: la conductancia estomática de una especie excretora (*Avicennia cf. alba*) alcanzó  $400 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  que es cuatro veces mayor a la de *R. apiculata* en el mismo sitio de estudio y el doble del máximo reportado en hojas soleadas de otras especies de mangle (Ball, 1996). Esto indicaría que las especies de manglar pueden aprovechar las condiciones favorables (baja salinidad y alta humedad relativa) para incrementar el intercambio gaseoso (Becker *et al.*, 1997).

Lugo *et al.* (1975) sugirieron que cada especie maximiza su tasa fotosintética en un hábitat particular y así tiene una ventaja competitiva que le permite desplazar a otras especies asociadas (ver Capítulo 1). Desde esta perspectiva, sugieren que la zonación en el manglar tiene una base metabólica. En el presente trabajo se pone a prueba la hipótesis de zonación metabólica utilizando como variables el potencial hídrico y la conductancia estomática de la planta. Se utilizaron estas dos variables para probar esta hipótesis ya que la fuerza que conduce la toma de agua y el intercambio gaseoso son dos de las variables más importantes y sensibles ante las condiciones de salinidad e inundación en las que se desarrollan los manglares. Considerando que la abundancia relativa de *Rhizophora mangle* es mayor en el borde, con menor salinidad, y que la de *Avicennia germinans* es mayor en la planicie lodosa, de mayor salinidad, y que las condiciones ambientales no son iguales a lo largo del ciclo anual se planteó la siguiente hipótesis:

El potencial hídrico y la conductancia estomática serán comparativamente mayores para la especie dominante en la geoforma respectiva, es decir,  $\Psi$  y  $g_s$  de *R. mangle* serán mayores en el borde, mientras que  $\Psi$  y  $g_s$  de *A. germinans* serán mayores en la planicie lodosa.

Esto es porque el incremento en  $g_s$  le facilitaría a la planta obtener una mayor cantidad de  $\text{CO}_2$  (Clough y Sim 1989; Lin y Sternberg, 1993; Ball y Sobrado, 1998); mientras que  $\Psi$  menos negativo le facilitaría obtener agua con un costo energético menor (Ball y Sobrado, 1998) al no tener que acumular gran cantidad de solutos para aumentar el potencial osmótico.

Con base en lo anterior se pueden enunciar las siguientes hipótesis particulares:

1) La conductancia estomática y el potencial hídrico de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* disminuyen hacia mediodía como resultado del incremento en la demanda evapotranspirativa.

2) La conductancia estomática y el potencial hídrico de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* disminuyen hacia la época seca como resultado del incremento en la demanda evapotranspirativa y de la salinidad.

3) La conductancia estomática y el potencial hídrico de *A. germinans* y *R. mangle* disminuyen del borde hacia la planicie lodosa como resultado del incremento en la salinidad.

#### Objetivo general

Determinar el potencial hídrico y la conductancia estomática de dos especies de manglar en dos geoformas durante un ciclo anual, a través de los siguientes objetivos particulares:

1) Relacionar el potencial hídrico y la conductancia estomática diarios de *A. germinans* y *R. mangle* con la temperatura y humedad relativa del aire, la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire y la radiación fotosintéticamente activa en un ciclo anual.

2) Relacionar el potencial hídrico y la conductancia estomática con la salinidad intersticial y el nivel de agua en el borde y la planicie lodosa en un ciclo anual para abarcar las diferentes épocas del año.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio y selección de individuos

El sitio de estudio se encuentra en la sección norte de la laguna de La Mancha, a aproximadamente 1 km de la boca-barra (Fig. 1.2, Pág. 6). En este sitio se pueden distinguir dos geoformas contiguas: el borde y la planicie lodosa (Fig. 1.3; Pág. 7). En cada geoforma y en cada fecha de muestreo y sesión de medición, se escogieron dos individuos diferentes de *R. mangle* y dos de *A. germinans* cuyas alturas no fueran menores de 4 m lo que indicaba que eran individuos adultos reproductivos. Se trabajó con dos individuos debido a las limitaciones técnicas del equipo y el tiempo de muestreo. Los individuos fueron diferentes en cada fecha de muestreo para tener independencia de datos en el análisis estadístico de los mismos. La distancia entre los individuos de las dos especies en cada geoforma no fue mayor de 20 m. Se efectuaron seis muestreos durante un ciclo anual que correspondieron a los meses de septiembre y noviembre de 1996, y febrero, principio y final de mayo, y agosto de 1997 para abarcar las diferentes condiciones ambientales que se presentan en la zona.

### VARIABLES AMBIENTALES

Se midió la humedad relativa ( $HR$ , %), temperatura del aire ( $T_a$ , °C) y la radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con un porómetro LI-1600 (LiCOR, Nebraska, E.U.A.). Estas lecturas se efectuaron de las 08:00 a las 20:00 h en intervalos de dos horas, en dos días consecutivos y en cada una de las seis fechas de muestreo. Se decidió tomar mediciones a lo largo del día porque no se sabía *a priori* cuándo se

encontrarían los máximos de conductancia estomática. La salinidad intersticial se midió con un conductivímetro YSI 30 (YSI, Yellow Springs, Ohio, E. U. A.). Para medir el nivel de agua ( $NA$ ) y la salinidad intersticial en cada geoforma se colocaron dos piezómetros de PVC (Moreno-Casasola y Vázquez, 1999) de 1.5 m de largo y 0.1 m de diámetro, los cuales se enterraron 0.5 m por debajo del nivel del suelo y separados 10 m entre sí (Fig. 1.3; Pág. 7). El nivel de agua 0 cm indicó que el agua estaba a nivel del suelo. La diferencia de presión de vapor hoja-aire ( $DPV$ ) se calculó de la siguiente manera (Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992):

$$DPV = (e_{sh} - e_a) 0.1$$

donde  $e_{sh}$  es la presión de saturación a la temperatura de la hoja,  $e_a$  es la presión de vapor del aire y 0.1 es el factor de conversión de milibares a kilo Pascales.  $e_{sh}$  se obtuvo de la siguiente ecuación (Barradas, 1994):

$$e_{sh} = (6.11)10^{(7.37Th / 237.3 + Th)}$$

donde  $Th$  es la temperatura de la hoja ( $^{\circ}C$ ) y su unidad es milibares. Mientras que  $e_a$  se obtiene de la siguiente manera:

$$e_a = e_{sa}HR / 100$$

$e_{sa}$  es la presión de saturación a la temperatura del aire ( $^{\circ}C$ ) que se obtiene de la siguiente manera:

$$e_{sa} = (6.11)10^{(7.37Ta / 237.3 + Ta)}$$

donde  $Ta$  es la temperatura del aire ( $^{\circ}C$ ) y las unidades son milibares.

### Potencial hídrico y conductancia estomática

De cada individuo se utilizó una rama de la parte expuesta del dosel y la medición se realizó en las dos hojas (totalmente expandidas y aparentemente sanas) opuestas más recientes para asegurar que las hojas tuvieran la misma edad.

El potencial hídrico ( $\Psi$ , MPa) de las hojas de *R. mangle* y de las ramas apicales de *A. germinans* se determinó en dos días consecutivos y en tres periodos del día: preamanecer (05:00-06:00 h), mediodía (12:00-13:00 h) y noche (20:00-21:00 h) en cada una de las fechas de muestreo con una cámara de presión (PMS Instruments, Corvallis, Oregon).

La conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la temperatura foliar ( $T_f$ ,  $^{\circ}C$ ) se midieron con un porómetro LiCOR (LI-1600, Lincoln, Nebraska, E.U.A.). Se realizaron 7 mediciones de  $g_s$  en intervalos aproximados de dos horas, entre las 08:00 y las 20:00 h, dos días consecutivos en cada una de las fechas de muestreo.

El potencial hídrico ( $\Psi$ ) del mediodía se determinó en las mismas muestras, pero después de la medición de la conductancia estomática ( $g_s$ ). No se realizaron mediciones de  $g_s$  antes del amanecer y por la noche. Las mediciones de potencial hídrico ( $\Psi$ ) y conductancia estomática ( $g_s$ ) se hicieron simultáneamente entre las especies.

### **Análisis estadísticos**

Para analizar la variación de  $T_a$ ,  $RFA$ ,  $HR$  y  $DPV$  en función del tiempo (fechas de muestreo), se utilizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía para cada variable (Zar, 1999). Para analizar la variación de la salinidad y el nivel de agua se realizaron ANDEVAs de dos vías: fecha de muestreo y geoforma. Para la conductancia estomática ( $g_s$ ) y el potencial hídrico ( $\Psi$ ) de la planta se utilizaron ANDEVAs de cuatro vías (factores principales: fecha, hora, geoforma y especie). Cuando un factor fue significativo estadísticamente se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ; Zar, 1999). Para  $\Psi$  y  $g_s$  durante el día, las comparaciones múltiples se realizaron entre horas separando la geoforma y fecha de muestreo en cada especie. En agosto sólo fue posible obtener tres mediciones de  $g_s$ , pues la humedad relativa sobrepasó el 90% en los periodos restantes del día. Los datos de  $g_s$  en agosto y los de las 08:00 y las 19:00 h de septiembre, noviembre, febrero, principio y fin de mayo se eliminaron para balancear la matriz de datos. En el caso de los valores de la conductancia estomática ( $g_s$ ) se utilizó la raíz cuadrada de los datos para normalizarlos (Zar, 1999).

Se realizaron regresiones múltiples por pasos (*stepwise forward*) de  $g_s$  y  $\Psi$  de cada especie en función de los factores ambientales ( $NA$ , salinidad,  $HR$ ,  $T_a$ ,  $RFA$ ,  $T_f$  y  $DPV$ ) y se relacionó  $\Psi$  y  $g_s$  de cada especie mediante una regresión lineal simple. Puesto que sólo se tomaron dos mediciones de salinidad y dos de nivel del agua en cada geoforma por fecha de muestreo, se utilizaron los promedios del nivel de agua y la salinidad de cada fecha de muestreo. En la regresión múltiple de  $\Psi$  se utilizaron las mediciones de  $\Psi$  de mediodía que corresponden a los valores más negativos durante el día; para  $g_s$  se utilizaron los dos valores máximos por planta de cada día. El utilizar  $\Psi$  más negativo y  $g_s$  máxima elimina los valores cercanos a cero que obscurecerían la relación de estas variables con la variación estacional de los factores ambientales que no varían durante el día como la salinidad y nivel de agua. Las regresiones múltiples se realizaron con las variables que no estuvieron correlacionadas entre sí, para cumplir con el requisito estadístico de independencia (Zar, 1999).

## **RESULTADOS**

### **Características ambientales**

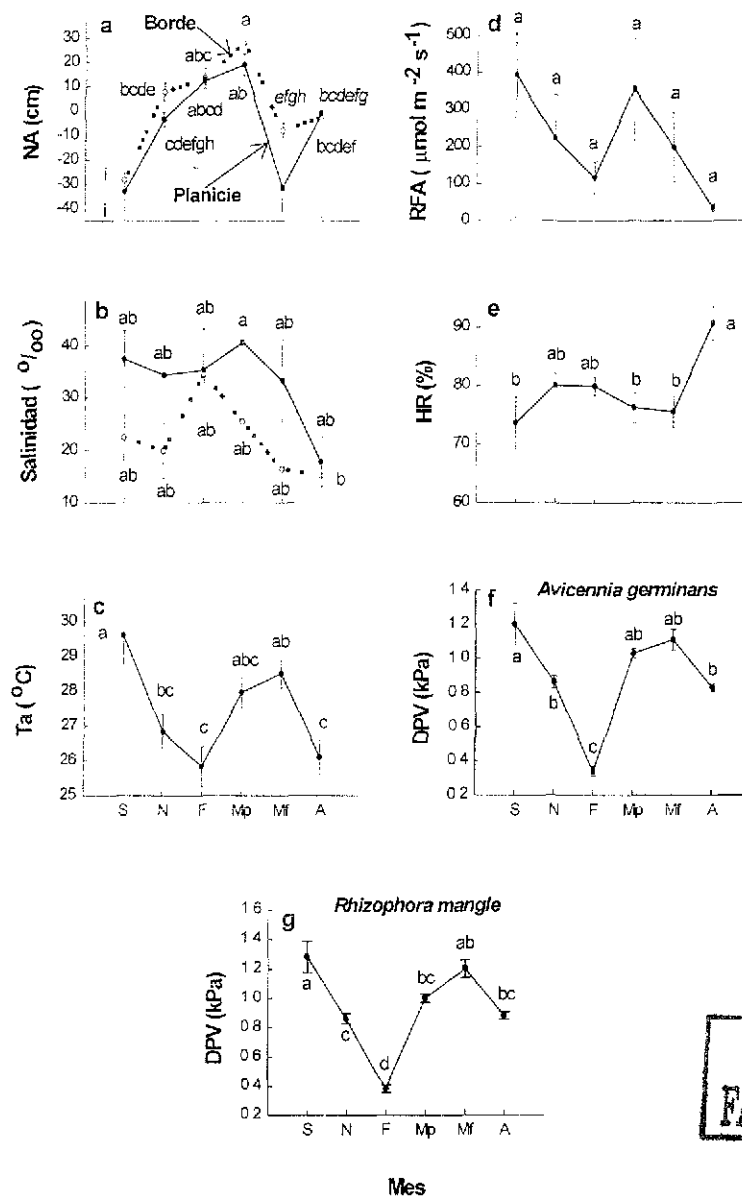
El nivel de agua fluctuó entre -40 cm y +30 cm durante el año, mostrando una tendencia de mayor inundación en el borde con respecto a la planicie lodosa, aunque el nivel de agua sólo fue significativamente mayor en el borde con respecto a la planicie lodosa a final de mayo (Cuadro 2.1; Fig. 2.1a). La salinidad fluctuó entre 12 y 44 ‰ a lo largo del año y fue mayor en la planicie lodosa con relación al borde consistentemente (Cuadro 2.1; Fig. 2.1b). El máximo de salinidad se registró a principios de mayo y disminuyó significativamente en agosto.

La temperatura del aire ( $T_a$ ), humedad relativa del aire ( $HR$ ), y la diferencia de presión de vapor aire-hoja de ambas especies ( $DPV$ ) variaron significativamente con el tiempo, mas no así la radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ) (Cuadro 2.1, Fig. 2.1c-g).  $T_a$  osciló entre 25 y 31 °C.  $T_a$  más alta se registró en septiembre y disminuyó significativamente en febrero y agosto (Fig. 2.1c).  $HR$  fluctuó entre el 70 y 100% durante el periodo de estudio.  $HR$  fue significativamente mayor en agosto que en septiembre y mayo (Fig. 2.1e).  $DPV$  varió

entre 0.3 y 1 kPa. *DPV* de ambas especies se incrementó en septiembre y mayo y disminuyó significativamente en febrero (Fig. 2.1f y g).

Cuadro 2.1. Análisis de varianza de las variables ambientales en relación a la fecha de muestreo (F) y la geoforma (G). Los niveles de significancia son: \*,  $P < 0.05$ , \*\*,  $P < 0.01$ , \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n. s., no significativo; F. V., fuente de variación; SC, suma de cuadrados; g. l., grados de libertad; CM, cuadrados medios; P, nivel de significancia; *RFA*, radiación fotosintéticamente activa; *DPVR*, diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire en *Rhizophora mangle* (*DPVR*) y en *Avicennia germinans* (*DPVA*).

Variable	F.V.	SC	g. l.	CM	F	P
Humedad relativa	F	2241.45	5	448.29	4.68	**
	Error	6318.84	66	95.74		
Temperatura del aire	F	130.3	5	26.06	6.98	***
	Error	255.52	66	38.72		
<i>RFA</i>	F	1120094	5	224018	1.99	n. s.
	Error	7406949	66	112226		
<i>DPVR</i>	F	21.2	5	4.24	30	***
	Error	3.43	242	0.142		
<i>DPVA</i>	F	21.5	5	4.3	25.4	***
	Error	4.07	242	0.168		
Salinidad	F	878.2	5	175.64	4.54	*
	G	709.59	1	709.59	18.3	**
	F*G	254.7	5	50.94	1.31	n. s.
	Error	464.64	12	38.72		
Nivel de agua	F	8069.5	5	1613.9	66.6	***
	G	386.8	1	386.8	15.9	**
	F*G	401	5	80.2	3.3	*
	Error	290.76	12	24.2		



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Fig. 2.1. Características ambientales de la zona de estudio en el sitio uno, durante los días de muestreo en las diferentes fechas. Se indica la salinidad y el nivel de agua en el borde (línea discontinua) y en la planicie lodosa (línea continua). En a y b cada punto representa el promedio de dos datos; c –e, cada punto representa el promedio de doce datos; f-g, los puntos de septiembre a febrero son el promedio de cuarenta datos, de principio de mayo, cuarenta y ocho datos, final de mayo, cincuenta y seis datos y agosto, de veinticuatro datos; todos en hojas diferentes. Las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras diferentes indican diferencias significativas estadísticamente. NA (nivel de agua), Ta (temperatura del aire), RFA (radiación fotosintéticamente activa), HR (humedad relativa del aire), DPV (diferencia de presión de vapor). S (septiembre), N (noviembre), F (febrero), Mp (principio de mayo), Mf (final de mayo), A (agosto).



### Potencial hídrico diurno

El análisis de varianza indicó que  $\Psi$  varió conjuntamente con la fecha de muestreo, la hora del día, la especie y la geoforma ocupada. Las interacciones fueron significativas excepto para la relación geoforma-hora, fecha de muestreo-geoforma-hora, especie-geoforma-hora y fecha-especie-geoforma-hora (Cuadro 2.2). La interacción significativa entre fecha-hora-especie indicó diferentes comportamientos durante el día en las diferentes fechas de muestreo entre las especies.  $\Psi$  de *A. germinans* fue generalmente mayor al de *R. mangle* en las fechas de muestreo, geoformas y hora (Fig. 2.2). En *A. germinans*  $\Psi$  varió entre  $-1.7$  y  $-6.3$  MPa mientras que en *R. mangle* varió entre  $-2.0$  y  $-4.6$  MPa (Fig. 2.2a-l). El potencial hídrico menos negativo se registró en agosto y el más negativo en mayo en ambas especies (Fig. 2.2d-l).  $\Psi$  de cada especie mostró una curva típica de déficit hídrico durante el día (interacción fecha-hora-especie; Cuadro 2.2, Fig. 2.2) observándose una disminución al mediodía. En el preamanecer y la noche se obtuvieron los valores menos negativos con respecto a los de mediodía (Fig. 2.2a-e y g-k). Sólo en agosto no hubo diferencias significativas entre el preamanecer, el mediodía y la noche (Fig. 2.2f, l). Mientras que en agosto las curvas de  $\Psi$  de *A. germinans* y *R. mangle* en el borde y la planicie lodosa se superpusieron con valores menos negativos. Estas curvas tienden a separarse y a mostrar  $\Psi$  más negativos en el resto de las fechas de muestreo, siendo más evidente en mayo. En general se puede observar que ambas se recuperan rápidamente ya que  $\Psi$  se torna menos negativo. Sólo hubo diferencias significativas entre la noche y el preamanecer en *A. germinans* en ambas geoformas en septiembre (Fig. 2.2a), a principios de mayo en el borde (Fig. 2.2d) y en la planicie lodosa a finales de mayo (Fig. 2.2e) (interacción geoforma-hora-especie, Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Análisis de varianza del potencial hídrico en relación con la fecha de muestreo (F), la geoforma (G), la hora (H) y las especies (E). Los niveles de significancia son: \*,  $P < 0.05$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n. s., no significativo. F.V., fuente de variación.

F.V.	SC	g. l.	CM	F	P
F	194.5	5	38.9	279.92	***
G	42.87	1	42.87	308.45	***
H	182.96	2	91.48	658.15	***
E	35.17	1	35.17	253.09	***
F*G	48.7	5	9.74	70.07	***
F*H	22.6	10	2.26	16.26	***
F*E	20.3	5	4.06	29.21	***
G*H	0.64	2	0.32	2.34	n. s.
G*E	4.52	1	4.52	32.55	***
H*E	5.72	2	2.86	20.58	***
F*G*H	1.8	10	0.18	1.33	n. s.
F*G*E	2.1	5	0.42	3.05	*
G*H*E	0.12	2	0.06	0.44	n. s.
F*H*E	5.3	10	0.53	3.84	***
F*G*H*E	2.1	10	0.21	1.51	n. s.
Error	70.56	504	0.14		

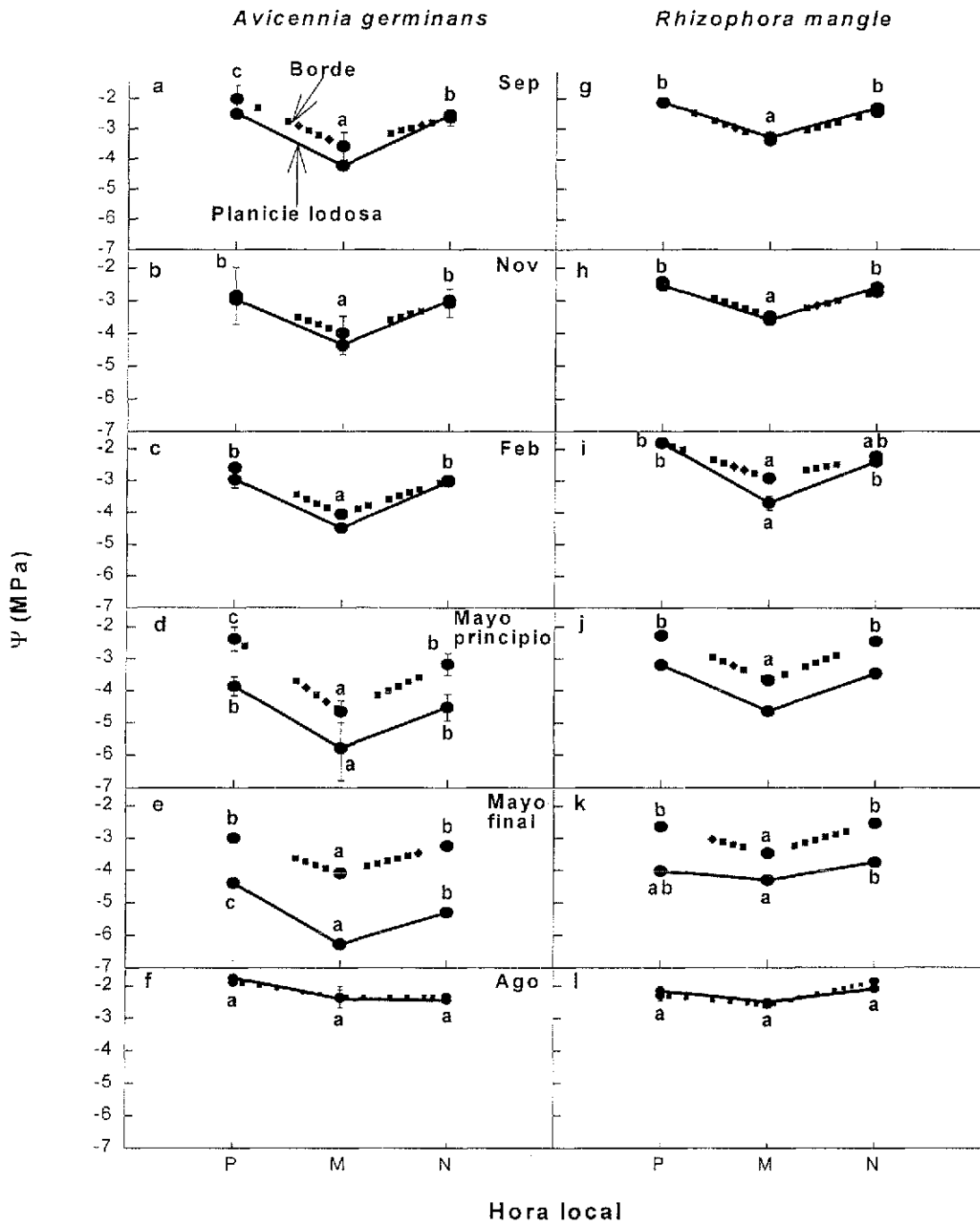


Fig. 2.2. Potencial hídrico promedio diario por hora (Y) en *Avicennia germinans* (a-f) y *Rhizophora mangle* (g-l) en relación al preamanecer (P), mediodía (M) y noche (N) en el borde (líneas discontinuas) y en la planicie lodosa (líneas continuas), en las distintas fechas de muestreo. Cada punto representa el promedio de ocho mediciones en diferentes hojas de dos individuos durante dos días (se utilizaron los mismos individuos dentro de cada fecha de muestreo pero fueron individuos diferentes entre fechas de muestreo) y las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras diferentes indican que hay diferencias estadísticamente significativas.

TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN

En *A. germinans*  $\Psi$  fue más negativo que en *R. mangle* excepto en agosto cuando  $\Psi$  de ambas especies fue muy similar (Fig. 2.2).

### Conductancia estomática diurna

El análisis de varianza (Cuadro 2.3) indicó diferencias en  $g_s$  en relación con la fecha de muestreo, la hora del día, la especie y la geoforma. Las interacciones fueron significativas excepto para la relación fecha-geoforma, fecha-geoforma-hora, fecha-geoforma-especie y fecha-especie-geoforma-hora.  $g_s$  de *A. germinans* fue mayor a la de *R. mangle* en las diferentes fechas de muestreo, geoformas y hora (Fig. 2.3). La interacción significativa geoforma-hora-especie y fecha-hora-especie, así como las comparaciones múltiples indicaron un comportamiento diferencial durante el día en las diferentes fechas de muestreo (Fig. 2.3). En *A. germinans*  $g_s$  mostró variación a lo largo del día y alcanzó un máximo de  $885 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  durante las primeras horas de la mañana en el borde a finales de mayo (Fig. 2.3e), mientras que *R. mangle* alcanzó  $278 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a mediodía, en la planicie lodosa en septiembre aunque no difirió significativamente del resto de las horas de muestreo en esa geoforma (Fig. 2.3g). *A. germinans* tuvo un pico en la mañana (septiembre y finales de mayo en el borde) (Fig. 2.3a, e), uno hacia la noche (noviembre en la planicie lodosa) (Fig. 2.3b), dos picos extremos (febrero en el borde) (Fig. 2.3c), o mantenerse constante a lo largo del día (Fig. 2.3a-e). En una misma fecha de muestreo fue posible observar diferentes comportamientos dependiendo de la geoforma, excepto a principios de mayo, cuando en ambas geoformas se observaron valores similares entre sí durante el día (Fig. 2.3d). Por otra parte, los picos que se observaron en *R. mangle* se presentaron en la mañana o hacia mediodía, pero en general  $g_s$  se mantiene constante a lo largo del día en ambas geoformas (Fig. 2.3g-k). Los valores máximos de  $g_s$  en *R. mangle* no fueron estadísticamente diferentes del resto de las horas de muestreo.  $g_s$  de *R. mangle* generalmente fue menor, hasta en tres veces, a la de *A. germinans* en ambas geoformas.

### Potencial hídrico en un ciclo anual

La interacción geoforma-especie resultó significativa, lo cual indica un comportamiento diferencial en las especies dependiendo de la geoforma en la que se presenten (Cuadro 2.2).  $\Psi$  de *R. mangle* fue menos negativo con respecto a *A. germinans* y  $\Psi$  de ambas especies disminuyó en la planicie lodosa (Fig. 2.4a).  $\Psi$  promedio diario de *A. germinans* varió entre  $-2.2$  y  $-5.3$  MPa del preamanecer a la noche a lo largo del año, mientras que el de *R. mangle* varió entre  $-2.2$  y  $-4.1$  MPa (Fig. 2.5a,b).  $\Psi$  promedio diario más negativo de *A. germinans* y *R. mangle* se presentó a finales de mayo en la planicie lodosa y el menos negativo en agosto en ambas geoformas (Fig. 2.5a,b).  $\Psi$  promedio diario de *A. germinans* disminuyó de septiembre a finales de mayo y se incrementó en agosto en ambas geoformas (Fig. 2.5a).  $\Psi$  promedio diario de *R. mangle* se mantuvo relativamente constante durante las fechas de muestreo y disminuyó significativamente en mayo en la planicie lodosa (Fig. 2.5b).  $\Psi$  promedio diario de *A. germinans* fue menos negativo en el borde que en la planicie lodosa.  $\Psi$  promedio diario de *A. germinans* difirió significativamente entre geoformas de septiembre a finales de mayo excepto en agosto (Fig. 2.5a).  $\Psi$  de *R. mangle* difirió significativamente entre geoformas en mayo (Fig. 2.5b).  $\Psi$  promedio diario de *A. germinans* fue generalmente más negativo que el de

*R. mangle* pero no fue estadísticamente diferente en septiembre y noviembre en el borde y en agosto en ambas geoformas (Fig 2.5a,b).

Cuadro 2.3 Análisis de varianza de la conductancia estomática (raíz cuadrada) en relación con la fecha de muestreo (F), la geoforma (G), la hora (H) y las especies (E). Los niveles de significancia son: \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n. s., no significativo. F.V., fuente de variación.

F.V.	SC	g. l.	CM	F	P
F	269.92	4	67.48	4.46	**
G	281.47	1	281.47	18.62	***
H	688.84	4	177.21	11.72	***
E	4447.93	1	4447.93	294.27	***
F*G	115.96	4	28.99	1.91	n. s.
F*H	2152.32	16	134.52	8.9	***
F*E	150.96	4	37.74	2.49	*
G*H	207.24	4	51.81	3.42	**
G*E	204.45	1	204.45	13.52	***
H*E	192.84	4	48.21	3.18	*
F*G*H	344.16	16	21.51	1.42	n. s.
F*G*E	7.64	4	1.91	0.12	n. s.
F*H*E	440.32	16	27.52	1.82	*
G*H*E	180.68	4	45.17	2.98	*
F*G*H*E	252	16	15.75	1.04	n. s.
Error	4291.24	284	15.11		

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

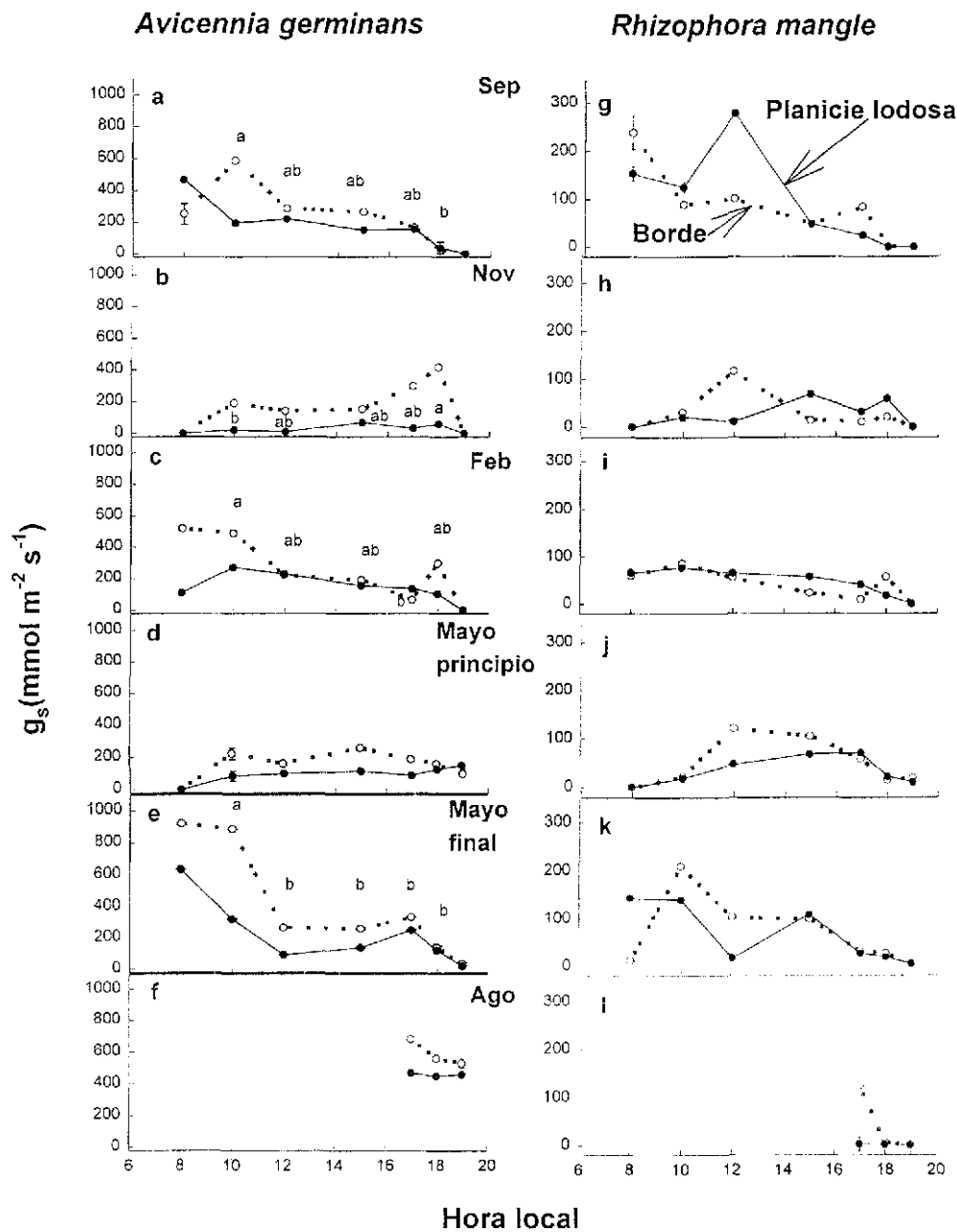


Fig. 2.3. Conductancia estomática promedio diaria por hora ( $g_s$ ) en *Avicennia germinans* (a-f) y *Rhizophora mangle* (g-l) en relación a las diferentes horas del día en las distintas fechas de muestreo en el borde (líneas discontinuas) y en la planicie lodosa (líneas continuas). Cada punto representa el promedio de cuatro mediciones en diferentes hojas de dos individuos durante dos días (se utilizaron los mismos individuos en cada fecha de muestreo pero fueron individuos diferentes entre fechas de muestreo) y las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas. El muestreo de  $g_s$  correspondiente al mes de agosto no se consideró en el análisis estadístico.

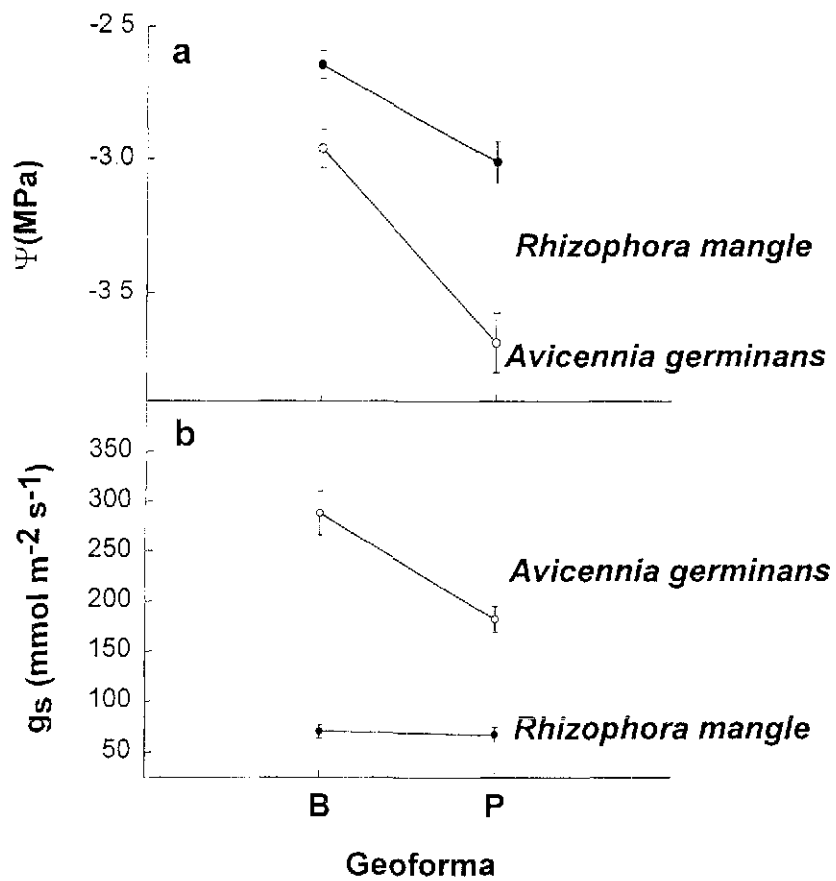


Fig. 2.4. Potencial hídrico ( $\Psi$ ) (a) y conductancia estomática ( $g_s$ ) (b) promedio durante las seis fechas de muestreo en *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* en las dos geoformas: Borde (B) y planicie lodosa (P). Las barras verticales indican un error estándar.

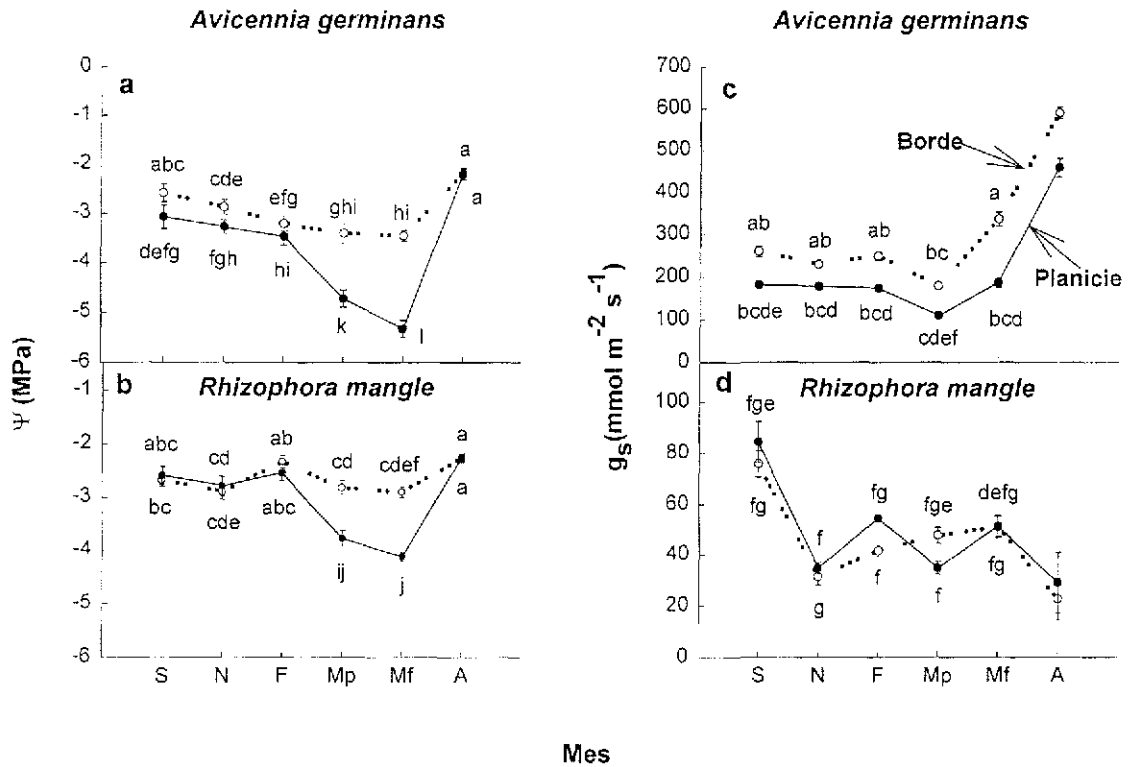


Fig. 2.5 Potencial hídrico ( $\Psi$ ) y conductancia estomática ( $g_s$ ) promedio diaria en *Avicennia germinans* (a y c, respectivamente) y *Rhizophora mangle* (b y d, respectivamente) en el borde (líneas discontinuas) y en la planicie lodosa (líneas continuas) en un ciclo anual. La escala de  $g_s$  es diferente en cada especie. S (septiembre), N (noviembre), F (febrero), Mp (principio de mayo), Mf (final de mayo), A (agosto). Cada punto de  $\Psi$  es el promedio de tres lecturas (preamanecer, mediodía y noche) de dos días seguidos; y cada punto de  $g_s$  es el promedio de cinco lecturas (cada dos horas) en dos días seguidos. Las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras diferentes indican que hay diferencias estadísticamente significativas. El muestreo de  $g_s$  correspondiente al mes de agosto no se consideró en el análisis estadístico.

### Conductancia estomática en un ciclo anual

La interacción geoforma-especie fue significativa (Cuadro 2.3) indicando que  $g_s$  de cada especie es diferente en cada geoforma (Fig. 2.4b).  $g_s$  de *A. germinans* disminuyó notablemente hacia la planicie lodosa mientras que esta disminución no se observó en *R. mangle* (Fig. 2.5b).  $g_s$  promedio diaria mensual de *A. germinans* varió entre 109 y 336  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a lo largo del año y la de *R. mangle* fluctuó entre 31 y 84  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 2.5c-d). La menor  $g_s$  promedio diaria de *A. germinans* se registró a principios de mayo en la planicie lodosa aunque no difirió significativamente de septiembre a finales de mayo en la planicie lodosa. La mayor  $g_s$  promedio diaria de *A. germinans* se registró a finales de mayo en el borde y no difirió significativamente de septiembre a febrero en el borde. La menor  $g_s$  promedio diaria de *R. mangle* se registró en noviembre en el borde que no difirió significativamente de septiembre y finales de mayo en ambas geoformas. La

mayor  $g$ , promedio diaria de *R. mangle* se registró en septiembre en el borde aunque no difirió significativamente del resto de las fechas de muestreo en ambas geoformas.  $g$ , promedio diaria de *A. germinans* fue significativamente menor en la planicie lodosa que en el borde únicamente a finales de mayo y la de *R. mangle* fue significativamente mayor en la planicie lodosa que en el borde en noviembre (Fig. 2.5c,d).  $g$ , promedio diaria de *A. germinans* fue consistentemente mayor que la de *R. mangle* en las diferentes fechas de muestreo excepto en septiembre y principios de mayo en la planicie lodosa donde no se observaron diferencias significativas (Fig. 2.5c,d).

### Relación entre potencial hídrico, conductancia estomática y factores ambientales

Potencial hídrico de *Avicennia germinans*. El análisis de regresión múltiple de  $\Psi$  de *A. germinans* mostró que la salinidad y  $DPV$  fueron los mejores predictores para  $\Psi$  (Cuadro 2.4; Fig. 2.6a-h). En *A. germinans*  $\Psi$  varió entre  $-1.0$  MPa a una salinidad de  $15$  ‰ y disminuyó a  $-7.0$  MPa a una salinidad de  $33$  ‰ (Fig. 2.6b).  $\Psi$  disminuyó al incrementarse  $DPV$  (Fig. 2.6g).  $\Psi$  más negativo ( $-6.8$  MPa) se registró cuando  $DPV$  alcanzó  $1.3$  kPa (Fig. 2.6g). El resto de las variables no contribuyeron al modelo de manera significativa. El modelo de  $\Psi$  de *A. germinans* fue el siguiente:

$$\Psi = -0.34 DPV - 0.64 \text{ salinidad} \quad (\text{Ec. 2.1})$$

$$r^2 = 0.53 \quad F = 35.6 \quad P < 0.0001 \quad n = 96$$

Cuadro 2.4. Efecto de las variables ambientales sobre el potencial hídrico (MPa) de *Avicennia germinans*.  $DPV$ , diferencia de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire;  $NA$ , nivel de agua,  $Ta$ , temperatura del aire,  $P$ , nivel de significancia.

Variable	Coefficiente	Error estándar	$t$	$P$	$r^2$ acumulada
Constante	-	-	-	0.07	-
Salinidad	-0.64	0.07	9.3	<0.0001	0.44
$DPV$	-0.34	0.08	4.7	<0.0001	0.53
$NA$	-	-	-	0.09	-
$Ta$	-	-	-	0.75	-



*Avicennia germinans*

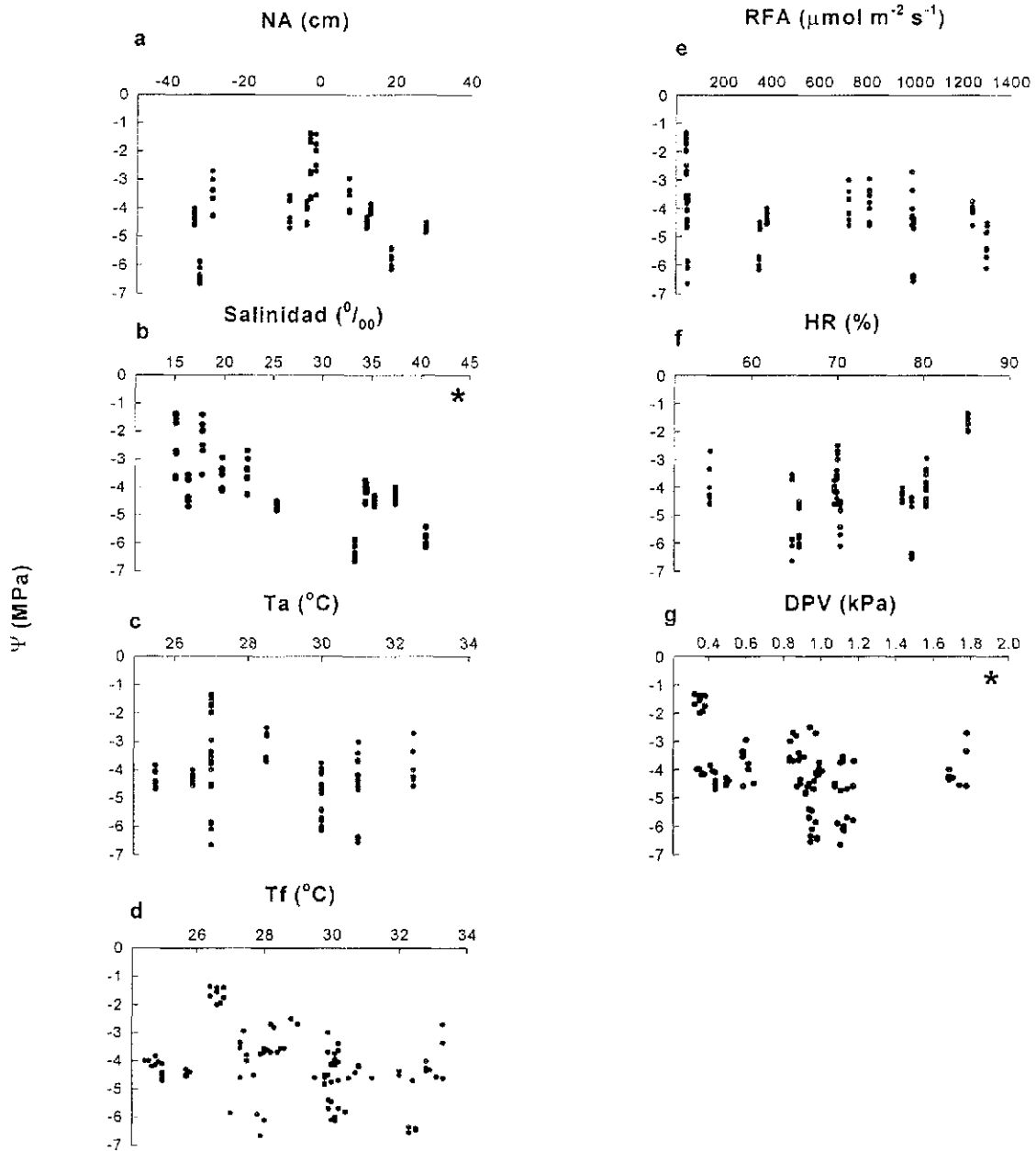


Fig. 2.6. Potencial hídrico del mediodía ( $\psi$ ) en *Avicennia germinans* en relación con el nivel de agua (a), la salinidad (b), la temperatura del aire (c), la temperatura foliar (d), la radiación fotosintéticamente activa (e), la humedad relativa del aire (f) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (g). NA (nivel de agua),  $T_a$  (temperatura del aire),  $T_f$  (temperatura foliar), RFA (radiación fotosintéticamente activa), HR (humedad relativa), DPV (diferencia de presión de vapor hoja-aire).  $n = 96$ . El asterisco indica las variables significativas en la regresión múltiple

*Na* varió entre -40 cm y +30 y  $\Psi$  disminuyó hasta -6.8 MPa cuando *Na* estuvo tanto por arriba como por abajo del nivel en suelo (Fig. 2.6a). *Ta* y *Tf* estuvieron correlacionadas. *Ta* y *Tf* oscilaron entre los 25 y 33°C y  $\Psi$  más negativos se registraron entre los 29 y 30°C de *Ta* (Fig. 2.6c) y entre 29 y 32°C, de *Tf* (Fig. 2.6d). *RFA* y *DPV* estuvieron correlacionadas. *RFA* se incrementó a 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aunque  $\Psi$  de *A. germinans* disminuyó hasta -6.8 MPa a *RFA* muy bajas (Fig. 2.6e). *HR* y *DPV* no fueron independientes en el análisis estadístico. *HR* varió entre 50 y 95% y  $\Psi$  disminuyó a -6.8 MPa aún bajo alta *HR* (80 %, Fig. 2.6f).

Potencial hídrico de *Rhizophora mangle*. El análisis de regresión múltiple de  $\Psi$  de *R. mangle* mostró que la salinidad y *DPV* fueron los mejores predictores (Cuadro 2.5; Fig. 2.7a-h).  $\Psi$  fue más negativo al incrementarse la salinidad y *DPV* (Fig. 2.7b, g).  $\Psi$  menos negativo fue de -2.0 MPa a una salinidad de 15 ‰ y el más negativo, -5.0 MPa, al incrementarse salinidad a 33 ‰ (Fig. 2.7b). *DPV* varió entre 0.3 y 1.5 kPa, mientras que  $\Psi$  disminuyó hasta -5.0 MPa cuando *DPV* varió entre 0.8 y 1.0 kPa. El resto de las variables no fueron significativas en el modelo. El modelo de  $\Psi$  de *R. mangle* quedó de la siguiente manera:

$$\Psi = -1.7 - 0.41DPV - 0.47\text{salinidad} \quad (\text{Ec. 2.2})$$

$$r^2 = 0.36 \quad F = 18.35 \quad P < 0.0001 \quad n = 96$$

Cuadro 2.5. Efecto de las variables ambientales sobre el potencial hídrico (MPa) de *Rhizophora mangle*. *DPV*, diferencia de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire; *Na*, nivel de agua, *Ta*, temperatura del aire, *P*, nivel de significancia.

Variable	Coefficiente	Error estándar	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>r</i> <sup>2</sup> acumulada
Constante	-1.7	0.25	-6.6	0.0001	-
Salinidad	-0.47	0.08	-5.7	0.0001	0.24
<i>DPV</i>	-0.41	0.09	-4.4	0.0001	0.36
<i>Na</i>	-	-	-	0.15	-
<i>Ta</i>	-	-	-	0.60	-

*Rhizophora mangle*

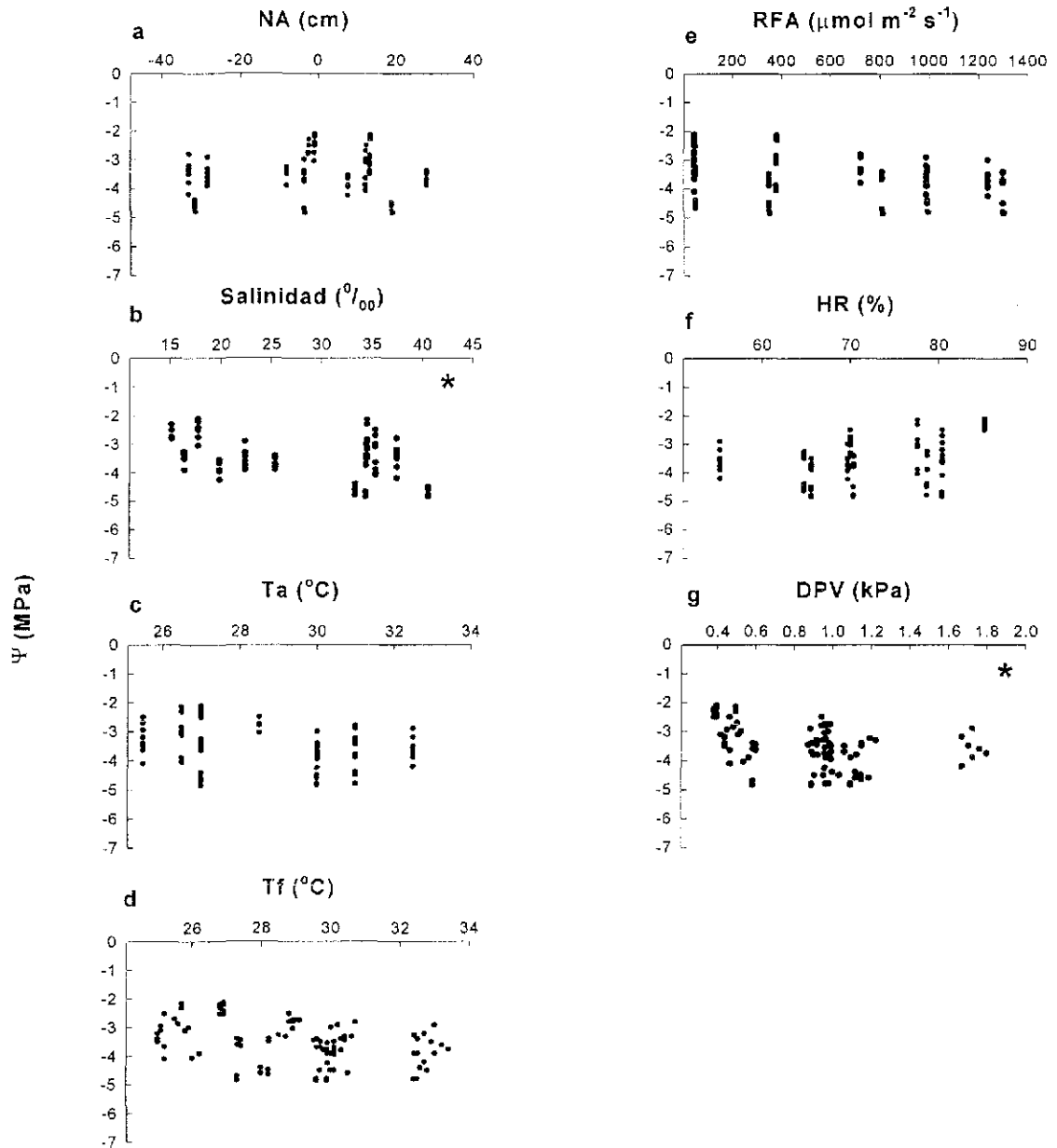


Fig. 2.7. Potencial hídrico del mediodía ( $\psi$ ) en *Rhizophora mangle* en relación con el nivel de agua (a), la salinidad (b), la temperatura del aire (c), la temperatura foliar (d), la radiación fotosintéticamente activa (e), la humedad relativa del aire (f) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (g). NA (nivel de agua),  $T_a$  (temperatura del aire),  $T_f$  (temperatura foliar), RFA (radiación fotosintéticamente activa), HR (humedad relativa), DPV (diferencia de presión de vapor hoja-aire)  $n = 96$ . El asterisco indica las variables significativas en la regresión múltiple.

$\Psi$  de *R. mangle* alcanzó  $-5.0$  MPa al llegar el nivel de inundación a los 20 cm por encima del nivel del suelo aunque también se registraron  $\Psi$  de  $-5.0$  MPa a 10 cm por debajo del nivel de suelo (Fig. 2.7a).  $T_a$  y  $T_f$  no fueron independientes en el análisis estadístico. Ambas fluctuaron entre 25 y 33 °C y  $\Psi$  disminuyó a  $-5.0$  MPa cuando ambas temperaturas oscilaron entre 27 y 33 °C (Fig. 2.7c,d). *RFA* y *DPV* no fueron independientes en el análisis estadístico.  $\Psi$  mostró una reducción al incrementarse *RFA* que alcanzó  $1300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $\Psi$  más negativo fue de  $-5.0$  MPa aún en condiciones de baja iluminación (Fig. 2.7e). *HR* y *DPV* tampoco fueron independientes en el análisis estadístico. *HR* aumentó de 50 a 95 % y se registraron  $\Psi$  de  $-5.0$  MPa aun en condiciones de 80 % de *HR* (Fig. 2.7f).

Conductancia estomática de *Avicennia germinans*. El análisis de regresión múltiple de  $g_s$  de *A. germinans* con los factores ambientales mostró que *NA*, la salinidad, *RFA* y *DPV* fueron los mejores predictores (Cuadro 2.6; Fig. 2.8a-g).  $g_s$  disminuyó ante el incremento en *NA* que fluctuó de  $-30$  cm a  $+30$  cm.  $g_s$  alcanzó  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  alrededor de 10 cm por debajo del nivel del suelo (Fig. 2.8a).  $g_s$  disminuyó con el incremento en la salinidad que alcanzó 41 ‰ (Fig. 2.8b). Al reducirse la salinidad a 15 ‰,  $g_s$  se incrementó hasta  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 2.8b). La máxima *RFA* fue de  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; mientras que la máxima  $g_s$  se registró alrededor de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 2.8e).  $g_s$  de *A. germinans* disminuyó con el incremento en *DPV* (Fig. 2.8g) que alcanzó 2.5 kPa. El resto de las variables no fueron significativas en el modelo. El modelo de  $g_s$  de *A. germinans* quedó de la siguiente manera:

$$g_s = 28.5 + 0.005RFA - 0.07NA - 0.26\text{salinidad} - 4.77DPV \quad (\text{Ec. 2.3})$$

$$r^2 = 0.47 \quad F = 16.61 \quad P < 0.001 \quad n = 80$$

$T_a$  y  $T_f$  no fueron independientes en el análisis estadístico. Los estomas se abren alrededor de los 23 °C, alcanzando la máxima  $g_s$  a 30 °C, para decrecer a 32 °C (Fig. 2.8c,d). *HR* y *DPV* no fueron estadísticamente independientes. *HR* fluctuó entre 40 y 90% (Fig. 2.8f). La máxima  $g_s$  se registró a 80% de *HR* (Fig. 2.8f).

Cuadro 2.6. Efecto de las variables ambientales sobre la conductancia estomática ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) de *Avicennia germinans*. *NA*, nivel de agua; *RFA*, radiación fotosintéticamente activa; *DPV*, diferencia de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire; *P*, nivel de significancia.

Variable	Coefficiente	Error estándar	<i>t</i>	<i>P</i>	$r^2$ acumulada
Constante	28.5	1.69	17	0.001	-
<i>RFA</i>	0.005	0.001	4.5	0.001	0.12
Salinidad	-0.26	0.05	-5.5	0.001	0.27
<i>DPV</i>	-4.77	0.9	-5.04	0.001	0.38
<i>NA</i>	-0.07	0.02	-3.6	0.001	0.47
<i>Ta</i>	-	-	-	0.5	-

*Avicennia germinans*

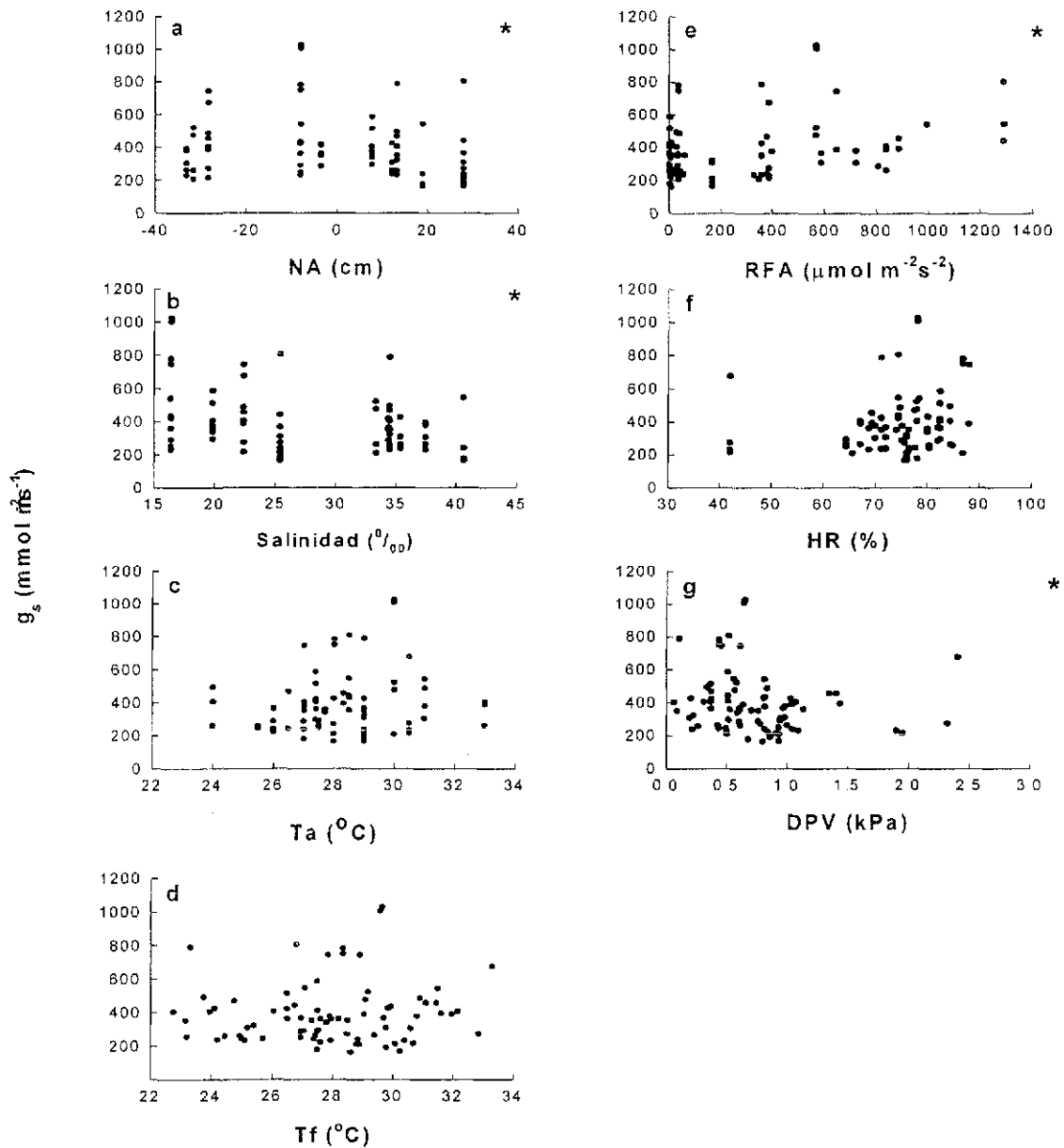


Fig. 2.8. Conductancia estomática ( $g_s$ ) en *Avicennia germinans* en relación con el nivel de agua (a), la salinidad (b), la temperatura del aire (c), la temperatura foliar (d), la radiación fotosintéticamente activa (e), la humedad relativa del aire (f) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (g). NA (nivel de agua),  $T_a$  (temperatura del aire),  $T_f$  (temperatura foliar), RFA (radiación fotosintéticamente activa), HR (humedad relativa), DPV (diferencia de presión de vapor aire-hoja),  $n = 80$ . Los datos corresponden a los valores máximos de  $g_s$  durante el día en las fechas de muestreo. El asterisco indica las variables significativas en la regresión múltiple.

Conductancia estomática de *Rhizophora mangle*. El análisis de regresión múltiple de  $g_s$  de *R. mangle* con los factores ambientales mostró que *NA* y *RFA* fueron los mejores predictores (Cuadro 2.7; Fig. 2.9 a-g).

Cuadro 2.7. Efecto de las variables ambientales sobre la conductancia estomática ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) de *Rhizophora mangle*. *NA*, nivel de agua; *RFA*, radiación fotosintéticamente activa; *P*, nivel de significancia.

Variable	Coefficiente	Error estándar	<i>t</i>	<i>P</i>	$r^2$ acumulada
Constante	9.74	0.4	9.4	0.0001	-
<i>NA</i>	-0.05	0.01	-3.7	0.0001	0.13
<i>RFA</i>	0.002	0.0007	3.3	0.0001	0.24
Salinidad	-	-	-	0.19	-
<i>Ta</i>	-	-	-	0.4	-
<i>DPV</i>	-	-	-	0.7	-

$g_s$  disminuyó al incrementarse *NA*.  $g_s$  alcanzó valores de  $380 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  al reducirse *NA* a  $-35 \text{ cm}$  (Fig. 2.9a). *RFA* alcanzó  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $g_s$  de *R. mangle* máxima se registró a  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de *RFA* (Fig. 2.9e). El resto de las variables no fueron significativas, por lo que el modelo quedó de la siguiente manera:

$$g_s = 9.74 + 0.002RFA - 0.05NA \quad (\text{Ec. 2.4})$$

$$r^2 = 0.3 \quad F = 12.27 \quad P < 0.001 \quad n = 80$$

La salinidad fluctuó entre 15 y 40 ‰ y los valores de  $g_s$  fueron altos en ambos extremos de salinidad (Fig. 2.9b).  $T_f$  y  $T_a$  no fueron independientes en el análisis estadístico.  $T_a$  fluctuó entre 24 y 33 °C y valores máximos de  $g_s$  se observaron a 28 y 31 °C (Fig. 2.9c).  $T_f$  mínima fue de 22 °C con  $g_s$  por debajo de  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $T_f$  máxima alcanzó 33 °C, mientras que los máximos valores de  $g_s$   $350 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  se registraron a 32 °C (Fig. 2.9d). *HR* y *DPV* no fueron estadísticamente independientes. *HR* varió entre 40 y 90%.  $g_s$  máxima se registró alrededor de 70% *HR* (Fig. 2.9e). *DPV* alcanzó 2.5 kPa;  $g_s$  mayor se registró a 1.0 y 1.5 kPa (Fig. 2.9g).

Potencial hídrico y conductancia estomática. La apertura estomática de *A. germinans* se incrementó a valores menos negativos de  $\Psi$  (Fig. 2.10a). Los valores de  $1000 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de  $g_s$  se registraron alrededor de  $-1.0$  a  $-2.0 \text{ MPa}$ ; mientras que  $g_s$  disminuyó por debajo de  $100 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con  $\Psi$  de  $-7.0 \text{ MPa}$  (Fig. 2.10a). La relación de  $g_s$  de *R. mangle* con  $\Psi$  no fue significativa.  $\Psi$  varió entre  $-2.0$  y  $-5.0 \text{ MPa}$  y  $g_s$  registró valores por arriba de  $300 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  entre  $-2.0$  y  $-4.0 \text{ MPa}$  (Fig. 2.10b). El modelo de  $\Psi$  de *A. germinans* fue:  $\Psi = -6.04 - 0.62 g_s$ ;  $r^2 = 0.39$ ;  $F = 59.44$ ;  $P < 0.0001$ ;  $n = 96$ .

*Rhizophora mangle*

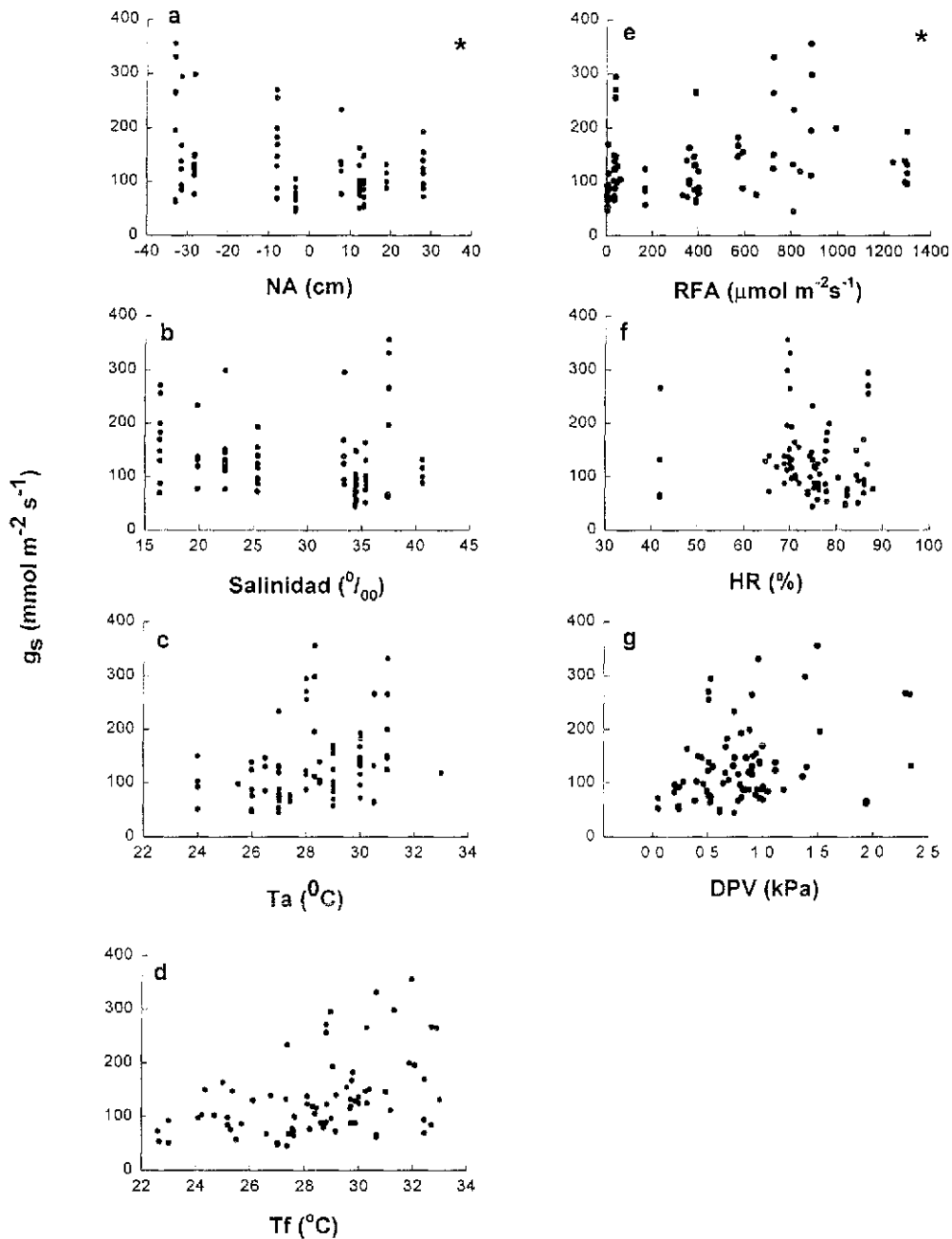


Fig. 2.9. Conductancia estomática ( $g_s$ ) en *Rhizophora mangle* en relación con el nivel de agua (a), la salinidad (b), la temperatura del aire (c), la temperatura foliar (d), la radiación fotosintéticamente activa (e), la humedad relativa del aire (f) y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (g). NA (nivel de agua),  $T_a$  (temperatura del aire),  $T_f$  (temperatura foliar), RFA (radiación fotosintéticamente activa), HR (humedad relativa), DPV (diferencia de presión de vapor hoja-aire),  $n = 80$ . Los datos corresponden a los valores máximos de  $g_s$  durante el día en las fechas de muestreo. El asterisco indica las variables significativas en la regresión múltiple.

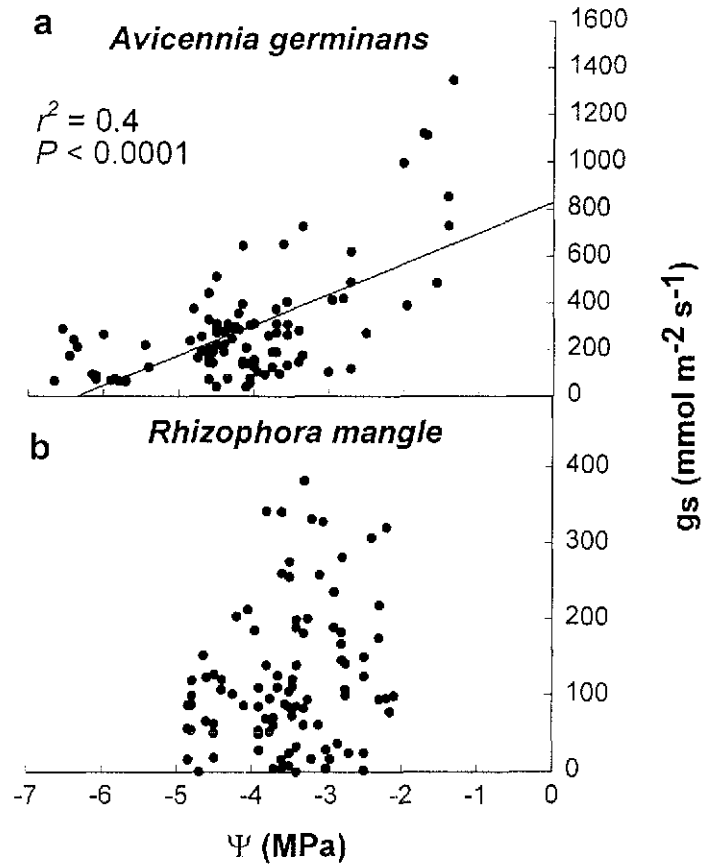


Fig. 2.10. Relación entre conductancia estomática ( $g_s$ ) y potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ) de (a) *Avicennia germinans* y (b) *Rhizophora mangle*. Los datos corresponden a los valores obtenidos a mediodía durante las fechas de muestreo;  $n = 96$ .



## DISCUSIÓN

### Potencial hídrico diurno

Las especies bajo estudio experimentaron variaciones en el potencial hídrico ( $\Psi$ ) durante el día, con una marcada disminución hacia el mediodía. Los valores máximos de  $\Psi$  son mayores a los reportados para *Conocarpus erectus* y similares a los reportados para *Avicennia germinans* (Smith *et al.*, 1989), *A. alba*, *Rhizophora apiculata* (Becker *et al.*, 1997) y *R. mucronata* (Theuri *et al.*, 1999). La variación diurna de  $\Psi$  se debe a que en el preamanecer los estomas están cerrados y no hay transpiración, por lo que  $\Psi$  de la planta y del substrato tenderían a ser comparables. Los estomas se abren como respuesta al incremento en *RFA*. Al incrementarse la demanda evapotranspirativa a mediodía, la planta pierde agua de las células del mesófilo y disminuye su  $\Psi$ . Durante la noche, la planta se recupera nuevamente (Ball *et al.*, 1988; Kozlowski y Pallardy, 1997; Theuri *et al.*, 1999).

En *A. germinans* y *R. mangle* la variabilidad en  $\Psi$  se relacionó con la salinidad y *DPV*, lo cual implica una respuesta similar de ambas especies a los factores ambientales. Puesto que se supone que la salinidad intersticial no cambia a lo largo del día, la reducción diurna de  $\Psi$  en ambas especies indicó una disminución del flujo de agua en la planta hacia mediodía al incrementarse *DPV* (Clough y Sim, 1989; Naidoo *et al.*, 1997; Theuri *et al.*, 1999). La disminución en el flujo de agua puede deberse a la disminución en la conductividad hidráulica en el sistema suelo-planta y a la pérdida de agua por la transpiración. Por otro lado, la reducción diurna de  $\Psi$  puede ser ocasionada por ajuste osmótico, que es un mecanismo que algunas plantas, como *A. marina*, utilizan para mejorar su estado hídrico (Naidoo, 1985, 1987; Naidoo *et al.*, 1997), aunque en *R. mucronata* dicha reducción se debe a la deshidratación de los tejidos más que a un proceso de osmorregulación (Naidoo, 1985).

Las variaciones diurnas de  $\Psi$  no se registraron en agosto en ninguna de las dos especies. Agosto fue el mes más húmedo y *DPV* disminuyó después de haberse incrementado en mayo, lo que indica una mayor disponibilidad de agua para las plantas con respecto a los demás meses. Además, en agosto la salinidad del suelo fue la menor de todas las registradas durante las seis fechas de muestreo y las plantas no estuvieron inundadas. Las curvas de  $\Psi$  no mostraron diferencias entre la noche y el preamanecer indicando que las plantas se recuperan rápidamente de la pérdida de agua en las primeras horas de la noche, excepto en septiembre en ambas geoformas, a principios de mayo en el borde y a finales de mayo en la planicie lodosa, en los individuos de *A. germinans*. Estas excepciones en ciertos meses y geoformas probablemente están relacionadas con una menor disponibilidad de agua lo que ocasionó que las plantas no se recuperaran rápidamente en las primeras horas de la noche. Mayo es un mes seco y aún cuando septiembre es considerado un mes húmedo en la zona, los días de muestreo fueron soleados y con alta temperatura con respecto a las demás fechas de muestreo; asimismo, la salinidad en septiembre y mayo en la planicie lodosa fue de las más altas y el nivel de agua en septiembre y finales de mayo estuvo por debajo del nivel del suelo.

### Conductancia estomática diurna

Las variaciones en  $g_s$  a lo largo del día dependen de la hora del día, la fecha de muestreo, la especie y la ubicación de los individuos en la geoforma (Smith *et al.*, 1989; Lin y Sternberg, 1992a; Becker *et al.*, 1997). Los resultados indicaron que en *A. germinans*  $g_s$  se explica por la variación de la *RFA*, salinidad, *DPV* y *NA*, mientras que en *R. mangle* se relacionó con *NA* y *RFA*. La pérdida de agua de la hoja está directamente relacionada con *DPV* (Lambers *et al.*, 2000) y en *A. germinans* éste varió en función de la hora del día. Los valores registrados son similares o más altos a los reportados en otros estudios: *Rhizophora stylosa* registró entre 4 y 8 kPa (Clough y Sim, 1989) y *Avicennia marina* registró un valor máximo de 20 kPa MPa<sup>-1</sup>, aunque el promedio fue 0.76 kPa MPa<sup>-1</sup>, en condiciones de buen drenaje y de 1.04 kPa, en sitios inundados (Naidoo *et al.*, 1997). Theuri *et al.* (1999) presentaron valores similares a los de este trabajo. La máxima *DPV* fue de 4 kPa en la época seca para *R. mucronata* y *Ceriops tagal*. En *A. germinans*, la relación negativa de  $g_s$  con *DPV* puede ser el reflejo de un mecanismo para prevenir déficits hídricos extremos en plantas sujetas a altas demandas evaporativas (Theuri *et al.*, 1999) lo cual incrementa la habilidad de la planta para usar eficientemente el agua del suelo. Los valores de *RFA* cambiaron mucho por los nublados intermitentes, inclusive en la época considerada como seca y con días despejados. Esta amplia variación refleja las condiciones atmosféricas normales a las que responden las plantas. Aun así, los estomas responden a la *RFA* cuando existe la posibilidad de asimilar CO<sub>2</sub> (Lambers *et al.*, 2000). En *A. germinans*  $g_s$  máxima se registró a 550 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> con una  $T_f$  de 30 °C y  $g_s$  máxima de *R. mangle* se obtuvo a 900 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a una  $T_f$  de 32.5 °C. Se ha observado que los mangles requieren de cantidades considerablemente bajas de *RFA*, menores que la disponible en un día completamente soleado en las zonas tropicales para alcanzar la máxima tasa fotosintética: 600-1000 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en *A. marina* (Attiwill y Clough, 1980); 900 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en *R. stylosa* (Cheeseman *et al.*, 1997); y 800 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en *R. mucronata* (Theuri *et al.*, 1999).

El análisis de regresión lineal simple indicó que  $g_s$  de *A. germinans* está determinada por  $\Psi$  de tal manera que los estomas tienden a cerrarse al disminuir  $\Psi$ , como sucede en *Bruguiera gymnorhiza* (Naidoo, 1984; Jones, 1992).  $g_s$  de *R. mangle* no se relacionó con  $\Psi$ , pero esta falta de relación también ha sido reportada para *A. marina* y *R. mucronata* (Naidoo, 1985)

Las curvas de respuesta estomática a lo largo del día se explican en términos de la teoría de optimización, que implica maximizar la ganancia en carbono y minimizar la pérdida de agua. Las curvas de dos picos son comunes en las zonas con poca disponibilidad de agua, mientras que las curvas de un pico se presentan en ambientes húmedos (Lambers *et al.*, 2000) indicando que las plantas de los manglares, a pesar de estar en ambientes inundados y de alta *HR*, están en condiciones semejantes de aridez debido a la salinidad e inundación (Naidoo, 1984, 1985; Clough y Sim, 1989). Los valores máximos de  $g_s$  se registraron durante la primera parte de la mañana, cuando *RFA*,  $T_f$  y  $T_a$  fueron relativamente bajas, y disminuyeron hacia el mediodía como resultado del incremento en la *DPV*, ya que se incrementa *RFA* y  $T_a$ , conjuntamente con  $T_f$ , y disminuye *HR* (Attiwill y Clough, 1980; Ball y Critchley, 1982; Andrews *et al.*, 1984; Ball y Farquhar, 1984a,b; Smith *et al.*, 1989). Otra respuesta consistió en incrementar  $g_s$  hacia la tarde. En las plantas de *A. germinans*, esto se notaba como un ligero incremento en  $g_s$  después de una marcada disminución a mediodía. Dicha respuesta se registró

exclusivamente en los días de alta humedad y baja temperatura de noviembre y febrero, los meses de la época seca, cuando se formaban espacios de cielo despejado entre nubes. Las respuestas mencionadas anteriormente pueden deberse a que durante la primera parte de la mañana y por la tarde se presentaron condiciones más adecuadas de iluminación y temperatura para incrementar  $g_s$ , tal como lo describen Ball *et al.* (1988) para la realización de la fotosíntesis.

Tanto la inundación como la salinidad ejercen un efecto negativo sobre la disponibilidad de agua del suelo para la planta y genera condiciones de aridez fisiológica (Ball, 1996). La salinidad incrementa la concentración de iones en el suelo disminuyendo  $\Psi$  del suelo por lo que la planta debe generar  $\Psi$  más negativos para establecer un gradiente que permita el flujo de agua del suelo hacia la planta (Naidoo, 1985; Ball, 1996). La inundación prolongada reduce la concentración de oxígeno y afecta la respiración aeróbica (Ball, 1996) lo que podría generar una menor conductancia hidráulica (Lambers *et al.*, 2000) reduciendo  $\Psi$  y  $g_s$  (Naidoo, 1985).

Otro factor que podría jugar un papel importante es el  $\text{CO}_2$ . Los estomas responden a la luz sólo si existe la posibilidad de asimilar  $\text{CO}_2$  de tal manera que se minimiza la pérdida de agua en función de la ganancia en carbono (Lambers *et al.*, 2000). La concentración de  $\text{CO}_2$  en el ambiente es relativamente constante; los estomas responden a fracciones molares de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares y tienden a abrirse al decrecer la concentración de  $\text{CO}_2$  intercelular (Jones, 1992). Sin embargo, son pocos los trabajos en relación a esta variable en manglares. Se ha evaluado el efecto del  $\text{CO}_2$  sobre el crecimiento en *R. apiculata* y *R. stylosa* mostrando que las concentraciones elevadas de  $\text{CO}_2$  reducen el efecto adverso de la baja humedad al ser expuestas a baja salinidad (Ball y Munns, 1992; Ball *et al.*, 1997). Además de estos aspectos también se puede considerar que las condiciones microambientales generen una gran variación en  $g_s$ , incluso en las hojas opuestas de una misma rama.

Finalmente, los cambios en las características foliares, como inclinación, área y succulencia, reducen la superficie de exposición a la radiación solar, manteniendo con ello temperaturas favorables que repercuten directamente sobre las características de intercambio gaseoso en la planta (Andrews y Muller, 1985; Ball *et al.*, 1988; Lovelock y Clough, 1992).

### **Conductancias estomáticas altas**

Aún cuando en la mayoría de los casos se registraron  $g_s$  bajas, las especies alcanzaron valores considerados altos en especies de ambientes salinos (Ball, 1996; Becker *et al.* 1997): 278  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de *R. mangle* a mediodía en septiembre y 884  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de *A. germinans* por la mañana a finales de mayo. La  $g_s$  en los manglares fluctúa alrededor de 200  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Björkman *et al.*, 1988) lo que indica que en este trabajo se registraron  $g_s$  tres veces mayores. Clough y Sim (1989) registraron valores altos (el doble de los reportados para otros manglares hasta ese momento: por ejemplo, una tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  de 22.04  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $g_s$  de 271  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *A. marina* en sitios con salinidad relativamente baja (20 ‰) para sus sitios de estudio y con 79 % de humedad relativa, lo que indica que, a pesar de desarrollarse en ambientes salinos, los manglares tienen capacidades fotosintéticas comparables a las de otras especies arbóreas.

El valor máximo de  $g_s$  de *A. germinans* se registró en un más seco para la zona (mayo), pero que corresponde a una hora temprana en la que *A. germinans* aprovecha condiciones

tales como una alta humedad relativa acompañada de baja temperatura, moderada intensidad luminosa y reducido  $DPV$  en relación al resto del día. A diferencia de *A. germinans*, la mayor  $g_s$  de *R. mangle* correspondió al mediodía de septiembre al incrementarse  $DPV$ , pero no es posible explicar este valor en los mismos términos que en *A. germinans*, pero cabe mencionar que hay una relación significativa entre  $RFA$  y  $g_s$ . Los trabajos en los que se evalúa  $g_s$  en manglares no se hace referencia a la edad de la hoja (e. g. Becker *et al.*, 1997; Theuri *et al.*, 1999) y generalmente se menciona que se utilizan hojas totalmente expandidas (e. g. Naidoo *et al.*, 1997), al igual que en este trabajo.

Los resultados que aquí se reportan sugieren que el cálculo del presupuesto hídrico de la planta puede ser más complejo del que se hace normalmente, cuando se considera que  $g_s$  del mediodía puede ser utilizada para comparar el comportamiento estomático entre especies que pueden tener respuestas diferentes a lo largo del día (Sobrado, 2000). Los resultados indican que la conductancia estomática no sólo se modifica durante el día sino también a lo largo del ciclo anual y de una geoforma a otra, por lo que es importante tener en cuenta estos aspectos cuando se realizan extrapolaciones que van más allá del nivel de la hoja (Meinzer y Grantz, 1991) para comparar entre especies.

### Zonación metabólica

Si la hipótesis de zonación metabólica propuesta por Lugo *et al.* (1975) se cumpliera (ver Fig. 1.1; Pág.3) se debería observar: (1) una disminución del potencial hídrico y la conductancia estomática del borde hacia la planicie lodosa en ambas especies, lo que sólo ocurrió en *A. germinans*; y (2) un incremento en el potencial hídrico y la conductancia estomática de la especie dominante con respecto a la otra especie en cada geoforma.

Los resultados del presente estudio mostraron que el potencial hídrico fue consistentemente menor y la conductancia estomática consistentemente mayor en *A. germinans* comparada con *R. mangle* independientemente de la geoforma en que se presentaron. *A. germinans* mostró una disminución de  $g_s$  y  $\Psi$  del borde a la planicie lodosa que fue más marcada durante la época seca. Por otra parte,  $\Psi$  de *R. mangle* disminuyó hacia la planicie lodosa en mayo y  $g_s$  disminuyó hacia el borde en noviembre. Esto implica que ambas especies responden diferencialmente dependiendo de la geoforma en que se presentan (como lo indica la interacción significativa geoforma-especie) y que su distribución podría estar relacionada con su tolerancia a la salinidad ya que los intervalos de respuesta para estas variables en las dos especies fue diferente.

Smith *et al.* (1989), Naidoo *et al.* (1997) y Suárez *et al.* (1998) han propuesto que el ambiente del suelo es determinante en el intercambio gaseoso y  $\Psi$  de la planta. La reducción de  $\Psi$  y de  $g_s$  en *A. germinans* se correlacionaron negativamente con el incremento en la salinidad, una variable que cambia marcadamente de una geoforma a otra (Thom, 1967; López-Portillo y Ezcurra, 1989b). La reducción de  $\Psi$  ante un incremento de la salinidad puede entenderse como un mecanismo fisiológico para mantener un gradiente hídrico suficiente para que la planta pueda extraer agua del medio (Smith *et al.*, 1989; Lin y Sternberg, 1992a; Ball, 1996). Por otro lado, la disminución en  $g_s$  restringiría la pérdida de agua por la planta en ambientes salinos a costa de menor ganancia en carbono (Ball, 1988a; Clough y Sim, 1989; Sobrado, 2000).

A diferencia de *A. germinans*, en *R. mangle* la disminución de  $\Psi$  hacia la planicie lodosa sólo se registró en mayo. Esto podría explicarse en términos de las condiciones de

sequía que se presentan en dicho mes. Esto implicaría que *R. mangle* sólo muestra este comportamiento cuando las condiciones del suelo se tornan extremas a diferencia de *A. germinans* cuyo  $\Psi$  generalmente fue más negativo en la planicie lodosa con respecto al borde en las diferentes fechas de muestreo. *R. mangle* mostró una  $g_s$  con una tendencia contraria a la esperada, al disminuir  $g_s$  en el borde con respecto a la planicie lodosa en noviembre y  $g_s$  de ambas especies no mostró una clara diferenciación entre geoformas por lo que puede estar involucrada otra variable relacionada con la geoforma además de la salinidad y nivel de inundación que no fue considerada y que podrían influir en las características fisiológicas de las plantas como los nutrientes (Lugo *et al.*, 1975).

*Diferencias de potencial hídrico y conductancia estomática entre especies en dos geoformas.* Las diferencias en  $\Psi$  y  $g_s$  entre especies se pueden atribuir a la tolerancia a la salinidad que está relacionada con los mecanismos de eliminación de sal. *Avicennia germinans* es una especie excretora y más tolerante a la salinidad que *R. mangle*, una especie no excretora. Se ha reportado que especies tolerantes a la salinidad como *R. stylosa* muestran mayores  $g_s$ , tasas de transpiración y uso eficiente de agua en comparación con las especies más sensibles a la salinidad, como *R. apiculata* (Ball, 1988a; Ball *et al.*, 1997). Asimismo,  $\Psi$  es más negativo en las especies excretoras que en las no excretoras. Por ejemplo, *A. germinans* alcanza  $\Psi$  más negativos que *Conocarpus erectus* y *R. mucronata* (Naidoo, 1985; Smith *et al.*, 1989). Becker *et al.* (1997) proponen que el género *Avicennia* podría incrementar la absorción de agua al reducirse la demanda de exclusión de iones, ya que eliminan la sal a través de las glándulas. Mencionan que esto sería apoyado por el hecho de que el flujo de la savia es tres veces mayor en *A. cf. alba* que en *R. apiculata* y que las tasas de transpiración en el género *Avicennia* son de las mayores entre los manglares. *A. marina* disminuye  $\Psi$  a través de un proceso de osmorregulación al tomar solutos en exceso que expulsa a través de glándulas foliares (Naidoo, 1985, 1987; Naidoo *et al.*, 1997). Esta característica puede explicar su tolerancia a altas concentraciones salinas en comparación con especies no excretoras (Atkinson *et al.*, 1967; Naidoo, 1985; Ball, 1988b). Por otra parte, *R. mucronata*, que no acumula ni excreta las sales como *Avicennia*, sufre una ligera deshidratación de los tejidos que contribuye a disminuir  $\Psi$  foliar (Naidoo, 1985).

Otro aspecto manifiesto en los resultados es la respuesta diferencial de las especies ante las condiciones ambientales. *A. germinans* presenta un mayor intervalo en la respuesta de  $g_s$  y  $\Psi$  a los cambios en las condiciones ambientales, lo que sugiere una respuesta más amplia de esta especie ante las condiciones ecológicas a las que está expuesta. Bazzaz (1996) propone que la plasticidad se asocia con la capacidad para tolerar un amplio intervalo de condiciones ambientales, como sucede en *A. germinans*.

*Distribución de las especies.* *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* presentan una distribución diferencial en las dos geoformas. Los resultados no apoyan la hipótesis de zonación metabólica en términos de  $g_s$  y  $\Psi$ , lo que implicaría un desplazamiento competitivo. Esto no implica que otras variables fisiológicas como fotosíntesis y respiración no se comporten de acuerdo a esta hipótesis (Lugo *et al.*, 1975). Sin embargo, las diferencias en  $\Psi$  y  $g_s$  en la respuesta de las especies son evidentes. Ball (1996) planteó otra hipótesis que involucra una base metabólica. Ball (1996) propuso que existe una tendencia donde las especies más tolerantes a la salinidad crecen más lentamente bajo

condiciones óptimas, de baja salinidad, en comparación con las especies menos tolerantes. Este lento crecimiento se asocia con dos atributos muy importantes: (1) El costo del carbono se incrementa con la salinidad y es mayor en las especies más tolerantes a la sal; (2) los manglares generalmente tienen tasas bajas de transpiración y un uso altamente eficiente del agua. Estas características de uso de agua son más conservadoras (disminución de la transpiración e incremento en el uso eficiente de agua) con el aumento en la salinidad y en aquellas especies que muestran una mayor tolerancia a la sal. Estos dos atributos probablemente contribuyen a incrementar la tolerancia a la sal a expensas de la tasa de crecimiento, de tal manera que las especies más tolerantes a un amplio intervalo de salinidad tienden a crecer más lentamente que las menos tolerantes en condiciones óptimas de salinidad para el crecimiento. De esta manera, las especies pueden distribuirse diferencialmente a lo largo de un gradiente de salinidad debido a las diferencias en los límites de tolerancia y por sus atributos fisiológicos que podrían afectar las interacciones competitivas por los recursos a lo largo del gradiente. *R. mangle* podría crecer más rápidamente en el borde desplazando a *A. germinans*, ya que este ambiente geomorfológico presenta menor salinidad; *A. germinans* desplazaría a *R. mangle* en la planicie lodosa, más salina, debido a su mayor tolerancia a la salinidad. El mayor intervalo de respuesta en el potencial hídrico y la conductancia estomática en *A. germinans* (-1.7 a -6.3 MPa de  $\Psi$  y hasta 885 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> de  $g_s$ ) con respecto a *R. mangle* (-2.0 a -4.6 MPa de  $\Psi$  y hasta 278 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> de  $g_s$ ) puede ser un indicador de mayor tolerancia a la salinidad para la primera especie. De acuerdo con la hipótesis de Ball (1996) *A. germinans* podría tener un uso más eficiente de agua que *R. mangle* ya que tiene una mayor tolerancia a la salinidad.

Si bien la distribución de los manglares se ha estudiado principalmente desde el punto de vista de la salinidad, existen otras variables que pueden estar jugando un papel importante en el desempeño y distribución de la especie. Los aspectos que parecen tener un papel determinante en el desempeño de la planta, además de la salinidad, son los nutrientes (Boto y Wellington, 1983, 1984; Feller *et al.*, 1999), la inundación (Naidoo *et al.*, 1997), la anoxia (McKee, 1996) y el tipo de sustrato (Thom, 1967). La respuesta diferencial entre especies ante estas variables se conoce poco y mucho menos en condiciones de campo. Aunado a estos aspectos ambientales, existen factores bióticos de los que se conoce aún menos y que podrían estar implicados en la distribución de las especies (McKee, 1993). Por ejemplo, López-Portillo y Ezcurra (1989b) encontraron que había una relación 1:1 en la sustitución de la cobertura de *Avicennia germinans* por *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa* en bosques mixtos en una laguna costera de Tabasco, lo que sugiere un desplazamiento competitivo.

## Método

Los coeficientes de determinación obtenidos en las regresiones múltiples fueron relativamente bajos (del 20 al 40 % de la varianza total de los datos). Este es un resultado que debe esperarse, porque los trabajos realizados en campo están expuestos a las fluctuaciones de los factores ambientales que reflejan las condiciones en las que se desarrollan las plantas como son nublados intermitentes, variaciones de temperatura del aire, humedad del aire y cambios en diferencia de presión de vapor hoja-aire durante el día y entre estaciones (e. g. Andrews y Muller, 1985; Naidoo *et al.*, 1997; Theuri *et al.*, 1999).

Las regresiones múltiples se emplean para conocer el peso que tiene cada variable sobre otra de respuesta en los estudios ecofisiológicos (Jones, 1992). Las variables no siempre se relacionan de manera lineal entre sí, por ejemplo, en la Fig. 2.9 y 2.10 c y d se puede observar que la conductancia estomática responde positivamente al incremento en la temperatura, alcanza un máximo y posteriormente disminuye a temperaturas mayores. Esto indica que los coeficientes de determinación se podrían mejorar ajustándoles modelos no lineales de manera individual a cada variable (Fanjul y Barradas, 1985; Jones, 1992) o utilizando otros tipos de análisis multivariados.

## CONCLUSIONES

- 1) La conductancia estomática de *A. germinans* y el potencial hídrico de ambas especies disminuyó a mediodía como resultado de la demanda evaporativa, mientras que la conductancia estomática de *R. mangle* fue relativamente constante durante el día y respondió al incremento en la radiación fotosintéticamente activa. La conductancia estomática diurna fue en general mayor y el potencial hídrico menor en *A. germinans* que en *R. mangle*.
- 2) El potencial hídrico de *A. germinans* y *R. mangle* disminuyeron hacia la época húmeda con respecto a la seca como resultado del incremento en la demanda evaporativa y de la salinidad. La conductancia estomática de ambas especies no mostró una clara diferenciación entre las épocas del año por lo que probablemente estén involucradas otras variables que contribuyan a explicar las diferencias entre épocas en la conductancia estomática. La conductancia estomática estacional fue en general mayor y el potencial hídrico menor en *A. germinans* que en *R. mangle*.
- 3) El potencial hídrico de *A. germinans* y *R. mangle* y la conductancia estomática de *A. germinans* disminuyeron hacia la planicie lodosa, en donde la salinidad es mayor. La conductancia estomática de *R. mangle* fue generalmente similar entre geoformas.
- 4) Los resultados no apoyan la hipótesis de zonación metabólica planteada por Lugo *et al.* (1975). La tolerancia a cambios temporales y espaciales podría explicar por qué *Avicennia* es la especie dominante en los sitios más salinos, pero no explica por qué no sustituye a *R. mangle* en el borde.





Comportamiento estomático en *Rhizophora mangle* L. en dos geoformas alrededor de un ambiente lagunar

## Resumen

Los manglares se desarrollan en ambientes inundados y de gran humedad lo que dificulta la estimación de las variables fisiológicas como la conductancia estomática. Los estomas son el principal regulador de la salida de agua de la hoja por lo que la apertura estomática y ciertas características morfológicas de las hojas influyen en el intercambio gaseoso. Se evaluó la hipótesis de que la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar disminuirían con el incremento en la salinidad, tanto espacial como temporalmente. Se exploró la relación entre la conductancia estomática y la proporción de estomas abiertos a través de impresiones con silicón de la lámina foliar, un método económico que permite realizar observaciones simultáneas en sitios alejados.

El nivel de agua varió entre -20 cm en relación con el nivel del suelo en septiembre y finales de mayo y 40 cm sobre el nivel del suelo en febrero. El nivel de agua promedio anual fue mayor en el borde (6 cm por arriba del nivel del suelo) que en la planicie lodosa (2 cm por abajo del nivel del suelo) y se incrementó en los sitios ubicados al sur de la laguna (de -13 a 15 cm por arriba del nivel del suelo). La salinidad fluctuó entre 17 ‰ en septiembre y principios de mayo y 35 ‰ a finales de mayo. La salinidad disminuyó hacia el interior de la laguna (de 34 ‰ a 12 ‰) y fue menor en el borde (18 ‰) con respecto a la planicie lodosa (25 ‰).

La relación lineal entre la conductancia estomática y la proporción de estomas abiertos fue significativa, pero el modelo sólo explicó 12 % de la variación de los datos, por lo que se utilizó la proporción de estomas abiertos para comparar entre sitios.

La proporción de estomas abiertos se incrementó a mayor salinidad y dicho comportamiento pudo deberse a las condiciones de inundación. El patrón diario de la proporción de estomas abiertos mostró una disminución hacia el mediodía o un sólo máximo, ya sea por la mañana o la tarde. Dicho patrón estuvo explicado por la variación de la temperatura y humedad del aire y la radiación solar. La proporción de estomas abiertos se incrementó de septiembre (0.3) hacia finales de mayo (0.5). La mayor y menor proporción de estomas abiertos se registraron en la planicie lodosa. El primer caso se presentó en un sitio ubicado a la mitad de la laguna y el segundo estuvo localizado en el primer cuerpo de agua de la laguna. La densidad estomática se incrementó significativamente con la salinidad y en los sitios más alejados de la boca-barra, alcanzando 119 estomas/mm<sup>2</sup> en el sitio seis y fue menor en el sitio dos con 84 estomas/mm<sup>2</sup>, ambos en la planicie lodosa. El área foliar no varió con el incremento en la salinidad.

Los resultados indicaron que el área foliar y la proporción de estomas abiertos son relativamente constantes entre sitios y geformas pero la densidad estomática fue mucho más variable. Las diferencias entre las tres variables no fueron consistentes con el incremento en la salinidad.

## INTRODUCCIÓN

El intercambio gaseoso es afectado por variables atmosféricas y edáficas. Los resultados del capítulo anterior mostraron que la conductancia estomática responde a la diferencia de presión de vapor hoja-aire (Attiwill y Clough, 1980; Ball *et al.*, 1988, Theuri *et al.*, 1999; Lambers *et al.*, 2000) y también es modificada por la salinidad y el nivel de agua (Naidoo, 1985). Mientras que las características atmosféricas son determinantes en el comportamiento estomático diario (Andrews y Muller, 1985; Naidoo *et al.*, 1997; Theuri *et al.*, 1999), el ambiente del suelo parece ser el principal responsable de las diferencias entre localidades y estacionales (Smith *et al.*, 1989; Lin y Sternberg, 1992a; Suárez *et al.*, 1998). La salinidad y la inundación, dos características comunes en el ambiente en el que se desarrollan los manglares, se modifican a lo largo del año como resultado del aporte de agua dulce, ya sea por precipitación local o por aporte continental, y por las condiciones topográficas del sitio. Generalmente, el aporte de agua dulce reduce la concentración de sales en el suelo, permitiendo una mayor disponibilidad de agua a las plantas especialmente en la época de lluvias (Smith *et al.*, 1989; Lin y Sternberg, 1992a). Esta variación estacional también puede ser observada espacialmente (Clough y Sim, 1989; Lin y Sternberg, 1992a; Medina *et al.*, 1995), debido a que se presenta un gradiente de salinidad de la barra hacia el interior de la laguna (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984) y del cuerpo de agua hacia tierra adentro (Thom, 1967).

La alta humedad, temperatura del aire e inundación dificultan los experimentos en condiciones de campo cuando se trata de evaluar las características fisiológicas de las plantas a través de instrumentos electrónicos sensibles a las condiciones de humedad (McDermitt, 1990; Kuraishi *et al.*, 1990). También se limita la cantidad de sitios que se pueden estudiar simultáneamente. Debido a ello es importante poder estimar variables como la conductancia estomática a partir de características morfológicas de los estomas y las hojas (Kuraishi *et al.*, 1990). La conductancia estomática y la transpiración se pueden determinar a través de características como el tamaño del poro con buenos resultados (Parlange y Waggoner, 1970; Kuraishi *et al.*, 1990). Las técnicas rápidas y de fácil aplicación permiten comparar un mayor número de individuos simultáneamente en lugares diferentes. Puesto que la conductancia estomática es un indicador de la apertura estomática, ésta última ha sido empleada como un estimador, acompañada de otras características morfológicas tanto estomáticas como foliares (Kuraishi *et al.*, 1990). El método de relieve con silicón líquido proporciona una réplica permanente de la superficie foliar que puede ser usada en cualquier momento (Spence, 1987); este método es una herramienta útil para estudios de aproximación al comportamiento estomático (Glinka y Meidner, 1968), sobre todo si aparte de evaluar el tamaño del poro estomático, se registra el número de estomas totales y abiertos. Si bien el porómetro permite evaluar la respuesta en la conductancia estomática, las impresiones permiten visualizar el comportamiento individual de los estomas (Spence, 1987).

La aproximación al estudio del comportamiento estomático a través de las impresiones se puede complementar con otras características morfológicas como la densidad estomática y la estimación del área foliar, ya que estas variables repercuten en el intercambio gaseoso y son afectadas por la salinidad (Werner y Stelzer, 1990; Ball y Pidsley, 1995; Turner *et al.*, 1995). El efecto de la salinidad sobre las características fisiológicas y morfológicas es mayor al exponer a las plantas a fluctuaciones de este factor, como ocurre en condiciones de campo (Lin y Sternberg, 1993). Las características

morfológicas se obtienen fácilmente y proporcionan una visión más completa del comportamiento estomático.

*Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* registraron respuestas diferentes en la conductancia estomática y el potencial hídrico con respecto a las geoformas: borde y planicie lodosa (capítulo anterior). *A. germinans* registró una marcada diferencia entre geoformas en estas dos variables, mientras que en *R. mangle* las diferencias en el potencial hídrico entre geoformas se hicieron evidentes en la época seca. El potencial hídrico y la conductancia estomática en ambas especies respondieron tanto a las condiciones atmosféricas (diferencia de presión de vapor aire-hoja, radiación fotosintéticamente activa) como a las edáficas (salinidad e inundación del sustrato), mismas que varían a lo largo del año.

Los resultados expuestos en el Capítulo 2 fueron obtenidos en un solo sitio de la laguna. La laguna muestra un gradiente salino de norte a sur (Fig. 1.2, Pág. 6; Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984) a lo largo del cual se modifican las características estructurales del manglar (H. Hernández-Trejo, datos no publicados). La laguna es un sistema mesohalino con una salinidad promedio de 22<sup>0</sup>/<sub>00</sub> y un ámbito de valores de 15 a 50<sup>0</sup>/<sub>00</sub> en la época seca (M. Ruiz-Guerrero, datos sin publicar). Hacia el interior de la laguna disminuye la salinidad debido al aporte de agua dulce del principal canal (Caño Grande) que desemboca en la laguna (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984).

Considerando que a lo largo de la laguna se mantienen las dos geoformas y tomando en cuenta el gradiente de salinidad, se planteó estudiar el comportamiento estomático de *R. mangle* en un intervalo mayor de salinidad simultáneamente. Se introdujeron otros aspectos relacionados con el intercambio gaseoso como son el área foliar y la densidad estomática (Werner y Stelzer, 1990; Kuraishi *et al.*, 1990; Kozlowski y Pallardy, 1997). El considerar un mayor gradiente de salinidad en las geoformas a lo largo de la laguna e incluir otros aspectos morfológicos probablemente permita registrar diferencias entre geoformas en el intercambio gaseoso de la planta que no fueron marcadamente diferentes al estudiar la conductancia estomática en un sólo sitio. Este ejercicio no se pudo realizar con *A. germinans* porque los estomas están cubiertos por un indumento.

Considerando lo anterior se planteó la siguiente

#### Hipótesis general

La proporción de estomas abiertos se incrementa al disminuir la salinidad e incrementarse el nivel de agua hacia los sitios más alejados de la barra y en los meses de la época húmeda.

#### Hipótesis particulares

- 1) La proporción de estomas abiertos y la conductancia estomática ( $g_s$ ) están correlacionadas positivamente y por lo tanto se puede realizar una aproximación de la primera a partir de la segunda.
- 2) La proporción de estomas abiertos disminuye al incrementarse la demanda evaporativa.
- 3) La proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar se incrementan al disminuir la salinidad, por lo que se espera que estas variables se incrementen en el borde y en los sitios más alejados de la barra de la laguna.

4) La proporción de estomas abiertos será menor durante los meses de la época seca que en los de la época húmeda.

#### Objetivo general

Determinar la proporción de estomas abiertos a lo largo del día a través de impresiones estomáticas, la densidad estomática y el área foliar de *Rhizophora mangle*, en un gradiente de salinidad espacial y temporal.

#### Objetivos particulares:

- 1) Determinar la proporción de estomas abiertos de *Rhizophora mangle* durante el día en dos geoformas en seis sitios de un sistema lagunar en un ciclo anual.
- 2) Relacionar la conductancia estomática ( $g_s$ ) con la proporción de estomas abiertos.
- 3) Relacionar la proporción de estomas abiertos con la salinidad, nivel de agua, temperatura del aire, humedad relativa del aire y radiación fotosintéticamente activa.
- 4) Relacionar la densidad estomática y el área foliar con la salinidad y nivel de agua.

## MATERIALES Y MÉTODOS

#### Sitio de estudio y selección de individuos

Se eligieron seis sitios distribuidos a lo largo de la laguna de la Mancha, distribuidos de norte a sur a partir de la barra (Fig. 1.2, Pág. 6). De acuerdo al gradiente de salinidad de la laguna (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984) los sitios más cercanos a la barra corresponderían a los más salinos y los más alejados a los menos salinos. El sitio 2 a pesar de estar situado al norte de la laguna (Fig. 1.2; Pág. 6), está cerca de un arroyo de agua dulce y sus características estructurales tales como altura de los árboles y la presencia del helecho del manglar, *Acrostichum aureum*, lo caracterizan como un sitio de baja salinidad (H. Hernández-Trejo, datos no publicados). En cada uno de los sitios se distinguieron dos geoformas: (a) borde (menor salinidad, mayor nivel de inundación, mayor anoxia) y (b) planicie lodosa (mayor salinidad, menor inundación, terrenos más elevados, menor anoxia con respecto a la geoforma anterior) (Thom, 1967). En cada geoforma se eligieron dos individuos de *Rhizophora mangle* L. diferentes en cada fecha de muestreo con el fin de obtener observaciones estadísticamente independientes entre fechas.

#### VARIABLES AMBIENTALES

Los datos de humedad relativa del aire ( $HR$ ), temperatura del aire ( $T_a$ ) y radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ) corresponden a los reportados en el capítulo anterior. El nivel de agua ( $NA$ ) y la salinidad se midieron en cada uno de los seis sitios seleccionados. El registro del  $NA$  y la salinidad se realizaron una vez en cada geoforma durante cada salida al campo.

#### Comportamiento estomático

La respuesta estomática se evaluó a través de impresiones de hojas con silicón líquido (Kuraishi *et al.*, 1990). Para la impresión de estomas se seleccionaron dos hojas opuestas de la misma rama de cada individuo. Las impresiones se realizaron aproximadamente cada dos horas durante el periodo diurno en seis fechas de muestreo a lo largo del ciclo

anual. Las impresiones se realizaron simultáneamente en los seis sitios de muestreo. De la impresión de cada hoja se revisaron tres campos en el microscopio óptico con el objetivo de 40X. Se contó el número de estomas totales y abiertos en cada campo, independientemente del tamaño del poro. Con ello se obtuvo la proporción de estomas abiertos (*PEA*) y se estimó la densidad estomática ( $D_e$ ).

La conductancia estomática ( $g_s$ ) y la proporción de estomas abiertos (*PEA*) se midieron simultáneamente en hojas del sitio 1 para explorar la relación entre estas variables. Para medir  $g_s$  se utilizó un porómetro LI-1600 (LiCOR, Nebraska, E. U. A.) y las lecturas se realizaron en uno de los lados de la vena principal en el envés de la hoja. Para determinar la proporción de estomas abiertos se aplicó silicón líquido en el lado adyacente del envés de la hoja.

#### Área foliar

El área foliar ( $A_f$ ) se determinó con un medidor de área foliar (At Delta Devices LTD, Borwell, Cambridge, Inglaterra) en las mismas hojas en las que se realizaron las impresiones.

#### Análisis estadísticos

Para analizar la variación del nivel de agua y la salinidad se realizaron ANDEVAS de tres vías: tiempo (6 fechas), sitio (6 sitios) y geoforma (borde y planicie lodosa). Cuando un factor o interacción fueron significativos estadísticamente, se realizaron comparaciones múltiples de Tukey (Zar, 1999).

La proporción de estomas abiertos se relacionó con  $g_s$  con un análisis de regresión y datos transformados (arcoseno de la raíz cuadrada y raíz cuadrada, respectivamente) para cumplir con el supuesto de normalidad (Zar, 1999). La variación de la proporción de estomas abiertos (arcoseno de la raíz cuadrada) se analizaron con ANDEVAS de cuatro vías utilizando como factores: tiempo (6 fechas), sitio (6 sitios), geoforma (borde y planicie lodosa) y hora (5 diferentes horas durante el día).

La densidad estomática (raíz cuadrada) y el área foliar se analizaron con ANDEVAS de dos factores: sitio (6 sitios) y geoforma (borde y planicie lodosa). La densidad estomática se relacionó con el área foliar mediante una regresión lineal simple.

La proporción de estomas abiertos se relacionó con la humedad relativa del aire (*HR*), la temperatura del aire ( $T_a$ ), la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), la salinidad y el nivel de agua (*NA*) a través de una regresión múltiple por pasos (*stepwise forward*). La densidad estomática (raíz cuadrada) y el área foliar se relacionaron con la salinidad y *NA* a través de una regresión simple lineal de tipo II para lo cual se utilizaron el promedio de salinidad, *NA*,  $D_e$  y  $A_f$  de cada uno de los sitios.

## RESULTADOS

#### Características ambientales

La descripción de la variación de  $T_a$ , *HR* y *RFA* corresponden a las que se presentaron en el capítulo anterior medidas en el sitio 1 (Fig. 2.1c-e, Pág. 21). *NA* varió con la fecha de muestreo, el sitio y la geoforma y hubo una interacción significativa de las tres variables (Cuadro 3.1), fluctuando entre los 21 cm por abajo y 40 cm por arriba del nivel del suelo (Fig. 3.1a-b). *NA* se incrementó hacia los sitios más alejados de la barra en ambas

geoformas (Fig. 3.1a). *NA* aumentó de septiembre a febrero para disminuir hacia finales de mayo e incrementarse nuevamente en agosto (Fig. 3.1b). Se observó una tendencia de mayor inundación en el borde con respecto a la planicie lodosa (Fig. 3.1a-b).

Cuadro 3.1. Análisis de varianza de las variables ambientales en relación a la fecha de muestreo (F), el sitio (S) y la geoforma (G). Los niveles de significancia son: \*,  $P < 0.05$ , \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n. s., no significativo. F. V. Fuente de variación.

Variable	F. V.	SC	g. l.	CM	F	P
Nivel de agua	de F	4818	5	9636	363.3	***
	S	7890	5	1578	59.47	***
	G	2706	1	2706	102	***
	F*S	19360	25	774.4	29.12	***
	F*G	76.7	5	15.34	0.578	n. s.
	S*G	99.3	5	19.86	0.749	n. s.
	F*S*G	1276	25	51.03	1.924	*
	Error	1910	72	26.53		
Salinidad	F	2485	5	497	23.7	***
	S	3825	5	765	36.4	***
	G	1843	1	1843	87.7	***
	F*S	6100	25	244	11.69	***
	F*G	580	5	116	5.53	***
	S*G	218.5	5	43.7	2.08	n. s.
	F*S*G	847	25	33.9	1.61	n. s.
	Error	1512	72	21		



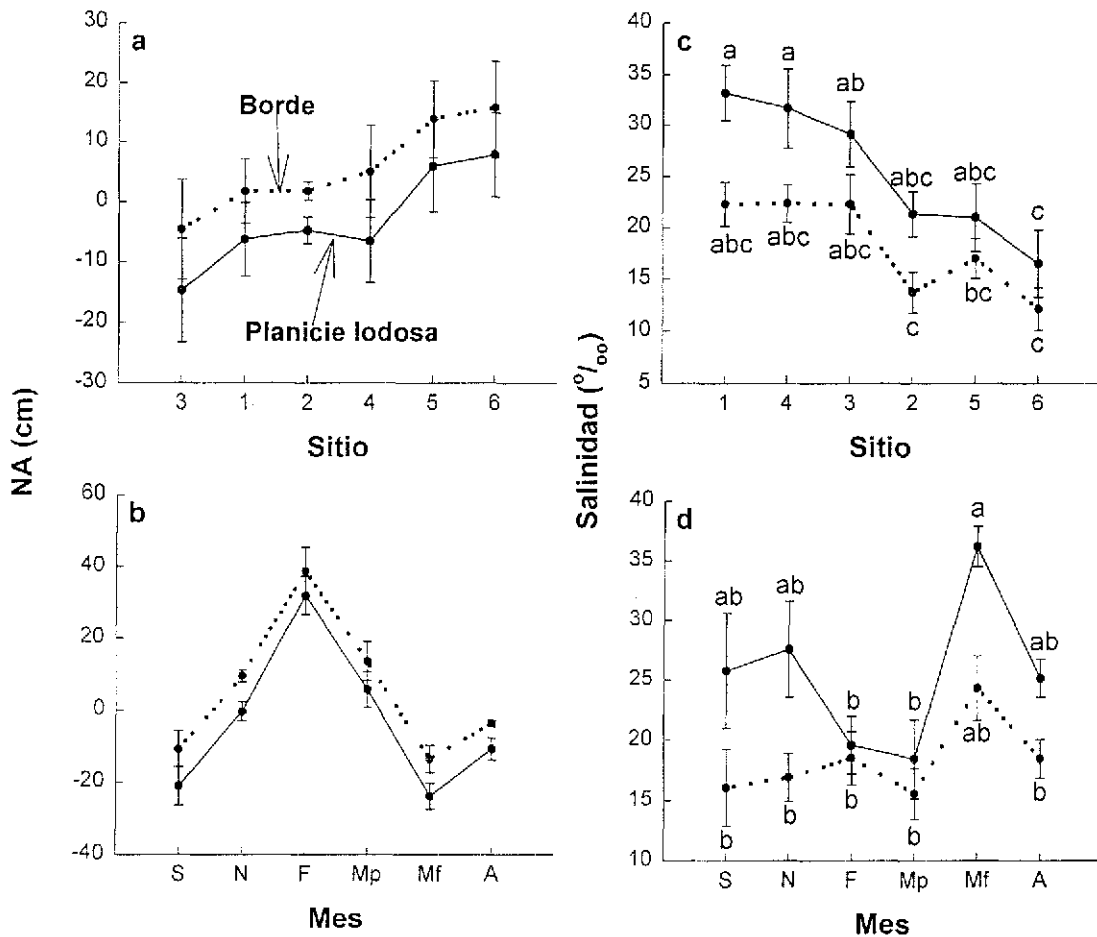


Fig. 3.1. Nivel de agua y salinidad en los seis sitios (a y c) y en las seis fechas de muestreo (b y d) en las dos geoformas. Las líneas discontinuas indican el borde y las continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de veinticuatro datos y las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras iguales indican diferencias estadísticamente significativas. NA (nivel de agua), S (septiembre), N (noviembre), F (febrero), Mp (mayo principio), Mf (mayo final), A (agosto).

La salinidad varió significativamente en función de la fecha, el sitio y la geoforma como efectos principales, y la interacción entre la fecha y el sitio, y la fecha y la geoforma fueron también significativas (Cuadro 3.1) y los ámbitos de salinidad medidos en el campo estuvieron entre 2 y 50 ‰. La salinidad tendió a ser menor hacia los sitios en el sur de la laguna, indicando un claro gradiente. Fue consistentemente mayor en la planicie lodosa que en el borde (Fig. 3.1c), y esta consistencia está resaltada por la interacción no significativa entre sitios y geoformas (S\*G; Cuadro 3.1). La mayor salinidad se registró en la planicie lodosa del sitio 1 (el más cercano a la boca de la laguna) y difirió significativamente del sitio 2 y 5 en el borde y del sitio 6 en ambas geoformas. La menor salinidad se registró en el sitio 6, que difirió significativamente del sitio 1, 3 y 4 en la planicie lodosa (Fig. 3.1c). En relación con las fechas de medición, la

salinidad se incrementó a finales de mayo en la planicie lodosa, pero no difirió significativamente de septiembre, noviembre y agosto en la planicie lodosa y de finales de mayo en el borde (Fig. 3.1d). La menor salinidad se registró a principios de mayo en el borde y difirió significativamente con la de final de mayo en la planicie lodosa (Fig. 3.1d).

La salinidad se relacionó negativamente con  $NA$ . El modelo fue:

$$\begin{aligned} \text{salinidad} &= 22.1 - 0.48 NA && \text{(Ec. 3.1)} \\ r^2 &= 0.23 && F = 37 && P < 0.0001 && n = 144 \end{aligned}$$

### Conductancia estomática y proporción de estomas abiertos

La relación lineal entre  $g_s$  y  $PEA$  fue significativa (Fig. 3.2), sin embargo, el modelo explicó poca variación de los datos (12 %). Hay un incremento en  $PEA$  al incrementarse  $g_s$ , sin embargo, también se registraron valores de  $g_s$  cuando las impresiones no mostraban estomas abiertos en los campos que se revisaron al microscopio. Fuera de esas áreas fue posible observar estomas abiertos, aunque generalmente eran pocos. Asimismo, también se observaron estomas abiertos, con valores muy bajos de  $g_s$ . El modelo lineal con los datos transformados ( $PEA$ , arcoseno de la raíz cuadrada;  $g_s$ , raíz cuadrada) mostró la siguiente función:

$$\begin{aligned} PEA &= 0.3 + 0.03 g_s && \text{(Ec. 3.2)} \\ r^2 &= 0.12 && F = 69 && P < 0.001 && n = 579 \end{aligned}$$

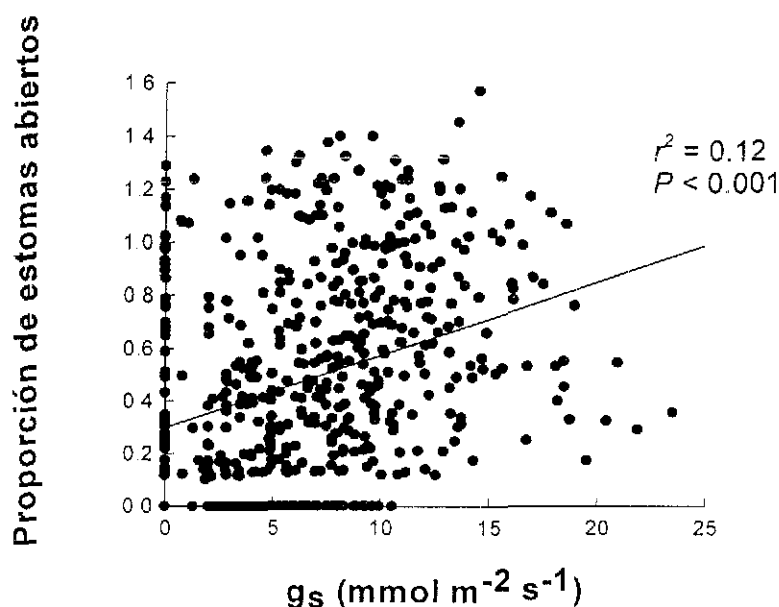


Fig. 3.2. Relación de la proporción de estomas abiertos (arcoseno de la raíz cuadrada) y la conductancia estomática ( $g_s$ , raíz cuadrada) en *Rhizophora mangle*. Cada punto representa el promedio de tres campos en una hoja diferente,  $n = 579$ .

### Comportamiento estomáxico, densidad estomáxica y área foliar

*PEA* varió significativamente en las diferentes fechas de muestreo, los sitios, la geoforma y la hora, como mostró la interacción de estos cuatro factores (Cuadro 3.2). Generalmente *PEA* se incrementó durante la mañana y disminuyó hacia la tarde (Fig. 3.3 a Fig. 3.8). Otros comportamientos fueron mayor *PEA* hacia la tarde (Fig. 3.3f, Fig. 3.4f, Fig. 3.8a,b) y una depresión hacia el mediodía o en las primeras horas de la tarde (Fig. 3.3f, 3.4a,c,e, Fig. 3.5a, Fig. 3.6a,c,f, Fig. 3.7a, Fig. 3.8a-f). La mayor *PEA* (0.9) se registró en el borde del sitio uno a las 10:00 de la mañana, en noviembre (Fig. 3.4a) y en el borde del sitio dos a las 15:00 horas, a finales de mayo (Fig. 3.7b). En mayo, se pudo observar una mayor *PEA* durante las primeras horas de la mañana que se mantuvo durante más tiempo durante el día con respecto a las demás fechas de muestreo (ig. 3.6 a-f, Fig. 3.7a-d). El 75% de los estomas estaban abiertos a las 8:00 de la mañana en el borde del sitio cuatro a principios de mayo (Fig. 3.6d) y el 60% en el sitio seis a finales de mayo (Fig. 3.7c).

Cuadro 3.2. Análisis de varianza de la proporción de estomas abiertos (arcoseno de la raíz cuadrada) en relación a la fecha de muestreo (F), el sitio (S), la geoforma (G) y la hora (H). Los niveles de significancia son: \*,  $P < 0.05$ , \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n. s., no significativo. F. V. fuente de variación.

Variable	SC	g. l.	CM	F	P
F	7.1	5	1.42	31.73	***
S	6.95	5	1.4	31.28	***
G	0.53	1	0.53	11.87	***
H	58.4	4	14.6	327.14	***
F*S	11.5	25	0.46	10.39	***
F*G	0.3	5	0.06	1.04	n. s.
S*G	2.45	5	0.49	11.05	***
F*H	13.8	20	0.69	15.4	***
S*H	2.4	20	0.12	2.733	***
G*H	0.48	4	0.12	2.63	*
F*S*G	5.5	25	0.22	4.86	***
F*S*H	143.7	100	0.14	3.22	***
F*G*H	3.8	20	0.19	4.31	***
S*G*H	1.74	20	0.09	1.94	*
F*S*G*H	8.3	100	0.083	1.88	***
Error	48.69	1082	0.045		

## Septiembre

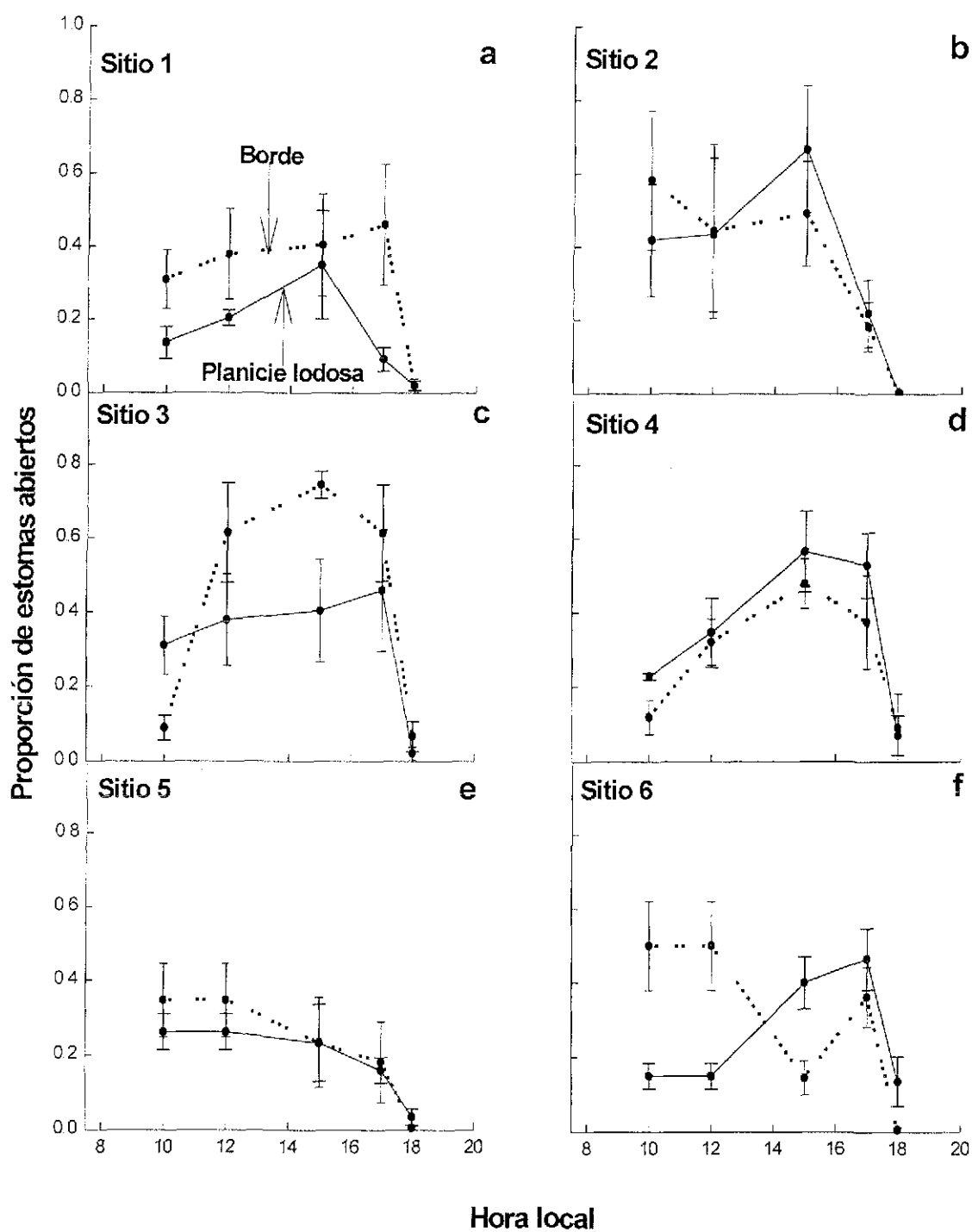


Fig. 3.3. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* a través del día en los seis sitios de muestreo en septiembre. Las líneas discontinuas indican el borde y las líneas continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de cuatro datos en dos hojas y la barras verticales indican un error estándar.

Noviembre

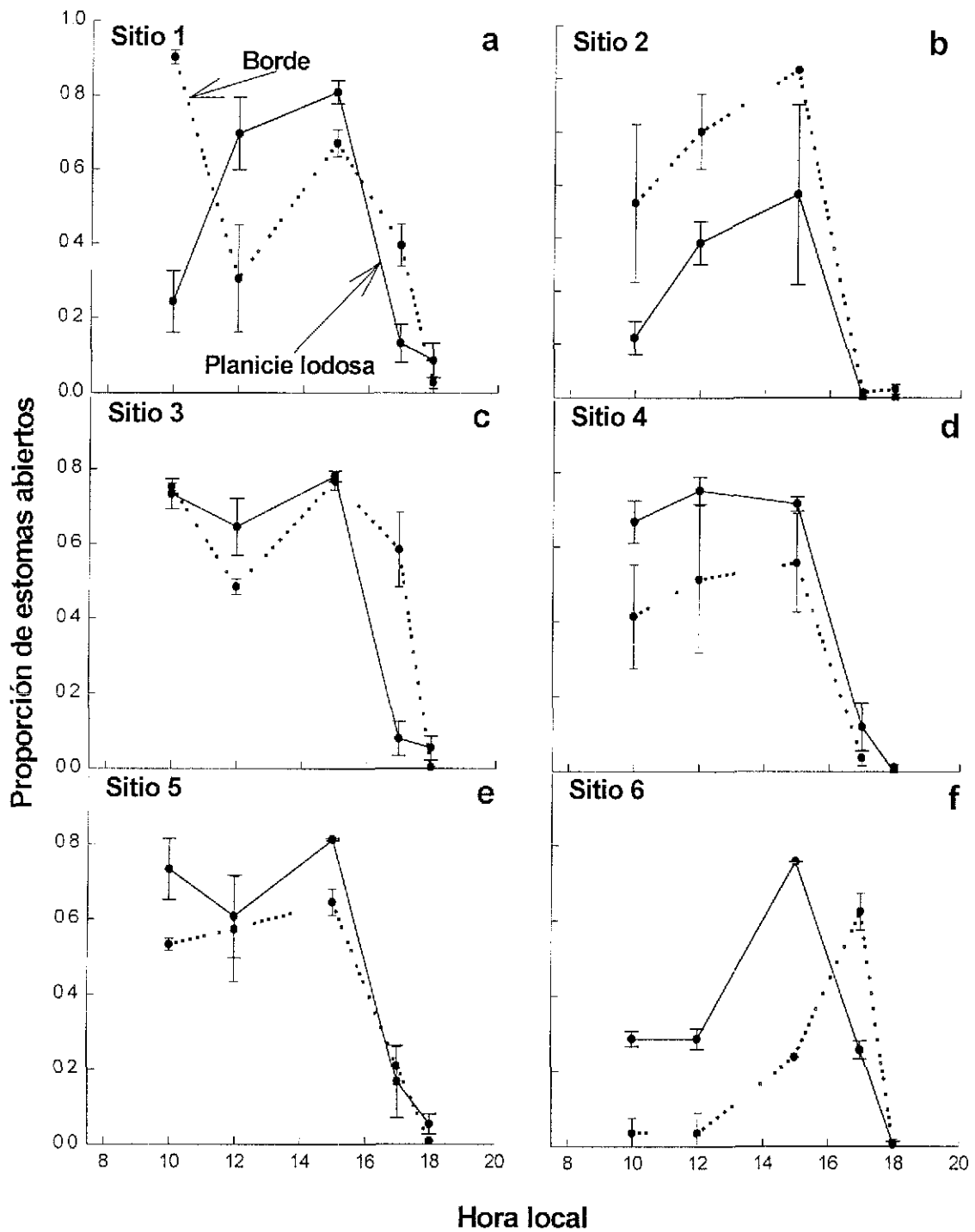


Fig. 3.4. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* a través del día en los seis sitios de muestreo en noviembre. Las líneas discontinuas indican el borde y las líneas continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de cuatro datos en dos hojas y la barras verticales indican un error estándar.

Febrero

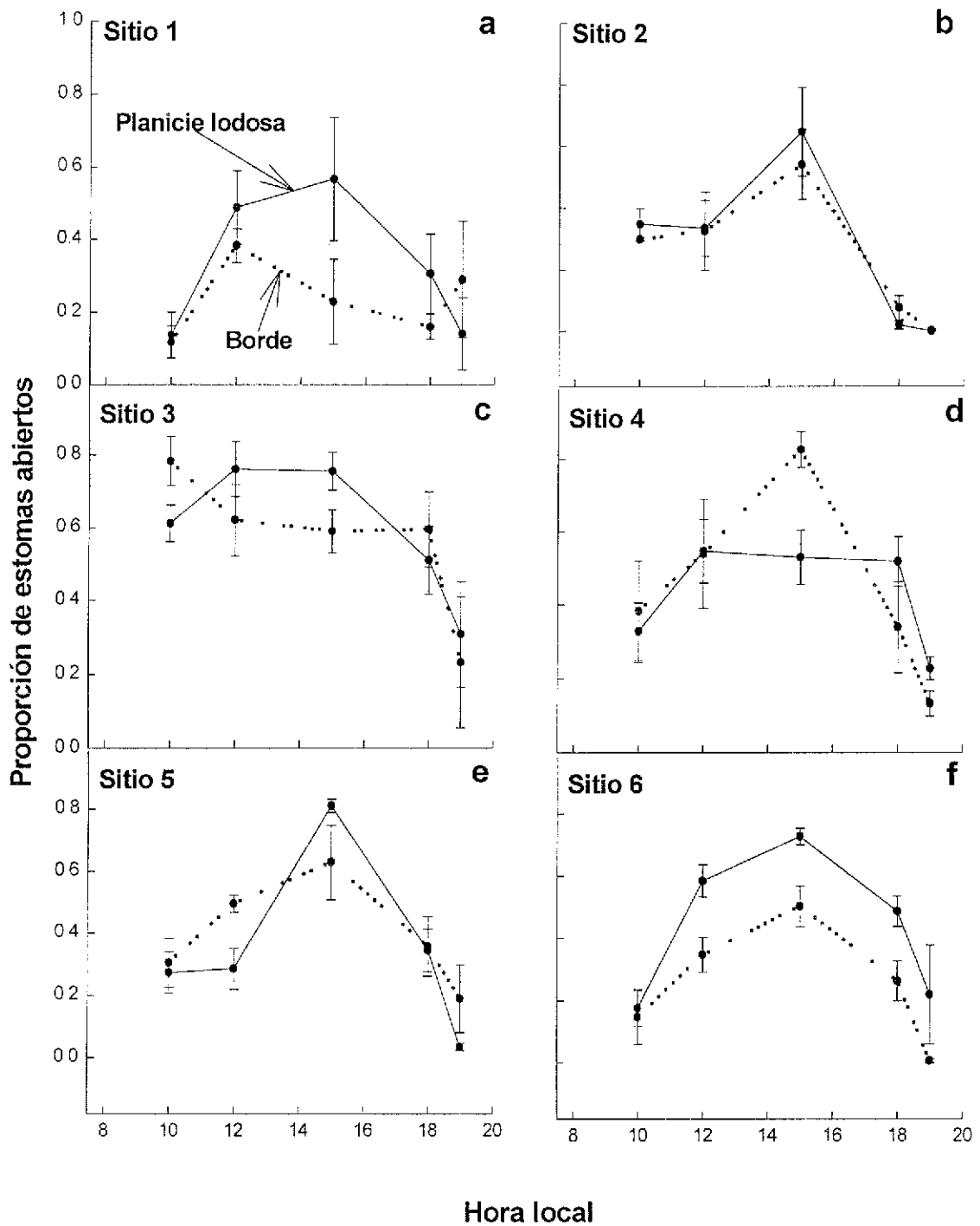


Fig. 3.5. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* a través del día en los seis sitios de muestreo en febrero. Las líneas discontinuas indican el borde y las líneas continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de cuatro datos en dos hojas y las barras verticales indican un error estándar.

Mayo principio

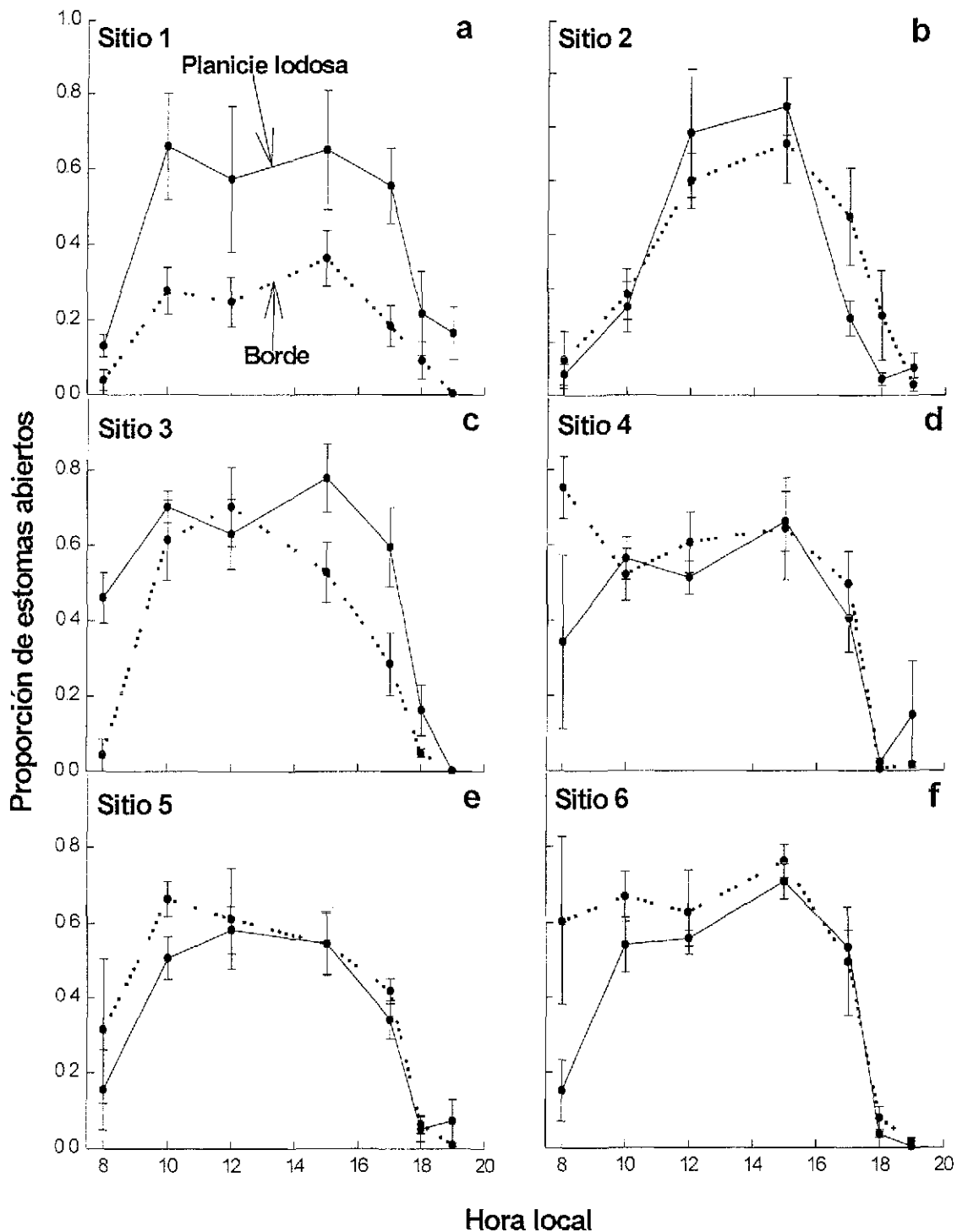


Fig. 3.6. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* a través del día en los seis sitios de muestreo a principio de mayo. Las líneas discontinuas indican el borde y las líneas continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de cuatro datos en dos hojas y la barras verticales indican un error estándar.

Mayo final

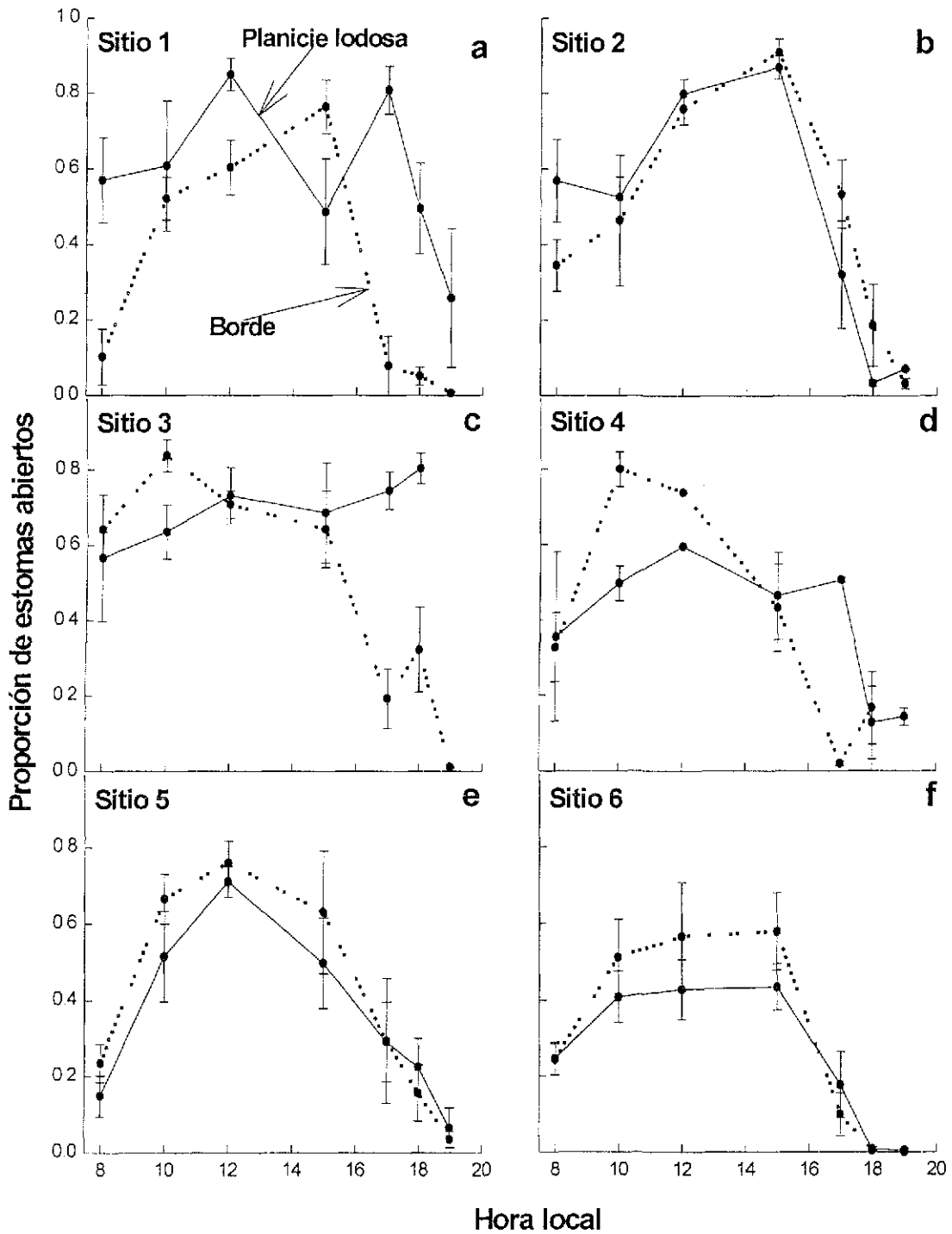


Fig. 3.7. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* a través del día en los seis sitios de muestreo a final de mayo. Las líneas discontinuas indican el borde y las líneas continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de cuatro datos en dos hojas y las barras verticales indican un error estándar.



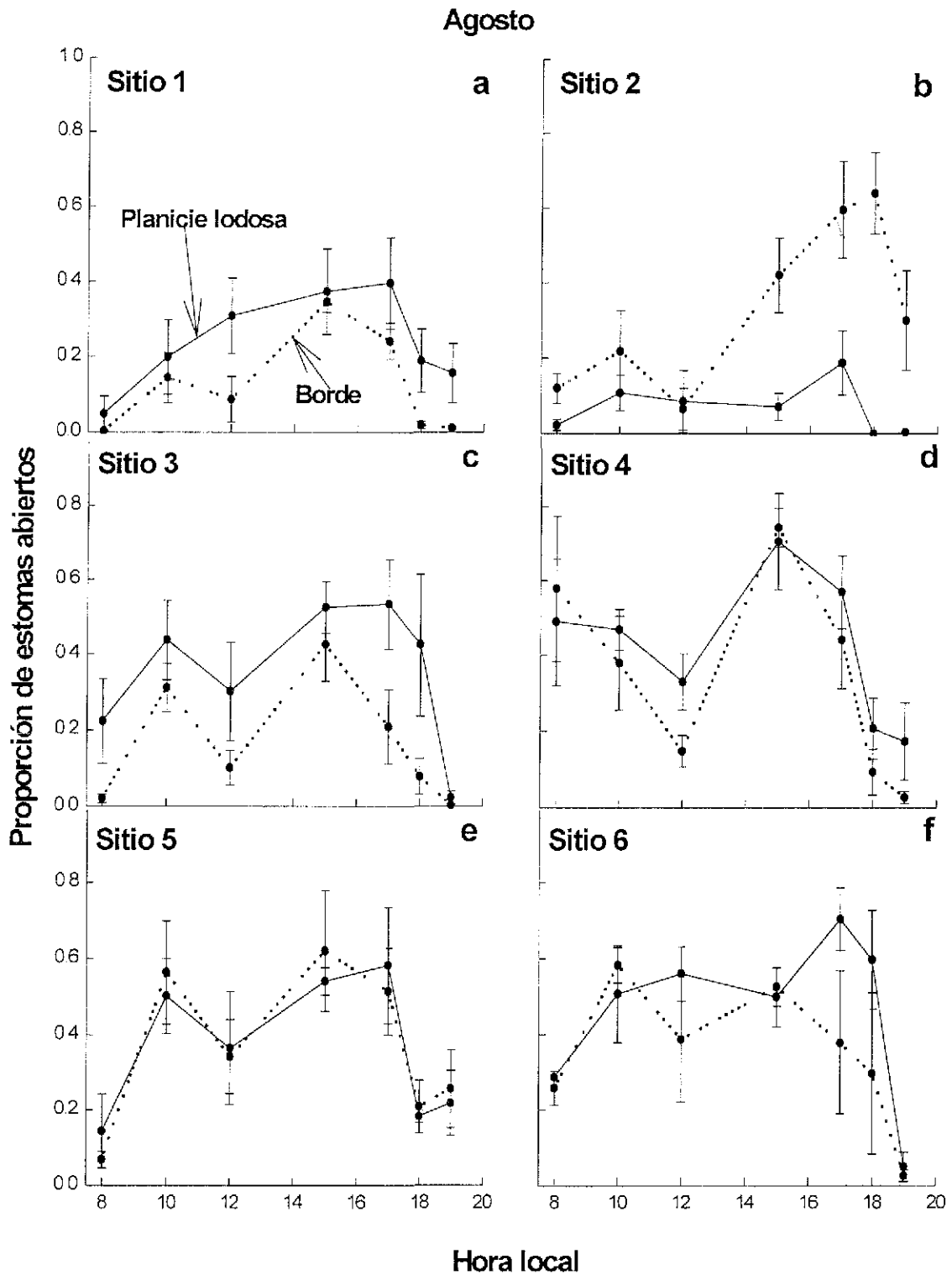


Fig. 3.8. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* a través del día en los seis sitios de muestreo en agosto. Las líneas discontinuas indican el borde y las líneas continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de cuatro datos en dos hojas y la barras verticales indican un error estándar.

*PEA* menor se registró en septiembre en la planicie lodosa que no difirió significativamente de septiembre, noviembre, febrero y agosto en el borde y de noviembre en ambas geoformas; a partir de septiembre *PEA* se incrementó hasta final de mayo cuando se registró la mayor *PEA* en la planicie lodosa, que no difirió significativamente de principio de mayo en la planicie lodosa y de final de mayo en el borde, para descender en agosto (Fig. 3.9a). Se registró una tendencia de mayor proporción de estomas abiertos en la planicie lodosa con respecto al borde (Fig. 3.9a). Considerando *PEA* por sitio, la menor *PEA* correspondió al sitio dos, en la planicie lodosa, que no difirió significativamente del sitio uno, en el borde (Fig. 3.9b); la mayor *PEA* se registró en el sitio tres, en la planicie lodosa (Fig. 3.9b). Con respecto a la hora, *PEA* se incrementó durante la mañana, siendo máxima alrededor de las 15:00, para posteriormente descender (Fig. 3.9c).

La densidad estomática ( $D_e$ ) varió entre sitios y geoformas como lo mostró la interacción significativa entre las variables (Cuadro 3.3).  $D_e$  tendió a aumentar hacia el interior de la laguna siendo máxima en el sitio seis, en la planicie lodosa (119 estomas/mm<sup>2</sup>) que no difirió significativamente del sitio seis en el borde y del sitio cinco en ambas geoformas (Fig. 3.10a). El sitio con menor  $D_e$  fue el sitio dos, en la planicie lodosa (84 estomas/mm<sup>2</sup>), que no difirió significativamente del sitio uno al cuatro en ambas geoformas (Fig. 3.10a).

El área foliar ( $A_f$ ) varió significativamente entre sitios y geoformas (Cuadro 3.3; Fig. 3.10b).  $A_f$  mayor se registró en el sitio dos, en la planicie lodosa (61 cm<sup>2</sup>; Fig. 3.10b); el sitio con menor  $A_f$  fue el tres, en la planicie lodosa (35 cm<sup>2</sup>) que no difirió significativamente del sitio cuatro en ambas geoformas y del seis en la planicie lodosa (Fig. 3.10b).  $A_f$  fue mayor en el borde en el sitio tres y seis y menor en el sitio dos (Fig. 3.10b).

$D_e$  (raíz cuadrada) disminuyó al incrementarse  $A_f$ .  $D_e$  varió de 40 a 500 estomas/mm<sup>2</sup> mientras que  $A_f$  fluctuó entre 15 y 170 cm<sup>2</sup> (Fig. 3.10c).

$$D_e = 10.7 - 0.24A_f \quad (\text{Ec. 3.3})$$

$$r^2 = 0.06 \quad F = 88 \quad P < 0.0001 \quad n = 1442$$

Cuadro 3.3. Análisis de varianza de la densidad estomática (raíz cuadrada) en relación el sitio (S) y la geoforma (G). Los niveles de significancia son: \*,  $P < 0.05$ , \*\*,  $P < 0.01$ , \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n. s., no significativo. F. V. fuente de variación.

Variable	F. V.	SC	g. l.	CM	F	P
Densidad estomática	S	261.35	5	57.28	33.48	***
	G	13.57	1	13.57	7.93	**
	S*G	19.8	5	3.95	2.31	*
	Error	2445.3	1430	1.71		
Área foliar	S	53382	5	10676.4	53.2	***
	G	7.25	1	7.25	0.04	n. s.
	S*G	16337	5	3267.4	16.28	***
	Error	286943.8	1430	200.66		

Proporción de estomas abiertos

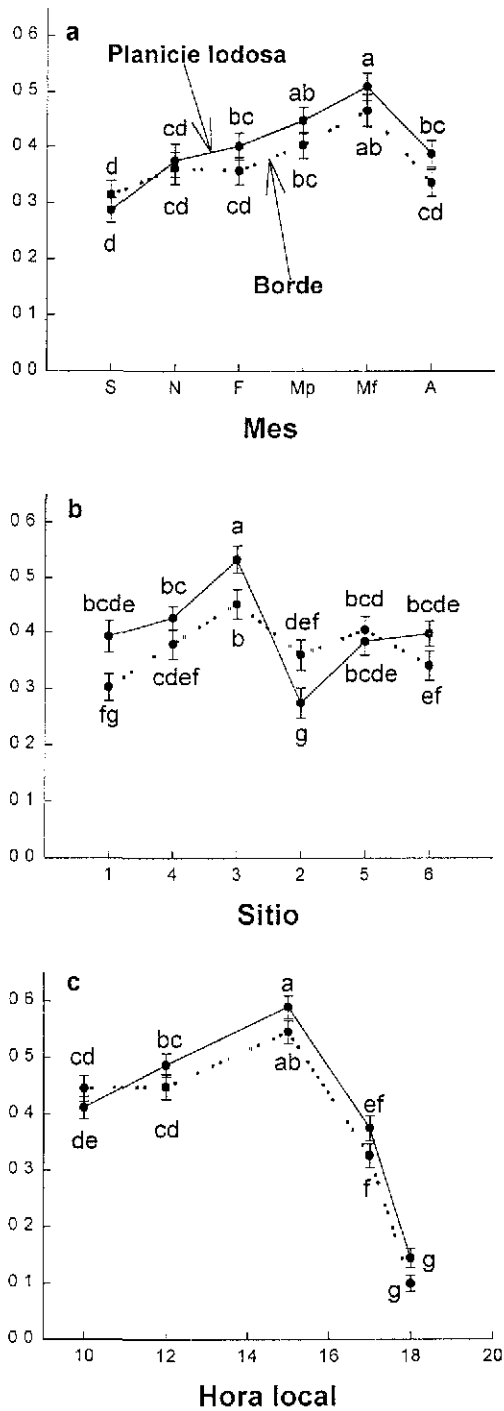


Fig. 3.9. Proporción de estomas abiertos en *Rhizophora mangle* con respecto a la fecha de muestreo (a), el sitio de muestreo (b) y la hora del día (c). Las líneas discontinuas indican el borde y las continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de 120 datos en a y b y de 144 datos en c. Las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas. S (septiembre), N (noviembre), F (febrero), Mp (principio de mayo), Mf (final de mayo), A (agosto).

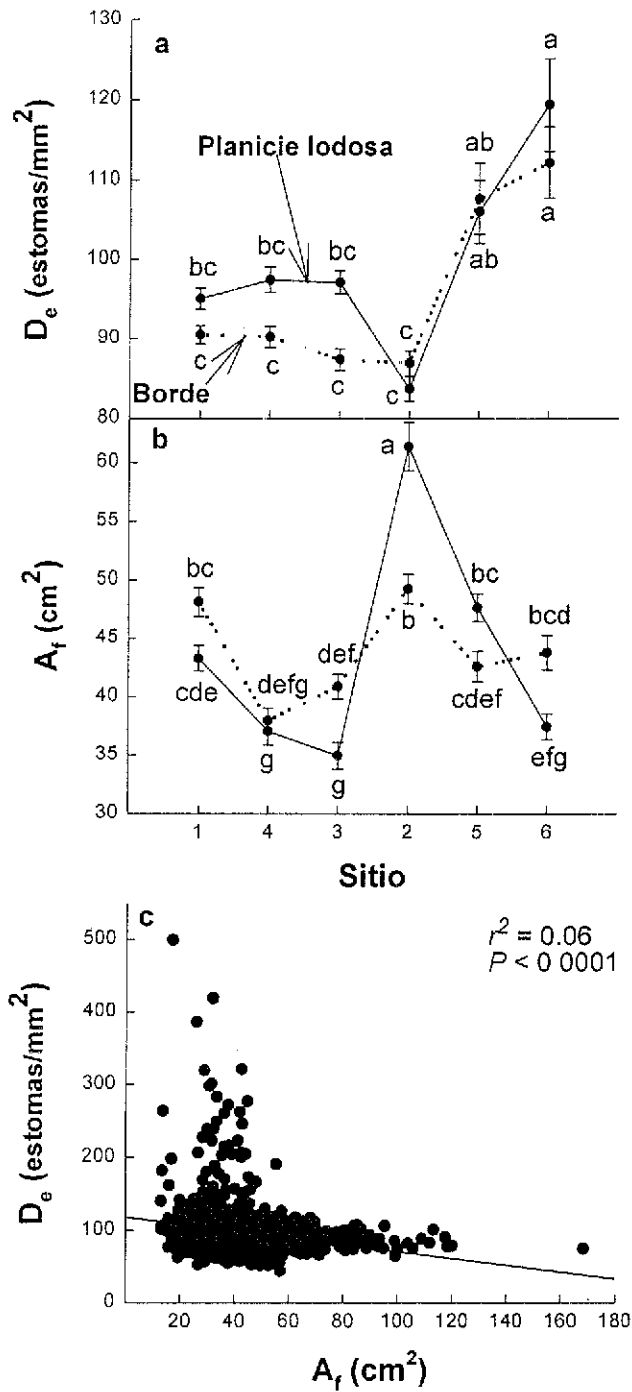


Fig. 3.10. Densidad estomática (a) y área foliar (b) por sitio. Las líneas discontinuas indican el borde y las continuas, la planicie lodosa. Cada punto es el promedio de 120 datos y las barras verticales indican un error estándar. Puntos seguidos por letras diferentes indican diferencias significativas estadísticamente. Densidad estomática con respecto al área foliar (c);  $n=1440$ .  $D_e$ , Densidad estomática.  $A_f$ , área foliar.

### Relación de la proporción de estomas abiertos, la densidad estomática y el área foliar con las variables ambientales

La regresión múltiple mostró que *PEA* estuvo explicada por *Ta*, salinidad, *RFA*, y *HR* (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4. Efecto de las variables ambientales en la proporción de estomas abiertos (arcoseno de la raíz) en *Rhizophora mangle* de acuerdo a la regresión múltiple. *RFA*, radiación fotosintéticamente activa, *Ta*, temperatura del aire, *HR*, humedad relativa del aire, *NA*, nivel de agua, *EE*, error estándar, *P* nivel de significancia.

Variable	Coefficiente	EE	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>r</i> <sup>2</sup> acumulada
Constante	-	-	-	1.0	-
<i>RFA</i>	0.0004	0.03	11.4	< 0.0001	0.09
Salinidad	0.003	0.02	4.6	0.004	0.105
<i>Ta</i>	-0.016	0.03	-3.4	< 0.0001	0.110
<i>HR</i>	-0.001	0.03	-2.1	0.02	0.114

*PEA* quedó explicada de la siguiente manera:

$$PEA = 0.0004 RFA + 0.003 \text{ salinidad} - 0.016 Ta - 0.001 HR \quad (\text{Ec. 3.4})$$

$$r^2 = 0.12 \quad EE = 0.34 \quad F = 46 \quad P < 0.0001 \quad n = 1442$$

*D<sub>e</sub>* se relacionó negativamente con la salinidad y positivamente con *NA* (Fig. 3.11a,b); *A<sub>f</sub>* no se relacionó significativamente con la salinidad y *NA*. Los modelos fueron los siguientes:

$$D_e = 11.6 - 0.07 \text{ salinidad} \quad (\text{Ec. 3.5})$$

$$r^2 = 0.97 \quad F = 100.7 \quad P = 0.002 \quad n = 6$$

$$D_e = 9.83 + 0.04 NA \quad (\text{Ec. 3.6})$$

$$r^2 = 0.85 \quad F = 17.06 \quad P = 0.03 \quad n = 6$$

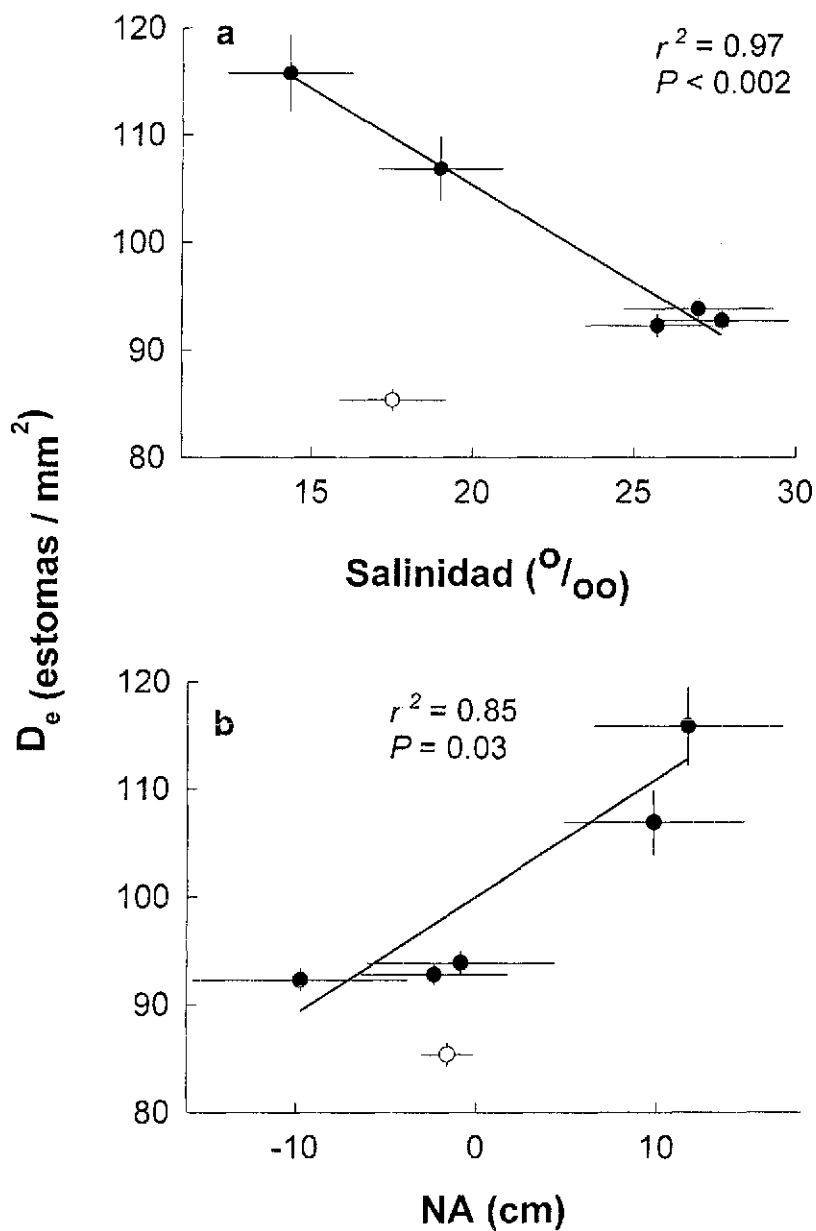


Fig. 3.11. Densidad estomática con respecto a la salinidad (a) y el nivel de agua (b).  $D_e$ , densidad estomática, NA, nivel de agua. Cada punto de la densidad estomática representa el promedio de 240 datos que corresponden al promedio por sitio. Cada punto de la salinidad y el nivel de agua representa el promedio de 24 datos que corresponden al promedio por sitio de cada variable.

## DISCUSIÓN

### **Relación entre conductancia estomática y proporción de estomas abiertos**

La proporción de estomas abiertos (*PEA*) se relacionó positivamente con la conductancia estomática ( $g_s$ ) conforme a lo esperado. Los estomas regulan la pérdida de agua de la hoja por lo que la apertura estomática es un estimador de  $g_s$  (Kuraishi *et al.*, 1990; Kozłowski y Pallardy, 1997); a mayor número de estomas abiertos,  $g_s$  se incrementa. Aún cuando la relación entre *PEA* y  $g_s$  fue significativa, la variabilidad de los datos explicada por el modelo lineal fue reducida ( $r^2 = 0.12$ ; ecuación 3.1). Esto es un resultado común en los estudios bajo condiciones naturales (p. ej. Clough y Sim, 1989; Naidoo *et al.*, 1997), en donde la variabilidad ambiental es grande. Esto valida el uso de impresiones de silicón como un método práctico para hacer estudios comparativos y simultáneos entre varias localidades, por ejemplo, a lo largo de un gradiente ambiental. Es un método útil para describir el comportamiento individual de los estomas y un aspecto del intercambio gaseoso (Glincka y Meidner, 1968; Spence *et al.*, 1983, en Spence, 1987; Kuraishi *et al.*, 1990). Al usar esta técnica se debe tener en cuenta que el control estomático es importante en poros menores a  $2 \mu$  que son difíciles de observar mediante esta técnica (Glinka y Meidner, 1968).

### **Comportamiento estomático, densidad estomática, área foliar y salinidad**

La hipótesis planteada en este trabajo fue que *PEA*,  $D_e$  y  $A_f$  se incrementarían con una menor salinidad como una forma de reducir la pérdida de agua en ambientes sujetos a una mayor tensión hídrica por la salinidad, de manera análoga a lo que sucede con  $g_s$  (Werner y Stelzer, 1990; Medina *et al.*, 1995; Ball, 1996). Sin embargo, *PEA* tendió a incrementarse a mayor salinidad,  $A_f$  no mostró variación ante la salinidad, y ambas variables no se incrementaron hacia los sitios más alejados de la barra de acuerdo al gradiente de salinidad de la laguna.  $D_e$  se comportó de manera esperada ya que tendió a aumentar al disminuir la salinidad y hacia los sitios ubicados hacia el sur de la laguna. Las plantas de *R. mangle* asociadas a ambientes salinos disminuyen  $D_e$  probablemente para reducir la pérdida de agua (Werner y Stelzer, 1990). *R. mangle* no modifica el área foliar e incrementa *PEA* con una mayor salinidad lo que probablemente es compensado por los cambios en  $D_e$  asociados a la salinidad (Werner y Stelzer, 1990) que le permitirían regular la pérdida de agua en ambientes salinos.

*PEA*,  $D_e$  y  $A_f$  no disminuyeron hacia la planicie lodosa como se predijo ante el incremento en la salinidad en esta geoforma. *PEA* registró diferencias entre geoformas en el sitio 1 y 3 donde fue mayor en la planicie lodosa que en el borde y en el sitio 2, mayor en el borde que en la planicie. Esto indica que no hubo una tendencia clara de *PEA* a ser mayor en una geoforma en particular. La diferencia entre los sitios 1 y 3 y el 2 fue la salinidad, mayor en el primer grupo con respecto al sitio 2 (Fig. 3.1; Pág. 54); lo que podría sugerir una influencia de esta variable con respecto a la diferenciación de *PEA* entre geoformas en esos sitios en particular.  $A_f$  mostró diferencias entre geoformas en los sitios 2, 3 y 6; al igual que *PEA*, no se observó una tendencia a ser mayor en una geoforma en particular. En el sitio 3 y 6  $A_f$  fue mayor en el borde y en el 2, en la planicie lodosa y no hay una explicación de la diferenciación entre geoformas en términos de la salinidad y *NA* evaluadas en cada geoforma.  $D_e$  no registró diferencias entre geoformas en un mismo sitio y sí disminuyó ante el incremento en la salinidad, como mostró la relación negativa entre estas variables y el incremento en  $D_e$  hacia los sitios menos salinos, excepto el sitio

2. Esto implica que un intervalo de salinidad mayor al que se presenta entre geoformas induce una respuesta en esta variable en condiciones naturales.

El incremento de *PEA* ante la salinidad puede deberse a las condiciones de inundación, ya que la salinidad disminuyó con el incremento en *NA* indicando que *PEA* disminuyó al incrementarse *NA*. La inundación puede incrementar la resistencia estomática al generar condiciones semejantes de aridez como se mostró en *Bruguiera gymnorrhiza* Naidoo (1984); sin embargo, en *A. marina*  $g_s$  se incrementó en condiciones de inundación en comparación con los sitios no inundados (Naidoo *et al.*, 1997). El efecto combinado de salinidad e inundación en *A. marina*, *Rhizophora mucronata* y *B. gymnorrhiza* probablemente incrementa la resistencia estomática debido al incremento de la resistencia de la raíz y por lo tanto al decremento en la absorción de agua (Naidoo, 1985).

$A_f$  está entre los intervalos reportados para otras especies de manglar del mismo género (Ball, 1988a; Kuraishi *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 1995) y fue mayor ( $38.2 \pm 0.3$  cm) que la reportada anteriormente para el sitio de estudio ( $31.4 \pm 6.2$  cm; Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). Contrariamente a lo reportado (Medina *et al.*, 1995),  $A_f$  no mostró relación con la salinidad. Esto puede deberse a que el gradiente de salinidad no haya sido lo suficientemente grande como para inducir cambios en esta variable y a que la pérdida de agua de la hoja está regulada, entre otras variables, por la disminución de  $D_e$  ante el incremento en la salinidad como lo mostró la relación entre estas dos últimas variables.

$D_e$  se incrementó al disminuir la salinidad e incrementarse *NA* y hacia los sitios más alejados de la barra, es decir, hacia los menos salinos, excepto en el sitio dos.  $D_e$  fue similar (81 y 93 estomas/mm<sup>2</sup>, Werner y Stelzer, 1990) o mayor a la reportada en otros trabajos (44-50 estomas/mm<sup>2</sup>, Ellison y Farnsworth, 1997) para la misma especie. Posiblemente esto último se debe a que las plantas estuvieron sometidas a condiciones de salinidad diferentes (Werner y Stelzer, 1990). La disminución de  $D_e$  es una característica asociada a la succulencia en *Laguncularia racemosa* (Biebl y Kinzel, 1965, en Werner y Stelzer, 1990). Werner y Stelzer (1990) registraron un decremento en  $D_e$  de *R. mangle* al exponer a las plantas a una mayor salinidad.

El sitio 2 se comportó de manera diferente en términos de salinidad, nivel de agua,  $A_f$  y  $D_e$ . Fue uno de los sitios de menor salinidad a pesar de estar localizado en la zona norte de la laguna. La reducción de la salinidad estuvo dada por un aporte constante de agua dulce al manglar a través de un arroyo; sin embargo, no alcanzó los niveles de *NA* reportados para los sitios 5 y 6, también poco salinos. El sitio 2 registró la menor  $D_e$  contrariamente a lo esperado para un sitio poco salino; probablemente la baja  $D_e$  del sitio 2 es compensada, a diferencia del resto de los sitios por un incremento en  $A_f$ . El incremento en  $A_f$  en el sitio 2 podría asociarse con el incremento en la disponibilidad de agua poco salina. Sin embargo, esto debe tomarse cuidadosamente ya que el área foliar individual no necesariamente implica una mayor área foliar total de la planta (Kozłowski y Pallardy, 1997).

### Variación temporal del comportamiento estomático

*PEA* se incrementó en los meses de la época seca y disminuyó en la húmeda contrariamente a lo planteado. El incremento en *PEA* a finales de mayo se debió a que durante este mes se incrementó la disponibilidad de *RFA* (Ball y Critchley, 1982; Kuraishi *et al.*, 1990) durante el día comparada con los otros meses. Por el contrario, la



menor proporción de estomas abiertos se registró en septiembre y fue similar a la registrada en agosto, ambos meses lluviosos en la zona.

Las curvas de *PEA* diurno mostraron diferentes comportamientos como fueron depresiones al mediodía y máximos por la mañana y tarde. La apertura estomática responde a *DPV* y a la disponibilidad de agua en el suelo (Capítulo II, esta tesis; Lambers *et al.*, 2000). La disminución de *PEA* hacia el mediodía se debió al incremento en la demanda evaporativa; por la mañana y tarde se generan mejores condiciones para el intercambio gaseoso (Ball *et al.*, 1988) como lo indicó la relación negativa de *PEA* con *Ta*. Aunque generalmente se registró un incremento paulatino en la apertura estomática a partir de las primeras horas del día, hasta alcanzar el máximo, en mayo se registró una gran cantidad de estomas abiertos durante la primera hora. Esto puede deberse a que mayo es un mes seco en la zona con alta *Ta* y baja *HR*, de forma que los estomas responden a *RFA* de las primeras horas de la mañana cuando *Ta* no ha alcanzado el máximo valor del día y *HR* es alta comparada con el resto del día. Kuraishi *et al.* (1990) registraron un alto porcentaje de estomas completamente abiertos (60%) durante la primera hora de la mañana, cuando la tasa de transpiración no fue ni la mitad de la tasa máxima alcanzada hacia mediodía; por lo que proponen que la transpiración por la mañana está limitada por la baja radiación más que por la apertura estomática; algo semejante podría estar pasando en aquellos casos en los que en las última horas de la tarde aún se registró una gran proporción de estomas abiertos.

Los resultados mostraron que  $g_s$ , *PEA*,  $D_e$  y  $A_f$  se relacionaron entre sí. Estas variables, tanto fisiológicas como morfológicas estudiadas, influyen en el intercambio gaseoso en la planta (Kozlowski y Pallardy, 1997; Lambers *et al.*, 2000). Por ello es importante evaluar de manera conjunta características tanto morfológicas como fisiológicas, que permitan integrar el estado hídrico de la planta, sobre todo bajo condiciones de campo.

## CONCLUSIONES

- 1) La proporción de estomas abiertos está relacionada con la  $g_s$  ( $r^2 = 0.12$ ); el débil ajuste del modelo lineal de estas dos variables se puede deber a las condiciones naturales bajo las cuales se desarrolló el estudio y a la técnica utilizada
- 2) La proporción de estomas abiertos se incrementó a mayor salinidad al disminuir el nivel de agua. La densidad estomática aumentó con la disminución de la salinidad hacia los sitios ubicados al sur de la laguna y mayormente inundados. El área foliar no mostró relación con la salinidad.
- 3) La proporción de estomas abiertos se incrementó hacia mayo como resultado del incremento en la radiación fotosintéticamente activa.
- 4) La proporción de estomas abiertos mostró diferentes comportamientos durante el día. La proporción de estomas abiertos se incrementó al incrementarse la radiación fotosintéticamente activa y disminuyó al incrementarse la temperatura del aire y la humedad relativa del aire.

## DISCUSIÓN GENERAL

En este trabajo se puso a prueba la hipótesis de zonación metabólica propuesta por Lugo *et al.* (1975), utilizando como variables el potencial hídrico y la conductancia estomática. Esta hipótesis, que se elaboró para explicar la zonación, sugiere que la especie dominante de cada franja de manglar muestra en ésta sus valores óptimos de fotosíntesis, respiración y transpiración en comparación con los de la franja donde no domina. Aunque no se midió fotosíntesis en esta tesis, los datos publicados por Clough y Sim (1989) que implican 19 especies de manglar en 9 localidades del norte de Australia y Papua Nueva Guinea (representados gráficamente por Medina, 1999) demuestran que la regresión lineal entre fotosíntesis ( $A$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) es altamente significativa ( $A = 4 + 0.049 g_s$ ;  $r = 0.78$ ;  $P < 0.0001$ ;  $n = 46$ ). Los resultados del Capítulo 2 de esta tesis mostraron que los supuestos de hipótesis de zonación metabólica (Figura 4.1a-b) no se cumplen: La conductancia estomática es mayor en *Avicennia* en la franja dominada por *Rhizophora* y la de esta especie es similar en las dos geoformas (Figura 4); el potencial hídrico de *Avicennia* no es más positivo que el de *Rhizophora* en la planicie lodosa, aunque el potencial hídrico de *Rhizophora* y de *Avicennia* disminuyen hacia la geoforma más salina (Figura 4).

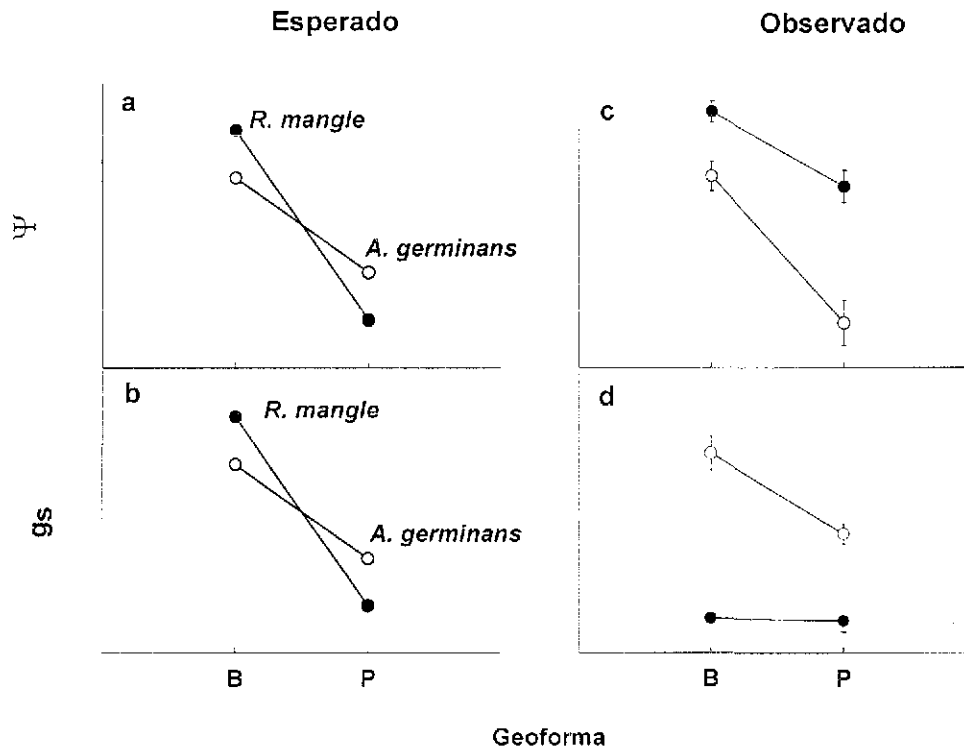


Fig. 4.1. Comparación del potencial hídrico ( $\Psi$ ) (a) y la conductancia estomática esperados de acuerdo a la hipótesis de Lugo *et al.* (1975) con respecto al potencial hídrico (c) y la conductancia estomática ( $g_s$ ) observados en el campo (d) de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* en función de la geoforma. B, borde; P, planicie lodosa.

Con los resultados obtenidos podemos afirmar que las respuestas fisiológicas dependen de la especie: El potencial hídrico es más negativo y la conductancia estomática es mayor en *Avicennia* que en *Rhizophora*, aunque las dos compartan la misma geoforma. La respuesta de las especies está relacionada con su tolerancia a la salinidad y sugieren que esta variable no es la única responsable de la distribución diferencial de las especies en las geoformas. Sería importante evaluar características tales como nutrimentos (Boto y Wellington, 1983, 1984; Feller *et al.*, 1999), tipo de suelo y anoxia (McKee, 1996) asociadas con la salinidad para entender la distribución de las especies de manglar.

La diferencia en la tolerancia a la salinidad en las especies de manglar está probablemente relacionada con los mecanismos de eliminación de sal presentes en cada una de ellas, que les permite eliminar alrededor del 90 % de la sal del substrato (Scholander, 1968). *Avicennia* incorpora una mayor cantidad de sales en el xilema y las excreta a través de glándulas (Drennan y Pammenter 1982, Sobrado 2002). *Rhizophora mangle* es una especie ultrafiltradora pues elimina la mayor cantidad de sal a nivel de raíces, es menos tolerante a la salinidad y se establece en sitios menos salinos (Scholander *et al.*, 1962; Scholander, 1968; Mizrahi *et al.* 1980).

Los resultados del capítulo 3 mostraron que la proporción de estomas abiertos de *R. mangle* se reduce a menor salinidad; la densidad estomática se incrementa con la disminución de la salinidad como se había mostrado previamente en condiciones de laboratorio (Werner y Stelzer, 1990). El área foliar no cambió con la salinidad, pero esto fue compensado por una disminución de la densidad estomática. Esto es, para hojas de dimensiones similares, menos estomas implicarían menos transpiración y por tanto mayor conservación de agua, lo que se esperaría para zonas más salinas.

En el Cuadro 4.1 se hace una comparación entre los resultados esperados y los observados de acuerdo a la hipótesis de zonación metabólica propuesta por Lugo *et al.* (1975) utilizando las variables tanto fisiológicas como morfológicas.

Cuadro 4.1. Comparación entre resultados esperados de acuerdo a la hipótesis de zonación metabólica de Lugo *et al.* (1975) interpretada del cuerpo de agua hacia tierra adentro y los observados en el campo.  $\Psi$  (potencial hídrico),  $g_s$  (conductancia estomática), *PEA* (proporción de estomas abiertos),  $D_e$  (densidad estomática),  $A_f$  (área foliar), B (borde), P (planicie lodosa).

Variable	Especie	Geoforma			
		Esperado		Observado	
		B	P	B	P
$\Psi$	<i>Avicennia germinans</i>	+	-	+	-
	<i>Rhizophora mangle</i>	+	-	+	-
$g_s$	<i>Avicennia germinans</i>	+	-	+	-
	<i>Rhizophora mangle</i>	+	-	=	=
<i>PEA</i>	<i>Rhizophora mangle</i>	+	-	=	=
$D_e$	<i>Rhizophora mangle</i>	+	-	=	=
$A_f$	<i>Rhizophora mangle</i>	+	-	=	=

Trabajar con un gradiente mayor en las condiciones ambientales tanto espacial como temporalmente permite tener una visión más completa del comportamiento fisiológico en campo de estas especies y apreciar una importante diferenciación fisiológica entre las especies que respondieron a las condiciones ambientales atmosféricas y edáficas que generaron variaciones diurnas y estacionales. Estas variaciones entre especies contribuyen a entender la distribución de las mismas en un gradiente de salinidad.

Aún cuando tradicionalmente se considera que los manglares muestran conductancias estomáticas reducidas por el ambiente salino (Ball, 1996), este trabajo mostró que estas especies de manglar pueden incrementar la conductancia estomática cuando se presenta una alta humedad relativa del aire, baja temperatura, moderada intensidad luminosa y reducida diferencia de presión de vapor hoja-aire. Dada las diferentes respuestas entre las especies en un mismo momento del día, es importante considerar este aspecto al realizar comparaciones entre especies. Los resultados del presente estudio pusieron de manifiesto la importancia de evaluar de manera conjunta variables fisiológicas y morfológicas para entender el estado hídrico de la planta. El realizar este tipo de trabajos y en individuos adultos proporciona información útil que permite entender el comportamiento fisiológico de las especies de manglar que han sido más estudiadas en condiciones de laboratorio y con plántulas.

## LITERATURA CITADA

- Andrews, T. J., B. F. Clough y G. J. Muller. 1984. Photosynthetic gas exchange properties and carbon isotope ratios of some mangroves in North Queensland. En: H. J. Teas. *Physiology and management of mangroves. Physiology and management of mangroves. Task for Vegetation Science Vol. 9.* Dr. W. Junk Publishers, Netherlands. 15-23 pp.
- Andrews, T. J. y G. J. Muller. 1985. Photosynthetic gas exchange of the mangrove *Rhizophora stylosa* Griff., in its natural environment. **Oecologia** **65**:449-455.
- Attiwill, P. M. y B. F. Clough. 1980. Carbon dioxide and water vapour exchange in the white mangrove. **Photosynthetica** **14**(1):40-47.
- Atkinson, M. R., G. P. Findlay, A. S. Hope, M. N. Pitman, H. D. W. Sadler y K. K. West 1967. Salt regulation in the mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. and *Aegialitis annulata* R. Br. **Australian Journal of Biological Sciences** **20**: 589-599.
- Ball, M. C. 1988a. Ecophysiology of mangroves. **Trees** **2**:129-142.
- Ball, M. C. 1988b. Salinity tolerance in mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation to growth, carbon partitioning, and salt balance. **Australian Journal of Plant Physiology** **15**:447-464.
- Ball, M. C. 1996. Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist rainforest. En: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds.) **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman and Hall, New York. pp. 461-496.
- Ball, M. C., I. R. Cowan y G. D. Farquhar. 1988. Maintenance of leaf temperature and optimisation of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. **Australian Journal of Plant Physiology** **15**:263-276.
- Ball, M. C. y C. Critchley. 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, *Avicennia marina*, grown under different light regimes. **Plant Physiology** **70**:1101-1106.
- Ball, M. C., M. J. Cochrane y H. M. Rawson. 1997. Growth and water use of the mangroves *Rhizophora apiculata* and *R. stylosa* in response to salinity and humidity under ambient and elevated concentration of atmospheric CO<sub>2</sub>. **Plant, Cell and Environment** **20**:1158-1166.
- Ball, M. C. y G. D. Farquhar. 1984a. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. **Plant Physiology** **74**:1-6.

- Ball, M. C. y G. D. Farquhar. 1984b. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. **Plant Physiology** **74**: 7-11.
- Ball, M. C. y R. Munns. 1992. Plant responses to salinity under elevated atmospheric concentration of CO<sub>2</sub>. **Australian Journal of Botany** **40**:515-526.
- Ball, M. C. y S. M. Pidsley. 1995. Growth responses to salinity in relation to distribution of two mangrove species. **Functional Ecology** **9**:77-85.
- Ball, M. C. y M. A. Sobrado. 1998. Ecophysiology of mangroves: challenges in linking physiological processes with patterns in forest structure. En: M. C. Press, J. D. Scholes y M. G. Barker (eds.) **Physiological Plant Ecology**. Blackwell Science. USA. 331-346 pp.
- Barradas, V. L. 1994. Instrumentación Biometeorológica. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica. Mexico, D. F. 113 pp.
- Bazzaz, F. A. 1996. **Plants in changing environments**. Cambridge University Press. Gran Bretaña. pp. 319
- Becker, P., A. Asmat, J. Mohamad, M. Moxsin y M. T. Tyree. 1997. Sap flow rates of mangrove trees are not unusually low. **Trees** **11**:432-435.
- Björkman, O., B. Demming y T. J. Andrews. 1988. Mangrove photosynthesis: responses to high-irradiance stress. **Australian Journal of Plant Physiology** **15**:43-61.
- Boto, K. G. y J. T. Wellington. 1983. Phosphorus and nitrogen nutritional status of a northern australian mangrove forest. **Marine Ecology Progress Series** **11**:63-69.
- Boto, K. G. y J. T. Wellington. 1984. Soil characteristics and nutrient status in a northern Australian Mangrove forest. **Estuaries** **7**(1):61-69.
- Bunt, J.S. 1996. Mangrove zonation: An examination of data from seventeen riverine estuaries in tropical Australia. **Annals of Botany** **78**: 333-341.
- Bunt, J. S., T. Williams y H. H. Clay. 1982. River water salinity and the distribution of mangrove species along several rivers in North Queensland. **Australian Journal of Botany** **30**:401-412.
- Chapman, V.J. 1976. **Mangrove vegetation**. Vaduz, J. Cramer, Alemania.. 425 pp.
- Cheeseman, J. M., L. B. Herendeen, A. T. Cheeseman y B. F. Clough. 1997. Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. **Plant, Cell and Environment** **20**: 579-588.

- Cintrón, G., A. E. Lugo, D. J. Pool y G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. **Biotropica** 10(2):110-112.
- Clough, B. F. y R. G. Sim. 1989. Changes in gas exchange characteristics and water use efficiency of mangroves in response to salinity and vapour pressure deficit. **Oecologia** 79:38-44.
- Davis, J.H. 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. **Papers of the Tortugas Laboratory** 32, **Publications of the Carnegie Institute** 524: 113-195.
- Drennan, P. y N. W. Pammenter. 1982. Physiology of salt excretion in the mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. **New Phytologist** 91:597-606.
- Downton, W. J. S. 1982. Growth and osmotic relations of the mangrove *Avicennia marina*, as influenced by salinity. **Australian Journal of Plant Physiology** 9:519-528.
- Ellison, A. M. Y E. J. Farnsworth. 1997. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) **Oecologia** 112:435-446.
- Farnsworth, E. J. y J. M. Farrant. 1998. Reduction in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. **American Journal of Botany** 85 (6):760-769.
- Fanjul L. y V. L. Barradas. 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in Mexico. **Journal of Applied Ecology** 22:943-954.
- Feller, I. C., D. F. Whigham, J. P. O'Neil y K. L. McKee. 1999. Effects of nutrient enrichment on within-stand cycling in a mangrove forest. **Ecology** 80(7):2193-2205.
- García, E. 1988. **Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen**. México, D. F. 217.
- Glinka, Z. y H. Meidner. 1968. The measurement of stomatal responses to stimuli in leaves and leaf discs. **Journal of Experimental Botany** 19(58):152-166.
- Hesse, P. R. 1961. Some differences between the soils of *Rhizophora* and *Avicennia* mangrove swamps in Sierra Leone. *Plant and Soil* 14(4):335-346.
- Jennings, G. H. 1968. Halophytes, succulence and sodium in plants -a unified theory. **New Phytologist** 67:899-911.
- Jiménez, J. A. 1985. *Rhizophora mangle* L. Red mangrove. U. S. Forest Service. Institute of Tropical Forestry. **Silvics Manual** 2:1-7.



- Jiménez, J. A. y A. E. Lugo 1985. *Avicennia germinans* (L.) Black mangrove. U. S. Forest Service. Institute for Tropical Forestry. **Silvics Manual 4**:1-6.
- Jones, H. G. 1992. **Plant and microclimate**. Cambridge University Press. 131-162.
- Joshi, G. V., B. B. Jamale y L. Bhosale. 1975. Ion regulation in mangroves. En: G. E. Walsh, S. C. Snedaker y H. J. Teas (eds.) **Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves**. Institute of Food and Agriculture Science, Univ. Florida, Gainesville, Florida Vol. 2: 595-607.
- Kench P. S. 1999. Geomorphology of Australian estuaries: Review and prospect. **Australian Journal of Ecology 42**: 367-380.
- Kozlowski, T. T. y S. G. Pallardy. 1997. **Physiology of woody plants**. Academic Press, San Diego. 411 pp.
- Kuraishi, S., N. Sakurai y H. Miyauchi. 1990. Measurements of the water economy of mangrove leaves. En: Y. Hashimoto, P. J. Kramer, H. Nonami y B. R. Strain (eds) **Measurement Techniques in Plant Science**. Academic Press, Inc. San Diego, pp.151-163.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 2000. **Plant Physiological Ecology**. Springer. N. Y. 540 pp
- Lankford, R. 1977. Coastal lagoons of Mexico, their origin and classification. En: M. Wiley (ed.). **Estuarine Process. 2-Circulation, sediments and transfer of material in the estuary** Academic Press, Nueva York, pp. 182-215.
- Lin, G. y L. da S. L. Sternberg. 1992a. Comparative study of water uptake and photosynthetic gas exchange between scrub and fringe red mangroves, *Rhizophora mangle* L. **Oecologia 90**:399-403.
- Lin, G. y L. da S. L. Sternberg. 1992b. Differences in morphology, carbon isotope ratios and photosynthesis between scrub and fringe mangroves in Florida, USA. **Aquatic Botany 42**:303-313.
- Lin, G. y L.S.L. Sternberg. 1992c. Effects of growth form, salinity, nutrient, and sulphide on photosynthesis, carbon isotope discrimination, and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). **Australian Journal of Plant Physiology 19**: 509-517.
- Lin, G. y L. da S. L. Sternberg. 1993. Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). **Journal of Experimental Botany 44**(258):9-16.
- López-Portillo, J. y E. Ezcurra. 1989a. Zonation in mangrove and salt marsh vegetation at Laguna de Mecocacán, México. **Biotropica 21**: 107-114.

- López-Portillo, J. y E. Ezcurra. 1989b. Mangrove response to salinity in two geofoms. **Functional Ecology**, 3: 355-361.
- Lot-Helgueras, A., C. Vázquez-Yanes y F. Menéndez L. 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf Coast of México. En: Walsh, G. E., S. C. Snedaker y H. J. Teas (eds.). **Proceedings of the International Symposium on Biology and Manangement of Mangroves**. Institute of Food and Agriculture Science, Univ. Florida, Gainsville, Florida 1: 52-61.
- Lovelock, C. E. y B. F. Clough. 1992. Influence of solar radiation and leaf angle on leaf xanthophyll concentration in mangroves. **Oecologia** 91:518-525.
- Lugo, A. E. y S. C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. **Annual Review of Ecology and Syntematics** 5:39-64.
- Lugo, A. E., G. Evink, M. M. Brinson, A. Bronce y S. C. Snedaker. 1975. Diurnal rates of photosynthesis, respiration, and transpiration in mangrove forests of South Florida. En: F. B. Golley y E. Medina (eds.) **Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research**. Springer-Verlag, Berlín. pp. 335-350.
- McDermitt, D. K. 1990. Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. **HortScience** 25(12):1538-1548.
- McKee, K.L. 1993. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution-reciprocal effects. **Journal of Ecology** 81: 477-787.
- McKee, K.L. 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. **Tree Physiology** 16: 883-889
- Medina, E. 1999. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding. En: A. Yañez-Arancibio y A. L. Lara-Domínguez (eds.) **Ecosistemas de Manglar en América Tropical**. Instituto de Ecología, A. C. México, UICN/HORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MS USA. 109-126.
- Medina, E., a. E. Lugo y A. Novelo. 1995. Contenido mineral del tejido foliar de especies de manglar de la Laguna de Sontecomapan (Veracruz, Mexico) y su relacion con la salinidad. **Biotropica** 27(3):317-323.
- Meinzer, F. C. y D. A. Grantz. 1991. Coordination of stomatal, hydraulic and canopy boundary layer properties: Do stomata balance conductances by measuring transpiration? **Physiologia Plantarum** 83:324-329.
- Miller, P. C. 1972. Bioclimate, leaf temperature and primary production in red mangrove canopies in South Florida. **Ecology** 53:22-45.

- Mizrachi, D., R. Pannier y F. Pannier. 1980. Assessment of salt resistance mechanisms as determinant physio-ecological parameters of zonal distribution of mangroves species. I. Effect of salinity stress on nitrogen metabolism balance and protein synthesis in the mangrove species *Rhizophora mangle* and *Avicennia nitida*. **Botanica Marina** 23:289-296.
- Moon, G. J., B. F. Clough, C. A. Peterson y W. G. Allaway. 1986. Apoplastic and symplastic pathways in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. roots revealed by fluorescent tracer dyes. **Australian Journal of Plant Physiology** 13:637-648.
- Moreno-Casasola, P. y G. Vázquez. 1999. Succession in tropical dune slack after disturbance by water-table dynamics. **Journal of Vegetation Science** 10:515-524.
- Naidoo, G. 1984. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam. **New Phytologist** 93:369-376.
- Naidoo, G. 1985. Effects of waterlogging and salinity on plant-water relations and on the accumulation of solutes in three mangrove species. **Aquatic Botany** 22:133-143.
- Naidoo, G. 1986. Responses of the mangrove *Rhizophora mucronata* to high salinities and low osmotic potentials. **South African Journal of Botany** 52(2):124-128.
- Naidoo, G. 1987. Effects of salinity and nitrogen on growth and water relations in the mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. **New Phytologist** 107:317-325.
- Naidoo, G., H. Rogalla y D. J. von Willert. 1997. Gas exchange responses of a mangrove species, *Avicennia marina*, to waterlogged and drained conditions. **Hydrobiologia** 352:39-47.
- Naidoo, G. y D. J. von Willert. 1994. Stomatal oscillations in the mangrove *Avicennia germinans*. **Functional Ecology** 8:651-657.
- Novelo-Retana, A. 1978. La vegetación de la estación biológica El Morro de la Mancha, Ver. **Biotica** 3(1): 9-23.
- Parlange, J-Y. Y P. E. Waggoner. 1970. Stomatal dimensions and resistance to diffusion. **Plant Physiology** 46:337-342.
- Ramírez-García, P. y D. Segura-Zamorano. 1994. Ordenación de la vegetación de manglar de la laguna de Panzacola, Chiapas. **Serie Grandes Temas de la Hidrobiología: Los Sistemas Litorales**. UAMI, UNAM 2:105-113.
- Rains, D. W. Y E. Epstein. 1967. Preferential absorption of potassium by leaf tissue of the mangrove *Avicennia marina*: an aspect of halophytic competence in coping with salt **Australian Journal of Biological Science** 20:847-857.

- Rico-Gray, V. 1979. **El manglar de la laguna de la manche, Ver. estructura y productividad neta**. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. pp. 32.
- Rico-Gray, V. y M. Palacios-Ríos. 1996. Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in Mexico. **Global Ecology and Biogeography Letter** 5:30-35.
- Saenger, P. 1982. Morphological, anatomical and reproductive adaptations of australian mangroves. En: B. F. Clough (ed.) **Mangrove Ecosystems in Australia** Australian Institute of Marine Science, Australian National University Press. Canberra, Australia. pp.153-191.
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos 1996-1997. **Estación climatológica La Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz, México.**
- Scholander, P. F. 1968. How mangroves desalinate seawater. **Physiologia Plantarum** 21:251-261.
- Scholander, P. F., E. D. Bradstreet, H. T. Hammel y E. A. Hemmingsen. 1966. Sap concentrations in halophytes and some other plants. **Plant Physiology** 41:529-532.
- Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. D. Bradstreet y E. A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. **Science** 148:339-346.
- Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. Hemmingsen y W. Garey. 1962. Salt balance in mangroves. **Plant Physiology** 37:722-729.
- Smith, J. A. C., M. Popp, U. Lüttge, W. J. Cram, M. Diaz, H. Griffiths, H. S. J. Lee, E. Medina, C. Schafer, K. H. Stimmel y B. Thoke. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relation and gas exchange of mangroves. **New Phytologist** 111:293-307.
- Sobrado, M. A. 1999. Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. **Photosynthetica** 36(4):547-555.
- Sobrado, M. A. 2000. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species. **Trees** 14:258-262.
- Sobrado, M. A. 2002. Effect of drought on leaf gland secretion of the mangrove *Avicennia germinans* L. **Trees** 16:1-4.
- Soto, R. y J. Jiménez. 1982. Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. **Revista de Biología Tropical** 30(2):161-168.
- Spence, R. D. 1987. The problem of variability in stomatal responses, particularly aperture variance, to environmental and experimental conditions. **New Phytologist** 107:303-315.

- Sternberg, L. da S. L., N. Ish-Shalom-Gordon, M. Ross y J. O'Brien. 1991. Water relation of coastal plant communities near the ocean/freshwater boundary. **Oecologia** **88**:305-310.
- Suárez, N., M. A. Sobrado y E. Medina. 1998. Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings. **Oecologia** **114**:299-304.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 1991. **Plant Physiology**. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc. California. 565 pp.
- Theuri, M. M., J. I. Kinyamario y D. van Speybroeck. 1999. Photosynthesis and related physiological processes in two mangrove species, *Rhizophora mucronata* and *Ceriops tagal*, at Gazi Bay, Kenya. **African Journal of Ecology** **37**:180-193.
- Thom, B. G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology: Tabasco, México. **Journal of Ecology** **55**:301-343.
- Thom, B.G. 1982. Mangrove ecology—a geomorphological perspective. En: Mangrove Ecosystems in Australia. Structure, function and management. (ed. B.F. Clough) pp. 3-17. Australian Institute of Marine Science - Australian National University Press. Canberra, Australia.
- Tomlinson, P. B. 1986. **The botany of mangroves**. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra 413 pp.
- Turner, I. M., w. K. Gong, J. E. Ong, J. S. Bujang y T. Kohyama. 1995. The architecture and allometry of mangrove saplings. **Functional ecology** **9**:205-212.
- Valverde, T. 1992. **Historias de vida de *Schizachyrium scoparium* var. *litoralis* en diferentes microambientes de dunas costeras**. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 172 pp.
- Vázquez-Yanes, C. 1971. La vegetación de la Laguna de Mandinga, Ver. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. México* **42. Serie Botánica** **1**:49-94.
- Villalobos-Figueroa, A., R. de la Parra-Venegas, B. E. Galván-Pastoriza, O. J. Cacho-Ribeiro, M. A. Izaguirre-Padrón. 1984. Estudio hidrobiológico en la Laguna de la Mancha, municipio de Actopan, Veracruz 1979-1980. **INIREB**. Xalapa, Veracruz, México. 51 pp.
- 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.
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 663 pp.