

UNIVERSIDAD DEL MAR

Campus Puerto Ángel



**Indicadores fisiológicos en la reforestación de *Rhizophora mangle* en la
Ciénega de Progreso, Yucatán**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO PROFESIONAL DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Jahir Alberto Morales Castellanos

Matricula (2015020214)

Directora:

Dra. Diana Jacqueline Cisneros de la Cruz

Co-Director:

Dra. María Nieves Trujillo Tapia

Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Oaxaca, México, 2026.

Dedicatoria

“Especial dedicación a mi abuelo Román Magdaleno Morales Vazquez †, quien físicamente ya no se encuentra en este mundo terrenal, pero espiritualmente me sigue cuidando y lo sigo venerando. A mis padres Juventino y Verónica, quienes con su esfuerzo y sudor me enseñaron a ser un hombre responsable y educado. A mis hermanos de sangre, Ricardo y Marlene, ¡nunca dejen de soñar!

Para todos los amantes del lodo y el manglar.

Y para Ti, con mucho cariño”

Agradecimientos

Principalmente a mi casa de estudios, la Universidad del Mar, por mi formación como profesional.

A mi directora de tesis la Dra. Diana Cisneros de la Cruz, por el apoyo y asesorías durante el levantamiento de datos y en la orientación de la redacción de esta tesis.

Al Dr. Jorge Alfredo Herrera Silveira, quien me abrió las puertas de su laboratorio y deposito confianza en mí, agradezco por su apoyo con la beca para continuar con mi formación académica y formalizar la tesis.

A la Dra. Nieves por la confianza y apoyo durante todos los años de la carrera y en la realización de este proyecto.

A la Dra. Claudia Teutli, quien siempre se ha preocupado por mi bienestar, además de ser su alumno y aprender mucho de ella en campo midiendo estructura de manglar y sobre proyectos de restauración ecológica de manglar.

Al Cinvestav-Mérida, quien autorizó mi entrada al servicio social, prácticas profesionales y el proyecto de Tesis.

Al Laboratorio de Producción Primaria Cinvestav-Mérida, el cual se convirtió en mi segunda casa de estudios, donde me forme como restaurador de ecosistemas de manglar. Por otra parte, también les agradezco por el préstamo de materiales para la toma de datos.

Al laboratorio de ecofisiología vegetal en el CICY a cargo del Dr. José Luis Andrade y al Ing. Robert US, quienes me instruyeron la forma y el uso correcto de materiales para mediciones fisiológicas de las plantas, además del préstamo de espacio para realizar las mediciones, así como al Dr. Manuel, quien facilito el uso del higrómetro de punto de rocío (Dewpoint PotentiaMeter WDP 64).

Al grupo comunitario de mujeres restauradoras de manglar “Las Chelemeras”, gracias a ellas se construyeron los centros de dispersión donde se llevaron a cabo los trasplantes, además de realizar kilómetros de canales para la recuperación hidrológica de la zona, son mis “Heroínas del manglar”.

A mis compañeros y amigos, Israel, Heimi, Ángel y Carlos, quienes me ayudaron midiendo plántulas de manglar, con nuestras risas y cantos el trabajo es más ameno.

A la bióloga Eunice Pech, gracias por toda tu sabiduría y paciencia, además de enseñarme a realizar todos los análisis de laboratorio necesarios para la estimación de carbono.

A la Dra. Tania Cota, quien me apoyo en la interpretación de los análisis estadísticos, instruyéndome y aconsejándome cada día para poder mejorar, gracias por tu amistad.

Al biólogo Oscar Martínez un muy gran amigo, por esos días midiendo estructura y sacando núcleos de suelos, por todas nuestras aventuras y fiestas.

A mi amigo Reymundo Ku May, quien me abrió las puertas de su casa junto con toda su familia e inculcarme el amor por la observación de aves, gracias por esos días de bicicleta, pajareando y pedaleando.

A mi camarada Axel Balseca, con quien he pasado altas y bajas y a pesar de tantos años de conocernos, se conserva esa buena amistad, y por apoyo en bases de datos.

A mis amigos que se quedaron en el camino y descendieron a la siguiente vida, José (Pipo) †, Darío † y Oscar †, su partida fue dura, pero me enseñaron hacer muy fuerte.

A mi amigo Joaquín Montes Bautista, me ha demostrado que a pesar de la distancia la amistad perdura, gracias por estar siempre presente y apoyar a mi familia en mi ausencia.

A Miriam (mimo) quien me hizo abrir los ojos contra mi propio ego, gracias por esos momentos de atención, eres una fuente de inspiración.

A mi compadre Andres Bany Solar, quien fue la primera persona en hablarme de los poderes de este ecosistema e incluirme en su proyecto de germinación de propágulos de manglar en Oaxaca.

A la ‘‘Bandita’’ Alex y Fabian, por el hospedaje y alimentos para poder llegar a Yucatán en moto, estoy muy agradecido.

A todos aquellos que con su granito de arena hicieron posible la culminación de este proyecto.

¡GRACIAS!

Índice

I. Lista de tablas	7
II. Lista de figuras.....	7
III. Abreviaturas	9
IV. Resumen.....	10
V. Abstract.....	11
1. Introducción.....	12
2. Marco teórico	14
2.1 Los manglares en México	14
2.2 <i>Rhizophora mangle</i>	15
2.3 Restauración ecológica de manglar.....	18
2.3.1 Acciones de restauración	19
2.3.2 Rehabilitación hidrológica.....	19
2.3.3 Acondicionamiento de Centros de Dispersión (CD)	20
2.3.4 Reforestación	20
2.4 Estrés post-trasplante.....	21
2.5 Escalas temporales y espaciales.....	22
2.6 Indicadores fisiológicos.....	24
2.6.1 Fotosíntesis y eficiencia fotosintética.....	24
2.6.2 Parámetros de Fluorescencia (Schreiber,1997 y Schubert ,2015):	26
2.6.3 Indicadores morfológicos	27
3. Antecedentes	28
3.1 Indicadores fisiológicos.....	28
3.2 Reforestación de manglar.....	34
4. Justificación	37
5. Hipótesis	38
6. Objetivos	38
6.1 Objetivo general	38
6.2 Objetivos específicos.....	38
7. Materiales y métodos	39
7.1 Área de estudio.....	39

7.2 Zonas de trabajo y técnicas de reforestación.....	40
7.3 Diseño del estudio	42
7.4 Caracterización del microambiente.....	44
7.4.1 Potencial hídrico del suelo.....	45
7.5 Mediciones en plántulas de manglar	46
7.5.1 Mediciones no destructivas	46
7.5.2 Mediciones destructivas	49
8. Análisis estadísticos	49
9.Resultados	50
9.1 Microambiente	50
9.2 Supervivencia (%).....	53
9.3 Eficiencia Fotosintética Máxima EFM (Fv/Fm).....	54
9.4 Presión de excitación fotosintética (Q_m)	55
9.5 Tasa Relativa de Crecimiento	56
9.6 Área Foliar Total	58
9.7 Área foliar específica (AFE)	59
9.8 Ángulos de inclinación de las hojas	60
9.9 Potencial hídrico foliar	61
10. Discusión.....	63
10.1 Microambiente	63
10.2 Estrategias de reforestación y supervivencia	65
10.3 Indicadores morfo-fisiológicos	67
10.4 Edad de trasplante o siembra.....	71
11. Conclusión	73
12. Recomendaciones.	74
13. Referencias.....	76

I. Lista de tablas

Tabla 1. Resultados de las variables que conforman el microambiente.	52
Tabla 2. Medidas descriptivas de la tasa relativa de crecimiento del diámetro y la altura de <i>R. mangle</i>	57

II. Lista de figuras

Figura 1. Ilustración de <i>Rhizophora mangle</i> , CONABIO, 2020.	16
Figura 2. Estrategia integral de restauración ecológica de manglares (modificado de Teutli-Hernández y Herrera-Silveira, 2016).....	18
Figura 3. Representación del centro de dispersión y diagrama de la nivelación topográfica por medio de CD (Nivel máximo de inundación y profundidad máxima).....	20
Figura 4. Escalas temporales y espaciales por considerar en la restauración ecológica de manglar. Modificado de Twilley et al.1998.	23
Figura 5. Diagrama de fotosíntesis y fluorescencia de la clorofila a + calor (Krauss y Allen 2003).	25
Figura 6. Representación esquemática de los parámetros de fluorescencia medidos en hojas previamente oscurecidas y posteriormente iluminadas utilizando la técnica de fluorescencia modulada. (Modificado de Schreiber (1997) y de Schubert (2015).	27
Figura 7. Ubicación del área de estudio. La Ciénega de Progreso, Yucatán. Las formaciones que se observan en forma de Y son canales habilitados.	40
Figura 8. Zonas de trabajo: A) Regeneración natural, B) centros de acopió, C) plántulas germinadas de CA, D) plántulas del CA listas para el trasplante. E) Centros de dispersión.	41
Figura 9. Tipos de reforestación en un centro de dispersión (CD): Trasplante de Centro de Acopio (CAT), trasplante de regeneración natural (RNT), siembra directa de propágulos (P). ...	42
Figura 10. Selección de plántulas en zona de RN: A) Buen estado, B) exceso de hojas dañadas y C) etiqueta.....	43
Figura 11. Diagrama del diseño de muestreo y los análisis realizados.	44
Figura 12. Análisis de agua intersticial: A) colecta de agua. B) Lectura de resultados de pH, temperatura y oxido reducción. C) Salinidad (UPS).	44
Figura 13. Sensor de luz y temperatura en zona de referencia.	45
Figura 14. A) Extracción de muestra de suelo, B) Porta objeto de plástico, C) Dewpoint PotentiaMeter WDP 64.	46
Figura 15. Medición estructural: A) Diámetro del tallo y B) Altura de la plántula.	46
Figura 16. A) Medición de eficiencia fotosintética. B) Hojas preadaptadas a oscuridad. C) Colocación de la antena para poder medir la fluorescencia de la clorofila.	47
Figura 17. Medición morfométrica: A) Área foliar y B) Ángulos de inclinación de la hoja.	48
Figura 18. Potencial hídrico de las hojas. A) Preparación de la hoja y B) Análisis en el WP4C.	49
Figura 19. Comportamiento de los datos de luz, temperatura y humedad relativa en los cinco meses del monitoreo donde Hrs son las horas registradas de luz durante el día. Ms ± DS.....	51

Figura 20. Resultados de las variables del microambiente $Ms \pm DS$: A) salinidad (UPS). B) temperatura ($^{\circ}C$). C) potencial de hidrogeno (pH) y D) oxido reduccion (mV).	52
Figura 21. Potencial hídrico del suelo en dos diferentes zonas: Centros de dispersión (CD) y regeneración natural (RN).....	53
Figura 22. Porcentaje de supervivencia (%) de diferentes métodos de reforestación de <i>R. mangle</i> en dos tiempos: 1 (un mes después del trasplante) y 2 (5 meses después del trasplante). 54	54
Figura 23. Eficiencia Fotosintética Máxima ($Ms \pm DS$). RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. t: Tiempo: 0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante. La línea indica 0.8 considerado como el óptimo en EFM.	55
Figura 24. Resultados de Presión de excitación fotosintética (Q_m) $Ms \pm DS$. *No hubo suficientes datos para realizar el análisis. RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa. t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.	56
Figura 25. Tasa relativa de crecimiento de altura (TRCA) en diferentes tipos de reforestación para <i>R. mangle</i> . $Ms \pm DS$. (RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa del propágulo).....	57
Figura 26. Tasa relativa de crecimiento del diámetro (TCRD), en diferentes tipos de reforestación para <i>R. mangle</i> . ($Ms \pm DS$). (RN: regeneración natural- control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo).	58
Figura 27. Área Foliar Total (AFT) $Ms \pm DS$. RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.....	59
Figura 28. Área Foliar Específica (AFE) ($Ms \pm DS$). RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después.	60
Figura 29. Ángulos de inclinación de las hojas ($Ms \pm DS$). RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. *No hubo suficientes datos para realizar el análisis t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.	61
Figura 30. Potencial hídrico foliar. ($Ms \pm DS$ MPa) RN: Regeneración natural control; RNT: Trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: Siembra directa de propágulo. t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.	62

III. Abreviaturas

AF (cm ²)	Área foliar
AFE	Área foliar específica
Fv/Fm	Eficiencia del PSII
Ψ (MPa)	Potencial hídrico foliar
CO ₂	Dióxido de carbono
MPa	Megapascales
m	Metro
cm	Centímetro
mm	Milímetro
mV	Potencial redox
g	Gramo
μmol	Micromol
s	Segundo
ANOVA	Análisis de varianza
F	Estadístico F
t	Estadístico t
p	Valor de p
UPS	Unidades prácticas de sal

IV. Resumen

Los manglares tienen una alta importancia ecológica y socioambiental, por lo que su restauración representa una solución basada en la naturaleza para mitigar el cambio climático y reducir la vulnerabilidad de las comunidades costeras. No obstante, la reforestación puede presentar altos porcentajes de fracaso si no se consideran factores como la edad de las plántulas, la época de trasplante y el sitio de establecimiento. El objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta fisiológica y morfofisiológica de plántulas de *Rhizophora mangle* utilizadas en diferentes técnicas de reforestación. Se compararon cuatro tratamientos: propágulos sembrados directamente (P), plántulas de regeneración natural como referencia (RN), plántulas trasplantadas de regeneración natural (RNT) y plántulas provenientes de un centro de acopio (CAT), establecidas en un área previamente rehabilitada hidrológica y topográficamente en la Ciénega de Progreso, Yucatán. Durante cinco meses se midieron la eficiencia fotosintética máxima (F_v/F_m), la presión de excitación fotosintética (Q_m), la supervivencia y el crecimiento. La eficiencia fotosintética máxima promedio fue de 0.63 ± 0.13 , con diferencias significativas entre tiempos de medición ($p < 0.001$), pero no entre tratamientos. Las plántulas de RN mantuvieron valores estables (0.655 ± 0.103), mientras que los propágulos incrementaron su F_v/F_m de 0.51 ± 0.25 a 0.71 ± 0.20 . Las plántulas de CAT presentaron los valores más bajos tras el trasplante (0.48 ± 0.12). La presión de excitación fotosintética fue mayor en CAT (0.73 ± 0.27), asociándose con una mortalidad cercana al 80 %, mientras que P y RNT mostraron una disminución progresiva de Q_m hasta valores cercanos a 0.11–0.12, indicando recuperación fisiológica. Las plántulas RNT presentaron una supervivencia del 80 % y un crecimiento de $3.96 \pm 2.7 \times 10^{-2} \text{ cm} \cdot \text{día}^{-1}$, mientras que CAT, aunque registró mayor crecimiento ($6.04 \pm 1.26 \times 10^{-2} \text{ cm} \cdot \text{día}^{-1}$), mostró la menor supervivencia (20 %). Los propágulos sembrados directamente mostraron resultados intermedios, destacando que la técnica empleada, la edad de trasplante y la selección adecuada de la temporada de siembra son factores determinantes para el éxito en la reforestación de manglares.

Palabras clave: plántulas de manglar, restauración, reforestación, eficiencia fotosintética.

V. Abstract

Mangroves have high ecological and socio-environmental importance; therefore, their restoration represents a nature-based solution to mitigate climate change and reduce the vulnerability of coastal communities. However, reforestation efforts may experience high failure rates if key factors such as seedling age, transplanting season, and establishment site are not properly considered. The objective of this study was to evaluate the physiological and morphophysiological responses of *Rhizophora mangle* seedlings used in different reforestation techniques. Four treatments were compared: directly planted propagules (P), naturally regenerated seedlings used as a reference (RN), naturally regenerated seedlings transplanted for restoration (RNT), and seedlings obtained from a collection center (CAT). All treatments were established in an area previously rehabilitated hydrologically and topographically in the Ciénega de Progreso, Yucatán. Over a five-month period, maximum photochemical efficiency (Fv/Fm), photosynthetic excitation pressure (Qm), survival, and growth were measured. The mean maximum photochemical efficiency was 0.63 ± 0.13 , with significant differences among sampling times ($p < 0.001$) but not among treatments. Seedlings in the reference site (RN) maintained stable Fv/Fm values (0.655 ± 0.103), whereas propagules showed an increase from 0.51 ± 0.25 to 0.71 ± 0.20 . Seedlings from the collection center (CAT) exhibited the lowest Fv/Fm values immediately after transplanting (0.48 ± 0.12). Photosynthetic excitation pressure was highest in CAT (0.73 ± 0.27), which was associated with approximately 80% mortality, while P and RNT showed a progressive decrease in Qm to values around 0.11–0.12, indicating physiological recovery. Seedlings in the RNT treatment exhibited 80% survival and a growth rate of $3.96 \pm 2.7 \times 10^{-2}$ cm day⁻¹, whereas CAT seedlings, despite showing higher growth rates ($6.04 \pm 1.26 \times 10^{-2}$ cm day⁻¹), had the lowest survival (20%). Directly planted propagules showed intermediate performance. Overall, the results highlight that the reforestation technique, transplant age, and appropriate selection of the planting season are critical determinants of mangrove reforestation success.

Keywords: mangrove seedlings, restoration, reforestation, photosynthetic efficiency.

1. Introducción

Los manglares son ecosistemas costeros de gran importancia ecológica y socioeconómica, se encuentran en el 75% de las costas tropicales y subtropicales del mundo (CONABIO, 2020). Las especies de manglar son árboles o arbustos leñosos perennifolios, que se caracterizan por resistir amplios rangos de salinidad e inundación (Tomlinson, 2016).

Durante el desarrollo y crecimiento del manglar, el estadio de plántula de manglar es uno de las más vulnerables al suelo inestable, inundado y salino (López-Hoffman *et al.* 2007). Por lo que una de las estrategias que desarrolla *Rhizophora mangle* es la viviparidad, que es la germinación aún en la planta madre (Cabrera y Sánchez, 2000). En especies como *Rhizophora mangle*, en la etapa de plántula dependen de las reservas del propágulo para el amortiguamiento a la variabilidad ambiental durante su establecimiento (Krauss *et al.* 2008).

A pesar de la importancia del manglar, este ha tenido una significativa reducción en su extensión y aumento de degradación en todo el mundo, debido a diversas actividades humanas y eventos naturales (Friees *et al.* 2020). Como consecuencia, en los últimos años se han incrementado los esfuerzos internacionales para su conservación y restauración (Leal y Spalding, 2022).

Una de las principales acciones para la recuperación del ecosistema de manglar se ha basado en la reforestación, generalmente, sin considerar las condiciones ambientales previas al trasplante (van Bijsterveldt *et al.* 2022). Dando como resultado una supervivencia de apenas un 51 % (Amish-McGill, 2022). La principal razón de mortandad es no considerar la fisiología de las especies, así como sus rangos de tolerancia a las condiciones ambientales en el sitio de reforestación (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

De acuerdo con la estrategia de restauración ecológica de manglares planteada por Teutli-Hernández *et al.* (2020), se proponen la rehabilitación hidrológica y topográfica del sitio, de tal forma que se propicie la regeneración natural o bien se pueda acelerar el proceso de recuperación a través de la reforestación. En esta estrategia se sugiere la construcción

de centros de dispersión (CD), lo cuales son elevaciones topográficas que disminuye el nivel de inundación y favorece al establecimiento de las plántulas de manglar. De tal manera que los CD son un lugar propicio para la regeneración natural si hay fuente de propágulos cerca o bien, para la reforestación, lo que permitirá acelerar el proceso de recuperación de la vegetación (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

Un aspecto esencial en la restauración ecológica de manglares es su seguimiento a través del monitoreo de variables indicadoras de éxito. Estas pueden ser variables estructurales de la vegetación como la altura y el diámetro del tallo, fisicoquímicas del agua y el suelo (salinidad, pH, redox, etc.), así como fisiológicas (eficiencia fotosintética, potencial hídrico) (Teutli *et al.* 2020). Las variables indicadoras fisiológicas permiten entender cómo responden las plantas durante la restauración (Barnuevo y Asaeda, 2018). Valliere *et al.* (2022) mencionan que entender los mecanismos fisiológicos de las plántulas para su establecimiento permite hacer esfuerzos más eficientes durante la restauración, y su monitoreo permite predecir trayectorias de respuesta en la restauración.

Sin embargo, hasta ahora son pocos estudios que han incluido indicadores morfofisiológicos en la restauración de manglares, como puede ser la eficiencia fotosintética a partir de la fluorescencia de la clorofila *a*. Generalmente, por el alto costo de los equipos como para el análisis de fotosíntesis y la alta especialización para su manejo y análisis (Pino, 2016).

La fluorescencia de la clorofila *a* es una variable potencial para la evaluación del éxito en establecimiento y adaptación en plántulas reforestadas, debido a que es una técnica no destructiva, sencilla y de rápida respuesta (Ceacero, 2011). Así mismo, el análisis de variables morfofisiológicas como el área foliar total, el área foliar específica y el ángulo de inclinación de la hoja permite obtener indicadores de fácil medición, aplicables incluso en monitoreos comunitarios sin necesidad de equipos especializados (Valliere *et al.* 2022). En la actualidad, los trabajos de investigación que abordan la eficiencia fotosintética en el contexto de la reforestación de manglares son escasos (Björkman *et al.* 1988, Ball *et al.* 2002, Naidoo *et al.* 2002, Lopez-Hofman *et al.* 2007), así como el análisis del foto daño que puedan experimentar los cloroplastos de las hojas y las características morfológicas potenciales como indicadores de éxito durante su establecimiento.

En el contexto de la restauración de manglares, el análisis fisiológico a través de estos indicadores podría proporcionar información robusta sobre el éxito y la eficiencia de las prácticas de restauración implementadas. Al incrementar la información y conocimiento en esta área, se puede establecer una base sólida para el desarrollo de estrategias de conservación y restauración más efectivas, garantizando así la salud a largo plazo de estos ecosistemas. Por lo anterior, en el presente estudio se plantearon las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuál es la respuesta fisiológica de las plántulas de manglar al estrés ocasionado durante su trasplante y establecimiento en CD usando diferentes técnicas de reforestación? y ¿qué atributos morfofisiológicos podrían servir como indicadores de éxito de la restauración?

2. Marco teórico

2.1 Los manglares en México

México ocupa el cuarto lugar a nivel mundial en cobertura de manglar, con 905,086 ha que representan el 6.7 % del total global (CONABIO, 2020). La mayor superficie se concentra en la Península de Yucatán, donde se registran 544,169 ha, equivalentes al 61 % de la cobertura nacional (Velázquez-Salazar *et al.* 2021). Más allá de esta región, los manglares también se distribuyen en las costas del Golfo de México, donde se reportan alrededor de 95,585 ha, y a lo largo del Pacífico mexicano, con extensiones importantes en las subregiones Pacífico Norte, Centro y Sur que en conjunto superan las 260,000 ha, de acuerdo con el Sistema de Monitoreo de Manglares de México (CONABIO, 2020; SMMM-CONABIO, 2025). En todo el país predominan cuatro especies representativas: *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y *Conocarpus erectus* (botoncillo), reconocidas como las especies estructurales principales de los manglares neotropicales (Tomlinson, 2016; Rivera-Monroy *et al.* 2017)

Alongi (2015) indica que los bosques de manglar son grandes reservorios de carbono, cumplen con la función de proporcionar refugio y alimento para la fauna que interactúa en ella, son barreras naturales ante eventos hidrometeorológicos, mejoran la calidad del agua que se filtra por el suelo, entre otros servicios ecosistémicos. Sin embargo,

a pesar de su importancia, estos han experimentado considerable reducción en su extensión y degradación a nivel global (Leal y Spalding, 2022).

En México las principales causas del deterioro del manglar son: la construcción de infraestructura turística, carreteras, conversión de áreas en campos de cultivo, acuicultura camaronera, actividad petrolera y la expansión de asentamientos humanos (Herrera-Silveira *et al.* 2020). La acelerada pérdida de manglar y la consecuente pérdida de los servicios ecosistémicos que proporciona ha motivado la implementación de importantes esfuerzos internacionales para su restauración (Su *et al.* 2021), así como el desarrollo de estrategias de restauración ecológica para su recuperación (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

2.2 *Rhizophora mangle*

Rhizophora mangle o comúnmente conocido como mangle rojo, es una especie de manglar que se localiza en las regiones tropicales y subtropicales. Esta especie se encuentra en la costa atlántica desde Florida hasta Brasil, incluyendo el Caribe, así como en la costa oeste de África (Cabrera y Sánchez, 2000). El mangle rojo es un árbol con tamaño arbustivo y hasta con 25 metros de altura, con tallo leñoso color olivo (Fig. 6). Sus raíces aéreas, llamadas zancos, son una característica distintiva, proporcionando estabilidad y facilitando el intercambio gaseoso en suelos inundados (Tomlinson, 1986). Las hojas son opuestas, elípticas, de borde entero y con una textura coriácea, siendo de color verde brillante en el haz y más pálidas en el envés (Cabrera y Sánchez, 2000). Los frutos son característicos por su viviparidad (las semillas germinan mientras aún están adheridas a la planta madre), y los propágulos (fruto germinado) alargados y fusiformes caen de la planta madre y flotan hasta que se establecen en el sustrato para el crecimiento (Cabrera y Sánchez, 2000).

Floración

El ciclo reproductivo de *Rhizophora mangle* comienza con la floración, un proceso que puede iniciarse entre los 3 y 6 años, dependiendo de las condiciones ambientales y de crecimiento (Allen, 2002). Las flores son hermafroditas cada flor tiene órganos masculinos y femeninos funcionales, lo que permite la autofecundación, aunque la cruzada es común (Duke y Bunt, 1979). Presenta un tamaño entre 0.8–1.2 cm de diámetro de color blanco a amarillo, y se agrupan en inflorescencias axilares (Tomlinson, 2016) (Fig. 6). Cada flor

posee cuatro pétalos y numerosos estambres, lo que favorece la polinización principalmente por el viento, aunque también puede ocurrir por insectos (Duke y Bunt, 1979). La floración puede ocurrir durante todo el año, pero es más abundante entre los meses de agosto y septiembre (Cabrera y Sánchez, 2000).

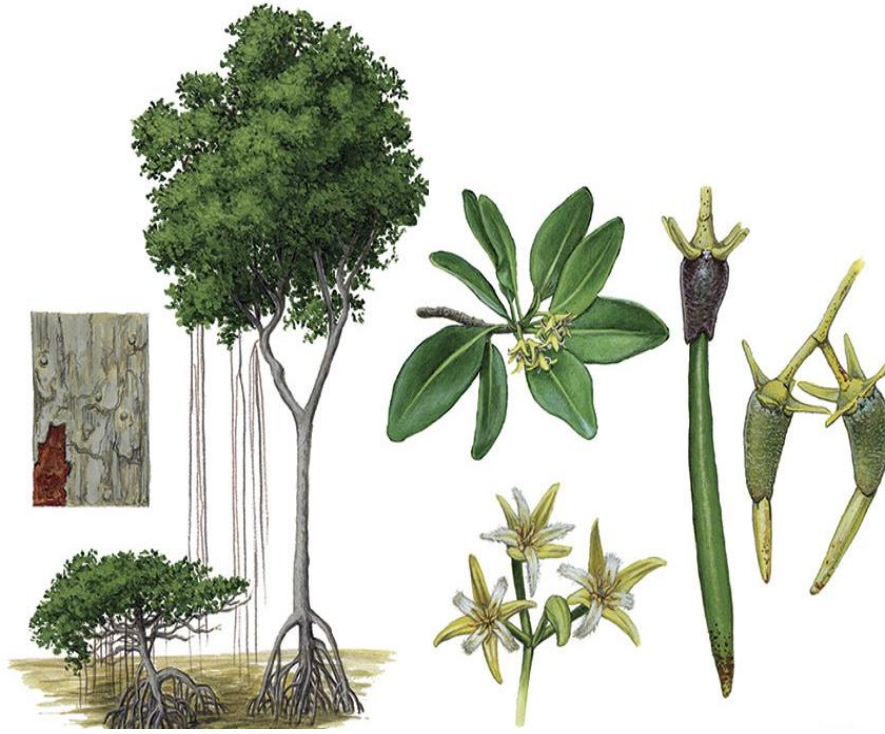


Figura 1. Ilustración de *Rhizophora mangle*, CONABIO, 2020.

Polinización y formación del fruto

La polinización en *Rhizophora mangle* ocurre principalmente por anemofilia, aunque también intervienen pequeños insectos como himenópteros y dípteros que visitan las flores atraídas por el polen y el néctar en pequeñas cantidades (Duke y Bunt, 1979; Duke, 1992). Una vez polinizadas, las flores desarrollan frutos alargados y fusiformes, que son frutos vivíparos, el cual significa que la semilla germina mientras aún está unida al árbol madre, sin pasar por una fase de latencia (Cabrera-Cano y Sánchez-Vázquez, 2000). Durante este proceso, el embrión se alarga y adopta una forma fusiforme, convirtiéndose en un propágulo (plántula en desarrollo) que continúa creciendo sobre la planta madre hasta alcanzar 20 a 50 cm de longitud. Cada fruto contiene una sola semilla que se desarrolla directamente en el propágulo, una vez maduro, el propágulo se desprende y cae al agua o

al sustrato, donde continua su desarrollo y establecimiento. (Tomlinson, 1986; Ball y Pidsley, 1995).

Caída y dispersión de los propágulos

Los propágulos de *R. mangle* flotan debido a una combinación de factores anatómicos y fisiológicos. En primer lugar, poseen una densidad menor que la del agua de mar, alrededor de 0.85–0.95 g/cm³, lo que les permite mantenerse en la superficie (Rabinowitz, 1978; Alleman y Hester, 2011). Esta baja densidad se debe a la presencia de tejidos esponjosos y aerénquima, que atrapan aire y disminuyen el peso específico del propágulo. La longitud del propágulo también influye en la flotación y en la orientación que adopta en el agua. Los propágulos largos permanecen horizontalmente durante la mayor parte del tiempo de dispersión, lo que reduce el hundimiento inicial y aumenta la distancia que pueden recorrer (Pannier y Spalding, 2020).

Establecimiento del propágulo de *R. mangle*

Cuando los propágulos encuentran un sustrato adecuado, como suelos lodosos arcilloso o arenosos en áreas intermareales, se hunden y se establecen verticalmente. Las raíces comienzan a desarrollarse, anclan la nueva plántula en el sustrato. Este proceso de establecimiento es crucial para la formación de nuevos individuos y la expansión del manglar (Alongi, 2008). El tiempo necesario para este establecimiento varía, pero generalmente ocurre en un período de días e incluso meses tras la caída del propágulo (Rabinowitz, 1982).

Crecimiento y desarrollo de la plántula de manglar

Una vez establecida la semilla comienza la germinación, la radícula se puede presentar al primer mes y las primeras hojas en el tercer mes, una plántula de *R. mangle* es considerada menor a 50 cm. Al alcanzar una altura mayor de 50 cm y un DAP menor a 2.5 cm se desarrolla en un árbol joven (Duke, 2006; Tomlinson, 2016). Cuando obtiene un DAP mayor a 2.5 cm se considera un árbol adulto. Las raíces zancudas emergen en etapa juvenil y comienzan a proporcionar estabilidad, permitiendo al árbol resistir las corrientes y mareas. Con el tiempo, el árbol madura en una etapa adulta y eventualmente comienza a

producir flores, cerrando así el ciclo de vida (Alongi, 2008; Tomlinson, 2016). El crecimiento en altura puede ser de menos de 1 metro por año, alcanzando alturas de hasta 35 metros (Ha *et al.* 2003; Duke, 2006).

2.3 Restauración ecológica de manglar

La restauración ecológica (RE) se puede definir como el proceso de ayudar a la recuperación de un ecosistema degradado, dañado o destruido para obtener valores señalados como inherentes al ecosistema y para proveer bienes y servicios que la gente valora (Martin, 2017) (Fig. 1). Las principales acciones para lograr la restauración ecológica del manglar consisten en la rehabilitación hidrológica, topográfica y la reforestación. De acuerdo con Teutli-Hernández *et al.* (2020) esta última solo debe realizarse una vez que las condiciones de salinidad e inundación sean adecuadas.

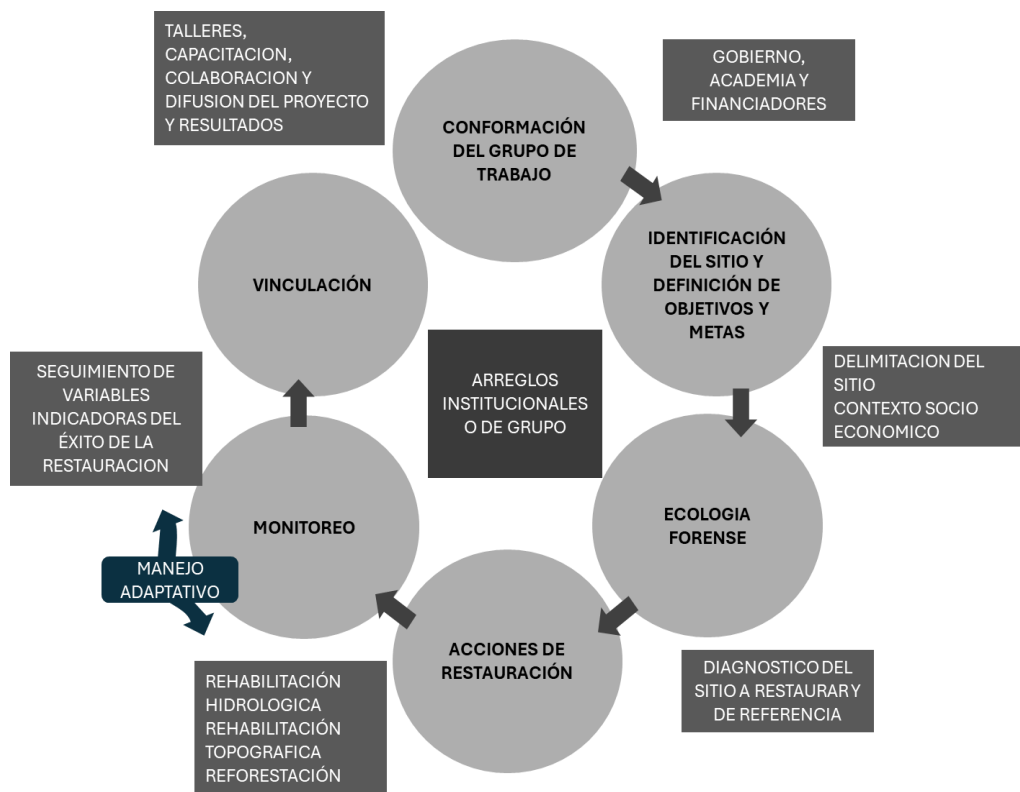


Figura 2. Estrategia integral de restauración ecológica de manglares (modificado de Teutli-Hernández y Herrera-Silveira, 2016).

El éxito de estas acciones de restauración como la rehabilitación hidrológica (Fig. 1) es evaluado a través del monitoreo ecológico, mediante el análisis de variables fisicoquímicas del agua como: la salinidad, pH, temperatura y potencial redox; variables

estructurales del manglar: composición, altura y diámetro; características del suelo como: la materia orgánica, la densidad aparente, entre otras (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

El monitoreo de variables fisiológicas durante la restauración ecológica es importante para la evaluación de la planta, y su respuesta ante diferentes estrategias de restauración (Balke *et al.* 2011).

2.3.1 Acciones de restauración

Las acciones de restauración consisten, en términos generales, en un conjunto de obras y actividades que se realizan con la participación activa de la comunidad local para recuperar las condiciones originales del ecosistema. Las actividades deben ser determinadas por profesionales especializados y son supervisadas por miembros del equipo técnico. Las acciones específicas se diseñan a partir de los resultados obtenidos en la caracterización del sitio a restaurar y de los sitios de referencia, tanto en condiciones óptimas como degradadas (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

Es fundamental definir metas claras y plazos para la ejecución de cada acción, así como llevar un registro detallado de actividades mediante bitácoras, verificación de avances y documentación fotográfica como mecanismos de control. La participación comunitaria fortalece la apropiación del proyecto, valorando el ecosistema y los resultados de la restauración, y debe concebirse como un proceso integral y de largo plazo (López-Portillo *et al.* 2017).

2.3.2 Rehabilitación hidrológica

La restauración de ecosistemas degradados, como los manglares, requiere la mejora del flujo de agua, esencial para la salud de estos ecosistemas. Los cambios en la topografía, derivados de perturbaciones antrópicas y naturales, pueden afectar esta dinámica (Twilley *et al.* 2000). Entre las acciones que se llevan a cabo es el desazolve de pasos de agua y la habilitación de nuevos canales (Teutli-Hernández *et al.* 2020). La habilitación de nuevos canales es crucial para incrementar el flujo hídrico hacia las áreas de restauración. Estos canales deben diseñarse para maximizar la eficiencia en el intercambio de agua, correlacionando el tiempo de residencia del agua con las mareas y la escorrentía de agua dulce (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

2.3.3 Acondicionamiento de Centros de Dispersión (CD)

Los CD son áreas específicas que se han modificado topográficamente para elevar el nivel del terreno mediante la disposición de sedimentos en montículos, que están retenidos por mallas u otros materiales (Teutli-Hernández *et al.* 2020). El objetivo principal de los CD es crear condiciones de inundación adecuadas para el establecimiento exitoso de plántulas de manglar (Fig. 2). Adicionalmente, pueden actuar como núcleos de reforestación, acelerando el proceso de recuperación de la estructura vegetal para la restauración (Teutli-Hernández *et al.* 2020). No hay una medida estándar para los CD ya que estos dependen de la inundación del sitio, sin embargo, para la ciénega de Progreso se elaboraron CD de 1.5 m de altura y 1 m de diámetro.

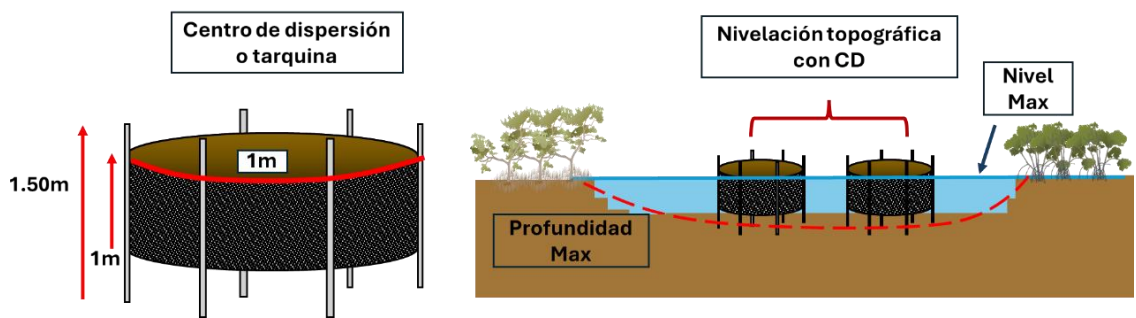


Figura 3. Representación del centro de dispersión y diagrama de la nivelación topográfica por medio de CD (Nivel máximo de inundación y profundidad máxima).

2.3.4 Reforestación

La reforestación es una técnica comúnmente utilizada para el aceleramiento de la recuperación de la cobertura vegetal en la restauración de ecosistemas de manglar, pero poco efectiva sin un análisis previo apropiado (Amish-McGill, 2022; van Bijsterveldt *et al.* 2022). Para asegurar su efectividad, es importante realizar un análisis de las condiciones ambientales del sitio antes de implementar la reforestación (Teutli-Hernández *et al.* 2021). La reforestación es una técnica ampliamente utilizada para acelerar la recuperación de la cobertura vegetal en ecosistemas de manglar; sin embargo, su efectividad es limitada cuando no se realiza un diagnóstico previo adecuado del sitio (Amish-McGill, 2022; van

Bijsterveldt *et al.* 2022). Para asegurar buenos resultados, es indispensable evaluar primero las condiciones ambientales del área a restaurar (Hernández-Melchor *et al.* 2016).

En caso de que el sitio no cuente con condiciones óptimas para el establecimiento de plántulas como flujo hídrico constante, pH cercano a la neutralidad (≤ 7), salinidades menores a 50 UPS, potencial redox superior a -200 mV y un nivel topográfico que asegure un régimen de inundación adecuado, no se recomienda proceder directamente con la reforestación. Bajo estas circunstancias, primero deben implementarse acciones de rehabilitación hidrológica y topográfica, que permitan restablecer los procesos ecológicos necesarios para que la reforestación sea exitosa (Teutli-Hernández *et al.* 2020). Finalmente, la incorporación de la participación comunitaria en estas acciones contribuye a mejorar el trasplante y establecimiento de las plántulas y favorecer la recuperación de la estructura y función del ecosistema de manglar (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

Las recomendaciones para la reforestación incluyen recolectar material vegetal de áreas cercanas donde haya mayor densidad de plántulas con alturas de 50 cm y asegurarse de que los propágulos provengan de árboles adultos separados por al menos 20 metros para aumentar la diversidad genética, además de seleccionar propágulos verdes con ápice marrón, que no contengan manchas o marcas de daño por herbívora o insectos.

Asimismo, se aconseja mantener las semillas en contenedores permeables, un propágulo por contenedor, en una zona donde haya especies pioneras (ej. *Batis marítima*) las cuales mantienen condiciones fisicoquímicas como salinidad < 60 UPS y temperatura de $29-30$ °C. Este contenedor debe permitir la entrada y salida de agua, además que permita el crecimiento de las raíces de la plántula de manglar (Teutli-Hernández *et al.* 2020).

2.4 Estrés post-trasplante.

El estrés post-trasplante de plántulas de manglar es un conjunto de respuestas fisiológicas y morfoanatómicas adversas que experimentan las plántulas cuando son removidas de su sitio de germinación natural y trasladadas hacia el lugar definitivo de establecimiento (Febles-Patrón *et al.* 2009; Mansora *et al.* 2014). Algunos de estas respuestas pueden ser desajustes en el balance hídrico y por consiguiente marchitamiento disminución en la turgencia foliar, reducción de la capacidad fotosintética con disminución

de la tasa de crecimiento, muerte foliar o mortalidad temprana. Los factores principales que contribuyen al estrés postrasplante incluyen cambios abruptos en las condiciones ambientales, como: salinidad, oxigenación, disponibilidad de agua, y temperatura; así como posible daño físico a las raíces durante el trasplante (Lewis, 2005). Para reducir el estrés post-trasplante y aumentar el establecimiento de las plántulas, es fundamental preparar adecuadamente el sitio mediante la restauración hidrológica, asegurar condiciones de sustrato adecuadas y minimizar el tiempo de manipulación de las plantas. Asimismo, se recomienda realizar la plantación en periodos de mayor disponibilidad hídrica y evitar las horas de máxima radiación para disminuir el choque térmico y la desecación durante el proceso. Estas prácticas han demostrado mejorar la supervivencia y el desempeño inicial de las plántulas en proyectos de restauración de manglares (Teutli-Hernández *et al.* 2021; Mainhart, 2024).

2.5 Escalas temporales y espaciales.

Las escalas ecológicas constituyen el marco conceptual mediante el cual se interpretan los procesos que estructuran los sistemas naturales. La escala temporal define la duración de los fenómenos (desde segundos hasta décadas), mientras que la escala espacial delimita su extensión (de centímetros a paisajes). La relevancia comparativa de un proceso cambia según la escala elegida, pues ningún patrón ecológico es independiente del nivel en el que se observa (Levin, 1992).

En los manglares, los procesos que regulan el funcionamiento del ecosistema operan simultáneamente en múltiples escalas. A escalas temporales cortas (segundos-minutos), ocurren respuestas fisiológicas inmediatas como la apertura estomática, la variación en el potencial hídrico y los cambios en la fluorescencia de la clorofila (F_v/F_m), altamente sensibles a la luz, la salinidad y la inundación (Lambers *et al.* 2008; Taiz *et al.* 2015). Cuando estas condiciones ambientales persisten, sus efectos se integran en escalas de días a semanas, reflejándose en el crecimiento foliar, el desarrollo radicular y la asignación de biomasa, indicadores clave del desempeño funcional (López-Hoffman *et al.* 2007; Krauss *et al.* 2008).

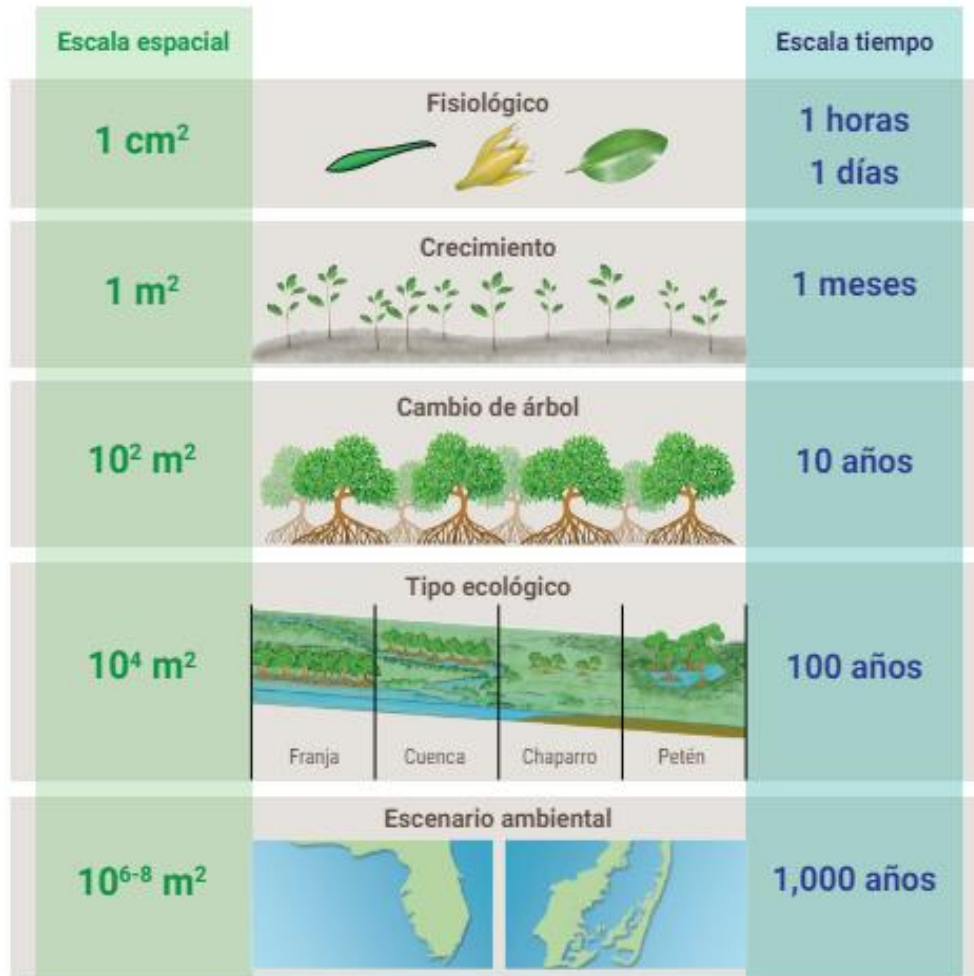


Figura 4. Escalas temporales y espaciales por considerar en la restauración ecológica de manglar. Modificado de Twilley *et al.* 1998.

En escalas de meses a años, la acumulación de respuestas fisiológicas y de crecimiento deriva en cambios estructurales como el cierre del dosel, el aumento en la densidad de individuos, la recuperación de la cobertura y el restablecimiento parcial de funciones ecosistémicas (Alongi, 2002; Danielsen *et al.* 2005). La integración de estos procesos se expresa finalmente en escalas de paisaje, donde se observan cambios en la hidrodinámica, la conectividad ecológica y la estabilidad geomorfológica.

Las escalas espaciales modulan también la interpretación de los patrones ecológicos. A nivel local es posible estudiar la competencia entre plántulas, la regeneración natural y el efecto del microambiente; en cambio, en escalas amplias (estuario o cuenca), se analizan procesos como la dinámica de la línea de costa, la dispersión de propágulos y la influencia de presiones antropogénicas (Twilley *et al.* 1998; Comín *et al.* 2004).

2.6 Indicadores fisiológicos

Los indicadores fisiológicos son herramientas fundamentales para evaluar la salud y resiliencia de las plantas frente a factores ambientales, permitiendo comprender cómo responden a distintos niveles de estrés y a las técnicas de restauración aplicadas. Estos indicadores no solo facilitan la interpretación de la condición de las plántulas, sino que también orientan la toma de decisiones en proyectos de conservación y restauración de ecosistemas (Lopez-Houffman *et al.* 2006; Valliere *et al.* 2022).

Entre los indicadores más utilizados se encuentran la tasa de fotosíntesis, el potencial hídrico, el crecimiento y la senescencia de las plantas (Ceacero *et al.* 2012). La tasa de fotosíntesis refleja la eficiencia del intercambio de gases y la capacidad de la planta para producir energía. El potencial hídrico (Ψ) indica el estado de hidratación de la planta y su tolerancia al estrés hídrico, mientras que el crecimiento se evalúa mediante variables morfológicas como altura, diámetro y biomasa acumulada. La senescencia y mortalidad permiten estimar el vigor y la supervivencia de las plántulas tras el trasplante, evidenciando la efectividad de las técnicas de restauración aplicadas (González-Rodríguez, 2011; Cruz, 2007).

La fluorescencia de la clorofila *a* se ha consolidado como un indicador rápido y no destructivo de la eficiencia fotosintética y del estado de los fotosistemas frente a estrés ambiental (Strasser *et al.* 2000; Maxwell y Johnson, 2000). Esta herramienta permite detectar cambios fisiológicos incluso antes de que se manifiesten alteraciones morfológicas, por lo que su inclusión en estudios de reforestación resulta clave para evaluar la condición fisiológica de las plántulas y ajustar estrategias de manejo en tiempo real (Maxwell y Johnson, 2000).

2.6.1 Fotosíntesis y eficiencia fotosintética

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las plantas convierten el carbono inorgánico en carbono orgánico utilizando la energía de la luz solar (Reol, 2003). Esta actividad es crucial para el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que suministra la energía necesaria para la vida (Solarte *et al.* 2010). El proceso fotosintético comienza cuando los pigmentos fotosintéticos, principalmente clorofila *a*, clorofila *b* y carotenoides, localizados en los complejos antena de los fotosistemas, absorben la luz (Taiz *et al.* 2021).

Sin embargo, la energía luminosa absorbida por los pigmentos no se destina por completo a la fijación de carbono a través de la fotosíntesis. Una parte se utiliza de manera efectiva en la conversión fotoquímica, pero otra fracción se pierde inevitablemente en forma de calor o es reemitida como fluorescencia de la clorofila (Moreno *et al.* 2008). Este balance entre utilización y disipación de energía es crucial porque determina la eficiencia fotosintética de la planta: cuanto mayor sea la proporción de energía destinada a la conversión fotoquímica, mayor será la capacidad de la planta para producir biomasa; mientras que un aumento en la energía disipada como calor o fluorescencia puede indicar limitaciones o estrés fisiológico (Maxwell y Johnson, 2000).

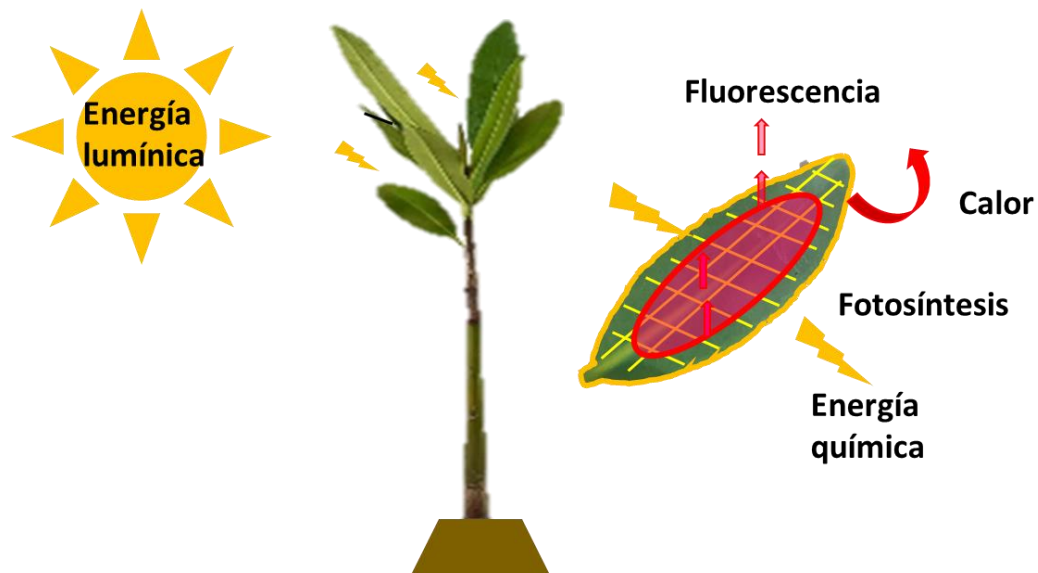


Figura 5. Diagrama de fotosíntesis y fluorescencia de la clorofila a + calor (Krauss y Allen 2003).

La fluorescencia de la clorofila *a* es una técnica ampliamente utilizada en fisiología vegetal para estudiar la fotosíntesis, el estrés y salud general de las plantas (Bjorkman *et al.* 1988). Involucra la medición de la luz emitida por las moléculas de clorofila durante el retorno de estados excitados a no excitados (Guidi *et al.* 2019). La fluorescencia de la clorofila es una herramienta no invasiva ampliamente utilizada para evaluar la eficiencia fotoquímica y el estado funcional del fotosistema II, por lo que permite detectar estrés y alteraciones en el desempeño fotosintético (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008).

De esta manera, la fluorescencia de la clorofila *a* no solo permite identificar el estado fisiológico de las plantas, sino que también proporciona parámetros específicos que reflejan la eficiencia de los procesos fotosintéticos y el grado de estrés al que están sometidas (Maxwell y Johnson, 2000). Estos parámetros, obtenidos a partir de mediciones estandarizadas, permiten evaluar la eficiencia del FOTOSISTEMA II (PSII) y cuantificar la presión de excitación sobre el mismo, lo que resulta clave para interpretar la capacidad de las plántulas de adaptarse a condiciones ambientales variables como la luz intensa o la salinidad (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008)

2.6.2 Parámetros de Fluorescencia (Schreiber, 1997 y Schubert, 2015):

Fv/Fm: La eficiencia cuántica máxima del PSII, calculada como $(F_m - F_o) / F_m$, donde F_m es la fluorescencia máxima y F_o es la fluorescencia mínima. Esta relación indica la eficiencia potencial del PSII cuando todos los centros de reacción están abiertos (condiciones pre-alba o acondicionadas a oscuridad).

- **Φ PSII (Rendimiento Cuántico Efectivo):** Mide la eficiencia del PSII bajo condiciones de luz reales.
- **Atenuación No Fotoquímica (NPQ):** Refleja los mecanismos que las plantas utilizan para disipar el exceso de energía lumínica como calor, protegiendo el aparato fotosintético del daño (Fig. 5).

Presión de excitación fotosintética: permite estimar el Q_m (Máxima excitación de presión sobre el fotosistema) expresada como fracción de centros PSII reducidos en condiciones de estado estable a una PFD de aproximadamente $1600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Se calcula $Q_m = 1 - [(\Delta F / F_m') / (F_v / F_m)]$. Valores cercanos a 1 significan un estado de estrés y si es a 0 el aparato presenta menor presión sobre el fotosistema (Naidoo *et al.* 2002).

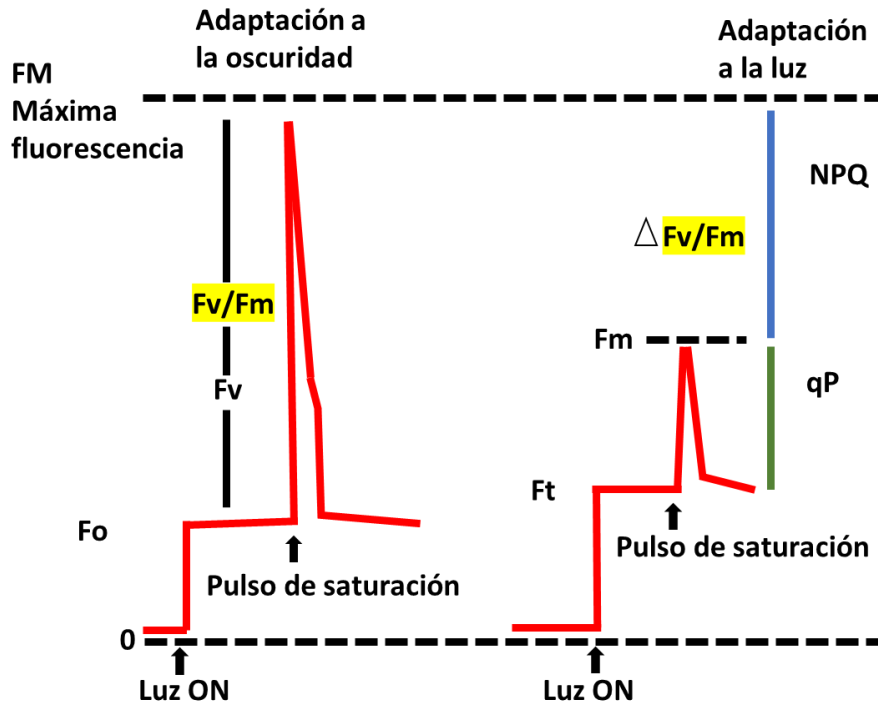


Figura 6. Representación esquemática de los parámetros de fluorescencia medidos en hojas previamente oscurecidas y posteriormente iluminadas utilizando la técnica de fluorescencia modulada. (Modificado de Schreiber (1997) y de Schubert (2015)).

2.6.3 Indicadores morfológicos

Los indicadores morfológicos permiten evaluar la asignación de biomasa, la estrategia foliar y la arquitectura funcional de las plántulas, elementos clave para comprender su desempeño en contextos de estrés como la salinidad y la inundación en los manglares.

La tasa relativa de crecimiento es un indicador fundamental que expresa el incremento proporcional de biomasa por unidad de masa en un intervalo de tiempo; representa la eficiencia con la que una planta convierte recursos en estructura viva, y es ampliamente utilizada para comparar vigor y desempeño entre tratamientos (Hunt, 1990; Poorter y Garnier, 1999).

La supervivencia, aunque es un indicador demográfico, se considera un atributo morfológico funcional porque refleja la capacidad de las plántulas para persistir

estructuralmente frente a condiciones de estrés o limitación de recursos (Kitajima y Fenner, 2000).

El área foliar específica (AFE), definida como el área de la lámina foliar por unidad de masa seca ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$), es un rasgo clave del espectro económico de las hojas: valores bajos indican hojas más gruesas y densas, típicas de ambientes con alta radiación o estrés salino, mientras que valores altos corresponden a hojas más delgadas con mayor superficie fotosintética por inversión de biomasa (Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009). Finalmente,

El ángulo de inclinación de la hoja constituye un rasgo estructural asociado al control de la radiación absorbida: hojas más verticales reducen la carga lumínica y el sobrecalentamiento, mientras que hojas más horizontales maximizan la intercepción de luz, ajustándose a condiciones lumínicas y térmicas del microambiente (Falster y Westoby, 2003; Niinemets, 2010).

3. Antecedentes

3.1 Indicadores fisiológicos

En la restauración ecológica, los indicadores fisiológicos contribuyen a determinar el momento adecuado para la plantación y a la manipulación de factores como la luz, la temperatura y la humedad del suelo, con el fin de aumentar la supervivencia y el establecimiento de las plantas. Sin embargo, la incorporación de métricas fisiológicas en restauración ha sido rara y su aplicación sigue siendo limitada en proyectos de restauración, en parte por la especialización técnica y los métodos requeridos para medir respuestas fisiológicas frente a condiciones ambientales (Cooke y Suski, 2008).

En restauraciones de bosques de encinos, Ceacero *et al.* (2012) evaluaron el uso de la fluorescencia de clorofila *a* como herramienta temprana para diagnosticar estrés en plántulas de *Quercus ilex* durante la restauración forestal, comparando diferentes técnicas de manejo como control de competencia herbácea y protección individual con tubos invernadero. Encontraron que, durante los periodos de mayor estrés ambiental, especialmente en verano, las plantas presentaron una disminución de la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (F_v/F_m) y del transporte de electrones, junto con un aumento

en la fluorescencia basal, indicando fotoinhibición y menor rendimiento energético. Las plántulas protegidas mostraron mayor vitalidad y mejor rendimiento fotosintético, evidenciando que estas técnicas favorecen el establecimiento y la supervivencia temprana, y demostrando que la fluorescencia es una herramienta útil para evaluar el éxito de proyectos de restauración antes de que el estrés se traduzca en mortalidad.

Pereira-Silva *et al.* (2022) evaluaron la plasticidad del aparato fotosintético y las respuestas antioxidantes de *Rhizophora mangle* a lo largo de un gradiente de salinidad. Utilizaron parámetros de eficiencia fotosintética, como el índice de rendimiento total (PI_{total}), la tasa neta de fotosíntesis (P_n) y la eficiencia en el uso del agua (WUE). Los resultados mostraron que, en áreas con mayor salinidad, hubo una disminución en el número y tamaño de los centros de reacción fotosintética, así como el transporte de electrones específicos por centro de reacción. Sin embargo, la especie mostró plasticidad fisiológica al presentar valores elevados de PI_{total} , P_n y eficiencia en el uso del agua (WUE) bajo condiciones de estrés salino, lo que indica su capacidad de ajuste fisiológico frente a ambientes adversos (Pereira-Silva *et al.* 2022).

El uso de indicadores fisiológicos en manglar es más escaso, no obstante, se pueden destacar los siguientes trabajos:

En Pino (2016) se expusieron plántulas de manglar principalmente *Avicennia germinans* de 3 a 6 meses de edad, procedentes de vivero, a dos tratamientos experimentales restricción hídrica (riego reducido) y aumento gradual de salinidad del sustrato frente a testigos bien regados y con salinidad de referencia; las mediciones se realizaron semanalmente durante 6–8 semanas y se incluyeron parámetros ecofisiológicos (F_v/F_m , F_o , PI_{abs}), potencial hídrico (Ψ), conductancia estomática y crecimiento/biomasa. Los resultados mostraron que las plántulas sometidas a estrés hídrico y salino presentaron una caída significativa de F_v/F_m y PI_{abs} y un aumento de F_o ya a los 14 días, indicando fotoinhibición y pérdida de eficiencia del PSII antes de que se apreciaran cambios morfológicos en altura o biomasa; además, F_v/F_m correlacionó positivamente con Ψ y conductancia estomática, y las diferencias en F_v/F_m anticiparon una mayor mortalidad y menor ganancia de biomasa al final del experimento, por lo que

los autores concluyeron que la fluorescencia de clorofila es un indicador temprano y sensible del estrés hídrico/salino en plántulas de manglar.

Iwala *et al.* (2023) evaluaron el efecto de la sequía y la salinidad en plántulas de *Rhizophora mangle* mediante un diseño factorial de nueve tratamientos, combinando tres niveles de riego (100 %, 80 % y 50 % de la capacidad de campo) y tres niveles de salinidad (0, 100 y 300 mM NaCl) durante 90 días. Los resultados mostraron que el estrés combinado de sequía y salinidad redujo de manera significativa la tasa neta de fotosíntesis (de 8–10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el control a menos de 2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el tratamiento más severo), la transpiración (de 3.5–4.0 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a menos de 1.0), y la conductancia estomática (de 0.25–0.30 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a menos de 0.05). Asimismo, el contenido de clorofila total descendió hasta un 40 % en condiciones de mayor estrés. Además, se registró un incremento en los marcadores de daño oxidativo, como malondialdehído (MDA), que se duplicó en relación con el control, y peróxido de hidrógeno (H_2O_2), que aumentó hasta 1.5 veces. En respuesta, las plántulas activaron significativamente su sistema antioxidante, aumentando la actividad del superóxido dismutasa (SOD) y la catalasa (CAT) en más del 60 %, junto con la acumulación de osmoprotectores (Na^+ , Cl^- y azúcares solubles). Este trabajo destaca que las restricciones hídricas y salinas no solo reducen la eficiencia fotosintética, sino que inducen estrés oxidativo y activan mecanismos de tolerancia, lo cual ayuda a explicar cómo esas condiciones pueden limitar el establecimiento y supervivencia de las plántulas en restauraciones manglares.

Por otra parte, se han realizado trabajos en manglares enfocados a la respuesta de eficiencia fotosintética en respuesta a la salinidad y disponibilidad de luz y su efecto en crecimiento, entre los que se presentan los siguientes:

- I. Björkman *et al.* (1988) evaluaron la eficiencia de conversión de energía fotosintética en hojas de sol y sombra de manglares, específicamente *Bruguiera parviflora* y *Bruguiera gymnorrhiza*, que crecen en un hábitat intermareal abierto en el norte de Queensland, Australia. Las hojas de sol se encontraban en la parte superior del dosel y estaban expuestas a alta irradiancia, mientras que las hojas de sombra se hallaban en la parte inferior del dosel, recibiendo menor luz. Se midió el rendimiento máximo de fotones de evolución de O_2 y características de

fluorescencia de clorofila a 77 K, tanto en campo como en laboratorio. Los resultados mostraron que las hojas de sol presentaron una eficiencia fotosintética reducida, principalmente debido a un aumento en la disipación de energía no radiativa en las antenas de clorofila, y no por daño en los centros de reacción del fotosistema II. Al sombrear las hojas de sol, su eficiencia aumentó progresivamente, aunque se requirió más de una semana para alcanzar valores similares a los de las hojas de sombra. En conclusión, la disminución de la eficiencia fotosintética en hojas de sol es un mecanismo de protección frente a la alta irradiancia, evitando el daño al fotosistema II y permitiendo que las plantas se adapten a las condiciones de luz variable en los manglares.

- II. Ball *et al.* (2002) investigaron el crecimiento temprano de *Ceriops australis* y *C. decandra* en respuesta a la salinidad y la irradiación bajo condiciones de laboratorio controladas en Australia, específicamente en el sistema del río Adelaide, en el norte del país. Los parámetros experimentales incluyeron diferentes niveles de salinidad (0, 25, 50, 75 y 100 % de agua de mar) y dos condiciones de irradiancia (alta y baja), con mediciones realizadas durante los primeros tres meses de crecimiento. Los resultados mostraron que la salinidad afectó más significativamente el crecimiento de los brotes bajo alta irradiancia que bajo la sombra natural del dosel, indicando que la capacidad de utilizar recursos para el crecimiento depende de la interacción entre salinidad y luz. Cada especie presentó patrones diferentes de crecimiento de los brotes en relación con la masa inicial del propágulo. Desde el punto de vista fisiológico, este trabajo evidencia que el crecimiento inicial en manglares está regulado por la relación entre disponibilidad de agua y energía luminosa, y que las plántulas requieren un balance adecuado entre ambos factores para evitar un déficit hídrico que comprometa su establecimiento.
- III. Naidoo *et al.* (2002) evaluaron las respuestas fotosintéticas de *Avicennia marina*, *Bruguiera gymnorrhiza* y *Hibiscus tiliaceus* en dos sitios con diferentes niveles de salinidad en Sudáfrica: Beachwood (<12 ‰) y la bahía de Durban (35 ‰). Las mediciones incluyeron la tasa de asimilación de CO₂, la fluorescencia de clorofila, la tasa de transporte de electrones (ETR), el rendimiento cuántico del PSII, así como

el potencial hídrico foliar y las concentraciones iónicas en hojas. Los resultados mostraron que en baja salinidad *H. tiliaceus* presentó el mayor intercambio de CO₂ (9.12 μmol m⁻² s⁻¹), mientras que *A. marina* registró el menor (3.27 μmol m⁻² s⁻¹). En alta salinidad, el intercambio de CO₂ en *A. marina* aumentó hasta un 79 %, mientras que en *H. tiliaceus* disminuyó un 59 %, y *B. gymnorrhiza* se mantuvo sin cambios. Al incrementar la densidad de flujo de fotones, el rendimiento cuántico del PSII disminuyó y la ETR alcanzó saturación a 1000 μmol m⁻² s⁻¹. Además, en el sitio salino los manglares mostraron mayor acumulación de iones (Na⁺, Cl⁻, Ca²⁺ y Mg²⁺) y un potencial hídrico foliar más negativo, lo que indica ajustes osmóticos para sostener la función fotosintética. Estos resultados evidencian que las especies de manglar poseen mecanismos fisiológicos que les permiten mantener la eficiencia del PSII y la captación de carbono bajo estrés salino, a diferencia de *H. tiliaceus*, que reduce su desempeño fotosintético; por lo tanto, el monitoreo de estas variables es clave para comprender mecanismos de tolerancia y adaptación en plantas halófitas.

- IV. López-Hoffman *et al.* (2007) realizaron experimentos en invernadero y campo en Venezuela para evaluar cómo la salinidad y la disponibilidad de luz afectan la fotosíntesis, el crecimiento y la supervivencia de plántulas de *Avicennia germinans*. Las plántulas se expusieron a baja salinidad (12 ‰) y alta salinidad (35 ‰), bajo dos niveles de irradiancia: 100 μmol m⁻² s⁻¹ (baja) y 1000 μmol m⁻² s⁻¹ (alta). Los resultados mostraron que la supervivencia fue mayor en condiciones de baja salinidad y aumentó con la disponibilidad de luz. Sin embargo, el efecto positivo de la luz fue más notable en alta salinidad, aunque no se tradujo en un incremento equivalente en el crecimiento y la biomasa, sugiriendo una desconexión entre supervivencia y tasas de crecimiento bajo estrés salino. Asimismo, la fotosíntesis neta y la conductancia estomática fueron menores en alta salinidad, mientras que la relación respiración/asimilación a alta irradiancia fue 2.5 veces mayor que en baja salinidad. Aunque la luz puede mejorar la supervivencia de las plántulas bajo condiciones salinas, la limitación en la utilización de recursos restringe el crecimiento, lo que debe considerarse en estrategias de restauración de manglares.

- V. En el estudio realizado por Dittmann *et al.* (2022) sobre los efectos del estrés salino extremo en un ecosistema de manglar templado en el sur de Australia, se observó una disminución significativa en la eficiencia fotosintética de las plantas en las zonas afectadas por hipersalinidad. En este caso, se consideró “estrés salino extremo” cuando la salinidad del agua intersticial superó los 100 g L^{-1} ($\approx 100 \text{ ppt}$), muy por encima de la salinidad promedio del agua de mar ($\sim 35 \text{ ppt}$). La fluorescencia de la clorofila, medida a través del índice Fv/Fm, mostró valores más bajos en las plantas ubicadas en la zona degradada (0.65 ± 0.072) en comparación con las plantas de la zona conservada (0.77 ± 0.014), siendo esta diferencia estadísticamente significativa ($p < 0.01$). Esta disminución del Fv/Fm refleja un deterioro en la eficiencia cuántica del fotosistema II, asociado con daño o inhibición en los procesos fotoquímicos y una menor capacidad para disipar la energía luminosa bajo condiciones de alta salinidad. Los autores concluyeron que los eventos de hipersalinidad extrema reducen de forma drástica la actividad fotosintética y la salud fisiológica de los manglares, pudiendo superar los límites de tolerancia de *Avicennia marina* y desencadenar procesos de mortalidad, lo que evidencia la vulnerabilidad de estos ecosistemas ante condiciones climáticas cada vez más extremas.
- VI. Pascoalini *et al.* (2022), analizaron la plasticidad fotosintética de *Rhizophora mangle* en el sistema estuarino de Vitória (Brasil) bajo gradientes naturales de salinidad ($27.8\text{--}37.9 \text{ g L}^{-1}$), materia orgánica ($11.9\text{--}49.6 \%$) y luminosidad, encontrando que la alta salinidad redujo la eficiencia fotoquímica del PSII ($\phi P_0 = F_v/F_m \approx 0.73$ en los sitios más salinos frente a ≈ 0.78 en los menos salinos) por la inactivación parcial de los centros de reacción y el aumento en la disipación de energía (DI_0/RC). A pesar de ello, las plantas mostraron una respuesta compensatoria mediante un incremento en la eficiencia en el uso del agua ($WUE \approx 3.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) y en el índice de desempeño fotosintético ($PIT_{\text{Total}} > 2.5$), reflejando una adaptación fisiológica a la salinidad. Los sitios con mayor contenido de materia orgánica y nutrientes ($\approx 50 \%$) registraron las mayores tasas fotosintéticas netas ($PN \approx 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y mayor contenido de clorofila, lo que sugiere que la disponibilidad de nutrientes atenúa el estrés osmótico. En conjunto,

los resultados evidencian que *R. mangle* posee una alta plasticidad ecológica y fotosintética, ajustando su rendimiento energético, eficiencia hídrica y capacidad de asimilación de carbono frente a la interacción entre salinidad, luz y nutrientes, lo que explica su persistencia en ambientes costeros sujetos a condiciones de estrés y contaminación.

3.2 Reforestación de manglar

La restauración de manglares es un proceso complejo que requiere un entendimiento profundo de las condiciones ecológicas locales. Amish-McGill (2022) plantea que, aunque la plantación masiva de plántulas ha sido la estrategia más común, las tasas de supervivencia suelen ser bajas, alrededor del 51%, debido a la siembra de especies inadecuadas en sitios inapropiados. En contraste, la recuperación natural puede producir bosques más resilientes y biodiversos, siempre que se restauren las condiciones hidrológicas esenciales.

En el proyecto Vanga Blue Forest en Kenia, la intervención consistió en romper presas alrededor de salinas abandonadas para restablecer el flujo de mareas, lo que mejoró la disponibilidad de sedimentos, nutrientes y las condiciones de salinidad, permitiendo que los manglares se regeneraran de manera natural y más eficiente que con plantaciones tradicionales. Este enfoque evidencia que, para la reforestación de manglares, la restauración ecológica y la recuperación natural, apoyadas por intervenciones estratégicas, pueden ser más efectivas y sostenibles que la simple plantación de plántulas.

En México se conocen pocos trabajos orientados y estructurados al análisis y evaluación del estrés fisiológico que tienen las plántulas de manglar al momento del trasplante o siembra en sitios con acciones de restauración. Las variables indicadoras usadas generalmente son la tasa de crecimiento y sobrevivencia (Febles *et al.* 2009; Basáñez-Muñoz *et al.* 2016).

1. Chargoy y Hernández (2002) llevaron a cabo un proyecto de restauración de manglares en 2.0 hectáreas de las lagunas de Cabildo y Pozuelos, ubicadas en el municipio de

Tapachula, Chiapas, México. La restauración se realizó mediante la siembra directa de propágulos y plantas de vivero de *Rhizophora mangle*. En Laguna de Cabildo, se sembraron 19,345 hipocótilos entre junio y agosto de 2000, mientras que en Laguna de Pozuelos se plantaron 3,019 propágulos en septiembre del mismo año. Tras 240 días, las plántulas alcanzaron alturas superiores a 61.5 cm en Laguna de Cabildo y 65.0 cm en Laguna de Pozuelos. Al final del experimento, sobrevivieron 15,709 plántulas. La mayor mortalidad (61.2%) se registró en Laguna de Cabildo durante los meses de febrero a abril, cuando la zona se secó completamente. En contraste, en Laguna de Pozuelos, la inundación permanente permitió una sobrevivencia inicial superior al 98.5%, incluso favoreciendo el arraigo de propágulos adicionales por acción de la marea. Este estudio subraya la importancia de las condiciones hidrológicas y de salinidad en el éxito de las restauraciones de manglares, ofreciendo valiosas lecciones para proyectos similares en la región.

2. Febles-Patrón *et al.* (2009) evaluaron la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas de *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* en una zona de restauración de la ciénaga costera semiárida de Chabihau, Yucatán, bajo diferentes condiciones de inundación y salinidad. Encontraron que *R. mangle* presentó mayor sobrevivencia y desarrollo en áreas con inundación constante y baja salinidad (3.28 ± 0.32 UPS), mientras que *A. germinans* se desempeñó mejor en zonas menos inundadas y con salinidad elevada (45.5 ± 0.50 UPS). Además, acciones como la construcción de camas de sedimento y el manejo del flujo hídrico favorecieron el establecimiento de las plántulas. Estos resultados subrayan que la interacción entre disponibilidad de agua y salinidad es un factor determinante en las respuestas fisiológicas tempranas de los manglares, y por tanto es fundamental considerarla al evaluar el éxito ecológico de programas de restauración.
3. Basáñez-Muñoz *et al.* (2016) realizaron ensayos de reforestación en la Reserva Ecológica del Complejo Termoeléctrico “Presidente Adolfo López Mateos” en Tuxpan, Veracruz, evaluando la viabilidad de tres especies de mangle (*Avicennia germinans*, *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa*) bajo diferentes condiciones

de insolación. Utilizando un diseño experimental factorial 2×3, se establecieron parcelas con dos niveles de insolación: directa (ID) y sombreado al 50% (SO50%). La siembra se realizó en núcleos de reforestación construidos sobre acreciones artificiales elevadas 20 cm sobre el nivel del relieve circundante, utilizando sustrato arcilloso y relleno con tierra negra. La densidad de siembra fue de 18 plántulas por 100 m², y el monitoreo se llevó a cabo mensualmente durante un año (agosto 2012 a julio 2013). Los resultados mostraron que la mortalidad de las plántulas varió significativamente entre especies y tratamientos. *A. germinans* presentó una mortalidad del 69.4% en condiciones de SO50% y 98.6% en ID. *R. mangle* tuvo una mortalidad del 80.6% en SO50% y 98.6% en ID. Por su parte, *L. racemosa* mostró la mayor mortalidad, con 91.7% en SO50% y 100% en ID. Estos resultados indican que la sombra moderada (SO50%) favoreció la supervivencia de *A. germinans*, mientras que *R. mangle* presentó una mayor tolerancia a la insolación directa. La combinación de especies y condiciones de insolación influyó significativamente en la mortalidad de las plántulas, sugiriendo que la elección adecuada de especies y manejo de la luz son factores clave en la restauración de manglares en la región.

4. Teutli-Hernández *et al.* 2020) en Yucatán, México, han demostrado que la rehabilitación del flujo hídrico y la participación comunitaria son clave para recuperar la estructura y funcionalidad de estos ecosistemas.

Celestún 2005: La construcción de la carretera principal interrumpió el flujo de agua y generó hipersalinización (>100 g/kg). El proyecto restauró 112 ha mediante un canal de 1,576 m que conectó la laguna con la zona afectada, reduciendo la salinidad a 45.2 g/kg y favoreciendo la regeneración natural de *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans*. Cinco años después, la cobertura vegetal aumentó 60% y se recuperaron funciones ecológicas, incluyendo áreas de crianza de peces. La comunidad se organizó en la sociedad civil “Manglares de Dzinitún” para la conservación y ecoturismo.

Progreso 2009: La vía Mérida-Progreso modificó el flujo superficial y causó hipersalinización (> 100 g/kg). La restauración incluyó rehabilitación y construcción

de canales, remoción de escombros y nivelación con centros de dispersión. Se redujo la salinidad a 45.78 g/kg y se promovió la regeneración natural de manglares y especies pioneras, aumentando la cobertura vegetal pese a la competencia interespecífica.

Sian Ka'an 2014: La construcción de un camino alteró el hidroperíodo y generó hipersalinización de 120–140 g/kg. Se desazolvaron y construyeron 5,000 m de canales nuevos, logrando sincronizar el hidroperíodo con el sitio de referencia y reducir la salinidad a 60 g/kg. La regeneración natural aumentó la densidad de manglares de 9,153 a 64,178 individuos ha⁻¹, alcanzando estructuras similares al manglar de referencia, y se recuperó la funcionalidad en el secuestro de carbono.

4. Justificación

La restauración de manglares enfrenta el gran desafío de lograr la supervivencia y adecuada adaptación de las plántulas reforestadas. Muchas acciones se concentran únicamente en aspectos estructurales del ecosistema, dejando de lado los procesos funcionales que determinan el crecimiento y la tolerancia de las plantas ante condiciones de estrés. En manglares sometidos a variaciones de salinidad, inundación y oxigenación del sustrato, resulta indispensable comprender cómo responden las plántulas durante su establecimiento, ya que de ello depende su capacidad para mantener la fotosíntesis, superar el estrés hídrico y generar biomasa suficiente para asegurar su permanencia.

El uso de indicadores morfofisiológicos como la eficiencia fotosintética, el potencial hídrico foliar, el área foliar específica y la tasa relativa de crecimiento ofrece una herramienta temprana para evaluar el estado funcional de las plántulas después del trasplante. Estos rasgos permiten identificar qué individuos mantienen un adecuado balance hídrico y qué tan capaces son de aclimatarse a las condiciones del sitio restaurado. Así, es posible anticipar problemas antes de que se manifiesten en la estructura del ecosistema, lo que aporta una ventaja estratégica en el manejo adaptativo. Por lo tanto, incorporar indicadores morfofisiológicos dentro de los programas de restauración no solo fortalece el conocimiento sobre las respuestas de las plantas, sino que también mejora la toma de decisiones en campo, facilitando la selección de sitios y técnicas que maximicen

el éxito del establecimiento. Esta propuesta representa una aportación teórico-práctica e innovadora, al vincular directamente la funcionalidad de las plántulas con la efectividad real de la restauración ecológica del manglar.

5. Hipótesis

El éxito del establecimiento de plántulas de *Rhizophora mangle* en restauración dependerá de su capacidad para aclimatarse a las condiciones hidrológicas y salinas del sitio. Se espera que la técnica de reforestación que mantenga condiciones ambientales más cercanas al sitio de referencia particularmente salinidades dentro del rango de 10–40 UPS y niveles de inundación permanentes o semipermanentes favorezca un mejor desempeño fisiológico de las plántulas durante su establecimiento. Bajo estas condiciones, las plántulas mostrarán valores estables de eficiencia fotosintética (F_v/F_m entre 0.75–0.85) y un potencial hídrico foliar mínimo indicativo de buen estado hídrico (Ψ_{min} entre -2 y -4 MPa), junto con una mayor sobrevivencia y crecimiento temprano, en comparación con la técnica que no optimiza dichos factores.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general

- Comparar y validar el éxito de diferentes estrategias de reforestación: trasplante de una zona de regeneración natural, trasplante de centro de acopio y siembra directa de propágulo de *Rhizophora mangle* en centros de dispersión, a través de indicadores fisiológicos y atributos morfofisiológicos.

6.2 Objetivos específicos

- Identificar las diferencias en las respuestas fisiológicas (eficiencia fotosintética, Q_m y potencial hídrico) de *R. mangle* durante su establecimiento en respuesta a diferentes estrategias de reforestación.

- Determinar el área foliar, área foliar específica, grado de inclinación de las hojas, potencial hídrico foliar, tasa de crecimiento y supervivencia como respuesta morfológica a diferentes estrategias de reforestación durante el establecimiento de *R. mangle*. Monitorear y registrar la temperatura, humedad, potencial redox y salinidad del agua en la zona de estudio.

7. Materiales y métodos

7.1 Área de estudio

El sitio de estudio se localiza dentro de la Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán, un área natural protegida decretada por el Gobierno del Estado de Yucatán en el municipio de Progreso entre las coordenadas 2354379.73 m. N y 224241.90 m. E (Fig. 7) (SDS, 2017). El área de restauración abarca 110 ha y presenta predominio de sedimentos inorgánicos tipo *sascab*, asociados a alteraciones históricas del terreno. En el sitio hubo una interrupción en el flujo natural del agua proveniente de la laguna, resultado de la construcción de una carretera. Estas dos condiciones combinadas tuvieron un impacto significativo en la hidrología, provocando la degradación y muerte del manglar que previamente existía en la zona (Herrera-Silveira *et al.* 2020). Se caracteriza por tener un clima seco semiárido, cálido en verano, con temperatura media anual de 25.5 °C, y precipitación anual de 444 mm (INEGI, 1995; Troccoli, 2001). El sitio establecido para la implementación de las acciones de restauración es de 110 ha, en las cuales domina el mangle negro (*Avicennia germinans*) y mangle rojo (*Rhizophora mangle*), encontrándose mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) en menor abundancia.

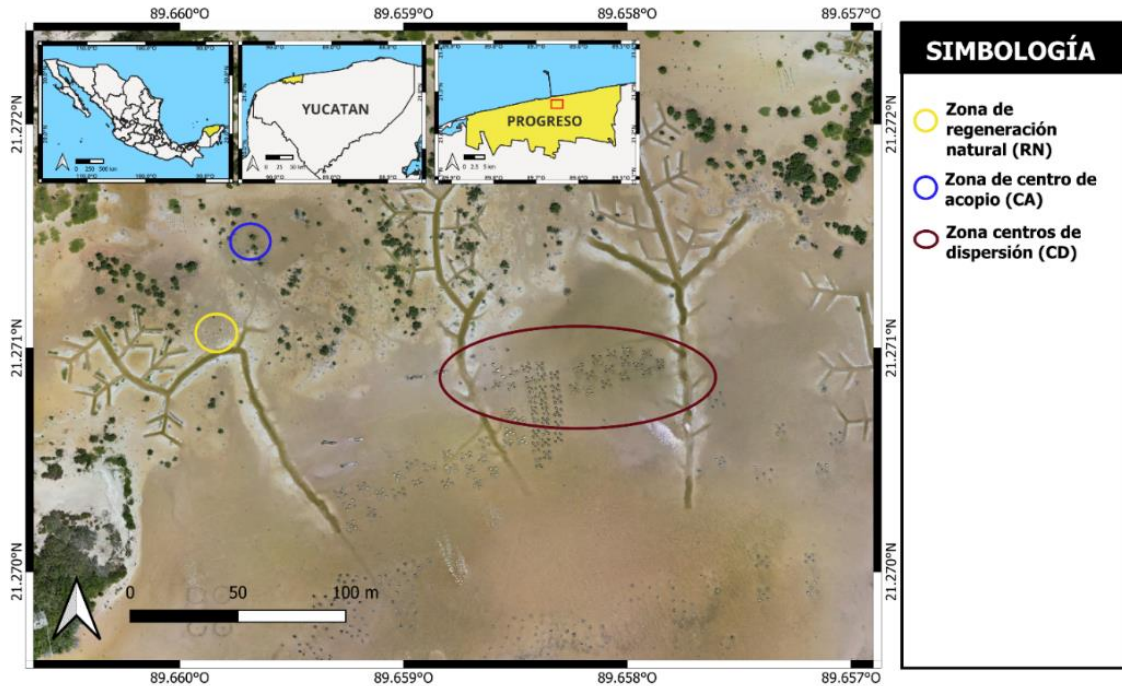


Figura 7. Ubicación del área de estudio. La Ciénega de Progreso, Yucatán. Las formaciones que se observan en forma de Y son canales habilitados.

Desde el 2010 se han realizado acciones de restauración ecológica bajo la asesoría técnica del Laboratorio de Producción Primaria del Cinvestav-Mérida y la participación del grupo de mujeres restauradoras de manglar “Las Chelemeras”. En el sitio se ha rehabilitado hidrológicamente con la creación y desazolve de aproximadamente 7.5 km de canales, así como la rehabilitación topográfica con más de 500 centros de dispersión. Con el fin de acelerar el proceso de recuperación de la vegetación en el sitio, se han reforestado dichos centros con tres técnicas: 1) la siembra directa de propágulos, 2) el cultivo y trasplante de plántulas en centros de acopio y 3) el trasplante directo de plántulas provenientes de semilleros naturales del mismo sitio (Fig. 8).

7.2 Zonas de trabajo y técnicas de reforestación

En el sitio de restauración se eligieron tres zonas (Fig. 8):

- 1) Zona de regeneración natural: área en donde se han establecido naturalmente plántulas de *R. mangle* como respuesta a la rehabilitación hidrológica (Fig.8A). En este sitio se ha recuperado la hidrología con una inundación de 20 cm y características fisicoquímicas del suelo: materia orgánica 80-90%, con valores

de salinidad de 40 UPS. Las plántulas de este sitio fueron la referencia de la regeneración natural en el sitio (RN).

- 2) Zona de centro de acopio (CA): se ubica en un área del sitio restaurado hidrológicamente con características ambientales similares al área a reforestar o trasplantar; las plántulas están germinadas en bolsas negras de 60 x 60 cm (Fig. 8 B, C y D).
- 3) Zona de centros de dispersión (CD): en esta área se realizó la rehabilitación topográfica y el trasplante de las plántulas (Fig.8 E).



Figura 8. Zonas de trabajo: A) Regeneración natural, B) centros de acopió, C) plántulas germinadas de CA, D) plántulas del CA listas para el trasplante. E) Centros de dispersión.

Cada CD fue reforestado con las 3 siguientes técnicas de reforestación (Fig. 9):

- Trasplante de las plántulas del centro de acopio (CAT). Primero se germinaron propágulos de manglar en los CA y a los tres meses de su germinación y una altura de 25 cm se trasladaron a los CD (Fig. 8D).

- Siembra directa de propágulos (P): los propágulos son colectados en áreas conservadas cercanas al sitio y colocados verticalmente, de tres a 5 por cada CD (Fig. 9). Los propágulos fueron sembrados 5 meses antes del inicio del proyecto de tesis (marzo), las plántulas presentaban una altura promedio de 35 cm
- Trasplante de plántulas que se han regenerado naturalmente (RNT): estas plántulas son seleccionadas en semilleros naturales con una alta densidad de plántulas (Fig. 9). Son seleccionadas plántula de 5 a 6 meses con alturas de aproximadamente 45 cm. En estos sitios de manera natural habría una baja supervivencia por competencia (luz, espacio, recursos), por lo que se usa ese excedente para la reforestación. Esta técnica permite aprovechar el reclutamiento natural de plántulas que de otra forma tendrían una alta mortandad por competencia intraespecífica.

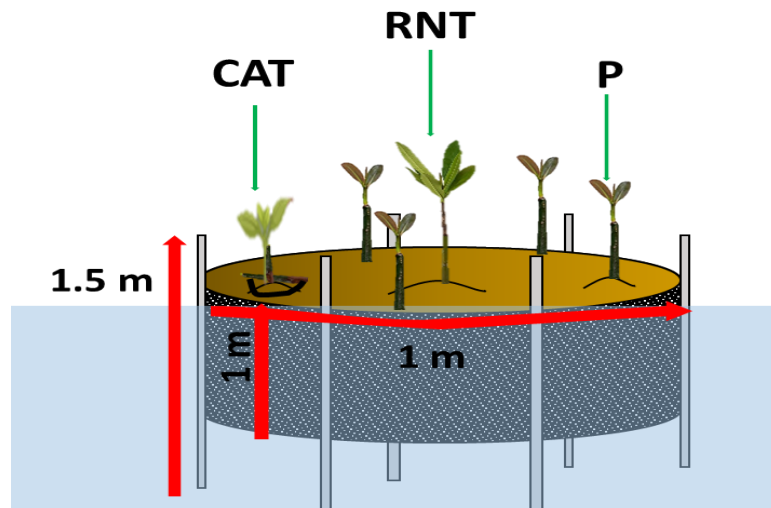


Figura 9. Tipos de reforestación en un centro de dispersión (CD): Trasplante de Centro de Acopio (CAT), trasplante de regeneración natural (RNT), siembra directa de propágulos (P).

7.3 Diseño del estudio

En la zona de centros de dispersión (CD) tres tratamientos, trasplante del centro de acopio (CAT), siembra directa de propágulo (P) y trasplante de regeneración natural (RNT). Las plántulas de RN sirvieron de referencia para plántulas establecidas de manera

natural en comparación a las diferentes técnicas de reforestación (CAT, P y RNT), además de tener similarmente el mismo tiempo de germinación o edad de las plántulas de RNT.

Para cada tratamiento se seleccionaron 20 plántulas con alturas menores de 50 cm de *Rhizophora mangle*. Se seleccionaron plántulas sin rastros de herbívora o daños en las hojas (Fig. 10 A y B). A todas las plántulas se les colocaron placas de aluminio para su seguimiento (Fig. 10 C).



Figura 10. Selección de plántulas en zona de RN: A) Buen estado, B) exceso de hojas dañadas y C) etiqueta

Las plántulas fueron monitoreadas antes del trasplante en los CD y cinco meses después (17 de julio al 27 de noviembre del 2023). En el caso de CAT se consideraron 20 plántulas del CA antes de su trasplante y para RNT, las plántulas de RN sirvieron como referencia antes del trasplante. Se realizaron mediciones no destructivas mensualmente (estructurales: área foliar (AF), inclinación de las hojas y eficiencia fotosintética máxima (EFM); y destructivas (Ψ min y max y área foliar específica (AFE) antes del trasplante, al primero y cuarto mes del trasplante (Fig. 11). Los métodos usados se describen a continuación.

En cada zona se dejaron por cinco meses sensores de humedad y luz Pendant temp/light Onset “HOBO” Data Loggers, para la medición de la luz visible y temperatura para el registro del microambiente. Los datos se registraron cada 15 minutos en un sistema de adquisición de datos HOBO en una estación meteorológica portátil (U30- NRC Weather Station, Onset) (Fig. 13).



Figura 13. Sensor de luz y temperatura en zona de referencia.

7.4.1 Potencial hídrico del suelo

El potencial hídrico del suelo se evaluó con el propósito de conocer la disponibilidad de agua para las plantas en los distintos tratamientos de restauración. Para ello, se colectaron cuatro muestras de suelo a 30 cm de profundidad en los CD y cuatro en la zona RN. La muestra de suelo se colocó en un portaobjetos de plástico con un área ya definida de 3 cm². Para evitar la pérdida de humedad de las muestras, se colocaron en una hielera con gel congelado, posteriormente para la medición se llevó al laboratorio del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), para su análisis se utilizó un higrómetro de punto de rocío (Dewpoint PotentiaMeter WDP 64) (Fig. 14).

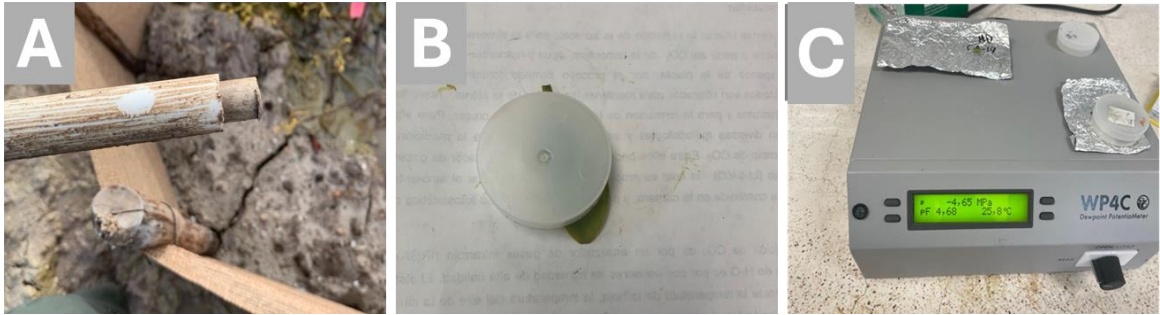


Figura 14. A) Extracción de muestra de suelo, B) Porta objeto de plástico, C) Dewpoint Potentiometer WDP 64.

7.5 Mediciones en plántulas de manglar

7.5.1 Mediciones no destructivas

Se eligieron 20 plántulas para cada técnica de reforestación y de la zona de regeneración natural (RN); a las cuales en 4 tiempos: t_0 es antes del trasplante, y t_1 , t_2 y t_3 , (1, 3 y 5 meses después del trasplante), respectivamente se midieron:

- Supervivencia (%): se registró el número de las plantas que sobrevivieron y murieron al trasplante esta variable se registró en el tiempo 1 y tiempo 3.
- Variables estructurales: La altura fue medida con una regla de madera de 1 metro, desde el suelo hasta la base del ápice foliar; y el diámetro con un vernier digital (TRUPPER CVDT-6, SKU), a la mitad de la altura de la plántula. El sitio de medición fue marcado con pintura en aerosol para medir en el mismo sitio en cada ocasión (Fig. 15).

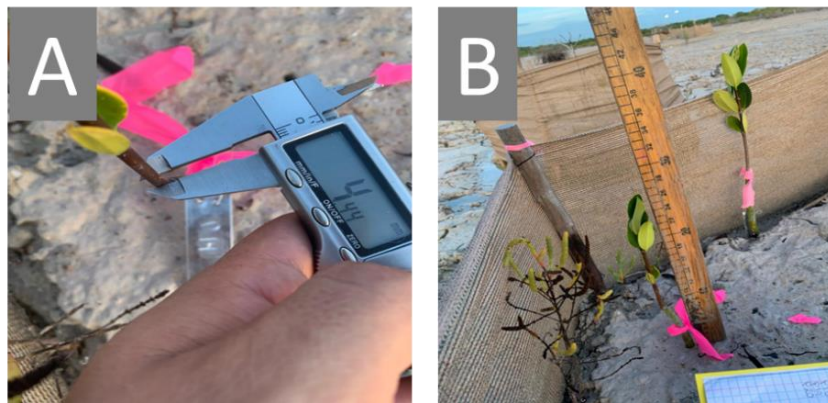


Figura 15. Medición estructural: A) Diámetro del tallo y B) Altura de la plántula.

c) Eficiencia fotosintética máxima: se seleccionó una hoja primaria por cada plántula, esta hoja fue pre-adaptada a la oscuridad con ayuda de unas pinzas que se adaptan a la hoja con un perímetro ajustado y a la antena del fluorómetro modulado (DIVING-PAM, WALZ) (Fig. 16 A y C) durante 30 minutos antes de la medición.

d) Eficiencia fotosintética a medio día (12:00 p.m.) una hoja por cada plántula para determinar el Q_m (Máxima excitación de presión sobre el fotosistema) durante el periodo de mayor incidencia solar sin pre-adaptar con un fluorómetro modulado (DIVING PAM, WALZ) (Fig. 16 B).

e) Presión de excitación fotosintética (Q_m): es un índice derivado de la fluorescencia de la clorofila que refleja el grado de presión energética sobre el Fotosistema II. Se calcula a partir de la relación entre la eficiencia cuántica máxima del PSII (F_v/F_m), medida en hojas adaptadas a la oscuridad, y la eficiencia cuántica efectiva (Φ_{PSII}), medida bajo condiciones de luz. Valores elevados de Q_m indican una mayor presión de excitación y un desbalance entre la energía absorbida y la capacidad fotosintética, asociado a condiciones de estrés ambiental.



Figura 16. A) Medición de eficiencia fotosintética. B) Hojas preadaptadas a oscuridad. C) Colocación de la antena para poder medir la fluorescencia de la clorofila.

f) Área foliar total: Se eligieron 5 hojas al azar a fin de representar el área del follaje de la plántula. Se tomaron fotos de las hojas con una referencia (hoja milimétrica) como escala, con la cual posteriormente se obtuvo el área con el programa *Image J* versión 1.53e (Schneider *et al.* 2012) (Fig. 17 A). Se contaron el número total de hojas y se multiplicó por el promedio del área obtenido de las hojas medidas.

g) Área foliar específica: mide cuánta área de hoja desarrolla una planta por cada gramo de biomasa invertido. Un valor alto indica hojas delgadas y ligeras (estrategia de rápido crecimiento), mientras que un valor bajo refleja hojas más gruesas y densas (estrategia conservativa).

$$AFE = \text{Peso seco de la hoja (g)} / \text{Área foliar (cm}^2\text{)}$$

h) Ángulo de inclinación: El ángulo de inclinación de las hojas se registró a medio día a fin de considerar la mayor inclinación durante el horario de mayor radiación solar. Se tomaron 3 fotos a hojas del segundo nivel foliar y a través del programa *Image J* versión 1.53e (Schneider *et al.* 2012) se determinó el ángulo de cinco hojas, siempre considerando el mismo nivel foliar y la punta del ápice (Fig. 17 B).

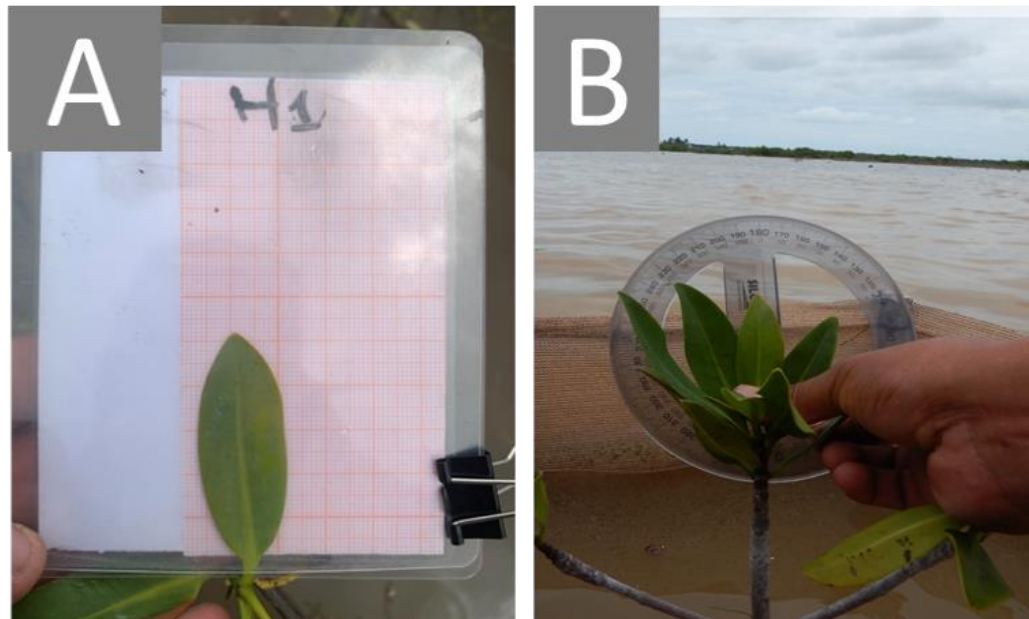


Figura 17. Medición morfométrica: A) Área foliar y B) Ángulos de inclinación de la hoja.

7.5.2 Mediciones destructivas

Para las mediciones destructivas se establecieron tres tiempos de medición: 0) previo a la reforestación, 1) un mes después de la reforestación (agosto) y 2) cuatro meses después de la reforestación (noviembre).

Para cada tiempo se colectaron dos hojas de cuatro individuos por cada técnica de reforestación y de cuatro plántulas en la zona de regeneración natural. La hoja 1 se recolectó durante la pre alba (5:00 a.m.) para determinar el potencial hídrico máximo (Ψ_{max}) y la hoja 2 a medio día para el potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}).

Se eligieron hojas que no mostraran rastros de herbívora, daños o manchas. Las hojas se guardaron en papel aluminio y se transportaron en una hielera al laboratorio del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) para su posterior análisis (Fig. 18).

En el laboratorio de ecofisiología vegetal, se midió el potencial hídrico con higrómetro de punto de rocío (Dewpoint PotentiaMeter WDP 64 (Fig. 18). El área foliar de cada hoja fue medida con el programa image J, posteriormente las hojas fueron secadas en un horno a 60 °C durante 72 h para obtener peso seco, finalmente se obtuvo el área foliar específica (AFE) con la relación del área de la hoja y su peso.

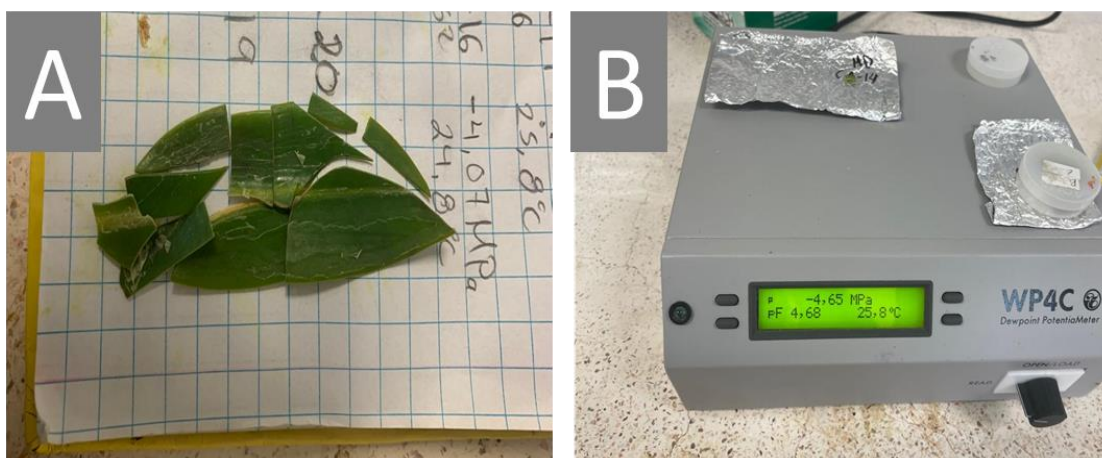


Figura 18. Potencial hídrico de las hojas. A) Preparación de la hoja y B) Análisis en el WP4C

8. Análisis estadísticos

Los datos obtenidos fueron organizados y analizados inicialmente mediante estadística descriptiva, calculando promedios y desviaciones estándar en el programa

Microsoft Excel, con el objetivo de resumir las tendencias generales de las variables morfofisiológicas y ambientales en cada tratamiento y tiempo de evaluación.

Posteriormente, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de dos vías utilizando el software SigmaPlot versión 14.5, (Systat Software, 2017), considerando como factores el tipo de tratamiento: regeneración natural [RN], trasplante de regeneración natural [RNT], trasplante desde centro de acopio [CAT] y siembra directa de propágulos [P] y el tiempo de medición.

Para las variables no destructivas se analizaron cuatro tiempos (antes del trasplante, 1, 3 y 5 meses después), y para las destructivas, tres tiempos (antes del trasplante, uno y cuatro meses después del trasplante). Se estableció un nivel de significancia de $p < 0.05$. En los casos donde se detectaron diferencias significativas, se aplicaron pruebas de comparación múltiple mediante el método de Tukey.

La variable de supervivencia fue analizada de forma descriptiva a través de porcentajes de mortalidad y sobrevivencia entre tratamientos. Asimismo, las variables del microambiente (salinidad, temperatura, pH, potencial redox y humedad del suelo) fueron tratadas de forma descriptiva para contextualizar las condiciones ambientales durante el establecimiento de las plántulas.

9.Resultados

9.1 Microambiente

Durante el periodo de monitoreo (julio a noviembre del 2023), la incidencia de luz en la zona de CD fue de $845.22 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, con un máximo de $1,296.59 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; la temperatura promedio fue de $33.4 \pm 5.5 \text{ }^\circ\text{C}$ ($30.9 \pm 4.9 \text{ }^\circ\text{C}$ - $35.2 \pm 5.9 \text{ }^\circ\text{C}$) y una humedad relativa de $78 \pm 2.7 \%$ (Fig. 19).

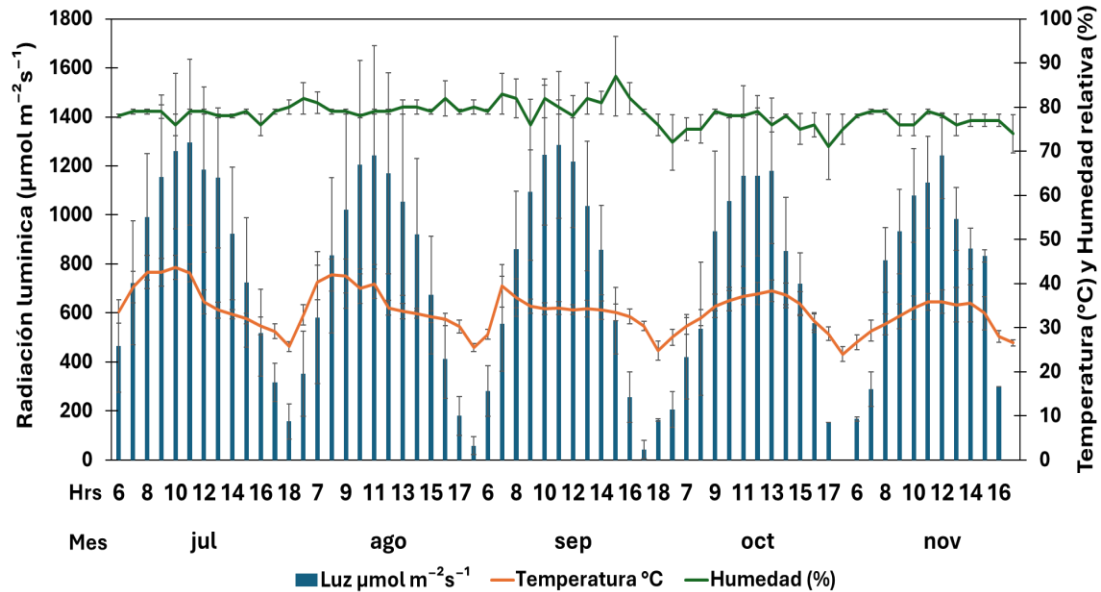


Figura 19. Comportamiento de los datos de luz, temperatura y humedad relativa en los cinco meses del monitoreo donde Hrs son las horas registradas de luz durante el día. Ms \pm DS.

La salinidad en el área de estudio fue en promedio de 43.7 ± 9.6 UPS (Fig. 20). En el mes de septiembre se presentó la mayor salinidad con 66.5 UPS y la menor en noviembre con 44 UPS. Se observó una tendencia a disminuir de julio a noviembre. La zona de regeneración natural (RN) presentó una salinidad promedio de 49 ± 2.8 UPS en julio, la cual disminuyó a 47.3 UPS en noviembre. La zona CD disminuyó de 52.3 ± 8.61 UPS en julio a 46.7 ± 7.63 UPS en noviembre. La temperatura de agua intersticial alcanzó su punto máximo con 35.7°C en septiembre. El potencial de hidrogeno (pH) se mantuvo en un intervalo de 7.07 a 7.57 en las dos zonas (Fig. 20). Por último, el potencial redox mostró condiciones reductoras en las dos zonas, con un valor más negativo en la zona CD en septiembre (-372.5 mV).

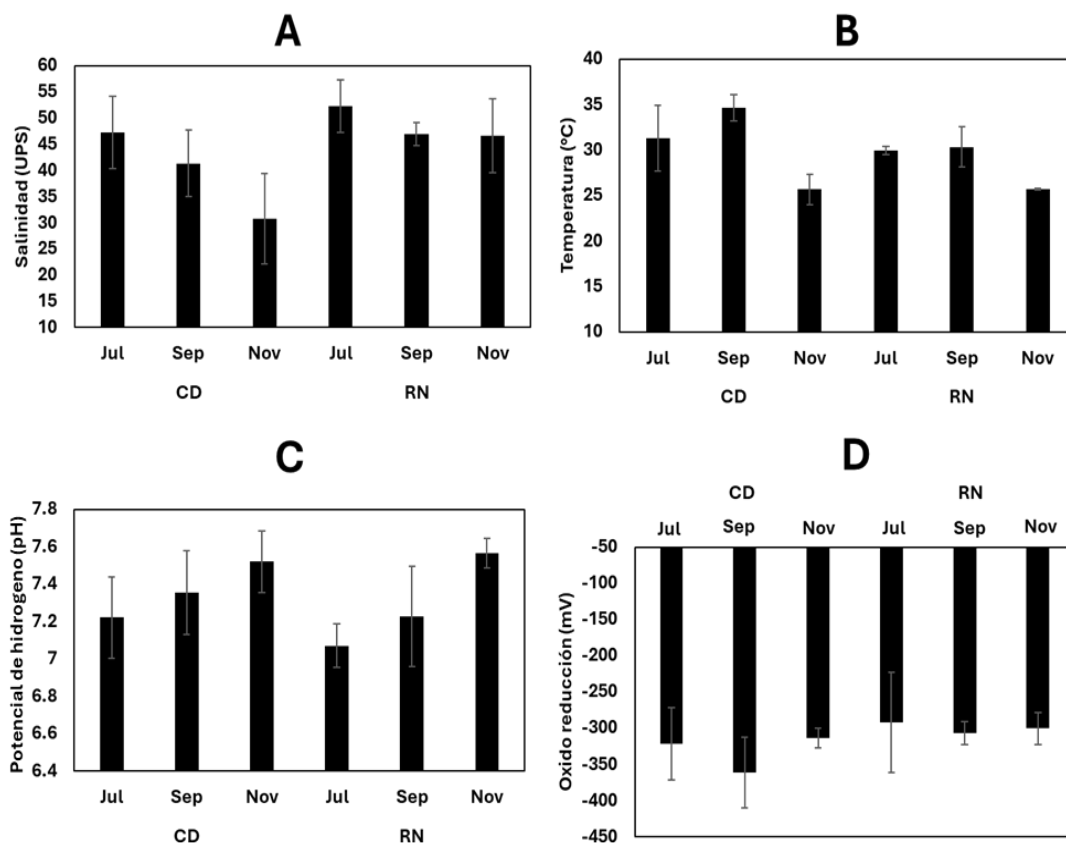


Figura 20. Resultados de las variables del microambiente $M_s \pm DS$: A) salinidad (UPS). B) temperatura ($^{\circ}C$). C) potencial de hidrogeno (pH) y D) oxido reducción (mV).

Tabla 1. Resultados Min-Max ($M_s \pm DS$) de las variables del microambiente.

Variable	Zona RN	Zona CD
Salinidad (UPS)	15 – 60 (44 ± 3.5)	40 - 66.5(48 ± 5.8)
Temperatura agua intersticial ($^{\circ}C$)	25.5 - 36 (28.6 ± 2.2)	30.9 -37.6 (31.8 ± 1.3)
Temperatura del ambiente ($^{\circ}C$)	25.7-33.8 (27.2 ± 2.4)	29.9 – 35.2 (33.4 ± 5.5)
Potencial de Hidrogeno (pH)	7.07 – 7.57 (7.28 ± 0.26)	7.07 – 7.57 (7.3 ± 1.9)
Potencial redox (mV)	-318 a -192 (-299 ± 15.5)	-377 a -230 (-336 ± 51.2)
Potencial hídrico del suelo (MPa)	-8.5 a -4.0 (-6.31 ± -1.8)	-13.3 a -3.8 (-8.62 ± -2.7)

El promedio general del potencial hídrico del suelo (Fig. 21) es de -7.46 ± -2.1 MPa. Los resultados indican que el potencial hídrico del suelo es más negativo en la zona de CD (-8.62 MPa) que en RN (-6.31 MPa), lo que sugiere que los suelos en CD presentaron menor disponibilidad de agua. Dentro de cada tratamiento, el t0 muestra los valores más negativos (CD: -13.36 MPa, RN: -8.56 MPa), mientras que en el tiempo 1 los valores indican una mayor retención de humedad (CD: -3.88 MPa, RN: -4.06 MPa).

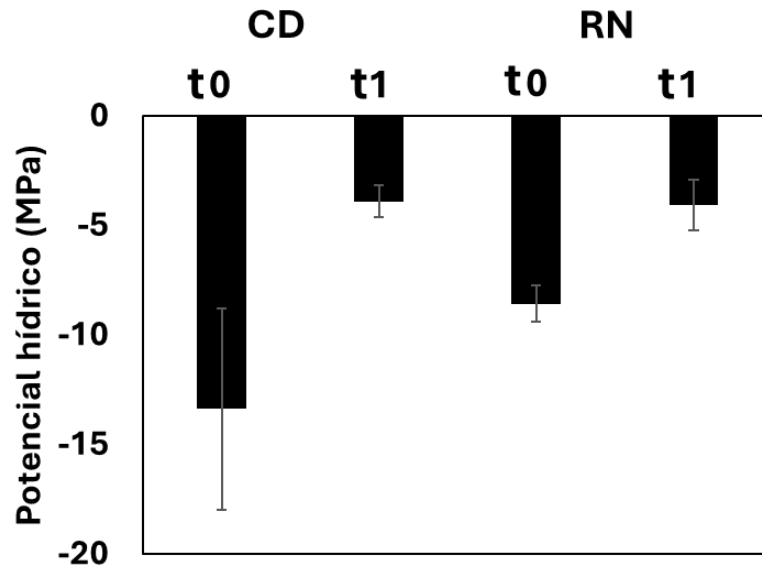


Figura 21. Potencial hídrico del suelo en dos diferentes zonas: Centros de dispersión (CD) y regeneración natural (RN).

9.2 Supervivencia (%)

La supervivencia de las plántulas de *R. mangle* fue de entre un 20% y 80% en las diferentes técnicas de reforestación. Las plántulas trasplantadas (RNT) registraron la mayor tasa de supervivencia con el 80%, seguidos por la siembra directa de propágulos con 70%; mientras que las plántulas trasplantadas del CAT presentaron la menor supervivencia con el 20% después de cuatro meses después del trasplante (t2). Los individuos de referencia en RN tuvieron la tasa de supervivencia del 100%. (Fig. 22).

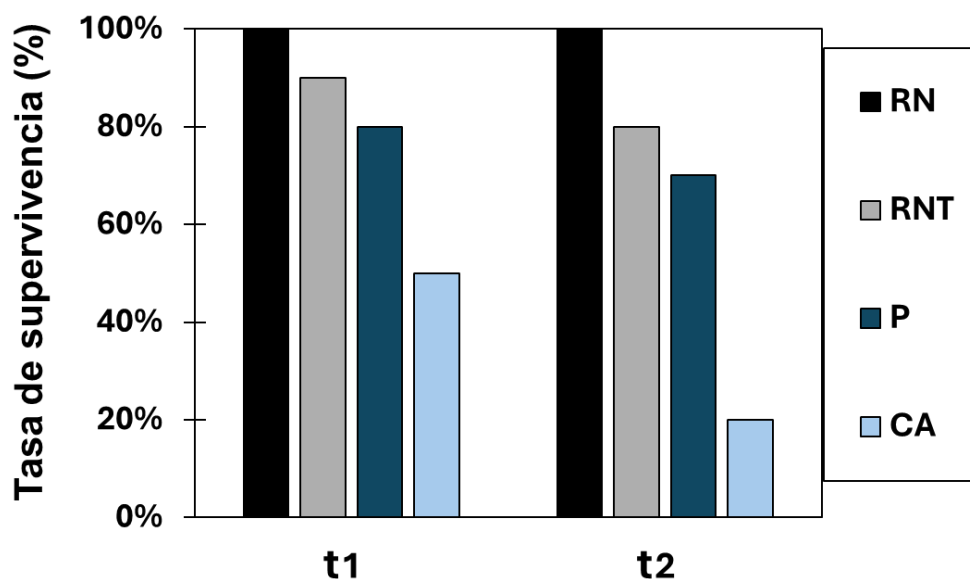


Figura 22. Porcentaje de supervivencia (%) de diferentes métodos de reforestación de *R. mangle* en dos tiempos: 1 (un mes después del trasplante) y 2 (5 meses después del trasplante).

9.3 Eficiencia Fotosintética Máxima EFM (Fv/Fm).

La eficiencia fotosintética máxima (Fv/Fm) promedio fue de 0.63 ± 0.13 , con diferencias significativas entre los tiempos de medición después del trasplante ($F = 14.439$, $p < 0.001$), pero no entre los tipos de reforestación ($F = 1.350$, $p > 0.05$). Las plántulas de RN mantuvieron un Fv/Fm de 0.655 ± 0.103 , durante el tiempo de medición. Mientras los propágulos mostraron una tendencia a incrementar su eficiencia fotosintética, subiendo de 0.51 ± 0.25 en t1 a 0.71 ± 0.20 en el t3. Las plántulas de CAT registraron los valores más bajos después del trasplante (0.48 ± 0.12), aumentando gradualmente a 0.69 ± 0.08 hasta el cuarto mes después del trasplante (Fig.23).

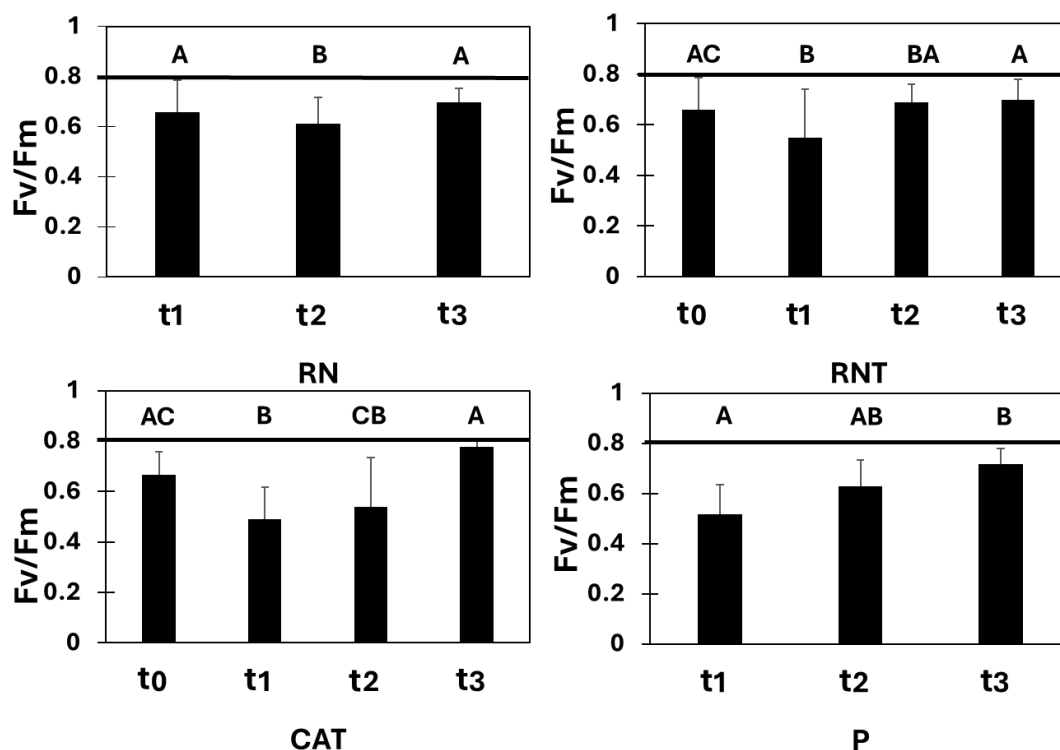


Figura 23. Eficiencia Fotosintética Máxima ($M_s \pm DS$). RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. t: Tiempo: 0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante. La línea indica 0.8 considerado como el óptimo en EFM.

9.4 Presión de excitación fotosintética (Q_m)

El tratamiento P registró la media más baja al inicio (0.41 ± 0.03) y disminuyó gradualmente hasta 0.12 ± 0.01 , reflejando una reducción del estrés fotosintético conforme avanzó el periodo de monitoreo. En contraste, el tratamiento CAT presentó el valor más alto de Q_m (0.73 ± 0.27) inmediatamente después del trasplante, lo que indica una mayor presión de excitación y daño fotoquímico; sin embargo, hacia el tercer tiempo de medición el 80 % de las plántulas había muerto o perdido hojas, por lo que no fue posible realizar la última medición (Fig. 24). El tratamiento RNT mostró un comportamiento intermedio, con un promedio inicial de 0.33 ± 0.05 que disminuyó a 0.11 ± 0.01 al final del monitoreo, evidenciando una tendencia de recuperación fisiológica similar a la del tratamiento P. En el sitio de referencia (RN), los valores de Q_m se mantuvieron bajos y estables (0.25 ± 0.04 a 0.19 ± 0.01) sin diferencias significativas, representando condiciones de bajo estrés fisiológico.

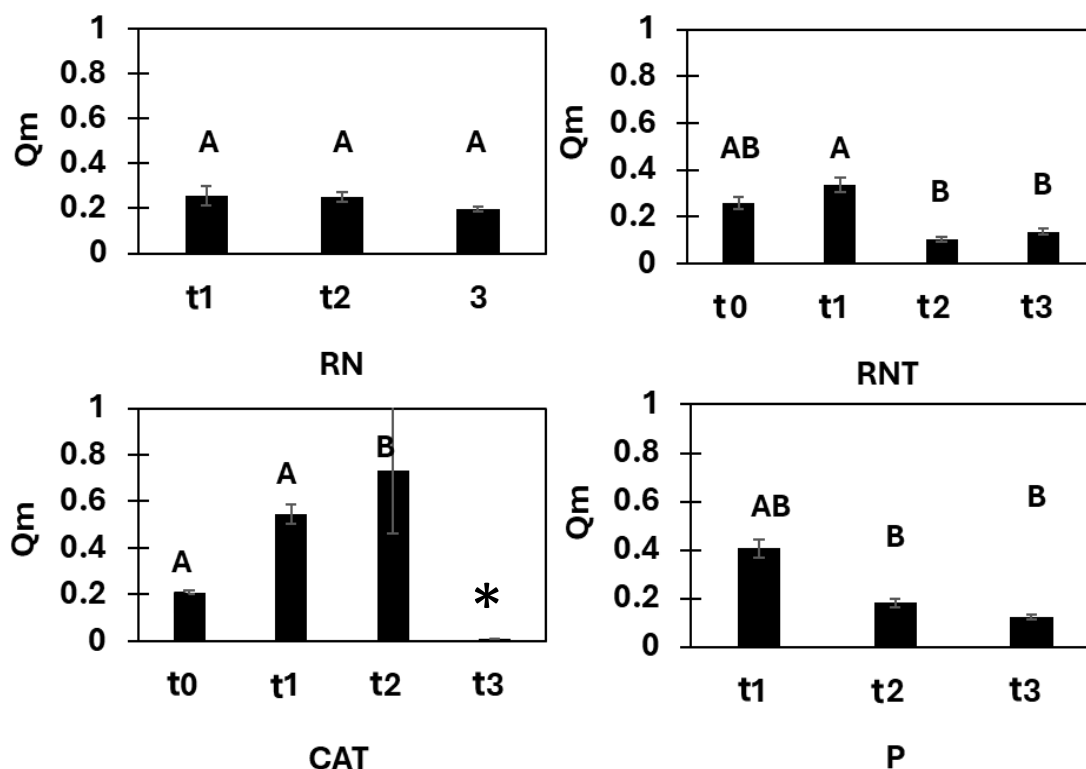


Figura 24. Resultados de Presión de excitación fotosintética (Q_m) $Ms \pm DS$. *No hubo suficientes datos para realizar el análisis. RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa. t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.

En conjunto, aunque no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, la variación temporal en Q_m mostró que todas las plántulas tendieron a recuperarse con el tiempo, siendo el tratamiento P el que presentó la mejor respuesta fisiológica al mantener los valores más bajos de presión de excitación, mientras que el CAT registró el mayor estrés fotosintético y alta mortalidad después del trasplante.

9.5 Tasa Relativa de Crecimiento

La tasa relativa de crecimiento en altura (TRCA) promedio de todos los tratamientos fue de $3.96 \pm 1.77 \times 10^{-2}$ cm/día. En las plántulas de CAT mostraron el mayor crecimiento con un promedio de $6.04 \pm 1.26 \times 10^{-2}$ cm/día y alcanzando valores de hasta 7.79×10^{-2} cm/día. El crecimiento más bajo se registró en las siembras directas de propágulos, con valor de $2.97 \pm 1.66 \times 10^{-2}$ cm/día (Fig. 25). Las plántulas RNT tuvieron una tasa de crecimiento de $3.96 \pm 2.7 \times 10^{-2}$ cm/día, sin diferencias significativas respecto a las plantas de regeneración natural ($4.41 \pm 3.03 \times 10^{-2}$ cm/día).

Tabla 2. Medidas descriptivas de la tasa relativa de crecimiento del diámetro y la altura de *R. mangle*.

Tratamiento	Variable	Media	D.E.	Mín	Máx
RN	Altura	4.41	3.03	0.82	10.66
RNT	Altura	3.96	2.7	1.23	12.3
CAT	Altura	6.05	1.27	4.92	7.79
P	Altura	2.97	1.66	0.82	6.15
RN	Diámetro	0.31	0.21	0.06	0.86
RNT	Diámetro	0.34	0.25	0.07	1.28
CAT	Diámetro	0.35	0.17	0.25	0.59
P	Diámetro	0.32	0.36	0.03	1.41

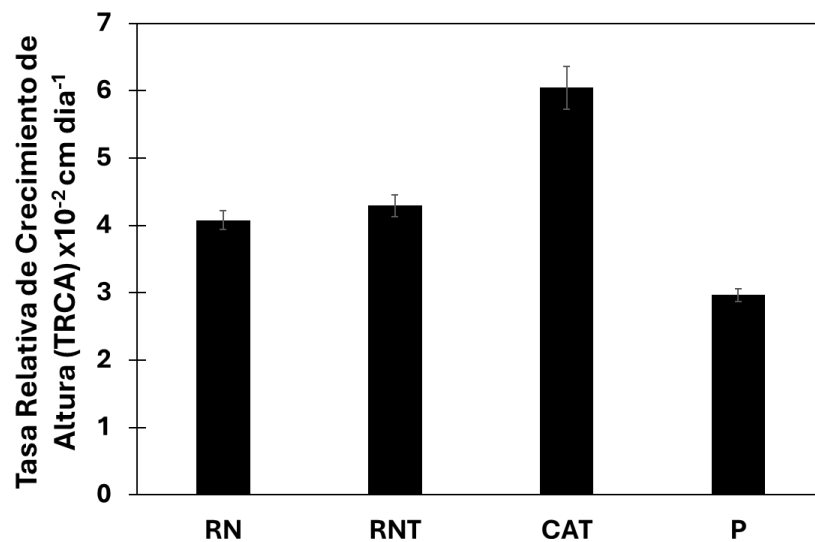


Figura 25. Tasa relativa de crecimiento de altura (TRCA) en diferentes tipos de reforestación para *R. mangle*. Ms \pm DS. (RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa del propágulo).

Los resultados de la tasa de crecimiento del diámetro (TRCD) entre tratamientos (RNT, CAT y P) y referencia (RN) fueron valores de $3.22 \pm 0.21 \times 10^{-3}$ cm día⁻¹; sin diferencias significativas entre los tres tipos de reforestación y referencia ($F = 2.579$; $p > 0.461$).

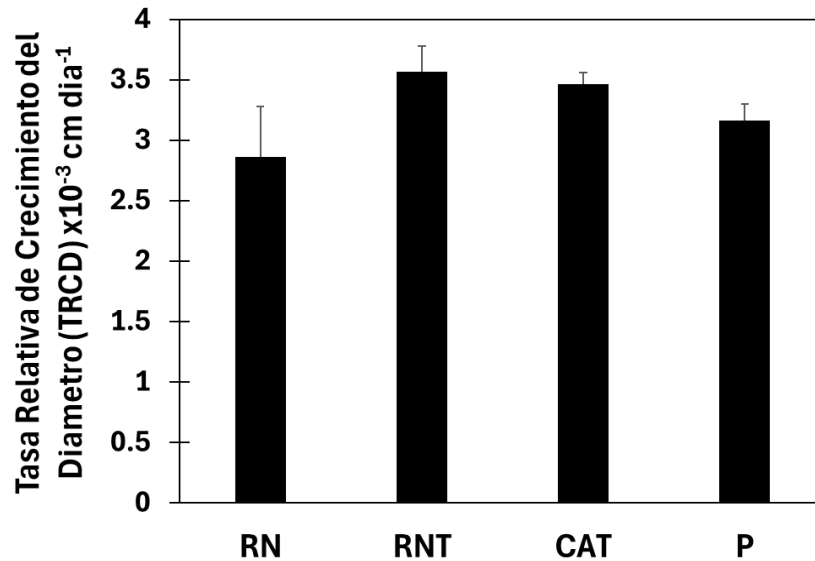


Figura 26. Tasa relativa de crecimiento del diámetro (TRCD), en diferentes tipos de reforestación para *R. mangle*. (Ms \pm DS). (RN: regeneración natural- control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo).

El tratamiento RNT presentó el mayor promedio $3.40 \pm 2.54 \times 10^{-3}$ cm día⁻¹, y valores máximos de 12.8×10^{-3} cm día⁻¹. Por otra parte, las plántulas de (RN) registraron el promedio más bajo $3.06 \pm 2.05 \times 10^{-3}$ cm día⁻¹, con valores máximos de 8.55×10^{-3} cm día⁻¹(Fig. 26).

9.6 Área Foliar Total

El Área Foliar Total de los individuos mostró variación a lo largo del tiempo después del trasplante. Las plántulas del tratamiento RNT aumentaron su AFT de 16.03 ± 2.44 cm² al inicio a 31.76 ± 3.86 cm² en el tercer mes, mostrando el mayor incremento. En el tratamiento CAT, el AFT fue más bajo, con valores que oscilaron entre 10.75 ± 2.54 cm² y 17.86 ± 1.00 cm², indicando un crecimiento más limitado. Las plántulas de siembra directa (P) incrementaron su AFT de 14.36 ± 1.81 cm² a 17.02 ± 2.51 cm², mientras que las del sitio de referencia (RN) registraron hasta 65 cm² a lo largo del estudio (Fig. 28).

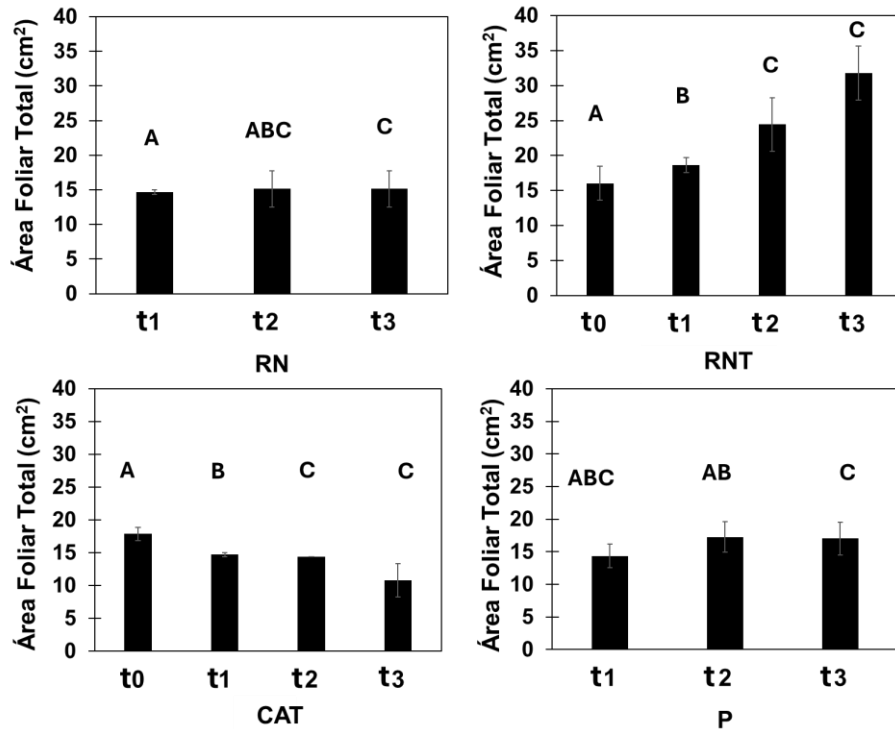


Figura 27. Área Foliar Total (AFT) $M_s \pm DS$. RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.

El análisis estadístico mostró que no hubo diferencias significativas entre tratamientos ($F = 2.731$, $P = 0.063$), ni interacción significativa entre tratamiento y tiempo, pero sí se encontraron diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F = 9.415$, $P < 0.001$), indicando que el AFT incrementó con el desarrollo de las plántulas, siendo el tratamiento RNT el que presentó la mayor expansión foliar, mientras que CAT tuvo la menor área foliar total.

9.7 Área foliar específica (AFE)

El AFE presentó variación en función del tiempo después del trasplante. Las plántulas del tratamiento CAT registraron los valores más bajos, con un promedio de $35.71 \pm 10.74 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, con un rango entre 10.45 y $45.60 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. En contraste, las plántulas del tratamiento P mostraron un incremento significativo desde el primer mes ($39.55 \pm 1.49 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) hasta el segundo mes ($73.4 \pm 15.54 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), mientras que las del tratamiento RNT aumentaron aproximadamente tres veces, pasando de $38.71 \pm 6.61 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ en el primer

mes a $128.78 \pm 131.71 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ en el tercer mes. (Fig. 27). De manera similar, las plántulas del sitio de referencia (RN) presentaron un promedio de $53.06 \pm 19.65 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, con rangos entre 33.52 y $92.05 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$.

El ANOVA mostró que no hubo diferencias significativas entre tratamientos ($P > 0.345$) ni interacción significativa entre tratamiento y tiempo ($F = 1.099$, $P > 0.373$), pero sí se observaron diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F = 5.371$, $P < 0.031$), indicando que el AFE incrementó con el desarrollo de las plántulas, especialmente en los tratamientos P y RNT, mientras que el crecimiento foliar fue más limitado en CAT, reflejando menor expansión foliar y menor potencial de captura de luz en este tratamiento.

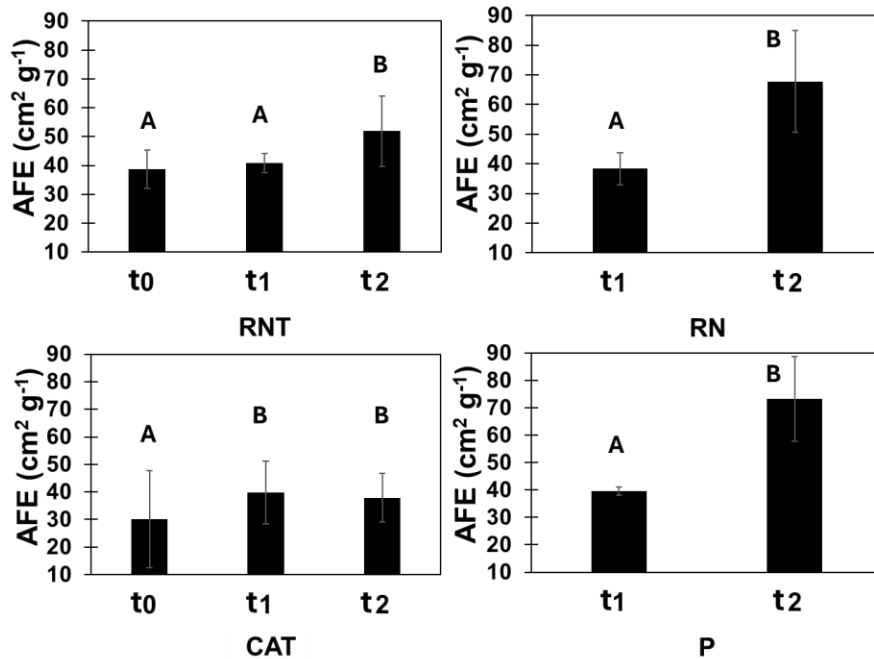


Figura 28. Área Foliar Específica (AFE) ($M_s \pm DS$). RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después.

9.8 Ángulos de inclinación de las hojas

El análisis estadístico indicó que no hubo diferencias significativas entre tratamientos ($F = 0.331$, $P > 0.803$), pero sí se encontraron diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F = 4.573$, $P < 0.004$), lo que sugiere que la inclinación de las hojas cambió durante el desarrollo de las plántulas, siendo el tratamiento CAT el que presentó la

mayor variación, mientras que P y RNT mostraron cambios más moderados, y el RN mantuvo un patrón natural de reducción de ángulo con el tiempo. Los ángulos de inclinación de las hojas mostraron variación a lo largo del tiempo después del trasplante. El tratamiento P presentó la inclinación más baja, con un promedio de $12.25^\circ \pm 10.67^\circ$, mientras que RNT tuvo la mayor apertura de sus hojas, con un promedio de $14.71^\circ \pm 11.09^\circ$. En el tratamiento CAT, el ángulo disminuyó de $11.8^\circ \pm 4.42^\circ$ al inicio a $7.15^\circ \pm 1.62^\circ$ después del primer mes, pero aumentó nuevamente en el segundo mes hasta $29.54^\circ \pm 14.95^\circ$; para el tercer mes, no se registró dato debido a la alta mortalidad. En el sitio de referencia (RN), las hojas presentaron un ángulo inicial más alto ($23.89^\circ \pm 13.14^\circ$) y redujeron su inclinación hasta $6.90^\circ \pm 4.92^\circ$ con el tiempo (Fig. 29).

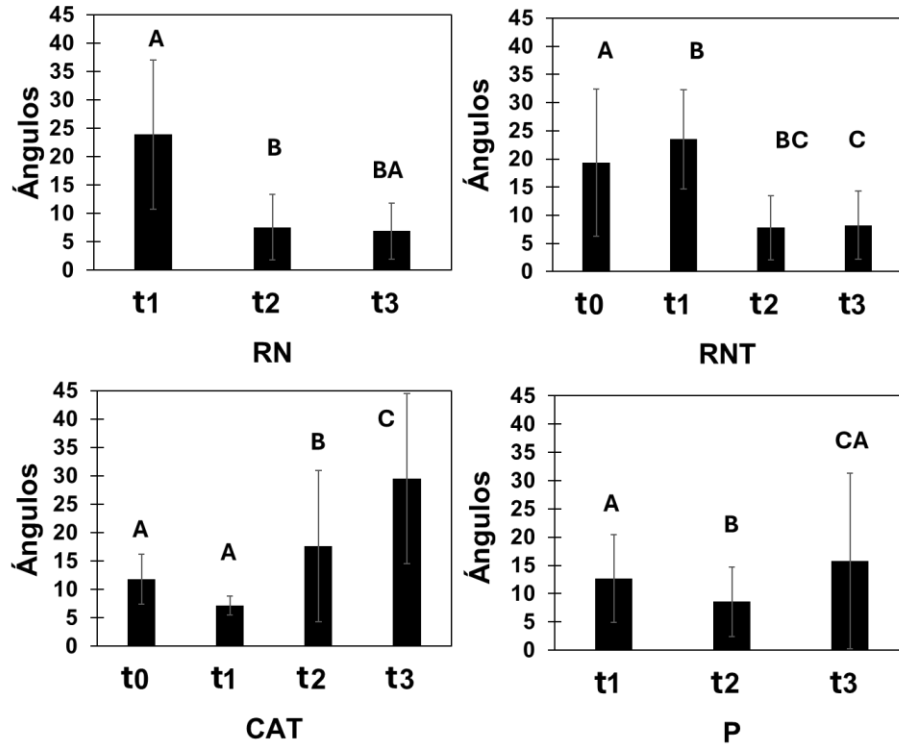


Figura 29. Ángulos de inclinación de las hojas ($M_s \pm DS$). RN: Regeneración natural control; RNT: trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: siembra directa de propágulo. *No hubo suficientes datos para realizar el análisis t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.

9.9 Potencial hídrico foliar

El potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) de las plántulas mostró variación tanto entre tratamientos como a lo largo del tiempo. El potencial hídrico máximo (Ψ_{max}) fue más

negativo en el tratamiento CAT (-6.09 MPa) en comparación con P (-5.25 MPa), RNT (-5.76 MPa) y el sitio de referencia (RN) (-5.64 MPa), indicando un mayor estrés hídrico inicial en CAT. En cuanto al potencial hídrico mínimo (Ψ_{\min}), CAT también presentó valores menos negativos (-4.22 MPa) respecto a P (-6.61 MPa), RNT (-5.88 MPa) y RN (-5.69 MPa) (Fig. 30). Al observar los distintos tiempos de medición, en CAT los valores más negativos de Ψ_{\max} y Ψ_{\min} correspondieron al momento inicial (tiempo 0) con -7.33 y -6.40 MPa, respectivamente, mientras que en el segundo mes se registraron los valores menos negativos (-3.44 y -3.83 MPa). En el tratamiento P, el primer mes mostró el valor más negativo de Ψ_{\min} (-6.43 MPa), mientras que en RNT y en el sitio de referencia (RN), los valores más negativos también se registraron durante el primer mes, y los menos negativos en el segundo mes, mostrando variabilidad en la respuesta hídrica dentro de los tratamientos.

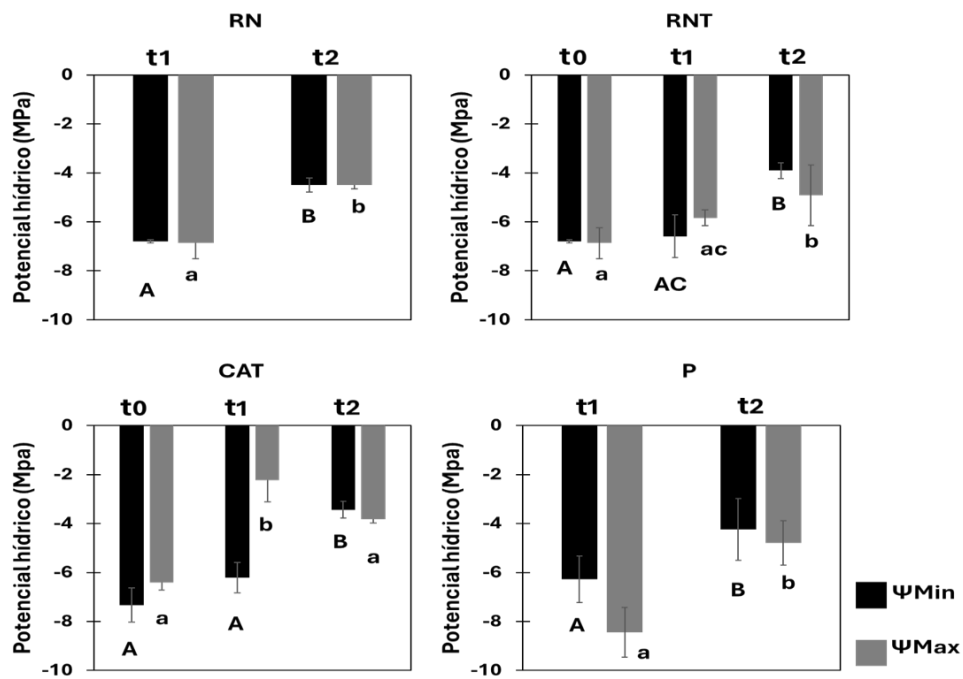


Figura 30. Potencial hídrico foliar. ($M_s \pm DS$ MPa) RN: Regeneración natural control; RNT: Trasplante de regeneración natural; CAT: Trasplante del centro de acopio; P: Siembra directa de propágulo. t: Tiempo: t0 antes del trasplante; t1, 1 mes después; t2, 3 meses después y t3, 5 meses después del trasplante.

El análisis estadístico indicó que el Ψ_{\min} presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F = 6.569$, $p < 0.002$) y entre tiempos ($F = 48.550$, $p < 0.001$), mientras que el Ψ_{\max} mostró diferencias significativas tanto entre tratamientos ($F = 7.349$, $p < 0.05$)

como entre tiempos de medición ($F = 62.702$, $p < 0.001$). El estrés hídrico máximo fue mayor en el tratamiento CAT, mientras que las plántulas de P, RNT y el sitio de referencia (RN) presentaron valores menos negativos y una recuperación más marcada hacia el segundo mes, lo que destaca la importancia del tiempo de establecimiento en la recuperación fisiológica posterior al trasplante.

10. Discusión

10.1 Microambiente

Las diferentes la técnica de reforestación influyeron significativamente en la supervivencia de las plántulas de *R. mangle*. El trasplante de plántulas provenientes de semilleros de regeneración natural (RNT) fue la técnica más exitosa, con la mayor supervivencia registrada en comparación con los tratamientos CAT y P. Las plántulas sometidas a trasplante directo de propágulos (P) y las de CAT mostraron menor supervivencia, con algunos individuos afectados por inundación o estrés hídrico. Además, se observaron diferencias fisiológicas entre plántulas de distintos tratamientos, reflejadas en variables como F_v/F_m , Q_m y Ψ , donde RNT presentó valores más cercanos a los del sitio de referencia (RN), indicando menor estrés fisiológico y mejor adaptación inicial al sitio de trasplante. Estos resultados coinciden con lo reportado por López-Hoffman *et al.* (2007), quienes encontraron que las plántulas de *R. mangle* provenientes de regeneración natural mostraron mayor supervivencia y crecimiento en sitios donde el microambiente y la edad de trasplante eran favorables. En conjunto, estos hallazgos sugieren que la edad de trasplante y las condiciones ambientales locales son factores determinantes para la supervivencia y adaptación inicial de las plántulas, y que los trasplantes de RNT reproducen de manera más efectiva las condiciones naturales observadas en sitios de referencia.

Cabe destacar que el trasplante se realizó durante la temporada de lluvias. No obstante, la precipitación se retrasó, registrando las primeras lluvias a finales de agosto, lo que redujo la disponibilidad de agua y, por ende, tal como se observó una disminución del potencial hídrico del suelo en los centros de dispersión (CD), con valores de hasta -13.36

MPa (Fig. 20). Una vez iniciadas las lluvias, los valores se observó que el potencial hídrico del suelo aumento a -3.88 MPa en CD y -4.06 MPa en RN.

En sitios conservados en la PY, se han registrado potenciales hídricos del suelo de -0.30 ± 0.2 MPa y salinidades de 40 UPS (Cisneros-de la Cruz *et al.* 2022). Además, García-Hernández *et al.* (2005) señalaron que la salinidad del agua intersticial aumenta durante la sequía y disminuye rápidamente con las lluvias, patrón que se replicó en este estudio (Fig. 19). Estas fluctuaciones influyen directamente en la producción de hojarasca, hipocótilos y el crecimiento de las plántulas de *R. mangle* (Rivera-Monroy *et al.* 2015).

Valores negativos menores de -4 MPa son indicativos de un estrés hídrico y contrastan fuertemente con lo reportado en sitios conservados, donde se han registrado potenciales hídricos del suelo de aproximadamente -3.07 MPa en zonas con inundación regular (Clough *et al.* 1997) y hasta -4 MPa en planicies lodosas con alta salinidad (López-Portillo y Ezcurra, 1989).

En la temporada de secas se registró el valor mayor de temperatura, sobrepasando los 35 °C, mientras que, en lluvias la temperatura disminuyó a 25 °C. Osland *et al.* (2021) señalan que temperaturas mayores a 35 °C pueden dañar el aparato fotosintético y afectar la capacidad fotosintética y la eficiencia en el uso de agua en las plántulas de manglar. Por otra parte, la incidencia de radiación fotosintéticamente activa (PAR) varió a lo largo del estudio, con un promedio máximo de $1,296.59 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ durante la fase de secas (julio). El nivel de PAR registrado es consistente con lo reportado en otros estudios sobre manglares tropicales, donde la radiación puede oscilar entre 1,000 y 1,500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en condiciones de cielo despejado (Krauss *et al.* 2008; Smith y Snedaker, 1995). La intensidad de la luz es un factor clave para la fotosíntesis, ya que proporciona la energía necesaria para la fijación de carbono. Sin embargo, niveles excesivos de PAR pueden provocar fotoinhibición, afectando el fotosistema II y reduciendo la eficiencia fotosintética de las plantas (Deming-Adams y Adams, 1992; Maxwell y Johnson, 2000).

Para enfrentar estos niveles elevados de radiación, las plántulas de *Rhizophora mangle* activan mecanismos de foto protección, como el cierre parcial de estomas para evitar el sobrecalentamiento, el ajuste del ángulo foliar, y la disipación del exceso de

energía luminosa a través del ciclo de las xantofilas, evitando así el daño al fotosistema II (Ball, 2002; Lichtenthaler *et al.* 2007). Además, pueden modular su tasa fotosintética en función de la disponibilidad de agua y nutrientes, manteniendo un balance entre captación de luz y prevención del estrés oxidativo. La capacidad de las plantas para regular su fisiología frente a la variabilidad lumínica y térmica es esencial para su supervivencia en ambientes estuarinos con condiciones hidrológicas (Ball, 2002).

Otra variable importante, que si bien no se midió durante este estudio resulta de gran importancia, fue el hidroperiodo. Una vez que iniciaron las lluvias, hubo un periodo de inundación con niveles que superaban la altura total de las plántulas del CAT. Durante este periodo se observó mortandad de plántulas, particularmente las de CAT, las cuales su altura (15 – 25 cm) no era suficiente para permitir el intercambio de gases en comparación con las de RNT. Lo anterior concuerda con los hallazgos de Mangora *et al.* (2014), quienes reportaron que la inmersión prolongada en agua salina disminuye significativamente la tasa fotosintética y la supervivencia en plántulas de manglar. Según los autores, las plántulas enfrentan dificultades adicionales cuando se exponen a condiciones extremas como la inundación, lo que no les permite adaptarse rápidamente. Salas- Rabaza *et al.* (2024) y Striker (2012) indican que el exceso de inundación limita el intercambio gaseoso, impide el cierre estomático y reduce la fotosíntesis hasta el punto de provocar la muerte de la plántula.

10.2 Estrategias de reforestación y supervivencia

En este estudio se evaluaron tres técnicas de reforestación de *R. mangle*: (1) trasplante de plántulas de regeneración natural (RNT), (2) trasplante desde un centro de acopio temporal (CAT), y (3) siembra directa de propágulos (P); todas implementadas durante la temporada de lluvias (julio a octubre), cuando las condiciones de humedad y nivel freático son más favorables para el establecimiento.

Los resultados mostraron que el tratamiento RNT alcanzó la mayor tasa de supervivencia. Esta mayor supervivencia puede explicarse por el origen local de las plántulas, que ya habían sido seleccionadas naturalmente en condiciones similares de salinidad (28–30 UPS) e inundación, mostrando mayor tolerancia al estrés abiótico. Este

hallazgo coincide con lo reportado por Twilley *et al.* (2000), quienes observaron que plántulas de regeneración natural presentan una mayor aptitud adaptativa cuando se trasplantan a sitios vecinos con condiciones ambientales similares.

En comparación, las plántulas del tratamiento CAT mostraron la tasa de supervivencia más baja (49%). Estas plántulas, aunque germinadas *in situ*, pasaron un tiempo en condiciones semi-controladas, y al ser trasplantadas, enfrentaron un entorno con mayor salinidad (hasta 52.3 UPS en septiembre) y fluctuaciones en la altura de inundación (de 0 a 17 cm), generando un estrés osmótico y de disponibilidad hídrica, además de que la alta inundación por las primeras lluvias provocó que las plántulas se ahogaran. Como han señalado Ellison (2000) y Ball (2002), este tipo de estrés post-trasplante afecta la estabilidad del sistema radical y limita la absorción de agua, impactando negativamente la supervivencia. De hecho, en este estudio se observó un Ψ mín promedio de -3.2 Mpa con valores mayores a -4 en las plántulas CAT, valor que indica un estado hídrico crítico (Flexas *et al.* 2004).

A nivel fisiológico, estas condiciones también se asociaron con valores más bajos de fluorescencia máxima (Fv/Fm) en CAT, con promedios entre 0.59 – 0.64, frente a valores mayores en RNT y P (0.68 – 0.72), lo cual sugiere una reducción en la eficiencia fotosintética del PSII por estrés ambiental. Este patrón es coherente con lo reportado por Krause y Weis (1991) y Parida y Jha (2010), quienes relacionan valores de Fv/Fm menores a 0.65 con estrés salino en especies halófitas como los mangles.

Por otro lado, la siembra directa de propágulos (P) presentó una tasa intermedia de supervivencia (66%), pero mostró un patrón interesante: aunque el crecimiento inicial fue más lento (AFE promedio de 115 cm² g⁻¹ en los primeros 60 días), las plántulas desarrolladas a partir de propágulos mostraron una capacidad progresiva de aclimatación, con incremento en AFE, en Ψ menos negativo (de -3.1 MPa a -2.4 MPa) y valores más estables de Fv/Fm al final del experimento. Esto sugiere que el uso de las reservas internas del propágulo permite sostener el metabolismo durante los primeros meses, confiriendo una ventaja fisiológica en el establecimiento (Reyes y Tovilla, 2002; Cisneros-de la Cruz *et al.* 2022b).

Además, la siembra directa ofrece beneficios logísticos y económicos. De acuerdo con Elster (2000) y Lewis (2005), este método es particularmente útil en zonas de difícil acceso o con alta pluviosidad, como es el caso de la Ciénega de Progreso durante los meses de agosto a octubre. Esta ventana climática favorece el establecimiento de propágulos al garantizar humedad en el sustrato y condiciones de salinidad entre 27–30 UPS.

En conjunto, nuestros datos confirman que la regeneración natural trasplantada (RNT) presenta las mejores tasas de supervivencia en condiciones intermedias de salinidad y pulso de inundación, seguida por la siembra directa de propágulos, que, aunque más lenta en crecimiento inicial, muestra una respuesta a las condiciones ambientales del sitio. En contraste, el trasplante desde centros de acopio (CAT), sin selección adaptativa como en las plántulas de RNT, presenta las mayores tasas de estrés y mortalidad.

10.3 Indicadores morfo-fisiológicos

Los indicadores fisiológicos son fundamentales para evaluar el éxito de la reforestación -y finalmente la restauración ecológica, ya que reflejan la capacidad de las plántulas para ajustarse a las condiciones del sitio. En este sentido, la eficiencia fotosintética máxima (F_v/F_m) y la presión de excitación fotosintética (Q_m) fueron variables clave para comprender la respuesta del aparato fotosintético durante el trasplante (Schreiber, 1997; Naidoo *et al.* 2002; Salazar *et al.* 2016).

Todas las plántulas presentaron valores promedio de F_v/F_m por debajo de 0.8 (0.63 ± 0.13), lo cual indica un nivel moderado de estrés, ya que valores cercanos a 0.83 son considerados aceptables en condiciones no estresantes (Bjorkman y Demmig, 1987; Krause y Weis, 1991). Valores reducidos reflejan el impacto del estrés ambiental, como alta salinidad, déficit hídrico e inundación prolongada, lo que afecta el funcionamiento del fotosistema II. En estudios previos se reportaron valores de F_v/F_m entre 0.60 y 0.72 para *R. mangle* presente en sitios con salinidad elevada (> 50 UPS) y bajo potencial hídrico (< -2.5 MPa) en el Caribe mexicano (Suárez-Abelenda *et al.* 2014; Barbosa y Medina, 2018), lo que coincide con los valores obtenidos en este trabajo. En condiciones controladas, plántulas de *A. germinans* mostraron F_v/F_m entre 0.78 y 0.81 en baja salinidad (15 UPS), y de hasta 0.65 bajo salinidad de 45 UPS (Reef y Lovelock, 2015). Lo anterior confirma

que el estrés salino induce una disfunción del fotosistema II, especialmente en salinidades >35 UPS y potenciales hídricos menores a -2.0 MPa (Ball, 1988; Parida y Jha, 2010; Krauss y Ball, 2013).

Durante el monitoreo, se detectaron diferencias significativas entre los tiempos t1 (seco) y t3 (temporada de lluvias), atribuibles al cambio estacional. En general, se observó un incremento en la eficiencia fotosintética, lo cual sugiere una recuperación parcial del fotosistema II debido a la mejora en la disponibilidad de agua y la reducción del estrés osmótico y salino (Ball, 2002).

Las plántulas de P mostraron un incremento progresivo en la eficiencia fotosintética, pasando de 0.51 ± 0.25 en t1 a 0.71 ± 0.20 en t3, lo que sugiere un proceso de aclimatación más lento pero exitoso. De acuerdo con Schubert (2015) y Cisneros-de la Cruz (2019), quienes reportaron los propágulos presentan una mayor capacidad de ajuste ecofisiológico que las plántulas de vivero, atribuida a una ventaja adaptativa derivada de su origen genético y de haber germinado directamente en condiciones ambientales variables. Desde un enfoque ecofisiológico, el uso de propágulos en la restauración de manglares no solo constituye una técnica de bajo costo y amplia disponibilidad, sino que también ofrece ventajas funcionales asociadas al origen local del germoplasma y a la capacidad de ajuste temprano frente a condiciones hidrológicas y microtopográficas del sitio (Lewis y Brown, 2014). Diferentes estudios han demostrado que los propágulos de *Rhizophora mangle* inician su establecimiento con reservas internas que sostienen el crecimiento inicial y permiten tolerar estrés por salinidad, hipoxia e inundación durante las primeras semanas, etapa crítica en la que suele comprometerse la supervivencia de plántulas de vivero (Clarke y Allaway, 1993; McKee, 1995; Krauss *et al.* 2008). Esta capacidad fisiológica inicial se reconoce como un factor clave para el éxito de la restauración, especialmente en sitios degradados donde existen umbrales ambientales que limitan la implantación de plántulas no aclimatadas (Balke *et al.* 2011).

Estudios recientes refuerzan esta ventaja fisiológica. Por ejemplo, Castañeda-Moya *et al.* (2020) encontraron que plántulas germinadas de propágulos de *R. mangle* mantenían Fv/Fm estables (~ 0.75) bajo condiciones de salinidad de 40 UPS resultados similares a los obtenidos en este trabajo, mientras que plántulas de vivero en condiciones similares

mostraban valores de hasta 0.60. Así mismo, estos propágulos presentan tejidos especializados, como aerénquima y un mayor grosor cortical, que les permiten tolerar la anoxia asociada a suelos inundados (Rabinowitz, 1978; Feller, 1996).

La presión de excitación fotosintética (Q_m) es un parámetro que indica el grado de reducción de los centros de reacción del fotosistema II. Valores altos en una escala de 0 a 1 de Q_m reflejan una mayor proporción de centros de reacción cerrados, lo que puede ser indicativo de estrés lumínico o de otros factores que limitan la capacidad fotosintética. El valor de Q_m fue más alto 0.73 (indicando mayor estrés fotosintético) en las plántulas de CAT, mientras que en P y RNT los valores fueron más estables (0.1 - 0.2), reflejando una mejor adaptación al sitio. Aunque algunos estudios como el de Naidoo *et al.* (2002) reportaron que la salinidad puede reducir la eficiencia del transporte de electrones en plántulas de manglar, en este estudio las diferencias en Q_m parecen estar más asociadas a la combinación de un potencial hídrico más negativo y un desarrollo estructural limitado en las plántulas de CAT, condiciones que en conjunto restringen la captación de agua y aumentan el desbalance fotoquímico (Krause y Weis, 1991; Flexas *et al.* 2004).

Otro indicador ecofisiológico clave en este estudio fue el potencial hídrico foliar (Ψ_f), que representa la capacidad de las plántulas para mantener el equilibrio hídrico frente a condiciones de estrés, como la alta salinidad o la baja disponibilidad de agua en el suelo (Cisneros-de la Cruz *et al.* 2022a). Durante los primeros meses de la temporada de lluvias, las plántulas en los tratamientos de CAT y P registraron valores de Ψ_{min} más negativos, alcanzando -6.431 MPa, lo que indica un mayor esfuerzo fisiológico para conservar agua, posiblemente asociado a suelos aún salinos tras la estación seca. Hacia el final de la temporada de lluvias, los valores se estabilizaron alrededor de -4.2 MPa, lo cual sugiere una mejora en las condiciones del suelo (mayor disponibilidad de agua dulce) y una adaptación progresiva de las plántulas.

Krauss *et al.* (2008) reportan que *R. mangle* puede mantener valores de Ψ_{min} entre -1.0 y -2.3 MPa bajo condiciones de salinidad que oscilan entre 15 y 35 UPS, lo que indica que los valores observados en este estudio se encuentran fuera del rango de tolerancia fisiológica para esta especie. Valores más negativos dentro de ese rango suelen estar asociados a estrés hídrico leve a moderado, dependiendo de la interacción entre la

salinidad, la humedad del sustrato y la capacidad de las plantas para mantener el flujo de agua desde el suelo hacia las hojas.

El incremento significativo del Área Foliar Específica (AFE) a lo largo del tiempo, particularmente en los tratamientos P y RNT, concuerda con lo reportado para plántulas leñosas y de manglar durante las etapas tempranas de establecimiento, donde el aumento del AFE refleja una estrategia morfológica de aclimatación orientada a maximizar la captura de luz bajo condiciones ambientales limitantes (Poorter *et al.* 2009; Lambers *et al.* 2008). En manglares, valores elevados de AFE se asocian con hojas más delgadas y mayor eficiencia en el uso de recursos, mientras que valores bajos, como los observados consistentemente en el tratamiento CAT.

Las plántulas del tratamiento CAT presentaron los valores más bajos de AFE, lo que sugiere hojas más gruesas y con mayor densidad estructural. Esta característica es común en ambientes con mayor salinidad o estrés hídrico, donde una menor superficie foliar por unidad de biomasa ayuda a reducir la pérdida de agua por transpiración (Ball, 2002; Krauss *et al.* 2008). Por el contrario, en el tratamiento RNT, el AFE aumentó significativamente hacia el final del monitoreo, alcanzando los valores mayores ($128.78 \pm 131.71 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$); lo anterior se interpreta como una estrategia de ajuste en ambientes menos restrictivos, donde las plántulas pueden desarrollar hojas más delgadas y amplias para mejorar la captura de luz sin comprometer la eficiencia hídrica.

En cuanto al Área Foliar Total (AFT), las diferencias observadas entre tratamientos reflejan contrastes claros en la cantidad total de superficie fotosintética desarrollada por las plántulas. Los mayores valores de AFT registrados en los tratamientos RNT y P hacia el final del estudio indican una mayor inversión en superficie fotosintética total, lo que sugiere una mayor capacidad de asimilación de carbono durante la fase de establecimiento. En plantas leñosas y manglares, una mayor área foliar total se ha asociado con un balance de carbono más favorable, mayor crecimiento y mayor probabilidad de supervivencia durante etapas tempranas, particularmente bajo condiciones ambientales fluctuantes (Ball, 2002; Lovelock *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2012). Asimismo, un AFT elevado implica un mayor número y/o tamaño de hojas funcionales, lo que incrementa la resiliencia de las plántulas frente a la pérdida parcial de

tejido foliar causada por estrés salino, inundación, herbivoría o daño físico (Kitajima y Poorter, 2010). En contraste, plántulas con bajo AFT presentan una capacidad limitada para sostener la asimilación total de carbono, lo que puede incrementar su vulnerabilidad y riesgo de mortalidad durante el establecimiento (Lambers *et al.* 2008; Reef y Lovelock, 2015).

tipo de respuestas se conocen como aclimatación morfológica, es decir, cambios graduales en la estructura foliar conforme las plantas enfrentan y responden a su entorno (Schubert, 2015 Este). No se trata de un ajuste inmediato, sino de una reconfiguración funcional que ocurre a lo largo de semanas o meses y que implica compromisos claros entre pérdida de agua y ganancia de carbono (Lovelock *et al.* 2006; Schubert, 2015). En conjunto, estos resultados muestran que, aunque los tratamientos no difirieron estadísticamente, sí existen tendencias funcionales definidas en la forma en que las plántulas ajustan su estructura foliar: hojas más pequeñas o en menor número reducen la superficie transpirante, mientras que un mayor AFT refleja la producción de hojas más grandes y/o numerosas, lo que incrementa la superficie fotosintética total y favorece el establecimiento bajo condiciones ambientales menos restrictivas.

10.4 Edad de trasplante o siembra

La edad y el tamaño de las plántulas al momento del trasplante son factores clave que determinan el éxito en los proyectos de restauración de manglares (Krauss *et al.* 2008) En estudios previos de Castañeda-Moya *et al.* (2020), se ha encontrado que las plántulas jóvenes suelen experimentar menos estrés durante el trasplante debido a su capacidad de adaptación más rápida al nuevo entorno. Elster (2000) indicó que plántulas menores a los seis meses tienen mayor capacidad de aclimatación en ambientes recién establecidos, lo que favorece su supervivencia. Sin embargo, en este estudio se observó un patrón contrastante, ya que las plántulas más jóvenes del tratamiento CAT presentaron una mayor mortalidad en comparación con las plántulas de mayor tamaño y edad del tratamiento RNT.

Las plántulas trasplantadas de regeneración natural (RNT), con una edad estimada entre 6 y 12 meses, presentaron la mayor tasa de supervivencia (80%), siendo más exitosas porque tienen más hojas y un sistema radicular más desarrollado. Ya adaptadas al entorno

local, poseen ventajas ecológicas frente al estrés post-trasplante. Este resultado concuerda con los planteamientos de Elster (2000) y Lewis (2005), quienes subrayan que la adaptabilidad temprana es crítica para el establecimiento exitoso, especialmente en ecosistemas con alta variabilidad hidrológica como los manglares.

Por otro lado, las plántulas provenientes de centros de acopio (CAT), con edades de 3 a 4 meses, registraron una tasa de supervivencia significativamente menor (20%). Esta diferencia indica que, por su menor edad de desarrollo, las plántulas del CAT fueron más vulnerables al estrés ambiental, posiblemente por un sistema radicular aún inmaduro, menor número de hojas y menor aclimatación al régimen de salinidad (hasta 33 UPS) e inundación en el sitio de reforestación. Estos hallazgos coinciden con lo reportado por McKee, 1995 y Reyes y Tovilla. (2002), quienes advierten que el trasplante a edades demasiado tempranas, sin un desarrollo estructural suficiente, puede aumentar la mortalidad, particularmente en condiciones adversas. Un factor importante que se debe de considerar para obtener éxito en su establecimiento es la temporada en la que se va a sembrar o trasplantar, es recomendable de hacerlo a principios de lluvias, para tener mejor condición hídrica tanto en el suelo como en la planta.

En contraste, la siembra directa de propágulos (P) mostró una tasa de supervivencia intermedia (66%), comparable a la de las plántulas RNT. A pesar de que el crecimiento inicial fue más lento, los propágulos lograron aclimatarse al sitio con mayor estabilidad hídrica, especialmente durante la temporada de lluvias (Septiembre–octubre), cuando las condiciones de humedad del suelo favorecieron su establecimiento. Este resultado es consistente con lo encontrado por Reyes y Tovilla (2002) y Elster (2000), quienes señalan que la siembra directa es una técnica viable y de bajo costo, particularmente útil cuando se aprovecha la estacionalidad favorable. Aunado a esto, la gran disponibilidad de propágulos y la facilidad para su siembra, permite que a pesar de tener una menor supervivencia pueda ser compensada con la una siembra de mayor cantidad de propágulos para compensarla. Tal como ocurre en condiciones naturales de regeneración natural.

La temporada de siembra fue un factor decisivo en este estudio. Todas las estrategias se implementaron al inicio de la temporada de lluvias, sin embargo, las lluvias se atrasaron desfavoreciendo a la plántula ya que no había suficiente agua (Ψ suelo -13.36)

y presentaba una mayor salinidad (52.3 UPS), finalmente al iniciar las lluvias, ofreció mejores condiciones como Ψ del suelo en -3 y salinidad de 27–30 UPS, facilitando el establecimiento. Diversos autores, como Duke *et al.* (1998) y Balke *et al.* (2011), han documentado que la siembra o trasplante en época seca suele estar asociada a tasas más bajas de supervivencia, debido al déficit hídrico y mayor concentración salina en el suelo.

Adicionalmente, los cuidados post-trasplante también influyeron significativamente en el desempeño de las plántulas. En el caso de CAT, la mayor mortalidad no se debió únicamente a la falta de seguimiento riguroso, sino principalmente a la interacción de factores ambientales como la variabilidad del régimen hídrico, la exposición a altos niveles de salinidad y la presión de herbívoros, que incrementaron el estrés fisiológico y limitaron la capacidad de adaptación. En contraste, las plántulas de RNT, al establecerse en condiciones más estables y similares a su ambiente original, mostraron una mayor supervivencia. Esto coincide con lo planteado por Tovilla *et al.* (2002), quienes destacan la importancia del control del régimen hídrico, la protección frente a herbívoros y el monitoreo inicial como factores clave en el éxito de la reforestación.

11. Conclusión

Este estudio demostró que las condiciones ambientales y la técnica de reforestación determinan de manera significativa la supervivencia y el desempeño ecofisiológico de *Rhizophora mangle* en la ciénega de Progreso. El tratamiento de regeneración natural trasplantada (RNT), presentó la mayor supervivencia y un desempeño fisiológico más favorable, confirmando la relevancia de la edad de las plántulas y del origen local para el éxito en la restauración. La siembra directa de propágulos (P) mostró una supervivencia intermedia y un proceso de aclimatación más lento, pero exitoso, lo que respalda su viabilidad como técnica de bajo costo y fácil implementación, sobre todo cuando se aprovechan condiciones ambientales favorables, como la temporada de lluvias. En contraste, el trasplante de plántulas de centros de acopio temporal (CAT) resultó la técnica menos efectiva, con la menor supervivencia y altos niveles de estrés hídrico y fotoquímico, asociados principalmente a un sistema radicular inmaduro y a condiciones restrictivas del microambiente.

Los indicadores fisiológicos (F_v/F_m , Q_m y Ψ) y morfológicos (AFE y AFT) se confirmaron como herramientas útiles para evaluar el establecimiento y el éxito de las técnicas de reforestación, ya que reflejan de manera sensible la capacidad de las plántulas para aclimatarse al estrés salino e hídrico. De forma complementaria, este trabajo respalda la importancia de seleccionar cuidadosamente la edad óptima de trasplante (entre 5 y 8 meses) y de aprovechar la temporada lluviosa para aumentar la probabilidad de éxito.

En conjunto, los hallazgos de este estudio aportan evidencia clave para el diseño y selección de técnicas de restauración de manglares, destacando la necesidad de considerar el microambiente (salinidad, hidroperiodo, temperatura y radiación), la edad de trasplante y el estado de desarrollo de las plántulas. Estos resultados contribuyen a fortalecer las estrategias comunitarias de restauración e incrementan el conocimiento necesario para mejorar la resiliencia de los manglares frente a escenarios de cambio climático.

12. Recomendaciones.

- **Priorizar la regeneración natural:** Siempre que las condiciones lo permitan, debe considerarse como primera opción, dado que requiere menor intervención y ha mostrado mayor éxito en el establecimiento de plántulas.
- **Seleccionar el material de origen:** El origen de las plántulas es determinante; aquellas provenientes de regeneración natural local presentan mayor aclimatación y supervivencia. Futuras acciones deben contemplar el uso de material vegetal adaptado a condiciones similares al sitio de restauración.
- **Incorporar la variabilidad climática en la planificación:** La restauración debe considerar escenarios de sequías, retrasos en lluvias o inundaciones prolongadas. Ajustar las fechas de plantación a las temporadas de mayor disponibilidad de agua puede incrementar la supervivencia.
- **Usar indicadores fisiológicos como herramientas de monitoreo:** Parámetros como F_v/F_m , Q_m y Ψ_{\min} deben integrarse en protocolos de evaluación, pues

ofrecen información temprana sobre el estrés y la aclimatación de las plántulas, facilitando decisiones adaptativas de manejo.

- **Evaluar el uso de propágulos en sitios de alta salinidad o inundación:**

Aunque presentan un crecimiento inicial lento, sus reservas internas favorecen el establecimiento en condiciones adversas. La siembra directa de propágulos puede ser una técnica viable y de bajo costo.

- **Considerar el hidropериodo como variable clave:**

Antes de plantar, es necesario analizar la relación entre la altura de las plántulas y los niveles de inundación esperados. Esto permitirá reducir la mortalidad asociada a anegamientos prolongados.

- **Fortalecer el monitoreo a largo plazo:**

Los programas de restauración deben contemplar seguimiento de variables fisiológicas y ambientales por varios años. Esto permitirá identificar tendencias, evaluar resiliencia y ajustar las estrategias de manejo.

13. Referencias

- Allen, J. A. 2002. *Rhizophora mangle* L. USDA Forest Service.
- Alongi, D. M. 2002. Present state and future of the world's mangrove forests. *Environmental Conservation*, 29(3), 331–349.
- Alongi, D. M. 2008. Mangrove forests: Resilience, protection, and management. Springer. Volume 76, Issue 1, Pages 1-13, ISSN 0272-7714, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.024>.
- Alongi, D. M. 2015. The Impact of Climate Change on Mangrove Forests: Sea-level rise, altered precipitation regimes and increasing temperature. *Current Climate Change Reports*, 1(1), 30-39. <https://doi.org/10.1007/s40641-015-0002>
- Amish-McGill. 2022. Rethinking Mangrove Restoration: Planting or Natural Recovery. PLAN VIVO. For nature, climate and communities. Consultado el 15 de agosto de 2024: <https://www.planvivo.org/blog/rethinking-mangrove-restoration-planting-or-natural-recovery>
- Baker, N. R. 2008. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59(1), 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Balke, T., Bouma, T. J., Horstman, E. M., Webb, E. L., Erftemeijer, P. L., y Herman, P. M. 2011. Windows of opportunity: thresholds to mangrove seedling establishment on tidal flats. *Marine Ecology Progress Series*, 440, 1-9.
- Ball, M. C., y Pidsley, S. M. 1995. *Growth Responses to Salinity in Relation to Distribution of Two Mangrove Species, Sonneratia alba and Rhizophora mangle*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22(2), 285-291
- Ball, M. C. 1988. Ecophysiology of mangroves. *Trees*, 2, 129–142. <https://doi.org/10.1007/BF00196018>

Ball, M. C. 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: Implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees*, 16(2), 126-139.

Ball, M. C., y Pidsley, S. M. 2002. Establishment of mangrove seedlings in relation to salinity. *Functional Plant Biology*, 29(1), 1-10.

Ball, M. C., Cochrane, M. J., y Rawson, H. M. 2002. Growth and water use of the mangroves *Rhizophora apiculata* and *R. stylosa* in response to salinity and humidity under ambient and elevated concentrations of atmospheric CO₂. *Plant, Cell & Environment*, 25(8), 937-955.

Balke, T., Bouma, T. J., Horstman, E. M., Webb, E. L., Erfemeijer, P. L., & Herman, P. M. J. 2011. Windows of opportunity: Thresholds to mangrove seedling establishment on tidal flats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1710), 3265–3273. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2335>

Barboza, F., y Medina, E. 2018. Dimensiones foliares y fotosíntesis de *Rhizophora mangle* en áreas estuarinas bajo condiciones hidrológicas contrastantes. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, 52(2), 145–155. Recuperado de <https://produccioncientificaluz.org/index.php/boletin/article/view/43175>

Barnuevo, A. y Asaeda, T. 2018. Integrating the ecophysiology and biochemical stress indicators into the paradigm of mangrove ecology and a rehabilitation blueprint. *PLoS ONE* 13(8): e0202227. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202227>

Basáñez-Muñoz, A. D. J., Serrano-Solís, A., Cuervo-López, L., y Cárdenas-del Ángel, S. I. 2016. Ensayos de reforestación con plantas de mangle en la reserva ecológica del Complejo Termoeléctrico “presidente Adolfo López Mateos”, Tuxpan, Veracruz. *Polibotánica*, (42), 91-101.

Björkman, O., y Demmig, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489–504. <https://doi.org/10.1007/BF00402983>

Bjorkman, O., Demmig, B., y Andrews, T. J. 1988. Mangrove photosynthesis: response to high-irradiance stress. *Functional Plant Biology*, 15(2), 43-61.

Bosire, J. O., Dahdouh-Guebas, F., Walton, M., Crona, B. I., Lewis, R. R., Field, C., y Koedam, N. 2008. Functionality of restored mangroves: A review. *Aquatic Botany*, 89(2), 251–259.

Castañeda-Moya, E., Twilley, R. R., Rivera-Monroy, V. H., López-Portillo, J., y Coronado-Molina, C. 2020. Physiological performance of *Rhizophora mangle* propagules and nursery seedlings under contrasting salinity regimes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 234, 106550. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106550>

Cabrera-Cano, E. F., y Sánchez-Vázquez, A. M. 2000. *Burseraceae de la Península de Yucatán: (taxonomía, florística y etnobotánica)*. Fascículo 16, Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán. ISBN: 968-6160-93-0 / 970-698-000-8.

Ceacero, C. J., Díaz-Hernández, J. L., del Campo, A. D., y Navarro-Cerrillo, R. M. 2012. Evaluación temprana de técnicas de restauración forestal mediante fluorescencia de la clorofila y diagnóstico de vitalidad de brinzales de encina (*Quercus ilex* sub. *ballota*). *Bosque (Valdivia)*, 33(2), 191-202.

Chargoy, M. A. R., y Hernández, C. T. 2002. Restauración de áreas alteradas de manglar con *Rhizophora mangle* en la Costa de Chiapas. *Madera y Bosques*, 8, 103-114.

Cisneros- de la Cruz D.J. 2019. Variabilidad genética, anatómica y fisiológica de *Rhizophora mangle* L. en la península de Yucatán. Tesis Doctorado, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Mérida, Yucatán, México. <https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1003/1627>

Cisneros-de la Cruz D.J., Yáñez-Espinosa L., Reyes-García C., Us-Santamaria R. y Andrade J.L. 2022a. Hydraulic architecture of seedlings and adults of *Rhizophora mangle* L. in fringe and scrub mangrove. *Botanical Sciences* 100: 370-382. <https://doi.org/10.17129/botsci.2906>

Cisneros-de la Cruz, D. J., Herrera Silveira, J. A., y Teutli-Hernández, C. 2022b. Manglares, resolviendo el misterio. (Centro de Investigación Científica de Yucatán)., 14, 149-155.

Clarke, P. J., y Allaway, W. G. 1993. The regeneration niche of mangroves: Physiological constraints on mangrove seedling establishment. *Australian Journal of Ecology*, 18(4), 307–315. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00463.x>

Clough, B. F., Sim, R. G., y McGuinness, K. A. 1997. Factors Contributing to Dwarfing in the Mangrove *Avicennia marina*. *Annals of Botany*, 79(4), 401–410. [PMC](#)

Cooke, S. J., & Suski, C. D. 2008. *Ecological restoration and physiology: An overdue integration*. **BioScience**, 58(10), 957–968. DOI:10.1641/B581009 [OUP Academic](#)

Comin, F.A., Menendez, M., y Herrera J.A. 2004. Spatial and temporal scales for monitoring coastal aquatic ecosystems, *Aquatic conservation*, 14, S5, S18.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2020. *Extensión y distribución de manglares*. Sistema de Monitoreo de Manglares de México. Recuperado de <https://www.biodiversidad.gob.mx/monitoreo/smmm/extensionDist>

Danielsen, F., Sørensen, M. K., Olwig, M. F., Selvam, V., Parish, F., Burgess, N. D., y Quarto, A. 2005. The Asian tsunami: A protective role for coastal vegetation. *Science*, 310(5748), 643.

Demmig-Adams, B., y Adams, W. I. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress.

Dittmann, S., Mosley, L., Stangoulis, J., Nguyen, V. L., Beaumont, K., Dang, T., Guan, H., Gutierrez-Jurado, K., Lam-Gordillo, O., y McGrath, A. 2022. Effects of extreme salinity stress on a temperate mangrove ecosystem. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 859283. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.859283>

Duke, N. C., y Bunt, J. S. 1979. *The Pollination of Mangroves*. *The Botanical Journal of the Linnean Society*, 70(2), 137-154.

Duke, N. C., Ball, M. C., y Ellison, J. C. 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7(1), 27–47. <https://doi.org/10.2307/2997695>

Duke, N. C. 2006. Australia's mangroves: The authoritative guide to Australia's mangrove plants. University of Queensland / MER. ISBN: 0646461966.

Edmond, J. B., Senn, T. L., Andrews, F. S., & Halfacre, R. G. (1976). *Fundamentals of horticulture* (3rd ed.). McGraw-Hill.

Ellison, A. M. 2000. Mangrove restoration: Do we know enough? *Restoration Ecology*, 8(3), 219-229.

Elster, C. 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 131(1–3), 201–214. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00214-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00214-0)

Febles-Patrón, J. L., Novelo López, J., y Batllori Sampedro, E. 2009. Pruebas de reforestación de mangle en una ciénaga costera semiárida de Yucatán, México. *Madera y bosques*, 15(3), 65-86.

Field, C. D. 1999. Rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Marine pollution bulletin*, 37(8-12), 383-392.

Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., y Sharkey, T. D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6(3), 269–279. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820867>

Friess, D. A., Yando, E. S., Abuchahla, G. M. O., Adams, J. B., Cannicci, S., Canty, S. W. J., Cavanaugh, K. C., Connolly, R. M., Cormier, N., Dahdouh-Guebas, F., Diele, K., Feller, I. C., Fratini, S., Jennerjahn, T. C., Lee, S. Y., Ogurcak, D. E., Ouyang, X., Rogers, K., Rowntree, J. K. y Sharma, S. Wee, A. K. S. 2020. Mangroves give cause for conservation optimism, for now. *Current biology:CB*, 30(4), R153–R154. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.12.054>

González-Rodríguez, E. 2011. *Evaluación ecofisiológica de plántulas de manglar bajo condiciones de estrés hídrico*. *Revista de Biología Tropical*, 59(4), 1753–1762.

Guidi, L., Lo Piccolo, E., y Landi, M. 2019. Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C3 or C4 species?. *Frontiers in plant science*, 10, 174.

Ha, H. T., Duarte, C. M., Tri, N. H., Terrados, J., y Borum, J. 2003. Growth and population dynamics during early stages of the mangrove *Kandelia candel* in Halong Bay, North Viet Nam. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58(3), 435–444. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00109-4](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00109-4)

Herrera-Silveira, J., Teutli, C., Gómez Ruiz, P., y Comín, F. A. 2020. Restauración ecológica de manglares de México. *Gobernanza y Manejo de las Costas y Mares ante la Incertidumbre, Una Guía para Tomadores de Decisiones*, 649-674.

Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática (INEGI). 1995. *Anuario Estadístico de Yucatán*. 390 p.

Kitajima, K., y Poorter, L. 2010. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling survival of tropical tree species. *New Phytologist*, 186(3), 708–721. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03212.x>

Krause, G. H., y Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42(1), 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>

Krauss, K. W., & Allen, J. A. 2003. *Influences of salinity and light on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence of two mangrove species, Rhizophora mangle and Bruguiera gymnorrhiza*. *Trees*, 17, 140–147. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0217-y>

Krauss, K. W., Doyle, T. W., Twilley, R. R., Smith, T. J., Whelan, K. R. T., y Sullivan, J. K. 2006. Woody debris in the mangrove forests of south Florida. *Biotropica*, 38(2), 140–146. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00116>.

Krauss, K. W., Lovelock, C. E., McKee, K. L., López-Hoffman, L., Ewe, S. M. L., y Sousa, W. P. 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany*, 89(2), 105–127. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.014>

Krauss, K. W. y Ball, M. C. 2013. On the halophytic nature of mangroves. *Trees*, 27, 7–11. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0767-7>

Lambers, H., Chapin III, F. S., y Pons, T. L. 2008. *Plant physiological ecology* (2nd ed.). Springer.

Leal, M. y Spalding, M. D. 2022 The State of the World's Mangroves 2022. Global Mangrove Alliance.

Lewis, R. R. 2005. Ecological engineering for successful management and restoration of mangrove forests. *Ecological Engineering*, 24(4), 403–418.

Lewis, R. R., y Brown, B. 2014. Ecological mangrove rehabilitation: A field manual for practitioners. Mangrove Action Project.

Lichtenthaler, H. K., Buschmann, C., y Knapp, M. 2007. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio Rf_d of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica*, 43(3), 379–393. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0062-6>

Lopez-Hoffman, L., Anten, N. P., Martinez-Ramos, M., y Ackerly, D. D. 2007. Salinity and light interactively affect neotropical mangrove seedlings at the leaf and whole plant levels. *Oecologia*, 150, 545-556.

López-Portillo, J., y Ezcurra, E. 1989. Los manglares como bioindicadores. *Tópicos de agenda para la sostenibilidad de costas y mares mexicanos*, 74.

López-Portillo, J., Lewis III, R. R., Saenger, P., Rovai, A., Koedam, N., Dahdouh-Guebas, F., y Rivera-Monroy, V. H. 2017. Mangrove forest restoration and rehabilitation.

In *Mangrove ecosystems: a global biogeographic perspective: structure, function, and services* (pp. 301-345). Cham: Springer International Publishing.

Lovelock, C. E., Feller, I. C., McKee, K. L., Thompson, R., y Ashton, E. C. 2004. Variation in mangrove forest structure and growth in relation to nutrients and salinity. *Ecology*, 85(2), 477–490. <https://doi.org/10.1890/02-0425>

Lovelock, C. E., Feller, I. C., Ellis, J., Schwarz, A. M., Hancock, N., y Nichols, P. 2006. *Mangrove growth in New Zealand estuaries: The role of nutrient enrichment at sites with contrasting rates of sedimentation*. *Oecologia*, 147(3), 389–399. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0280-7>

Lugo, A. E., y Snedaker, S. C. 1974. The ecology of mangroves. *Annual review of ecology and systematics*, 39-64.

Mainhart, D. E. 2024. Enhancing seedling traits to reduce transplant shock in forest restoration: A review of mechanisms, practices, and outcomes. *Forests*, 15(9), 1607. <https://doi.org/10.3390/f15091607>

Mangora, M. M., Erfemeijer, P. L. A., y Semesi, A. K. 2014. Effects of salinity and flooding on the growth and survival of mangrove seedlings in Tanzania. *Hydrobiologia*, 732(1), 39–52. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1859-5>

Mansora, M. M., Mtolera, M. P., y Björk, M. 2014. Photosynthetic responses to submergence in mangrove seedlings. *Marine and Freshwater Research*, 65(6), 497–504. <https://doi.org/10.1071/MF13167>

Maxwell, K., y Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

Martin, D.M.2017. Ecological restoration should be redefined for the twenty first century. *Restoration Ecology*, 25(5), 668-673

McKee, K. L. 1995. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: Effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia*, 101(4), 448–460. <https://doi.org/10.1007/BF00329423>

Moreno, S. G., Vela, H. P., y Alvarez, M. O. S. 2008. La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, 27(4), 119-129.

Naidoo, G., Tuffers, A. V., y von Willert, D. J. 2002. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. *Trees*, 16, 140-146.

Osland, M. J., Feher, L. C. y Anderson, G. H. 2021. Mangrove expansion and salinity changes. *Journal of Ecology*, 109(3), 1245-1259.

Osland, M. J., Feher, L. C., Griffith, K. T., Coldren, G. A., Brown, C. E., y Török, M. 2022. Mangrove restoration for climate adaptation and coastal protection. *Current Biology*, 32(24), R1515–R1529. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.10.011>

Parida, A. K., y Jha, B. 2010. Salt tolerance mechanisms in mangroves: A review. *Trees*, 24(2), 199–217. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0417-x>

Pascoalini, S. S., Tognella, M. M. P., Falqueto, A. R., y Soares, M. L. G. 2022. Photosynthetic efficiency of young *Rhizophora mangle* L. in a mangrove in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 82(1), e245118. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.245118>

Pereira-Silva, B., Saballo, H. M., Moreira -Lobo, A., y Costa- Lima N., M. 2022. The plasticity of the photosynthetic apparatus and antioxidant responses are critical for the dispersion of *Rhizophora mangle* along a salinity gradient. *Aquatic Botany*, 185, Article 103609. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103609>

Pino, I. 2016. Uso de la fluorescencia de clorofila para evaluar el estrés en plántulas de manglar. *Ciencias Marinas*, 42(3), 211-224.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., y Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>

Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., y Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>

Rabinowitz, D. 1978. Early growth of mangrove seedlings in Panama, and a hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography*, 5(2), 113–133. <https://doi.org/10.2307/3038120>

Rabinowitz, D. 1982. *Propagule size and predispersal damage by insects affect establishment and early growth of mangrove seedlings. Oecologia*, 53(3), 347–351.

Reef, R., y Lovelock, C. E. 2015. Regulation of water balance in mangroves. *Annals of Botany*, 115(3), 385–395. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu174>

Reyes, E., y Tovilla, C. 2002. The influence of hydrological regimes on the regeneration of mangrove forests in the coastal zone of Chiapas, Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 10(3), 223–231. <https://doi.org/10.1023/A:1020116627718>

Reol, E. M. 2003. Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas*, 12(1).

Salas-Rabaza, V., Sánchez-Núñez, D. A., y López-Portillo, J. 2024. Flooding stress responses in mangrove seedlings: Implications for restoration under climate change. *Wetlands Ecology and Management*, 32(2), 145–160. <https://doi.org/10.1007/s11273-023-09915-2>

Salazar, L., F. J. García, A. R. Rodríguez, y M. A. González. 2016. Photosynthetic efficiency and stress tolerance in mangrove restoration efforts. *Environmental Management*, 50(3), 443-455. <https://doi.org/10.1007/s00267-016-0706-2>

Schubert, A. 2015a. Physiological responses of mangrove species to environmental stress. *Journal of Tropical Ecology*, 31(2), 233-245. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000043>

Schubert, B. A. 2015b. *Morphological acclimation in plants: Responses to environmental variability and resource limitation*. *Plant Ecology*, 216(5), 637–649. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0468-y>

Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. 2012. *NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis*. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

Schreiber, U. 1997. *Photosynthesis: A Comprehensive Treatise*. Springer.

Secretaría de Desarrollo Sustentable del Gobierno del Estado de Yucatán. 2017. *Programa de manejo del área natural protegida denominada Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán*. Gobierno del Estado de Yucatán. <https://sds.yucatan.gob.mx>

Smith, S. M., y Snedaker, S. C. 1995. Developmental responses of established red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) seedlings to relative levels of photosynthetically active and ultraviolet B radiation. *Florida Scientist*, 58(1), 55–66.

Solarte, M. E., Moreno, L., y Melgarejo, L. M. 2010. VI. Fotosíntesis y pigmentos vegetales. *Experimentos en fisiología vegetal*. Colombia: Universidad Nacional de Colombia. p, 107-122.

Striker, G. G. 2012. Flooding stress on plants: Anatomical, morphological and physiological responses. *Botany*, 90(9), 697–709. <https://doi.org/10.1139/b2012-049>

Su, J., Friess, D. A., y Gasparatos, A. 2021. A meta-analysis of the ecological and economic outcomes of mangrove restoration. *Nature Communications*, 12, 5050. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25349-1>

Suárez-Abelenda, M., Pérez-Ceballos, R., Herrera-Silveira, J., y Caamal-Maldonado, A. 2014. Ecophysiological responses of *Rhizophora mangle* seedlings to extreme salinity in Yucatán, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 142, 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.03.004>

Systat Software Inc. 2017. *SigmaPlot 14.5* [Software]. <https://www.systatsoftware.com/sigmaplot>Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. 2015. *Plant physiology and development* (6th ed.). Sinauer Associates.

Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. 2021. *Fundamentos de Fisiología Vegetal-6*. Artmed Editora.

Teutli-Hernández, C., y Herrera-Silveira, J. A. 2016. Capítulo 20: Estrategias de restauración de manglares de México: el caso Yucatán. *Ceccon, E. y Martínez-Garza (coords.), Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas*, 459-484.

Teutli Hernández, C., Herrera-Silveira, J. A., Cisneros-de la Cruz, D. J., y Roman-Cuesta, R. M. 2020. Guía para la restauración ecológica de manglares: lecciones aprendidas. CIFOR

Teutli-Hernández, C., Herrera-Silveira, J. A., Cisneros-de la Cruz, D. J., Arceo-Carranza, D., Canul-Cabrera, A., Robles-Toral, P. y Comín, F. 2021. Manual para la restauración ecológica de manglares del Sistema Arrecifal Mesoamericano y el Gran Caribe. *Proyecto Manejo integrado de la cuenca al arrecife de la ecorregión del Arrecife Mesoamericano-MAR2R, UNEP-Convención de Cartagena, Mesoamerican Reef Fund*.

Tomlinson, P. 2016. La botánica de los manglares segunda edición. En *La botánica de los manglares* (p. I). Cambridge: Prensa de la Universidad de Cambridge. DOI: 10.1017/CBO9781139946575

Tovilla, C., Infante, R., y Romero-Berny, E. 2004. Supervivencia y crecimiento en vivero de plántulas de *Rhizophora mangle* L. bajo diferentes condiciones de salinidad. *Ciencias Marinas*, 30(2), 333–342. <https://doi.org/10.7773/cm.v30i2.186>

Twilley, R.R., Gottfried, R.R., Rivera-Monroy, V.H., Wanqiao, Z., Montaña-Armijos, M. y Bodero, A. 1998. An approach and preliminary model of integrating ecological and economic constraints of environmental quality in the Guayas River estuary, Ecuador. *Environmental Science y Policy* 1, 271–288

Valverde, J. C., Arias-Aguilar, D., Montero-Zeledón, E., y Gutiérrez-Fallas, D. 2021. Fluorescencia, reflectancia y respuesta fisiológica al estrés hídrico en plántulas de *Gmelina arborea* Roxb. *Uniciencia*, 35(1), 320-334.

Valliere, J. M., Ruscalleda Alvarez, J., Cross, A. T., Lewandrowski, W., Riviera, F., Stevens, J. C., y Veneklaas, E. J. 2022. Restoration ecophysiology: an ecophysiological approach to improve restoration strategies and outcomes in severely disturbed landscapes. *Restoration Ecology*, 30, e13571.

van Bijsterveldt, C. E. J., Debrot, A. O., Bouma, T. J., Maulana, M. B., y Pribadi, R. 2022. *When can Planting Facilitate Mangrove Restoration? Frontiers in Environmental Science*, 9, Article 690011. DOI: 10.3389/fenvs.2021.690011

Velázquez-Salazar S, Rodríguez-Zúñiga MT, Alcántara-Maya JA, Villeda-Chávez E, Valderrama-Landeros L y Troche-Souza. 2021. Manglares de México. Actualización y análisis de los datos 2020. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México CDMX

Zhou, X.-X., Cai, L.-L., Fu, M.-P., Hong, L.-W., Shen, Y.-J., y Li, Q.-Q. 2016. *Progress in the studies of vivipary in mangrove plants. Chinese Journal of Plant Ecology*, 40(12), 1328-1343. DOI: 10.17521/cjpe.2016.0087

