



El Colegio de la Frontera Sur

Estructura y dinámica del Sistema de Humedales en El Castaño, Mapastepec, Chiapas

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctorado en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable
Con orientación en Ciencias de la Sustentabilidad

Por

Matilde Rincón Pérez

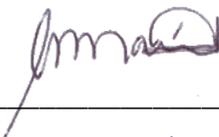
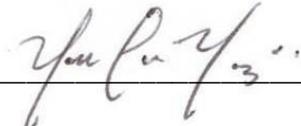
2020



El Colegio de la Frontera Sur

Tapachula, Chiapas a 05 de agosto de 2020.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de **Matilde Rincón Pérez** hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: **Estructura y dinámica del Sistema de Humedales en El Castaño, Mapastepec, Chiapas**, para obtener el grado de **Doctora en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable**

Nombre	Firma
Directora Dra. Dulce María Infante Mata	
Asesor a Dra. Patricia Moreno-Casasola	
Asesora Dra. María Elizabeth Hernández Alarcón	
Asesor Dr. Everardo Barba Macías	
Sinodal Adicional Dr. Neptalí Ramírez Marcial	
Sinodal Adicional Dra. Vera Camacho Valdez	
Sinodal Adicional Dra. Lislíe Solís Montero	
Sinodal Suplente Dr. Cristian Tovilla Hernández	

Dedicatoria

¿Por qué nadie se dedica y agradece a sí mismo? Tal vez es un poco egocéntrico, sin embargo no estaría mal de vez en cuando dedicar y agradecer públicamente a uno mismo. Así que aunque suene raro, me agradezco a mí, a todo el esfuerzo por no dejarme vencer, por caerme y levantarme, por obligar a las palabras a tener sentido y sonar a mis oídos.

A esa fuerza interior que nos impulsa y nos guía día con día.

Por supuesto al final reconozco que todo trabajo es un logro de equipo, y muchos participan sin saber, así que dedico a todos, a la familia, los amigos, compañeros y los desconocidos humanos o no, que sin querer dieron vida a este proyecto por casi seis años.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ecología y Desarrollo Sustentable de ECOSUR - Tapachula por la formación académica y por el apoyo institucional durante mi proceso de formación del doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de manutención con número 239913 que me permitió realizar el doctorado. Al FONCICYT-Newton Funds por el financiamiento en México con el proyecto no. 276246.

A la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, por facilitar la logística de las salidas de campo con personal y transporte. A la comunidad de El Castaño, que nunca me dejaron sola.

A la Dra. Dulce Infante por su paciencia, confianza, apoyo incondicional, por no dejar de motivarme y sobre todo por no perder la fe en mí. A los integrantes de mi comité tutorial las doctoras Patricia Moreno-Casasola y María Elizabeth Hernández por aceptarme como su estudiante, haber confiado en mí y darle la dirección a mi trabajo con los comentarios durante el proceso. Al Dr. Everardo Barba, por el apoyo incondicional.

A Biol. Rubén García Alfaro por el acompañamiento al trabajo de campo e identificar las plantas. Al Lic. José Higinio López por la paciencia y disposición para apoyarme a entender el funcionamiento del SIG.

A mi familia, mi Pa', Teodo, mi Ma', Leovita, mi hermana, Pati, mi hermano, Alonso y mis queridos sobrinos Diego y Titi, por la paciencia y por el apoyo a mis locuras. A todos aquellos familiares, amigos y compañeros que esperan con alegría el día que les diga que ya me titulé!

Tabla de contenido

Resumen.....	1
Capítulo I.....	2
Introducción.....	2
Objetivo general	5
Objetivos específicos	6
Hipótesis	6
Literatura citada	8
Capítulo II.....	13
Patrones de distribución y estructura de la vegetación en el gradiente de humedales costeros El Castaño, Chiapas, México	13
Capítulo III.....	41
Productividad y almacenes de carbono en el Sistema de Humedales El Castaño, en la Reserva de Biosfera La Encrucijada.....	41
Capítulo IV	90
Discusión, conclusiones y recomendaciones.....	90
Literatura citada	97

Resumen

Las características de los humedales costeros derivan de las interacciones hidrogeomorfológicas entre el continente y el océano, que producen un gradiente ambiental y resulta en diferentes humedales y procesos funcionales. Este estudio generó información sobre el Sistema de Humedales El Castaño (SHC), en la costa de Chiapas, de la vegetación, el hidropereodo, los factores ambientales y la funcionalidad (el flujo y el almacenamiento de carbono). Se establecieron 11 unidades de muestreo (UM) permanentes por estratos definidos: cinco en el manglar, dos en las selvas inundables, dos en el tular y dos en los pastizales inundables. De mayo de 2016 a octubre de 2017 se caracterizó la vegetación y se muestreó mensualmente los niveles de inundación y parámetros fisicoquímicos del agua (superficial, intersticial y subterránea): salinidad, conductividad y pH. En el suelo se monitoreo la densidad aparente, el porcentaje de humedad y el potencial redox. En las UM del manglar y la selva inundable se instalaron trampas de hojarasca y en el tular se cosechó mensualmente de octubre de 2016 a septiembre de 2017, la hojarasca y biomasa aérea respectivamente. Para conocer el carbono total, en tres parcelas de las UM de los cuatro humedales, se determinó el almacén de carbono aéreo y subterráneo. Se encontró que la vegetación en el SHC sigue los patrones de organización de los humedales costeros tropicales; se presentan los manglares, las selvas inundables y humedales herbáceos (tular y pastizal inundable), esta distribución es definida por la salinidad, y el gradiente está en función de las entradas de agua marina, la escorrentía de agua dulce y la lluvia. La productividad, flujo y almacenamiento de carbono es similar en los humedales arbóreos y herbáceos, por lo que pueden tener la misma capacidad de almacenamiento. Esta información apoyará las decisiones de manejo del área natural La Encrucijada.

Palabras clave: Carbono azul, conectividad, gradiente ambiental, RAMSAR 815, Turbera tropical

Capítulo I

Introducción

Los humedales son ecosistemas definidos por tres atributos: el agua, el suelo hidromórfico y la vegetación hidrófita (Mitsch y Gosselink 2007). La forma en que estos atributos interactúan con la geomorfología y el clima va a resultar en distintos tipos de humedales que van a diferir en el grado de humedad o nivel de inundación (Wheeler et al. 2002) y los procesos funcionales que presentan, por ejemplo la captura de carbono, el mantenimiento de los ciclos biogeoquímicos, el mantenimiento de la diversidad, la productividad, la transformación de nutrientes (Keddy 2004; Acreman y Holden 2013). De estos procesos funcionales se derivan lo que conocemos como servicios ecosistémicos, que se definen como los beneficios que los ecosistemas proporcionan al ser humano (de Groot et al. 2012).

Se reconoce que los humedales proporcionan diferentes servicios ecosistémicos, sin embargo no todos son conocidos y valorados como por ejemplo la purificación del agua y la protección contra tormentas (Nyman 2011). Sin embargo, otros como el almacenamiento de carbono, se promueven los estudios y valoración tanto económica y social, por la relevancia que tiene para la mitigación de los efectos del cambio climático (Brinson 2011, Howard et al. 2018).

Los humedales contribuyen en la mitigación del cambio climático al capturar y almacenar importantes cantidades de carbono (Chmura 2013). Históricamente se estima se ha perdido hasta el 67% de humedales como los manglares, aunque se desconocen cifras reales y la pérdida de otros humedales como las selvas inundables y herbáceos de agua dulce (Pendleton et al. 2012). En el caso de México se estima 62.1% de humedales perdidos o degradados (Landgrave y Moreno-Casasola, 2012). Actualmente se destruyen entre 340,000 y 980,000 hectáreas de humedales anualmente en todo el mundo (Murray et al. 2011), liberando el carbono almacenado a la atmósfera. Ante este escenario valorar económicamente los almacenes de carbono

es una oportunidad para obtener recursos económicos para la conservación y restauración de estos ambientes (Costanza et al. 2014; Howard et al. 2018).

En este contexto es relevante generar estudios acerca del funcionamiento de los humedales, sobre todo en aquellas zonas en donde no han sido descritos, como es el caso de humedales en áreas naturales protegidas y sitios RAMSAR, tanto continentales y costeros, considerados clave para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos de los que depende el bienestar de muchas poblaciones con cierto grado de marginación. Es importante la información que permita tomar decisiones a los administradores o autoridades para el manejo adecuado. Para lograrlo se necesitan conocer las características estructurales y de funcionalidad, empezando por generar datos de la relación entre sus atributos (hidrología, suelo hidromórfico y vegetación hidrófita). Una de las variaciones más evidentes en los humedales es su estructura vegetal, sin embargo otros factores como el hidroperiodo también son distintivos (Elmore et al. 2003; Infante-Mata et al. 2011) y definen el tipo de vegetación (Mitsch y Gosselink 2007). El hidroperiodo es una de las características principales de los humedales para la permanencia, establecimiento, regeneración, sucesión y procesos funcionales (Flores-Verdugo et al. 2007; Koh et al. 2009). El hidroperiodo o régimen hidrológico del humedal es el patrón estacional del nivel del agua, resultado del balance entre las entradas y salidas de agua, la geomorfología y el suelo, donde los procesos biogeoquímicos se rigen por los procesos de óxido-reducción (redox) influenciados por el tiempo de permanencia de la inundación dentro del sistema (Mitsch y Gosselink 2007; Vepraskas y Faulkner 2001).

Para los humedales costeros, que se distribuyen de manera paralela a la línea de costa en Chiapas, las características también están en función de las interacciones hidrogeomorfológicas entre el continente, el océano y los flujos de agua marina, que producen el gradiente de salinidad junto con el agua dulce de los escurrimientos superficiales y subterráneos que bajan de las cuencas y la precipitación. Ello resulta en diferentes comunidades vegetales (e.g. manglares, marismas, popales, tulares, selvas y palmares inundables) cuya distribución está condicionada por las variaciones en el

gradiente de salinidad del agua intersticial y por el hidroperiodo, que a su vez está determinado por las variaciones topográficas, resultando en diferentes características estructurales como la composición y diversidad de especies de plantas; también determina procesos funcionales como el secuestro y almacenamiento de carbono, productividad primaria y en general el balance de energía (Contreras-Espinosa y Warner 2004; Flores Verdugo et al. 2007; Moreno-Casasola y Warner. 2009; Infante-Mata et al. 2011; Barendregt y Swarth 2013).

En estos ambientes costeros las presiones humanas que actúan sobre ellos se magnifican, no solo son alterados por las actividades que se efectúan en ellos, sino también por las que se desarrollan en áreas lejanas ya que se trata de ecosistemas terminales en las cuencas hidrográficas (De la Lanza et al. 1996).

Los humedales son considerados como uno de los ecosistemas más productivos (MEA 2005) y en particular los humedales costeros juegan un papel importante y complejo en el ciclo del carbono global (Pant et al. 2003; Keddy 2004). Contribuyendo a la regulación de gases de efecto invernadero a través del secuestro de carbono, pues gran cantidad de este elemento es almacenado en forma de biomasa en las plantas y en el suelo (Warner et al. 2005; Engle 2011; Infante-Mata et al. 2012). Sin embargo, en el suelo también pueden ser fuente de carbono y metano a la atmósfera si se altera el flujo de carbono como resultado de disturbios naturales y antrópicos en los humedales, lo cual tiene un impacto potencial en el cambio climático a nivel local y regional (Bridgham et al. 2006).

El cambio de uso de suelo causado por el crecimiento poblacional, el avance de la frontera agropecuaria y la urbanización, modifican los atributos de la estructura, la composición y la diversidad; y también los procesos funcionales como la infiltración y el almacenamiento de agua, la sedimentación, el ciclo de los nutrientes, la producción y el almacenamiento de carbono (Bergh et al. 2001).

Existen pocos los trabajos que analizan la funcionalidad de los humedales costeros en México. La mayoría de ellos son descripciones a nivel florístico (Miranda 1958; Orozco

y Lot 1976; Rzedowski 1978; Lot y Novelo 1990; Lot et al. 2013). La productividad ha sido estudiada por Zaldívar et al. (2002), Agraz et al. (2011), Orihuela et al. (2004), López-Medellín y Ezcurra (2012) entre otros, para los manglares; y en las selvas inundables, en Veracruz, por Infante-Mata et al. (2012). Sobre el almacenamiento de carbono, se han publicado los trabajos de Moreno-Cáliz et al. (2002) en manglares en Tabasco, Moreno-May et al. (2010) y Sánchez-Junco et al. (2011) en los manglares de Campeche entre otros; y en Veracruz, Hernández et al. (2014) comparan el carbono presente en suelo y el flujo de carbono en dos humedales arbóreos y herbáceos, y Marín-Muñiz et al. (2014) determinan el secuestro de carbono entre humedales de agua dulce. En Chiapas para la Reserva de la Biosfera La Encrucijada (REBIEN), Adame et al. (2015) en los humedales de manglar, selva inundable y tular, estimaron el carbono almacenado en el suelo y la biomasa vegetal.

En este contexto el estudio tiene como objetivo generar información sobre las características de los humedales costeros en El Castaño, Chiapas. Se analizará la estructura de la vegetación, el hidroperiodo y los factores ambientales particulares en cada uno de los humedales del área de estudio. Además, se aportarán elementos sobre la funcionalidad con la cuantificación del flujo de carbono (determinado a través de la productividad) y el almacenamiento de carbono orgánico. Las preguntas que guiaron esta investigación fueron dos: 1) ¿En el Sistema de Humedales El Castaño (SHC), la distribución de la vegetación es definida por el gradiente de la salinidad y la inundación?, y 2) ¿En SHC cuáles son las características de la vegetación y las variables ambientales que se relacionan con las diferencias en la productividad y almacenamiento de carbono?

Para responder estas preguntas se plantean los siguientes objetivos:

Objetivo general

Determinar en el SHC la relación del gradiente ambiental con la distribución de la vegetación y su efecto en la productividad y el almacenamiento de carbono.

Objetivos específicos

1. Determinar en el SHC el hidroperiodo (nivel y tiempo de inundación) y la variación espacial-temporal de los parámetros fisicoquímicos del agua superficial, intersticial y subterránea (pH, salinidad, conductividad) y del suelo (potencial redox, densidad aparente, humedad), y relacionarlos con las características de la estructura, composición y diversidad vegetal del manglar, selva inundable, tular y pastizal inundable, para identificar los factores que definen el gradiente que causa la zonación de la vegetación.
2. Cuantificar en el SHC la productividad aérea y el patrón temporal (la biomasa aérea para los humedales herbáceos y la hojarasca para los humedales arbóreos); y el carbono orgánico subterráneo almacenado (en el suelo y las raíces) de las comunidades vegetales que existen en el sistema de humedales y relacionarlo al gradiente.

Hipótesis

- Se espera un gradiente de mayor a menor salinidad e inundación a lo largo del sistema al aumentar la influencia de agua dulce, dando como resultado un cambio en la estructura, composición de las especies vegetales de mayor a menor tolerancia a la salinidad debido a ello la diversidad alfa aumentará del manglar al pastizal inundable, ya que son pocas las especies capaces de soportar las condiciones de salinidad e inundación elevadas; y la diversidad beta (recambio de especies) será mayor entre las comunidades vegetales con mayor diferencia de inundación y salinidad.
- Se espera encontrar una diferencia de productividad aérea entre las comunidades vegetales en el SHC. En relación a la productividad aérea habrá diferencias entre la comunidad herbácea (tular) y entre las comunidades arbóreas (manglar y selva inundable) relacionada con la diferencia en condiciones de salinidad e inundación.

- En relación al almacenamiento de carbono en suelo y raíces, se espera encontrar mayor cantidad de carbono en las comunidades de vegetación arbórea (manglar y selva inundable) y menor en la vegetación herbácea (tular y pastizal inundable), correspondiendo a un gradiente de mayor tiempo de inundación con mayor carbono almacenado, por lo que el manglar presentará los valores más altos y el pastizal inundable los valores menores de carbono subterráneo.

Literatura citada

- Acreman M, Holden J. 2013. How wetlands affects floods. *Wetlands* 33:773 -789.
- Adame MF, Santini NS, Tovilla C, Vázquez-Lule A., Castro L, Guevara M. 2015. Carbon stocks and soil sequestration rates of tropical riverine wetlands. *Biogeosciences*, 12, 3805–3818.
- Agraz HC, García-Zaragoza C, Iriarte-Vivar S, Flores-Verdugo F, Moreno Casasola P. 2011. Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management*. 19:273-293.
- Barendregt A, Swarth CW. 2013. Tidal Freshwater Wetlands: Variation and Changes. *Estuaries and Coasts*. 36:445–456.
- Bergh VD, Bartender JA, Gilbert A, van Herwijnen M, van Horsen P, Kandelaars P, Lorenz C. 2001. Spatial economic–hydroecological modelling and evaluation of land use impacts in the Vecht wetlands area. *Environmental Modeling and Assessment* 6: 87-100.
- Bridgham SD, Megonigal JP, Keller JK, Bliss BN, Trettin C. 2006. The carbon balance of North American wetlands. *Wetlands* 26, 889–916.
- Brinson M. 2011. Classification of wetlands. En: B.A LePage (Ed) *Wetlands—Integrating multidisciplinary concepts*. Springer, Dordrecht
- Chmura GL, Anisfeld SC, Cahoon DR, Lynch JC. 2003. Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global biogeochemical cycles* 17(4): 1-11.
- Costanza R, de Groot R, Sutton PC, Ploeg SV, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK. 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change-human and Policy Dimensions*. 26:152-158.

- Contreras-Espinosa F, Warner G. 2004. Ecosystem characteristics and management considerations for coastal wetlands in Mexico. *Hydrobiologia* 511: 233–245.
- de Groot R, Brander L, van der Ploeg S, Costanza R, Bernard F, Braat L, Christie M, Crossman N, Ghermandi A, Hein L, Hussain S, Kumar P, McVittie A, Portela R, Rodríguez LC, ten Brink P, van Beukering P. 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst. Serv.* 1: 50–61.
- De la Lanza EG, Sánchez S, Sorani V, Bojórquez T. 1996. Características geológicas hidrológicas y del manglar en la planicie costera de Nayarit, México. *Investigaciones Geográficas. Boletín* (32): 33-55.
- Elmore JA, Mustard J, Manning S. 2003. Regional patterns of plant community response to changes in water: owens Valley, California. *Ecological Applications*, 13(2):443–460.
- Engle VD. 2011. Estimating the provision of ecosystem services by Gulf of Mexico Coastal Wetlands. *Wetlands*. 31:179-193.
- Flores–Verdugo F, Moreno- Casasola P, Agraz MC, López H, Benítez D, Travieso C. 2007. La topografía y el hidroperiodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 80 (Supl.):33–47.
- Hernández MA, Marín-Muñiz JL, Moreno-Casasola P, Vázquez V. 2014. Comparing soil carbon pools and carbon gas fluxes in coastal forested wetlands and flooded grasslands in Veracruz, Mexico.
- Howard J, Hoyt S, Isensee K, Pidgeon E, Telszewski M. (Editores.). 2018. Coastal BlueCarbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidalsalt marshes, and seagrass meadows. Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature. Arlington, Virginia, USA.

- Infante-Mata MD, Moreno-Casasola P, Madero- Vega C, Castillo-Campo G, Warner G. 2011. Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetland of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest Ecology and Management* 262: 1514 -1531.
- Infante-Mata MD, Moreno-Casasola P, Madero-Vega C. 2012. Litterfall of tropical forested wetlands of Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*. 98: 1–11.
- Keddy PA. 2004. *Wetland ecology. Principles and conservation*. Cambridge University Press. Australia.
- Koh H, Ochs CA, Yu K. 2009. Hydrologic gradient and vegetations controls on CH₄ and CO₂ fluxes in a spring-fed forested wetland. *Hydrobiologia*. 630:271-286.
- Landgrave R, Moreno-Casasola P. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación Ambiental*, 4(1):19-35
- López-Medellín X, Ezcurra E. 2012. The productivity of mangroves in northwestern Mexico: a meta-analysis of current data. *Journal of Coastal Conservation*. 16(3):399-403.
- Lot A, Novelo A. 1990. Forested wetlands of Mexico. En: A. E. Lugo, M. M. Brinson y S. Brown. *Ecosystems of the World 15. Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam.
- Lot A, Medina R, Chiang F (Ed). 2013. *Plantas acuáticas mexicanas una contribución a la Flora de México*, Edition: 1a, Chapter: Juncaginaceae, Publisher: Universidad Nacional Autónoma de México. 207-2011.
- Marín-Muñiz JL, Hernández ME, Moreno-Casasola P. 2014. Comparing soil carbon sequestration in coastal freshwater wetlands with various geomorphic features and plant communities in Veracruz, Mexico. *Plant Soil*. 378:189–203.
- [MEA]. *Millennium Ecosystem Assessment*. 2005. *Ecosystems and human well-being*. Island Press, Washington, DC.

- Miranda F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In: Beltran E. (Editor). Los recursos Naturales del Sureste y su aprovechamiento Tomo II. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México.
- Mitsch WJ, Gosselink JG. 2007. Wetlands. John Wiley and Sons, New York.
- Moreno-Cáliz E, Guerrero PA, Gutiérrez CMC, Ortiz SCA, Palma LDJ. 2002. Los manglares de Tabasco, una reserva natural de carbono. *Madera y Bosques*, 1(8):115-128.
- Moreno-Casasola P, Warner B. (Eds). 2009. Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable no 1. RAMSAR, Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department. Xalapa, Ver. México. p.406
- Moreno-May GJ, Cerón-Bretón JG, Cerón-Bretón RM, Guerra- Santos JJ, Amador del Ángel LE, Endañú-Huerta E. 2010. Estimación del potencial de captura de carbono en suelos de manglar de isla del Carmen. *Unacar Tecnociencia* 4:23–39.
- Murray BC, Pendleton, Sifleet S. 2011. State of the Science on Coastal Blue Carbon: A Summary for Policy Makers. In: Nicholas Institute for Environmental Policy Solutions Report NIR 11-06, pp. 1–43.
- Nyman JA. 2011. Ecological functions of wetlands. En: LePage BE. (Ed). *Wetlands Integrating Multidisciplinary Concepts*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Orihuela BE, Tovilla C, Franciscus H, Álvarez T. 2004. Flujo de materia en un manglar de la costa de Chiapas, México. *Madera y Bosques*. 2:45-61.
- Orozco SA, Lot A. 1976. La vegetación de las zonas inundables del sureste de Veracruz. *Biotica* 1:1-44.
- Pant H, Rechcigl J, Adjei M. 2003. Carbon sequestration in wetlands: concept and estimation. *Food, Agriculture and Environment*. 1: 308-313.

- Pendleton L, Donato D, Murray BC, Crooks S, Jenkins WA, Sifleet S, Craft C, Fourqurean JW, Kauffman JB, Marba N, Megonigal P, Pidgeon E, Herr D, Gordon D, Baldera A. 2012. Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems. PLoS ONE. 7(9): e43542
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Edit. Limusa. México.
- Sánchez-Junco RC, Damián-Hernández DL, Cerón-Bretón RC, Cerón-Bretón JG, Guerra-Santos JJ, Rangel-Marrón M, Zavala-Loría JC. 2011. Determinación del carbono almacenado en suelo con asociación de mangle rojo en Nuevo Campechito, Campeche. Unacar Tecnociencia 5 (1): 1 – 7.
- Vepraskas MJ, Faulkner SP. 2001. Redox chemistry of hydric soils, En: Richardson JL, Vepraskas MJ. (Eds.), Wetland Soils. Genesis, hydrology, landscapes, and classification. Lewis Publishers, CRC Press, Boca Raton, p 85–106.
- Warner B, Aravena R, Moreno-Casasola P. 2005. Cambio climático y reciclaje de carbono en los humedales costeros. En: Moreno-Casasola, P., Peresbarsoba, R., Travieso-Bello, A. C. (eds.). Estrategias para el Manejo Costero Integral: El Enfoque Municipal. Instituto de Ecología, A. C., Gob. Estado de Veracruz-Llave, Xalapa, Ver. pp. 297-318.
- Wheeler BD, Money RP, Shaw SC, Perrow MR, Davy AJ. (Eds). 2002. Freshwater Wetlands. Perrow, M.R. and Davy, A.J., 2002. Handbook of Ecological Restoration. Vol. 2. Restoration in Practice. Cambridge University.
- Zaldívar A, Herrera-Silveira J, Coronado-Molina C, Alonzo-Parra D. 2004 Estructura y productividad de los manglares en la reserva de la biosfera Ría Celestún, Yucatán, México Madera y Bosques, 10:25-35.

Capítulo II

**Patrones de distribución y estructura de la vegetación en el gradiente de
humedales costeros El Castaño, Chiapas, México**

Publicado en la Revista de Biología Tropical

Forma de citar:

Rincón-Pérez M, Infante-Mata D, Moreno-Casasola P, Hernández-Alarcón ME, Barba-Macías E, García-Alfaro JR. 2020 Patrones de distribución y estructura de la vegetación en el gradiente de humedales costeros El Castaño, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 68(1): 242-259.

Patrones de distribución y estructura de la vegetación en el gradiente de humedales costeros El Castaño, Chiapas, México

Matilde Rincón-Pérez¹, Dulce Infante-Mata^{1,2*}, Patricia Moreno-Casasola², María Elizabeth Hernández Alarcón², Everardo Barba Macías³ & José Rubén García-Alfaro¹

1. Manejo Sustentable de Cuencas y Zonas Costeras. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Antiguo Aeropuerto km 2.5 s/n Tapachula, México; matilderinconperez@yahoo.com.mx, dulce.infante@gmail.com, jrgarcia@ecosur.mx
2. Red de Ecología Funcional, Red de Manejo Biotecnológico de Recursos. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México; patricia.moreno@inecol.mx, elizabeth.hernandez@inecol.mx
3. Manejo Sustentable de Cuencas y Zonas Costeras. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera a Reforma, km 15.5 s/n Ra. Guineo 2da Sección. C.P. 86280 Villahermosa, Tabasco, México; ebarba@ecosur.mx

* Correspondencia

Recibido 10-VI-2019. Corregido 06-XI-2019. Aceptado 27-II-2020.

ABSTRACT. Distribution patterns and vegetation structure in the coastal wetland gradient in the Castaño, Chiapas, Mexico. **Introduction:** The characteristics of coastal wetlands are the result of hydrogeomorphological interactions between the continent and the ocean, which cause an environmental gradient, hat results in different vegetation types such as mangroves, freshwater marshes, swamp forests and palm swamps. **Objective:** To characterize the hydroperiod and physicochemical variables of water and soil and their effect on the distribution of vegetation in the Sistema de Humedales El Castaño. **Methods:** A total of 11 permanent sampling units (UM) were established by defined strata: five in the mangrove, two in swamp forest, two in freshwater marshes and two in the flooded pasture. From May 2016 to October 2017 the vegetation was characterized and the water levels and physicochemical parameters (superficial, interstitial and groundwater) were sampled monthly for: salinity, and pH; and the soil for: bulk density, humidity percentage, and redox potential. **Results:** Mangroves are the closest to the sea, have the lowest diversity (H: 1.66) and species richness (14), they are dominated by *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle*, have the highest values of interstitial and groundwater salinity, (> 10.8 ups), remain flooded for 4 to 12 months per year, and have a redox potential of 14.57 mV. Immediately, inland, there are remnants of the swamp forests (H: 2.18 and 18 species), dominated by *Pachira aquatica*, with 5 ups interstitial and groundwater salinity, flooded from 0 to 6 months per year, with a redox potential of 119.07 mV. These forests are followed inland by freshwater marshes (H: 1.92 and 16 species), dominated by *Typha domingensis* with 6.1 ups interstitial and groundwater salinity, flooded for 5 to 8 months per year and a redox potential of 125.9 mV. Finally, furthest inland is the flooded pasture, a modified herbaceous wetland for cattle grazing (H: 3.44 and 50 species) dominated by *Paspalum conjugatum*, where interstitial and groundwater salinity is less than 0.5 ups, it stays flooded for 5 to 9 months and the redox potential is 151.23 mV. **Conclusions:** In each type of vegetation, the structure, composition, and diversity are different, with a high turnover of species that indicates a gradient defined by salinity. The vegetation in the SHC follows the patterns of typical organization of the tropical coastal wetlands, mangroves, swamp forests and herbaceous wetlands, in this case the freshwater marshes and flooded pastures. The factor that define the distribution of the vegetation is the salinity and the gradient that is observed are a function of the hydrological dynamics that depends on the mixing of marine and freshwater.

Key words: environmental gradients, hydrophytes, tropical peat, modified wetland, hydrology, diversity, connectivity.

Rincón-Pérez, M., Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P., Hernández Alarcón, M. E., Barba Macías, E., & García-Alfaro J. R. Patrones de distribución y estructura de la vegetación en el gradiente de humedales costeros El Castaño, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 68(1), 242-259.

Existen diferentes humedales definidos por la interacción del agua, el suelo hídrico y la vegetación hidrófita, que junto con la geomorfología y el clima resultan en distinta composición y estructura de la vegetación (Wheeler, Money, Shaw, Perrow, & Davy, 2002; Mitsch & Gosselink, 2007). El interés por entender su funcionamiento ha aumentado debido al reconocimiento de los servicios ecosistémicos que proveen y su papel clave en la mitigación y adaptación al cambio global (Costanza et al., 1997; MEA, 2005; de Groot et al., 2012). Sin embargo, el cambio climático y el cambio de uso de suelo están modificando sus características bióticas y abióticas, alterando procesos funcionales como el almacenamiento de agua, la productividad y el almacenamiento de carbono (Bergh et al., 2001).

La vegetación, es un componente de los humedales, y los patrones de la distribución de las especies que la componen están relacionadas con los factores ambientales como el tipo de suelo, la disponibilidad de nutrientes, el hidropereodo, la topografía que han sido estudiados por diversos autores (Zeilhofer & Schessl, 1999; Elmore, Mustard, & Manning, 2003; Crain, Silliman, Bertness, & Bertness 2004; King, Richardson, Urban, & Romanowicz, 2004; Givnish et al., 2008; Crase, Liedloff, Vesk, Burgman, & Wintle, 2013). En los humedales costeros, las características hidrogeomorfológicas definen las interacciones entre el ambiente terrestre y oceánico (de la Lanza Espino, Pérez, & Pérez, 2013) que condicionan las variaciones de los factores ambientales como la salinidad y la inundación, considerados los principales factores que determinan la composición, estructura y diversidad de la vegetación (Brinson, Bradshaw, & Jones, 1985; Carreño, Esteve, Martínez, Palazón, & Pardo, 2008; Anderson & Lockaby, 2011; Courtwright, & Findlay, 2011).

El hidropereodo del humedal es el patrón estacional del nivel del agua, resultado del balance entre las entradas y salidas de agua, la geomorfología y el suelo, donde los procesos biogeoquímicos, como la reducción del hierro, magnesio y bióxido de carbono, se rigen por las

reacciones de óxido-reducción (redox) influenciados por el tiempo de inundación (Mitsch & Gosselink, 2007; Vepraskas & Faulkner, 2001). La salinidad en los humedales costeros está determinada por el hidropereodo, las fluctuaciones de la marea, la salinidad del agua del mar, los cambios en el nivel del mar, los aportes de agua dulce de los ríos, la precipitación y el agua subterránea (Zedler & Callaway, 2001; Barendregt & Swarth, 2013).

La relación entre los humedales costeros se ha evaluado con base a la conectividad hidrológica (Zedler & Callaway, 2001; Davis, Childers, Lorenz, Wanless, & Hopkins, 2005). Poco se sabe sobre la conectividad estructural (vegetación), la mayoría de los estudios están referidos a un tipo de humedal (e.g. manglar, selva inundable) (Agraz-Hernández, García-Zaragoza, Iriarte-Vivar, Flores-Verdugo, & Moreno-Casasola, 2011; Infante-Mata, Moreno-Casasola, Madero-Vega, Castillo-Campos, & Warner, 2011; Moreno-Casasola et al., 2010) y reportan la diversidad alfa, con excepción de algunos trabajos que estiman la diversidad beta para conocer el recambio de las especies y la conectividad que puede existir entre estos humedales heterogéneos donde existe un gradiente ambiental que se refleja en un cambio en la estructura y composición de la vegetación (Rickert, Fichtner, van Klink, & Bakker, 2012; Socolar, Gilroy, Kunin, & Edwards, 2016; Aponte, 2017). En general la diversidad vegetal de los humedales costeros es baja y dominada por algunas especies, debido a que son pocas las plantas con adaptaciones morfológicas y fisiológicas, para crecer en zonas inundadas y bajo influencia salina (Hackney & Avery, 2015; Lee, Jones, Diele, Castellanos-Galindo, & Nordhaus, 2017).

En México, Chiapas ha perdido el 57 % de humedales, principalmente los costeros de agua dulce (Landgrave & Moreno-Casasola, 2012; Valderrama-Landeros et al., 2017). Las actividades antrópicas a lo largo de las cuencas costeras afectan a la planicie, causando el deterioro del hábitat, la modificación de los procesos funcionales (e.g. productividad, almacenamiento de carbono) y disminuyendo la conectividad



entre los humedales costeros de Chiapas (Contreras-Espinosa & Warner, 2004; Calva, Pérez, & Márquez, 2006; de la Fuente, Lisle, & McKean, 2007; Alonso-Eguialis et al., 2013).

La planicie costera de Chiapas es angosta, con un ancho entre 15 y 35 km, con un relieve bajo que se eleva abruptamente a casi 2000 msnm. La precipitación anual es de 1500 a 2000 mm a lo largo de la planicie y de 2100 a más de 4000 mm en la parte alta. Las características hidrogeomorfológicas de los ríos (pendiente, topografía, caudal, sinuosidad, entre otros), determinan la distribución, la dimensión y la morfología de los humedales costeros (Lisle, De la Fuente, Suarez, & Hernández, 2009; de la Fuente et al., 2007; Pérez, 2013). Los humedales que se observan del mar hacia tierra adentro son: (1) el manglar, que cubre una gran extensión y se conecta horizontalmente a través de los canales y los esteros con los principales cuerpos lagunares (Valderrama-Landeros et al., 2017); (2) la selva inundable, que ocupa una extensión mucho menor que el manglar, y forma parches remanentes de pocas hectáreas en el Sistema de Humedales el Castaño (SHC) y la desembocadura del río Huixtla (Breedlove, 1981; Rincón, 2014); (3) los humedales herbáceos, tulares y popales, que ocupan también grandes extensiones y mantienen conectividad horizontal a través de canales (Rzedowski, 1978; SEMARNAP, 1999); y (4) humedales modificados como los pastizales inundables, que son áreas ocupadas para uso ganadero (Liscovsky, Parra, Balente, Huerta, & Ramos, 2009).

En este trabajo se aborda el estudio del SHC para entender el funcionamiento (e.i. la forma en que interactúan los factores bióticos y abióticos, su relación con la distribución de la vegetación y el mantenimiento de los procesos ecológicos) de este tipo de sistema de humedales costeros. El objetivo fue caracterizar las variables del hidoperiodo, las características fisicoquímicas del agua y el suelo para determinar su relación con la distribución de la vegetación de los humedales. Se plantean las siguientes hipótesis: i) Se espera encontrar un gradiente ambiental definido por la inundación

y salinidad de mayor a menor influencia marina al aumentar los aportes de agua dulce del continente, que se reflejará en un cambio en la estructura y la composición de la vegetación; ii) la diversidad alfa variará de menor a mayor al disminuir la inundación y la salinidad; la diversidad beta (recambio de especies) será mayor entre las comunidades vegetales con mayor diferencia de inundación y salinidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El SHC forma parte de la región hidrológica prioritaria para la conservación 32, de acuerdo con la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (SEMARNAP, 1999; Tovilla et al., 2007), se localiza en la planicie costera del Pacífico Sur, en donde desembocan los ríos San Nicolás, Sesecapa, Madre Vieja y Bonanza-Camargo y forma parte del humedal El Castaño-Barra Zacapulco-Laguna Campón y Chantuto, al NW de la zona núcleo de la Reserva de La Biosfera La Encrucijada (REBIEN) (15°16'51.93" N & 92°57'55.02" W) entre las coordenadas 15°17'7.72" N & 92°56'57.76" W y 15°15'40.56" N & 92°57'31.47" W (Fig. 1). El clima es cálido-húmedo, con abundantes lluvias en verano (Am) (García, 2004), la precipitación anual es de 1567 mm y temperatura media anual de 28.2 °C con un mínimo de 19.2 °C y un promedio anual máximo de 36.5 °C (CONAGUA-SMN, 2018). La vegetación es característica de la REBIEN y está formada por selva baja caducifolia, vegetación de dunas costeras, palmares, popales, tulares, manglares, selvas inundables, vegetación flotante y subacuáticas (Rzedowski, 1978; Breedlove, 1981), así como potreros y cultivos diversos.

Método: Con base al conocimiento previo de la zona y con apoyo del visualizador Google Earth se propusieron los sitios de muestreo. Se realizaron dos recorridos de verificación para ubicar los tres tipos de humedales naturales (manglar, selva inundable y tular), y un humedal modificado por el uso ganadero (pastizal inundable). Se establecieron en total 11 unidades



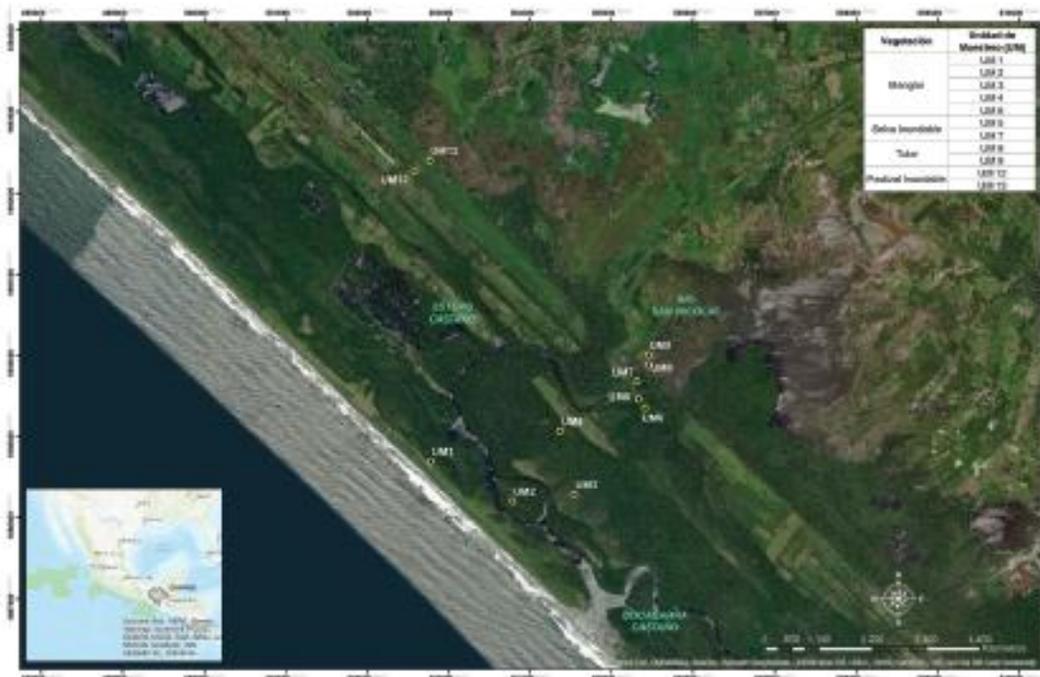


Fig. 1. Área de estudio, Sistema de Humedales El Castaño, Chiapas, México.
Fig. 1. Study site, El Castaño Wetlands System, Chiapas, Mexico.

de muestreo (UM) permanentes por humedal: cinco en el manglar, dos en la selva inundable, dos en el tular y dos en el pastizal inundable. En el manglar se establecieron cinco UM porque la superficie que cubre es mayor (Carranza & Molina, 2003) y presenta una mayor heterogeneidad (Romero-Bermy, Tovilla-Hernández, Torrescano-Valle, & Schmook, 2019). El muestreo es intencional y dirigido como lo sugiere Fourqurean et al. (2014). En todas las UM se caracterizó la vegetación (al inicio del trabajo) y en cada parcela se muestreó mensualmente de mayo 2016 a octubre 2017, el tiempo (meses) y el nivel de inundación; y de noviembre 2016 a octubre 2017, los parámetros fisicoquímicos del agua (superficial, intersticial y subterránea) y del suelo.

Hidroperiodo (nivel y tiempo de inundación): Se midió el nivel del agua en 52 piezómetros, construidos e instalados considerando el método de Yetter (2004) y Peralta-Pélaez, Infante-Mata y Moreno-Casasola (2009). Para

conocer el hidroperiodo se graficaron por piezómetro los valores mensuales con respecto al nivel del suelo. El nivel de inundación de cada piezómetro es independiente de otro, ya que no fueron calibrados con respecto a un punto de referencia común, como el nivel del mar.

Parámetros fisicoquímicos: Se midió la salinidad y el pH del agua con un multiparámetro YSI Mod. 85 y un sensor de pH eco Testr modelo pH2 (Oakton™). Los datos de agua superficial se tomaron directamente del espejo de agua, el agua intersticial entre 15-20 cm del suelo y el agua subterránea a 150 cm del suelo, siguiendo los métodos sugeridos por Infante-Mata, Peralta-Pélaez y Arrocha (2009).

Se recolectaron muestras de los primeros 8 cm de suelo con un cilindro de cobre (190.07 cm³). Siguiendo el método de Wilke (2005) se obtuvo la densidad aparente y el porcentaje de humedad. El potencial redox (Eh) se midió utilizando tres electrodos de platino construidos con el método de López-Rosas

y Tolome (2009), que incluye la calibración y ajuste a los cálculos.

Estructura y composición de la vegetación: Para la caracterización de la vegetación se utilizaron los métodos sugeridos por Moreno-Casasola y Warner (2009) y Kauffman, Donato y Adame (2013). En el manglar y la selva inundable se establecieron cinco parcelas circulares de 12.6 m de radio sumando 2500 m² por UM. En el tular y el pastizal inundable fueron cinco parcelas rectangulares de 25 x 20 m cada una, sumando 2500 m² por UM; esta parcela se dividió en subparcelas de 5 x 5 m y se muestrearon 10 subparcelas. En cada UM se identificaron las especies en campo y en caso de no definirla se identificó posteriormente con apoyo de guías y ejemplares de herbario de ECOSUR-Tapachula.

En la vegetación arbórea se registró el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos mayores de 2.5 cm. Para los árboles multicaules cada tallo fue considerado como un individuo. Para cada especie de la vegetación arbórea y herbácea, se estimó la cobertura usando la escala de cobertura-abundancia de Westhoff y van der Maarel (1978).

Análisis de la diversidad, estructura y dominancia: Se obtuvo la curva de acumulación de especies y dos pruebas no paramétricas de Chao2 y Jack-knife 1 para tener dos referencias al evaluar la representatividad del esfuerzo de muestreo de la riqueza. Para la diversidad alfa se obtuvo el índice de Shannon-Wiener (H') y el índice de Simpson ($D-1$), puesto que son los más utilizados para comparar la diversidad entre estudios, además del índice de equidad de Pielou (J'). La diversidad beta, se evaluó con el índice de Sorensen. Se elaboró un histograma de frecuencia con las clases diamétricas de la vegetación arbórea de manglar y selva inundable. Se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) considerando la suma de la frecuencia relativa, densidad relativa y dominancia relativa para la vegetación arbórea y en el caso de la vegetación herbácea la frecuencia relativa y la cobertura relativa.

Análisis de datos ambientales: Para verificar la normalidad de los datos se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para las comparaciones de las variables entre los cuatro humedales y por temporada se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (H), ya que los datos no presentaron una distribución normal. Para las variables que presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los humedales se realizaron pruebas de comparaciones múltiples de Tukey no paramétrica. Se realizaron las mismas comparaciones para la temporada de secas (noviembre 2016 a abril 2017) y lluvias (mayo a octubre de 2017). Para identificar diferencias entre el hidroperiodo y la precipitación se utilizó la prueba de correlación de Spearman.

Para establecer la forma en que se ordena espacialmente la vegetación de los sitios de muestreo e identificar las variables ambientales, que explicarán el gradiente ambiental, se hizo un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS), que se considera el más adecuado ya que no asume linealidad, y se usó la distancia de Bray-Curtis, que da a las especies comunes y raras pesos relativamente similares. La matriz que se utilizó para esta prueba fue la de cobertura-abundancia por especie y parcelas. Para la mayoría de los análisis se utilizó el programa PAST v 3.2 (Hammer, Harper, & Ryan, 2001), las comparaciones múltiples y los análisis de Spearman se realizaron con el programa R (R Core Team, 2019).

RESULTADOS

Hidroperiodo (nivel y tiempo de inundación): Las fluctuaciones de nivel de agua observadas en los humedales, siguen el patrón de la precipitación de la región (Fig. 2A, Fig. 2B). Los niveles aumentan en junio, al inicio de las lluvias, y bajan al disminuir la precipitación en noviembre. Cada humedal presenta una variación diferente en nivel y tiempo de inundación. En el nivel de inundación hay diferencias significativas ($H = 62.16$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$), el pastizal inundable presenta los niveles más bajos en secas, pero en



lluvias alcanza un nivel similar al del manglar y tular, siendo la selva inundable la de menor inundación ($H = 36.15$, $P < 0.05$). El manglar y el pastizal permanecieron inundados el mismo tiempo. En el manglar en las UM1, UM3 y

UM4 se observaron parcelas con inundación permanente. En relación al tiempo de inundación el manglar, el tular y el pastizal inundable permanecen mayor tiempo inundados con respecto a la selva inundable ($k_w = 24.39$,

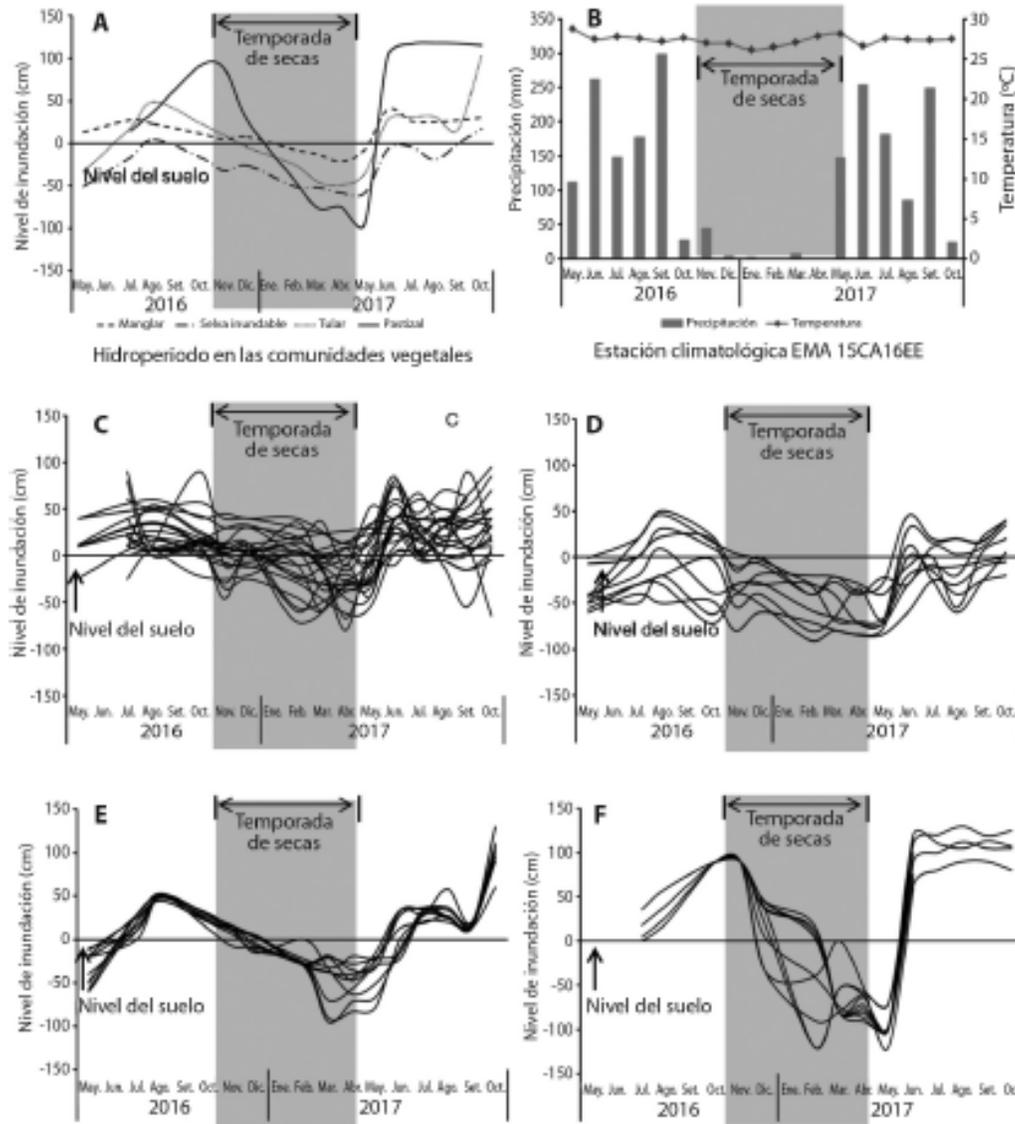


Fig. 2. Hidroperiodos. A. Hidroperiodo general de humedales; B. Precipitación y temperatura C. Manglar, D. Selva inundable, E. Tular y F. Pastizal inundable, en el Sistema de Humedales el Castaño. Cada línea de las gráficas corresponde a un piezómetro.

Fig. 2. Hydroperiods. A. General wetland hydroperiod; B. Precipitation and temperature C. Mangrove; D. Freshwater swamp, E. Freshwater marsh and F. Flooded grassland, in El Castaño Wetland System. Each line of the graphs corresponds to a piezometer.



$P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$) (Apéndice Digital 1, Tabla A, Tabla B, Tabla C).

En el tular y el pastizal inundable, el aumento del nivel del agua se relaciona con la precipitación, (Spearman, $P > 0.05$). El manglar y la selva inundable presentaron un patrón diferente con la precipitación (Spearman, $P < 0.05$). En el manglar de mayo a octubre (lluvias), la inundación es generalizada y en noviembre (secas), disminuye, llegando al nivel más bajos en el mes de abril (Fig. 2C). En la selva inundable, aún cuando el nivel del agua subterránea aumenta en lluvias, no hay agua superficial en la mitad de las parcelas, y a partir de noviembre el agua llega a -90 cm por debajo del suelo (Fig. 2D). En el tular las fluctuaciones en la temporada de lluvia son similares en todos los sitios; el agua superficial se mantuvo hasta diciembre, y en los siguientes meses baja a -95 cm del suelo (Fig. 2E). En el pastizal inundable, el agua superficial sube hasta 120 cm y se mantiene en algunas parcelas hasta febrero; en los siguientes meses el nivel del agua descendiendo a -120 cm por debajo del suelo (Fig. 2F).

Parámetros fisicoquímicos del agua: Los humedales del SHC difieren en los parámetros fisicoquímicos del agua. La salinidad del agua superficial del manglar, la selva inundable y el tular son mayores a la del pastizal inundable ($H = 52.42$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$). En el agua intersticial y subterránea, la salinidad, del manglar es mayor a las otras comunidades. Entre la selva inundable y el tular la salinidad es igual y la del pastizal es menor que todas, durante todo el año. La salinidad del agua intersticial del tular durante la temporada de lluvia es diferente de la selva inundable, y el pastizal inundable. Con respecto al pH, en el agua superficial del manglar y en el pastizal inundable, es diferente a la de la selva inundable y la del tular. No hay diferencias del pH del agua intersticial y subterránea, entre la del manglar y la de la selva inundable. El pH del tular es diferente al manglar en los tres tipos de agua. Durante la temporada de lluvias el pH del agua subterránea solo

es diferente en el pastizal inundable (Apéndice Digital 1, Tabla A, Tabla B, Tabla C).

Parámetros fisicoquímicos del suelo: De las variables del suelo, el porcentaje de humedad de cada humedal fue diferente ($H = 54.20$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$); los valores más altos se registraron en el manglar (90.76%) y los más bajos en el pastizal inundable (7.7%). En la temporada de secas la humedad del suelo de la selva inundable y el pastizal inundable, fueron similares ($H = 26.83$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$). Con respecto a la densidad aparente del suelo solo el pastizal inundable y la selva fueron diferentes ($H = 16.24$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$). El potencial redox, considerando el promedio anual, para el manglar fue diferente a los otros humedales ($H = 40.84$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$). En secas el potencial redox del manglar es igual al de la selva inundable pero difieren con respecto a los humedales herbáceos ($H = 25.22$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$). En temporada de lluvias el potencial redox de la selva inundable es mayor con respecto al de los otros humedales ($H = 21.15$, $P < 0.05$, Tukey, $P < 0.05$) (Apéndice Digital 1, Tabla A, Tabla B, Tabla C).

Composición y diversidad de la vegetación: Se registraron 78 especies pertenecientes a 33 familias. El pastizal inundable tiene la mayor riqueza (50), seguido por la selva inundable (18), el tular (16) y el manglar (14). De las 78 especies registradas, 53 son hierbas, 12 son árboles, seis pueden ser encontradas en forma de árboles o arbustos, hay una trepadora, dos pueden crecer como arbusto y trepador, tres como hierba y trepador y una epífita. Según la CONABIO (2016), 45 especies tienen hábitats terrestres, 16 dulceacuícolas, 11 en dulceacuícolas y terrestres, tres en dulceacuícolas y salobres, y tres en dulceacuícolas, salobres y terrestres (Apéndice Digital 2).

A nivel nacional, considerando la base de datos de la CONABIO (2016), se registraron dos especies endémicas (*Hampsa trilobata* y *Sabal mexicana*), y seis especies exóticas *Cucumis anguria*, *Eichhornia crassipes*,

Elaeis guineensis, *Brachiaria decumbes*, *Cynodon dactylon* y *Panicum maximum*, siendo las últimas tres pastos.

Las especies del manglar (*R. mangle*, *L. racemos*, *A. germinans* y *C. erectus*), tienen categoría de amenazadas (A) por la NOM059 en México. También se identificaron 21 especies evaluadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) en categoría de bajo riesgo, preocupación menor (LR(lc)) (Apéndice Digital 2) (UICN, 2017).

La curva de acumulación de especies no llegó a la asíntota (Apéndice Digital 3), pero se obtuvieron los porcentajes de representatividad de las especies esperadas con los estimadores de Chao2 y Jack-knifel (Tabla 1). Con el primer estimador la representatividad fue de 93% para manglar, 95% la selva inundable, 84% el tular y 75% el pastizal inundable. Con el segundo estimador, los porcentajes observados fueron, 78% en el manglar, 82% la selva inundable, 80% el tular y 75% el pastizal. Con los resultados de ambos estimadores se confirmó la observación mínimo del 75% de las especies esperadas.

Para la diversidad alfa el mayor valor se obtuvo en el pastizal inundable (H: 3.44, D-1: 0.96, J'0.88), seguido por la selva inundable (H: 2.18, D-1:0.85, J'0.75), el tular (H: 1.92, D-1: 0.76, J'0.69) y el menor el manglar, (H: 1.66, D-1:0.74, J'0.63). El índice de Sorensen, indica un menor recambio de especies entre los humedales arbóreos (el manglar y la selva inundable), al presentar una mayor similaridad de 0.56 compartiendo nueve especies. Entre los humedales herbáceos (el tular y el pastizal inundable) la similaridad fue de 0.21 el recambio es

mayor, se comparten siete especies. Entre los humedales arbóreos y herbáceos el cambio de especies es mayor, entre el manglar y el pastizal inundable la similaridad es de 0.06, solo comparten dos especies. Hay tres especies que se comparten en tres humedales: *Zygia conzattii* y *Cissus sicyoides* que se encuentra en el manglar, selva inundable y pastizal inundable, y *Acrostichum aureum*, que se encuentran en el manglar, selva inundable y tular. En general cada tipo de humedal tiene especies vegetales características que los definen, y no hay especies que se encuentren en los cuatro humedales (Tabla 2, Apéndice Digital 1).

TABLE 2
Índice de diversidad beta de Sorensen

TABLE 2
Sorensen beta diversity index

	Selva Inundable	Tular	Pastizal Inundable
Manglar	0.56	0.07	0.06
Selva Inundable		0.12	0.09
Tular			0.21

Estructura de la vegetación: En el manglar, se registraron 1945 ind ha⁻¹ y 20.50 m² ha⁻¹ de área basal. Las especies con el mayor IVI fueron *L. racemosa* y *R. mangle* con 117.91% y 116.14%, respectivamente. En la selva inundable se estimó una densidad de 3 256 ind ha⁻¹ y un área basal de 23.64 m² ha⁻¹. La especie con el mayor IVI es *P. aquatica* (Apéndice Digital 4, Tabla A). La distribución de las clases diamétricas de individuos del manglar y selva inundable siguió una tendencia similar,

TABLE 1
Área muestreada por sitio, especies observadas y estimadas según los índices Chao2 y Jack-knifel

TABLE 1
Area sampled by site, species observed and estimated according to the Chao2 and Jack-knifel indexes

Vegetación	Área (m ²)	Especies observadas	Estimada Chao2	Estimada Jack-knifel
Manglar	12 000	14	15	18
Selva Inundable	5 000	18	19	22
Tular	5 000	16	19	20
Pastizal Inundable	5 000	50	67	67

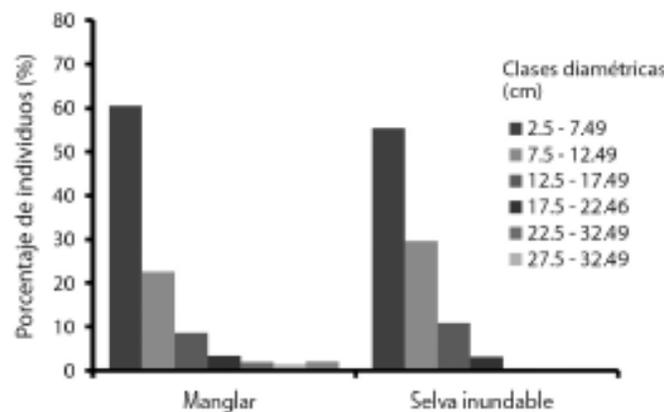


Fig. 3. Porcentaje de individuos en cada clase diamétrica del manglar y de la selva inundable del Sistema de Humedales el Castaño.

Fig. 3. Percentage of individuals in each diametric class of the mangrove and freshwater swamp of the El Castaño Wetlands System.

disminuyendo hacia las clases de mayor diámetro. En ambos casos son más frecuentes los individuos con diámetros entre 2.5 y 7.49 cm (Fig. 3).

En los humedales herbáceos, *T. domingensis* domina en el tular con 85.2 % de IVI; los valores del IVI están por debajo del 20 % en el resto de las especies. En el pastizal inundable *P. conjugatum* es la especie dominante con 21.57 % de IVI seguida por *Solanum hirtum* con 13.62 % y el resto de las especies tiene valores de IVI menores al 10 % (Apéndice Digital 4, Tabla B y Tabla C).

Distribución de la vegetación y su relación con las variables ambientales. Los resultados del análisis de escalamiento multidimensional con un stress 0.3136, muestran que la composición de las especies es diferente entre las comunidades vegetales por la distribución de las UM a lo largo del eje 1 ($R^2 = 0.5284$), ordenando, al manglar, la selva inundable, el tular y al pastizal inundable a lo largo de un gradiente definido por la salinidad del agua subterránea e intersticial y potencial redox (Fig. 4).

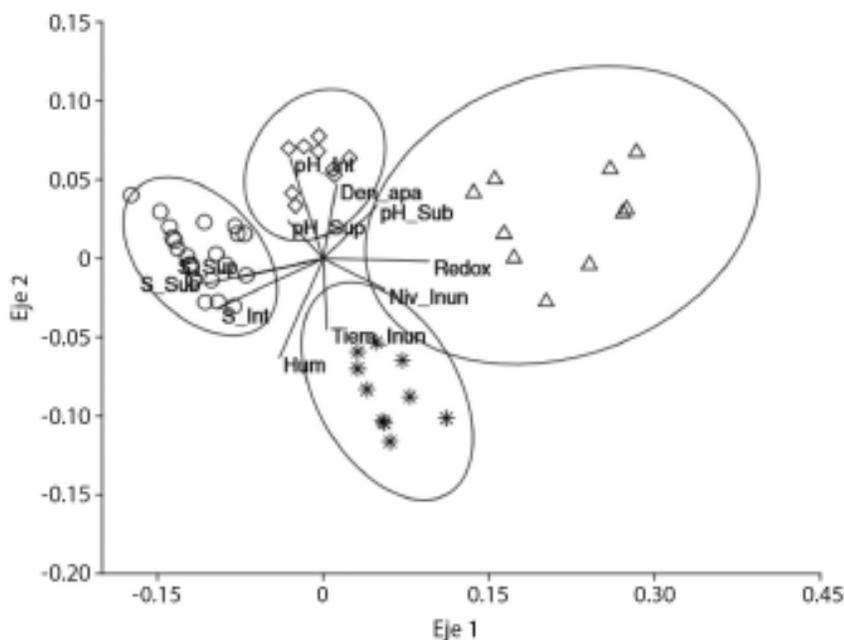
El manglar, dominado por *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans*, ocupa el extremo izquierdo de la ordenación con los mayores

valores de salinidad. La selva inundable, dominada por *P. aquaticus*, con elementos de *R. mangle* y *Z. conzattii*, y el tular, compuesto por *T. domingensis*, como especie principal, y con menor presencia, *Sesuvium maritimum* y *A. aureum*, en el centro de la ordenación; y el pastizal inundable a la derecha con la menor salinidad. Las tres principales especies que lo componen son *P. conjugatum*, *Solanum hirtum* y *B. decumbens*. Por lo tanto, el eje 1 muestra un gradiente de salinidad y sobre el eje 2 ($R^2 = 0.2606$) se establece un gradiente definido por el pH intersticial, y el porcentaje de humedad del suelo. El tular tiene los valores más bajos de pH y el más alto porcentaje de humedad del suelo, y el tiempo de mayor inundación se registra en el manglar y en el pastizal inundable (Fig. 4).

Distribución de las comunidades vegetales en el SHC a lo largo del gradiente ambiental definido principalmente por la salinidad (Fig. 5).

DISCUSIÓN

El gradiente ambiental del SHC está definido por la salinidad, de mayor a menor, principalmente del agua subterránea, a través de los humedales de la costa hacia tierra adentro



○ Manglar ◇ Selva inundable □ Tular Δ Pastizal inundable.

Fig. 4. Análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico de las especies de plantas usando distancia de Bray-Curtis que muestra la relación entre las comunidades vegetales y las variables ambientales. Salinidad superficial (S_Sup), salinidad intersticial (S_Int), salinidad subterránea (S_Sub), pH superficial (pH_Sup), pH intersticial (pH_Int), pH subterránea (pH_Sub), porcentaje de humedad (Hum), densidad aparente (Den_apa), nivel inundación (Niv_Inun), tiempo de inundación (Tiem_Inun), Potencial Redox (Redox).

Fig. 4. Non-metric multidimensional scaling analysis of plant species using Bray-Curtis distance that shows the relationship between plant communities and environmental variables. Superficial salinity (S_Sup), interstitial salinity (S_Int), groundwater salinity (S_Sub), superficial pH (pH_Sup), interstitial pH (pH_Int), groundwater pH (pH_Sub), humidity percentage (Hum), bulk density (Den_apa), level flood (Niv_Inun), flood time (Tiem_Inun), Redox Potential (Redox).

durante todo el año. El nivel de inundación, no presentó el gradiente como se esperaba, debido a que el manglar y el pastizal inundable, los humedales más alejados entre sí, mantienen el mismo tiempo de inundación y el nivel del agua durante la temporada de lluvias. Esto se explica por el origen de las aportaciones de agua al sistema. En el pastizal, el humedal más alejado del mar, la influencia marina es poca, el agua llega por la precipitación, el desbordamiento de los ríos y el agua subterránea, por lo que permanece inundado durante la temporada de lluvias y parte de la temporada de secas por los aportes del agua subterránea que continúan fluyendo. Por lo que la primera hipótesis se cumple parcialmente, puesto que sólo la salinidad presenta un gradiente de mayor a menor

al aumentar los aportes de agua dulce. Con respecto al potencial redox, el pH, la densidad aparente y el porcentaje de humedad en el suelo, el gradiente que se observa está sujeto a cambios según la temporada del año.

La diferencia en la salinidad del agua entre los humedales es uno de los factores que limita la distribución, establecimiento y crecimiento de las especies. El agua intersticial y subterránea es la que tienen disponible las plantas. En el manglar la zonación de las especies depende de la salinidad intersticial, y cada especie tiene diferente rango de tolerancia y adaptaciones que les permite vivir hasta en 80 ups (López-Portillo et al., 2011). Los valores en el SHC para el manglar están dentro de los reportados para Veracruz (Flores-Verdugo et al., 2007)

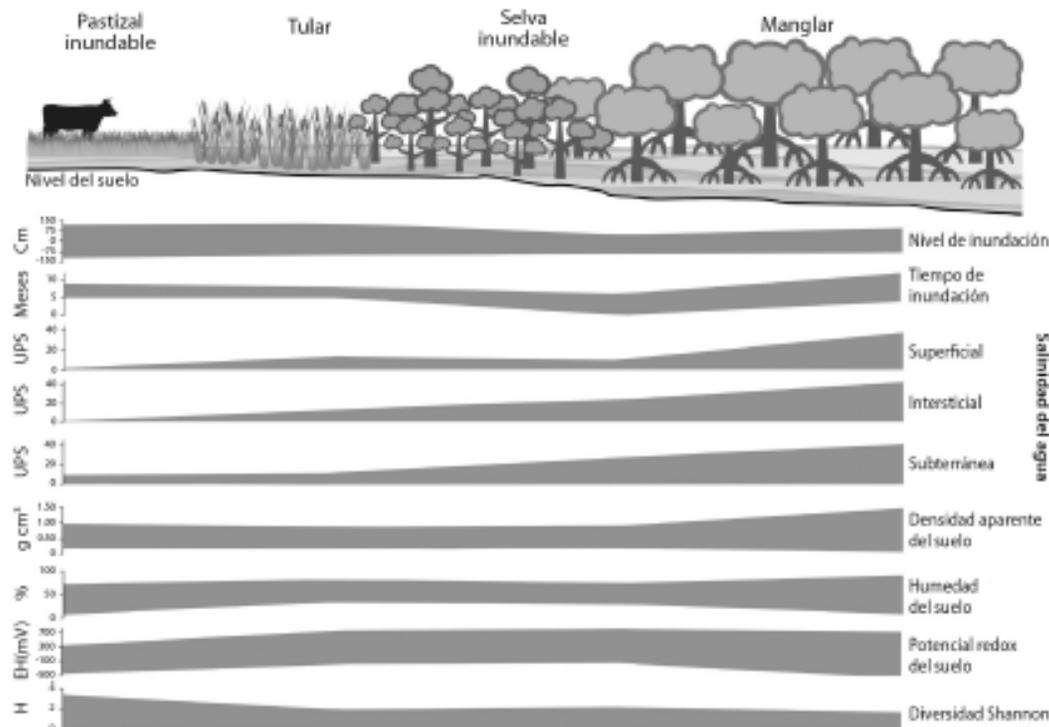


Fig. 5. Distribución de la vegetación a lo largo del gradiente ambiental en el Sistema de Humedales el Castaño.
 Fig. 5. Vegetation distribution along the environmental gradient in the El Castaño Wetland System.

y Tabasco (Torres, Infante-Mata, Sánchez, Espinoza-Tenorio, & Barba, 2017). En el caso del tular y la selva inundable la salinidad es mayor a la observada comúnmente en estos humedales en Veracruz (Yetter, 2004; Flores-Verdugo et al., 2007), aunque se han reportado algunos valores más altos, como es el caso del tular por Moreno-Casasola et al. (2010) y las selvas inundables con presencia de *R. mangle* (Infante-Mata et al., 2011; Infante-Mata, Moreno-Casasola, & Madero-Vega, 2014) en la que la salinidad está dentro del rango registrado en el SHC. Estas diferencias en el Castaño se relacionan con la distancia en que se ubican los tulares y los remanentes de la selva inundable con respecto al mar y durante la temporada de secas es más evidente al presentar los mayores valores de salinidad que llegan por arriba de 15.00 ups. Es por tanto importante considerar la fragilidad de estas comunidades ante los procesos de intrusión salina como

efecto del cambio climático (Herbert et al., 2015; Zhai et al., 2018).

El pastizal inundable es el humedal con menor influencia marina, la salinidad es poca, y presenta la mayor diversidad, con la menor diversidad le sigue la selva inundable y el tular y al final el manglar con mayor influencia marina y menor diversidad. Esto significa que al reducirse el estrés por salinidad la diversidad aumenta. El recambio de especies, es mayor entre el manglar y el pastizal inundable, los humedales más alejados y con mayor diferencia de salinidad, y entre el pastizal inundable y la selva inundable con la mayor diferencia de inundación. Por lo que la segunda hipótesis también se cumple parcialmente ya que se esperaba que el tular fuera más diverso que la selva. En el SHC el gradiente de mayor a menor salinidad del manglar hacia los pastizales inundables, es uno de los factores ambientales que están diferenciando la distribución de

la vegetación. Por lo que los valores más altos de similitud están entre las comunidades vecinas, en este caso el manglar y la selva inundable, y el tular y el pastizal inundable.

Sin embargo, en el pastizal inundable la alta diversidad también está relacionada con las especies estacionales en los cuerpos de agua temporales durante las lluvias y el efecto del disturbio por el uso ganadero (Grime, 1973; Cingolani, Noy-Meir, & Diaz, 2005). En el pastizal inundable el ganado pasta durante 6 a 8 meses (sequía) evitando que la población de las especies nativas dominantes aumente y permitiendo que las poblaciones de otras especies crezcan (Cingolani, Noy-Meir, Renison, & Cabido, 2008) y al retirar el ganado durante al menos seis meses por la inundación, permite al suelo recuperarse (Moreno-Casasola, López-Rosas, & Rodríguez-Medina, 2012b; Rodríguez-Medina, Moreno-Casasola, & Yañez-Arena, 2017), lo que al final aumenta la diversidad. Por lo que mantener el hidropereodo permite la eliminación y control de ciertas especies, evitando que las poblaciones de especies no nativas se expandan (Moreno-Casasola et al., 2018).

En relación con la distribución, el humedal más cercano al mar es el manglar, en el que se encuentran cuatro de las seis especies de mangle registradas para Chiapas, *R. mangle* y *L. racemosa* son las dos especies dominantes. La densidad (1 945 ind ha⁻¹) y área basal (20.5 m² ha⁻¹) son bajas con respecto a lo observado por Tovilla-Hernández y Romero-Bermy (2012) y Romero-Bermy et al. (2019) para Chiapas. Considerando solo el área de la Encrucijada Tovilla-Hernández, Aguilar-López, Gordillo-Solis, Rojas-García y Vázquez-Lule (2010) reportan una densidad similar, aunque un área basal mayor. Comparando con los manglares del Golfo de México la dominancia, la densidad y el área basal es diferente. En Alvarado y la Mancha, Veracruz, dominan *Avicennia germinans* y *L. racemosa*, con una densidad menor y un área basal mayor (Agraz et al., 2011; Rodríguez-Zuñiga, Ramírez-García, & Gutiérrez-Granado, 2011) y en la Laguna Mecocacán, Tabasco, domina *A. germinans*, con

una densidad mayor y menor área basal que en el SHC (Torres et al., 2017). Las diferencias de estructura entre los manglares de Chiapas, se relacionan con las variables ambientales como la salinidad, el hidropereodo, los nutrientes y los impactos antrópicos, en el caso de las diferencias con el Golfo de México también se tienen que considerar la ubicación latitudinal, el clima, y la geomorfología (López-Portillo & Ezcurra, 2002; López-Portillo et al., 2011; Romero-Bermy et al., 2019).

Las especies registradas en el manglar del SHC, coinciden con las reportadas por Tovilla et al. (2007), excepto por el mangle amarillo, *Rhizophora harrisonii* de distribución limitada en la Encrucijada y *Phyllanthus elsiae*. También se tienen especies que no están reportadas para el manglar como: *C. sicyoides*, *C. oaxacana*, *Hippomane mancinella*, aunque se distribuyen en La Encrucijada, (SEMARNAP, 1999). La mayor parte de las especies que acompañan al manglar se establecen en los suelos elevados o en los sitios con influencia de agua dulce.

Siguiendo con la distribución de los humedales, atrás de los manglares están las selvas inundables dominadas por *P. aquatica*, que difieren en estructura con las estudiadas en Veracruz y Tabasco, la densidad es mayor, el área basal es menor, la riqueza y la diversidad son menores (Ascencio, 1994; Infante-Mata et al., 2011; Rincón, 2014). Con respecto a la composición Chiapas y Veracruz comparten 10 especies. Resalta la presencia de *Zygia conzattii* en Chiapas, con un valor alto de importancia y su ausencia en Veracruz. En ambas selvas hay palmas, en el SHC, *S. mexicana* y en Veracruz: *Attalea liebmammii* y *Roystonea dunlapiana*. Las selvas inundables de México son afines a las de Centro y Sur América, por los géneros y especies en común, (Infante-Mata et al., 2011). Moreno-Casasola, Infante-Mata y López-Rosas (2012a), consideran que también son diversas en composición, debido a la mayor heterogeneidad ambiental de las costas de México (Contreras-Espinoza & Warner, 2004; López-Portillo et al., 2011).

En el SHC los tulares son dominados por *T. domingensis*, ocupando amplias extensiones



que colindan con los manglares y las selvas inundables en la zona del delta del río San Nicolás y tierra adentro colindan con los humedales modificados como los pastizales inundables, tierras de cultivo temporal, o por asentamientos humanos. Al igual que los tulares de Veracruz, dominados por *T. domingensis*, la composición de especies es baja. Algunas de las especies que comparten son *C. giganteus*, *P. foetida* y *F. clausum* (Peralta-Peláez & Moreno-Casasola, 2009; Moreno-Casasola et al., 2010).

Los pastizales inundables son los de menor influencia marina en el SHC, son humedales modificados para el uso ganadero. En éstos se observan parches remanentes de vegetación original y colindan principalmente con los tulares. Tienen la mayor riqueza y diversidad de los humedales de estudio y también con respecto a los pastizales inundables de Veracruz estudiados por Travieso-Bello, Moreno-Casasola y Campos (2005) y Rodríguez-Medina et al. (2017). Es una comunidad de herbáceas, dominada por el pasto nativo *P. conjugatum*, especie frecuente en sitios inundados. Hay otros pastos nativos como *P. virgatum*, *Hymenachne amplexicaulis*, y tres especies de pastos exóticos, siendo *B. decumbens*, el de mayor presencia. En SHC, en los pastizales inundables se mantiene la hidrología y no se desecan, se ha intentado sembrar pasto para forraje, sin embargo las condiciones permiten que siga dominando *P. conjugatum*.

A parte del pastizal inundable en los otros humedales también se registraron especies no nativas, como plántulas y juveniles de la palma de aceite, *E. guineensis*, en las selvas inundables y los suelos elevados del manglar. Esta especie es catalogada como invasora por la CONABIO (2017) e Invasive Species Specialist Group ISSG (2015). Se desconocen los efectos que puede tener en los ecosistemas costeros naturales, y su presencia va en aumento (Martínez, Castellanos, & Guerrero, 2016). En el tular se registró, *B. decumbens*, que consideramos no ha prosperado por su poca tolerancia a la inundación (Holman, Rivas, Argel, & Pérez, 2004).

Comparando, la costa de Chiapas en el Pacífico con el Golfo de México, este último tiene un mayor espacio de la planicie de inundación, hay una mayor heterogeneidad ambiental, que puede explicar la mayor diversidad de especies en humedales como la selva inundable, en relación con los que existen en la costa de Chiapas (Infante-Mata et al., 2011; López-Portillo et al., 2011; Moreno-Casasola et al., 2012a). La distribución de la vegetación y el funcionamiento de los humedales costeros en parte se explican por el gradiente de los factores ambientales como la salinidad, sin embargo, para entender las diferencias hay que considerar las características hidrogeomorfológicas de cada sitio, que se reflejan en la extensión y el ensamblaje de los ecosistemas costeros (Phillips, 2018). Sin embargo, en México, aún faltan estudios para terminar de comprender totalmente el funcionamiento en los humedales costeros.

En conclusión el gradiente de salinidad de mayor a menor influencia marina es uno de los factores que definen la distribución, composición, diversidad y estructura de la vegetación en el SHC. Se esperaba un gradiente similar de la inundación; sin embargo, esta condición no se cumplió por la dinámica hidrológica que presenta los mayores aportes de agua a los extremos del sistema. La diversidad de cada humedal responde a los cambios en la salinidad y el recambio de especies, diversidad beta, es evidente entre algunos humedales, por lo que existe un cambio de la vegetación que se relaciona con el gradiente ambiental. Finalmente la distribución de la vegetación en el SHC siguen los patrones de organización típica de los humedales costeros tropicales, (Zedler & Callaway, 2001; Moreno-Casasola et al., 2012a) del litoral hacia tierra adentro se observan los manglares, las selvas inundables y humedales herbáceos, en este caso los tulares y pastizales inundables.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de



ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar la beca no. 239913 al primer autor, la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Reserva de la Biosfera La Encrucijada, a los habitantes de la comunidad El Castaño, Mapastepec, en particular al grupo Ecoturístico Costa Verde, al grupo de monitores comunitarios de la comunidad de la Palma y a J. Valle Mora por la asesoría en los análisis estadísticos.

RESUMEN

Introducción: Las características de los humedales costeros son resultado de las interacciones hidrogeomorfológicas entre el continente y el océano, que causan un gradiente ambiental, que resulta en diferentes tipos de vegetación como manglares, popales, tulares, selvas y palmares inundables. **Objetivo:** Caracterizar las variables del hidropereodo y fisicoquímicas del agua y suelo para determinar la relación que existe en el patrón de distribución de la vegetación en el Sistema de Humedales El Castaño (SHC). **Metodología:** Se establecieron 11 unidades de muestreo (UM) permanentes por estrato definidos: cinco en el manglar, dos en selvas inundables, dos en tular y dos en pastizal inundable. De mayo 2016 a octubre 2017 se caracterizó la vegetación y se muestreó mensualmente los niveles de inundación y parámetros fisicoquímicos del agua (superficial, intersticial y subterránea): salinidad, conductividad y pH; y el suelo: densidad aparente, porcentaje de humedad y potencial redox. **Resultados:** El manglar es el más cercano al mar, tiene la menor diversidad (H:1.66) y especies registradas (14), está dominado por *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* y tiene los valores más altos de salinidad intersticial y subterránea, mayores a 10.8 ups, se mantiene inundado de 4 a 12 meses, su potencial redox es de 14.57 mV. Seguido está el manglar, tierra adentro, se ubican los remanentes de la selva inundable, (H:2.18 y 18 especies), dominada por *Pachira aquatica*, la salinidad intersticial y subterránea de 4.95 ups, permanece inundada de 0 a 6 meses y el potencial redox es de 119.07 mV. El tular, después de la selva, (H:1.92 y 16 especies),

dominado por *Typha domingensis*, salinidad intersticial y subterránea de 6.1 ups, el tiempo de inundación es de 5 a 8 meses y potencial redox es de 125.9 mV. El pastizal inundable, con menor influencia marina, es un humedal herbáceo modificado para uso ganadero, presentó los valores más altos de diversidad (H:3.44 y 50 especies), *Paspalum conjugatum* es la especie dominante, la salinidad intersticial y subterránea es menor a 0.5 ups, se mantiene inundado de 5 a 9 meses y el potencial redox es de 151.23 mV. **Conclusiones:** En cada tipo de vegetación, la estructura, composición y diversidad es diferente, con un alto recambio de especies que indica un gradiente definido por la salinidad. La vegetación en el SHC sigue los patrones de organización típica de los humedales costeros tropicales, manglares, selvas inundables y humedales herbáceos, en este caso los tulares y pastizales inundables. El factor que define la distribución de la vegetación, es salinidad y el gradiente que se observa está en función de la dinámica hidrológica que depende de entradas de agua marina y de la bajada de agua dulce del interior del continente.

Palabras clave: gradiente ambiental, hidrófilas, turbera tropical, humedal modificado, hidrología, diversidad, conectividad.

REFERENCIAS

- Agraz-Hernández, C.M., García-Zaragoza, C., Iriarte-Vivar, S., Flores-Verdugo, F.J., & Moreno-Casasola, P. (2011). Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 19, 273-293.
- Alonso-EguíaLis, P., Brena, J., Castillo, C., Martínez, M., Sánchez, E., Vira, E., ... Vera, J. (2013). *Inventario y programa de manejo integral para la preservación de los humedales del Socomusco a través de su delimitación, caracterización ecológica, hidrológica, social y grado de riesgo* (Reporte técnico). México, DF: Fondo de Investigación sobre Agua, Conacyt-Conagua.
- Anderson, C.J., & Lockaby, G. (2011). Forested Wetland Communities as Indicators of Tidal Influence along the Apalachicola River, Florida, USA. *Wetlands*, 31, 895-906. DOI: 10.1007/s13157-011-0204-5
- Aponte, H. (2017). Diversidad beta en los humedales costeros de lima, perú: estimación con índices de presencia/ausencia y sus implicancias en conservación. *The Biologist (Lima)*, 15(1), 9-14.
- Ascencio, R. (1994). *Estructura y composición florística de una selva baja inundable de Pachira aquatica Aubl. (Apompa) en Ogarrio, Huimanguillo, Tabasco, México* (Tesis de licenciatura). Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Tabasco.



- Barendregt, A., & Swarth, C.W. (2013). Tidal Freshwater Wetlands: Variation and Changes. *Estuaries and Coasts*, 3, 445-456.
- Bergh, V.D., Bartender, J.A., Gilbert, A., van Herwijnen, M., van Horssen, P., Kandelars, P., & Lorenz, C. (2001). Spatial economic-hydroecological modelling and evaluation of land use impacts in the Vecht wetlands area. *Environmental Modeling and Assessment*, 6, 87-100.
- Breedlove, D.E. (1981). *Flora of Chiapas, part I: Introduction to the Flora of Chiapas*. San Francisco: The California Academy of Sciences.
- Brinson, M., Bradshaw, H.D., & Jones, M.N. (1985). Transitions in forested wetlands along gradients of salinity and hydroperiod. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 101(2), 76-94.
- Calva, L., Pérez, A., & Márquez, A. (2006). Contenido de carbono orgánico y características texturales de los sedimentos del sistema costero lagunar Chantuto-Panzacola. *Hydrobiologia*, 16(02), 127-136.
- Carranza, J., & Molina, C. (2003). *Estimación de la tasa de transformación del hábitat en la Reserva de la Biosfera la Encrucijada, Periodo 1975-2000* (Informe técnico). México: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza A.C.
- Carreño, M.F., Esteve, M.A., Martínez, J., Palazón, J.A., & Pardo, M.T. (2008). Habitat change in coastal wetlands associated to hydrological changes in the watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77, 475-483.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., & Diaz, S. (2005). Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15, 757-773.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., Renison, D., & Cabido, M. (2008). La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral*, 18, 253-271.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2016). *Enciclopedia*. México: CONABIO. Recuperado de www.encyclovida.mx
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2017). *Evaluación rápida de invasividad de *Elaeis guineensis* Jacq., 1763. Sistema de información sobre especies invasoras en México* (Informe). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- CONAGUA-SMN (Comisión Nacional del Agua-Sistema Meteorológico Nacional). (2018). *Estación meteorológica 7344. Comisión Nacional del Agua, Sistema Meteorológico Nacional*. Recuperado de <http://smn.cna.gob.mx/es/estaciones-meteorologicas-automatizadas-2>
- Contreras-Espinosa, F., & Warner, G. (2004). Ecosystem characteristics and management considerations for coastal wetlands in Mexico. *Hydrobiologia*, 511, 233-245.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R.S., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Courtwright, J., & Findlay, S.E.G. (2011). Effects of Microtopography on Hydrology, Physicochemistry, and Vegetation in a Tidal Swamp of the Hudson River. *Wetlands*, 31, 239. DOI: 10.1007/s13157-011-0156-9
- Crain, C.M., Silliman, B.R., Bertness, S.L., & Bertness, M.D. (2004). Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 85(9), 2539-2549.
- Cruse, B., Liedloff, A., Vesik, P.A., Burgman, M., & Wintle, B.A. (2013). Hydroperiod is the main driver of the spatial pattern of dominance in mangrove communities. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 806-817.
- Davis, S., Childers, D., Lorenz, J., Wanless, H., & Hopkins, T. (2005). A conceptual model of ecological interactions in the mangrove estuaries of the Florida Everglades. *Wetlands*, 25(4), 832-842.
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., ... van Beukering, P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 1, 50-61.
- de la Fuente, J., Lisle, T.E., & McKean, J. (2007). *Landslides, Channel Erosion, and Sedimentation in the Western Sierra Madre, Chiapas, Mexico, During Hurricane Stan in 2005: A Brief Field Review with Recommendations* (Technical report). USA: USAID and US Forest Service.
- de La Lanza Espino, G., Pérez, M.A.O., & Pérez, J.L.C. (2013). Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas*, 81, 33-50.
- Elmore, J.A., Mustard, J., & Manning, S. (2003). Regional patterns of plant community response to changes in water: Owens Valley, California. *Ecological Applications*, 13(2), 443-460.
- Flores-Verdugo, F., Moreno-Casasola, P., Agraz, M.C., López, H., Benítez, D., & Travieso, C. (2007). La topografía y el hidropérito: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*, 80(Suppl.), 33-47.
- Fourqurean, J., Johnson, B., Kauffman, J.B., Kennedy, H., Lovelockand, C., Emmer, I., ... Serrano, O. (2014). Field sampling of soil carbon pool in the coastal

- ecosystems. In J. Howard, S. Hoyt, K. Isensee, E. Pidgeon, & M. Telszewski (Eds.), *Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows* (pp. 39-66). Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature, Arlington, Virginia, USA.
- García, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen* (Serie de Libros No. 6). México: Instituto de Geografía de la UNAM.
- Givnish, T.J., Volin, J.C., Owen, V.D., Volin, V.C., Miss, J.D., & Glaser, P.H. (2008). Vegetation differentiation in the patterned landscape of the central Everglades: importance of local and landscape drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 384-402.
- Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347.
- Hackney, C.T., & Avery, G.B. (2015). Tidal Wetland Community Response to Varying Levels of Flooding by Saline Water. *Wetlands*, 35, 227. DOI: 10.1007/s13157-014-0597-z
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. (2001). *Paleontological Statistics software package for education and data analysis*. Recuperado de https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Herbert, E.R., Boon, P., Burgin, A.J., Neubauer, S.C., Franklin, R.B., Ardón, M., ... Gell, P. (2015). A Global perspective on wetlands salinization: ecological consequences of a growing threat to freshwater wetlands. *Ecosphere*, 6, 1-43.
- Holmann, F., Rivas, L., Argel, P., & Pérez, E. (2004). *Impacto de la adopción de pastos Brachiaria: Centroamérica y México* (Documento de Trabajo No. 197). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Recuperado de <http://lrd.cipav.org.co/lrd16/12/holml6098.htm>
- Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P., & Madero-Vega, C. (2014). ¿Pachira aquatica, un indicador del límite del manglar? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 143-160.
- Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P., Madero-Vega, C., Castillo-Campos, G., & Warner, G. (2011). Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetland of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest Ecology and Management*, 262, 1514-531.
- Infante-Mata, D., Peralta-Pérez, L.A., & Arrocha, A. (2009). Obtención de datos de salinidad, conductividad y pH del agua. In P. Moreno-Casasola & B. Warner (Eds.), *Breviario para describir, observar y manejar humedales* (pp. 31-42). Veracruz, México: Serie Costa Sustentable No. 1. RAMSAR Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish.
- Invasive Species Specialist Group ISSG (2015). *Global Invasive Species Database Especie: Elaeis guineensis* (Versión 2015.1). Recuperado de <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php>
- Kauffman, J.B., Donato, D.C., & Adame, M.F. (2013). *Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares* (Documento de Trabajo 117). Bogor, Indonesia: CIFOR.
- King, R.S., Richardson, C., Urban, D.L., & Romanowicz, E.A. (2004). Spatial Dependency of Vegetation-Environment Linkages in an Anthropogenically Influenced Wetland. *Ecosystem Ecosystems*, 7, 75-97.
- Landgrave, R., & Moreno-Casasola, P. (2012). Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación Ambiental*, 4(1), 19-35.
- Lee, S.Y., Jones, E.B.G., Diele, K., Castellanos-Galindo, G.A., & Nordhaus, I. (2017). Biodiversity. In V.H. Rivera-Monroy, S.Y. Lee, E. Kristensen, & R.R. Twilley (Eds.), *Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective Structure, Function, and Services* (pp. 55-86). Cham, Switzerland: Springer. DOI: 10.1007/978-3-319-62206-4
- Liscovsky, I.J., Parra, M.V., Balente, O.H., Huerta, M., & Ramos, P. (2009). *Diagnóstico comunitario participativo El Castaño, Mapastepec, Chiapas* (Reporte). México: El Colegio de la Frontera Sur-San Cristóbal de las Casas.
- Lisle, T.E., De la Fuente, J., Suarez, C., & Hernández, A. (2009). *An Overview of Watershed Management Issues in Coastal Chiapas: Report of a Technical Visit* (Technical report). USA: USAID and US Forest Service.
- López-Portillo, J., & Ezcurra, E. (2002). Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques*, No. Esp. 27-51.
- López-Portillo, J., Martínez, M.L., Hesp, P., Hernández, J.R., Méndez, A.P., Vasquez-Reyes, V., ... Ganchuz, D.S.L. (2011). *Atlas de las costas de Veracruz, manglares y dunas*. Veracruz, México: Secretaría de Educación del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana.
- López-Rosas, R.H., & Tolome, J. (2009). Medición del potencial redox del suelo y construcción de electrodos de platino. In P. Moreno-Casasola & B. Warner (Eds.), *Breviario para describir, observar y manejar humedales* (pp. 131-138). Veracruz, México: Serie Costa Sustentable No. 1. RAMSAR Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish.
- Martínez, M.P., Castellanos-Navarrete, A., & Guerrero, S. (2016). *Fortalecimiento a la estrategia de control de la palma africana en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada Convenio PROCER/CCER/RFSIPS/31/2016* (Informe interno). México: Naturaleza y Redes AC.



- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Reserva de la Biosfera La Encrucijada.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). (2005). *Ecosystems and human well-being*. Island Press: Washington D.C.
- Mitsch, W.J., & Gosselink, J.G. (2007). *Wetlands*. New York, USA: John Wiley and Sons.
- Moreno-Casasola, P., Cejudo-Espínosa, E., Capistrán-Barradas, A., Infante-Mata, D., López-Rosas, H., ... Campos-Cascaredo, A. (2010). Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87, 29-50.
- Moreno-Casasola, P., Hernández, M.E., Campos, A., Vázquez-González, C., López-Rosas, H., Peralta-Pérez, L.A., & Monroy, R. (2018). La ganadería en los humedales: ¿tiene futuro? En G. Halfiter, M. Cruz, & C. Huerta (Comps.), *Ganadería sustentable en el Golfo de México* (pp. 285-314). Instituto de Ecología, A. C., México.
- Moreno-Casasola, P., Infante-Mata, D., & López-Rosas, H. (2012a). Tropical freshwater marshes and swamps of North America. In D. Batzer (Ed.), *Wetland habitats of North America: Ecology and Conservation Concerns* (pp. 267-282). Berkeley: University of California Press.
- Moreno-Casasola, P., López-Rosas, H., & Rodríguez-Medina, K. (2012b). From tropical wetlands to pastures on the coast of the Gulf of Mexico. *Pastor*, 42(2), 185-217.
- Moreno-Casasola, P., & Warner, B. (Eds.). (2009). *Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable no 1*. Veracruz, México: RAMSAR, Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department.
- Peralta-Pérez, L.A., Infante-Mata, D., & Moreno-Casasola, P. (2009). Construcción e instalación de piezómetro. In P. Moreno-Casasola & B. Warner (Eds.), *Breviario para describir, observar y manejar humedales. Serie Costa Sustentable* (No. 1, pp.17-39). Veracruz, México: RAMSAR, Instituto de Ecología A. C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department.
- Peralta-Pérez, L.A., & Moreno-Casasola, P. (2009). Composición florística y diversidad de la vegetación de Humedales en los lagos interduarios de Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 85, 89-101.
- Pérez, N.S. (2013). *Erosión hídrica en cuencas costeras de Chiapas y estrategias para la restauración hidrológico-ambiental* (Tesis de doctorado). Colegio de Posgraduados - Campus Montecillo, Texcoco Estado de México.
- Phillips, J.D. (2018). Environmental gradient and complexity in coastal landscape response to sea level rise. *Catena*, 169, 107-118.
- R Core Team. (2019). R: A Language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <https://www.r-project.org>
- Rickert, C., Fichtner, A., van Klink, R., & Bakker, J.P. (2012). α - and β -diversity in moth communities in salt marshes is driven by grazing management. *Biological Conservation*, 146, 24-31.
- Rincón, P.M. (2014). *Bosques de zapotonales (Pachira aguatica) en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México* (Tesis maestría). Instituto de Ecología de la UNAM, México D. F.
- Rodríguez-Medina, K., Moreno-Casasola, P., & Yañez-Arenas, C. (2017). Efecto de la ganadería y la variación estacional sobre la composición florística y la biomasa vegetal en los humedales de la costa centro oeste del Golfo de México. *Acta Botánica Mexicana*, 119, 79-99.
- Rodríguez-Zuñiga, M.T., Ramírez-García, P., & Gutiérrez-Granados, G. (2011). Efectos de la extracción no controlada de madera sobre la comunidad y estructura de tamaños de los manglares de Alvarado, Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89, 107-113.
- Romero-Berry, E., Tovilla-Hernández, C., Torrescano-Valle, N., & Schmook, B. (2019). Heterogeneidad estructural del manglar como respuesta a factores ambientales y antrópicos en el Soconusco, Chiapas, México. *Polibotánica*, 47, 1-20.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México: Edit. Limusa.
- SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca). (1999). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada*. México D. F.: Instituto Nacional de Ecología.
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kumin, W.E., & Edwards, D.P. (2016). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution*, 31(1), 67-80.
- Torres, J.R., Infante-Mata, D., Sánchez, A.J., Espinoza-Tenorio, T., & Barba, E. (2017). Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la Laguna Mecocacán, Golfo de México. *Revista Biología Trófica*, 65(4), 1592-1608.
- Tovilla, H.C., Salas-Roblero, R.L., De La Presa-Pérez, J.C., Romero-Berry, E., Ovalle-Estrada, F., Gómez-Ortega A., ... Hernández-Guzmán, A. (2007). *Inventario forestal de los bosques de manglar de la costa de Chiapas* (Informe final). Chiapas, México: ECOSUR-COCYTECH.

- Tovilla-Hernández, C., Aguilar-López, E., Gordillo-Solis, O.G., Rojas-García, J., & Vázquez-Lule, J. (2010). Caracterización del sitio de manglar La Encrucijada. En *Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica*. México: CONABIO.
- Tovilla-Hernández, C., & Romero-Berry, E.I. (2012). Diagnóstico estructural de los manglares de Chiapas y Oaxaca. In A. J. Sánchez, X. Chiappa-Carrara, & R. Brito-Pérez (Eds.), *Recursos acuáticos costeros del sureste* (Vol. 1, pp. 257-279). Mérida: FOMIX-CONCITEY, RECORECOS, UNAM.
- Travieso-Bello, A., Moreno-Casasola, P., & Campos, A. (2005). Efecto de diferentes manejos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales. *Inerciencia*, 30(1), 12-18.
- UICN (International Union for Conservation of Natural). (2017). *Directrices de uso de las Categorías y Criterios de la Lista Roja UICN* (Versión 13). Recuperado de <http://www.iucnredlist.org/documents/RedList-Guidelines.pdf>
- Valderrama-Landeros L. H., Rodríguez-Zuñiga, M.T., Troche-Souza C., Velázquez-Salazar, S., Villeda-Chávez, E., Alcántara-Maya, J.A., ... Ressler, R. (2017). *Manglares de México: actualización y exploración de los datos del sistema de monitoreo 1970/1980-2015*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Vepraskas, M.J., & Faulkner, S.P. (2001). Redox chemistry of hydric soils. In J.L. Richardson & M.J. Vepraskas (Eds.), *Wetland Soils. Genesis, hydrology, landscapes, and classification*. Boca Raton: Lewis Publishers, CRC Press.
- Westhoff, V., & Van der Maarel, E. (1978). The Braun-Blanquet Approach. In R. Whittaker (Ed.), *Classification of Plant Communities*. The Hague: Kluwer Academic Publishers.
- Wheeler, B.D., Money, R.P., Shaw, S.C., Perrow, M.R., & Davy A.J. (2002). Freshwater Wetlands. In M.R. Perrow & A.J. Davy (Eds.), *Handbook of Ecological Restoration* (Vol. 2) (pp. 325-354). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Wilke, B.M. (2005). Determination of Chemical and Physical Soil Properties. In R. Margesin & F. Schinner (Eds.), *Manual for Soil Analysis: Monitoring and Assessing Soil Bioremediation* (pp. 47-96). Berlin: Springer.
- Yetter, J.C. (2004). *Hydrology and geochemistry of freshwater wetlands on the gulf coast of Veracruz, Mexico* (Tesis de maestría). University of Waterloo, Ontario, Canada.
- Zhai, L., Krauss, K.W., Liu, X., Duberstein, J.A., Duberstein, J.A., Conner, W.H., ... Sternberg, L.d.S.L. (2018). Growth stress response to sea level rise in species with contrasting functional traits: A case study in tidal freshwater forested wetlands. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 378-386.
- Zedler, J.B., & Callaway, J.C. (2001). Tidal Wetland Restoration: Physical and Ecological processes. *Journal of Coastal Research*, 27, 38-64.
- Zeilhofer, P., & Schessl, M. (1999). Relationship between vegetation and environmental conditions in the northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Journal of Biogeography*, 27, 159-168.

APÉNDICE 1/ APPENDIX 1

Tabla A

Variables del hidroperiodo y parámetros fisicoquímicos en el SHC (*) de noviembre 2016 a octubre 2017. Valores con diferencia significativa para $p < 0.05$. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales prueba de Tukey no paramétrica

Table A

Hydroperiod variables and physicochemical parameters in the SHC (*) from November 2016 to October 2017. Values with significant difference for $p < 0.05$. Values with the same letter are statistically equivalent (nonparametric Tukey test)

Vegetación	Inundación		Salinidad del agua (ups)			pH agua			Humedad (%)	Suelo Densidad aparente (g cm ³)	Potencial redox (mV)
	Nivel (cm)	Tiempo (meses)	Superficial	Intersticial	Subterránea	Superficial	Intersticial	Subterránea			
Manglar											
Promedio ± EE (n)	11.19 ± 2.09 (240)	8.54 ± 0.53 (24)	5.87 ± 0.56 (143)	11.51 ± 0.58 (164)	12.36 ± 0.49 (243)	7.12 ± 0.05 (132)	6.55 ± 0.04 (152)	6.8 ± 0.03 (223)	56.04 ± 1.25 (257)	0.44 ± 0.02 (257)	23.37 ± 11.61 (201)
Mediana (RQ)	10 (42.5)a	8.00 (4.75)a	3.0 (7.13)a	10.8 (9.57)a	12.1 (9.7)a	7.1 (0.7)a	6.6 (0.7)a	6.9 (0.7)a	57.02 (32.52)a	0.39 (0.39)a	14.57 (185)a
Mínimo - Máximo	-80 - 95	4.00 - 12.00	0 - 38	0 - 43.7	0.03 - 40.8	4.4 - 8.2	4.9 - 8.2	5.8 - 7.9	8.55 - 90.76	0.06 - 1.48	-567.43 - 671.9
Q25	-8.75	6.25	1.3	6.43	7.5	6.8	6.2	6.5	40.25	0.22	-67.93
Q75	33.75	11.00	8.6	16	17.2	7.5	6.9	7.2	72.77	0.61	117.07
Selva Inundable											
Promedio ± EE (n)	-26.49 ± 3.41 (99)	2.22 ± 0.74 (9)	4.24 ± 0.6 (21)	6.57 ± 0.75 (46)	6.3 ± 0.54 (98)	6.7 ± 0.09 (20)	6.49 ± 0.17 (40)	6.71 ± 0.05 (93)	49.19 ± 0.92 (99)	0.51 ± 0.02 (99)	138.05 ± 20.91 (64)
Mediana (RQ)	-28 (55)bd	2.00b (9.00)b	3.5 (3.4)a	5.5 (4.45)b	4.95 (3.9)b	6.6 (0.57)ab	6.7 (0.55)ab	6.7 (0.7)ab	48.47 (13.33)ab	0.51 (0.23)ab	119.07 (218.69)b
Mínimo - Máximo	-90 - 45	0.00 - 6.00	0.1 - 10.1	0.1 - 23.9	0.1 - 27.6	6.1 - 7.8	5.7 - 7.8	5.7 - 7.8	29.54 - 73.89	0.2 - 0.88	-151.43 - 789.23
Q25	-55	0.00	2.6	3.6	3.2	6.43	6.3	6.3	42.7	0.38	17.32
Q75	0	4.00	6	8.05	7.1	7	6.85	7	56.03	0.61	236.01
Tular											
Promedio ± EE (n)	5.56 ± 4.32 (109)	6.5 ± 0.27 (10)	3.36 ± 0.27 (60)	8.2 ± 0.43 (91)	6.2 ± 0.23 (101)	6.67 ± 0.04 (60)	6.2 ± 0.04 (81)	6.63 ± 0.05 (91)	58.39 ± 0.77 (109)	0.42 ± 0.01 (109)	133.84 ± 20.14 (89)
Mediana (RQ)	11 (54.5)ac	6.50 (10)abc	3.25 (1.8)a	8.5 (5.2)cb	6.1 (3.45)cb	6.65 (0.55)cb	6.2 (0.5)c	6.7 (0.6)cb	58.28 (9.54)a	0.41 (0.18)a	125.9 (250.67)cb
Mínimo - Máximo	-95 - 130	5.00 - 8.00	0.1 - 14.1	0.1 - 16.2	0.3 - 11.5	5.8 - 7.2	5.5 - 7.4	5.9 - 7.8	34.83 - 82.69	0.16 - 0.86	-179.43 - 738.9
Q25	-27.5	6.00	2.4	5.9	4.6	6.43	5.9	6.3	53.87	0.32	-21.43
Q75	27	7.00	4.2	11.1	8.05	6.98	6.4	6.9	63.41	0.5	229.23
Pastizal Inundable											
Promedio ± EE (n)	-12.36 ± 9.78 (59)	8.00 ± 0.45 (10)	0.22 ± 0.09 (23)	0.3 ± 0.1 (9)	1.07 ± 0.29 (38)	7.1 ± 0.09 (15)	6.62 ± 0.25 (5)	7.38 ± 0.07 (33)	39.3 ± 2.66 (40)	0.53 ± 0.02 (40)	124.09 ± 22.08 (36)
Mediana (RQ)	-34 (140)dbc	8.50 (10.00)ac	0.1 (0.1)d	0.2 (0.3)d	0.4 (0.78)d	7 (0.6)abc	6.6 (0.95)abc	7.4 (0.85)d	44.32 (25.57)db	0.51 (0.13)ab	151.23 (174.34)abc
Mínimo - Máximo	-120 - 120	5.00 - 9.00	0.1 - 2.1	0.1 - 1	0 - 9	6.6 - 7.8	6 - 7.5	6.8 - 8.2	7.77 - 71.36	0.18 - 0.97	-448.77 - 328.23
Q25	-80	7.50	0.1	0.1	0.2	6.8	6.15	6.9	25.61	0.46	48.73
Q75	60	9.00	0.2	0.4	0.98	7.4	7.1	7.8	51.18	0.59	223.07
KW	62.16*	24.39*	52.42*	48.82*	156.8*	32.14*	34.85*	53.59*	54.20*	16.24*	40.84*

APÉNDICE 1/ APPENDIX 1

Tabla B

Variables del hidroperiodo y parámetros fisicoquímicos en el SHC (*) durante la temporada de secas de noviembre 2016 hasta abril 2017. Valores con diferencia significativa para $p < 0.05$. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey no paramétrica)

Table B

Hydroperiod variables and physicochemical parameters in the SHC (*) during the dry season from November 2016 to April 2017. Values with significant difference for $p < 0.05$. Values with the same letter are statistically equivalent (nonparametric Tukey test)

Vegetación	Inundación Nivel (cm)	Salinidad del agua (ups)			pH agua			Humedad (%)	Suelo Densidad aparente (g cm ⁻³)	Potencial redox (mV)
		Superficial	Intersticial	Subterránea	Superficial	Intersticial	Subterránea			
Manglar										
Promedio ± EE (n)	-4.99 ± 2.66 (102)	10.02 ± 1.22 (46)	13.5 ± 1(72)	14.28 ± 0.84 (106)	7.17 ± 0.07(33)	6.71 ± 0.06(60)	6.99 ± 0.04(86)	55.19 ± 1.95(108)	0.46 ± 0.03(108)	51.6 ± 11.9(98)
Mediana (RQ)	2(33.75)a	7.85(10.45)a	12.8(11.82)a	13.8(11.42)a	7.2(0.6)a	6.65(0.7)a	7(0.52)a	56.98(32.83)a	0.41(0.38)a	43.73(174.34)a
Mínimo - Máximo	-80 - 45	1.6 - 38	0.02 - 43.7	0.03 - 40.8	6.1 - 8	5.7 - 8.2	6.2 - 7.8	13.78 - 90.76	0.06 - 1.24	-187.43 - 275.23
Q25	-21.5	3.4	7.98	8.53	6.9	6.3	6.78	39.64	0.23	-43.77
Q75	12.25	13.85	19.8	19.95	7.5	7	7.3	72.47	0.61	130.57
Selva Inundable										
Promedio ± EE (n)	-43.89 ± 3.84 (45)	8.2	6.48 ± 1.27 (24)	6.26 ± 0.95 (45)	6.2	6.78 ± 0.07 (19)	6.85 ± 0.05 (40)	48.77 ± 1.43 (45)	0.51 ± 0.02 (45)	106.91 ± 24.69 (32)
Mediana (RQ)	-40(41.5)b		5.1(5.98)b	4(4.7)b		6.8(0.4)ab	6.9(0.38)ab	48.61(16.67)bd	0.48(0.22)b	100.23(230.68)ab
Mínimo - Máximo	-90 - 4		0.1 - 23.9	0.1 - 27.6		6.2 - 7.5	6.1 - 7.6	29.54 - 68.95	0.24 - 0.8	-151.43 - 319.57
Q25	-69		3.15	2.75		6.5	6.63	40.36	0.41	9.65
Q75	-27.5		9.13	7.45		6.9	7	57.03	0.62	240.33
Tular										
Promedio ± EE (n)	-22.88 ± 4.05 (49)	4.7 ± 0.4 (10)	9.39 ± 0.71 (45)	6.63 ± 0.36 (43)	6.65 ± 0.1 (10)	6.27 ± 0.05 (35)	6.74 ± 0.04 (33)	59.91 ± 1.31 (49)	0.39 ± 0.02 (49)	148.53 ± 20.33 (49)
Mediana (RQ)	-21(38)c	4.35(1.8)a	10.1(6.3)ab	6.4(3.5)cb	6.65(0.33)c	6.2(0.3)c	6.8(0.3)cb	58.96(11.82)a	0.37(0.15)a	174.9(144)bc
Mínimo - Máximo	-95 - 16	3.1 - 7.3	0.1 - 16.2	0.3 - 11.5	6 - 7.2	5.8 - 7.4	6.1 - 7.1	40.88 - 82.69	0.17 - 0.66	-179.43 - 376.23
Q25	-36	3.9	6.9	4.9	6.50	6.1	6.6	54.71	0.3	95.4
Q75	2	5.7	13.2	8.4	6.83	6.4	6.9	66.54	0.45	239.4
Pastizal Inundable										
Promedio ± EE (n)	-19.98 ± 10.05 (40)	0.15 ± 0.02 (14)	0.3 ± 0.1 (9)	0.78 ± 0.35 (25)	6.88 ± 0.1 (6)	6.62 ± 0.25 (5)	7.42 ± 0.1 (20)	44.4 ± 2.59 (31)	0.51 ± 0.03 (31)	147.71 ± 16.51 (31)
Mediana (RQ)	-37(106)ac	0.1(0.1)d	0.2(0.3)db	0.4(0.45)d	6.9(0.53)ac	6.6(0.95)ab	7.4(0.87)d	46.77(19.89)db	0.49(0.12)ab	164.23(166.67)dc
Mínimo - Máximo	-120 - 90	0.1 - 0.3	0.1 - 1	0 - 9	6.6 - 7.2	6 - 7.5	6.8 - 8.2	15.6 - 71.36	0.18 - 0.97	-22.77 - 328.23
Q25	-70	0.1	0.1	0.2	6.6	6.15	6.93	34.62	0.44	59.23
Q75	36	0.2	0.4	0.65	7.13	7.10	7.8	54.51	0.57	225.9
KW	40.66*	35.69*	38.23*	84.46*	13.7*	29.78*	31.48*	26.83*	17.59*	25.22*

APÉNDICE 1/ APPENDIX 1

Tabla C

Variables del hidroperiodo y parámetros fisicoquímicos en el SHC (*) durante la temporada de lluvias de mayo a octubre de 2017.

Valores con diferencia significativa para $p < 0.05$. Valores con la misma letra son estadísticamente iguales prueba de Tukey no paramétrica

Table C

Hydroperiod variables and physicochemical parameters in the SHC (*) during the rainy season from May to October 2017. Values with significant difference for $p < 0.05$. Values with the same letter are statistically equivalent (nonparametric Tukey test)

Vegetación	Inundación				Salinidad del agua			pH agua		Humedad (%)	Suelo Densidad aparente (g cm ³)	Potencial redox (mV)
	Nivel	Superficial	Intersticial	Subterránea	Superficial	Intersticial	Subterránea					
Manglar												
Promedio ± EE (n)	23.14 ± 2.63 (138)	3.9 ± 0.47 (97)	9.95 ± 0.64 (92)	10.88 ± 0.55 (137)	7.1 ± 0.06 (99)	6.45 ± 0.06 (92)	6.77 ± 0.04 (137)	56.53 ± 1.63 (149)	0.43 ± 0.02 (149)	-3.48 ± 19.3 (103)		
Mediana (RQ)	25.00 (37)a	2.00(4.4)a	9.1 (7.2)a	10.9 (8.5)a	7 (0.7)a	6.5 (0.8)a	6.7 (0.8)a	57.02 (32.32)a	0.39 (0.37)a	-14.43 (181.67)a		
Mínimo - Máximo	-64 - 95	0 - 18.5	0 - 32.3	0.1 - 33.9	4.4 - 8.2	4.9 - 8	5.8 - 7.9	8.55 - 89.4	0.06 - 1.48	-567.43 - 671.9		
Q25	3	0.9	6	5.9	6.8	6	6.3	40.42	0.2	-77.77		
Q75	40	5.3	13.2	14.4	7.5	6.8	7.15	72.74	0.57	103.9		
Selva Inundable												
Promedio ± EE (n)	-12 ± 4.52 (54)	4.05 ± 0.59 (20)	6.66 ± 0.76 (22)	6.34 ± 0.59 (53)	6.72 ± 0.09 (19)	6.5 ± 0.1 (21)	6.6 ± 0.07 (53)	49.54 ± 1.19 (54)	0.51 ± 0.02 (54)	169.2 ± 33.25 (32)		
Mediana (RQ)	-10 (46)b	3.4 (3.13)a	6.25 (3.9)b	5.6 (3.65)b	6.6 (0.5)ab	6.4 (0.6)a	6.4 (0.85)ab	48.46 (11.24)b	0.52 (0.24)b	119.07 (193)b		
Mínimo - Máximo	-84 - 45	0.1 - 10.1	0.1 - 15.4	2.2 - 24.9	6.1 - 7.8	5.7 - 7.8	5.7 - 7.8	32.49 - 73.89	0.2 - 0.88	-69.77 - 789.23		
Q25	-30	2.6	4.15	3.4	6.5	6.2	6.2	44.44	0.36	40.9		
Q75	16	5.73	8.05	7.05	7	6.8	7.05	55.68	0.6	233.9		
Tular												
Promedio ± EE (n)	28.78 ± 5.56 (60)	3.09 ± 0.3 (50)	7.02 ± 0.44 (46)	5.88 ± 0.31 (58)	6.67 ± 0.05 (50)	6.15 ± 0.07 (46)	6.57 ± 0.07 (58)	57.14 ± 0.89 (60)	0.44 ± 0.02 (60)	115.84 ± 37.4 (40)		
Mediana (RQ)	25.5 (22)ac	2.9 (1.5)a	7.35 (5.55)c	5.8 (3.08)cb	6.65 (0.6)cb	6.05 (0.63)a	6.4 (0.9)ab	57.16 (7.87)a	0.43 (0.2)abc	58.07 (208.17)abc		
Mínimo - Máximo	-77 - 130	0.1 - 14.1	2.5 - 13.9	0.6 - 10.6	5.8 - 7.2	5.5 - 7.2	5.9 - 7.8	34.83 - 71.2	0.16 - 0.86	-177.43 - 738.9		
Q25	14.75	2.33	3.68	4.15	6.4	5.8	6.1	53.78	0.33	-33.85		
Q75	36.75	3.83	9.23	7.23	7	6.43	7	61.66	0.53	174.32		
Pastizal Inundable												
Promedio ± EE (n)	3.68 ± 21.79 (19)	0.33 ± 0.22 (9)		1.63 ± 0.5 (13)	7.24 ± 0.11 (9)		7.33 ± 0.11 (13)	21.75 ± 4.13 (9)	0.57 ± 0.02 (9)	-22.37 ± 108.69 (5)		
Mediana (RQ)	60 (188)a	0.1 (0.05)d		0.5 (2.55)d	7.3 (0.45)abc		7.3 (0.65)a	19.4 (17.45)d	0.59 (0.12)dbc	45.23 (338)abc		
Mínimo - Máximo	-100 - 120	0.1 - 2.1		0.1 - 5.9	6.8 - 7.8		6.8 - 8	7.77 - 47.31	0.46 - 0.65	-448.77 - 147.57		
Q25	-98	0.1		0.25	7		7	11.36	0.5	-208.27		
Q75	90	0.15		2.8	7.45		7.65	28.81	0.62	129.73		
KW	36.15*	28.82*	14.60*	60.66*	33.95*	12.36*	23.49*	34.33*	17.18*	21.15*		

APÉNDICE 2/ APPENDIX 2

Familias y especies identificadas en el manglar (M), selva inundable (SI), tular (T) y pastizal inundable (PI), en el sistema de humedales El Castaño. Estatus de protección: A. amenazada, NOM059; LR (lc) Riesgo bajo, preocupación menor, IUCN. Forma de vida: Hi. hierba, Arb. arbusto, Ár. árbol, T. trepadora, Epí. Epífita. Hábitat: T. terrestre, D. dulceacuícola, S. salobre. Tipo de distribución: N. nativa, Ex. exótica, En. endémica. Registro: NCh. no hay registros en Chiapas.

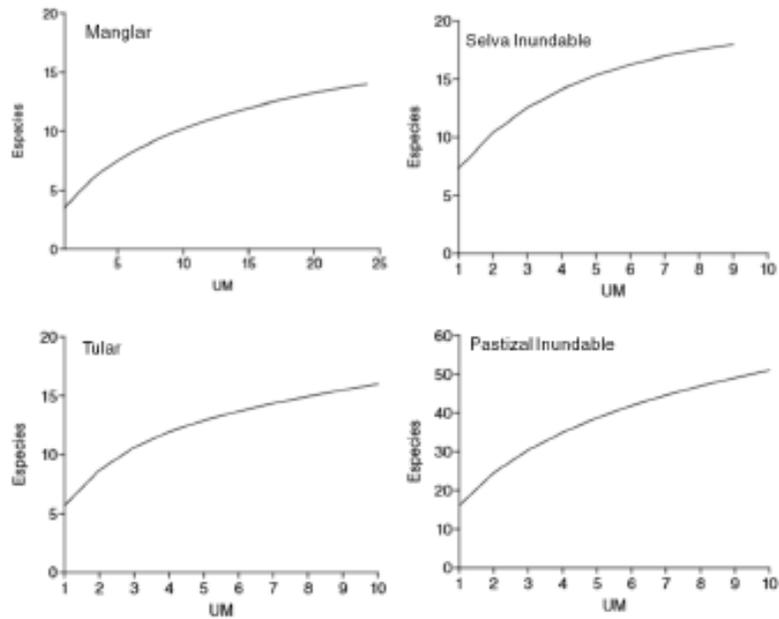
Families and species identified in the mangrove (M), freshwater swamp (SI), freshwater marsh (T) and flooded grassland (PI), in the El Castaño wetland system. Protection status: A. threatened, NOM059; LR (lc) Low risk, Least Concern, IUCN. Biological form: Hi. herb, Arb. shrub, Ár. tree, T. climber, Epí. Epiphyte. Habitat: T. terrestrial, D. freshwater, S. brackish. Distribution Type: N. native, Ex. exotic, En. Endemic. Registration: NCh. no records in Chiapas.

Familia	Especie	M	SI	T	PI	Estatus de protección	Forma de vida	Hábitat	Distribución	Registro
Pteridaceae E.D.M. Kirchn., 1831	<i>Acrostichum aureum</i> L.	x	x	x		LR (lc).	Hi	T	N	x
Asteraceae, Borcht. & J. Presl, 1820	<i>Ambrosia peruviana</i> All.				x		Hi	T	N	x
Convolvulaceae, Juss., 1789	<i>Anisela martinicensis</i> (Jacq.) Choisy				x	LR (lc).	Hi	D, T	N	x
Acanthaceae Juss., 1789	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	x				A, LR (lc).	Ar, Arb	D, T, S	N	x
Poaceae Barnhart, 1895	<i>Brachiaria decumbens</i> Stapf			x	x		Hi	T	N	NCh
Bromeliaceae Juss., 1789	<i>Bromelia pinguin</i> L.	x					Epí	T	N	x
Euphorbiaceae Juss., 1789	<i>Caperonia palustris</i> (L.) A. St.-Hil.				x		Hi	T	N	x
Sapindaceae Juss., 1789	<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.				x		Hi, Tr	T	N	x
Ceratophyllaceae Gray, 1822	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.				x	LR (lc).	Hi	D	N	x
Paridaceae E.D.M. Kirchn., 1831	<i>Ceratopteris thalictroid</i> (L.) Brongn.				x	LR (lc).	Hi	T	N	NCh
Vitaceae Juss., 1789	<i>Cissus sicyoides</i> L.	x	x		x		Hi	T	N	x
Combretaceae R. Br., 1810	<i>Combretum laxum</i> Jacq.		x				Tr, Arb, Ar	D, T	N	x
Combretaceae R. Br., 1810	<i>Conocarpus erectus</i> L.	x				A, LR (lc).	Ar, Arb	D, S	N	x
Violaceae Batsch, 1802	<i>Corymolytis arborea</i> (L.) SF Blake				x		Tr	T	N	x
Amaryllidaceae J. St.-Hil. 1805	<i>Crinum americanum</i> L.			x			Hi	T	N	?
Amaryllidaceae J. St.-Hil. 1805	<i>Crinum erubescens</i> Aiton	x	x				Hi	D	N	x
Euphorbiaceae Juss., 1789	<i>Croton argenteus</i> L.				x		Hi	T	N	x
Cucurbitaceae Juss., 1789	<i>Cucumis anguria</i> L.				x		Hi	T	Ex	x
Apocynaceae Juss., 1789	<i>Cynanchum angustifolium</i> Pers.			x	x		Hi	T	?	x
Poaceae Barnhart, 1895	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.				x		Hi	T	Ex	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Cynometra oxacana</i> Brandegee	x	x				Ar, Arb	T	N	x
Cyperaceae Juss., 1789	<i>Cyperus giganteus</i> Vahl			x	x		Hi	D	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Desmodium incarnum</i> (Sw.) DC.				x		Hi	T	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Desmodium scorpiurus</i> (Sw.) Poir.				x		Hi	T	N	x
Asteraceae, Borcht. & J. Presl, 1820	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.				x	LR (lc).	Hi	D	N	x
Pontederiaceae Kunth, 1815	<i>Eichornia crassipes</i> (Mart.) Solms				x		Hi	D	Ex	x
Arecaceae Borcht. & J. Presl, 1820	<i>Eleocharis guineensis</i> Jacq.		x			LR (lc).	Ar	T	Ex	x
Cyperaceae Juss., 1789	<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.				x	LR (lc).	Hi	D	N	x
Cyperaceae Juss., 1789	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.				x	LR (lc).	Hi	D	N	NCh
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Entada polystachya</i> (L.) DC.		x				Arb, Tr	T	?	x

Familia	Especie	M	SI	T	PI	Estatus de protección	Forma de vida	Habitat	Distribución	Registro
Moraceae Griseb., 1835	<i>Ficus maxima</i> Mill.		x				Ar, Ept	T	N	x
Apocynaceae Juss., 1789	<i>Funastrum clavatum</i> (Jacq.) Schltr.			x	x		Hi, Tr	D, T	N	x
Malvaceae Juss., 1789	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.		x				Ar, Arb	D, T	N	x
Malvaceae Juss., 1789	<i>Hampea trilobata</i> Standl.		x				Ar, Arb	T	En	x
Borraginaceae Juss., 1789	<i>Heliotropium indicum</i> L.				x		Hi	D	N	x
Pontederiaceae Kunth, 1815	<i>Heteranthera limosa</i> (Sw.) Willd.				x		Hi	D	N	x
Malvaceae Juss., 1789	<i>Hibiscus pernambucensis</i> Arruda	x					Ar, Arb	T	?	?
Poaceae Barnhart, 1895	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees				x		Hi	D	N	?
Euphorbiaceae Juss., 1789	<i>Hippomane mancinella</i> Arruda	x					Ar	T	N	?
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.			x			Ar, Arb	T	N	?
Convolvulaceae, Juss. 1789	<i>Ipomoea alba</i> L.				x		Hi	T	N	?
Convolvulaceae, Juss. 1789	<i>Ipomoea quamoclit</i> L.				x		Hi	T	N	x
Malvaceae Juss., 1789	<i>Kosteletzkya depressa</i> (L.) O.J. Blanch, Fryxell & D.M.				x		Hi	D	N	x
Combretaceae R. Br., 1810	<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F. Gaertn.	x	x			A, LR (lc).	Ar, Arb	D, T, S	N	x
Araceae	<i>Lemna minor</i> L.				x	LR (lc).	Hi	D	?	x
Onagraceae	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H. Raven				x	LR (lc).	Hi	D, S	N	x
Cucurbitaceae Juss., 1789	<i>Luffa operculata</i> (L.) Cogn.				x		Hi	T	N	x
Malvaceae Juss., 1789	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.		x				Ar, Arb	D, T	N	x
Asteraceae, Burch. & J. Presl, 1820	<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.				x		Hi	T	N	x
Asteraceae, Burch. & J. Presl, 1820	<i>Mikania micrantha</i> Kunth			x			Hi	T	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Mimosa pudica</i> L.				x	LR (lc).	Hi	T	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Neptunia oleracea</i> Lour				x	LR (lc).	Hi	T	N	x
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea ampla</i> (Salisb.) DC.				x		Hi	D	N	x
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea odorata</i> Aiton				x	LR (lc).	Hi	D	N	?
Malvaceae Juss., 1789	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	x	x				Ar	D	N	x
Poaceae Barnhart, 1895	<i>Panicum maximum</i> Jacq.				x		Hi	T	N	?
Poaceae Barnhart, 1895	<i>Paspalum conjugatum</i> P.J. Bergius				x	LR (lc).	Hi	T	N	x
Poaceae Barnhart, 1895	<i>Paspalum virgatum</i> L.				x		Hi	D, T	N	x
Passifloraceae Juss. ex Rousset	<i>Passiflora foetida</i> L.			x	x		Hi	D, T	N	x
Passifloraceae Juss. ex Rousset	<i>Passiflora sexocellata</i> Schindl.			x			Hi	T	N	x
Sapindaceae Juss., 1789	<i>Paullinia pinnata</i> L.		x	x	x		Hi, Tr	D, T	N	x
Verbanaceae	<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene				x	LR (lc).	Hi	D, T	N	x
Phyllanthaceae Martinov	<i>Phyllanthus elstae</i> Urb.			x	x		Ar, Arb	T	N	x
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i> L.				x	LR (lc).	Hi	D	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.				x		Ar, Arb	T	N	x
Rhinophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i> L.	x	x			A, LR (lc).	Ar	D, T, S	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Rhynchosia reniformis</i> DC.				x		Hi		?	x
Arecaceae Burch. & J. Presl, 1820	<i>Sabal mexicana</i> Mart.	x	x				Ar	D, T	En	x
Aizoaceae Martinov	<i>Sesuvium maritimum</i> (Waltz) Britton, Stearns & Poggenb.			x			Hi	T	N	?
Smilacaceae Vent.	<i>Smilax lasioneura</i> Hook.				x		Hi	T	N	?
Solanaceae Juss.	<i>Solanum americanum</i> Mill.			x			Hi	T	N	x
Solanaceae Juss.	<i>Solanum hirtum</i> Vahl				x		Hi		?	?
Solanaceae Juss.	<i>Solanum incanum</i> L.				x		Hi		?	?

Familia	Especie	M	SI	T	PI	Estatus de protección	Forma de vida	Habitat	Distribución	Registro
Solanaceae Juss.	<i>Solanum myriacanthum</i> Dunal				x		Hi	T	N	x
Solanaceae Juss.	<i>Solanum nigrum</i> L.			x			Hi	T	N	x
Boraginaceae Juss., 1789	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.		x				Hi	T	N	x
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.			x		LR (lc)	Hi	D, S	N	x
Fabaceae Lindl., 1836	<i>Zyglia conzatti</i> (Standl.) Britton & Rose	x	x		x		Ar, Arb	D, T	N	x

APÉNDICE 3/ APPENDIX 3



Curvas de acumulación de especies del manglar, selva inundable, tular y pastizal inundable en el SHC.

Accumulation curves species of mangroves, freshwater swamp, freshwater marsh and flooded grassland in the SHC

APÉNDICE 4/ APPENDIX 4

Tabla A

Densidad, densidad relativa, frecuencia, frecuencia relativa, área basal, dominancia relativa y el índice de valor de importancia en el manglar y selva inundable del Sistema de Humedales el Castaño

Table A

Density, relative density, frequency, relative frequency, basal area, relative dominance and importance value index in the mangrove and freshwater swamp of the El Castaño Wetlands System

Humedales/especies	Densidad Ind ha ⁻¹	Densidad relativa (%)	Frecuencia	Frecuencia relativa (%)	Área basal m ² ha ⁻¹	Dominancia Relativa (%)	IVI
Manglar							
<i>Laguncularia racemosa</i>	994.40	51.11	1.00	35.21	6.47	31.59	117.91
<i>Rhizophora mangle</i>	684.80	35.20	0.96	33.80	9.66	47.14	116.14
<i>Avicennia germinans</i>	152.00	7.81	0.32	11.27	2.92	14.26	33.34
<i>Pachira aquatica</i>	73.60	3.78	0.20	7.04	0.53	2.58	13.41
<i>Sabal mexicana</i>	6.40	0.33	0.12	4.23	0.55	2.69	7.24
<i>Zygia conzattii</i>	16.80	0.86	0.12	4.23	0.09	0.44	5.53
<i>Conocarpus erectus</i>	16.00	0.82	0.08	2.82	0.16	0.78	4.42
<i>Cynometra oaxacana</i>	1.60	0.08	0.04	1.41	0.11	0.52	2.01
Total	1945.60	100	2.84	100	20.50	100	300
Selva Inundable							
<i>Pachira aquatica</i>	2974	91.34	1.00	25.64	19.91	84.23	201.21
<i>Rhizophora mangle</i>	100.00	3.07	0.80	20.51	2.46	10.41	34.00
<i>Zygia conzattii</i>	114.00	3.50	0.80	20.51	0.25	1.08	25.09
<i>Cynometra oaxacana</i>	22.00	0.68	0.40	10.26	0.23	0.96	11.89
<i>Sabal mexicana</i>	10.00	0.31	0.30	7.69	0.44	1.88	9.88
<i>Tabebuia rosea</i>	16.00	0.49	0.30	7.69	0.04	0.19	8.37
<i>Laguncularia racemosa</i>	14.00	0.43	0.10	2.56	0.26	1.09	4.08
<i>Ficus maxina</i>	4.00	0.12	0.10	2.56	0.02	0.08	2.76
<i>Guazuma ulmifolia</i>	2.00	0.06	0.10	2.56	0.02	0.10	2.72
Total	3256	100	3.90	100	23.64	100	300

APÉNDICE 4/ APPENDIX 4

Tabla B

Frecuencia, frecuencia relativa, cobertura, cobertura relativa y el índice de valor de importancia en el tular del Sistema de Humedales el Castaño

Table B

Frequency, relative frequency, coverage, relative coverage and the importance value index in freshwater marsh of the El Castaño Wetlands System

Tular	Frecuencia	Frecuencia relativa (%)	Cobertura	Cobertura relativa (%)	IVI
<i>Typha domingensis</i>	0.9	42.45	0.43	42.66	85.12
<i>Sesuvium maritimum</i>	0.2	9.43	0.1	10.33	19.76
<i>Acrostichum aureum</i>	0.17	8.02	0.08	8.34	16.36
<i>Cynanchum angustifolium</i>	0.15	7.08	0.05	5.1	12.17
<i>Solanum americanum</i>	0.18	8.49	0.03	2.75	11.24
<i>Crinum americanum</i>	0.15	7.08	0.03	2.75	9.83
<i>Cyperus giganteus</i>	0.1	4.72	0.03	2.75	7.47
<i>Funastrum clausum</i>	0.1	4.72	0.03	2.75	7.47
<i>Passiflora foetida</i>	0.04	1.89	0.03	3.27	5.16
<i>Phyllanthus elsiae</i>	0.04	1.89	0.03	2.75	4.64
<i>Mikania micrantha</i>	0.03	1.42	0.03	2.75	4.17
<i>Passiflora sexocellata</i>	0.02	0.94	0.03	2.75	3.7
<i>Brachiaria decumbens</i>	0.01	0.47	0.03	2.75	3.23
<i>Inga laurina</i>	0.01	0.47	0.03	2.75	3.23
<i>Paullinia pinnata</i>	0.01	0.47	0.03	2.75	3.23
<i>Solanum nigrum</i>	0.01	0.47	0.03	2.75	3.23
Total	2.12	100	1	100	200

APÉNDICE 4/ APPENDIX 4

Tabla C

Frecuencia, frecuencia relativa, cobertura, cobertura relativa y el índice de valor de importancia en el pastizal inundable del Sistema de Humedales el Castaño

Table C

Frequency, relative frequency, coverage, relative coverage and the importance value index in flooded grassland of the El Castaño Wetlands System

Pastizal Inundable	Frecuencia	Frecuencia relativa (%)	Cobertura	Cobertura relativa (%)	IVI
<i>Paspalum conjugatum</i>	0.89	14.57	0.07	7.00	21.57
<i>Solanum hirtum</i>	0.55	9.00	0.05	4.62	13.62
<i>Brachiaria decumbens</i>	0.01	0.16	0.12	12.16	12.32
<i>Phyla nodiflora</i>	0.43	7.04	0.04	4.35	11.39
<i>Mimosa pudica</i>	0.52	8.51	0.02	2.26	10.78
<i>Ambrosia peruviana</i>	0.50	8.18	0.02	1.65	9.84
<i>Cynodon dactylon</i>	0.30	4.91	0.02	2.14	7.05
<i>Solanum myriacanthum</i>	0.11	1.80	0.05	5.20	7.00
<i>Neptunia oleracea</i>	0.11	1.80	0.04	3.84	5.64
<i>Eclipta prostrata</i>	0.29	4.75	0.01	0.84	5.58
<i>Eichornia crassipes</i>	0.07	1.15	0.04	4.34	5.49
<i>Mikania cordifolia</i>	0.01	0.16	0.05	5.21	5.37
<i>Aniseia martinicensis</i>	0.23	3.76	0.01	1.47	5.23
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	0.26	4.26	0.01	0.83	5.08
<i>Kosteletzkya depressa</i>	0.13	2.13	0.02	2.47	4.60
<i>Cynanchum angustifolium</i>	0.17	2.78	0.02	1.72	4.50
<i>Paspalum virgatum</i>	0.07	1.15	0.03	3.15	4.30
<i>Heteranthera limosa</i>	0.06	0.98	0.03	2.69	3.67
<i>Croton argenteus</i>	0.16	2.62	0.01	0.91	3.53
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0.14	2.29	0.01	1.22	3.51
<i>Ludwigia octovalvis</i>	0.13	2.13	0.01	0.77	2.90
Resto de las especies	1.10	17.98	0.36	31.89	49.93
Total	6.11	100.00	1.00	100.00	200.00

Capítulo III

**Productividad y almacenes de carbono en el Sistema de Humedales El Castaño,
en la Reserva de Biosfera La Encrucijada**

**Enviado para su publicación a la revista Botanical Sciences
Formerly Boletín de la Sociedad Botánica de México.**

Capítulo III – Artículo II

1 **Productividad y almacenes de carbono en el Sistema de Humedales El Castaño, en la**

2 **Reserva de Biosfera La Encrucijada**

3 **Productivity and carbon stores in the Sistema de Humedales El Castaño Wetland, in the La**

4 **Encrucijada Biosphere Reserve**

5 Matilde Rincón-Pérez¹, Dulce Infante-Mata^{1*}, María Elizabeth Hernández-Alarcón², Patricia
6 Moreno-Casasola² y Everardo Barba Macías³.

7
8 ¹Manejo Sustentable de Cuencas y Zonas Costeras. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera
9 Antiguo Aeropuerto km 2.5 s/n Tapachula, México.

10 ²Red de Ecología Funcional, Red de Manejo Biotecnológico de Recursos. Instituto de Ecología
11 A.C. Xalapa, Veracruz, México.

12 ³Manejo Sustentable de Cuencas y Zonas Costeras. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera a
13 Reforma, km 15.5 s/n Ra. Guineo 2da Sección. C.P. 86280 Villahermosa, Tabasco, México.

14 Autor de correspondencia: dulce.infante@gmail.com*

15 **Título corto:** Productividad y almacenes de carbono en los humedales de La Encrucijada.

16 **Contribución de los autores**

17 Matilde Rincón-Pérez (ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8509-3469>) diseño del estudio,

18 trabajo de campo, análisis e interpretación de datos, escritura del manuscrito; Dulce María

19 Infante-Mata (<http://orcid.org/0000-0001-7715-1569>), María Elizabeth Hernández-Alarcón

20 (ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1285-632X>), Patricia Moreno-Casasola (ORCID:

21 <https://orcid.org/0000-0003-0468-0851>) diseño del estudio, análisis e interpretación de datos;

22 Everardo Barba Macías (<https://orcid.org/0000-0001-7263-8941>) interpretación de datos.

23 **Abstract**

24 **Background:** Coastal wetlands are the most productive ecosystems and are key to mitigating
25 climate change. The study of productivity, the flow, and stores of carbon are important to
26 understand its operation.

27 **Questions and/or hypotheses:** What is the productivity and the annual carbon flux in the
28 Sistema de Humedales El Castaño (SHC)? What is the relationship between productivity and the
29 environmental gradient that exists in the SHC ?, How much carbon is stored in the wetlands of
30 the SHC? Hypothesis: 1) Productivity and carbon flux will be higher in the herbaceous wetland,
31 2) Productivity will be related to hydrological conditions and interstitial salinity that the
32 environmental gradient in the SHC will have, 3) Tree wetlands will have a greater carbon stored
33 than herbaceous.

34 **Study site and dates:** Sistema de Humedales El Castaño, Chiapas. October 2016 - September
35 2017.

36 **Methods:** To know the productivity and carbon flux, five sampling units were established in the
37 mangrove, two in the swamp forest and two in freshwater marshes. In each plot, productivity was
38 measured as litterfall each month for one year. At three sampling sites in each wetland, the
39 aboveground and underground carbon storage was determined.

40 At three sampling sites in the above wetlands, plus floodplain, the aboveground and underground
41 carbon storage was determined.

42 **Results:** The productivity, the flow and the carbon store of the herbaceous and arboreal wetlands
43 were similar.

44 **Conclusions:** The productivity and carbon flux is similar in the arboreal and herbaceous
45 wetlands and is related to the environmental gradient defined by the salinity, hydroperiod and
46 vegetation characteristics. All wetlands in the system have the same carbon storage capacity.

47 **Keywords:** biomass, blue carbon, carbon flux, litterfall, RAMSAR 815, tropical peatlands.

48 **Resumen**

49 **Antecedentes:** Los humedales costeros son los ecosistemas más productivos y son clave para la
50 mitigación del cambio climático. El estudio de la productividad, el flujo y almacenes de carbono
51 son importantes para comprender su funcionamiento.

52 **Preguntas y/o hipótesis:** ¿Cuál es la productividad y flujo de carbono anual en el Sistema de
53 Humedales El Castaño (SHC)?, ¿Cuál es la relación entre la productividad y el gradiente
54 ambiental que existe en el SHC?, ¿Cuánto carbono existe almacenado en los humedales del
55 SHC? Hipótesis: 1) La productividad y el flujo de carbono será mayor en el humedal herbáceo, 2)
56 La productividad se relaciona con las condiciones hidrológicas y con la salinidad intersticial que
57 definen el gradiente ambiental en el SHC, 3) Los humedales arbóreos tendrán un mayor almacén
58 de carbono que los herbáceos.

59 **Sitio de estudio y fechas:** Sistema de Humedales El Castaño, Chiapas. Octubre 2016 a
60 septiembre 2017.

61 **Métodos:** Para conocer la productividad y flujo de carbono se establecieron cinco unidades de
62 muestreo en el manglar, dos en la selva inundable y dos en el tular. En cada parcela se midió la
63 productividad como caída de hojarasca cada mes por un año. En tres sitios de muestreo de los
64 humedales anteriores, más el pastizal inundable, se determinó el almacén de carbono aéreo y
65 subterráneo.

66 **Resultados:** La productividad, flujo y el almacén de carbono de los humedales herbáceos y
67 arbóreos fueron similares.

68 **Conclusiones:** La productividad y flujo de carbono es similar en los humedales arbóreos y
69 herbáceos y se relaciona con el gradiente ambiental definido por la salinidad, hidroperiodo y

70 características de la vegetación. Todos los humedales del sistema tienen potencialmente la misma
71 capacidad de almacenamiento de carbono.

72 **Palabras clave:** biomasa, carbono azul, flujo de carbono, hojarasca, RAMSAR 815, turberas
73 tropicales.

74 Los humedales costeros son los ecosistemas más productivos del planeta, y tienen un papel
75 fundamental en el ciclo del carbono (Pant *et al.* 2003, Pendleton *et al.* 2012, Phillip 2018). Son
76 considerados clave para la mitigación ante el cambio climático (Donato *et al.* 2011, IPCC 2014).

77 La capacidad de las plantas de transformar la energía solar a biomasa vegetal a través de la
78 fotosíntesis se conoce como productividad primaria neta (PPN) y representa la entrada del
79 carbono atmosférico al ecosistema. La PPN es una variable ecológica de la condición de los
80 ecosistemas y sus procesos como el almacenamiento y flujo de carbono (Meentemeyer *et al.*
81 1982, Schlesinger 2013).

82 El carbono que se encuentra en los humedales costeros puede ser producido por el mismo
83 ecosistema -carbono autóctono- o puede llegar de otras fuentes -carbono alóctono- (Alongi 2011).

84 La cantidad de carbono de un humedal es el resultado de la acumulación de carbono generada por
85 la fotosíntesis, que se refleja en la PPN, más la acumulación de carbono alóctono, menos la
86 descomposición de la materia orgánica en el suelo. Este último proceso en los humedales se
87 relaciona con menores tasas de descomposición ya que la humedad y la inundación, favorecen
88 las condiciones anóxicas, permitiendo que el carbono en el suelo sea almacenado por largos
89 periodos en grandes cantidades y evitando que sea liberado a la atmósfera como ocurre en los
90 ecosistemas terrestres (Chmura *et al.* 2003).

91 A través de la PPN se puede conocer la biomasa y determinar el flujo de carbono (Brown &
92 Lugo, 1984). La biomasa de la hojarasca en la vegetación arbórea y la biomasa aérea en la
93 vegetación herbácea, son componentes de la PPN, y responde a las condiciones ambientales
94 como la precipitación y el hidroperiodo (Meentemeyer *et al.* 1982, Mitsch & Gosselink, 2007),
95 que permiten entender los procesos del flujo de carbono.

96 Los almacenes de carbono en los humedales se encuentran en dos componentes: 1) el
97 componente aéreo que incluye la biomasa aérea, viva o muerta, de la vegetación arbórea y
98 herbácea (hojas, troncos, tallos y ramas) y 2) el componente subterráneo, integrado por la
99 biomasa de las raíces y el carbono de la materia orgánica del suelo (Mcleod *et al.* 2011). Los
100 flujos de carbono dependen de la caída y descomposición de la hojarasca (humedales arbóreos) y
101 biomasa aérea (humedales herbáceos), exportación/importación de carbono disuelto en agua y la
102 emisión de gases como bióxido de carbono y metano (Herrera-Silveira *et al.* 2016, Hernández &
103 Moreno-Casasola 2018).

104 La capacidad de secuestro y almacenamiento de carbono varía entre los humedales en relación
105 a la interacción que tienen los factores ambientales (parámetros fisicoquímicos del agua y suelo),
106 el hidroperiodo (tiempo, nivel y frecuencia de inundación) y la vegetación (estructura,
107 composición y diversidad) (Mitsch & Gosselink 2007, Twilley *et al.* 2017).

108 El estudio de la PPN, es la base para entender el flujo y capacidad de almacenamiento de
109 carbono, para conocer las estimaciones globales de carbono, para la evaluación de impactos
110 naturales y antrópologicos y para facilitar la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas
111 como los humedales costeros (Twilley *et al.* 2017).

112 Las estimaciones de los almacenes de carbono varían enormemente y son frecuentemente
113 discutidas debido a que los métodos para su determinación son diferentes. De igual forma no para
114 todos los humedales costeros se tiene el mismo esfuerzo para conocer el carbono almacenado y
115 los flujos, y más escasos aún estudios que tengan una aproximación a nivel sistema. En México
116 hay dos trabajos que integran la información generada sobre almacenes y flujos de carbono,
117 Herrera *et al.* (2016) para los manglares y Hernández & Moreno-Casasola (2018), para los
118 humedales de agua dulce. Una de las conclusiones de ambas recopilaciones es la necesidad de
119 generar más información con diferentes enfoques que permitan contribuir en las decisiones de
120 manejo para disminuir la vulnerabilidad ante el cambio climático.

121 En Chiapas, y en específico en la Reserva de la Biosfera la Encrucijada (REBIEN), hay varios
122 estudios que abordan el tema de carbono. El trabajo de Adame *et al.* (2015) compara el almacén
123 de carbono en tres tipos de humedales: manglar, selva inundable y tular, en el que los humedales
124 arbóreos tienen un mayor almacén de carbono total. Adame *et al.* (2016) evaluaron los cambios
125 de las tasas de descomposición de la materia orgánica en el último siglo y encontraron que la
126 descomposición en las selvas inundables y tulares presentaron mayor variación que en los
127 manglares, y sugiere que esto se debe al incremento de oxígeno en la matriz del suelo durante la
128 temporada de seca, la frecuencia de incendios y el enriquecimiento de nutrientes por las
129 actividades agrícolas en la parte alta. No existen trabajos que reporten los flujos de carbono de
130 manera directa. Sin embargo Orihuela *et al.* (2004) evaluaron los flujos de energía y
131 determinaron el flujo de carbono a partir de la productividad de la hojarasca, y Tovilla-Hernández
132 & Romero-Berny (2015), cuantifican la producción de hojarasca del manglar que se puede
133 utilizar para estimar el flujo de carbono.

134 En este contexto, surgen preguntas con respecto a la productividad, flujo y almacenes de
135 carbono en el Sistema de Humedales el Castaño en la REBIEN, ¿Cuál es la productividad y flujo
136 de carbono anual en el SHC?, ¿Cuál es la relación entre la productividad y el gradiente ambiental
137 que existe en el SHC?, ¿Cuánto carbono existe almacenado en los humedales que integran el
138 SHC? Por lo que el objetivo fue estimar la productividad (hojarasca para la vegetación arbórea y
139 biomasa aérea, para la vegetación herbácea), flujo y almacenes de carbono en el SHC y su
140 relación con el gradiente ambiental. Las hipótesis planteadas fueron: 1) La productividad
141 (hojarasca y biomasa aérea) y el flujo de carbono será mayor en el humedal herbáceo en relación
142 a los humedales arbóreos, ya que en los humedales arbóreos la biomasa de la hojarasca representa
143 solo entre el 4-6 % de la biomasa que producen, 2) La productividad se relaciona con los cambios
144 en el hidropериодо y con la salinidad intersticial que definen el gradiente ambiental en el SHC, 3)
145 Los humedales arbóreos tendrán un mayor almacén de carbono que los herbáceos, por la
146 composición del tejido de los árboles que la hacen más resistente y generan mayor biomasa que
147 las especies herbáceas, lo que se reflejara en un mayor almacén de carbono en el suelo.

148 **Materiales y métodos**

149 *Sitio de estudio.* El Sistema de Humedales El Castaño se ubica en la planicie costera del Pacífico
150 Sur de Chiapas, forma parte de la zona núcleo de la REBIEN, que es reconocida a nivel
151 internacional como sitio RAMSAR 815 y reserva de la biosfera del programa MAB (Figura 1).
152 Se encuentra dentro de la región hidrológica prioritaria para la conservación 32, de acuerdo a la
153 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (SEMARNAP
154 1999, Tovilla *et al.* 2007). Los ríos que desembocan al sistema son San Nicolás, Sesecapa, Madre
155 Vieja y Bonanza-Camargo. El clima es del tipo Am cálido-húmedo, con abundantes lluvias en
156 verano (García 2004), precipitación anual de 1567 mm y temperatura media anual de 28.2°C con

157 un mínimo de 19.2 °C y un promedio anual máximo de 36.5 °C (CONAGUA-SMN- estación
158 7344 1982–2015). La vegetación está formada por la selva baja caducifolia, vegetación de dunas
159 costeras, palmares, tulares, manglares, selvas inundables (zapotonales), vegetación flotante y
160 subacuáticas (Miranda & Hernández 1963, Breedlove 1981, Rzedowski 2006), así como potreros
161 inundables (Rincón-Pérez *et al.* 2020) y cultivos diversos. En el área de estudio se encuentran tres
162 tipos de humedales naturales: manglar, selva inundable y tular, y un humedal modificado para el
163 uso ganadero denominado pastizal inundable.

164 **Figura 1.** Área de estudio, Sistema de Humedales El Castaño, Chiapas, México.

165 *Productividad (hojarasca y biomasa aérea) y flujo de carbono.* Para la estimación de la
166 productividad se establecieron nueve unidades de muestreo (UM) permanentes. En cada UM se
167 establecieron cinco parcelas, en total 45. Las parcelas de los humedales arbóreos fueron
168 circulares de 12.6 m de radio y en el humedal herbáceo las parcelas fueron rectangulares de 25 x
169 20 m cada una, en ambos casos en total 2500 m². En cada parcela se caracterizó la vegetación
170 (Moreno-Casasola & Warner 2009); mensualmente de octubre de 2016 a septiembre de 2017 se
171 midió en cada parcela el nivel de inundación para conocer el hidropериodo (Yetter 2004, Peralta
172 *et al.* 2009), la salinidad intersticial del agua (Infante-Mata *et al.* 2009) y el potencial redox del
173 suelo (López-Rosas & Tolome 2009).

174 Con base en los resultados de la caracterización de la vegetación se identificaron tres
175 asociaciones de manglar por la dominancia de las especies. En el manglar dominado por
176 *Laguncularia racemosa* - *Rhizophora mangle* se ubicaron tres UM, en el manglar dominado por
177 *L. racemosa* - *Avicennia germinans* una UM y una en el manglar dominado por *R. mangle*; en la

178 selva inundable dominada por *Pachira aquatica* se establecieron dos UM y dos en el tular
179 dominado por *Typha domingensis*.

180 En los humedales arbóreos, en cada parcela se instalaron cuatro trampas para la hojarasca de
181 forma circular con un área de 0.21 m² cada una, siguiendo el método utilizado por Infante-Mata
182 *et al.* (2011). En total se instalaron 136 trampas distribuidas en el manglar dominado por *L.*
183 *racemosa* - *R. mangle* (60 trampas), en el manglar dominado por *L. racemosa* - *A. germinans*
184 (20), en el manglar dominado por *R. mangle* (20) y en la selva inundable (36). Mensualmente la
185 hojarasca fue colectada de octubre de 2016 a septiembre de 2017. En el humedal herbáceo se
186 utilizó el método de cosecha (Adame *et al.* 2015). En octubre de 2016 al inicio del experimento
187 en las parcelas se eliminó toda la vegetación del suelo en un área de 5 x 6 m y se establecieron
188 subparcelas de 0.3 x 0.3 m, en total 480, cada mes se cortó la vegetación de cuatro subparcelas a
189 partir de noviembre de 2016 a septiembre de 2017. El material colectado (hojarasca y biomasa
190 aérea) fue secado a 60 °C en una secadora de herbarios hasta alcanzar un peso constante (3-6
191 días) medido en una balanza digital con precisión de 0.1 g marca Beuer. Posteriormente se
192 determinó la biomasa y para obtener el carbono se multiplicó por 0.45 que es el factor de
193 conversión para obtener el contenido de carbono usado por Kauffman *et al.* (2013).

194 *Almacenes de carbono.* Se establecieron 12 sitios de muestreo, tres en cada humedal (manglar,
195 selva inundable, tular y pastizal inundable), en los que se estimó el almacén de carbono aéreo
196 (tronco, ramas y hojarasca) y subterráneo (raíces y suelo). En el caso de los humedales arbóreos
197 se obtuvo el Valor de Importancia Relativa (VIR) de las especies a partir de la frecuencia,
198 densidad y dominancia.

199 *Almacén de carbono-aéreo*. Para este componente se consideró el material vegetal vivo. Para
 200 estimar la biomasa aérea (BA) en la vegetación arbórea se establecieron parcelas circulares de
 201 12.6 m de radio (500 m²), tres en el manglar y tres en la selva inundable. En cada parcela se
 202 identificó la especie y se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos mayores
 203 a 2.5 cm (Rincón-Pérez *et al.*2020). La biomasa de cada individuo se obtuvo a través de
 204 ecuaciones alométricas que han sido utilizadas para las especies dominantes en el sitio por
 205 Adame *et al.* (2015); para especies no dominantes se utilizó la ecuación general sugerida por el
 206 IPCC (2003) (Cuadro 1).

207 **Cuadro 1.** Ecuaciones alométricas utilizadas para calcular la biomasa aérea (kg) de las especies
 208 arbóreas dominantes en los manglares y selvas inundables en la costa de Chiapas. Biomasa aérea
 209 (BA) y diámetros a la altura del pecho (DAP).

Especie	Ecuación	Autor
<i>Rhizophora mangle</i>	$BA = 0.1282 \times DAP^{2.6}$	Fromard <i>et al.</i> 1998
<i>Avicennia germinans</i>	$BA = 0.140 \times DAP^{2.4}$	Fromard <i>et al.</i> 1998
<i>Laguncularia racemosa</i>	$BA = 0.1023 \times DBH^{2.5}$	Fromard <i>et al.</i> 1998
<i>Pachira sp.*</i>	$\ln BA = -2.514 + 2.295 \times \ln DAP$	Van Breugel <i>et al.</i> 2011
<i>Otras especies</i>	$BA = \text{Exp}(-2.289 + 2.649 * \ln DAP - 0.021 * \ln DAP^2)$	IPCC 2003

210 * Esta ecuación originalmente es utilizada para *Pachira sessilis*

211 Para la vegetación herbácea (el tular y el pastizal inundable) se cosechó por sitio dos cuadros de
 212 vegetación de 1 m². En total 12 (seis en el tular y seis en el pastizal). El material cosechado fue
 213 secado a 60 °C hasta alcanzar peso constante (4 a 6 días). Se pesó con una balanza digital con
 214 precisión de 0.1 g marca Beuer.
 215

216 *Almacén de carbono-subterráneo (raíces)*. Para la cuantificación de la biomasa subterránea de
217 raíces finas (< 0.5 cm diámetro) se utilizó un núcleo de PVC de 10.16 cm de diámetro y 30 cm de
218 altura (volumen 2432.2 cm³) que fue introducido en el suelo. En total se colectaron 12 muestras,
219 tres por cada humedal. Las muestras extraídas se trasladaron en bolsas cerradas, una vez en
220 laboratorio cada una de las muestras se lavó varias veces con agua para retirar el sedimento y al
221 final se tamizó con una malla con apertura de 1 mm. Las raíces obtenidas por muestra fueron
222 puestas en la secadora a 60 °C (2 a 4 días) hasta obtener un peso constante.

223 El contenido de carbono en ambos almacenes -el aéreo y el subterráneo- se calculó a partir de la
224 biomasa obtenida, considerando el factor de conversión 0.45 usado por Kauffman *et al.* (2013).

225 *Almacén de carbono-suelo*. Por cada tipo de humedal se establecieron tres sitios de muestreo,
226 para un total de 12. En cada sitio se tomaron dos perfiles de suelo, uno se procesó para obtener la
227 densidad aparente y el otro para obtener el contenido de carbono. Los perfiles se extrajeron con
228 una barrena de media caña que es una cámara semicilíndrica de acero de 6.4 cm de diámetro, por
229 100 cm de largo y los tubos de extensión de 1 m para alcanzar mayor profundidad. La
230 profundidad de cada perfil fue de 150 a 180 cm, excepto para el pastizal inundable en donde la
231 profundidad del perfil fue de 30 cm. Cada perfil fue segmentado cada 10 cm y se colocó en
232 bolsas de plástico para trasladarse al laboratorio (Vane *et al.* 2013, Nikitina *et al.* 2014). Para
233 obtener el carbono, las muestras se secaron a temperatura ambiente hasta alcanzar peso constante
234 (2 a 4 días). En algunos casos fue necesario usar una secadora a no más de 40 °C, por las
235 condiciones de humedad ambiental, la muestra fue molida con un mortero hasta obtener un polvo
236 fino, y usando un analizador Rock-Eval 6 por pirolisis se obtuvo el carbono orgánico total
237 sumando el carbono liberado como hidrocarburo, CO y CO₂ utilizando detectores FID e IR
238 (Behar *et al.* 2001, Newell *et al.* 2016).

239 Para determinar la densidad aparente se consideró el volumen de cada segmento de 10 cm de
240 los perfiles como una muestra, que fue secada a 105 °C de 2 a 4 días hasta alcanzar peso
241 constante. La densidad se calculó utilizando la fórmula:

242 $D = \frac{\text{el peso seco (g)}}{\text{volumen de la muestra (cm}^3\text{)}}$. Donde D= densidad aparente.

243 El almacén de carbono del suelo (Mg ha^{-1}) se calculó multiplicando el carbono obtenido por
244 densidad aparente, por el volumen por capa ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$) (Agus *et al.* 2011).

245 *Almacén de carbono total.* El almacén total de cada humedal fue calculado sumando el carbono
246 aéreo, el subterráneo de las raíces y el suelo. Se cuantificó a tres profundidades: 30, 100 y 180
247 cm. Para los primeros 30 cm del suelo se compararon los cuatro tipos de humedales (el manglar,
248 la selva inundable, el tular y el pastizal inundable). En las siguientes profundidades no se
249 comparó el pastizal inundable, el suelo estaba demasiado duro debido a la compactación y no fue
250 posible extraer el perfil a mayor profundidad utilizando la barrena. Se estimó el almacén de
251 carbono a 100 cm, es la profundidad del suelo recomendada por el IPCC, y la mayor parte de los
252 estudios reportan a esta profundidad, y a 180 cm fue la profundidad máxima a la que se encontró
253 materia orgánica en los tres tipos de humedales de muestreo.

254 *Análisis estadísticos.* Los análisis estadísticos se realizaron con el programa PAST
255 (Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis) V 3.2 para
256 Windows (Hammer *et al.* 2001). Se verificó la normalidad de los datos con la prueba Anderson-
257 Darling. Para las comparaciones de la productividad, se utilizaron ANOVA y para los datos que
258 no fueron normales se utilizó la prueba Kruskal-Wallis, para identificar las comunidades y
259 variables con diferencias se realizaron comparaciones múltiples de Tukey paramétrica y no
260 paramétrica. Para identificar relaciones entre las variables ambientales y la productividad se

261 utilizó la prueba de correlación de Spearman. Para identificar el ordenamiento espacial de la
262 vegetación en relación a la productividad y las variables ambientales se hizo el análisis de
263 escalamiento multidimensional no paramétrico.

264 Para comparar y detectar las diferencias de la biomasa aérea y subterránea, y los almacenes de
265 carbono en el suelo y total entre los humedales se utilizó la prueba de t-Student y Mann Whitney,
266 este último para los datos que no presentaron normalidad. Para comparar entre los cuatro tipos de
267 humedales se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) y prueba de Tukey para identificar las
268 diferencias.

269 Para conocer el ordenamiento espacial de las parcelas de estudio e identificar las variables
270 ambientales que definen el gradiente ambiental, se hizo un análisis de escalamiento
271 multidimensional no paramétrico (NMDS). Las comparaciones múltiples se realizaron con el
272 programa R (R Core Team, 2019).

273 **Resultados**

274 *Productividad (hojarasca y biomasa aérea) y flujo de carbono.* En relación a las características
275 ambientales no hay muchas diferencias entre humedales debido que los rangos de variación son
276 muy amplios, pero si hay algunas diferencias significativas. La salinidad intersticial es similar
277 entre los humedales, aunque menor en la selva inundable. El nivel y tiempo de inundación es
278 menor en la selva inundable (Cuadro 2, Figura 2 y Figura 3). Y el potencial redox se diferencia
279 de los diferentes tipos de manglar entre la selva inundable y el tular (Cuadro 2).

280

281

282

283 **Cuadro 2.** Especies dominantes y promedio anual de la salinidad del agua intersticial, nivel y
 284 tiempo de inundación, y potencial redox del suelo, en el SHC. Promedio \pm Error estándar (n),
 285 valores mínimos y máximos.

Humedal/Especies dominantes	Salinidad intersticial (ups)	Nivel de inundación (cm)	Tiempo de inundación (meses)	Redox (mV)
Manglar				
<i>L. racemosa</i> - <i>R. mangle</i>	10.56 \pm 0.94 (14)a 3.2 - 18.4	7.57 \pm 2.17 (14)a -10 - 21	8.07 \pm 0.5 (14)a 5 - 12	21.91 \pm 11.07 (14)a -45.43 - 119.23
<i>L. racemosa</i> - <i>A. germinans</i>	15.44 \pm 3.71 (5)ab 7.4 - 28.25	6.4 \pm 8.91 (5)a -20 - 35	5.6 \pm 1.66 (5)ac 1 - 11	26.23 \pm 17.2 (5)a -23.1 - 75.9
<i>R. mangle</i>	10.42 \pm 0.77 (5)ab 7.85 - 12.3	27.2 \pm 6.93 (5)a 4 - 43	10.2 \pm 1.32 (5)a 5 - 12	31.2 \pm 20.86 (5)a -24.93 - 98.73
Selva inundable				
<i>P. aquatica</i>	6.31 \pm 1.14 (8)a 3.35 - 12.45	-20.78 \pm 8.3 (9)b -50 - 16	2.22 \pm 0.74 (9)bc 0 - 6	108.4 \pm 24.34 (9)b 22.23 - 266.88
Tular				
<i>T. domingensis</i>	8.33 \pm 0.36 (10)a 6.6 - 10.4	12.05 \pm 2.75 (10)a -8 - 20	6.5 \pm 0.27 (10)a 5 - 8	132.55 \pm 10 (10)b 92.57 - 193.08

286

287 **Figura 2.** Productividad de hojarasca mensual en las asociaciones del manglar. *L. rac.* -*L.*
 288 *racemosa*, *R. man.* -*R. mangle*, *A. ger.* -*A. germinans*, Hid. Hidroperiodo.

289 **Figura 3.** Productividad de la hojarasca mensual en la selva inundable. Hid. Hidroperiodo.

290 El flujo de carbono anual resultado de la biomasa producida por la hojarasca entre los tipos de
 291 manglar es mayor en el dominado por *L. racemosa* - *R. mangle*, 6.7 Mg C ha⁻¹ año⁻¹, que en la
 292 selva inundable es de 4.93 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ (Cuadro 3). El flujo de carbono mensual mostró
 293 diferencias significativas entre los humedales (Kw = 13.0, p < 0.05) siendo mayor en la
 294 asociación de manglar de *L. racemosa* - *R. mangle* y *R. mangle*. La producción mensual de
 295 hojarasca mínima y máxima es diferente por humedal (Cuadro 4, Figura 2 y Figura 3).

296 **Cuadro 3.** Biomasa aérea ($\text{Mg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$) y flujo de carbono ($\text{Mg C ha}^{-1}\text{año}^{-1}$) en los humedales
 297 arbóreos del SHC.

Humedales	Biomasa aérea ($\text{Mg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$)	Carbono ($\text{Mg C ha}^{-1}\text{año}^{-1}$)
Manglar <i>L. racemosa</i> - <i>R. mangle</i>	14.38	6.47
Manglar <i>R. mangle</i>	14.15	6.37
Manglar <i>L. racemosa</i> - <i>A. germinans</i>	10.43	4.69
Selva inundable	10.68	4.93

298
 299 **Cuadro 4.** Producción de hojarasca mensual (mediana), producción mínima y máxima (meses)
 300 en los humedales del Castaño de octubre de 2016 a septiembre de 2017. Valores con la misma
 301 letra son estadísticamente iguales. Número de muestra 12.

Humedales	Hojarasca ($\text{g m}^{-2}\text{mes}^{-1}$)			Kruskal -Wallis
	Rango de variación mensual		Mediana mensual (RQ)	
	Mínima	Máxima		
Manglar <i>L. racemosa</i> - <i>R. mangle</i>	82.95 ± 4.75 (Enero – diciembre)	144.71 ± 11.11 (Mayo)	127.18 (27.2)a	H: 13.0 p = 0.00463
Manglar <i>R. mangle</i>	33.11 ± 2.80 (Marzo)	216.37 ± 24.4 (Abril)	116.82 (66.84)a	
Manglar <i>L. racemosa</i> - <i>A. germinans</i>	55.64 ± 9.77 (Julio)	125.64 ± 9.13 (Marzo)	82.07 (26.73)b	
Selva inundable	62.42 ± 6.84 (Julio)	118.08 ± 12.82 (Agosto)	94.67 (31.91)b	

302
 303 La biomasa aérea producida por el tular fue de $9.97 \text{ Mg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ que resultó en un flujo de
 304 carbono de $4.48 \text{ Mg C g ha}^{-1}\text{año}^{-1}$. El mayor aporte mensual se presenta en la temporada de seca
 305 en febrero ($353.63 \pm 112.9 \text{ Mg C ha}^{-1}\text{mes}^{-1}$) enero y abril, y en mayo a inicios de lluvias y en
 306 agosto, mes con disminución de lluvia, no hay aumento significativo de la biomasa aérea (Figura
 307 4).

308 **Figura 4.** Productividad de la biomasa aérea mensual en el tular. Hid. Hidroperiodo.

309 En la mayoría de los humedales la precipitación, el hidroperiodo y la productividad se
310 relacionan ($R > 0.5$, $p < 0.05$ Prueba de Spearman), excepto en el manglar dominado por *R. mangle*
311 y en un sitio de la selva inundable ($R < 0.5$, $p > 0.05$ Prueba de Spearman).

312 Los resultados del NMDS, usando distancia de Bray-Curtis con un stress de 0.1772, ordena las
313 parcelas de muestreo a lo largo del eje 1, de izquierda a derecha en un gradiente de mayor a
314 menor productividad y salinidad, con los manglares, la selva inundable y el tular, como el menos
315 productivo. Sobre el eje 2, se interpreta un gradientes de abajo hacia arriba, de menor tiempo y
316 nivel de inundación, y de mayor a menor potencial redox, con las muestras de la selva inundable
317 en la parte inferior, y el manglar y el tular en la parte superior, sobre todo éste último (Figura 5).

318 **Figura 5.** NMDS usando distancia de Bray-Curtis que muestra la relación entre los humedales y
319 las variables ambientales. Productividad (Prod), salinidad intersticial (Sal), nivel inundación
320 (Niv_Inun), tiempo de inundación (Tiem_Inun) y Potencial Redox (Redox).

321 *Valor de importancia de las especies, almacenes de carbono aéreo y subterráneo (raíces).* En los
322 humedales arbóreos (manglar) se identificaron tres especies, siendo *R. mangle* la especie
323 dominante con 126.32 % de VIR, la densidad fue de $2,327 \pm 285.27$ ind ha^{-1} , con un promedio de
324 DAP de 10.13 ± 0.25 cm. En la selva inundable se identificaron siete especies, siendo *Pachira*
325 *aquatica* la especie dominante con 197.46 % de VIR, la densidad fue de $3,940 \pm 763.15$ ind ha^{-1} ,
326 con un promedio de 8.56 ± 0.26 cm de DAP. En el humedal herbáceo (tular) la especie
327 dominante fue *Typha domingensis*, con un VIR de 135.80 % (Cuadro 5).

328

329

330 **Cuadro 5.** Densidad relativa, frecuencia relativa, dominancia relativa y valor de importancia
 331 relativa en el manglar y selva inundable del SHC.

Humedal - Especies	Frecuencia relativa (%)	Dominancia Relativa (%)	Densidad Relativa (%)	VIR (%)
Manglar				
<i>Laguncularia racemosa</i>	37.50	52.44	36.39	126.32
<i>Rhizophora mangle</i>	37.50	32.84	43.55	113.89
<i>Pachira aquatica</i>	25.00	14.73	20.06	59.79
Total	100.00	100.00	100.00	300.00
Selva Inundable				
<i>Pachira aquatica</i>	25.00	81.77	90.69	197.46
<i>Rhizophora mangle</i>	16.67	16.26	3.05	35.97
<i>Zygia conzattii</i>	16.67	1.18	4.91	22.75
<i>Tabebuia rosea</i>	16.67	0.20	0.68	17.54
<i>Sabal mexicana</i>	8.33	0.24	0.17	8.74
<i>Guazuma ulmifolia</i>	8.33	0.22	0.17	8.72
<i>Cynometra oxacana</i>	8.33	0.14	0.34	8.81
Total	100.00	100.00	100.00	300.00

332 La biomasa aérea de los humedales arbóreos es mayor que la de los herbáceos, lo que resultó en
 333 un mayor almacén de carbono. Mientras que en la biomasa subterránea, y por tanto en el almacén
 334 de carbono de las raíces, no hubo diferencias significativas entre los humedales arbóreos y
 335 herbáceos (Cuadro 6).

336 **Cuadro 6.** Almacenes de carbono (Mg C ha^{-1}) del componente aéreo y subterráneo (raíces y
 337 suelo) en los humedales arbóreos y herbáceos del SHC. Promedio \pm Error Estándar. El tamaño de
 338 la muestra es seis ($n=6$), excepto por el suelo del humedal herbáceo a 100 y 180 cm, que son tres
 339 ($n=3$).

340

341

342

Componente	Aéreo	Subterráneo (raíces)	Subterráneo suelo. Profundidad (cm)		
			30	100	180
Arbóreo	68.58 ± 20.61	2.93 ± 0.59	282.22 ± 59.92	764.77 ± 118.68	1,484.3 ± 227.65
Herbáceas	3.05 ± 1.2	2.01 ± 0.32	169.85 ± 55.08	662.8 ± 216.46	1,282.76 ± 243.52
t-Student/ Mann-Witney	t = 3.17, p = 0.009	U = 11.5, p = 0.33	t = 1.38 p = 0.19	U = 8 p = 0.89	U = 6 p = 0.51

343 Entre el manglar y la selva inundable, no hay diferencias en la biomasa área y por lo tanto
344 tampoco de carbono aéreo ($t = 0.62$, $p = 0.56$), y lo mismo ocurre con la biomasa y carbono
345 subterráneo (raíces) ($t = 0.75$, $p = 0.49$). Esto pasa también entre el tular y el pastizal inundable,
346 no hay diferencia en la biomasa, y por tanto en el carbono aéreo ($t = 1.91$, $p = 0.12$) y subterráneo
347 ($t = 1.25$, $p = 0.2$) (Cuadro 7).

348 *Almacén de carbono en el suelo.* El almacén del carbono del suelo no presentó diferencias
349 significativas entre los humedales arbóreos y herbáceos a los 30, 100 y 180 cm de profundidad
350 (Cuadro 6). También se comparó el carbono del suelo entre el manglar, la selva inundable, el
351 tular y el pastizal inundable a las mismas profundidades y no hubo diferencias significativas en
352 las tres profundidades (30 cm $F = 1.79$ $p = 0.22$, 100 cm $F = 0.86$ $p = 0.74$, 180 cm $F = 1.63$ $p =$
353 0.27) (Cuadro 7).

354 **Cuadro 7.** Almacén de carbono en suelo ($Mg\ C\ ha^{-1}$) a diferentes profundidades en el manglar, la
355 selva inundable, el tular y el pastizal inundable. Promedio ± error estándar. En todos los casos el
356 número de muestra es tres ($n=3$).

Componente/ humedal	Aéreo	Subterráneo (raíces)	Subterráneo suelo. Profundidad (cm)		
			30	100	180
Manglar	54.82 ± 13.97	2.47 ± 0.46	340.12 ± 79.11	917.64 ± 96.44	1,811.24 ± 376.77
Selva Inundable	82.34 ± 41.71	3.4 ± 1.14	224.31 ± 91.34	611.89 ± 194.29	1,172.45 ± 112.83
Tular	4.91 ± 1.91	2.38 ± 0.45	248.54 ± 84.04	662.79 ± 216.46	1,282.76 ± 243.52
Pastizal inundable	1.2 ± 0.35	1.63 ± 0.4	91.16 ± 43.77		

357 La cantidad de carbono en el suelo varía con la profundidad para cada humedal. En general en
 358 los primeros 20 cm hay una mayor cantidad de carbono, llegando a más de 200 Mg C ha⁻¹ en
 359 algunos perfiles del manglar y el tular. Después de los 20 cm disminuye y se mantiene en la
 360 mayoría de los humedales por debajo de los 100 Mg C ha⁻¹, sin embargo hay una alta variabilidad
 361 como se observa con picos en la selva inundable y el manglar que llegan a más de 250 Mg C ha⁻¹
 362 (Figura 6).

363 **Figura 6.** Perfil del almacén de carbono en suelo en el SHC. A. Pastizal Inundable, B. Tular, C.
 364 Selva Inundable, D. Manglar.

365 *Almacén de carbono total.* Comparando entre los humedales arbóreos y herbáceos a las diferentes
 366 profundidades del suelo (30, 100 y 180 cm), en el almacén de carbono total no hay diferencias
 367 significativas. De la misma forma comparando entre el manglar, la selva inundable, el tular y el
 368 pastizal inundable tampoco se encuentran diferencias (Cuadro 8 y 9).

369 **Cuadro 8.** Almacén de carbono total (Mg C ha⁻¹) en suelo a diferentes profundidades en los
 370 humedales arbóreos y herbáceos. Promedio ± error estándar (n).

Profundidad del suelo (cm)	Arbóreo	Herbáceos	t-Student/Mann-Witney
30	353.73 ± 58.08 (6)	174.91 ± 55.7 (6)	t = 2.22, p = 0.05
100	836.28 ± 113.91 (6)	670.09 ± 215.7 (3)	U = 6, p = 0.5186
180	1,555.81 ± 230.19 (6)	1,290.05 ± 242.95 (3)	U = 6, p = 0.5186

371

372

373

374 **Cuadro 9.** Almacén carbono total (Mg C ha⁻¹) en suelo a diferentes profundidades en el manglar,
 375 la selva inundable, el tular y el pastizal inundable. Promedio ± error estándar. En todos los casos
 376 el número de muestra es tres (n=3).

Profundidad de suelo (cm)	Manglar	Selva Inundable	Tular	Pastizal Inundable	ANOVA
30	397.41 ± 90.82	310.05 ± 81.91	255.84 ± 83.88	93.98 ± 43.9	F = 1.19 P = 0.36
100	974.94 ± 104.14	697.63 ± 186.58	670.09 ± 215.7		F = 0.92 P = 0.44
180	1,853.43 ± 398.08	1,258.19 ± 131.17	1,290.05 ± 242.95		F = 2.72 P = 0.11

377

378 **Discusión**

379 La mayor productividad de la hojarasca se obtuvo en el manglar, en específico en el dominado
 380 por *L. racemosa-R. mangle* y el monodominante de *R. mangle*. La productividad del tular fue
 381 similar a la del manglar de *L. racemosa-A. germinans* y la selva inundable. Por lo que la
 382 productividad del humedal herbáceo, el tular, no superó a los humedales arbóreos como se
 383 esperaba, por lo que la primera hipótesis no es aceptada. La productividad de la hojarasca de las
 384 especies arbóreas del manglar y selva inundable, que representa menos del 10 % de la
 385 productividad aérea (Fromard *et al.* 1998), es similar al 100 % de la productividad de la biomasa
 386 área del tular que son herbáceas. Y esto tiene que ver con la fenología, es decir la forma en que
 387 las especies de cada humedal responden a las condiciones ambientales como la precipitación,
 388 temperatura y la forma biológica (Saigusa *et al.* 2008). Este resultado indica que los humedales
 389 tropicales son sumamente productivos, ya sea arbóreos o herbáceos.

390 En el manglar del SHC, se estimó un flujo de carbono, similar al Pacífico Sur (Chiapas,
 391 Guerrero, Oaxaca). Es menor al que se registró en el Sistema Lagunar Pampa Murillo y en la
 392 REBIEN, en Chiapas y comparado con Veracruz, el flujo es similar. Para la selva inundable el

393 flujo es similar al reportado en Veracruz. El flujo de carbono en el manglar comparado con
 394 Veracruz es similar, no obstante para otros sistemas de humedales de la costa de Chiapas, es
 395 menor (Cuadro 10).

396 **Cuadro 10.** Comparación de flujo de carbono de la hojarasca en diferentes sitios en México.

Sitio	Humedal	Flujo de carbono (Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹)	Referencia
Pacífico Sur (Chiapas, Oaxaca, Guerrero)	Manglar	6.7	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2016)
Sistema Lagunar Pampa Murillo, Chiapas	Manglar	7.9	Orihuela <i>et al.</i> (2004)
REBIEN, Chiapas	Manglar	7.4	Tovilla-Hernández & Romero-Berny (2015)
SHC - Chiapas	Manglar	4.69 – 6.47	Este estudio
Veracruz	Manglar	6.0 – 7.0	Hernández <i>et al.</i> (2016)
SHC, Chiapas	Selva Inundable	4.9	Este estudio
Veracruz	Selva Inundable	5.0 – 9.0	Hernández & Moreno- Casasola (2018)

397

398 Se han desarrollado pocos trabajos para conocer el flujo de carbono de la caída de la hojarasca,
 399 la mayoría de ellos se han enfocado en otros flujos como la emisión de gases y la exportación de
 400 carbono disuelto en agua (Camacho-Rico & Herrera-Silveira, 2014, Marín-Muñiz *et al.* 2015,
 401 Rojas-Oropeza *et al.* 2016). Se recurrió a los trabajos que han estudiado la productividad con
 402 base en la hojarasca del manglar y la selva inundable, para poder inferir la cantidad de carbono a
 403 partir de la estimación de la biomasa (Pearson *et al.* 2005) así como determinar que factores se
 404 relacionan con la productividad e inciden en el flujo de carbono (Ajauregui 2013).

405 El flujo de carbono anual del manglar del SHC, es menor de lo reportado para Chiapas y
406 también difiere de los meses de mayor aporte de carbono (productividad por hojarasca y biomasa
407 aérea) al sistema. Orihuela *et al.* (2004) y Tovilla-Hernández & Romero-Berny (2015), registran
408 la mayor productividad durante la temporada de lluvias, cuando hay menos estrés salino y
409 aumentan los aportes de nutrientes, y la menor productividad en temporada de secas y lo mismo
410 ocurre en Tabasco, donde Torres *et al.* 2017, registraron en octubre y noviembre, meses con
411 mayor precipitación, la mayor productividad.

412 En el SHC la mayor cantidad de carbono al flujo se registró en el manglar de *L. racemosa-R.*
413 *mangle* y *R. mangle* en el mes de abril, último mes de temporada de secas, mayo y junio inicios
414 de la temporada de lluvias durante los cuales el nivel de inundación es menor y la salinidad y el
415 potencial redox son mayores (Rincon-Pérez *et al.* 2020). En el trabajo de Orihuela *et al.* (2004),
416 se registra un sitio de muestreo que su mayor productividad en febrero y la menor en julio, que
417 corresponde al manglar de cuenca, que como señala López & Ezcurra (2002) son menos
418 productivos que los de borde, lo cual también se constató en el presente trabajo, en el manglar de
419 *L. racemosa – A. germinans.*

420 Para el tular no se encontró información de productividad aérea o flujo de carbono, pero existen
421 algunas estimaciones de biomasa aérea que se utilizan para determinar el almacén aéreo de
422 carbono como material combustible disponible para incendios (Barrios 2019). Sin embargo, uno
423 de los hallazgos importantes es que el flujo de carbono de la hojarasca y biomasa aérea del tular
424 fue similar al de los humedales arbóreos (Barrios-Calderón *et al.* 2018)

425 Las fluctuaciones en la productividad de la hojarasca y biomasa aérea de los humedales
426 costeros se relacionan con la precipitación, el nivel y tiempo de inundación, por lo que la segunda

427 hipótesis es aceptada. Lo anterior coincide con los trabajos realizados en Veracruz y Tabasco
428 (Infante *et al.* 2011, Twilley *et al.* 2017, Torres *et al.* 2017). La mayor productividad anual se
429 encontró en los manglares con mayor tiempo y nivel de inundación. En relación a la salinidad, al
430 igual que el hidroperiodo, está definiendo el gradiente ambiental en el que se observa la
431 distribución de la productividad de mayor a menor salinidad, manglar, selva inundable y tular, y
432 puede influir en una mayor productividad, ya que a mayor salinidad menor productividad (López-
433 Portillo & Ezcurra 2002).

434 El almacenamiento de carbono en los humedales de El Castaño es similar en todo el sistema, lo
435 que sugiere que estos humedales heterogéneos funcionan como una unidad. Por lo que la tercera
436 hipótesis en la que se esperaba que los humedales arbóreos (el manglar y la selva inundable),
437 tuviera una mayor cantidad de carbono que los humedales herbáceos (el tular y el pastizal
438 inundable), no es aceptada. La hipótesis se fundamentó en el hecho que los tejidos de las especies
439 arbóreas están formados por una mayor proporción de carbohidratos complejos como lignina,
440 celulosa y hemicelulosa (Kögel-Knabner 2002, Hernández & Mitsch, 2007) difíciles de degradar
441 y con una descomposición lenta (Marín-Muñiz *et al.* 2014). Sin embargo se ha encontrado que la
442 composición de los tejidos no es condicionante para la tasa de descomposición, ya que sí existe la
443 diversidad de microorganismos y las condiciones ambientales adecuadas, la composición de los
444 tejidos no es relevante para la velocidad de la descomposición (Schmidt *et al.* 2011, Spivak *et al.*
445 2019). También se tendrían que considerar y conocer las diferencias entre las tasas de producción
446 y descomposición que influyen en la cantidad de carbono almacenado en el suelo (Gaudinski *et*
447 *al.* 2000).

448 Se esperaba que en el manglar, por las condiciones de anoxia del suelo, creadas por el mayor
449 tiempo de inundación, favorecieran la descomposición lenta de la materia orgánica y resultaría en

450 una alta cantidad de carbono almacenado en el suelo (Alongi 2011, Kristensen *et al.* 2017) mayor
451 a la de los humedales herbáceos, como lo reportan los estudios de Marín-Muñiz *et al.* (2014) y
452 Adame *et al.* (2015). Sin embargo, no se encontró diferencias entre los humedales herbáceos y
453 arbóreos, al igual que Moreno-Casasola *et al.* (2017) no encontraron diferencias entre el carbono
454 del suelo en los humedales de Alvarado, Veracruz.

455 Aún en los pastizales inundables, humedales modificados, no se encontró diferencia en el
456 almacén de carbono con respecto a los humedales naturales, como encontraron Kauffman *et al.*
457 (2016). Es probable que las condiciones de manejo permiten el mantenimiento de las funciones
458 sin afectar, hasta el momento, el almacenamiento del carbono en los primeros 30 cm del suelo
459 (Moreno-Casasola *et al.* 2012). Sin embargo, después de esta profundidad el almacenamiento
460 puede ser diferente por la compactación del suelo que resulta en una mayor densidad aparente y
461 una menor cantidad de carbono almacenado (Kauffman *et al.* 2016). El hecho de no haber podido
462 sacar muestras más profundas es un indicador indirecto de esta compactación.

463 Comparando la cantidad de carbono del SHC con otros sitios, el manglar, que es considerado el
464 humedal con el mayor almacén de carbono en el trópico, se obtuvo un promedio de $974.94 \pm$
465 $90.82 \text{ Mg C ha}^{-1}$, mayor a lo reportado a un metro de profundidad del suelo a nivel mundial por el
466 IPCC (2014) (386 Mg C ha^{-1}) y para la República Dominicana (853 Mg C ha^{-1}) (Kauffman *et al.*
467 2014). En el Indo-Pacífico, considerado uno de los manglares con mayor almacén de carbono,
468 Donato *et al.* (2011) reportan $1,023 \pm 88 \text{ Mg C ha}^{-1}$, similar al manglar en el SHC.

469 El almacén de carbono del manglar del SHC es mayor al promedio reportado para México, por
470 Herrera-Silveira *et al.* (2016) de 364 Mg C ha^{-1} , para la región del Golfo de México de 282 a 663
471 Mg C ha^{-1} (Thorhaug *et al.* 2019) y para lo registrado en Chipas por Adame *et al.* (2015) a más de

472 50 cm de profundidad, $784.5 \pm 73.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$. Está en el rango de los valores más altos
473 reportados para Yucatán de 582 a $1,325 \text{ Mg C ha}^{-1}$, Adame *et al.* (2013) y Tabasco, $1,358 \text{ Mg C}$
474 ha^{-1} (Kauffman *et al.* 2016). En general el almacén de carbono del manglar del SHC tiene valores
475 altos en relación a lo reportado en México y otras regiones del mundo.

476 En las selvas inundables se determinó un almacén total de $697.63 \pm 186.58 \text{ Mg C ha}^{-1}$ similar a
477 lo encontrado por Adame *et al.* (2015) en la REBIEN en un área de estudio cercana ($722.20 \pm$
478 $63.90 \text{ Mg C ha}^{-1}$). Moreno- Casasola *et al.* (2017) en el suelo de las selvas inundables de
479 Alvarado, reporta 600 Mg C ha^{-1} , similar a los que se registró en El Castaño, $611.89 \pm 194.29 \text{ Mg}$
480 C ha^{-1} .

481 Para los tulares, se obtuvo un promedio de $670.09 \pm 215.70 \text{ Mg C ha}^{-1}$ mayor al valor máximo
482 reportado a nivel mundial para humedales herbáceos (marshes) de 16.00 a $623.00 \text{ Mg C ha}^{-1}$
483 (IPCC 2014), al promedio del Golfo de México, $177.00 \pm 73.00 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (Thorhaug *et al.*
484 2019), de Yucatán de 104.00 a $250.00 \text{ Mg C ha}^{-1}$, Veracruz $381.00 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (Hernández &
485 Moreno-Casasola *et al.* 2018) y para Chiapas, $336.50 \pm 38.30 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (Adame *et al.* 2015).

486 En los pastizales inundables modificados para uso ganadero, el almacén de carbono fue de
487 $93.98 \pm 43.9 \text{ Mg C ha}^{-1}$, a los 30 cm de suelo, similar a los $116.96 \text{ Mg C ha}^{-1}$ determinados a la
488 misma profundidad en pastizales inundables de Tabasco (Kauffman *et al.* 2016).

489 La estimación del almacén de carbono total para los humedales arbóreos del SHC se considera
490 que debe de ser mayor a la reportada aquí. Se hace la anterior observación ya que no se consideró
491 la madera muerta del sistema en el presente estudio y que se ha estimado para la REBIEN entre
492 5.3 a $102.4 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en el manglar y de $12.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en la selva inundable (Adame *et al.*
493 2015).

494 La cantidad de carbono en el suelo se duplica en los humedales naturales estudiados a 180 cm,
495 en el manglar $1,853.43 \pm 398.08 \text{ Mg C ha}^{-1}$, en la selva inundable $1,258.19 \pm 131.17 \text{ Mg C ha}^{-1}$ y
496 en el tular es de $1,290.05 \pm 242.95 \text{ Mg C ha}^{-1}$, lo que sugiere que los depósitos se mantienen a
497 profundidades mayores a un metro (Adame *et al.* 2018). Por lo que los humedales del SHC en su
498 conjunto están formando turberas tropicales, que tienen gran relevancia ante los cambios globales
499 por lo que considerar que su conservación y manejo, evitará su liberación como metano y bióxido
500 de carbono que contribuye al calentamiento global (Murdiyarto *et al.* 2019). En México la
501 información sobre este tema aún es incipiente por lo que es importante generar la información
502 que ayude a identificar y entender el funcionamiento de las turberas tropicales.

503 Las diferencias en el almacenamiento de carbono entre los humedales de un sistema se
504 relacionan con las características hidrogeomorfológicas (Adame & Fry 2016, Moreno-Casasola *et*
505 *al.* 2017, Spivak *et al.* 2019). La conectividad en los sistemas de la costa de Chiapas está
506 determinada por la extensión de la planicie costera que es corta y que en menos de 5 km se tiene
507 un gradiente de salinidad que determina la distribución de los humedales, por lo que en las selvas
508 inundables y los tulares, hay una mayor influencia marina, a diferencia de otros sitios donde estos
509 humedales tienen menor salinidad, por tanto las especies soportan salinidades más elevadas y por
510 más tiempo, lo que se refleja en las características estructurales y su composición (Rincón *et al.*
511 2020) y al final su productividad y el almacenamiento de carbono (Figura 7). En el Golfo de
512 México en Veracruz y Tabasco, la planicie costera es más amplia por lo que la conectividad entre
513 los humedales de los sistemas se da en espacios mayores, lo que sugiere que los procesos de flujo
514 y almacén de carbono ocurren de distinta forma y originan diferencias significativas en la
515 cantidad de carbono entre los humedales (Marin-Muñiz *et al.* 2014, Hernández *et al.* 2016,
516 Kauffman *et al.* 2016, Moreno-Casasola *et al.* 2017).

517 **Figura 7.** Productividad foliar (hojarasca y biomasa aérea) y almacén de carbono en el Sistema
518 de Humedales el Castaño.

519 En estudios posteriores habrá que considerar otros procesos clave que puedan ayudar a entender
520 la dinámica del almacenamiento de carbono en el SHC, como los procesos de depósito de
521 partículas alóctonas y la relación entre la materia orgánica y las partículas minerales, las
522 condiciones del potencial redox a diferentes profundidades del suelo, los intercambios del agua
523 dulce y marina, además de los procesos microbianos y sus interacciones con las plantas, los
524 cambios inducidos por las actividades antrópicas y las condiciones dadas por la
525 hidrogeomorfología que resultan en la variación del flujo de materia y energía (Day *et al.* 2008,
526 Phillips 2018, Spivak *et al.* 2019). Además de la dinámica hidrológica natural que define el
527 gradiente de inundación y factores ambientales (Moreno-Casasola *et al.* 2017, Rincón-Pérez *et al.*
528 2020)

529 En conclusión la productividad de la hojarasca y biomasa aérea y en consecuencia el flujo de
530 carbono, entre la hojarasca de los humedales arbóreos y la biomasa aérea, de los humedales
531 herbáceos, es similar y las diferencias mínimas se relacionan con las variaciones del gradiente
532 ambiental de cada humedal como el hidroperiodo, salinidad y características de la vegetación. De
533 manera general el manglar es considerado el mayor almacén de carbono de los humedales, sin
534 embargo en El Castaño, se encontró que todos los humedales del sistema tienen potencialmente la
535 misma capacidad de almacenamiento de carbono. Por lo que es importante considerar la
536 protección de todos los humedales que integran el sistema, además de los manglares, como las
537 selvas inundables y los humedales arbóreos, aún aquellos modificados como los pastizales
538 inundables.

539

540 **Agradecimientos**

541 Este trabajo se realizó gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar
542 la beca no. 239913 al primer autor. Al FONCICYT-Newton Funds por el financiamiento en
543 México del proyecto no. 276246. A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-
544 Reserva de la Biosfera La Encrucijada, a los habitantes de la comunidad El Castaño, Mapastepec,
545 en particular al grupo Ecoturístico Costa Verde, al grupo de monitores comunitarios de la
546 comunidad de la Palma y al M. en C. J. Valle Mora por la asesoría en los análisis estadísticos.

547

548 **Literatura citada**

549

550 Adame MF, Brown CJ, Bejarano M, Herrera-Silveira JA, Ezcurra P, Kauffman JB, Birdsey R
551 2018. The undervalued contribution of mangrove protection in Mexico to carbon emission
552 targets. *Conservation Letters* **11**:e12445. DOI: <https://doi.org/10.1111/conl.12445>

553 Adame MF, Kauffman JB, Medina I, Gamboa JN , Torres O, Caamal JP, Reza M, Herrera-
554 Silveira JA. (2013) Carbon Stocks of Tropical Coastal Wetlands within the Karstic landscape of
555 the Mexican Caribbean. *PLoS ONE* **8**(2): e56569. DOI:

556 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056569>

557

558 Adame MF, Santini NS, Tovilla C, Vázquez-Lule A, Castro L, Guevara M. 2015. Carbon stocks
559 and soil sequestration rates of tropical riverine wetlands. *Biogeosciences*, **12**: 3805–3818. DOI:

560 <https://doi.org/10.5194/bg-12-3805-2015>

561

562 Adame MF, Fry B. 2016. Source and stability of soil carbon in mangrove and freshwater
563 wetlands of the Mexican Pacific coast. *Wetlands Ecology and Management*, **24**: 129–137. DOI:
564 <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9475-6>
565

566 Agus F, Hairiah, K, Mulyani A. 2011. Measuring carbon stock in peat soil: practical guidelines.
567 World Agroforestry Centre-ICRAF Southeast Asia and Indonesian Cent. for Agric Land Resour.
568 Res. and Dev., Bogor, Indonesia. ISBN 978-979-3198-66-8
569

570 Ajauregui YM. 2013. Modelos de simulación de la dinámica del carbono. *In*: Blanco JA. ed.
571 *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. Barcelona: Omnia
572 Science. pp. 15-38. DOI: <https://dx.doi.org/10.3926/oms.60>
573

574 Alongi DM. 2011. Carbon payments for mangrove conservation:ecosystem constraints and
575 uncertainties of sequestration potential. *Environmental Science & Policy* **14**:462–470. DOI:
576 <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2011.02.004>
577

577 Barrios-Calderón RJ. 2019. *Peligro de incendios en el sistema de humedales El Castaño, Reserva*
578 *de la Biósfera La Encrucijada, Chiapas*. PhD Thesis El Colegio de la Frontera Sur-Tapachula.
579

580 Barrios-Calderón RJ, Infante-Mata D, Flores-Garnica JG, Tovilla-Hermández C, Grimaldi-
581 Calderón SJ, García-Alfaro JR. 2018. Woody fuel load in coastal wetlands of the La Encrucijada
582 Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*
583 **24(3)**: 339-357. DOI: <https://doi: 10.5154/r.rchscfa.2017.12.068>
584

585 Behar F, Beaumont V, Penteadó DB. 2001. Rock Eval 6 Technology: Performances and
586 Developments. *Oil and Gas Science and Technology - Review of the French Petroleum Institute*
587 **56**:111-134. DOI: <https://doi.org/10.2516/ogst:2001013>

588 Breedlove DE. 1981. Flora of Chiapas, Part I: Introduction to the Flora of Chiapas. The
589 California Academy of Sciences, San Francisco. ISBN : 0940228009

590

591 Brown S, Lugo A. (1984). Biomass of tropical forests: a new estimates based on forests
592 volumes. *Science: New series* **223(4642)**: 1290-1293. DOI:
593 <https://doi.org/10.1126/science.223.4642.1290>

594

595 Camacho-Rico A, Herrera-Silveira JA. 2014. Dinámica de hojarasca y variación espacio
596 temporal de carbono en un escenario cárstico como laguna de Celestún, Yucatán. *In*: F. Paz y J.
597 Wong, eds. *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México:*
598 *Síntesis a 2014*. Texcoco, Estado de México, México. pp. 405- 412. ISBN: 978-607-96490-2-9.

599

600 Chmura GL, Anisfeld SC, Cahoon DR, Lynch JC. 2003. Global carbon sequestration in tidal,
601 saline wetland soils. *Global biogeochemical cycles*, **17(4)**: 1-11 DOI:
602 <http://doi.org/10.1029/2002GB001917>

603

604 CONAGUA-SMN [Comisión Nacional del Agua-Sistema Meteorológica Nacional]. 2015.
605 Estación meteorológica 7344.Comisión Nacional del Agua, Sistema Meteorológico Nacional.
606 Recuperado de <http://smn.cna.gob.mx/es/estaciones-meteorologicas-automaticas-2>.

607

608 Day JW, Christian RR, Boesch DM, Yáñez-Arancibia A, Morris J, Twilley R, Naylor L,
609 Schaffner L, Stevenson C. 2008. Consequences of Climate Change on the Ecogeomorphology of
610 Coastal Wetlands. *Estuaries and Coasts*. **31**:477–491 DOI:
611 <http://doi.org/10.1007/s12237-008-9047-6>
612
613 Donato DC, Kauffman JB, Murdiyarso D, Kurnianto S, Stidham M, Kanninen M. 2011.
614 Mangroves among the most carbonrich forests in the tropics. *Nature Geoscience* **4**: 293–297.
615 DOI: <http://doi.org/10.1038/NGEO1123>
616
617 Fromard F, Puig H, Mougin E, Marty G, Betoulle JL, Cadamuro L.1998. Structure, above-ground
618 biomass and dynamics of mangrove ecosystems: new data from French Guiana. *Oecologia* **115**:
619 38–53. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050489>
620
621 Gaudinski J, Trumbore S, Davidson E, Zheng S. 2000. Soil carbon cycling in a temperate forest:
622 radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes.
623 *Biogeochemistry*. **51**: 33–69. DOI: <https://doi.org/10.1023/a:1006301010014>
624
625 García E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Serie de libros
626 No. 6. México. Instituto de Geografía de la UNAM. ISBN: 970-32-1010-4
627
628 Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. *Paleontological Statistics software package for*
629 *education and data analysis*. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
630

631 Hernández ME, Mitsch WJ. 2007. Denitrification potential and organic matter as affected by
632 vegetation community, wetland age, and plant introduction in created wetlands. *Journal of*
633 *Environmental Quality*. **36**: 333-342. DOI: <https://doi.org/10.2134/jeq2006.0139>
634

635 Hernández ME, Campos A, Marín-Muñiz JL, Moreno-Casasola P. 2016. Almacenes de carbono
636 en selvas inundables, manglares, humedales herbáceos y potreros inundables. *In*: Moreno
637 Casasola P. ed. *Servicios ecosistémicos de las selvas y bosques costeros de Veracruz*. Xalapa,
638 Veracruz, México: Inecol – ITTO - Conafor – INECC, pp. 121-129. ISBN: 978-607-7579-57-1
639

640 Hernández ME, Moreno-Casasola P. 2018. Almacenes y flujos de carbono en los humedales de
641 agua dulce en México. *Maderas y Bosque*. **24**:e2401881 DOI:
642 <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2401881>
643

644 Herrera JA, Camacho RA, Pech E, Pech M, Ramírez RJ, Teutli HC. 2016. Dinámica del carbono
645 (almacenes y flujos) en manglares de México. *Terra Latinoamericana*. **34**: 61-72.
646

647 Infante-Mata D, Peralta-Pélaez LA, Arrocha A. 2009. Obtención de datos de salinidad,
648 conductividad y pH del agua. *In*: Moreno-Casasola P, Warner B. eds. *Breviario para describir,*
649 *observar y manejar humedales Veracruz*, México: Serie Costa Sustentable No. 1. RAMSAR
650 Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department. pp.
651 31-42. ISBN: 9786077579120
652

653 Infante MD, Moreno-Casasola P, Madero- Vega C, Castillo-Campo G, Warner G. 2011. Floristic
654 composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetland of Veracruz on the

655 coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest Ecology and Management*. **262**: 1514 -1531. DOI:
656 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.053>

657

658 Infante MD, Moreno–Casasola P, Madero C. 2012. Litterfall of tropical forested wetlands of
659 Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*. **98**: 1–11. DOI:
660 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.11.006>

661

662 IPCC [Intergovernmental Panel On Climate Change]. 2003. Good Practice Guidance for Land
663 Use, Land-Use Change and Forestry. Institute for Global Environmental Strategies (IGES).

664 Penman J, Gytarsky M, Hiraishi T, Krug T, Kruger D, Pipatti R, Buendia L, Miwa K, Ngara T,
665 Tanabe K, Wagner F. Eds.. Japan. ISBN 4-88788-003-0 [https://www.ipcc-](https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gpplulucf/gpplulucf_files/GPG_LULUCF_FULL.pdf)
666 [nggip.iges.or.jp/public/gpplulucf/gpplulucf_files/GPG_LULUCF_FULL.pdf](https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gpplulucf/gpplulucf_files/GPG_LULUCF_FULL.pdf)

667

668 IPCC [Intergovernmental Panel On Climate Change]. 2014. 2013 Supplement to the 2006 IPCC
669 Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: Wetlands. Hiraishi T, Krug T, Tanabe K,
670 Srivastava N, Baasansuren J, Fukuda M, Troxler TG. eds. Published: IPCC, Switzerland. ISBN
671 978-92-9169-139-5

672 https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/03/Wetlands_Supplement_Entire_Report.pdf

673

674 Kauffman JB, Donato DC, Adame MF. 2013. Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de
675 la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares. Documento de Trabajo 117.
676 Bogor, Indonesia: CIFOR.

677

678 Kauffman JB, Heider C, Norfolk J, Payton F. 2014. Carbon stocks of intact mangroves and
679 carbon emissions arising from their conversion in the Dominican Republic. *Ecological*
680 *Applications*. **24**: 518–527. DOI: <https://doi.org/10.1890/13-0640.1>
681

682 Kauffman JB, Hernandez TH, Jesus GM del C, Heider C, Contreras WM. 2016. Carbon stocks of
683 mangroves and losses arising from their conversion to cattle pastures in the Pantanos de Centla,
684 Mexico. *Wetland Ecology and Management*. **24**:203–216. DOI: [https://doi.org/10.1007/s11273-](https://doi.org/10.1007/s11273-015-9453-z)
685 [015-9453-z](https://doi.org/10.1007/s11273-015-9453-z)
686

687 Kögel-Knabner I. 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues
688 as input to soil organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*. **34**:139–162. DOI:
689 [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00158-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00158-4)
690

691 Kristensen E, Connolly RM, Otero XL, Marchand C, Ferreira TO, Rivera-Monroy VH. 2017.
692 Biogeochemical Cycles: Global Approaches and Perspectives. *In*: Rivera-Monroy VH, Lee SY,
693 Kristensen E, Twilley RR. eds. *Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective*.
694 Springer International Publishing. Switzerland. pp. 163-209. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-](https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4_6)
695 [319-62206-4_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4_6)
696

697 López-Rosas RH, Tolome J. 2009. Medición del potencial redox del suelo y construcción de
698 electrodos de platino. *In*: Moreno-Casasola P, Warner B. eds. *Breviario para describir, observar*
699 *y manejar humedales Veracruz, México: Serie Costa Sustentable No. 1. RAMSAR Instituto de*
700 *Ecología A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department*. pp. 131-138.
701 ISBN: 9786077579120

702

703 Marín-Muñiz JL, Hernández ME, Moreno-Casasola P. 2014. Comparing soil carbon
704 sequestration in coastal freshwater wetlands with various geomorphic features and plant
705 communities in Veracruz, Mexico. *Plant Soil*. **378**:189–203. DOI:
706 <https://doi.org/10.1007/s11104-013-2011-7>

707

708 Marín-Muñiz JL, Hernández ME, Moreno-Casasola P. 2015. Greenhouse gas emissions from
709 coastal freshwater wetlands in Veracruz Mexico: Effect of plant community and seasonal
710 dynamics. *Atmospheric Environment*. **107**: 107-117. DOI:
711 <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2015.02.036>

712

713 Mcleod E, Chmura GL, Bouillon S, Salm R, Björk M, Duarte CM, Lovelock CE, Schlesinger
714 HW, Silliman RB. 2011. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the
715 role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*.
716 **9**: 552–560. DOI: <https://doi.org/10.1890/110004>

717

718 Meentemeyer V, Box EO, Thompson RT. 1982. World patterns and amounts of terrestrial litter
719 production. *BioScience*. **32**: 125-128. DOI: <https://doi.org/10.2307/1308565>

720

721 Miranda F, Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de*
722 *la Sociedad Botánica de México*. 29:1-179. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>

723

724 Mitsch, W.J. & J.G. Gosselink. 2007. Wetlands. John Wiley and Sons, New York. ISBN: 978-1-
725 118-67682-0

726

727 Moreno-Casasola P, Warner B. eds. 2009. *Breviario para describir, observar y manejar*
728 *humedales*. Veracruz, México: Serie Costa Sustentable No. 1. RAMSAR Instituto de Ecología
729 A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department. ISBN: 9786077579120.

730

731 Moreno-Casasola P, López-Rosas H, Rodríguez-Medina K. 2012. From tropical wetlands to
732 pastures on the coast of the Gulf of Mexico. *Pasto*. **42(2)**: 185-217. ISSN: 0210-1270

733

734 Moreno-Casasola P, Hernández ME, Campos A. 2017. Hydrology, Soil Carbon Sequestration
735 and Water Retention along a Coastal Wetland Gradient in the Alvarado Lagoon System,
736 Veracruz, Mexico. *Journal of Coastal Research*. **77**:104-115. DOI: [https://doi.org/10.2112/SI77-](https://doi.org/10.2112/SI77-011.1)
737 [011.1](https://doi.org/10.2112/SI77-011.1)

738 Murdiyarso D, Lilleskov E, Kolka R. 2019. Tropical peatlands under siege: the need for
739 evidence-based policies and strategies. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*.
740 **24**:493–505. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11027-019-9844-1>

741

742 Newell AJ, Vane CH, Sorensen JPR, Moss-Hayes V, Gooddy DC. 2016. Long-term Holocene
743 groundwater fluctuations in a chalk catchment: evidence from Rock-Eval pyrolysis of riparian
744 peats. *Hydrological Processes*. **30**: 4556-4567. DOI: <https://doi.org/10.1002/hyp.10903>

745

746 Nikitina DL, Kemp AC, Horton BP, Vane CH, van de Plassche O, Engelhart SE. 2014. Storm
747 erosion during the past 2000 years along the north shore of Delaware Bay, USA.
748 *Geomorphology*. **208**: 160-172. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.11.022>

749

750 López J, Ezcurra E. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques*. **8 (1)**: 27-
751 51. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2002.801290>
752

753 Lugo A, Brown S, Brinson M. 1988. Forested wetland in freshwater and saltwater environments.
754 *Limnology and Oceanography* **33**: 894-909. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0894>
755

756 Orihuela BE, Tovilla C, Franciscus H, Álvarez T. 2004. Flujo de materia en un manglar de la
757 costa de Chiapas, México. *Madera y Bosques*. **2**:45-61.
758 DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2004.1031266>
759

760 Pant H, Rechcigl J, Adjei M. 2003. Carbon sequestration in wetlands: concept and estimation.
761 *Food, Agriculture and Environment*. **1**: 308-313. DOI: <https://doi.org/10.1234/4.2003.385>
762

763 Pearson T, Walker S, Brown S. 2005. Sourcebook for land use, land-use change and forestry
764 projects. Biocarbon Fund and Winrock International.
765 [http://www.winrock.org/ecosystems/files/Winrock-BioCarbon_Fund_Sourcebook-](http://www.winrock.org/ecosystems/files/Winrock-BioCarbon_Fund_Sourcebook-compressed.pdf)
766 [compressed.pdf](http://www.winrock.org/ecosystems/files/Winrock-BioCarbon_Fund_Sourcebook-compressed.pdf)
767

768 Pendleton L, Donato D, Murray BC, Crooks S, Jenkins WA, Sifleet S, Craft C, Fourqurean JW,
769 Kauffman JB, Marba N, Megonigal P, Pidgeon E, Herr D, Gordon D, Baldera A. 2012.
770 Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated
771 Coastal Ecosystems. *PLoS ONE*. **7(9)**: e43542. DOI:
772 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043542>
773

774 Phillips JD. 2018. Environmental gradient and complexity in coastal landscape response to sea
775 level rise. *Catena*. **169**: 107-118. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.05.036>
776

777 Peralta-Pélaez LA, Infante-Mata D, Moreno-Casasola P. 2009. Construcción e instalación de
778 piezómetro. *In*: Moreno-Casasola P, Warner B. eds. *Breviario para describir, observar y manejar*
779 *humedales*. Veracruz, México: Serie Costa Sustentable No. 1. RAMSAR Instituto de Ecología
780 A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department. pp. 17-39. ISBN:
781 9786077579120
782

783 Rincon-Pérez M, Infante-Mata DM, Moreno-Casasola P, Hernández ME, Barbas ME, García-
784 Alfaro JR. 2020. Patrones de distribución y estructura de la vegetación en el gradiente de
785 humedales costeros El Castaño, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*. **68(1)**: 242-259.
786 DOI: <https://doi.org/10.15517/RBT.V68I1.37616>
787

788 Rojas-Oropeza M, Ponce-Mendoza A, Cabirol N. 2016. Emisión de gases de efecto invernadero y
789 uso de suelo en lagunas de Chastoc (Emiliano Zapata, Tabasco). *In*: Paz F, Torres R. eds. *Estado*
790 *actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2011*.
791 Pachuca, Hidalgo: Programa Mexicano del Carbono, Universidad Autónoma del Estado de
792 Hidalgo e Instituto Nacional de Ecología Texcoco, México. pp. 267-279. ISBN: 9786077150855
793

794 Rzedowski J, 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el
795 Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
796 https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
797

798 Saigusa N, Yamamoto S, Hirata R, Ohtani Y, Ide R, Asanuma J, Gamo M, Hirano T, Kondo H,
799 Kosugi Y, Li S, Nakai Y, Takagi K, Tani M, Wan H. 2008. Temporal and spatial variations in the
800 seasonal patterns of CO₂ flux in boreal, temperate, and tropical forests in East Asia. *Agricultural
801 and forest meteorology*. **148**: 700–713. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.12.006>
802

803 Schlesinger WH, Bernhardt ES. 2013. *Biogeochemistry: An Analysis of global change*. 3ra Ed.
804 Elsevier Inc USA. ISBN: 978-12-385874-0

805 SEMARNAP [Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca]. 1999. *Programa de
806 Manejo de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada*. México D.F., México: Instituto Nacional de
807 Ecología. <https://www.conanp.gob.mx/programademanejo/PMLaEncrucijada.pdf>
808

809 Schmidt M, Torn MS, Abiven S, Dittmar T, Guggenberger G, Janssens IA, Kleber M, Kögel-
810 Knabner I, Lehmann J, Manning D, Nannipieri P, Rasse DP, Weiner S, Trumbore SE. 2011.
811 Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*. **478**: 49–56. DOI:
812 <https://doi.org/10.1038/nature10386>
813

814 Spivak A, Sanderman J, Bowen JL, Canuel EA, Hopkinson CS. 2019. Global-change controls on
815 soil-carbon accumulation and loss in coastal vegetated ecosystems. *Nature Geoscience*. **12**: 685–
816 692. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0435-2>
817

818 Thorhaug A, Poulos HM, López-Portillo J, Barr J, Lara-Domínguez AL, Ku TC, Berlyn G. 2019.
819 Gulf of Mexico estuarine blue carbon stock, extent and flux: Mangroves, marshes, and
820 seagrasses: A North American hotspot. *Science of the Total Environment*. **653**:1253–1261. DOI:
821 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.011>

822

823 Torres JR, Infante-Mata D, Sánchez AJ, Espinoza-Tenorio T, Barba E. 2017. Atributos
824 estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la Laguna Mecoacán, Golfo
825 de México. *Revista Biología Trópica*. **65 (4)**: 1592-1608. DOI:
826 <https://doi.org/10.15517/RBT.V65I4.26653>

827

828 Tovilla-Hernández, C, Salas-Roblero RL, De La Presa-Pérez JC, Romero-Berny E, Ovalle-
829 Estrada F, Gómez-Ortega R, Hernández-Sandoval J, De La Cruz-Montes G, Hernández-Guzmán
830 A. (2007). Inventario forestal de los bosques de manglar de la costa de Chiapas. Informe final,
831 ECOSUR-COCYTECH, Chiapas, México.

832

833 Tovilla-Hernández C, Romero-Berny EI. 2015. Producción de hojarasca en manglares ribereños
834 de la Reserva de la Biósfera La Encrucijada. *In: Velázquez-Velázquez E, Romero-Berny EI,*
835 *Rivera-Velázquez G. eds. Reserva de la Biósfera La Encrucijada, dos décadas de investigación*
836 *para su conservación*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. México. pp. 127-138 ISBN:
837 978-607-8477-00-5

838

839 Twilley R, Castañeda-Moya E, Rivera-Monroy VH, Rovai A. 2017. Productivity and Carbon
840 Dynamics in Mangrove Wetlands. *In: Rivera-Monroy VH, Lee SY, Kristensen E, Twilley RR.*
841 *eds. Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective*. pp. 113-162 DOI:
842 https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4_6

843

844 van Breugel, M, Ransijn, J, Craven, D, Bongers, F, and Hall, JS. 2011. Estimating carbon stock
845 in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models.

846 *Forest. Ecology and Management*. **262**: 1648–1657. DOI:
847 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.018>
848
849 Vane CH, Kim AW, Moss-Hayes V, Snape CE, Castro-Diaz M, Khan NS, Engelhart SE, Horton
850 BP. 2013. Degradation of mangrove tissues by arboreal termites (*Nasutitermes acajultlae*) and
851 their role in the mangrove C cycle (Puerto Rico): Chemical characterization and organic matter
852 provenance using bulk ¹³C, C/N, alkaline CuO oxidation-GC/MS, and solid-state ¹³C NMR.
853 *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. **14**:3176-3191. DOI: <https://doi.org/10.1002/ggge.20194>
854
855 Yetter JC. 2004. *Hydrology and geochemistry of freshwater wetlands on the gulf coast of*
856 *Veracruz, Mexico*. MSc Thesis. University of Waterloo, Ontario, Canada.

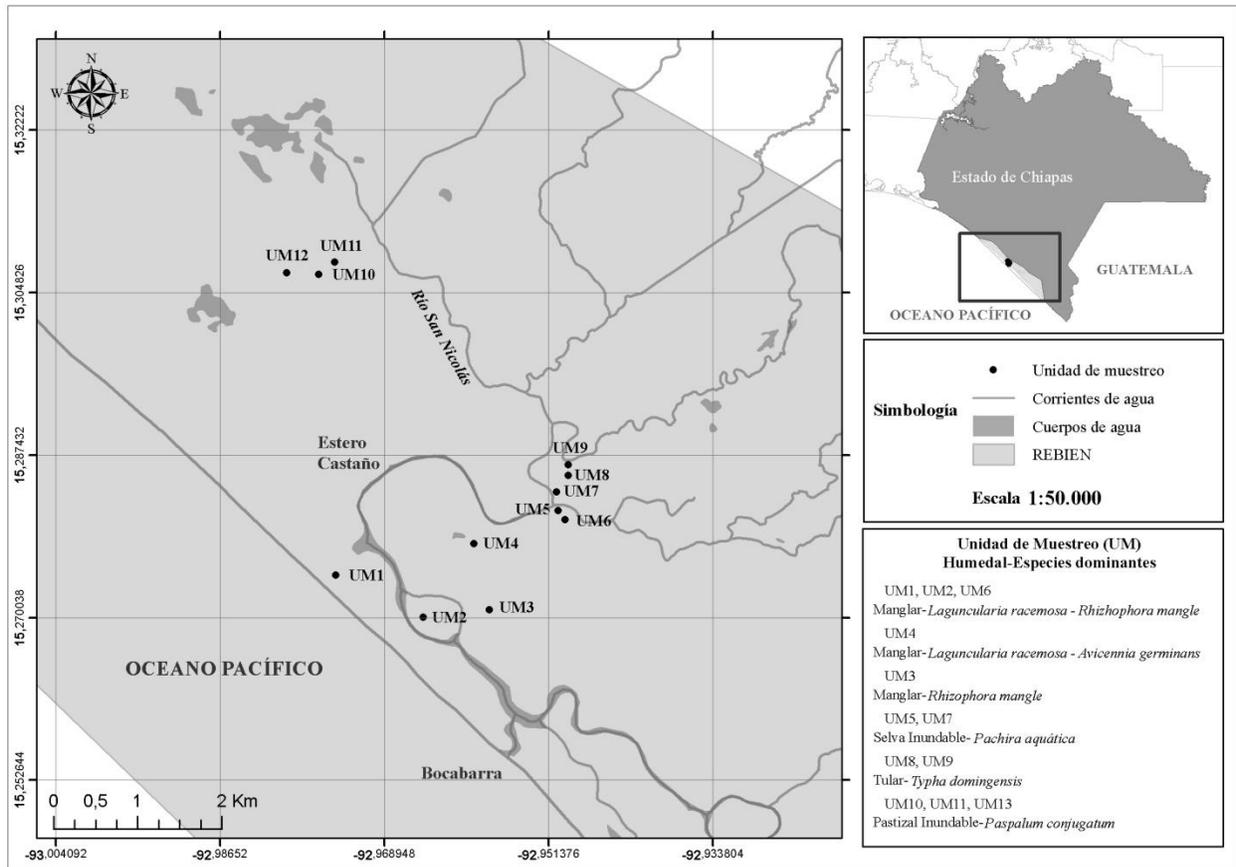


Figura 1. Área de estudio, Sistema de Humedales El Castaño, Chiapas, México.

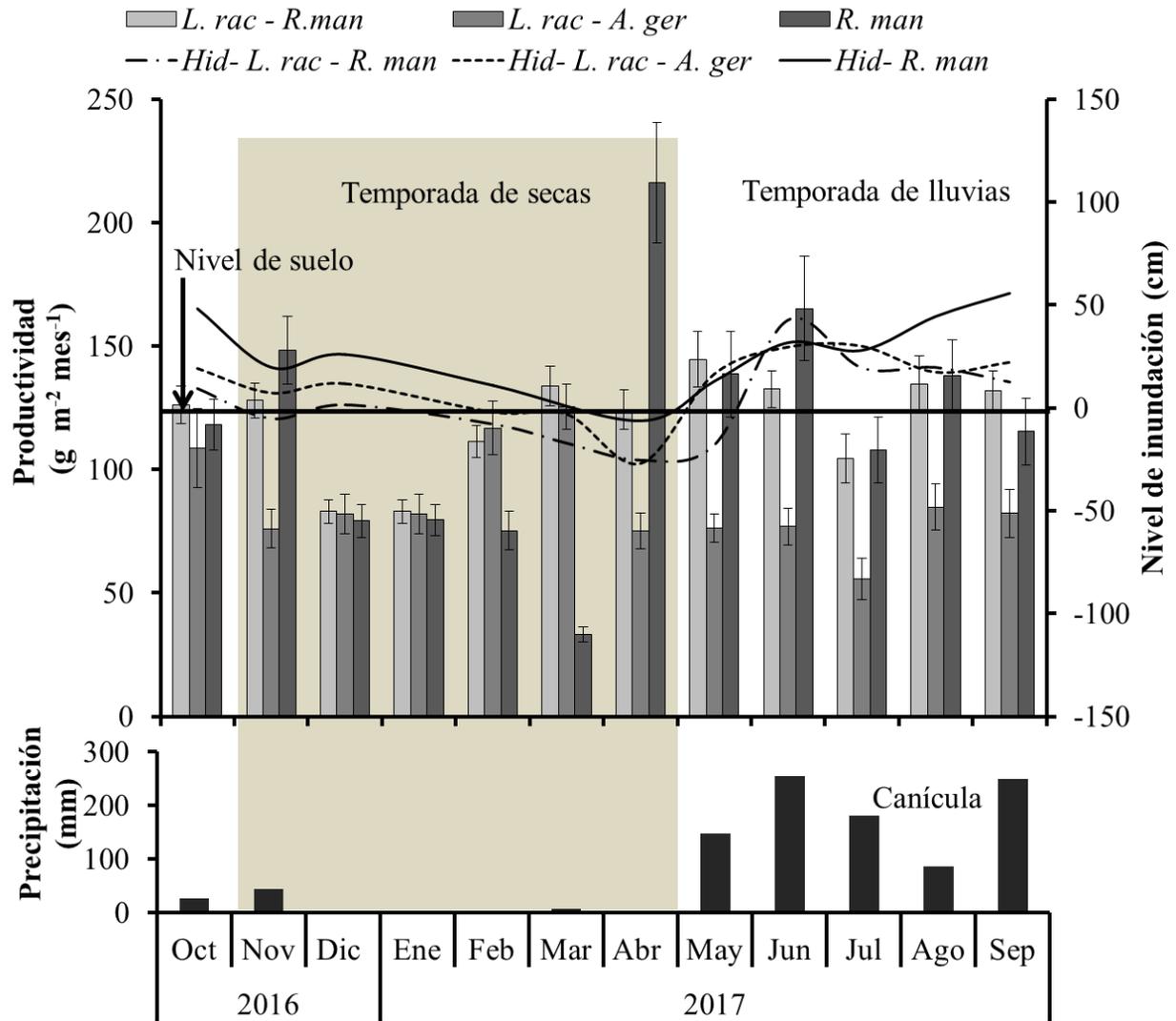


Figura 2. Productividad de hojarasca mensual en las asociaciones del manglar. *L. rac.* -*L. racemosa*, *R. man.* -*R. mangle*, *A. ger.* -*A. germinans*, Hid. Hidroperiodo.

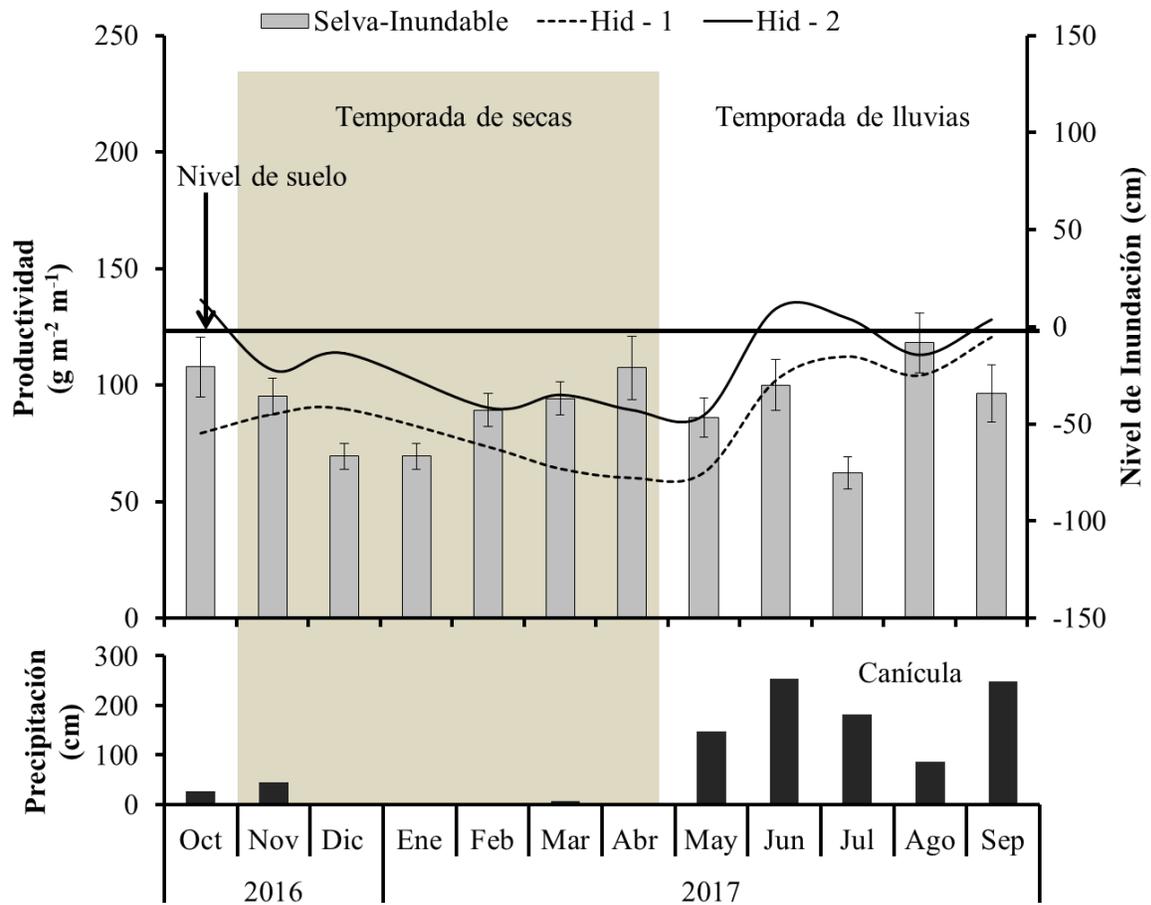


Figura 3. Productividad de la hojarasca mensual en la selva inundable. Hid. Hidroperiodo.

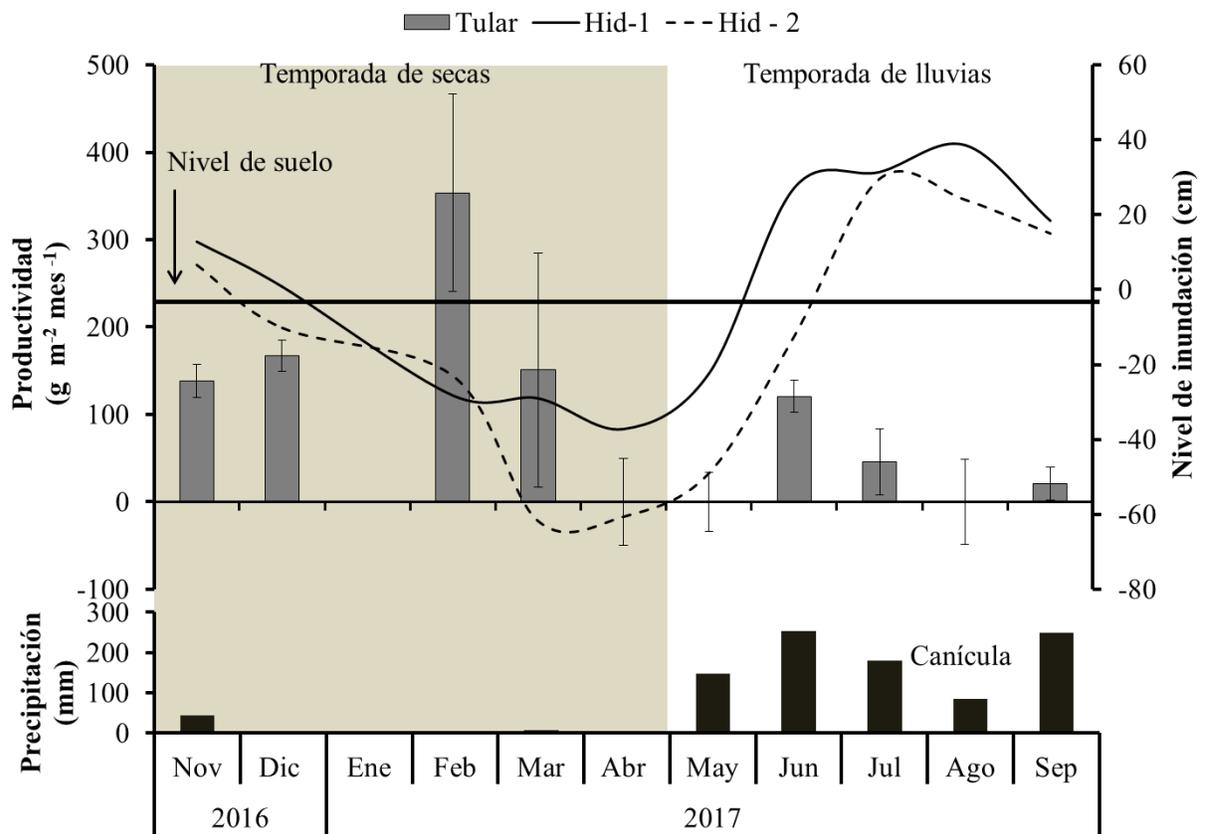


Figura 4. Productividad de la biomasa aérea mensual en el tular. Hid. Hidroperiodo.

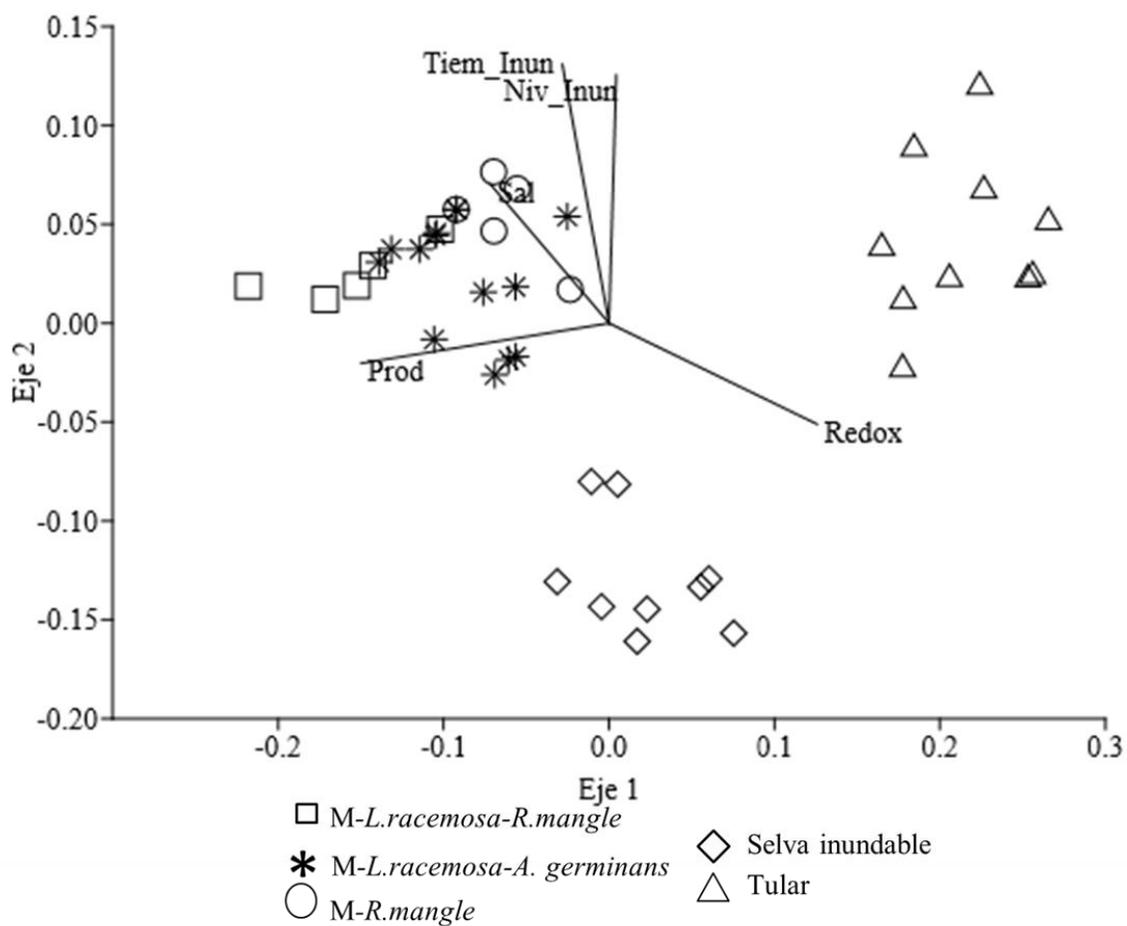


Figura 5. NMDS usando distancia de Bray-Curtis que muestra la relación entre los humedales y las variables ambientales. Productividad (Prod), salinidad intersticial (Sal), nivel inundación (Niv_Inun), tiempo de inundación (Tiem_Inun) y Potencial Redox (Redox).

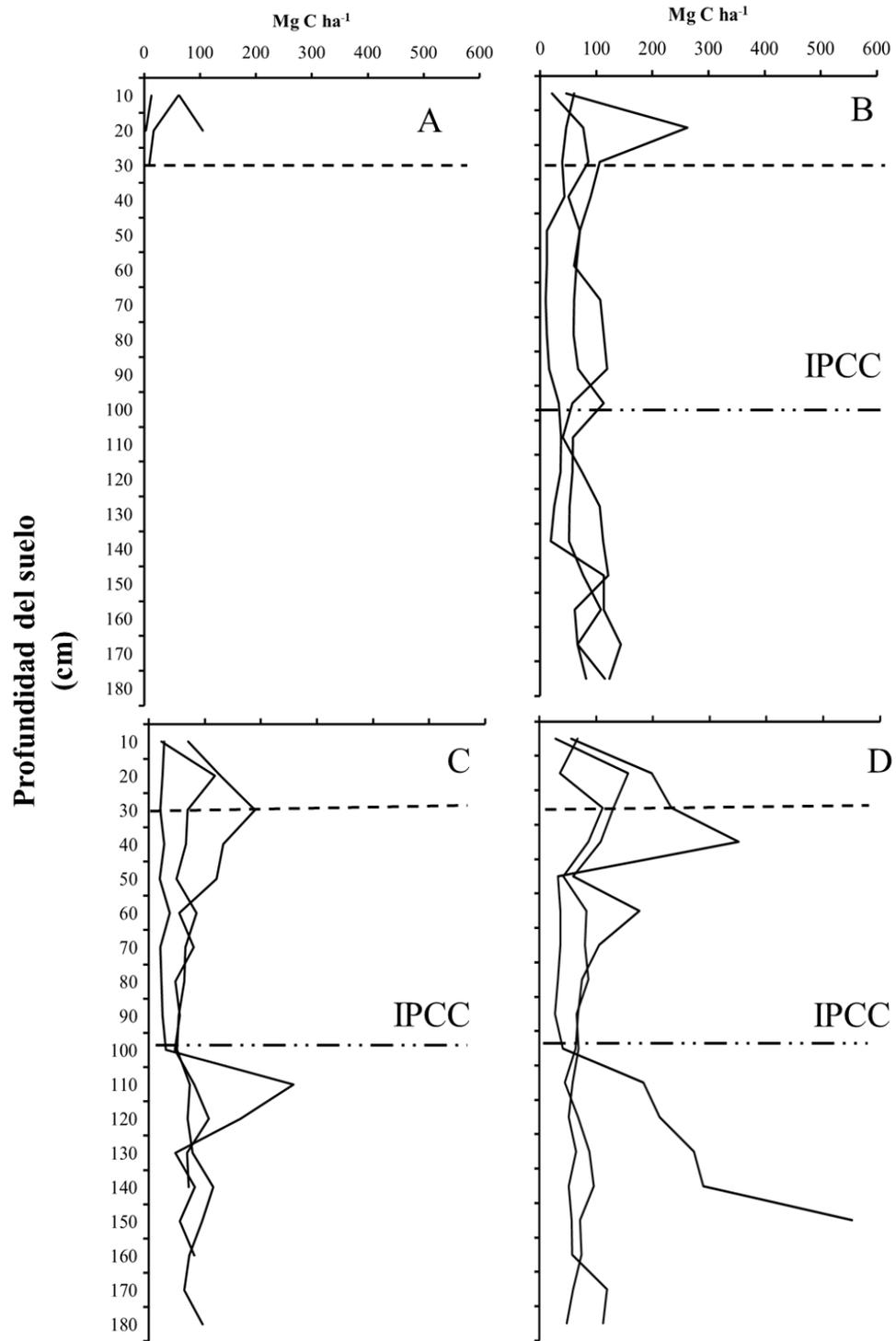


Figura 6. Perfil del almacén de carbono en suelo en el SHC. A. Pastizal Inundable, B. Tular, C. Selva Inundable, D. Manglar.

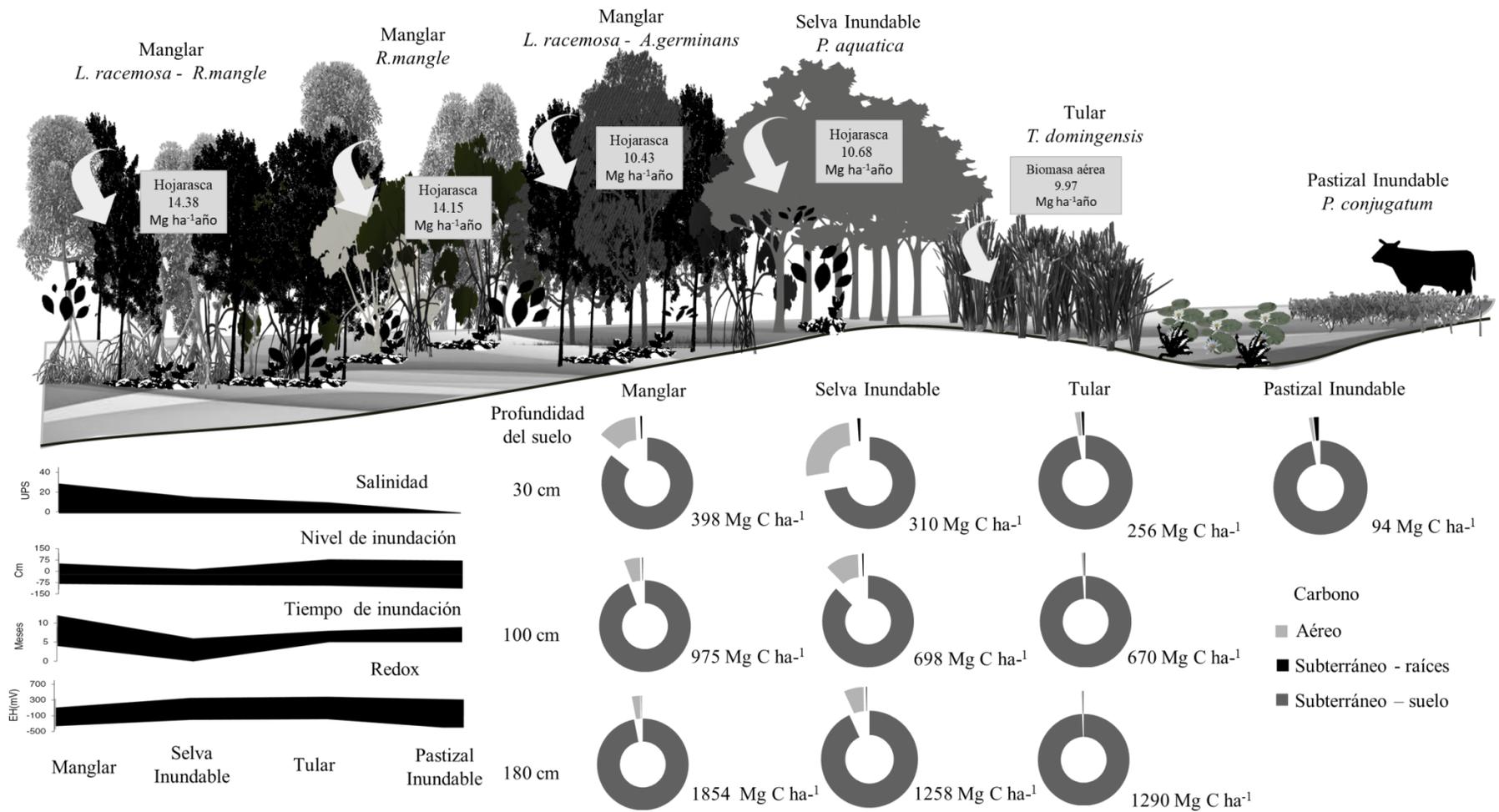


Figura 7. Productividad foliar (hojarasca y biomasa aérea) y almacén de carbono en el Sistema de Humedales el Castaño.

Capítulo IV

Discusión, conclusiones y recomendaciones

Discusión

El SHC forma parte de los humedales costeros de la REBIEN, posee un gran valor ecológico y proporciona servicios ecosistémicos, que finalmente son medios de vida para los habitantes dentro de la reserva, como la pesquería, provisión y purificación de agua, alimentos a través de la cacería de fauna silvestres o colecta de algunas plantas para alimentos o uso medicinal. Otros servicios menos reconocidos a escala local son la protección ante fenómenos hidrometeorológicos como huracanes y tormentas, y la captura secuestro de carbono que a escala global contribuye a la regulación de gases de efecto invernadero (Warner et al. 2005; Engle 2011).

El estudio se realizó una fracción del límite de la zona núcleo La Encrucijada, en el que se observó la conectividad que existe de los humedales característicos de la reserva. El río San Nicolás ha sido modificado, sin embargo, sigue manteniendo la funcionalidad del sistema, aún cuando los humedales han sido transformados, como el caso de los pastizales inundables.

En la primera hipótesis, se esperaba un gradiente de mayor a menor salinidad e inundación a lo largo del sistema al aumentar la influencia de agua dulce, lo que resultaría en un cambio en la estructura, composición de las especies vegetales de mayor a menor tolerancia a la salinidad, la diversidad alfa aumentaría del manglar al pastizal inundable, y el recambio de especies sería mayor entre las comunidades vegetales con mayor diferencia de inundación y salinidad. Esta hipótesis se cumplió parcialmente. La salinidad si mostró variación en este gradiente, sin embargo el caso de la inundación depende de la dinámica hidrológica definida por la estación climática. En la temporada de secas si ocurre lo esperado, mientras que en lluvias los humedales extremos del sistema, es decir, el pastizal inundable y el manglar, tienen los mismos niveles de inundación. Esto tiene ver con el origen de las aportaciones del agua al sistema y con las modificaciones que se han hecho al cauce.

Otro hallazgo importante es la salinidad registrada en la selva inundable y tulares, la cual fue mayor a la observada en el Golfo de México, en específico, Veracruz (Infante-Mata et al 2011, Moreno-Casasola et al. 2017) y Tabasco (Kauffman et al. 2016). Esto se explica por lo corto de la planicie costera en Chiapas (menos de 40 km), sin embargo también se relaciona con una mayor frecuencia de eventos de mar de fondo que se reportan para el área de estudio (Castro-Castro 2018). Este aumento de la salinidad ha provocado que los individuos de *Pachira aquatica*, la especie dominante de la selvas inundables, haya empezado a ser desplazada por las especies de mangle. Estas son observaciones personales que se hicieron después del estudio al visitar el sitio. Los árboles de *P. aquatica* se murieron, desde plántulas hasta adultos, y aparentemente la causa más probable es el aumento en la salinidad en el agua.

Lo anterior sugiere un posible cambio en la distribución de la vegetación por efecto de la salinización que puede estar relacionada con una menor disponibilidad de agua dulce por la extracción de agua en la cuenca media o baja, modificación del cauce del río y el azolvamiento que esto provoca, el menor tiempo de inundación, y también como efecto del cambio climático, que al final pone en riesgo la cantidad de agua dulce disponible para las comunidades humanas cercanas.

En relación a la diversidad, si bien se cumplió con lo esperado, en el caso de los pastizales inundables no significa que esta mayor diversidad sea positiva. Muchas de las especies registradas están relacionadas con el efecto del disturbio por el uso ganadero (Grime 1973, Cingolani et al., 2008).

Aún con el efecto en la composición, el pastizal cumple con las funciones de un humedal por lo que será importante para el manejo de la reserva diferenciar este tipo de sistema productivo con respecto del convencional, dado que la ganadería es una de las actividades más productivas en Chiapas (SAGARPA, 2018).

Existe una gran presión para usar los humedales para el desarrollo de la ganadería, sin embargo, hay que tener las consideraciones del impacto que causa sobre su funcionamiento, como la liberación de gases de efecto invernadero (Hernández et al. 2014) que en mayor o menor medida se dará dependiendo de las modificaciones al

introducir el ganado, y el manejo como lo describen Moreno-Casasola et al. (2012 y 2018).

En el SHC al abrir los espacios para el uso ganadero, se elimina la vegetación original por medios físicos (machete o quema) o químicos (herbicidas). La mayor parte de los árboles son talados y dejan algunos individuos o parches como sombra para el ganado. En el SHC la transformación de los humedales ocurrió en los ochentas de siglo pasado, (Alemán et al 2007) sin embargo se mantiene la hidrología del lugar ya que no se desecaron los humedales. Se ha intentado sembrar pasto para forraje, sin embargo sigue dominando *P. conjugatum*, una especie nativa de los humedales.

El manejo del ganado es extensivo y durante la temporada de lluvia cuando el terreno se empieza a inundar, el ganado es retirado a suelos elevados durante cuatro a seis meses dependiendo del tiempo de la inundación. Este manejo, es probablemente lo que ha permitido la conservación de la funcionalidad de estos humedales perturbados, ya que como mencionan Rodríguez-Medina et al. (2017), los humedales mantienen las funciones ecológicas en presencia de la ganadería de bajo impacto. Sin embargo es fuerte la presión para cambiar este tipo de ganadería, puesto que en los límites del área natural existe un manejo ganadero diferentes con más ganado por área, pastos introducidos, uso de agroquímicos y modifica los flujos hídricos.

Uno de los temas en los que necesario generar información es en relación a la presencia de la palma de aceite *Elaeis guineensis*, que de forma natural se ha establecido en las dunas, las selvas inundables, orilla de los ríos y los suelos elevados del manglar, de la reserva. Estas semillas se han dispersado de los cultivos establecidos dentro de la reserva y su área de influencia a través del agua y la fauna silvestre. El principal efecto que se conoce es el desplazamiento de la especies nativas, aún se desconocen el impacto sobre factores ambientales como el suelo y agua, y las repercusiones sobre el sistema, El número de sitios con presencia de esta especie va en aumento, desde pocos individuos dispersos hasta poblaciones con más de 30 ind/ha y en algunos lugares se han contabilizado un gran número de plántulas que llegan a más de 1000 individuos en menos de 100 m²(Obs. Personales y comentarios de brigadas de eliminación de palma de aceite de la reserva).

En este contexto es importante el cumplimiento del programa de manejo de la reserva para la ordenación del cultivo y la capacitación de buenas prácticas a los productores, sobre todo en el tema de las semillas para evitar su disponibilidad desde la parcela hasta el traslado, para disminuir la dispersión y establecimiento en los ecosistemas del área natural.

Para responder la segunda pregunta, se plantearon dos hipótesis. En la primera se esperaba encontrar una diferencia de productividad aérea entre la comunidad herbáceas (tular) y entre las comunidades arbóreas (manglar y selva inundable) que se relacionaría con la diferencia en condiciones de salinidad e inundación. La segunda hipótesis esperaba encontrar mayor cantidad de carbono en las comunidades de vegetación arbórea (manglar y selva inundable) y menor en la vegetación herbácea (tular y pastizal inundable), correspondiendo a un gradiente de mayor tiempo de inundación mayor carbono almacenado, por lo que el manglar presentaría los valores más altos y el pastizal inundable los valores menores de carbono subterráneo.

En el capítulo III, el flujo de carbono se determinó utilizando la productividad. Aún cuando no encontramos diferencias de los flujos de carbono entre la hojarasca de la vegetación arbórea y la biomasa aérea de la vegetación herbácea, se considera que para ver las diferencias en la productividad aérea se necesita incluir el 100% del componente aéreo de la vegetación arbórea. Como se puede verificar en los trabajos de Gutiérrez 2019 y Velázquez-Pérez et al. 2019

El hecho que no hubiera diferencias en el almacén de carbono total entre los humedales, sugiere que todos tienen potencialmente la misma capacidad de almacenamiento. Esta información para fines de manejo es importante, ya que todos los humedales incluso aquellos modificados para el uso ganadero, deben ser conservados con las condiciones actuales. Por otro lado, este trabajo también nos da elementos para considerar el estudio del carbono en humedales costeros bajo la visión de un sistema definido a través de un gradiente de salinidad, que para comparar es necesario conocer el sistema al que pertenece y sus características. De la misma manera esta información adquiere relevancia ante los escenarios de cambio climático que actualmente se debaten a nivel global (Spivak et al. 2019)

Es importante resaltar la necesidad de promover la conservación de los humedales de agua dulce como las selvas inundables y tulares, en el mismo sentido que los manglares, con instrumentos legales que eviten el cambio de uso de suelo, y por tanto la pérdida de la función de secuestro y almacenamiento de carbono, además de la liberación de gases de efecto invernadero, de manera que esta información apoya a lo mencionado por Hernández y Moreno-Casasola (2018), sobre el tema de protección de los humedales más allá de los manglares.

Por otro lado el bienestar de muchas comunidades rurales y los procesos socioeconómicos que las mantienen, dependen de los servicios ecosistémicos que proveen estos sistemas. Además de evitar el cambio de uso de suelo es necesario verificar las obras que modifican el cauce de los ríos que alimentan estos ecosistemas.

Conclusiones

- La distribución de la vegetación en el SHC sigue los patrones de organización típica de los humedales costeros tropicales. Del litoral hacia tierra después de los sistemas de play-duna, se observan los manglares, las selvas inundables y humedales herbáceos, en este caso los tulares y pastizales inundables.
- El gradiente de salinidad de mayor a menor influencia marina es uno de los factores que definen la distribución, composición, diversidad y estructura de la vegetación en el SHC.
- El gradiente de inundación de mayor a menor del manglar a los pastizales inundables se presenta en temporada de secas. Durante la temporada de lluvias, por la dinámica hidrológica, los mayores niveles de inundación se presentan en los extremos del sistema.
- La diversidad de cada humedal se relaciona con los cambios en la salinidad e inundación. Hay una mayor diversidad al disminuir la salinidad y los niveles de inundación. El recambio de especies es mayor entre las comunidades vegetales más alejadas, que se relaciona con el gradiente de salinidad e inundación.

- La productividad de la hojarasca y biomasa aérea y en consecuencia el flujo de carbono, entre la hojarasca de los humedales arbóreos y la biomasa aérea, de los humedales herbáceos, es similar.
- El almacén de carbono aéreo es mayor en los humedales arbóreos. Mientras que en el almacén subterráneo (raíces finas), no hay diferencias entre los humedales arbóreos y herbáceos.
- El almacén de carbono del suelo es igual en todos los humedales del sistema, a diferentes profundidades, incluyendo al pastizal inundable que es un humedal modificado.
- Los humedales que integran el sistema de humedales tienen potencialmente la misma capacidad de almacenamiento de carbono.
- Este estudio ha generado información necesaria que debe ser considerada para integrar las estrategias de manejo adecuado para mantener los procesos ecológicos de estos humedales y por ende los servicios ecosistémicos.

Recomendaciones

Las estrategias de manejo y la restauración deben darse de acuerdo a las características de cada localidad. Las acciones que se sugieren para mantener la salud de este sistema tienen que realizarse a diferentes escalas considerando la conectividad cuencas costeras y con los sistemas de playa-duna y marinos.

- Gestionar la regularización de obras que desvíen los aportes de agua dulce a la planicie costera, recuperar los meandros para asegurar un flujo superficial y subterráneo, y mantener el hidropereodo.
- Es importante implementar programas de monitoreo comunitario en el humedal, que incluyan variables ambientales como el hidropereodo y la salinidad, que son factores que ante eventos locales (modificación de flujos) o eventos globales como el cambio climático (salinización por aumento del nivel del mar) sirven de alertas y permiten estructurar estrategias de intervención. Actualmente este esquema de

participación ha mostrado ser exitoso dentro de la REBIEN como en las comunidades de San Fernando, El Castaño, La Palma, Ceniceros, Salto de Agua que han permitido sensibilizar a los habitantes a través de reconocer los cambios que se dan en su ambiente.

- Establecer acuerdos con instituciones académicas para promover estudios sobre productividad, secuestro y almacenamiento de carbono, en suelos (nutrientes actividad bacteriana, potencial redox), estudios de conectividad, efectos de actividades antrópicas como las modificaciones de cauce en las cuencas, uso de agroquímicos y fertilizantes, actividades productivas, introducción de especies invasoras y exóticas, entre otros que permitan conocer más la ecología y funcionamiento de estos ecosistemas, sobre todo a la escala de sistema que permitan entender las relaciones entre los factores bióticos y abióticos.
- Empezar con el proceso de valoración de los servicios ecosistémicos, para tener identificados y mapeados y poder tener un mejor manejo.
- Recuperar las áreas que han sido degradadas, a través de la rehabilitación de flujos, reforestación de la ribera de los ríos o cuerpos de agua.
- Eliminar especies exóticas e invasoras, como la palma de aceite, a través del ordenamiento del cultivo y la implementación de buenas prácticas, además de la restauración
- Diferenciar en el programa de manejo de la REBIEN, los pastizales inundables de los convencionales. Actualmente, los datos demuestran que aún con las modificaciones por la presencia del ganado, se mantienen los procesos funcionales propios de los humedales, así que el manejo que se le da actualmente se debe mantener y mejorar en función de mejorar los procesos ecológicos y mantener su función ecosistémica.
- Empezar a promover instrumentos legales como la NOM-022, para que los humedales de agua dulce sean considerados para su protección, al igual que los manglares.

Literatura citada

- Alemán ST, Ferguson BG, Medina JF (Eds). 2007. Ganadería, Desarrollo y Ambiente: Una Visión para Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur- Unidad Tapachula, Fundación Produce Chiapas. México.
- Castro-Castro V. 2018 Análisis preliminar de riesgo por cambio climático en la costa del municipio de Tapachula, Chiapas, México. Espacio I+D Innovación más Desarrollo, 7(18) 92-116. Recuperado de: <http://www.espacioimasd.unach.mx/articulos/vol.7/num18/pdf/art5.pdf>
- Cingolani AM, Noy-Meir I, Renison D, Cabido M. 2008. La ganadería extensiva ¿es compatible con a la conservación de la biodiversidad y de los suelos? Ecología Austral 18:253-271.
- Engle VD. 2011. Estimating the provision of ecosystem services by Gulf of Mexico Coastal Wetlands. Wetlands. 31:179-193.
- Grime JP. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242, 344-347.
- Gutiérrez HME. 2019. Determinación de la biomasa y contenido de carbono en raíces de un bosque de mangle en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur – Tapachula. Chiapas, México.
- Hernández MA, Marín-Muñiz JL, Moreno-Casasola P, Vázquez V. 2014. Comparing soil carbon pools and carbon gas fluxes in coastal forested wetlands and flooded grasslands in Veracruz, Mexico.
- Hernández ME, Moreno-Casasola P. 2018. Almacenes y flujos de carbono en los humedales de agua dulce en México. Maderas y Bosque. 24:e2401881
- Infante-Mata MD, Moreno-Casasola P, Madero- Vega C, Castillo-Campo G, Warner G. 2011. Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetland of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. Forest Ecology and Management 262: 1514 -1531.

- Kauffman JB, Hernandez TH, Jesus GM del C, Heider C, Contreras WM. 2016. Carbon stocks of mangroves and losses arising from their conversion to cattle pastures in the Pantanos de Centla, Mexico. *Wetland Ecology and Management*. 24:203–216.
- Moreno-Casasola P, Hernández ME, Campos A. 2017. Hydrology, Soil Carbon Sequestration and Water Retention along a Coastal Wetland Gradient in the Alvarado Lagoon System, Veracruz, Mexico. *Journal of Coastal Research*. 77:104-115.
- Moreno-Casasola P, López-Rosas H, Rodríguez-Medina K. 2012. From tropical wetlands to pastures on the coast of the Gulf of Mexico. *Pastos*, 42(2), 185-217.
- Moreno-Casasola P, Hernández ME, Campos A, Vázquez-González C, López-Rosas H, Peralta-Peláez LA, Monroy R. 2018. La ganadería en los humedales: ¿tiene futuro? En: Halffter, G., M. Cruz y C. Huerta (Comps.). *Ganadería sustentable en el Golfo de México*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Rodríguez-Medina K, Moreno-Casasola P., Yañez-Arenas C. 2017. Efecto de la ganadería y la variación estacional sobre la composición florística y la biomasa vegetal en los humedales de la costa centro oeste del Golfo de México. *Acta Botánica Mexicana*, 119, 79-99.
- [SAGARPA]. Secretaria de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 2018. Atlas agroalimentaria 2012-2018. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). México.
- Spivak CA, Sanderman J, Bowen LJ, Canuel EA, Hopkinson C. 2019. Global-change controls on soil-carbon accumulation and loss in coastal vegetated ecosystems. *Nature Geoscience*. 12:685–692.
- Velázquez-Pérez C, Tovilla-Hernández C, Romero-Berny E, Jesús-Navarrete A. 2019. Estructura del manglar y su influencia en el almacén de carbono en la Reserva La Encrucijada, Chiapas, México. *Madera y bosques*. 25(3) <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61762764016>

Warner B, Aravena R, Moreno-Casasola P. 2005. Cambio climático y reciclaje de carbono en los humedales costeros. En: Moreno-Casasola, P., Peresbarsoba, R., Travieso-Bello, A. C. (eds.). Estrategias para el Manejo Costero Integral: El Enfoque Municipal. Instituto de Ecología, A. C., Gob. Estado de Veracruz-Llave, Xalapa, Ver. pp. 297-318.