

Informe final* del Proyecto B007
Estudio ecológico y genético de las poblaciones de Rhizophora mangle en México

Responsable: Dr. Juan Núñez Farfán
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Ecología
Departamento de Ecología Evolutiva
Laboratorio de Genética Ecología y Evolución
Dirección: Circuito Exterior Ciudad Universitaria, Copilco Universidad, Coyoacán,
México, DF, 04510 , México
Correo electrónico: farfan@servidor.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel: 622 9039 Fax: 622 8996, 616 1976
Fecha de inicio: Julio 29, 1994
Fecha de término: Agosto 15, 1996
Principales resultados: Base de datos, cartografía, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Núñez Farfán, J. 1997. Estudio ecológico y genético de las poblaciones de Rhizophora mangle en México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. B007 México D. F.

Resumen:

El presente estudio tiene como objetivo el hacer un diagnóstico del estado de la conservación de los ecosistemas de manglar en México empleando métodos de percepción remota y análisis ecológicos de campo; caracterizar los ecosistemas de manglar del país en términos de su variación en la riqueza florística y estructura de la comunidad así como determinar la variación en la estructura poblacional de Rhizophora mangle en las costas de México y generar información novedosa y relevante en términos de la conservación y el manejo de los bosques de manglar mexicanos.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

ESTUDIO ECOLÓGICO DE LAS POBLACIONES DE
Rhizophora mangle **EN MÉXICO**

INFORME FINAL DEL PROYECTO CONABIO NO. B007

MÉXICO, D.F., MARZO DE 1996

Institución:

*Departamento de Ecología Evolutiva, Centro de Ecología, UNAM. Apdo.
Post. 70-275,
México 04510, D.F.*

Equipo científico:

Juan Núñez Farfán
Investigador

César A. Domínguez Pérez Tejada
Investigador

Rodolfo Dirzo Minjarez
Investigador

Luis E. Eguiarte Fruns
Investigador

Martín Quijano Poumián
Técnico del Proyecto

Con la colaboración de:

Raúl I. Martínez B.
Eduardo Mendoza
Santiago Sinaca C.

INDICE	PÁGINA
INFORME OPERATIVO	4
0. INTRODUCCION GENERAL	6
1. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MANGLAR DE LAS COSTAS DE MÉXICO APÉNDICE 3.1: BASE DE DATOS ECOLÓGICOS DE LAS COMUNIDADES DE MANGLAR MUESTREADAS	9
2. PATRONES DE VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA MORFOLOGÍA FLORAL DE <i>Rhizophora mangle</i> EN MÉXICO	49
3. ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS MANGLARES DE MÉXICO APÉNDICE 3.1: CARTAS 1:250,00 DE CINCO LOCALIDADES. APÉNDICE 3.2: AREAS DE MANGLAR. APÉNDICE 3.3: TASAS DE DEFORESTACIÓN PORCENTAJES DE ÁREA PERDIDA. DICUSIÓN GENERAL	72
	94

INFORME OPERATIVO

En esta sección haremos una descripción de las actividades realizadas durante el desarrollo del proyecto **Estudio Ecológico de las Poblaciones de *Rhizophora mangle* en México.**

Aunque originalmente habíamos propuesto estudiar 10 localidades de manglar, se colectó material biológico de 15 y se hicieron muestreos de vegetación y análisis de la variación en la morfología floral en 12. En las poblaciones de Tuxpan, Ver., Coyuca, Gro., y Novillero, Nay., no fue posible realizar los muestreos de vegetación, ya que estos sitios tenían un alto grado de perturbación natural (huracanes) o inducida (deforestación). Estos muestreos implicaron la realización de 120 transectos de vegetación y la colecta, digitalización y análisis de 1370 flores.

Las localidades muestreadas abarcan prácticamente todo el ámbito de distribución de la vegetación de manglar en México. Para lograr un muestreo de esta magnitud se hicieron 5 salidas al campo, tres al Golfo de México y el Caribe y dos al Océano Pacífico, como se indica en la tabla anexa.

Toda la información colectada durante los recorridos de campo (datos de la estructura de las poblaciones y las comunidades, así como las imágenes de las flores) fue procesada y analizada en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Centro de Ecología.

LOCALIDAD	ESTADO	FECHA
Sontecomapan Centla Isla del Carmen	Veracruz Tabasco Campeche	5 al 12 de septiembre de 1994
San Blás Novillero Topolobampo Kino	Nayarit Nayarit Sinaloa Sonora	1 al 12 de diciembre de 1994
Celestún Ría Lagartos Punta Allen	Yucatán Yucatán Quintana Roo	25 de febrero al 8 de marzo de 1995
Chantuto Chacagua Coyuca	Chiapas Oaxaca Guerrero	11 al 19 de mayo de 1995
Tamiahua Tuxpan	Veracruz	7 al 11 de septiembre de 1

Para las estimaciones de la cobertura de los manglares y la tasa de deforestación se usaron dos metodologías. En primer lugar, en un análisis a nivel nacional, la cobertura de vegetación de manglar en los años setenta se estimó digitizando 23 castas del INEGI (escala 1:250,000) que en conjunto abarcan casi todo el ámbito de distribución de este tipo de vegetación en México. Estos datos se compararon con los valores obtenidos en el Inventario Nacional Forestal Periódico realizado a principios de los noventa. En segundo lugar y con el objeto de obtener estimaciones más precisas de las tasas de deforestación para cinco sitios selectos, se compararon 5 pares de imágenes de satélite (escala 1:50,000) elaboradas con una diferencia de entre 4 y 20 años. Gran parte de este trabajo se realizó en el Instituto de Geografía, UNAM.

Los primeros resultados de este estudio fueron expuestos en el XIII Congreso Mexicano de Botánica (Cuernavaca, Mor., octubre de 1995), mientras que los resultados definitivos y las conclusiones se incluyen en el informe anexo. Este informe contiene tres capítulos: I. Estructura de las Comunidades de Manglar de las Costas de México, II. Patrones de Diferenciación en la Morfología Floral de *Rhizophora mangle* en México, y III. Cambios en la Cobertura de las Comunidades de Manglar en México.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El presente estudio aborda de manera integral la ecología de las comunidades de manglar de México. Nuestro objetivo es caracterizar a estas comunidades en términos de: 1) la ecología de poblaciones de las especies representativas; 2) análisis de la diferenciación geográfica entre las poblaciones; 3) ecología de comunidades, que comprende el análisis de la diversidad, la estructura y el potencial de regeneración. Finalmente, 4) incluimos una evaluación del estado de conservación de estos ecosistemas a través de un estudio de las tasas de deforestación (Figura 0.1).

Los resultados de la ecología de poblaciones, la genética de poblaciones y los patrones de diferenciación geográfica permitirán una aproximación al conocimiento de la evolución en los manglares, en particular de *Rhizophora mangle*. Además, estos resultados, en conjunto con los análisis a nivel de comunidades y las estimaciones de la magnitud de la perturbación humana, permitirá establecer estrategias adecuadas de conservación. Se ha enfatizado que cualquier plan de manejo de la diversidad biológica, en cualquier nivel, debe descansar en un conocimiento científico sólido de los sistemas a conservar (Soulé 1992). Este es el objetivo perseguido en este estudio.

Los manglares son una comunidad biológica ubicua en nuestro país. Por sus características biológicas y de distribución, enfrentan presiones contemporáneas que amenazan su mantenimiento y conservación. Las evaluaciones recientes disponibles señalan que las comunidades de manglar de México tienen un estado de conservación crítico, vulnerable o amenazado, y muy pocos sistemas pueden considerarse como estables (Dinerstein *et al.* 1995; pero ver Capítulo 3).

Biológicamente, los ecosistemas de manglar constituyen reservorios de carbono y sistemas importantes en el flujo de energía. Son el hábitat de numerosas especies animales, terrestres y acuáticas. Aunque de amplia distribución, la especificidad de su hábitat hace a los manglares sistemas muy sensibles a la perturbación.

Aun cuando son comunidades con una riqueza de especies baja, las especies vegetales dominantes del manglar comparten varias adaptaciones a la vida en ambientes salinos e inundables. Por ejemplo, la presencia de estructuras para eliminar el exceso de sal, o estructuras para respirar (pneumatóforos); adaptaciones para anclarse al sustrato fangoso e inundado (raíces pivotantes o zancos), y adaptaciones para el establecimiento de las plántulas y la dispersión (viviparidad).

Los estudios de paleobiogeografía indican que los manglares se establecieron en el neotrópico, y en lo que es hoy México, por lo menos hace 25 millones de años. Hace 2.5 millones de años se formó el Istmo de Panamá aislando a las comunidades de manglar de la costas del Pacífico y del Atlántico. Este fenómeno histórico afectó de manera la evolución de la vida terrestre y marina ambos lados del Istmo (Svitol 1993). Al mismo tiempo, este evento histórico brinda la oportunidad única para el estudio de los procesos que han afectado la evolución de las poblaciones de las especies del manglar.

Bibliografía

- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Primm, M.P. Bookbinder, y G. Ledec. 1995. *A consevation assesment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. WWF-The World Bank, Washington, D.C.
- Svitol, K.A. 1993. Oceans divided. *Discovery* Nov., 38-39.

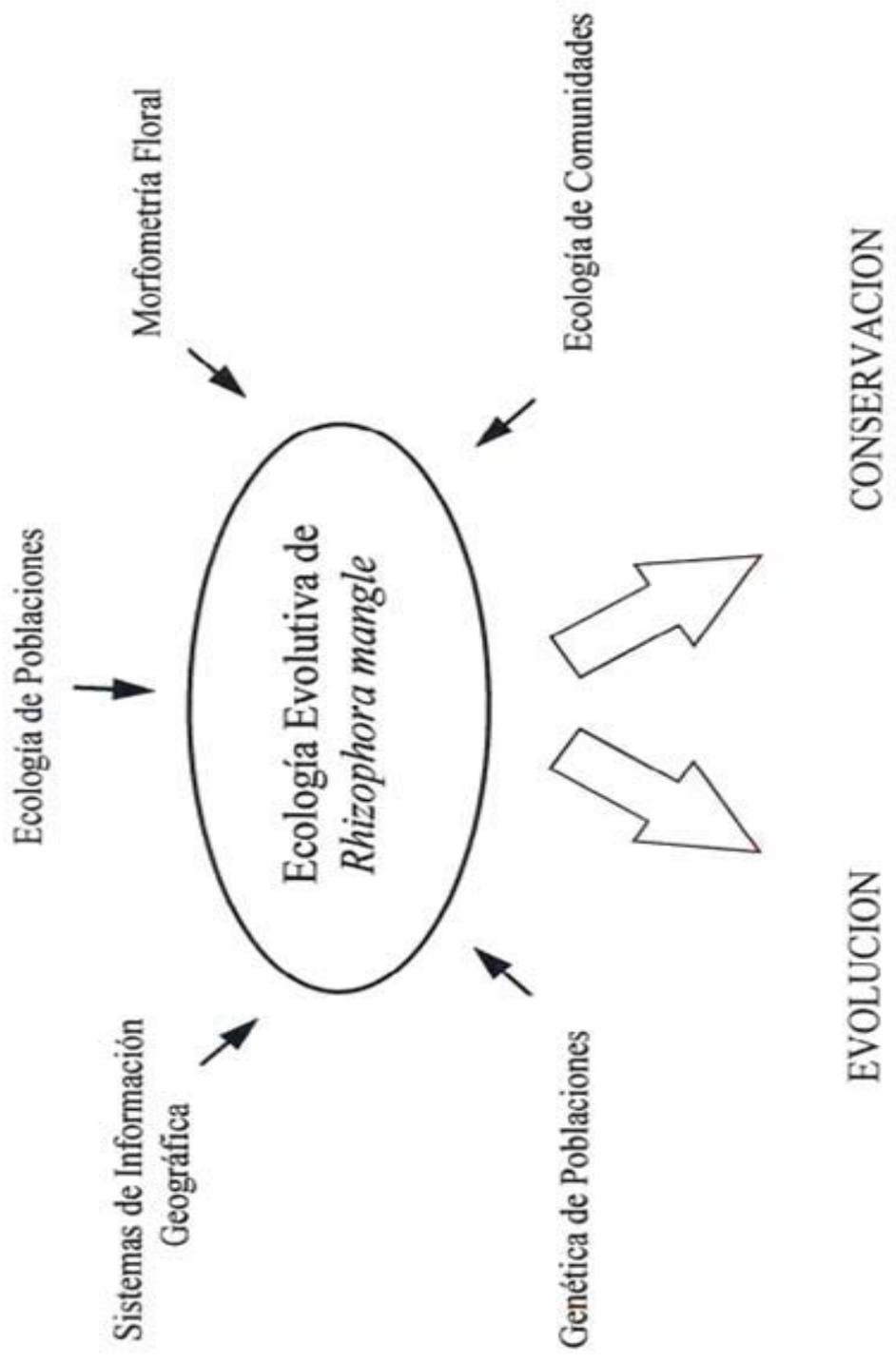


Figura 0.1

CAPITULO 1

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MANGLAR EN LAS COSTAS DE MÉXICO

Introducción

Las comunidades de manglar constituyen un elemento importante de la vegetación de las zonas costeras de México (Rzedowsky 1978), incluso desde tiempos geológicos (Graham 1995). En el pasado reciente las comunidades de manglar formaban un continuo a lo largo de la costa del Golfo de México, aunque en el Pacífico su distribución es más discontinua (Rzedowsky 1978; Flores-Verdugo *et al.* 1992). La amplia distribución geográfica y latitudinal de los manglares en México da como resultado una amplia variación en la estructura y en riqueza de especies entre comunidades (Lot-Helgueras *et al.* 1975). Cambios en la estructura de las comunidades de manglar pueden ser apreciados tanto a una escala geográfica amplia como en distancias cortas, si embargo la riqueza florística varía poco (Pool *et al.* 1977).

Aunque este tipo de comunidad ha sido estudiado en el Golfo de México desde la década de los sesentas (Sánchez y Elena 1963; Thom 1967; Lot-Helgueras *et al.* 1975; ver revisión en López-Portillo, en prensa), no existen estudios extensivos y comparativos previos sobre su estructura y composición en comunidades de manglar en ambas costas de México. Estudios sobre la estructura y composición de manglares en el Caribe y Centroamérica han incluido algunos manglares de la costa del Pacífico de México (Pool *et al.* 1977). Recientemente Flores-Verdugo *et al.* (1992) han revisado la estructura y composición de las principales comunidades de manglar de la costa del Pacífico y han interpretado las diferencias entre ellas como una función del tipo de manglar de que se trata (*sensu* Lugo y Snedaker 1974). Jiménez (1992) ha revisado los estudios ecológicos de los manglares de Centroamérica, donde la estructura y diversidad de la manglar varía mucho en función de la precipitación.

Los estudios ecológicos realizados en las comunidades de manglar mexicanas se han ocupado más de aspectos de biogeografía (Lot-Helgueras *et al.* 1975; Ramírez-García y Lot 1994), productividad (fenología, producción de hojarasca), zonación, fisonomía (López-Portillo, en prensa), y menos sobre estructura y composición florística (Flores Verdugo *et al.* 1992; López-Portillo, en prensa).

Además de la ausencia de estudios comunitarios extensivos de los manglares de México, la información disponible no permite su análisis comparativo debido al uso de distintas metodologías de muestreo y criterios de elección de las comunidades. Esto es particularmente importante con respecto a la estructura y composición. En este sentido, con el objeto de caracterizar la variación en estructura y composición entre las comunidades de manglar de México, es necesario realizar estudios extensivos con criterios uniformes (ver Gentry 1982).

Aunado al interés básico en la descripción ecológica de las comunidades de manglar, es importante conocer el estado actual de su estructura y composición, evaluar el nivel de perturbación humana (vía extracción de madera) y el potencial regenerativo (vía plántulas y juveniles establecidos), para adoptar estrategias de conservación. Aunque se conoce que varias especies del manglar poseen la capacidad de regenerar a partir de tocones o vegetativamente (reiteraciones), la colonización de hábitats nuevos o desnudos de vegetación ocurre a través de semillas o plántulas. Es por ello que se evalúa el potencial de regeneración a partir de individuos producidos sexualmente. Este aspecto no ha sido abordado en los estudios de comunidades de manglar previamente.

La ubicación geográfica de los manglares mexicanos en zonas de desarrollo urbano, pesquero, turístico, y donde existen yacimientos petroleros y zonas industriales portuarias, determina que exista una presión continua y un deterioro acelerado sobre este tipo de ecosistema. Por estas razones, muchas de las unidades de manglar del país se consideran vulnerables (Dinerstein *et al.* 1995). Por lo tanto, es necesario evaluar, de manera continua y extensivamente, si los efectos de la perturbación humana han afectado la estructura y composición de las comunidades y su potencial regenerativo.

El objetivo del presente estudio es determinar la variación en la estructura y composición florística de las comunidades de manglar en las costas de México. Al mismo tiempo, analizar comparativamente la importancia relativa especies representativas en la estructura de la comunidad para manglares de las costas del país. Asimismo, se pretende evaluar el potencial regenerativo de cada comunidad y determinar la magnitud de la perturbación humana en términos de extracción de árboles en las comunidades existentes.

Métodos

Selección de las comunidades de Manglar

Para el presente estudio se seleccionaron doce comunidades de manglar que estuvieran comprendidas dentro de las unidades biogeográficas (complejos) definidas por la World Wildlife Foundation (WWF) en conjunto con el Banco Mundial (World Bank), para este ecosistema. Los complejos definidos para las costas de México son: Mar de Cortez, Sur de México, y Pacífico de América Central, en la costa del Pacífico; Golfo de México y Yucatán, en el Atlántico. (Dinerstéin *et al.* 1995) (Figura 1.1). Las comunidades de manglar muestreadas en este estudio en conjunto con el complejo y la unidad de manglar (WWF/World Bank) al que pertenecen se presentan en la Tabla 1.1 y Figura 1.1. Este criterio de elección nos permitirá el análisis comparativo con otros estudios realizados en las mismas unidades de manglar, al mismo tiempo que la presente información será de utilidad en las evaluaciones del estado de conservación de las regiones ecológicas de América Latina y el Caribe, así como para la investigación científica básica en ecología de comunidades y de poblaciones.

Muestreo

En cada comunidad de manglar analizada en el presente estudio, se hicieron recorridos en lancha que cubrieran la totalidad o la mayor parte de la comunidad de manglar a ser muestreada. Una vez establecido cuales sitios pudieran ser representativos de una comunidad, se eligió aleatoriamente la ubicación de cada uno de diez transectos por comunidad. La distancia sobre la cual se hizo la aleatorización de los puntos de muestreo fue desde 3km (Bahía Kino), hasta 20 km (Chantuto, Centla, Lagartos, Celestún, Punta Allen, Topolobampo, Sontecomapan, San Blas, Tamiahua).

Para determinar la estructura y composición del manglar se usó la metodología establecida por Gentry (1982) para bosques tropicales. En cada localidad, la comunidad de manglar fue muestreada en 10 transectos de 2 por 50 metros, totalizando 0.1 ha. En cada transecto se registraron e identificaron todas las plantas establecidas en el área que tuvieran un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 1 cm, o a 1.3 m de longitud si el individuo se encontraba postrado. Además del diámetro se midió (o estimó) para cada individuo, de cada especie, la altura total. En el caso de individuos muy grandes de *Rhizophora mangle*, la medición del DAP se hizo justo encima de los contrafuertes o zancos y se registró a altura de medición.

Los individuos enraizados en los límites del transecto se incluyeron si más del 50% de las raíces o zancos (en el caso del mangle rojo) se encontraban dentro del transecto. Aunque Gentry (1982) establece como criterio para incluir a una planta en el censo si ésta

posee un diámetro ≥ 2.5 cm, en este estudio decidimos reducir el límite para incluir individuos juveniles y trepadoras que podrían no alcanzar este diámetro. No obstante, los datos siguen siendo comparables con los encontrados para otro tipo de comunidades tropicales (v.gr., Gentry 1995), si se elimina la categoría de tamaño ≤ 2.5 cm en diámetro en las comparaciones.

En cada transecto se registró el número de individuos juveniles (< 1 cm en DAP), y su identidad específica. Estos datos permiten estimar el potencial de regeneración, en términos de abundancia de cada especie, y su variación espacial en cada comunidad. De la misma forma, se registraron los árboles de cada especie extraídos por corte (en ocasiones no fue posible hacer la identificación), y se midió el diámetro a la altura del corte. Estos datos se tomaron con el objeto de evaluar primero, si existen diferencias en perturbación humana entre las comunidades de manglar y, segundo, si existen diferencias en las especies de manglar extraídas en cada comunidad.

Composición florística y análisis de la estructura y diversidad

Se obtuvo la composición florística en cada comunidad muestreada. Se incluyeron en la lista las especies que se ajustaron a los criterios establecidos en el muestreo. Aunque poseemos datos acerca de plantas herbáceas de los manglares (v.gr., *Acrostichum*, *Batis*, *Muchlebergia*, etc.), no fueron incluidas en el análisis.

En cada comunidad se estimó la riqueza de especies (**S**) así como varios índices de diversidad (ver Núñez-Farfán y Dirzo 1988), que describimos a continuación.
Índice de diversidad Shannon-Wiener (**H'**):

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i * \log_2 p_i ,$$

donde p_i es la frecuencia relativa de la especie **i** en el transecto. Este índice da peso a la abundancia relativa de las especies, de manera que comunidades con una alta heterogeneidad en las abundancias relativas de las especies tienen valores de **H'** bajos.

De la misma forma, la diversidad máxima ($H_{m\acute{a}x}$) esperada para una comunidad suponiendo una abundancia relativa de las especies homogénea, se obtiene como:

$$H_{m\acute{a}x} = \log_2 S,$$

donde S es el número de especies en la muestra. El cociente $H' / H_{m\acute{a}x}$ definido como equitatividad (E , eveness) mide la discrepancia entre la diversidad máxima esperada para una muestra o comunidad, y la diversidad observada (Smith 1980):

$$E = H' / H_{m\acute{a}x}$$

Índice de diversidad de Simpson (D):

$$D = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

Donde p_i es la frecuencia relativa de la especie i . Este índice asigna muy poco peso a las especies raras y le da un peso mayor a las especies abundantes. Su escala va de 0, que indica poca diversidad, a un máximo de $(1-1/S)$. Es el equivalente a la heterocigosis esperada en genética de poblaciones ($H = 1 - \{ \sum p_i^2 \}$, donde p_i^2 es la proporción de homocigotos; Hedrick 1983), que mide la probabilidad que de una población se tome al azar dos alelos idénticos.

$$S_e = 1/(1-D)$$

Este nos habla del número de especies efectivas en una población. Si todas las especies se encuentran en proporciones iguales, $S_e = S$; entre menor sea S_e mayor será la dominancia en la comunidad, siendo 1 su máximo valor posible. En genética de poblaciones su equivalente es el estimador del número de alelos efectivos por loci (ver Hedrick 1983).

Se realizaron comparaciones estadísticas de la diversidad (H') entre comunidades. Ya que no se conoce la distribución teórica de H' , se usó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf 1981). Asimismo, se buscó una relación entre la diversidad y la latitud geográfica de las poblaciones a través de un análisis de correlación no paramétrica de Spearman (Sokal y Rohlf 1981).

Se obtuvo la diversidad (H') de los individuos regenerantes (< 1 cm DAP) y se buscó una asociación de ésta con la diversidad de los individuos ≥ 1 DAP por medio de una correlación no paramétrica (Spearman rank correlation; Sokal y Rohlf 1981).

Estructura de tamaños

En cada comunidad se obtuvieron los estimadores de la estructura usando la información de los diez transectos: densidad de individuos de cada especie por hectárea, diámetro y altura promedio de los individuos; distribución de tamaños de plantas por comunidad (tocas las especies en conjunto), usando como estimador del tamaño la altura y el área basal (**Area basal** = $\pi(\text{diámetro}/2)^2$).

En el caso de la altura y área basal promedio de cada comunidad, se realizaron análisis de varianza univariados, usando como réplicas a los transectos de cada comunidad (Sokal y Rohlf 1981).

Se obtuvieron las densidades de las especies más importantes de cada manglar, así como las de las plántulas y juveniles < 1 cm DAP (regeneración potencial), y la de los individuos cortados. Los análisis estadísticos se ejecutaron usando las abundancias (número de individuos). La abundancia de las especies entre comunidades se comparó mediante modelos log lineal que incluyeron como variables independientes el océano, la localidad, la especie, y la interacción especie x localidad (GLM v. 3.77, Royal Statistical Society 1977). Ya que la variable dependiente son conteos la distribución del error no es normal, sino Poisson; por tanto el modelo incluye este tipo de error y la función que liga los componentes deterministas y aleatorios del modelo es logarítmica (Ver Ezcurra *et al.* 1987).

Para determinar la posible existencia de variación clinal en los estimadores del tamaño de los individuos de cada comunidad, se realizaron análisis de regresión que incluyeran como variables independientes el océano (Atlántico o Pacífico), así como de la latitud. Un análisis incluyó a todos los individuos, mientras que otro sólo incluyó a los individuos más altos de cada especie en cada transecto. Ya que la altura promedio (y

el área basal) de cada comunidad está fuertemente influenciada por la abundancia de individuos en categorías de tamaño pequeñas, el análisis de los valores promedio puede no reflejar el grado de desarrollo estructural de una comunidad. Por ello decidimos analizarlos extremos de altura y área basal de cada comunidad que sea más representativo de la estructura y fisonomía.

Resultados

Composición florística

Se registraron diez especies en las comunidades de manglar de las costas de México (Tabla 1.2). Las especies más comunes fueron *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus* (Tabla 1.2). La comunidad con un número mayor de especies fue Centla en Tabasco (7), mientras que la más pobre fue Bahía Kino, Sonora (2).

Respecto a la composición florística y riqueza de las comunidades en individuos juveniles (regeneración potencial), nuevamente Centla, Tabasco mostró la mayor riqueza (7 especies) y Bahía Kino, la más pobre (2 especies) (Tabla 1.3). Sin embargo se apreció menor riqueza en la regeneración potencial, en general.

Diversidad

Los diferentes índices relacionados con la diversidad muestran un comportamiento similar entre ellos (Apéndice 1.1). El índice de diversidad (H') total por manglar mostró que las comunidades del Golfo y Mar Caribe (Atlántico) tienen, en promedio, una diversidad mayor que las comunidades del Pacífico (H' promedio 1.3 vs. 0.75, respectivamente). Dentro de la costa del Pacífico, San Blas, la localidad intermedia en latitud, presentó la mayor diversidad (1.39), mientras que las dos poblaciones extremas, Kino y Chantuto (0.23 y 0.09, respectivamente), tuvieron los valores más bajos de diversidad (Figura 1.2). Para la costa del Golfo y Mar Caribe el comportamiento es más complejo. Sontecomapan tuvo la menor H' (0.85), mientras que todas las demás presentan diversidades mayores o iguales a 1.2. Ría Lagartos tuvo la mayor diversidad tanto del Atlántico como del Pacífico (Figura 1.2).

De manera interesante, la diversidad local (entre sitios en cada manglar) promedio es fue menor en cada comunidad, mostrando la existencia de variación espacial (Figura 1.2) siendo ésta enorme en Punta Allen y Ría Lagartos, el sitio más diverso a nivel global, pero no el más diverso a nivel local. A nivel local Centla e Isla del Carmen fueron los sitios más diversos (cf. Fig. 1.1).

Un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis detectó diferencias significativas entre las comunidades respecto a su diversidad ($H_{\text{Kruskal-Wallis, ajustada}} = 50.52$; g.l. = 11; $P < 0.0001$; cf. Figura 1.2).

De manera similar, la diversidad de la regeneración potencial (inds. ≤ 1 cm DAP) difirió entre las comunidades muestreadas ($H_{\text{Kruskal-Wallis, ajustada}} = 62.98$; g.l. = 11; $P < 0.0001$). Sin embargo los valores de H' en cada comunidad para los individuos ≥ 1 cm DAP no coinciden con los obtenidos para la regeneración. Mientras que en Chantuto la diversidad en la regeneración es muy superior a la de individuos de tallas mayores, en Chacagua diversidad de regenerantes es muy baja en comparación a la de individuos ≥ 1 DAP (Figura 1.2). La relación entre la diversidad de regenerantes y establecidos es equivalente en San Blas, Topolobampo y Bahía Kino (Figura 1.2). Nuevamente, las comunidades del Pacífico fueron menos diversas que las del Atlántico. En el Atlántico, tres comunidades mostraron una diversidad menor en los regenerantes que en los individuos establecidos (Sontecomapán, Centla e Isla del Carmen), siendo notable la diferencia en Sontecomapan (Figura 1.2). El resto de las comunidades muestran que la diversidad de los regenerantes es similar a la de individuos establecidos (Punta Allen, Celestún, y Ría Lagartos; Figura 1.2). En Tamiahua la diversidad de la regeneración fue mayor que la de individuos establecidos.

Un manglar diverso en el dosel no lo es necesariamente en el sotobosque. Al analizar la correlación entre la diversidad de individuos establecidos y la de regenerantes no se encontró una asociación estadística significativa entre ellas, debido principalmente a las discrepancias ya señaladas ($Rho_{\text{spearman}} = 0.413$; g.l.= 11; $P = 0.171$). No obstante la correlación es positiva y quizá no significativa debido al bajo poder de la prueba.

Valores de importancia

Lo valores de importancia de las especies más comunes calculados a partir de la frecuencia relativa de individuos con un DAP mayor a 1 cm, para las 12 localidades explican, en parte, el comportamiento de los índices de diversidad (Apéndice 1.1). En el Pacífico, comunidad más norteña, Bahía Kino, está formada casi exclusivamente por *A. germinans* (96%), con unos cuantos individuos de *R. mangle* (4%). Por otra parte, la comunidad más al sur, Chantuto, está formada casi exclusivamente por individuos de *R. mangle* (99%). Las otras tres comunidades del Pacífico están dominadas por *R. mangle* (70%, 55%, y 79%). En el Atlántico los patrones son más complejos. *R. mangle* es la especie más abundante en todos los sitios (de 51-81%), excepto en Tamiahua (con 22%),

donde la especie dominante es *A. germinans* con una frecuencia de 70%, y en Celestún (38%), donde la especie dominante es *L. racemosa* cuya frecuencia fue de 56% (Apéndice 1.1).

Densidad y abundancia

La densidad de individuos ($\geq 1\text{cm}$ DAP) mostró gran heterogeneidad entre comunidades, en particular en la Costa del Atlántico donde se observaron los valores extremos. La densidad máxima de individuos se encontró en Centla (ca. 7500 inds/ha), mientras que la mínima se observó en Tamiahua (1290 inds/ha). En el Pacífico, Topolobampo presentó la densidad mayor con aproximadamente ca. 6200 inds/ha, mientras que Chacagua tuvo una densidad de 1860 inds/ha (Figs. 1.3).

El análisis de la densidad para cada una de las tres especies más importantes revela una gran heterogeneidad entre sitios (Figura 1.3). *A. germinans* fue más abundante en Bahía Kino donde domina (ca. 2900 inds./ha), aunque con gran variación espacial (Figura 1.3). En contraste, es muy rara en Chacagua (<450 inds/ha). En el Atlántico la densidad mayor de esta especie ocurrió en Punta Allen (1440 inds./ha), aunque no es la dominante de la comunidad como en Tamiahua (ca. 850 inds/ha). Los sitios con menor abundancia de *A. germinans* fueron Sontecomapan y Celestún (con ca. 200 inds/ha) (Figura 1., Apéndice 1.1).

Rhizophora mangle mostró densidades mayores particularmente en Centla, Topolobampo (con ca. 5000 inds/ha) y en Chantuto (ca. 3900 inds/ha). Es notable la heterogeneidad espacial en la densidad en todos los sitios. Las densidades mínimas se registraron en Bahía Kino y Tamiahua (ca. 120 y 270 inds/ha. respectivamente), que son de las latitudes más norteñas muestreadas en ambas costas de México.

Laguncularia racemosa presenta densidades muy bajas en algunos manglares. Por ejemplo, aunque la especie está reportada en Sontecomapan, ningún individuo fue encontrado en los censos de vegetación, al igual que en Bahía Kino donde no existen reportes, pero sí en la Isla Tiburón cercana a la costa de Sonora (Ramírez-García y Lot-Helgueras 1990). Esta especie presentó densidades muy bajas en Punta Allen (60 inds/ha), Tamiahua (70 inds/ha), Chantuto (10 inds/ha), y Chacagua (110 inds/ha) (Figura 1.3). Las comunidades de manglar situadas cerca de la sonda de Campeche fue donde se registró la mayor densidad de esta especie (Centla, Isla del Carmen, y Celestún). De hecho, *L. racemosa* es la especie más abundante en Celestún (ca. 2200 inds/ha), (Figura 1.3).

En lo que respecta a las densidades de los individuos de la regeneración potencial (< 1cm DAP) de las mismas especies, la variación entre comunidades y aún espacial (entre transectos), es muy grande (Figura 1.3). La densidad de *R. mangle* fue cercana a 4000 individuos por hectárea en Chacagua, pero escasa en Centla, Sontecomapan, Tamiahua, Topolobampo y Bahía Kino (menos de 400 inds/ha). Más de 4500 inds/ha de regeneración de *A. germinans* se registró en Punta Allen, pero muy escasa en Sontecomapan, Centla, Celestún, Chacagua, San Blas y Topolobampo (menos de 200 inds/ha) (Figura 1.3). Finalmente, *L. racemosa* estuvo ausente en Sontecomapan y Bahía Kino, fue muy escasa en Centla, Punta Allen, Tamiahua, Chantuto, Chacagua, y Topolobampo (menos de 100 inds/ha); y muy abundante en Isla del Carmen y San Blas (ca. 4000 y 2200 inds/ha, respectivamente). Es de notarse la gran variación en las densidades de regenerantes de las tres especies en las distintas comunidades (Figura 1.3).

El análisis de la abundancia de individuos (≥ 1 cm DAP) de las especies más importantes, entre comunidades, reveló que existen diferencias significativas entre localidades, entre especies, y un efecto significativo de la interacción especie x localidad (Tabla 1.4A). El factor “océano” no explicó mucho de la varianza observada en abundancia ($R^2 = 0.10\%$; Tabla 1.4A). Los factores significativos explican 59.47% de la varianza en la abundancia. El modelo general fue significativo (ver Tabla 1.4A).

De manera similar, la varianza en la abundancia de individuos juveniles (regeneración), es explicada fundamentalmente por la localidad y la interacción especie x localidad, factores que juntos explican el 59.07% de la varianza total. Los factores “océano” y “especie” explicaron menos del 2% de la varianza (Tabla 1.4B).

Estructura

La altura promedio de los árboles en cada comunidad difirió significativamente entre las comunidades de la costa del Pacífico y la del Golfo de México y Mar Caribe (Prueba de ANOVA, $F = 95.74$; g.l. = 11,4384; $P < 0.001$) (Figura 1.4). La altura promedio de los individuos fue mayor en Centla y Sontecomapan ($X = 7.7 \text{ m} \pm 0.15 \text{ E.E.}$, $7.0 \text{ m} \pm 0.44 \text{ E.E.}$, respectivamente); por el contrario, la altura promedio menor se encontró en el manglar de Bahía Kino ($X = 1.56 \text{ m} \pm 0.4 \text{ E.E.}$) (Figura 1.4). Sin embargo, las mayores alturas individuales se obtuvieron para Chantuto (ver abajo).

El área basal promedio por individuo mostró también diferencias significativas entre localidades (Prueba de ANOVA; $F = 3.27$; g.l. = 11,4498; $P < 0.001$) (Figura 1.4). Las

mayores áreas basales se encontraron en San Blas y Topolobampo, aunque con una variación individual considerable ($X = 328.84 \text{ cm}^2 \pm 183.22 \text{ E.E.}$ y $X = 315.43 \text{ cm}^2 \pm 84.14 \text{ E.E.}$, respectivamente) (Figura 1.4). El valor más bajo de área basal individual se obtuvo para el manglar de Centla ($X = 33.53 \text{ cm}^2 \pm 3.03 \text{ E.E.}$). Las diferencias entre comunidades respecto al área basal promedio están determinadas principalmente por el número de tallos de cada individuos, siendo éste muy alto para Topolobampo y San Blas, y bajo (árboles monopódicos) como en Centla y Chantuto, o debido a la talla pequeña de los árboles en sitios en regeneración, como en el caso de Punta Allen.

La distribución de alturas de los individuos de cada comunidad mostró diferencias notables. En el Pacífico se encuentra el rango de variación más grande en la altura de los individuos. En Bahía Kino la mayoría de los individuos no rebasan los 4 metros, mientras que en Chantuto hay individuos que alcanzan 30 metros (Figura 1.5). En el Golfo y Mar Caribe las alturas máximas se encontraron en Centla, Celestún (hasta 20 m), Isla del Carmen y Sontecomapan (hasta 18 m); alturas máximas intermedias ocurrieron en Tamiahua y Ría Lagartos (hasta 16 m) y las menores en Punta Allen (hasta 12 m) (Figura 1.5). La menor variación en altura se observó en Bahía Kino donde la altura promedio fue ligeramente menor a 2 m.

La forma de la distribución del área basal individual fue muy similar entre con unidades, pero difieren en la amplitud de la distribución. En todas las comunidades la frecuencia más alta se observa en áreas basales promedio menores a 50 cm^2 por individuo (Figura 1.6), siendo la abundancia de individuos en esta categoría mayor para Centla (más de 600 individuos), seguido por Isla del Carmen (más de 400 individuos). En la costa del Pacífico, las comunidades con un mayor número de individuos en esta categoría de área basal promedio fueron Topolobampo (cerca de 450 inds.), y Chantuto (ca. 350 individuos) (Figura 1.6). En contraste, los valores máximos de área basal se observaron en Topolobampo, en el Pacífico, y en Sontecomapan, en la Costa del Golfo de México (Figura 1.6).

Análisis clinal

Los patrones de variación clinal con respecto a los cambios latitudinales (factores asociados) se exploraron por medio de análisis de regresión. Cada comunidad fue caracterizada por la altura máxima del dosel, el tamaño máximo que puede alcanzar un individuo (área basal), y la diversidad (H'). Para cada localidad se eligió al individuo más alto y al de mayor área basal de cada transecto, de tal manera que la muestra por sitio consistió de diez individuos. Esto se realizó para las tres especies más comunes (*Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*). Dado que hubo 10 réplicas por sitio, se usó un análisis de regresión con réplicas (Sokal y Rohlf 1981), con el área basal o la altura como variable dependiente y la latitud como la independiente. Ya que anteriormente se encontraron diferencias significativas entre los océanos, se realizaron análisis por separado para cada especie y cada océano.

Los resultados de estos análisis indican que la diferencia entre localidades tuvo un fuerte efecto sobre la altura máxima que alcanzan las especies estudiadas, sin embargo, estas diferencias fueron estadísticamente independientes de la variación latitudinal si usamos un nivel de confianza de 0.05 (Tabla 1.5). Estos resultados deberían ser tomados con cautela, sobre todo en los casos de *A. germinans* en ambos océanos y de *R. mangle* en el Pacífico. El efecto de la latitud sobre la altura máxima de estas especies fue significativo si aceptamos un nivel de confianza menor ($P \leq 0.09$), lo que sugiere que este atributo se comporta de manera clinal. Esta consideración se basa en el bajo poder de la prueba estadística debido al reducido número de grados de libertad. En contraste, el área basal máxima no difirió significativamente entre poblaciones y fue completamente independiente de la variación latitudinal (Tabla 1.5).

El análisis de la diversidad en función de la latitud no reveló un efecto significativo (Figura 1.7).

Árboles cortados

A pesar de que la mayoría de las localidades muestreadas se encuentran en zonas protegidas o reservas, se encontró que existe extracción de árboles en muchas de ellas (once). Los árboles extraídos son usados en la construcción de viviendas (Chantuto), en particular en aquellos sitios donde los árboles alcanzan tallas grandes y fustes rectos (Chantuto, Celestún, Marismas Nacionales. Un uso muy extendido en las costas de México

es la extracción de árboles juveniles de *R. mangle*, por su resistencia, para ser usados como travesaños en viviendas (Centla, Tab.), o para la construcción de trampas para el camarón (laguna de Tamiahua, Ver.). *L. racemosa* es usado como postes (columnas) en la construcción de viviendas (Centla, Chantuto). También hay sitios donde los árboles no presentan características adecuadas para su uso por ser de tipo arbustivo. Manglares de este tipo se observaron en Topolobampo, Bahía Kino, y Punta Allen.

La mayor densidad de árboles cortados se obtuvo para el manglar de Celestún, Yuc. (ca. 350 inds/ha); densidades de ca. 200 inds/ha se encontraron para Centla, I. del Carmen, Ría Lagartos y Chacagua. Densidades de árboles cortados intermedias (ca 70 inds/ha) se obtuvieron para Sontecomapan, Tamiahua, Chantuto, San Blas, y Topolobampo. Finalmente, no se encontraron árboles muestreados en Punta Allen y muy pocos en Bahía Kino (15 (inds/ha) (Figura 1.7).

Los árboles extraídos de cada manglar tuvieron un diámetro promedio de 5 a 10cm (Sontecomapan, Centla, Tamiahua, Chantuto (Figura 1.8). Sólo en algunos manglares el tamaño de los árboles cortados superó los diez cm. en diámetro (Celestún, Ría Lagartos, Chacagua, San Blas, Topolobampo y Bahía Kino). En el caso de Bahía Kino los trocos rara vez alcanzan tallas grandes, por lo que el promedio representa la suma de una o más ramas; por otra parte, en esta comunidad la densidad de árboles cortados es muy baja (cf. Figura 1.9).

Discusión

Los resultados de este estudio indican la existencia de una gran variación entre las doce comunidades de manglar, en ambas costas de México, en su estructura, y diversidad. Aún cuando se trata de comunidades relativamente pobres en especies arbóreas (Tomlinson 1994.; Ricklefs y Latham 1993), la composición también muestra variación entre las con unidades.

Si el análisis de las comunidades se concentra en aspectos de la diversidad, las diferencias son aún más notables, de tal forma que manglares cercanos entre sí pueden tener una similitud en diversidad muy baja; tal es el caso de los manglares de la Península de Yucatán (cf. Figura 1.2). Las diversidades observadas fueron, en general, mayores para los manglares de la costa Atlántica de México que, con la excepción de Punta Allen, tienen una diversidad mayor o igual que cualquier comunidad del Pacífico. Sin embargo, nuevamente es evidente que existe variación espacial en este atributo en cada

comunidad, lo que implica que la frecuencia relativa de las especies en el manglar no es uniforme. Este aspecto pudiera tener relación con la zonación de las especies en un manglar determinado (Lugo y Snedaker 1974). Es decir, a nivel global un manglar podría ser muy diverso pero a nivel, dentro de esa comunidad, ser muy poco diverso. Este fenómeno podría ocurrir existe zonación y el manglar se compone de 'parches' donde predomina una especie, de manera que los parches son poco diverso pero la comunidad es muy diversa. Esto podría explicar las diferencias entre comunidades en diversidad y la variación espacial dentro de las comunidades, como se encontró en este estudio (*cf.* Figura 1.2). No obstante existen comunidades de manglar que por sus características (i.e., el tipo de manglar, *sensu* Lugo y Snedaker 1974) no presentan un patrón de zonación de las especies, por lo que este fenómeno no es el único que explica la variación en la diversidad.

A pesar de la enorme variación encontrada en los componentes de la estructura de la comunidad (abundancia, área basal, alturas, etc.), es claro que la complejidad estructural y la diversidad decrece latitudinalmente, como es el caso de Bahía Kino, Son., donde el manglar está dominado casi exclusivamente por *Avicennia germinans*, la complejidad estructural es baja, y la distribución espacial es muy heterogénea. Se ha mencionado que el límite de distribución de los manglares en la costa del Pacífico mexicano se encuentra precisamente en las latitudes de Bahía Kino (29°12'N, 113°36'W; Ramírez-García y Lot-Helgueras 1994), donde aparte de los factores locales que afectan a la comunidad, podrían intervenir otros factores como las bajas temperaturas (Sherrod *et al.* 1986). Existe evidencia de que las bajas temperaturas limitan el establecimiento de *R. mangle* en el Golfo de México (Sherrod *et al.* 1986). En contraste, comunidades con estructura bien desarrolladas y donde no intervienen factores como las bajas temperaturas, como en el caso de Chantuto, pueden presentar diversidades bajas. Se ha reconocido que este manglar tiene un desarrollo estructural mayor que el de manglares de Centroamérica (Flores-Verdugo *et al.* 1992), sin embargo Jiménez (1992) ha descrito manglares diverso y con un dosel muy alto (hasta 35 m) en zonas de alta precipitación. Manglares de este tipo y aquellos analizados por Pool *et al.* (1977) en Marismas Nacional podrían deber su estructura y diversidad a las condiciones locales.

Lugo y Snedaker (1974) han definido los tipos estructurales de manglar en función el patrón local de mareas y el drenaje superficial, así como el aporte de agua dulce. En este sentido, a pesar de que la estructura del manglar puede tener una influencia geográfica (p.ej., la latitud, bajas temperaturas, etc.), su estructura dependerá en gran medida de las condiciones locales. Esta podría ser una explicación a la gran variación en diversidad y estructura encontrada entre comunidades en este estudio. No debe descartarse tampoco que las especies difieran en sus capacidades para explotar hábitats con condiciones particulares, localmente o geográficamente. Existe evidencia de que las condiciones locales de baja salinidad que están asociadas a alturas y diámetros mayores para las especies de

mangle, las condiciones abióticas (salinidad) parecen determinar la presencia de *L. racemosa* y *R. mangle* en algunos bosques, sin embargo interacciones abióticas podrían determinar la formación bosques mixtos (López-Portillo y Ezcurra 1989).

Otros factores que afectan la estructura del manglar es la perturbación natural y humana. En el primer caso, existen comunidades de manglar que son afectadas frecuentemente por ciclones o huracanes, y su efecto es observable en la de la comunidad y en la distribución tamaños y densidad de individuos. La perturbación recurrente puede mantener a las comunidades en una fase sucesional temprana (Cintrón *et al.* 1978) y con una estructura poco compleja. Tal podría ser el caso de los manglares de Punta Allen, Q. Roo, donde la incidencia de huracanes es alta (de 1952 a 1978 penetraron 46 ciclones en el territorio de Quintana Roo; Escobar 1986). En la costa noroeste del Pacífico, donde la distribución de los manglares es discontinua y la fisonomía es arbustiva, con excepción de Marismas Nacionales, es probable que los ciclones determinen en parte la estructura de las comunidades. El 78% de los ciclones que entran al país ocurren en la parte sur de Baja California, en la entrada al Golfo de California (Flores-Verdugo *et al.* 1992). En diciembre 1994 visitamos Marismas Nacionales, en la localidad de Novillero, para realizar el muestreo y encontramos que el manglar había sido totalmente destruido por un ciclón que entró en octubre. Muy pocos individuos permanecieron en pie. La mayoría sin copa, de manera que fue imposible realizar el muestreo. Aunque los ciclones son un fenómeno poco frecuente e impredecible, es claro que afectan la estructura de la comunidad.

Las comunidades de manglar analizadas en el presente estudio están dentro el rango de valores obtenidos en altura y área basal de otras comunidades abarcando un ámbito geográfico mayor (Florida, Puerto Rico y Centroamérica; Pool *et al.* 1977). La única excepción es Chantuto cuyo desarrollo estructural sólo es equiparable a comunidades en Costa Rica y Marismas Nacionales (ver Pool *et al.* 1977). Comparando la altura del dosel, el valor más bajo se ha observado en Florida (1 m), y el más alto en Marismas Nacionales (17m) (Pool *et al.* 1977). Por el contrario, el dosel más bajo reportado en este estudio corresponde a Bahía Kino (<2m) y el más alto a Chantuto Chis. (hasta 30m). Respecto a la densidad, se encontró que Centla y Topolobampo presentaron densidades muy elevadas (hasta 5000 inds/ha), comparables a densidades observadas en Puerto Rico (Pool *et al.* 1977). No obstante, la elevada densidad en las poblaciones de este estudio obedecen a la inclusión de un gran número de individuos juveniles (≥ 1 cm < 2.5cm DAP) no incluido en estudios previos (cf. Figura 1.3).

Un aspecto poco analizado en los estudios de comunidades vegetales, pero de gran importancia, es la composición, abundancia y diversidad de la regeneración potencial (plántulas y juveniles pequeños). Este análisis podría ser un estimador útil en determinar el

establecimiento de los componentes futuros del manglar. Los valores de abundancia encontrados indican que el potencial regenerativo vía individuos producidos sexualmente es bueno para la mayoría de las comunidades. Sin embargo, existen comunidades donde la densidad de regenerantes contrasta con la de individuos establecidos. Este fenómeno afecta a su vez la diversidad de la comunidad de regenerantes que es, en general, más baja que la de individuos establecidos (*cf.* Figuras 1.2 y 1.3). Lo más sobresaliente es, sin embargo, que existe una gran variación espacial en la densidad y diversidad de la regeneración, si consideramos el error estándar de las estimaciones de diversidad y densidad entre transectos (*cf.* Figs. 1.2 y 1.3). Este fenómeno podría tener implicaciones respecto a cuál será la composición futura de un sitio particular del manglar, y podría ser un reflejo al mismo tiempo de su dinámica. Es de llamar la atención que, por ejemplo, en Chantuto la diversidad de la regeneración es elevada en relación con la de individuos establecidos; en este sentido desconocemos si la composición futura será más rica o si existen factores que afectan diferencialmente a las especies y la composición no cambiará. Estas preguntas podrían ser abordadas a través de estudios ecológicos poblacionales y de comunidades que comprendan un periodo mayor.

La gran variación de una localidad a otra en los parámetros comunitarios en cuanto a la diversidad y la estructura, y las diferencias en la abundancia e importancia de las especies más comunes, conduce a preguntarse cómo se correlacionan estos resultados con el comportamiento demográfico y reproductivo de las especies, así como con los patrones de riqueza y distribución de la variabilidad genética de las poblaciones de las especies de manglar (Primack y Tomlinson 1980).

La densidad de individuos cortados por cada comunidad muestra que la perturbación humana es intensa, y se concentra en la extracción de árboles con un diámetro de 5 a 15 cm, fundamentalmente. Sin embargo nuestros datos podrían subestimar o sobreestimar la magnitud de la perturbación. En primer lugar, podrían subestimar el efecto de la perturbación ya que el muestreo se realizó en sitios representativos del manglar y donde la estructura no estuviera evidentemente destruida (p.e., Celestún, Centla, Ría Lagartos, etc.), de manera que aunado a una perturbación generalizada del manglar existe la extracción. Por otra parte, los datos obtenidos de las áreas de muestreo podría sobreestimar la densidad de individuos cortados cuando se extrapolan a inds. por hectárea. Si existiese un patrón agregado de extracción, los datos no serían confiables. Por otra parte, no sabemos el periodo durante el cual fueron extraídos los arboles (tasa de extracción) y esto limita conocer si la comunidad puede tolerar daños de esa magnitud (tasa de reemplazamiento de árboles).

Aunque no es posible determinar si la perturbación humana afecta fuertemente la estructura de la comunidad y su diversidad con los datos obtenidos, éstos representan los primeros intentos de cuantificar este tipo particular de perturbación humana, y hacen necesario el estudio dirigido del su efecto en la estructura de la comunidad y la dinámica de las especies.

Bibliografía

- Cintrón, G. , A. Lugo, D. Pool, G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica* 10: 110-121.
- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Primm, M.P. Bookbinder, y G. Ledec. 1995. *A consevation assesment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. WWF-The World Bank, Washington, D.C.
- Escobar, A. 1986. Geografía General del estado de Quintana Roo. Fondo de Fomento Ed., Gobierno del Edo. de Quintana Roo, México.
- Ezcarra, E. M. Equihua, y J. López-Portillo. 1987. The desert vegetation of El Pinacate, Sonora, Mexico. *Vegetatio* 71: 49-60.
- Flores-Verdugo, F., F. González-Farías, D.S. Zamorano y P. Ramírez-García. 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific costa of Mexico: distribution, structure, litterfall, and detritus dynamics. In Seelinger, U. (ed.). *Coastal Plant Communities of Latin America*, Academic Press, New York. pp. 269-288.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock, S.H., H.A. Mooney, y E. Medina (eds.). *Seasonal dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 146-190.
- Glim. 1977. *Generalised Linear Interactive Models*, v. 3.77. Royal Statistical Society, London, UK.
- Graham. A. 1995. Diversification og Gulf/Caribbean mangrove communities through Cenozoic Time. *Biotropica* 27: 20-27.
- Jiménez, J.A. 1992. Mangrove forests of the Pacific coast of Central America. In Seelinger, U. (ed.). *Coastal Plant Communities of Latin America*, Academic Press, New York. pp. 259-267.
- López-Portillo, J. En prensa. Los manglares de México. *Bol. Soc. Bot. de Méx.*
- López-Portillo, J. y E. Ezcurra. 1989. Response of three mangroves to salinity in two geofoms. *Functional Ecology* 3: 355-361.
- Lot-Helgueras, A., Vázquez-Yanes C. y F. Menéndez. 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf coast of Mexico. In Walsh, G., Snedaker, S. y H. Teas (eds.). *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville. pp 52-61.
- Lugo, A.E., S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review in Ecology and Systematics* 5: 39-64.
- Pool, D.J., S.C. Snedaker, Y A.E. Lugo. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, México, and Costa Rica. *Biotropica* 9: 195-212.
- Primack, R.B., y P.B. Tomlinson. 1980. Variation in tropical forest breeding systems. *Biotropica* 12: 229-231.

- Ramírez-García, P. y A. Lot. 1994. La distribución del manglar y de los “pastos marinos” en el Golfo de California. *An. Inst. Biología, Ser. Botánica*. vol. 65. México.
- Ricklefs, R.E. y R.E. Latham. 1993. Global patterns of diversity on mangrove floras. In: Ricklefs, R.E. y D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Rzedowky, J., 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sánchez, R., M.E. 1963. Datos relativos a los manglares de México. *An. Esc. Nal. Ciencias Biológicas*, México 12: 61-72.
- Sherrod, C.L., D.L. Hockaday, y C. McMillan. 1986. Survival of red mangrove, *Rhizophora mangle*, on the Gulf of Mexico coast of Texas. *Contributions in Marine Science* 29: 27-36.
- Smith, R.I. 1980. *Ecology and Field Ecology*. 3a ed., Harper & Row Publishers, New York, NY.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman, New York, NY.
- Thom, B.G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology, Tabasco, México *Journal of Ecology* 55: 301-347.
- Tomlinson, P.B. 1994. *The botany of mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Tabla 1.1. Localidades muestreadas, la unidad y el complejo de manglar al que pertenecen, en ambas costas de México, según la definición de WWF/World Bank (ver Métodos).

COMPLEJO	UNIDAD	LOCALIDAD	ESTADO	LAT.	LONG.
Mar de Cortés	Costa del NW de México	Bahía Kino	Sonora	28° 47,	111° 54'
	Costa del NW de México	Topolobampo	Sinaloa	25° 36'	109° 08'
	Marismas Nacionales- San Blas	San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 18'
Pacífico de América Central	Tehuantepec	Chacagua	Oaxaca	15° 58'	97° 35'
	Tehuantepec	Chantuto	Chiapas	15° 12'	92° 52'
Golfo de México	Alvarado	Tamiahua	Veracruz	21° 23'	97° 26'
	Alvarado	Sontecomapan	Veracruz	18° 32'	95° 01'
	Usumacinta	Centla	Tabasco	18° 36'	92° 27'
	Usumacinta	Cd. del Carmen	Campeche	18° 38'	91° 45'
Yucatán	Petenes	Celestún	Yucatán	20° 57,	90° 21'
	Ría Lagartos	Ría Lagartos	Yucatán	21° 35,	88° 04'
	Corredor Maya	Punta Allen	Quintana Roo	19° 50'	87° 28'

Tabla 1.2. Riqueza y composición florística de individuos ≥ 1 cm de diámetro de las comunidades de manglar estudiadas en las costas de México.

-A-

ESPECIE	FAMILIA	CLAVE
<i>Avicenia germinans</i>	Avicenniaceae	<i>Ag</i>
<i>Corocarpus erectus</i>	Combretaceae	<i>Ce</i>
<i>Ficus sp. .1</i>	Moraceae	<i>F1</i>
<i>Ficus sp. 2</i>	Moraceae	<i>F2</i>
<i>No determinada</i>	Hoppocrataceae	<i>Hl</i>
<i>Laguncularia racemosa</i>	Combretaceae	<i>Lr</i>
<i>Lonchocarpus sp.</i>	Leguminosae	<i>L1</i>
<i>Pachira acuatica</i>	Bombacaceae	<i>Pa</i>
<i>Rhadadenia biflora</i>	Apocynaceae	<i>Rb</i>
<i>Rhizophora mangle</i>	Rhizophoraceae	<i>Rm</i>

-B-

LOCALIDAD	ESTADO	<i>Ag</i>	<i>Ce</i>	<i>Lr</i>	<i>Rm</i>	<i>Rb</i>	<i>Fi</i>	<i>F2</i>	<i>Li</i>	<i>Pa</i>	<i>Hl</i>	<i>S</i>
Bahía Kino	Sonora	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	2
Tolobampo	Sinaloa	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	3
San Blas	Nayarit	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	3
Chacagua	Oaxaca	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	3
Chantuto	Chiapas	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	3
Tamiahua	Veracruz	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	5
Sontecomapan	Veracruz	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	4
Centla	Tabasco	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	7
Cd. del Carmen	Campeche	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	3
Celestún	Yucatán	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	3
Ría Lagartos	Yucatán	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	4
Punta Allen	Quintana Roo	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	4

+ presente; -ausente

Tabla 1.3. Riqueza y composición florística de la regeneración potencial (individuos con un DAP < 1cm) en las comunidades de manglar de México.

-A-

ESPECIE	FAMILIA	CLAVE
<i>Avicenia germinans</i>	Avicenniaceae	<i>Ag</i>
<i>Conocarpus erectus</i>	Combretaceae	<i>Ce</i>
<i>Laguncularia racemosa</i>	Combretaceae	<i>Lr</i>
<i>Lonchocarpus sp.</i>	Leguminosae	<i>Ll</i>
<i>Pachira acuatica</i>	Bombacaceae	<i>Pa</i>
<i>Rhabdadenia biflora</i>	Apocynaceae	<i>Rb</i>
<i>Rhizophora mangle</i>	Rhizophoraceae	<i>Rm</i>

-B -

LOCALIDAD	ESTADO	<i>Ag</i>	<i>Ce</i>	<i>Lr</i>	<i>Rm</i>	<i>Rb</i>	<i>Ll</i>	<i>Pa</i>	<i>S</i>
Bahía Kino	Sonora	+	-	-	+	-	-	-	2
Topolobampo	Sinaloa	+	-	+	+	-	-	-	3
San Blas	Nayarit	+	-	+	+	-	-	-	3
Chacagua	Oaxaca	+	-	+	+	-	-	-	3
Chantuto	Chiapas	+	-	+	+	-	-	-	3
Tamiahua	Veracruz	+	+	+	+	-	-	-	4
Sontecomapan	Veracruz	+	-	-	+	-	-	-	2
Centla	Tabasco	+	+	+	+	+	+	+	7
Cd. del Carmen	Campeche	+	-	+	+	-	-	-	3
Celestún	Yucatán	+	-	+	+	-	-	-	3
Ría Lagartos	Yucatán	+	+	+	+	-	-	-	4
Punta Allen	Quintana Roo	+	+	+	+	-	-	-	4

+ presente; - ausente.

Tabla 1.4. Análisis de la abundancia de las especies de árboles de maglar ≥ 1 cm DAP (A) y ≤ 1 cm DAP (B), en localidades de ambas costas de México. El análisis

-A-		
	Significancia	R^2
Océano	2.6957 (N.S.)	
Localidad	87206 (0.005)	0.1477
Especie	9.0872 (0.01)	0.1779
Localidad*Especie	5.5441 (0.005)	0.2690
Océano *Especie	5.5451 (N.S.)	

-B-		
	Significancia	R^2
Océano	11.10 (0.05)	0.0014
Localidad	54.6808 (0.005)	0.2865
Especie	54.7527 (0.005)	0.0151
Localidad*Especie	44.6083 (0.005)	0.3096
Océano*Especie	44.6083 N.S.	

Tabla 1.5. Análisis clinal de la variación en altura y área basal incluyendo a todos los individuos de cada comunidad (A) o solamente usando los diez árboles con mayor altura y área basal (uno por transecto) por localidad (B). Se hizo un análisis de regresión con réplicas para cada especie en cada océano, usando como factores la localidad y la latitud.

-A-

<i>Avicenia germinans</i>	Altura	R ²	Área Basal	R ²
Atlántico		0.30		0.07
Localidad	32.9 (0.0001)		6.24 (0.0001)	
Latitud	3.59 (N.S.)		0.446 (N.S.)	
Pacífico		0.50		0.06
Localidad	107.38 (0.0001)		6.98 (0.0001)	
Latitud	5.72 (N.S.)		0.965 (N.S.)	
<i>Laguncularia racemosa</i>	Altura	R ²	Área Basal	R ²
Atlántico		0.32		0.00
Localidad	68.0 (0.0001)		0.37 (N.S.)	
Latitud	1.14 (N.S.)		0.054 (N.S.)	
Pacífico		0.48		0.01
Localidad	32.95 (0.0001)		0.44 (N.S.)	
Latitud	1.70 (N.S.)		78.68 0.050	
<i>Rhizophora mangle</i>	Altura	R ²	Área Basal	R ²
Atlántico		0.30		0.07
Localidad	32.9 (0.0001)		6.24 (0.0001)	
Latitud	3.59 (N.S.)		0.446 (N.S.)	
Pacífico		0.10		0.00
Localidad	29.97 (0.0001)		1.31 (N.S.)	
Latitud	5.94 (N.S.)		0.154 (N.S.)	

-B-

<i>Avicenia germinans</i>	Altura	R ²	Área Basal	R ²
Atlántico		0.27		0.21
Localidad	2.8 (0.02)		1.96 (0.09)	
Latitud	4.75 (0.08)		0.44 (0.53)	
Pacífico		0.55		0.08
Localidad	7.23 (.0006)		0.55 (0.69)	
Latitud	5.60 (0.09)		0.05 (0.82)	
<i>Laguncularia racemosa</i>	Altura	R ²	Área Basal	R ²
Atlántico		0.78		0.17
Localidad	28.88 (0.0001)		1.64 (0.17)	
Latitud	1.87 (0.24)		0.083 (0.78)	
Pacífico		0.67		0.07
Localidad	10.30 (0.0006)		0.44 (0.73)	
Latitud	0.68 (0.49)		6.1 (0.13)	
<i>Rhizophora mangle</i>	Altura	R ²	Área Basal	R ²
Atlántico		0.59		0.08
Localidad	14.26 (0.0001)		0.91 (0.49)	
Latitud	2.1 (0.21)		0.15 (0.71)	
Pacífico		0.76		.09
Localidad	30.37 (0.000 1)		0.93 (0.45)	
Latitud	6.12 (0.08)		1.09 (0.36)	

PIES DE FIGURA

Figura 1.1. Complejos y unidades de manglar (A) definidos para México, y comunidades muestreadas en el presente estudio (B).

Figura 1.2. Diversidad total (H' , círculos abiertos), y promedio por transecto (barras oscuras) de individuos $\geq 1\text{cm}$, entre localidades. Diversidad promedio por transecto de individuos $\leq 1\text{cm}$ DAP (regeneración potencial; barras claras) en las distintas localidades muestreadas. La línea es un error estándar.

Figura 1.3. Densidad de individuos establecidos ($\geq 1\text{ cm DAP}$) y regeneración potencial ($\leq 1\text{ cm DAP}$) de las tres especies más importantes en las distintas localidades de manglar. La línea representa un error estándar.

Figura 1.4. Altura y área basal promedio (\pm E.E.) de los árboles en cada comunidad.

Figura 1.5. Distribución de la altura de los árboles por comunidad de manglar analizada.

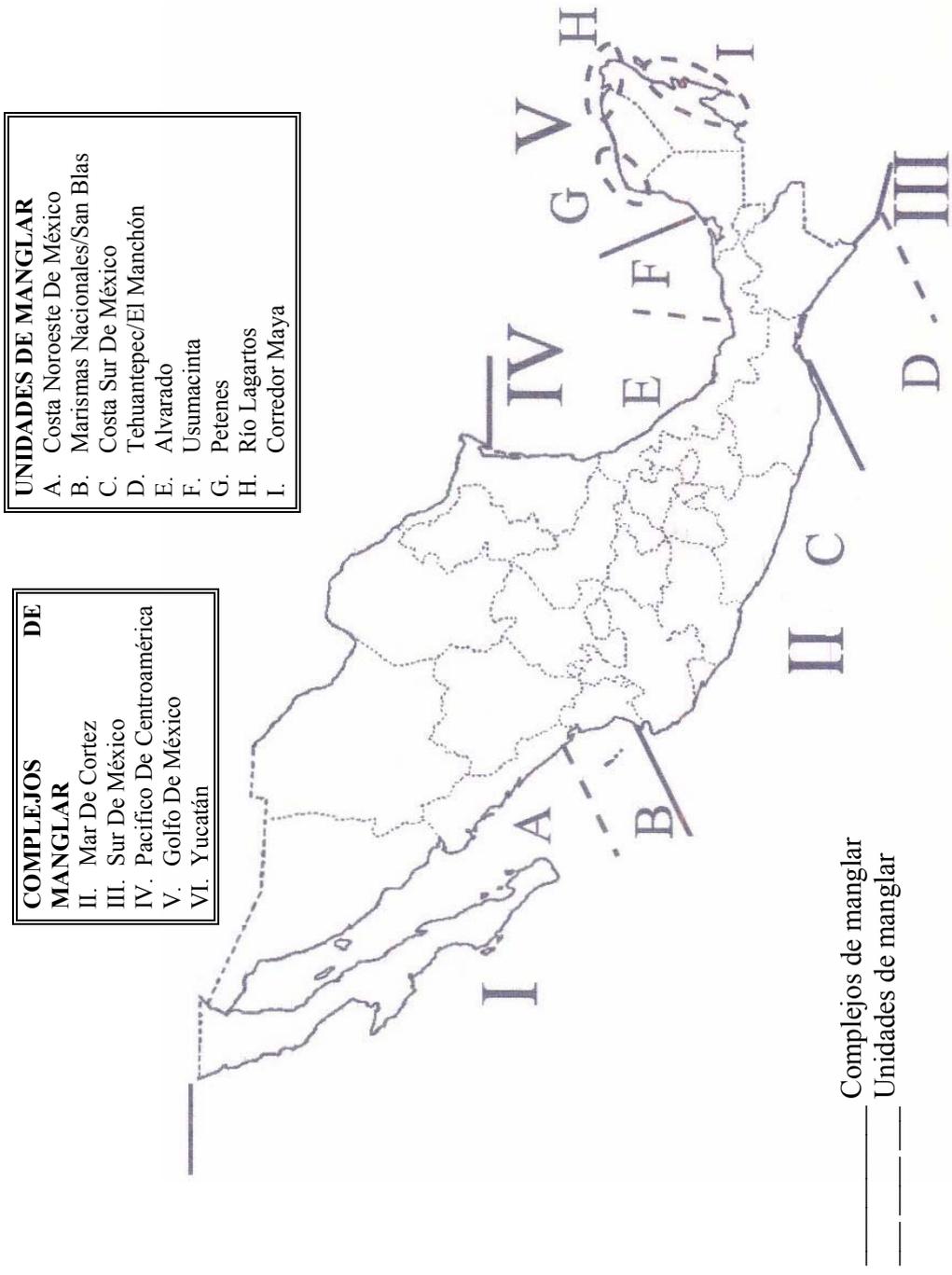
Figura 1.6. Distribución del área basal de los árboles por comunidad de manglar analizada.

Figura 1.7. Distribución de la diversidad total (H') como función de la latitud de la localidad (ver texto).

Figura 1.8. Densidad de árboles cortados por localidad de manglar.

Figura 1.9. Diámetro promedio (± 1 E.E.) de los árboles cortados en cada manglar.

FIGURA 1.1.A



— Complejos de manglar
 - - - Unidades de manglar

FIGURA 1.1.B

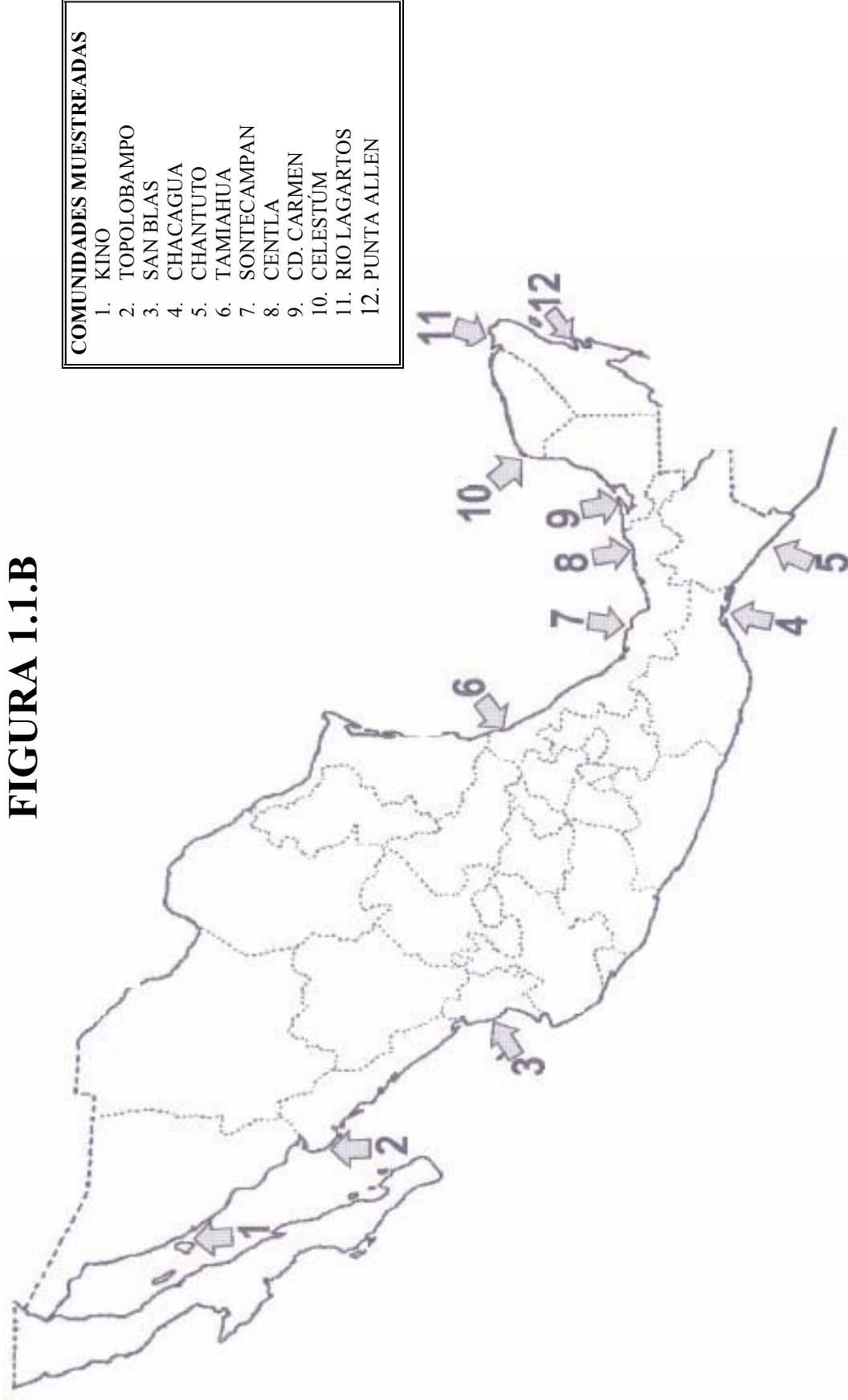


FIGURA 1.2

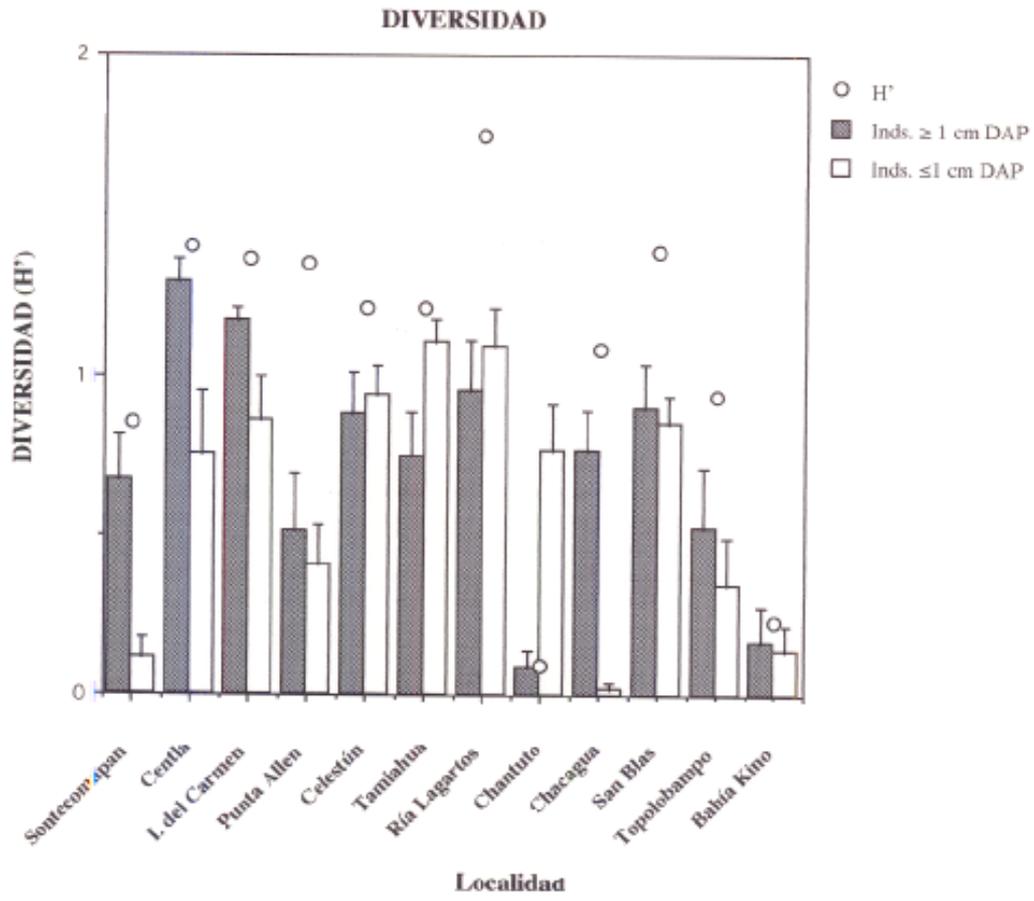


FIGURA 1.3

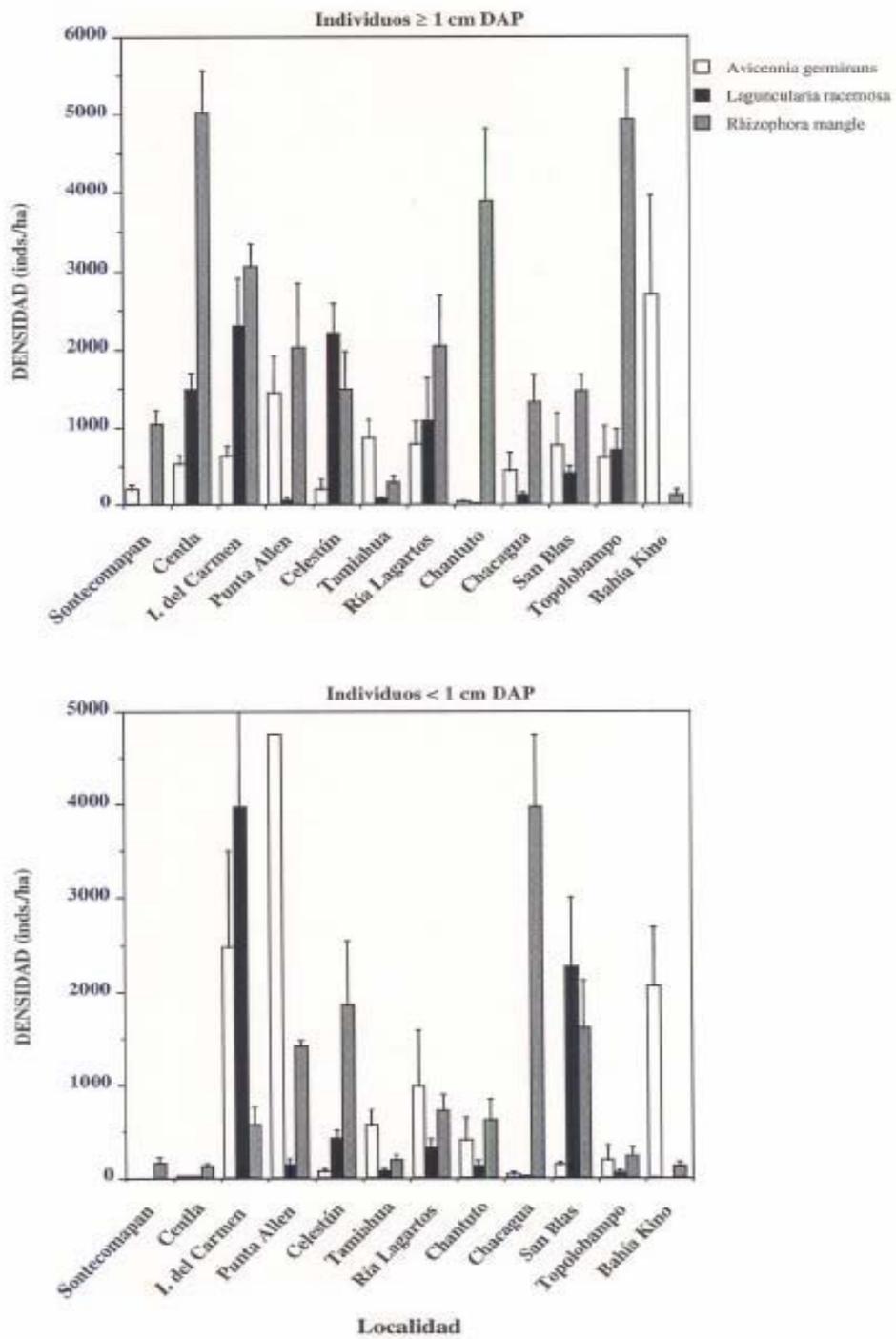


FIGURA 1.4

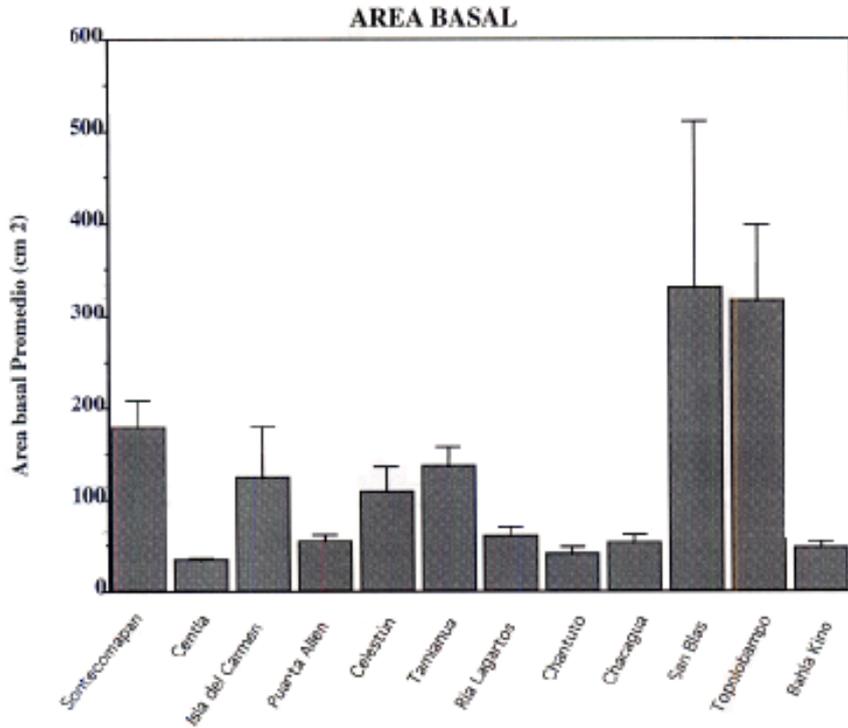
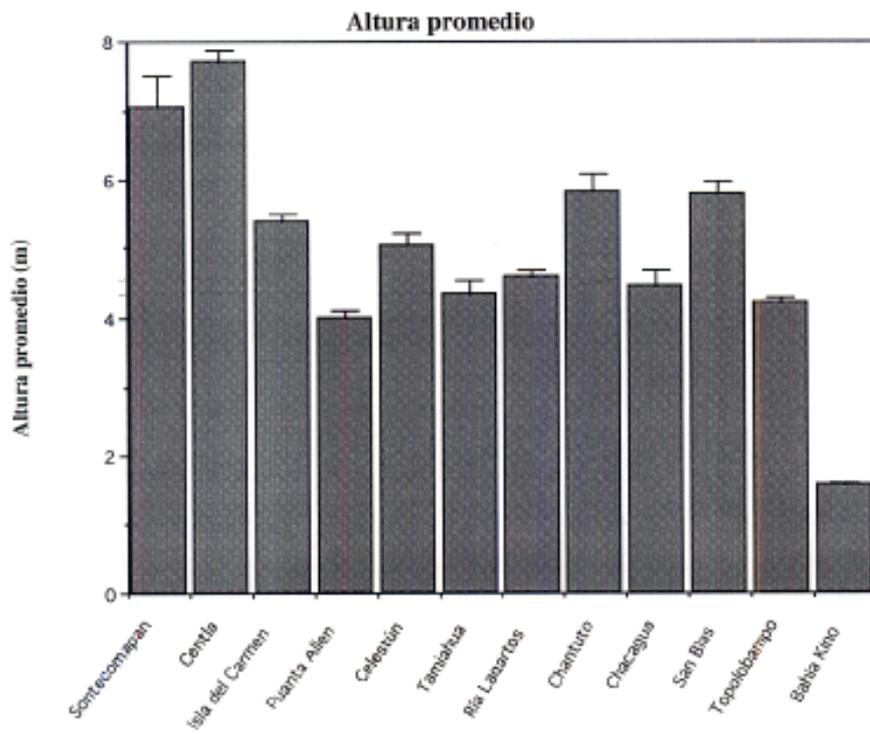


FIGURA 1.6

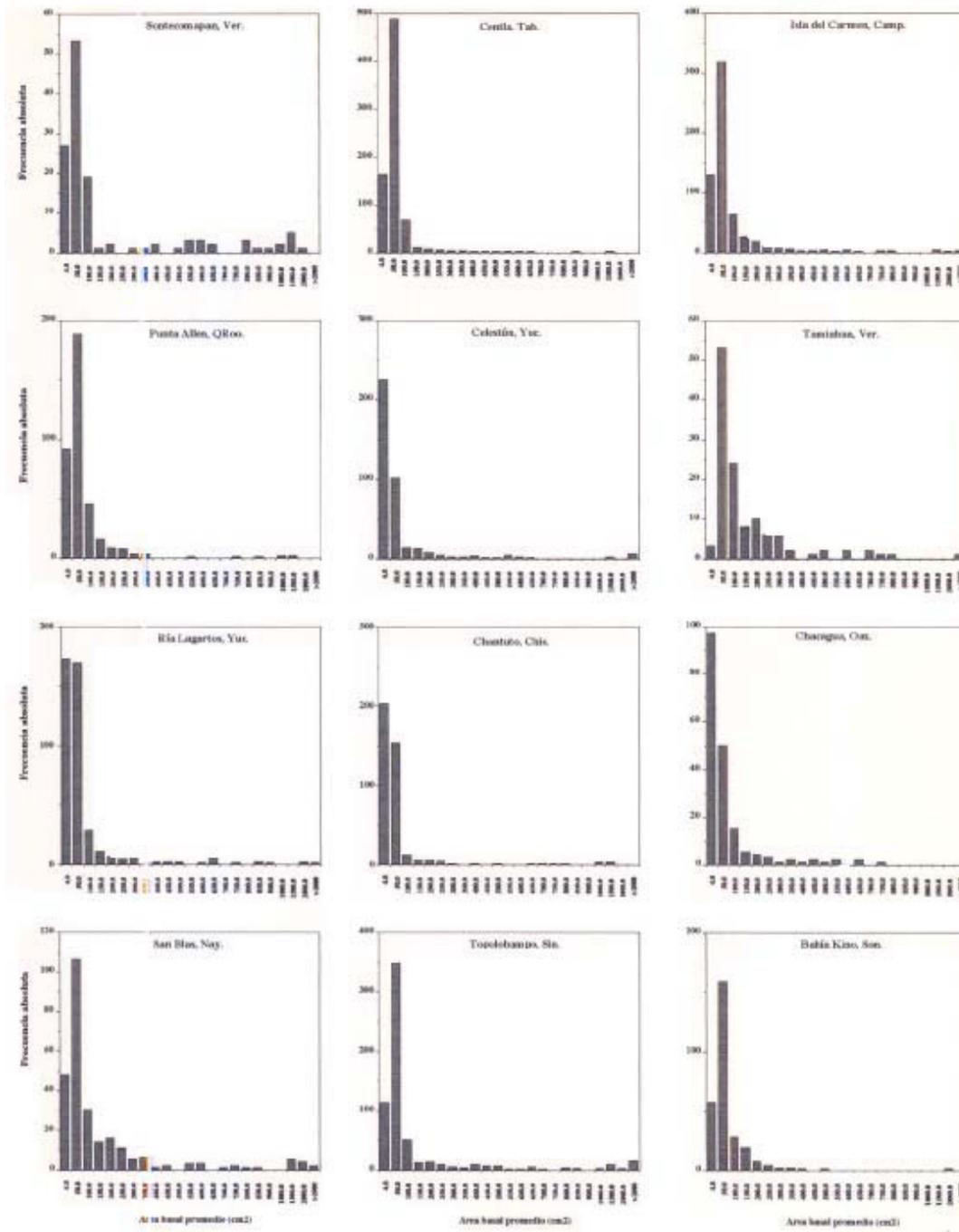


FIGURA 1.7

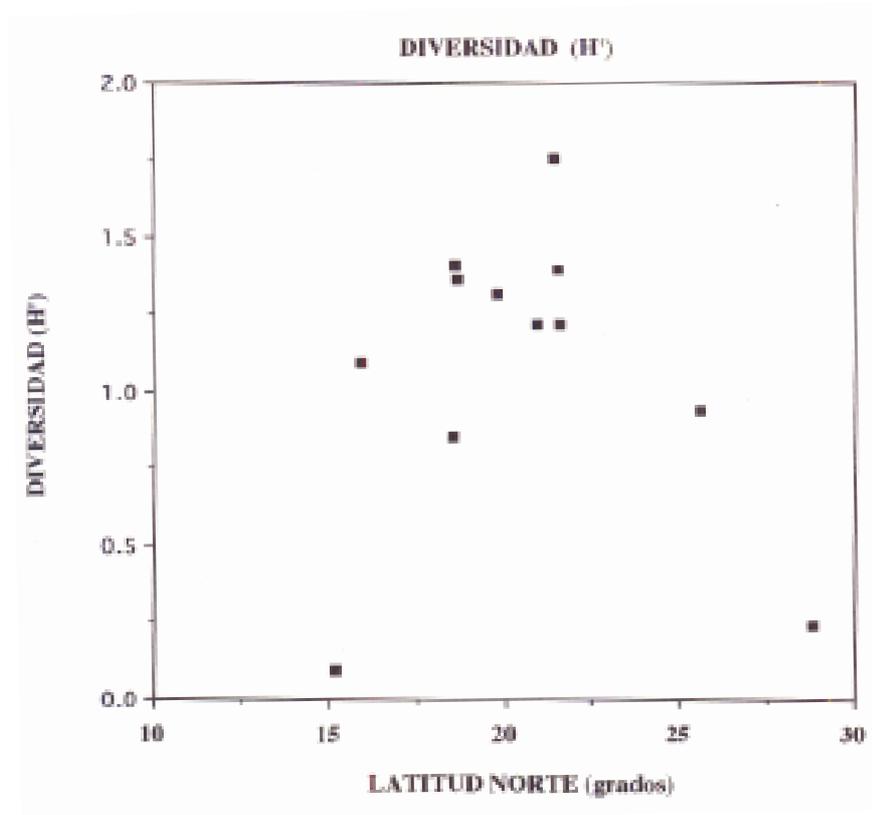


FIGURA 1.8

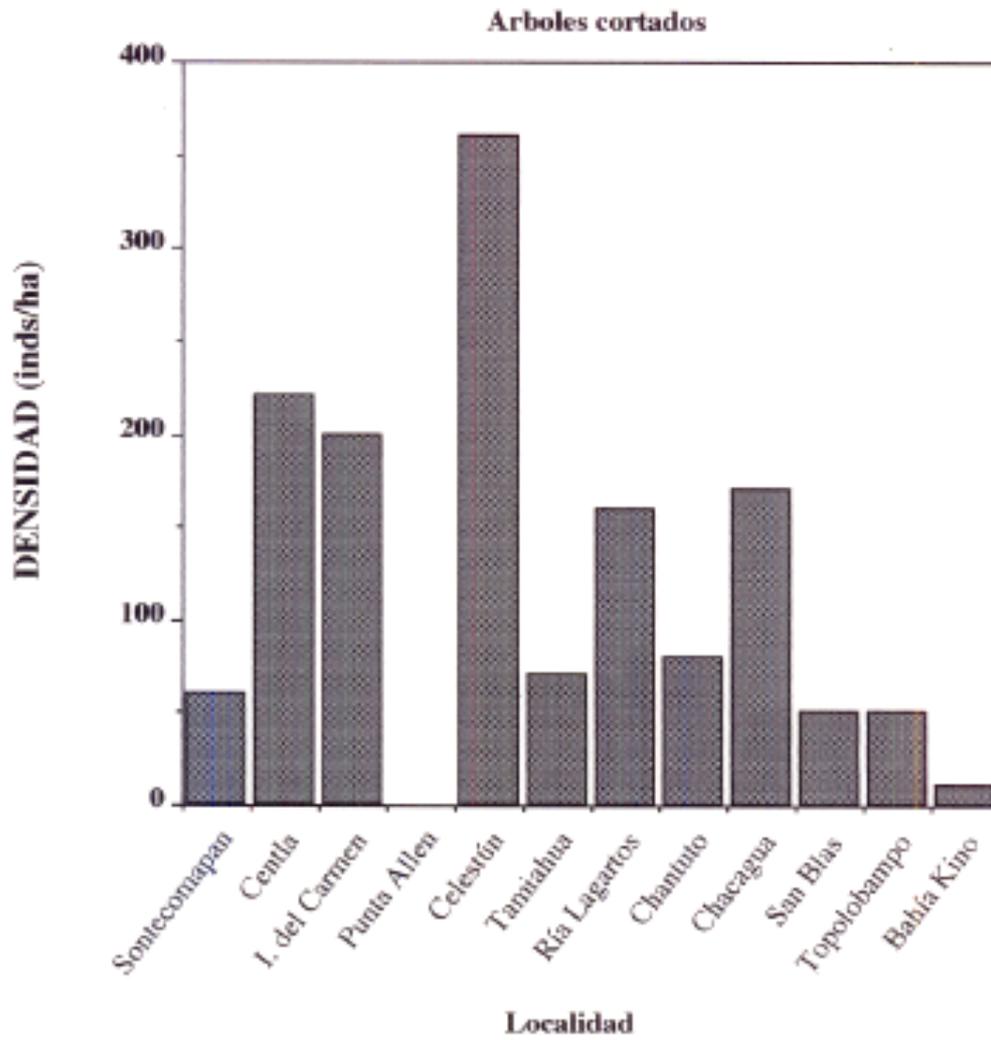
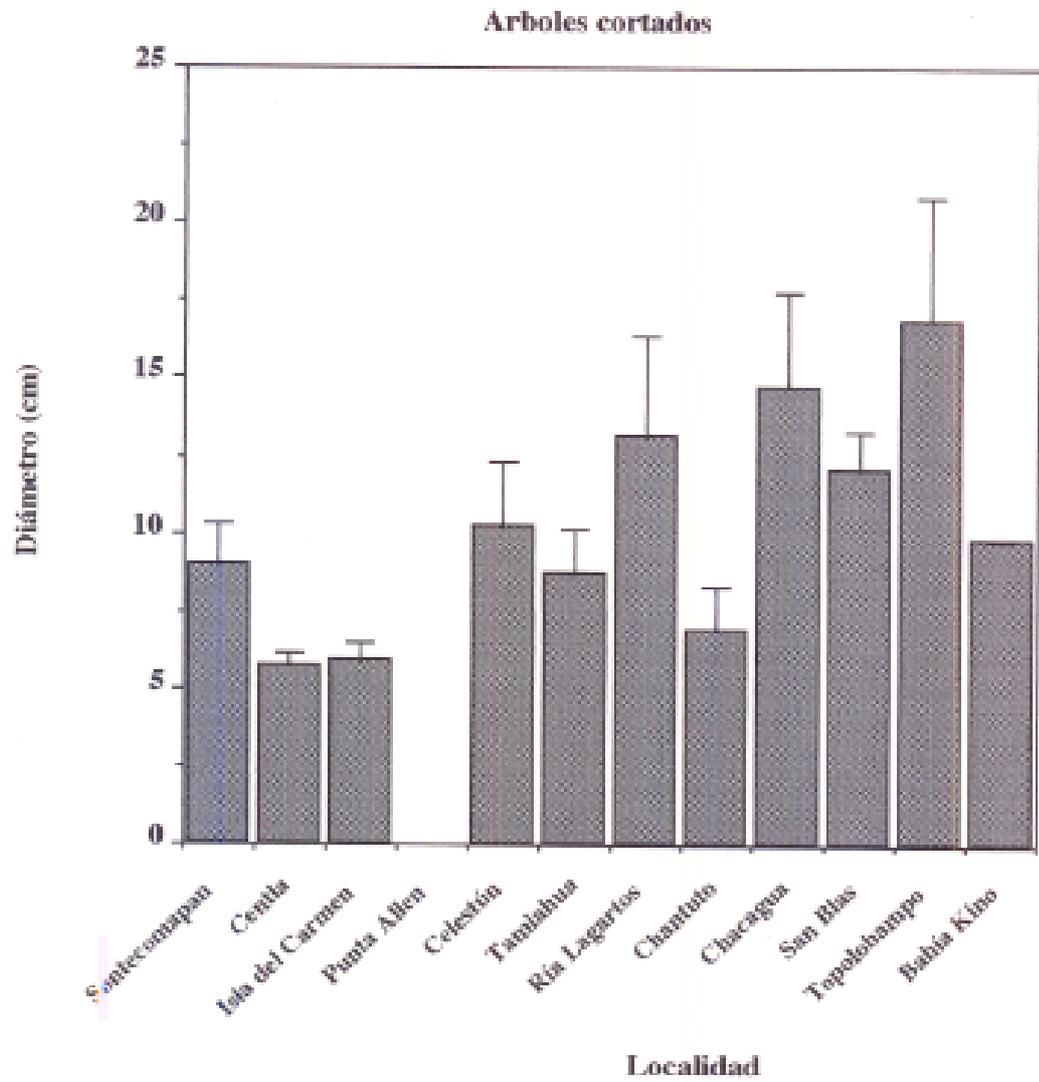


FIGURA 1.9



APENDICE 1.1. Abundancia de las especies e índices de diversidad en los manglares de México (ver Resultados).

LOC. ESPECIE	No. INdS.	FCA. Rel.	DENSI. (inds/m ²)	H'	Hmax	E	D.	Especies efectivas
Sontecomapan								
Rm	104	0.813	0.104				0.660	
Lr	0	0.000	0.000				0.000	
Ag	20	0.156	0.020				0.024	
Ficus sp1.	2	0.016	0.002				0.000	
Ficus sp2.	2	0.016	0.002				0.000	
total	128	1.000	0.128	0.849	1.585	0.536	0.315	1.461
Centla								
Rm	503	0.664	0.503				0.442	
Lr	148	0.196	0.148				0.038	
Ag	51	0.067	0.051				0.005	
Ce	1	0.001	0.001				0.000	
Lonch.	1	0.001	0.001				0.000	
Ra	53	0.070	0.053				0.005	
total	757	1.000	0.757	1.408	1.585	0.889	0.511	2.044
Isla del Carmen								
Rm	305	0.512	0.305				0.262	
Lr	230	0.386	0.230				0.149	
Ag	61	0.102	0.061				0.010	
Ce	0.000	0.000						
Ra	0.000	0.000						
total	596	1.000	0.596	1.361	1.585	0.859	0.579	2.374
Punta Allen								
Rm	202	0.547	0.202				0.300	
Lr	6	0.016	0.006				0.000	
Ag	144	0.390	0.144				0.152	
Ce	17	0.046	0.017				0.002	
Ra	0.000	0.000	0.000					
total	369	1.000	0.369	1.315	1.585	0.695	0.548	2.211
Celestún								
Rm	147	0.381	0.147				0.145	
Lr	219	0.567	0.219				0.322	
Ag	20	0.052	0.020				0.003	
Ce	0.000	0.000						
Ra	0.000	0.000						
total	386	1.000	0.386	1.216	1.585	0.767	0.530	2.129

Apéndice 1.1. Continuación

LOC	ESPECIE	No. INDS.	FCA. Rel.	DENSI. (inds/m ²)	H'	Hmax	E	D.	Especies efectivas
Tamiahua									
	Rm	27	0.221	0.027				0.049	
	Lr	7	0.057	0.007				0.003	
	Ag	85	0.697	0.085				0.485	
	Ce	3	0.025	0.003				0.001	
	Ra	0.000	0.000						
	total	122	1.000	0.122	1.213	1.585	0.765	0.462	1.860
Ria lagartos									
	Rm	203	0.492	0.203				0.242	
	Lr	107	0.259	0.107				0.067	
	Ag	78	0.189	0.078				0.036	
	Ce	21	0.051	0.021				0.003	
	Ra	2	0.005	0.002				0.000	
	Ipomoeae	2	0.005	0.002				0.000	
	total	413	1.000	0.413	1.750	2.585	0.484	0.653	2.882
Chantuto									
	Rm	388	0.990	0.388				0.980	
	Lr	1	0.003	0.001				0.000	
	Ag	3	0.008	0.003				0.000	
	Ce	0.000	0.000						
	Ra	0.000	0.000						
	total	392	1.000	0.392	0.090	1.585	0.057	0.020	1.021
Chacagua									
	Rm	131	0.704	0.131				0.496	
	Lr	11	0.059	0.011				0.003	
	Ag	44	0.237	0.044				0.056	
	Ce	0.000	0.000						
	Ra	0.000	0.000						
	total	186	1.000	0.186	1.089	1.585	0.687	0.445	1.800
San Blas									
	Rm	146	0.559	0.146				0.313	
	Lr	39	0.149	0.039				0.022	
	Ag	76	0.291	0.076				0.085	
	Ce	0.000	0.000						
	Ra	0.000	0.000						
	total	261	1.000	0.261	1.397	1.585	0.881	0.580	2.381

Apéndice 1.1. Continuación

LOC	ESPECIE	No. INdS.	FCA. Rel.	DENSI. (inds/m ²)	H'	Hmax	E	D.	Especies efectivas
Topolobampo									
	Rm	492	0.794	0.492				0.630	
	Lr	69	0.111	0.069				0.012	
	Ag	59	0.095	0.059				0.009	
	Ce	0.000	0.000						
	Ra	0.000	0.000						
	total	620	1.000	0.620	0.940	1.585	0.593	0.349	1.536
Bahía Kino									
	Rm	11	0.039	0.011				0.002	
	Lr	0	0.000	0.000				0.000	
	Ag	269	0.961	0.269				0.923	
	Ce	0.000	0.000						
	Ra	0.000	0.000						
	total	280	1.000	0.280	0.239	1.000	0.239	0.075	1.082

CAPÍTULO 2

PATRONES DE VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA MORFOLOGÍA FLORAL DE *RHIZOPHORA MANGLE* EN MÉXICO.

Resumen. El estudio de los patrones de variación morfológica de especies con amplia distribución permite explorar la importancia relativa de los procesos evolutivos que promueven o evitan la diferenciación entre las poblaciones. En este estudio describimos los patrones de variación y diferenciación morfológica de las flores de *Rhizophora mangle* para 12 poblaciones distribuidas en ambas costas de México (7 en la costa del océano Pacífico y 5 en el Golfo de México y el mar Caribe). Las flores de *R. mangle* son perfectas, auto compatibles y polinizadas por viento. En total se obtuvieron seis medidas de cada flor, cuatro relacionadas con el tamaño de la corola y el cáliz y dos relacionadas con el tamaño del gineceo. Nuestros resultados indican que existe relativamente poca variación en los atributos florales analizados, no obstante, el valor promedio de cada uno de los atributos difirió significativamente entre las poblaciones. Debido a que todos los atributos florales estuvieron correlacionados positiva y significativamente, la variación en la morfología floral se describió usando los *scores* derivados de un análisis de Factores Principales. Sólo dos actores fueron necesarios para explicar el 100% de la variación. El primer factor explicó 88.71% de la variación, mientras que el segundo explicó el 11.29% restante. El tamaño de la corola y del cáliz fueron las variables con mayor efecto sobre el factor 1. En contraste, el tamaño del gineceo fue el atributo de más peso sobre el factor 2. Un par de análisis de varianza anidados, en los cuales se usaron los *scores* calculados a partir de los dos primeros Factores Principales como variables dependientes, indican que existen diferencias estadísticamente significativas en los tres niveles analizados (océanos, sitios dentro de océanos y plantas dentro de sitios) para ambos factores. Para evaluar si la variación en la morfología floral tiene un componente clinal realizamos un análisis de regresión con réplicas entre la latitud y los *scores* de los factores principales, este análisis indicó que la morfología floral es independiente de la variación latitudinal entre las poblaciones. Un análisis de cluster (UPGMA) sugiere que el arreglo de las poblaciones tiene un fuerte componente geográfico que separa a las poblaciones por océanos, aunque dentro de cada océano no hubo ningún patrón aparente. Consideramos que nuestros resultados sugieren que la deriva génica es el principal responsable de la diferenciación entre las poblaciones. La deriva génica en *R. mangle* estaría generada por frecuentes eventos de extinción y por la colonización de poblaciones por pocos genotipos (efecto de fundador). Posteriormente, estas poblaciones estarían sujetas a un régimen de auto fertilización durante las primeras etapas de la población. Esta perspectiva concuerda con el modelo sugerido por Primack y Tomlinson (1980) para la evolución de las poblaciones de mangle.

Introducción

Las especies con una amplia distribución geográfica ofrecen la oportunidad para explorar la dinámica de los procesos evolutivos que ocurren dentro y entre poblaciones (Mayr 1963, Dobzhansky 1970). En este tipo de especies es común encontrar una gran heterogeneidad ambiental a lo largo de su ámbito de distribución. Esta heterogeneidad podría significar que cada población experimenta condiciones ambientales y bióticas distintas, y por lo tanto se podría promover la diferenciación entre las poblaciones. El resultado de este proceso dependerá del balance entre las tasas de flujo génico entre las poblaciones y de la intensidad de las fuerzas evolutivas que operan a nivel local (Wright 1931, 1932, Slatkin 1994).

En consecuencia, el estudio de los patrones de variación morfológica de especies con amplia distribución, permite explorar la importancia relativa de los procesos evolutivos que promueven o evitan la diferenciación entre las poblaciones.

Existen tres razones que podrían explicar la homogeneidad entre poblaciones de especies con amplia distribución: (1) El establecimiento de las poblaciones es reciente y por lo tanto no ha habido suficiente tiempo para que se diferencien; (2) las tasas de flujo génico entre las poblaciones son lo suficientemente altas como para evitar la diferenciación local de las poblaciones; o bien, (3) la selección natural opera de la misma manera en todas las poblaciones. Por otra parte, los mecanismos que promueven la diferenciación entre poblaciones son básicamente dos, la selección natural y la deriva génica. Si la selección es suficientemente intensa y opera de manera distinta entre las poblaciones, podría generar que cada población se mueva hacia un óptimo local. En contraste, si los tamaños poblacionales son pequeños, o las poblaciones son el resultado de eventos de fundador, se esperaría una alta diferenciación debida a deriva génica (Wright 1931, 1932, Mayr 1963, Dobzhansky 1970, Slatkin 1994).

El objetivo de este estudio es describir los patrones de variación y diferenciación morfológica de las flores de *Rhizophora mangle*, una especie de amplia distribución, e interpretarlos en términos de sus mecanismos evolutivos causales. La elección de la morfología floral en lugar de cualquier otro atributo de las plantas, se basó en la suposición de que este conjunto de atributos es menos susceptible de cambiar plásticamente como respuesta a variaciones en el ambiente, y por esta razón podría reflejar de manera más fiel los patrones de diferenciación entre poblaciones.

Rhizophora mangle L. (Rhizophoraceae) es un árbol perennifolio cuya distribución está restringida a las zonas intermareales de las lagunas costeras. En el Océano Pacífico se distribuye desde México hasta el norte de Ecuador, mientras que en la costa occidental del Atlántico va desde México hasta Brasil, y existen poblaciones en África desde Angola hasta Mauritania (Tomlinson 1994). Esta especie está presente a lo largo de todas las costas de México. El límite norte de la distribución está casi a los 24° de latitud norte en el Atlántico, y a los 29° en el Pacífico. Exceptuando las poblaciones de Nayarit-Sinaloa y Oaxaca-Chiapas, los manglares del Pacífico son en general menos extensos y están más aislados entre sí que los del Golfo-Caribe. La floración de *R. mangle* ocurre a través de todo el año, aunque existe un pico en el verano-otoño que varía dependiendo de la localidad (Rico-Gray 1979). Las flores son perfectas, autocompatibles y el principal vector del polen es el viento (Primack y Tomlinson 1980, Chai 1982, Tomlinson 1994). La proporción polen/óvulos es alta, lo cual concuerda con lo descrito para especies anemófilas (ver Cruden 1977). Asimismo, la morfología de la flor favorece la autopolinización automática (Fig. 2.1), por lo que los niveles de endogamia son elevados (Lowenfeld y Klekowski 1992).

Las unidades de dispersión de *R. mangle* son las plántulas, las cuales tienen la habilidad para flotar y mantener la viabilidad por largos periodos. Estas características les confieren un potencial de dispersión a larga distancia, sin embargo, la mayoría de las plántulas se establecen cerca de la planta madre (Rabinowitz 1978). De hecho, se ha sugerido que la dispersión a larga distancia y la colonización de nuevos sitios son procesos esporádicos en los que intervienen un número reducido de individuos (Primack y Tomlinson 1980, Tomlinson 1994).

En resumen, las características biológicas de *R. mangle*, como son su amplia distribución y la presencia de flores a lo largo de todo el año, así como un buen conocimiento de su biogeografía, la hacen un sistema idóneo para estudiar tanto los patrones de variación morfológica como los procesos que los determinan.

Métodos

La morfología floral de *R. mangle* fue determinada en 12 poblaciones distribuidas en ambas costas de México. En el océano Pacífico se eligieron siete poblaciones, mientras que en el Golfo de México y el mar Caribe se eligieron cinco poblaciones más (Tabla 2.1). Este muestreo abarcó un gradiente latitudinal de 13° 40'.

En cada población se muestrearon hasta 20 individuos reproductivos y de cada individuo se tomaron en promedio 7.5 flores (Tabla 2.1). Debido a que la disponibilidad de individuos reproductivos varió entre las poblaciones, estos tamaños de muestra no se mantuvieron constantes. Cada una de las flores fue filmada por medio de una cámara de vídeo portátil (Canon LP1) y las imágenes se almacenaron en cintas. Se hicieron dos tomas de cada flor, una vista frontal y un corte longitudinal (Fig. 2.1). Las imágenes digitalizadas se analizaron posteriormente por medio del programa MorphoSys (Meacham y Duncan 1990). En total se obtuvieron seis medidas de cada flor, cuatro de la imagen frontal y dos del corte longitudinal (Fig. 2.1). Debido a una falla de la cámara de vídeo, las medidas del corte longitudinal correspondientes a la población de Novillero, Nayarit, se perdieron.

La variación en los atributos medidos fue analizada por medio de métodos univariados y multivariados. El valor promedio de cada una de las variables fue comparado entre las poblaciones. Con el objeto de disminuir el número de variables y de tener una medida que resuma la morfología general de la flor se hizo un análisis de factores (Proc Fact de SAS, SAS Institute 1986). A partir de este análisis se calcularon los *scores* para cada flor y se usaron como un descriptor de la morfología general de las flores de esta especie. La variación en la morfología general de las flores fue partida en los siguientes componentes por medio de un análisis de varianza anidado: el efecto de los océanos, el efecto de los sitios dentro de los océanos y el efecto debido a los individuos dentro de los sitios y los océanos. En este análisis los sitios dentro de océanos, y las plantas dentro de sitios y océanos se declararon como efectos al azar (Proc GLM y Proc Nested de SAS, SAS Institute 1986). Por último, con el objeto de analizar los patrones espaciales de diferenciación en la morfología floral, se realizó un análisis de cluster usando el procedimiento UPGMA (Sokal y Michener 1958), y distancias euclidianas como medida de similitud (Statistica, StatSoft, 1994).

Resultados

En general se observó poca variación en los atributos florales medidos (Tabla 2.2). Aunque el ámbito de variación de estas variables es muy similar, el diámetro del cáliz es aproximadamente 1.6 veces mas variable que el ancho de los sépalos y de los pétalos.

Una comparación univariada (análisis de varianza de una vía) mostró que a pesar de la poca variación observada, el valor promedio de cada uno de los atributos difirió significativamente entre las poblaciones (Fig. 2.2). Sin embargo, no hubo consistencia en los patrones de variación de los atributos florales a través de las poblaciones. Es decir,

algunas poblaciones muestran valores muy altos de algunos atributos, pero muy bajos de otros (cf. Fig. 2.2).

Con el objeto de analizar el grado de covariación que existe entre los atributos florales se realizó un análisis de correlación a nivel de flor (Tabla 2.3). Todos los atributos florales estuvieron correlacionados positiva y significativamente, lo que sugiere que estos atributos varían alométricamente. Las variables relacionadas con el tamaño del cáliz y la corola mostraron valores moderados de covariación (0.48-0.71). En contraste, las correlaciones entre el largo del estilo y el ancho del ovario con el resto de los atributos fueron más bajas, indicando que la variación en los órganos reproductivos es relativamente independiente de la del resto de las variables.

Debido a la estructura de correlación que existe entre los atributos medidos decidimos hacer un análisis de Factores Principales (ver Kleinbaum *et al.* 1988). Este análisis permite reducir el número de variables por analizar y produce un nuevo conjunto de variables no correlacionadas (los *scores* de los factores principales). En el contexto de este trabajo, los *scores* fueron interpretados como descriptores integrados de la variación en el tamaño y la forma de las flores. Al decir descriptor integrado queremos indicar que los *scores* reflejan la variación morfométrica debida a la estructura de correlación que existe entre los atributos que conforman una flor. Cuando se aplica este tipo de análisis en estudios morfométricos el primer componente se interpreta usualmente como un indicador de la variación en el tamaño general, mientras que el resto de los componentes se interpretan como estimadores de la variación en la forma (Marcus 1990, Rohlf y Bookstein 1990).

Los datos incluidos en este análisis fueron los valores de cada atributo por flor, de tal manera, que en los cálculos se usaron todas las flores de todos los individuos de las doce poblaciones (N=1369). A partir de la matriz de datos se extrajeron los Factores Principales usando un algoritmo de máxima verosimilitud con el procedimiento PROC FAC de SAS (SAS Institute 1986). El número de factores retenido se definió por medio de un análisis de Chi cuadrada y posteriormente se calcularon los *scores* para cada flor.

Dos factores fueron suficientes para explicar 100% de la variación en la morfometría de las flores de esta especie. El primer factor explicó 88.71% de la variación, mientras que el segundo explicó el 11.29% restante. Este resultado concuerda con el análisis de correlación e indica que la mayoría de los atributos medidos varía alométricamente. El alto porcentaje de la varianza explicado por el primer factor sugiere

que gran parte de esta variación se debe a cambios en el tamaño de las flores. En contraste, la proporción de la varianza explicada por el segundo factor es muy reducida, lo que sugiere que la forma de la flor en esta especie es muy poco variable.

En la Tabla 2.4 se muestran las cargas (*loadings*) de cada uno de los atributos florales sobre los Factores Principales. Estas cargas son los valores estandarizados de la pendiente que describe el efecto de un cambio en un atributo dado sobre el Factor considerado. Los atributos con mayor efecto sobre el Factor 1 fueron aquellos relacionados con el tamaño de la corola y del cáliz, mientras que los órganos reproductivos fueron los de mayor efecto relativo sobre el Factor 2.

Los patrones de diferenciación geográfica en el tamaño y la forma de las flores de *R. mangle* se exploraron por medio de un análisis de varianza anidado usando los *scores* calculados a partir de los dos primeros Factores Principales. Los resultados indican que existen diferencias estadísticamente significativas en los tres niveles analizados para ambos factores (Tabla 2.5). La diferencia entre los océanos es el nivel que explica el mayor porcentaje de la variación en el Factor 1, mientras que los sitios dentro de los océanos y las plantas dentro de los Sitios y los océanos, explicaron niveles de varianza similares (= 18% cada uno). En contraste, el nivel que explicó el mayor porcentaje de la varianza en el Factor 2 fue el de los sitios dentro de los océanos. La diferencia entre los océanos explicó poco más del 25%, y la varianza atribuible a las diferencias entre las plantas dentro de los sitios y los océanos fue del 11%.

Estos resultados son sorprendentes, ya que a pesar de los bajos niveles de variación observados (*cf.* Tabla 2.2) y de la aparente uniformidad en la forma general de las flores, existe diferenciación morfológica significativa organizada en una jerarquía que va desde el nivel geográfico hasta el nivel intra-poblacional.

Con el objetivo de evaluar si la variación en la morfología floral tiene un componente clinal realizamos dos tipos de análisis. En primer lugar exploramos si la variación en los descriptores del tamaño y la forma de las flores (los *scores* de los factores principales) podía explicarse en términos de un gradiente latitudinal. Para esto, realizamos un análisis de regresión entre la latitud y los *scores* de los factores principales (Proc GLM, SAS Institute 1986). Se hicieron dos análisis por separado, uno para las poblaciones del Pacífico y otro para las del Golfo de México y el Mar Caribe, ya que los resultados anteriores mostraron un efecto significativo de los océanos. Debido a que los datos dentro de cada población no son independientes entre sí, usamos un modelo de regresión con réplicas (Sokal y Rohlf 1981). Este método evita la sobreestimación de los grados de

libertad debida a la “repetición” de medidas dentro de cada población. Tal como se esperaba los resultados muestran que hay diferencias significativas entre las poblaciones de cada océano para ambos factores (Tabla 2.6). Asimismo, este análisis indicó que la morfología floral de *R. mangle* es independiente de la variación latitudinal entre las poblaciones.

Dado que la variación en la morfología floral no sigue un comportamiento clinal podríamos proponer dos explicaciones alternativas. (1) La variación en la morfología de las flores es el resultado de la heterogeneidad inter-poblacional en las presiones de selección; y/o (2) esta variación es el reflejo de un proceso de deriva génica producido por tasas de migración reducidas y por eventos de fundador. Por lo tanto, sería necesario distinguir entre ambas hipótesis. Una manera de hacerlo es comparando los patrones espaciales de similitud floral entre las poblaciones. Si la hipótesis de la selección natural fuera cierta esperaríamos que las poblaciones más cercanas tuvieran ambientes similares, y por lo tanto presiones de selección similares. Esta hipótesis predice que las poblaciones más parecidas deberían ser aquellas geográficamente cercanas. En contraste, la hipótesis de la deriva génica no predice ningún patrón espacial en la similitud floral entre las poblaciones. Estas alternativas se evaluaron por medio de un análisis de cluster (UPGMA, Sokal y Michener 1958) el cual ordena a las poblaciones en términos de su parecido en la morfología floral. En este análisis usamos los promedios poblacionales de los *scores* de los dos primeros factores principales.

En la figura 2.3 se muestra el dendrograma de la similitud morfológica entre las poblaciones. Aunque parece existir un componente geográfico debido a los océanos, existen algunas inconsistencias como la presencia de la población de Coyuca dentro del grupo de poblaciones del Golfo-Caribe y la posición extrema de las poblaciones de Chantuto y Tamiahua. En consecuencia, la topología del dendrograma sugiere que la variación en la morfología floral es el resultado de un proceso de deriva génica, ya que en ningún caso las poblaciones más cercanas geográficamente fueron las más parecidas.

Discusión

En este trabajo encontramos que existe una marcada diferenciación morfológica entre las poblaciones de *R. mangle* estudiadas. Esta diferenciación fue evidente tanto para los atributos florales considerados por separado, así como para los descriptores del tamaño y la forma de las flores (los dos primeros factores principales). La variación en las flores puede resumirse en términos de dos factores, el primero podría interpretarse como un eje de variación en el tamaño general de las flores, mientras que el segundo está fuertemente influido por la variación en el tamaño del gineceo. Estos resultados indican que aunque los atributos florales varían alométricamente, cada población representa sólo una fracción de la variación total.

Asimismo, cuando esta variación fue partida entre los océanos, los sitios y las plantas, encontramos que las diferencias fueron significativas para todos los niveles analizados. Casi el 30% de la varianza en el Factor 1 (tamaño general) se explica por la diferencia entre los océanos. La varianza explicada por este nivel es casi dos veces mayor que la proporción explicada por cualquiera de los otros dos niveles analizados. Este resultado podría sugerir que los patrones de variación en el tamaño de las flores están influenciados por un fuerte componente histórico, ya que la colonización de los océanos debe ser anterior a la colonización de los sitios dentro de cada océano. Esta aseveración se basa en el hecho de que la conexión entre el Pacífico y el Atlántico se cerró hace aproximadamente 2.4 millones de años (Tomlinson 1994), por lo que a partir de entonces las poblaciones de ambas costas quedaron aisladas y evolucionaron independientemente. Desde entonces, la dinámica de colonización y extinción en cada una de las costas ha sido compleja. Por ejemplo, se ha sugerido que durante el Pleistoceno (hace aproximadamente 12000 a 20000 años) la temperatura bajó en promedio 4 o 5°, reduciendo el límite de distribución de *R. mangle* desde los 29° de latitud N a los 21° en el Pacífico, y de los 23° a los 19° en el Atlántico (Sarukhán 1977, Toledo, 1982).

El otro tercio de la varianza en el Factor 1 se explica por las diferencias debidas a los sitios y las plantas dentro de los sitios. La variación observada entre los sitios, debería ser el resultado de la selección natural o de la deriva génica que ha actuado desde la separación de los océanos.

En contraste, la partición de la varianza en el factor dos, indicó que la proporción de la varianza explicada por los océanos es similar a la de los sitios dentro de los océanos. Esto podría sugerir que aunque el componente histórico está también presente, la morfometría

del gineceo ha tenido un proceso de diversificación entre las poblaciones importante desde que los océanos se separaron.

Este análisis también indica que una proporción de la varianza que va de 18 a 11% (Factor 1 y Factor 2 respectivamente) se explica por las diferencias entre los individuos dentro de una población. Estos valores son una estimación de la cota máxima de la heredabilidad en la morfometría floral de esta especie (Falconer 1981). Sin embargo, es necesario considerar que los efectos del ambiente local influyen mucho en esta estimación. Este resultado es importante ya que indica que existe variación significativa dentro de las poblaciones sobre la cual podría actuar la selección natural (Fisher 1930).

Como se había mencionado anteriormente, los altos niveles de diferenciación encontrados en este trabajo podrían ser el resultado de al menos dos procesos mutuamente excluyentes: la selección natural y la deriva génica. La selección natural originaría diferenciación entre poblaciones ajustando la morfología floral a su óptimo local (Wright 1932). En contraste, la deriva génica generaría diferenciación aleatoria independiente de las condiciones locales. Nuestros análisis indican que el cambio en la morfología floral no tiene un comportamiento clinal, por lo que el cambio entre las poblaciones ocurre independientemente de los cambios latitudinales. Esto sugiere que la morfología floral no es un atributo que varía plásticamente, o por lo menos, que no lo hace debido a los cambios ambientales producidos por la variación latitudinal. Un comportamiento clinal en la morfología floral también podría explicarse por el efecto de la selección natural actuando a lo largo de un gradiente latitudinal (cf. Herrera 1988, Galen 1989, Steiner y Whitehead 1990). La ausencia de evidencia en este sentido sugiere que la selección natural no es un factor determinante en los patrones observados de variación morfológica. Por otra parte, los resultados del análisis de cluster coinciden con esta interpretación. Una hipótesis selectiva predice que las poblaciones más cercanas deberían ser las más parecidas, ya que los ambientes, y por lo tanto las presiones de selección, deberían ser similares. Esta expectativa no se cumplió en ningún caso.

Por otra parte, un argumento adicional en contra de la hipótesis selectiva se basa en la naturaleza del síndrome de polinización de *R. mangle*. Aunque se ha demostrado que la morfología floral es un atributo que responde rápidamente a la variación en las presiones de selección entre poblaciones, esta variación está generalmente asociada con cambios en el gremio de polinizadores (Herrera 1988, Galen 1989, Steiner y Whitehead 1990). En contraste, en especies polinizadas por vectores abióticos como *R. mangle*, podríamos esperar poca varianza entre las poblaciones en el tipo de presiones de selección que operan sobre la morfología floral. Esta idea es compatible con lo encontrado en este trabajo.

De acuerdo con lo anterior, consideramos que nuestros resultados sugieren fuertemente que la deriva génica es la fuerza responsable de la diferenciación entre las poblaciones de *R. mangle*. El principal argumento a favor de esta hipótesis es que la diferenciación no está asociada a ningún factor ambiental, ni puede describirse en términos de un eje de variación sencillo. Nuestros hallazgos indican que existe un fuerte componente histórico, probablemente asociado con la separación de los océanos, y a partir de este evento, un patrón de diferenciación aparentemente azaroso. Esto concuerda con las ideas de Tomlinson y Prirnack (1980) y Tomlinson (1994), que sugieren que a pesar de que sus propágulos tienen el potencial para dispersarse a grandes distancias, la extinción de poblaciones locales de *R. mangle* es un evento común, así como la colonización de nuevas poblaciones por un reducido número de individuos (eventos de fundador). Estos fenómenos, aunados a un fuerte régimen de autofertilización (que parece ser común en la especie, Lowenfeld y Klekowski 1992, Tomlinson 1994), generarían drásticas reducciones de la variación genética dentro de cada población y la divergencia entre poblaciones como el resultado de la deriva génica.

Estos resultados son importantes en el contexto de la conservación y el manejo de las poblaciones de manglar de México, ya que los altos niveles de diferenciación encontrados señalan que cada población es única, y por lo tanto, la pérdida de cualquiera de ellas significa la desaparición de una fracción de la variación morfológica. Esta pérdida podría significar también la desaparición de una fracción de la información genética de la especie, ya que hemos encontrado que los patrones de diferenciación genética tienen un comportamiento similar al de la morfología floral (Núñez *et al.* en prep.).

Bibliografía

- Dobzhansky, Th. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Chai, P.K. 1982. *Ecological studies of mangrove forests in Sarawak*. Ph. D. Thesis, University of Malaysia, Kuala Lumpur.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-890.
- Herrera, C. 1990. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 40: 275-291.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Second edition. Longman, London.
- Kleinbaum, D.G., L.L. Kupper, and K.E. Muller. 1988. *Applied Regression Analysis and Other Multivariate Methods*. PWS-Kent Publishing Co., Boston Mass.
- Lowenfeld, R. y E.J. Klekowski. 1992. Mangrove genetics 1. Mating system and mutation rates of *Rhizophora mangle* in Florida and San Salvador Island, Bahamas. *Internation Journal of Plant Sciences* 153: 394-399.
- Marcus, L. 1990. Traditional Morphometrics. In F.J. Rohlf y F.L. Bookstein, *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Special Publication No. 2. Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Meacham, C.A. y T. Duncan. 1990. *MorphoSys*. University of California, Berkeley. California.
- Primack, R.B. y P.B. Tomlinson. 1980. Variation in tropical forest breeding systems. *Biotropica* 12: 229-231.
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10: 47- 57.
- Rico-Gray, V. 1979. *El manglar de la laguna de La Mancha, Ver.: Estructura y productividad neta*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rico-Gray, V. y M. Palacios-Ríos. Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. along a latitudinal gradient in Mexico. *Global Ecology and Biogeography letters* 5: en prensa.
- Rohlf, F.J. y F.L. Bookstein. 1990. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Special Publication No. 2. Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan.

- Sarukhán, J. 1977. Algunas consideraciones sobre los paleoclimas que afectaron los ecosistemas de la planicie costera del Golfo. In *Memoria de la reunión sobre fluctuaciones climáticas y su impacto en las actividades humanas*. Conacyt, Serie Documentos, Méx. D.F. Pp. 197-207.
- Steiner, K.E., y V.B. Whitehead. 1990. Pollinator adaptation to oil-secreting flowers - *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution* 44: 1701-1707.
- SAS Institute Inc. 1988. *SAS/STAT User's Guide*, Release 6.03. SAS Institute Inc. Cary NC.
- StatSoft. 1994. *Statistica*. Tulsa OK.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. En L. Real. ed. *Ecological Genetics*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Pp. 2-17.
- Sokal, R.R. y C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Buil.* 28: 1409-1438.
- Toledo, V. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. En G.T. Prance, ed. *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, N.Y. Pp. 93-111.
- Tomlinson, P.B. 1994. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97- 159.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc. XI International Congress of Genetics* 1: 356-366.

Tabla 2.1. Localidades estudiadas de *Rhizophora mangle* en México. También se muestra el número de plantas estudiadas en cada sitio así como el número promedio de flores medidas por planta.

Localidad	Estado	Latitud	Longitud	Plantas/ sitio	Promedio de flores/planta
Pacífico					
Bahía Kino	Sonora	28° 47'	111° 54'	13	4
Topolobampo	Sinaloa	25° 36'	109° 8'	14	7
Novillero	Nayarit	22° 30'	105° 37'	15	7
San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 18'	13	12
Coyuca	Guerrero	16° 57'	100° 02'	14	7
Chacahua	Oaxaca	15° 58'	97° 35'	15	7
Chantuto	Chiapas	15° 12'	92° 52'	15	8
Atlántico					
Tamiahua	Veracruz	21° 23'	97° 26'	15	8
Sontecomapan	Veracruz	18° 32'	95° 01'	14	8
Centla	Tabasco	18° 36'	92° 27'	17	8
Celestún	Yucatán	20° 57'	90° 21'	20	6
Ría Lagartos	Yucatán	21° 35'	88° 4'	20	8

Tabla 2.2. Estadísticas descriptivas de los atributos florales medidos en 12 poblaciones de *R. mangle* en México. (CV=coeficiente de variación.)

Variable	Promedio (cm)	N (flores)	Desviación estándar	CV (%)
Diámetro corola	1.81	1370	0.43	23.51
Diámetro cáliz	1.54	1370	0.46	30.06
Ancho del pétalo	0.26	1370	0.05	19.43
Ancho del sépalos	41	1370	0.08	19.22
Longitud del estilo	0.71	1357	0.21	29.4
Ancho del ovario	0.22	1253	0.05	24.27

Tabla 2.3. Matriz de correlación entre los seis atributos florales medidos en doce poblaciones de *Rhizophora mangle* de México. Todas las correlaciones son significativas a un nivel de 0.0001.

Atributo	Diámetro corola	Diámetro cáliz	Ancho pétalo	Ancho sépalo	Longitud estilo	Ancho ovario
Diámetro corola	1	0.71	0.62	0.6	0.54	0.39
Diámetro cáliz		1	0.53	0.49	0.35	0.18
Ancho del pétalo			1	0.5	0.34	0.33
Ancho del sépalo				1	0.34	0.33
Longitud del estilo					1	0.5
Ancho del ovario						1

Tabla 2.4. Cargas (*loadings*) de seis variables de la morfometría floral de *Rhizophora mangle* sobre los factores obtenidos de un análisis de Factores Principales. (Para fines de comparación los valores están multiplicados por cien y redondeados al entero más cercano.)

Variable	Factor 1	Factor 2
Diámetro corola	86	36
Diámetro cáliz	80	10
Ancho del pétalo	66	30
Ancho del sépalo	63	32
Longitud del estilo	14	75
Ancho del ovario	35	60

Tabla 2.5. Resultados del análisis de varianza anidado para evaluar los patrones de variación geográfica en los descriptores del tamaño y la forma de las flores de *Rhizophora man gle* en México. Partición de la varianza en el Factor 1 (A) y el Factor 2 (B) derivados a partir de un análisis de Factores principales de seis atributos de las flores de *Rhizophora man gle*.

(A)			
Fuente de Variación	Componente de la varianza	F	P
Océano	28.18	11.4	0.0081
Sitio (Océano)	17.46	12.3	0.0001
Planta (Océano Sitio)	18.33	4.75	0.0001
Error (Flores)	36.03		
Total	100		

(B)			
Fuente de Variación	Componente de la varianza	F	P
Océano	25.63	5.2	0.0487
Sitio (Océano)	28.73	30.15	0.0001
Planta (Océano Sitio)	1094	3.33	0.0001
Error (Flores)	34.7		
Total	100		

Tabla 2.6. Análisis de regresión con réplicas para evaluar el efecto de la latitud sobre la variación en la morfología floral de *Rhizophora mangle* en México. Análisis de varianza de la regresión para las poblaciones del Océano Pacífico (A), y para las poblaciones del Golfo de México y Mar Caribe (B).

(A)					
Factor 1					
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Sitios	5	119.8	23.96	50.64	0.0001
Latitud	1	33.05	33.05	1.52	N.S.
Desviaciones de la regresión	4	86.75	21.68	45.87	0.0001
Error	609	287.89	0.47		
Total	614	407.68			

Factor 2					
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Sitios	5	117.67	23.53	90.34	0.0001
Latitud	1	8.3	8.3	0.3	N.S.
Desviaciones de la regresión	4	109.36	27.37	105.01	0.0001
Error	609	158.64	0.26		
Total	614	276.31			

Tabla 2.6. Continuación

(B)					
Factor 1					
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Sitios	4	74.35	18.59	31.02	0.0001
Latitud	1	43.97	43.97	4.34	N.S.
Desviaciones de la regresión	3	30.38	10.13	16.9	0.0001
Error	632	378.75	0.6		
Total	636	453.11			

Factor 2					
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Sitios	4	115.37	28.84	66.74	0.0001
Latitud	1	67.4	6.74	0.18	N.S.
Desviaciones de la regresión	3	108.63	36.21	83.8	0.0001
Error	632	273.11	0.43		
Total	636	388.48			

Figura 2.1. Esquema de las flores de *Rhizophora mangle* donde se muestran los atributos medidos en este trabajo. Vista frontal (A) y vista longitudinal (B).

Figura 2.2. Valores promedio y análisis de varianza de una vía (F y P) de seis atributos florales de *Rhizophora mangle* en doce poblaciones de esta especie en México. Las barras representan una desviación estándar.

Figura 2.3. Dendrograma de 11 poblaciones de *Rhizophora mangle* de México ordenadas en términos de su similitud en la morfología floral.

Figura 2.1

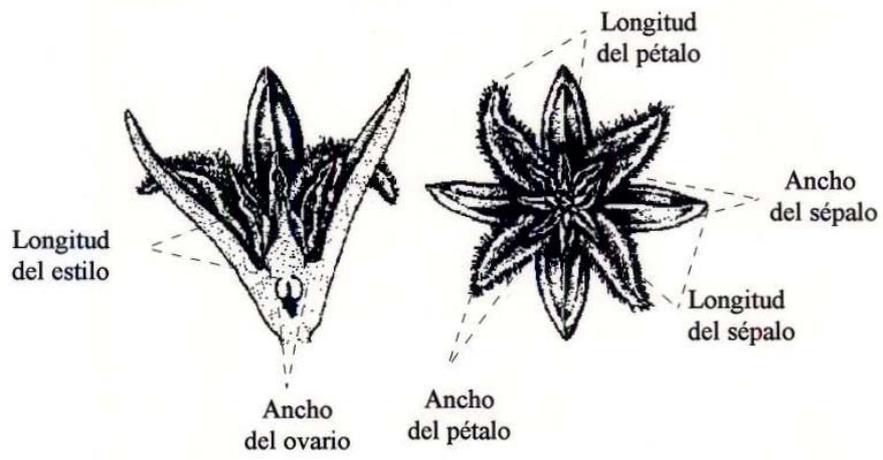
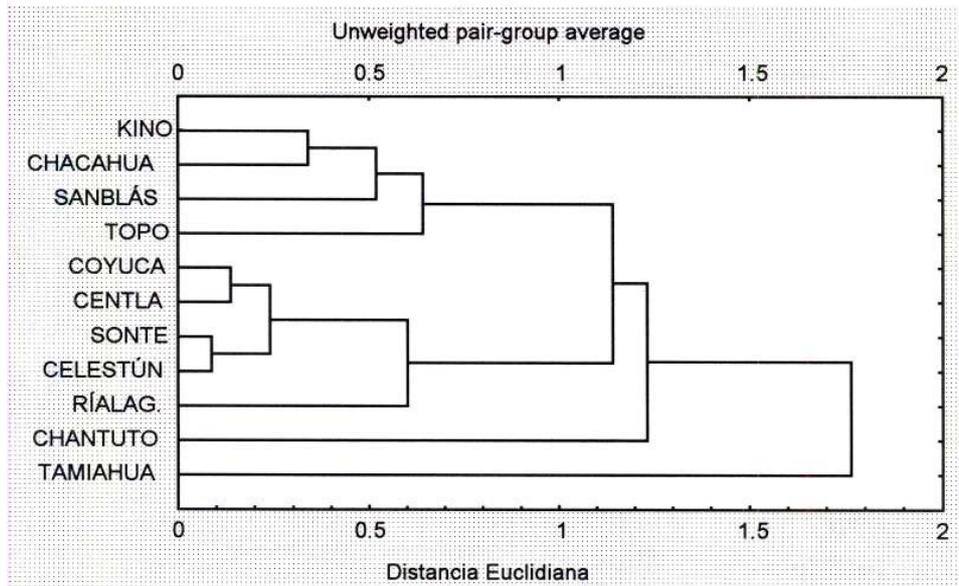


Figura 2.3



CAPITULO 3

ESTADO DE CONSERVACION DE LOS MANGLARES DE MEXICO

Introducción

Los manglares son humedales forestales tolerantes a la sal presentes en la interfase tierra-mar, que establecen interacciones de interdependencia entre los sistemas terrestres y sus ambientes marinos adyacentes.

Los manglares constituyen el mayor tipo de vegetación, de los llamados humedales, presente en los ecosistemas estuarinos de zonas de intermareas tropicales y subtropicales del mundo. A nivel global, se estima que abarcan una extensión de 240,000 km² asociados a los deltas de ríos tropicales, lagunas y complejos estuarinos derivados de sedimentos terrígenos (Lugo *et al.* 1990, Thom 1982). Además, los manglares se establecen en regiones costeras e islas de zonas costeras someras formadas fundamentalmente a partir de sedimentos calcáreos.

Esta descripción básica apunta a los principales atributos distintivos de los manglares: se trata de un ecosistema de distribución relativamente amplia (pantropical), aunque de extensión relativamente restringida y con una marcada especificidad de hábitat de sus especies constitutivas, pero que, colectivamente, está constituido por paisajes regionales geomorfológicamente distintos lo que, en asociación a las variaciones locales en clima, topografía e hidrología, resulta en la generación de variantes ecológicamente distinguibles del manglar en lo que respecta a su estructura, composición, de especies y aspectos funcionales, tales como los manglares ribereños, de cuenca, de frentes así como manglares enanos (véase Lugo y Snedaker 1974, Lugo *et al.* 1990). México, desde luego, no es excepción y la heterogeneidad de manglares del país es considerable cuando se los analiza en detalle. La Figura 3.1 ilustra esta situación. En dicha Figura se presentan cuatro climogramas, correspondientes a cuatro zonas dramáticamente contrastantes del país, desde el punto de vista climático, en las que se distribuye el ecosistema de manglar. La Figura 3.2 ofrece una visión panorámica que muestra las fisonomías correspondientes del manglar que se establece en los cuatro regímenes climáticos de la Figura 3.1.

El atributo fisonómico más distintivo de los manglares es la presencia de sus árboles dominantes que colectivamente constituyen un gremio de especies relativamente reducido, de 54 (Tomlinson 1986), la mayoría de las cuales se presentan en el viejo mundo, y sólo cuatro de ellas se distribuyen en los neotrópicos. En México, solamente se presentan

Rizophora mangle, *Laguncularia racemosa* y *Avicenia germinans* como elementos dominantes y casi omnipresentes en los manglares, y ocasionalmente se presenta, además, *Conocaropus erectus*, sobre todo hacia las partes más distales de la influencia del agua salobre y de la inundación del manglar.

No obstante, a pesar de su reducida diversidad de especies, su importancia como ecosistema radica, sobre todo, en sus propiedades de tipo funcional y sus “servicios” ambientales. Los principales atributos funcionales que determinan la importancia ecológica de los manglares incluyen los siguientes (Mooney *et al.* 1995 y referencias):

1. Juegan un papel predominante en el mantenimiento de la calidad del agua y estabilidad de la costa a través del control de la distribución de los nutrientes y sedimentos en las aguas estuarinas.
2. Su importancia debido a su capacidad de almacenamiento de carbono en el tejido vegetal.
3. El contenido de carbono orgánico en el suelo, por lo general es muy alto.
4. Los manglares constituyen el hábitat y refugio de una gran diversidad de organismos de diferente nivel trófico y pueden constituir hasta el 75 % del alimento de varios heterótrofos.
5. Operan como refugio de muchas especies animales migratorias y locales.
6. Juegan un papel crítico como sistemas formadores y estabilizadores de suelos.
7. Controlan la erosión por mareas.
8. Funcionan como filtro de algunos contaminantes.
9. Algunos estudios recientes demuestran no solo la gran importancia funcional de los manglares desde el punto de vista del ambiente abiótico, sino también desde el punto de vista de interacciones bióticas y de la importancia de sus componentes de la biodiversidad sobre procesos de tipo abiótico, por ejemplo: el papel de los insectos barrenadores en la formación de claros del dosel (Feller 1993) y el papel de la rica y abundante avifauna de estos sistemas en el control y dinámica de los nutrientes (Ray & McCormick 1992).

A pesar de su gran importancia ecológica, algunos estudios sugieren que, a nivel global, los manglares afrontan un espasmo de destrucción significativa o, en el menor de los casos, alteración marcada. La mejor recopilación y análisis de la información del estatus de conservación de los manglares a nivel mundial señala que estos ecosistemas han sido alterados en magnitudes considerables (Saenger *et al.* 1983); por ejemplo en Puerto Rico con un área de cobertura inicial de manglares de 26,300 ha había perdido un 28% hacia la mitad de los años 60 y hacia finales de los años 70 el área remanente era apenas de 325 ha. No obstante la información es de poca resolución a nivel más regional. A una escala más

local, se señala que, por ejemplo, el 80% del área de manglar de Filipinas se ha perdido; la cifra correspondiente para Tailandia e Indonesia es 50%, y 32% en Malasia. En el caso de México, no existen estudios sobre el estado de conservación de los manglares, excepto algunas menciones anecdóticas y algunos datos tentativos sobre su cobertura (Inventario Nacional Forestal Periódico 1994). Dada la amplia distribución geográfica de los manglares en México, que abarca las costas del Golfo, el Pacífico y el Caribe, y latitudes tan extremas como Isla San Esteban en Baja California, hasta Huixtla, en el sur de Chiapas, es de esperar no solo contrastes ambientales de gran magnitud (*cf.* Fig. 3.1) y manglares concomitantemente distintos desde el punto de vista biológico (*cf.* Fig. 3.2), sino también variaciones notables en su estado de conservación, dados la heterogeneidad en las características de los asentamientos humanos y usos de la tierra esperables en un ámbito geográfico tan amplio y, en particular, por la coincidencia de muchas áreas de manglar, con el establecimiento de polos de desarrollo turístico e industrial.

El propósito de esta parte del proyecto es evaluar, por medio de análisis de las tendencias espaciales y temporales de la deforestación, el estado de conservación de los manglares de México, con cuatro objetivos fundamentales:

- i). Proveer un corolario y marco de referencia a los otros componentes del proyecto (véase Fig. 0.1), que permita poner el contexto de perspectiva a los mismos (por ejemplo, la magnitud de la variabilidad genética o diferenciación morfológica de *Rhizophora mangle*) de cara a las tendencias actuales del uso de la tierra en estos ecosistemas.
- ii). Evaluar la variación geográfica del estado de conservación de los manglares del país
- iii). Generar un banco de datos de referencia para el monitoreo subsecuente del estado de conservación de este ecosistema en México.
- iv). Generar la información que permita definir el grado de amenaza en el que se encuentran estos ecosistemas en México.

Métodos

Este estudio se llevó a cabo con dos enfoques: uno dirigido a obtener una visión amplia, general para todo el país, aunque de baja resolución, y otro a nivel regional, de menor alcance en su cobertura, pero de mayor resolución.

Análisis a escala nacional

Para esta parte del estudio se trabajó a una escala de 1: 250 000 utilizando dos fuentes de información de la distribución de los manglares en México, a saber las áreas iniciales (base) y las áreas finales.

Áreas base. La primera fuente de información que se tomó como punto de partida para estimar el cambio de la cobertura de los manglares a través del tiempo, consta de 23 Cartas de Uso de Suelo y Vegetación del INEGI, que abarcan casi la totalidad del área de distribución de los manglares en México (Fig. 3. 3) incluyendo puntos situados en las costas del Pacífico, del Golfo y del Caribe. Dichas cartas corresponden a la cobertura de la vegetación a mediados de la década de los años 70 y principio de los 80 (véase Apéndice 3.2). Estas cartas fueron generadas a partir de fotografías aéreas y verificación en campo llevado a cabo por personal del INEGI. A partir de estas cartas se calculó, para cada una de ellas, la extensión correspondiente de manglar mediante la digitización de los polígonos de este tipo de vegetación (*i.e.*, las áreas base), utilizando el programa ARC/TNFO para estación de trabajo, con un error no mayor de 0.005. Sólo se definieron dos etiquetas para los polígonos resultantes de la digitización: i) manglar y ii) cualquier otro tipo de cobertura del suelo, aplicando una proyección UTM.

Áreas finales. Esta fuente de información se obtuvo a partir de los archivos digitales de las cartas del Inventario Nacional Forestal Periódico 1994. En dicho inventario se muestra la cobertura de todos los tipos de vegetación del país, incluyendo la de los manglares, para 1994. La cobertura de la vegetación, en este caso, se estimó a partir de la interpretación visual de compuestos en falso color generados a partir de imágenes de satélite LANDSAT TM, cuyas fechas varían de finales de la década de los 80 a principios de la década de los 90 (Apéndice 3.2).

Las áreas calculadas a partir de las digitizaciones de ambas fuentes de información se utilizaron para calcular las tasas de deforestación (TD) correspondientes a cada una de las cartas, según la siguiente fórmula (Dirzo y García 1992):

$$TD = 1 - [1 - ((A_1 - A_2)/A_2)]^{1/t}$$

en donde:

A1 = Área base o inicial

A2 = Área final

t = intervalo de tiempo entre A₁ y A₂

Posteriormente se editaron las coberturas agregando una malla de UTM, un fondo con la toponimia, títulos, marcos, anotaciones y leyendas. Estas coberturas, denominadas PRINT, y contenidas en directorios nombrados según la clave correspondiente a la carta respectiva de INEGI, se prepararon incluyendo sus tablas de atributos con la instrucción EXPORT de ARC/INFO para su posible lectura posterior en otros sistemas, además se generaron archivos con el comando UNIX2DOS para su lectura en MS-DOS. Por otra parte, se realizaron composiciones en Arcplot para que todos los mapas en su versión final pudieran ser observados en ARCIINFO.

Análisis a escala local

La segunda parte de este estudio se llevó a cabo utilizando imágenes de satélite, para cinco localidades (véase Apéndice 3.3), correspondientes a dos fechas que equivalen a las fuentes de información mencionadas en el análisis a escala nacional, es decir, información de áreas base e información de áreas finales. Para las primeras se utilizaron imágenes LANDSAT MSS correspondientes a principios de la década de los años 80, y para las segundas imágenes LANDSAT TM correspondientes a principios de la década de los años 90 (Apéndice 3.3), ambas remuestreadas a un tamaño de píxel de 60 x 60 m. A partir de estas imágenes se generaron compuestos en falso color con las bandas 4 2 1 (para las MSS) y 4 3 2 (para las TM), los cuales fueron impresos para su interpretación y posterior digitización, utilizando los programas ARC/INFO y GRASS para estación de trabajo. De esta manera se obtuvieron las áreas inicial y final que fueron utilizadas para calcular las tasas de deforestación a una escala más fina. Dichos cálculos se hicieron utilizando la misma fórmula que para el análisis a nivel nacional.

Resultados

Escala nacional

El área cubierta por el análisis a este nivel incluye la mayoría del ámbito de distribución de los manglares de México (Fig. 3. 3), con excepción de las partes nortes del golfo de México y del Pacífico, incluyendo el Golfo de California. Esto se debe a que, para algunas regiones, no existían las cartas del Inventario Nacional Forestal Periódico con las cuales comparar las correspondientes del INEGI, o bien no había disponibilidad de las propias cartas del INEGI. En otros casos, por ejemplo Tamiahua, la coincidencia espacial entre las cartas de ambas fuentes era muy pequeña, de tal manera que tuvieron que eliminarse del análisis. Aun así puede considerarse que el área abarcada en este estudio constituye una fracción grande y representativa de los manglares del país, además de que éstos, en su ubicación más norteña en el territorio nacional, tienen una distribución más restringida.

En el Apéndice 3.2, se presentan los nombres con las claves correspondientes a las cartas de INEGI para las 23 localidades analizadas. Dichas claves permiten la ubicación inmediata de las localidades en la Figura 3. 3, siguiendo el sistema de coordenadas que se indica en la misma. Por ejemplo la localidad Cancún del Apéndice 3.2 corresponde a F (eje

Y) 16 (eje X) 8. En el Apéndice 3.2 además se indica la costa (Pacífico, Golfo o Caribe) a la que pertenece cada localidad analizada.

El Apéndice 3.2 muestra los años base y final para cada una de las 23 localidades. El intervalo correspondiente a los cambios de la cobertura considerada en las cartas del INEGI y del Inventario Nacional Forestal Periódico analizadas, fue en promedio de 14 años, con una oscilación de 10 (E15 5, Frontera, Tabasco) a 20 (E 13 25, Manzanillo, Colima) (véase también Tabla 3.1). El área inicial abarcada en las cartas de uso del suelo y vegetación del INEGI tuvo un ámbito amplio, incluyendo desde coberturas pequeñas como Puerto Vallarta, Jalisco (F 13 11) con sólo 143 ha, hasta coberturas considerables como la de Calkini, Campeche/Yucatán (F 15, 9/12), con un poco más de 148, 000 ha (Tabla 3.1). En global la suma del área de manglar en los años base corresponde a 892,986.34 ha, las cuales en un intervalo promedio de 14 años se redujeron a 395,570.24 ha (Tabla 3.1). En términos absolutos, la magnitud de cambio en área perdida en los intervalos considerados osciló entre 0 ha (Puerto Vallarta, Jalisco F 13 11) y 128,242 ha Calkini, Campeche/Yucatán F 15, 9/12). El porcentaje de área remanente varió notablemente entre las localidades (Apéndice 3.3). Algunas de ellas, como Zaachila, Oaxaca (E14 12) o Escuinapa, Nayarit (F 13 5) acusaron una reducción de su área relativamente pequeña (*i.e.*, <10%); el área existente en Puerto Vallarta en 1971, no mostró un cambio detectable en el intervalo correspondiente (19 años) (Apéndice 3.3, Tabla 3.2). Otras, en cambio, disminuyeron notablemente su cobertura. De hecho, 14 de las 23 localidades analizadas perdieron, en los intervalos correspondientes, más del 50% del área existente en el año base, y 7 del total perdieron más del 80% de su cobertura original (Tabla 3.2, Apéndice 3.3).

Las tasas de deforestación estimadas (ver Materiales y Métodos) mostraron una variación amplia, con una oscilación que va de 0 (Puerto Vallarta) a 19.6 (Escuinapa F 13 5) (Apéndice 3.3, Tabla 3.2). Diez de las 23 localidades analizadas tuvieron una tasa de deforestación que excede el 10% por año y solamente dos de las 23 localidades analizadas (Bahía Ascensión Q. Roo, E 16 5, y Puerto Vallarta) exhibieron tasas de deforestación menores de 1% por año (Tabla 3.2, Apéndice 3.3). La variación en las tasas de deforestación no parece estar relacionada de manera consistente con el tamaño del área inicial (Análisis de correlación, $P > 0.05$; Apéndice 3.2, Tabla 3.2); por otra parte, la tasa de deforestación promedio correspondiente al Caribe (4.99% por año) es apenas ligeramente mayor que la correspondiente al Golfo (4.46) y el Pacífico (4.50), pero estas diferencias no son estadísticamente significativas (prueba de Kruskal-Wallis; $P > 0.05$).

La Tabla 3.3 muestra los parámetros estadísticos de las tasas de deforestación calculadas considerando cada una de las 23 localidades como una observación

independiente. En la medida en que la muestra analizada constituye una fracción mayoritaria del territorio cubierto por manglares en México, el promedio obtenido indica que los manglares de México están siendo deforestados a una tasa de 7.93% por año. No obstante, aunque el valor promedio es relativamente cercano a la mediana (8.10%), la distribución de frecuencias de las tasas de deforestación tiene una tendencia a ser lognormal (Fig. 3. 4), por lo que el promedio no es, estrictamente, un descriptor representativo de la deforestación de los manglares a nivel nacional. Descontando el valor excepcional de 0% de deforestación anual, correspondiente a Puerto Vallarta, el histograma de distribución de frecuencias muestra un claro sesgo (0.30, Tabla 3.3) hacia la derecha (Fig. 3. 4). La gran variación en las tasas de deforestación observadas a nivel nacional se refleja en la Figura 3.4 y en las medidas de variación de la muestra: coeficiente de variación = 72.27% y desviación estándar= 5.73.

Escala local

Para el análisis a esta escala se contó con imágenes de satélite correspondientes a 5 localidades (Tabla 3.4). El intervalo considerado (años) en estos 5 casos varió considerablemente, de 4 (dos casos) a 20. Similarmente, el área considerada en dichas imágenes varió (por un factor de 16.6) de 1541.19 a 25514.84 ha. Aunque la pérdida absoluta de área fue mayor en el área más extensa, el cambio proporcional en tal área fue el menor (4.92%) en la cual, además, dicho cambio ocurrió en un intervalo muy largo (20 años). La menor pérdida absoluta de área correspondió a las dos zonas de menor extensión (Chacagua y Punta Cometa), aunque éstas tuvieron pérdidas proporcionales comparativamente altas (27 y *ca.* 43%, respectivamente).

La Figura 3.5 muestra los pares de imágenes (*i. e.*, inicial y final) impresas para cada una de las zonas analizadas. Aunque la calidad de la impresión no es óptima, una inspección cuidadosa de cada par de imágenes (de manera individual) muestra los patrones espaciales de cambio en cada zona. Como se aprecia en la Figura 3.5A, en Alvarado el cambio proporcional es mínimo, mientras que la cobertura presenta su cambio proporcional más notable en Centla (Fig. 3.5B), seguida de Punta Cometa (Fig. 3.5D) y Laguna Mecoaca y Chacagua (Fig. 3.5E y C). En todos los casos, el denominador común es la incursión de la deforestación desde las partes posteriores del mismo, es decir, en contacto con la vegetación francamente terrestre (por lo general selva tropical de distintas variantes) hacia los frentes, y la deforestación procede predominantemente desde los núcleos de población. También es perceptible, en algunos casos en los que el intervalo considerado no es muy extenso y el manglar no es arrasado y convertido a potrero (por ejemplo en Laguna Mecoaca, en el rodal de la derecha).

Discusión

En primer lugar es de destacar la gran coincidencia de los resultados obtenidos con los dos niveles de análisis, nacional y regional, del presente estudio. Si bien es posible hacer una comparación estadística de las tasas de deforestación de ambos niveles, dado el pequeño tamaño de muestra del análisis a nivel regional y de que las localidades analizadas no constituyen una muestra aleatoria de las localidades del país, este ejercicio no es productivo en este momento. En el futuro, sería pertinente intentar incrementar el tamaño de muestra (localidades con disponibilidad de imágenes de satélite en series de tiempo) para robustecer los resultados derivados del análisis regional.

Independientemente de lo anterior, el presente estudio constituye el análisis más completo hasta ahora realizado para evaluar el estado de conservación de los manglares de México y no nos es conocida existencia de un estudio similar en alguna otra región o país de Latinoamérica. De la escasa y cualitativamente diferente información disponible para otras regiones, podemos derivar las siguientes acotaciones que permiten poner en contexto los resultados del presente estudio. Saenger *et al.* (1983) citan datos que muestran niveles de forestación comparables a los observados en muchas de las localidades analizadas en el presente estudio. Tal es el caso de la drástica reducción de 26,300 ha del área original de manglares en Puerto Rico, a tan sólo 325 ha hacia los finales de la década de los años 70, o las pérdidas del 80, 50 y 32% del área de manglar de Filipinas, Tailandia/Indonesia y Malasia, respectivamente. Aunque no es explícita la forma en que se lograron tales estimaciones, las referencias apuntan a que los manglares de esas regiones y los de México afrontan un pulso de deforestación significativo. En un volumen reciente, dedicado a la evaluación del manejo y conservación de los manglares de América Latina (Suman 1994) se presentan algunas referencias anecdóticas para la región, que contrastan con los resultados generales de el presente estudio. Así, se señala que entre 1964 y 1989 las áreas de manglar del Golfo de Nicoya (Costa Rica) se redujeron en 6.7% del total (Pizarro y Angulo 1994). En el presente estudio, solamente de las 23 localidades analizadas a nivel nacional tuvieron pérdidas tan pequeñas como la citada para el Golfo de Nicoya.

En el ámbito de Latinoamérica, recientemente se han publicado los resultados de un taller de expertos, auspiciado por el Banco Mundial (BM) y el Fondo Mundial de la Vida Silvestre (WWF), en el que se intentó hacer una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de la región. En dicho estudio se incluye un análisis del estado de conservación de los manglares de la región, agrupándolos en “unidades” dentro de “complejos” geográficos (*cf.* Figura 1.1). Para dicha evaluación se incluyeron las opiniones de los expertos con base en varios criterios indicativos del estado de conservación (p. ej. “pérdida del hábitat, presencia/ausencia de fragmentos intactos de gran extensión, tasa de

conversión del hábitat, calidad del agua, integridad hidrográfica, grado de protección y de fragmentación y grado de alteración de la cuenca”). Aunque no es claro el carácter cuantitativo de los criterios empleados, el resultado de dicho ejercicio se tradujo en una caracterización cualitativa de los manglares de la región en términos del grado de amenaza y “estado final de conservación”. Si bien los resultados de tal evaluación no son directamente comparables, ofrecen la oportunidad de confrontar nuestros resultados. Para este fin, hemos construido la Tabla 3.5, en la que se presenta, para cada unidad definida por el estudio BM/WWF dentro del territorio de México, las dos calificaciones derivadas del mismo, y la tasa de deforestación promedio de las localidades del presente estudio que se ubican dentro de las unidades de BM/WWF. Como es evidente de inmediato, hay relativamente poca concordancia entre ambos resultados. Por ejemplo, en nuestro estudio, de los dos valores de menor tasa de deforestación que tenemos, uno de ellos (1.77% anual) es calificado por BM/WWF como de alto grado de amenaza; el otro (2.47%), en cambio, concuerda con la calificación de “relativamente estable” y “baja amenaza”. Además, nuestros dos valores promedio más altos (16.6 y 11.91%) son calificados por el estudio BM/WWF como de amenaza media y relativamente estable y de amenaza alta. Es decir, solamente uno de estos dos casos coincide en ambos estudios. Dos de las unidades de evaluación calificadas de amenaza baja y relativamente estable por el estudio BM/WWF, tuvieron, en contraste, promedios de deforestación intermedios según nuestro estudio. Las dos unidades calificadas como de amenaza media y estado de conservación vulnerable (costa del Pacífico Sur y Alvarado), coincidió en que el valor de deforestación promedio, de nuestro estudio, es también intermedio (8.73 y 6.10% anual, respectivamente). En global solamente tres (Alvarado, costa del Pacífico Sur y Ría Lagartos) y una, en menor medida (Marismas Nacionales), tuvieron calificaciones del estudio BM/WWF que pudieran considerarse como relativamente concordantes. Las otras cinco unidades claramente no fueron concordantes. Es posible que el contraste entre los dos estudios sea en gran medida reflejo de los diferentes criterios de evaluación. En el caso de BM/WWF la calificación pudiera ser más robusta en tanto que incorpora varios criterios relevantes aunque la valoración de dichos criterios parece ser en gran medida cualitativo. Nuestro estudio en contraste se basa en un sólo criterio (la tasa de deforestación) aunque este es de naturaleza cuantitativamente, y presumiblemente, de mayor rigurosidad.

En otro contexto, es de interés confrontar los datos obtenidos en el presente estudio con la información disponible para México, en el caso de otros tipos de vegetación. El estudio más completo (Maserá *et al.* 1992) señala tasas de deforestación de 0.64, 0.67, 1.9 y 2.0%/año para los bosques de coníferas, los bosques de latifoliadas, las selvas tropicales secas y las selvas tropicales húmedas, respectivamente. Es evidente el mayor pulso de deforestación de los manglares de México, el cual es entre 4 y 12.4 veces más alto, considerando el valor promedio de las localidades de manglar analizadas a nivel nacional. Asimismo la tasa de deforestación nacional, estimada en 1.29% anual por (Maserá *et al.* 1992), es unas seis veces menor que el valor promedio de los manglares de México. Se

puede concluir entonces que, de los ecosistemas de manglares de México, los manglares son claramente los que, con base en la tasa de deforestación, se pueden considerar más amenazados.

En cuanto a los factores causales de la magnitud de la deforestación detectada en el presente estudio, se pueden enumerar como predominantes los siguientes. Desarrollos turísticos, incluyendo los desarrollos carreteros. Los primeros tienden a arrasar áreas considerables mientras que los segundos, aunque en ocasiones afectan, en términos absolutos, áreas relativamente pequeñas, las consecuencias primarias o secundarias de esto son considerables. Estas carreteras por ejemplo, interrumpen los flujos naturales de agua o traen consigo actividades antropogénicas subsecuentes. Otro agente de consideración detectado en el presente estudio es el desarrollo de granjas de producción camaronera, en las cuales además de deforestar áreas de extensión considerable se ocasionan modificaciones de las características del agua que provocan focos de deforestación crecientes (véase Pizarro y Angulo 1994). Las actividades agrícolas en las zonas más distales del frente del manglar gradualmente afectan a éste último generando su deforestación. Esta direccionalidad en la perturbación conducente a la deforestación del manglar se hizo evidente en varios de los sitios estudiados y se refleja en algunas de las imágenes de la Figura 3.4. Otro factor notable es la corta de madera de las diferentes especies de mangle, aunque la magnitud y representación relativa de la corta entre las especies que consituyen este ecosistema varía entre localidades (véase Capítulo 1, estructura). Este tipo de causas de deforestación varía en su importancia relativa de localidad a localidad pero son las que en general se han documentado para los manglares a nivel mundial (Tomlinson 1986) y para Latinoamérica en particular (Suman 1994).

En conclusión la evidencia aportada por el presente estudio indica que el ecosistema de manglar de México afronta pulsos de destrucción que sobrepasan los niveles de deforestación estimados para el país en general así como los calculados para los mayores biomas del país, en un intento por poner en perspectiva de evaluación de los resultados de este estudio intentamos hacer una adaptación de la caracterización de rareza y vulnerabilidad de las especies propuesta por Rabinowitz *et al.* (1986). Estos autores intentaron definir la rareza de especies y poblaciones con base en tres atributos: ámbito geográfico (amplio o restringido), especificidad (euréica o estenóica) de hábitat y tamaño poblacional local (poblaciones grandes en al menos algunos Sitios, o poblaciones pequeñas en todo el ámbito de distribución). Con el fin de ubicar el ecosistema de manglar de México en este sistema de clasificación de rareza y vulnerabilidad, hemos definido 8 categorías de vulnerabilidad, como sigue:

Índice decreciente de vulnerabilidad (susceptibilidad a extinción):

- 1 Rara en los tres atributos [la más vulnerable]
- 2 Rara en dos atributos (geografía y hábitat)

- 3 Rara en dos atributos (geografía y abundancia)
- 4 Rara en dos atributos (hábitat y abundancia)
- 6 Rara en un atributo (hábitat)
- 7 Rara en un atributo (abundancia)
- 8. Común en los tres atributos [la menos vulnerable]

Bajo este esquema los manglares se caracterizarían de la siguiente manera: i) su distribución geográfica puede considerarse como amplia; ii) por su especificidad de hábitat estas comunidades son marcadamente estenoicas; iii) el atributo poblacional no es aplicable dado que se trata de un ecosistema, pero lo hemos substituido por la tasa de deforestación. La tasa de deforestación, por comparación, la podríamos definir como baja (el equivalente a poblaciones locales grandes) o alta (el equivalente a poblaciones locales pequeñas). Los manglares de México, sin duda, deberían considerarse en el equivalente de poblaciones locales bajas. La adaptación del esquema se presenta a manera de una tabla de 2X2X2 (Tabla 3.6). Dada la gran deforestación detectada en este estudio, los manglares de México deberían ubicarse en la categoría 4 de la Tabla 3.6. Dicho valor de 4 sugiere en principio un grado de vulnerabilidad o susceptibilidad a la “extinción” intermedia. No obstante, los resultados de los otros componentes del proyecto, los cuales demuestran que a pesar de su amplia distribución geográfica la especie constitutiva predominante (*Rhizophora mangle*) está constituida por un mosaico de poblaciones marcadamente diferenciadas (tanto en caracteres morfológicos como genéticos), sugieren que el criterio de distribución geográfica amplia, al considerar a las especies constitutivas, debe reemplazarse por el de distribución geográfica restringida. Bajo esta perspectiva los manglares con sus especies predominantes quedarían ubicados en la categoría de vulnerabilidad 1. Es decir, los resultados de los diferentes componentes del presente proyecto señalan a los manglares de México como un sistema natural altamente amenazado.

Bibliografía

- Dinerstein, E., Olson, D., Graham, D., Webster, A., Primm, S., Bookbinder, M. y Ledec, G. 1995. *A Conservation Assessment of the terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*. The World Wildlife Found, The World Bank. 129 p.
- Dirzo, R. y García M.C. 1992. "Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico". *Conservation Biology*. 6:84-90.
- Feller, I. 1993. *Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove*. Ph. D. dissertation, Georgetown Univ. Washigton, D.C.
- García. E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. SIGSA México. 217 p.
- Lugo, A., Brown, S., & Brinson, M. 1990. Concepts in Wetland Ecology. Tn: Lugo, A., Brinson, M. & Brown, S. (Edrs.) *Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam. pp. 53-85.
- Lugo, A., y Snedaker, S. 1974. The Ecology of Mangroves. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 5:39-64.
- Masera, O., Ordoñez, M.J., y Dirzo, R. 1992. Carbon emissions and sequestration in forests: case studies from seven developing countries. Volume 4: Carbon emissions from deforestation in Mexico: Current situation and long-term scenanos. USA Environmental Protection Agency, Washington. *Lawrence Berkeley Laboratory Publication LBL 32665*. [En revisión como artículo en *Climate change*]
- Mooney, H., Lubchenco, J., Dirzo, R. y Sala, O. 1995. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Ecosystem Analyses. Section 6.0 of Global Biodiversity Assesment*. UNEP. Cambridge University Press. pp. 327-452.
- Pizarro, F., y H. Angulo. 1994. Diagnóstico de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. In: Suman, D. (Ed.). *El Ecosistema de Manglar en América Latina y El Caribe: Su Manejo y Conservación*. Universidad de Miami y The Tinker Found. N. Y. U.S.A. pp. 34-63.
- Rabinowitz, D., Cairns, S., y Dillon, T. 1986. Seven Forms of Rarity and their Frequency in the Flora of the British Isles. In: Soulé, M. (Ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Pub. Sunderland, Mass. pp. 182- 204
- Ray, G., y McCormick-Ray, M. 1992. Functional coastalmarine biodiversity. *Transactions. 57th North American Wildlife and Natural Research Conference*. pp. 384-397.
- Saenger, P., Hegeri, E., y Davie, J. 1983. Global Status of Mangrove Ecosystems. *The Environmentalist* 3. Supplement 3.
- S.A.R.H. 1994. *Inventario Nacional Forestal Periódico*.

- Suman, D. 1994. *El Ecosistema de Manglar en América Latina y El Caribe: Su Manejo y Conservación*. Universidad de Miami y The Tinker Found. N. Y. U.S.A. 263p.
- Thom, B. 1982. Mangrove Ecology: Geomorphological Perspective. In: Clough, B. (Ed.) *Mangrove Ecosystems in Australia*. Australian National Univ. Press. Canberra. pp. 3-17.
- Tomlinson, P. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge Univ. Press. N. Y.

Tabla 3.1. Datos correspondientes a la cobertura del área original. y área final para el intervalo correspondiente a 23 localidades del área de distribución de los manglares de México.

Localidad	Estado	Intervalo (años)	Área inicial (ha)	Área final (ha)	Área Perdida (ha)
Huixtla	Chiapas	14	50,674.00	18,201.00	32,473.00
Tapachula	Chiapas	18	12,202.21	1,627.70	10,574.51
Manzanillo	Colima	20	41,205.69	18,387.90	22,817.79
Zihuatanejo	Guerrero	13	2,050.86	278.00	1,772.86
Acapulco	Guerrero	12	5,916.83	1,873.21	4,043.62
Puerto Vallarta	Jalisco	19	143.00	143.00	0.00
Escuinapa	Nayarit	11	65,933.00	6,007.00	59,926.00
Zaachila	Oaxaca	11	1,547.00	154.00	1,393.00
Juchitan	Oaxaca	12	27,953.00	13,103.00	14,850.00
Puerto Escondido	Oaxaca	11	5,783.14	1,401.24	4,381.90
Mazatlan	Sinaloa	14	5,783.46	4,505.71	1,277.75
Huatabampo	Sinaloa	16	5,316.12	2,658.06	2,658.06
Calkini	Camp.. Yuc.	13	148,085.00	19,843.00	128,242.00
Cd. del Carmen	Campeche	15	99,843.51	61,897.85	37,945.66
Campeche	Campeche	16	20,862.00	12,128.00	8,734.00
Frontera	Tabasco	10	129,208.00	40,655.00	88,553.00
Coatzacoalcos	Veracruz	17	29,704.98	5,124.38	24,580.61
Poza Rica	Veracruz	14	5,643.92	1,126.95	4,516.97
Veracruz	Veracruz	15	2,316.00	1,617.00	699.00
Cozumel	Quintana Roo	13	13,242.72	2,143.31	11,099.41
Bahia Ascension	Quintana Roo	13	140,434.00	130,576.00	9,858.00
Cancun	Quintana Roo	13	36,498.10	28,282.93	8,215.17
Tizimin	Yucatan	13	42,640.00	23,836.00	18.804.00

Tabla 3.2. Tasas de deforestación (% del área perdida por año) resultantes para 23 localidades correspondientes al área de distribución de los manglares en México.

Localidad	Estado	Intervalo (años)	Área Perdida (%)	Tasa de deforestación (%/año)
Huixtla	Chiapas	14	64.08	7.05
Tapachula	Chiapas	18	86.66	10.59
Manzanillo	Colima	20	55.38	3.95
Zihuatanejo	Guerrero	13	86.44	14.25
Acapulco	Guerrero	12	68.34	9.14
Puerto Vallarta	Jalisco	19	0.00	0.00
Escuinapa	Nayarit	11	90.89	19.57
Zaachila	Oaxaca	11	90.05	18.92
Juchitan	Oaxaca	12	53.12	6.12
Puerto Escondido	Oaxaca	11	75.77	12.09
Mazatlan	Sinaloa	14	22.09	1.77
Huatabampo	Sinaloa	16	50.00	4.24
Calkini	Camp., Yuc.	13	86.60	14.33
Cd. del Carmen	Campeche	15	38.01	3.14
Campeche	Campeche	16	41.87	3.33
Frontera	Tabasco	10	68.54	10.92
Coatzacoalcos	Veracruz	17	82.76	9.82
Poza Rica	Veracruz	14	80.03	10.87
Veracruz	Veracruz	15	30.18	2.37
Cozumel	Quintana Roo	13	83.82	13.07
Bahia Ascension	Quintana Roo	13	7.02	0.56
Cancun	Quintana Roo	13	22.51	0.56
Tizimin	Yucatan	13	44.10	4.38

Tabla 3.3. Parámetros estadísticos de las tasas de deforestación calculadas para las 23 localidades de manglar de México.

Parámetro	Valor
Promedio	7.93
Mediana	7.05
Desviación estándar	5.73
Coefficiente de variación	72.27
Varianza	32.85
Curtosis	-0.71
Sesgo	0.48
Ambito	19.57
Mínimo	0.00
Máximo	19,57
N	23

Tabla 3.4. Datos correspondientes a la cobertura del área inicial y área final para el intervalo correspondiente, y tasas de deforestación de las cinco localidades evaluadas para el análisis a escala local.

Localidad	Estado	Intervalo (años)	Área inicial (ha)	Área Final (ha)	Área Perdida (ha)	Área Perdida (%)	Tasa de deforestación (%/a-o)
Alvarado	Veracruz	20	25,514.84	24,258.62	1,256.16	4.92	0.25
Centla	Tabasco	6	18,884.80	8,784.33	10,100.47	53.48	11.98
Chacahua	Oaxaca	4	1,969.00	1,436.63	532.37	27.03	7.58
Punta Cometa	Oaxaca	4	1,541.19	882.91	658.28	42.71	13.00
Laguna de Mecoaca	Tabasco	6	22,916.07	16,190.12	6,725.95	29.35	5.63

Tabla 3.5. Comparación de los resultados de la evaluación, realizada por el Banco Mundial (BM) y la agrupación World Wildlife Fund (WWF) (Dinerstein *et al.* 1995), del estado de conservación de los manglares de Latinoamérica y las tasas de deforestación obtenidas, para las regiones equivalentes, en este proyecto. Los términos utilizados en las columnas de Amenaza y Estado Final de Conservación corresponden a los utilizados en la evaluación BM-WWF.

Unidades de la evaluación	Amenaza	Estado Final de Conservación	Promedio de Deforestación (%/año) (N)*
Alvarado	Media	Vulnerable	6.10 (2)
Usumacinta	Media	Relativamente	16.60 (3)
Marismas Nacionales	Alta	Estable	11.91 (2)
Costa del Pacífico Sur	Media	Amenazado	8.73 (6)
Tehuantepec	Bajo	Vulnerable	9.91 (3)
Petenes	Bajo	Relativamente	8.83 (2)
Ria Lagartos	Bajo	Estable	2.47 (2)
Corredor Maya	Alto	Relativamente	7.51 (2)
Mar de Cortéz	Alto	Estable	1.77 (1)
		Armenazado	
		Amenazado	

*N= número de localidades (cf. Fig. 3.3) analizadas

Tabla 3.6. Adaptación del sistema de Rabinowitz *et al.* (1986) de definición de rareza y susceptibilidad de las especies, para definir el estado de vulnerabilidad de los manglares de México.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	AMPLIA		REDUCIDA	
	Euréica	Estenóica	Euréica	Estenóica
Especificidad de Hábitat				
Deforestación baja	8	6	5	2
Deforestación alta	7	4	3	1

Apéndice 3.1. Ejemplos representativos de las cartas 1:250 000 generadas para el estudio de deforestación de manglares a nivel nacional, a través de la comparación de las coberturas de las cartas de Uso del Suelo y Vegetación de INEGI y del Inventario Nacional Forestal Periódico. Las cinco cartas impresas corresponden a las siguientes localidades: (A) Huixtla, (B) Juchitán, (C) Coatzacoalcos, (D) Frontera y (E) Cd. del Carmen.

Se generaron un total de 23 cartas que corresponden a las ubicaciones mostradas en la Figura 3.3. Las claves correspondientes a la vegetación inicial y final de manglar, así como la ubicación relativa de la carta en el territorio nacional, se muestran en cada una de las impresiones.

Los archivos digitales para la impresión de todas las cartas analizadas se encuentran respaldadas en la cinta EXABYTE anexa.

Apendice 3.2. Datos correspondientes al área de manglar en los años base y final y área perdida en el intervalo a partir de los cuales se calculan las tasas de deforestación de los manglares de México. Los datos se presentan por localidad con la clave correspondiente a las cartas de INEGI de uso del suelo y vegetación.

Clave	Localidad	Estado	Costa *	Área inicial (ha)	Área final (ha)	Área Perdida (ha)	Año Base	Año Final	Intervalo (año)
D15-2	Huixtla	Chiapas	P	50,674.00	18,201.00	32,473.00	1977	1991	14
D15-5	Tapachula	Chiapas	P	12,202.21	1,627.70	10,574.51	1974	1992	18
E13-25	Manzanillo	Colima	P	41,205.69	18,387.90	22,817.79	1971	1991	20
E14-710	Zihuatanejo	Guerrero	P	2,050.86	278.00	1,772.86	1979	1992	13
E14-11	Acapulco	Guerrero	P	5,916.83	1,873.21	4,043.62	1979	1991	12
F13-11	Puerto Vallarta	Jalisco	P	143.00	143.00	0.00	1971	1990	19
F13-5	Escuinapa	Nayarit	P	65,933.00	6,007.00	59,926.00	1979	1990	11
E14-12	Zaachila	Oaxaca	P	1,547.00	154.00	1,393.00	1979	1990	11
E15-10	Juchitan	Oaxaca	P	27,953.00	13,103.00	14,850.00	1980	1992	12
D14-3	Puerto Escondido	Oaxaca	P	5,783.14	1,401.24	4,381.90	1979	1990	11
F13-1	Mazatlan	Sinaloa	P	5,783.46	4,505.71	1,277.75	1976	1990	14
G12-6	Huatabampo	Sinaloa	P	5,316.12	2,658.06	2,658.06	1974	1990	16
F15-912	Calkini	Camp., Yuc.	G	148,085.00	19,843.00	128,242.00	1979	1992	13
E15-6	Cd. del Carmen	Campeche	G	99,843.51	61,897.85	37,945.66	1976	1991	15
E15-3	Campeche	Campeche	G	20,862.00	12,128.00	8,734.00	1976	1992	16
E15-5	Frontera	Tabasco	G	129,208.00	40,655.00	88,553.00	1981	1991	10
E15-4	Coatzacoalcos	Veracruz	G	29,704.98	5,124.38	24,580.61	1976	1993	17
F14-12	Poza Rica	Veracruz	G	5,643.92	1,126.95	4,516.97	1979	1993	14
E14-3	Veracruz	Veracruz	G	2,316.00	1,617.00	699.00	1974	1989	15
F16-11	Cozumel	Quintana Roo	C	13,242.72	2,143.31	11,099.41	1980	1993	13
E16-25	Bahia Ascension	Quintana Roo	C	140,434.00	130,576.00	9,858.00	1980	1993	13
F16-8	Cancun	Quintana Roo	C	36,498.10	28,282.93	8,215.17	1980	1993	13
F16-7	Tizimin	Yucatan	C	42,640.00	23,836.00	18,804.00	1980	1993	13

*P = Pacífico

*G = Golfo

*C = Caribe

Apéndice 3.3. Porcentajes de área perdida y tasas de deforestación en el intervalo correspondiente para las 23 localidades estudiadas del área de distribución de los manglares en México.

Clave	Localidad	Estado	Costa *	Año base	Año final	Intervalo (años)	Área Remanente (%)	Tasa de deforestación (%/año)
D15-2	Huixtla	Chiapas	P	1977	1991	14	35.92	7.05
D15-5	Tapachula	Chiapas	P	1974	1992	18	13.34	10.59
E13-25	Manzanillo	Colima	P	1971	1991	20	44.62	3.95
E14-710	Acapulco	Guerrero	P	1979	1991	12	31.66	9.14
E14-11	Zihuatanejo	Guerrero	P	1979	1992	13	13.56	14.25
F13-11	Puerto Vallarta	Jalisco	P	1971	1990	19	100.00	0.00
F13-5	Escuinapa	Nayarit	P	1979	1990	11	9.11	19.57
E14-12	Juchitan	Oaxaca	P	1980	1992	12	46.88	6.12
E15-10	Puerto Escondido	Oaxaca	P	1979	1990	11	24.23	12.09
D 14-3	Zaachila	Oaxaca	P	1979	1990	11	9.95	18.92
F13-1	Huatabampo	Sinaloa	P	1974	1990	16	50.00	4.24
G12-6	Mazatlan	Sinaloa	P	1976	1990	14	77.91	1.77
F15-912	Calkini	Camp. Yuc.	G	1979	1992	13	13.40	14.33
E15-6	Campeche	Campeche	G	1976	1992	16	58.13	3.33
E15-3	Cd. del Carmen	Campeche	G	1976	1991	15	61.99	3.14
E 15-5	Frontera	Tabasco	G	1981	1991	10	31.46	10.92
E15-4	Poza Rica	Veracruz	G	1979	1993	14	19.97	10.87
F14-12	Coatzacoalcos	Veracruz	G	1976	1993	17	17.25	9.82
E14-3	Veracruz	Veracruz	G	1974	1989	15	69.82	2.37
F16-11	Cancun	Quintana Roo	C	1980	1993	13	77.49	1.94
E 16-25	Cozumel	Quintana Roo	C	1980	1993	13	16.18	13.07
F16-8	Bahia Ascension	Quintana Roo	C	1980	1993	13	92.98	0.56
F16-7	Tizimin	Yucatan	C	1980	1993	13	55.90	4.38

*P = Pacífico

*G = Golfo

*C = Caribe

Pies de Figura

Fig. 3. 1 Cuatro climogramas correspondientes a sendas localidades estudiadas en el presente proyecto y que representan la variabilidad de condiciones climáticas en que se establecen los manglares en el territorio nacional. Las localidades son, en un gradiente de menor a mayor estrés hídrico: (A) Sontecomapan, Ver., (B) Puerto Morelos, Q. Roo., (C) Puerto Ángel, Oax., y (D) Topolobampo, Sin. En cada uno de los climogramas se presenta la temperatura media anual (TMA), la precipitación total anual (PTA) y el tipo de clima según el sistema de Köppen modificado por García (1988).

Fig. 3. 2 Panorámicas de cuatro localidades correspondientes a los regímenes climáticos ilustrados en la Fig. 1 y que muestran el ámbito de variación en la estructura y fisonomía de los manglares de México en función de su ambiente físico. Las localidades son: (A) Sontecomapan, Ver., (B) Celestún, Yuc., como representativo de Puerto Morelos Q. Roo. (C) Chacahua, Oax., representativo de Puerto Ángel Oax., y (D) Topolobampo, Sin.

Fig 3. . Mapa de la república Mexicana que muestra la ubicación de las cartas de INEGI de Uso del Suelo y Vegetación correspondientes a las localidades en las cuales se calculó la deforestación a nivel nacional. (Véase texto para más detalles.)

Fig. 3.4. Distribución de frecuencias de las tasas de deforestación de los manglares de México a nivel nacional. Los valores indicados en cada barra corresponden, con la excepción de la primera a los límites inferior y superior de clase. $N=23$.

Fig. 3. 5. Compuestos en falso color correspondientes a la vegetación inicial y final de cada una de las cinco localidades analizadas a nivel local. Los compuestos se presentan en pares de la siguiente manera:

Fig. 3. 5A Alvarado (inicial y final)

Fig. 3. 5B Centla (inicial y final)

Fig. 3. 5C Chacahua (inicial y final)

Fig. 3. 5D Punta Cometa (inicial y final)

Fig. 3. 5E Laguna Mecoaca (inicial y final)

FIGURA 3.1

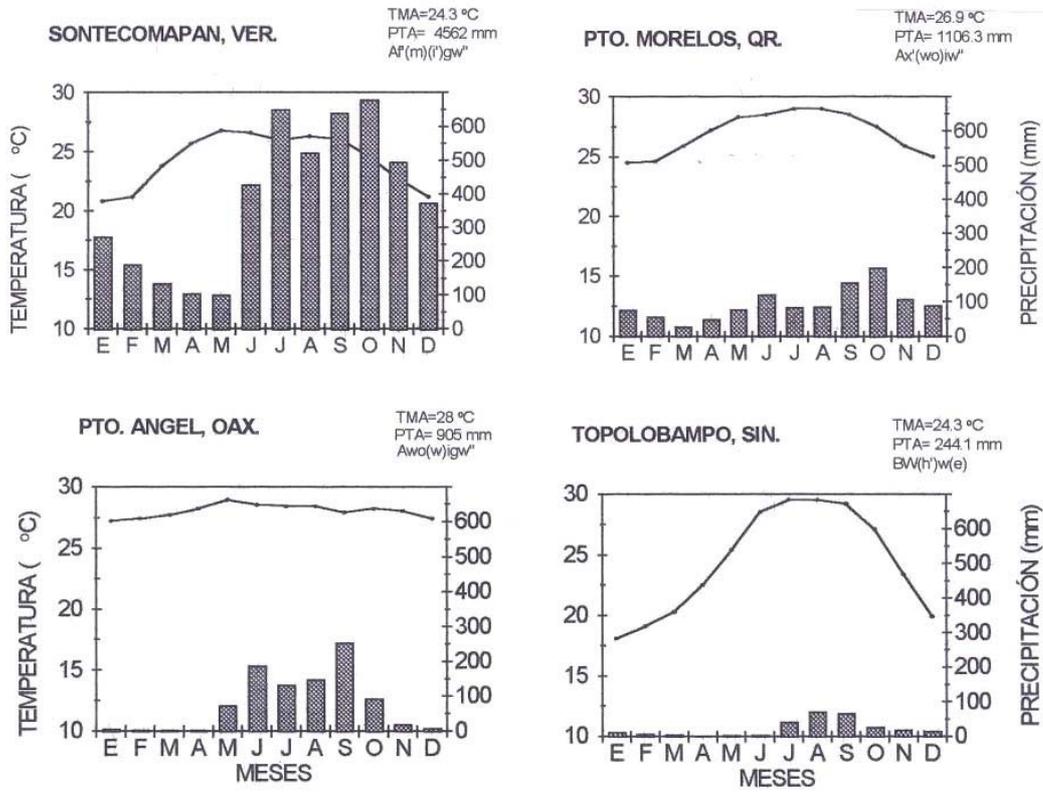
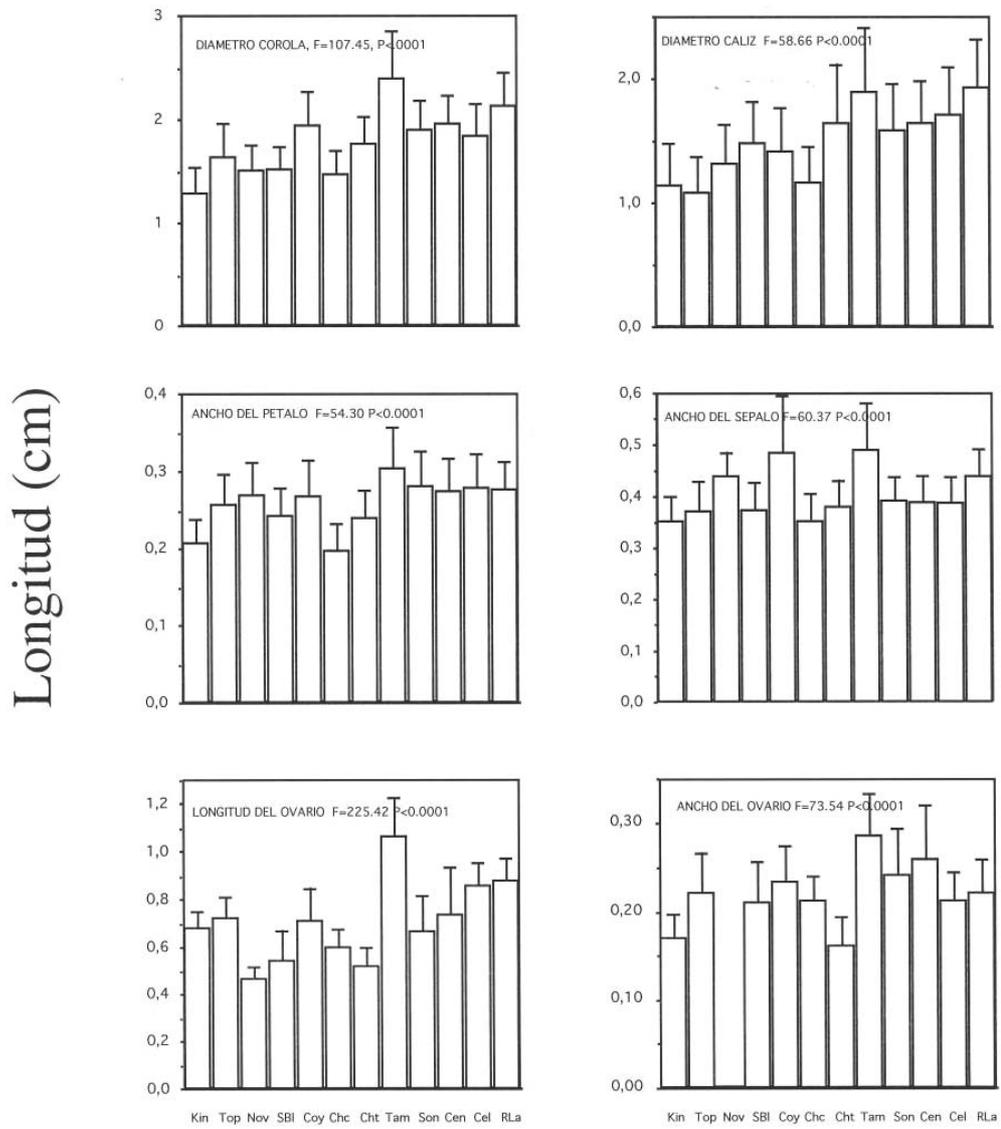


Figura 2.2



Sitios