

2550915
27
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DEL MANGLAR Y SU RELACION CON ALGUNOS PARAMETROS AMBIENTALES EN LA LAGUNA PANZACOLA, MUNICIPIO DE ACAPETAHUA, CHIAPAS.

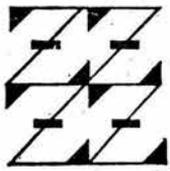
TESIS

que para obtener el título de Biólogo

PRESENTA:

DIANA TZILVIA SEGURA ZAMORANO

U.N.A.M.
FES
ZARAGOZA



LO HUMANO EJE DE NUESTRA REFLEXION



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
1997 UNAM



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**



[Faint, illegible text, likely bleed-through from the reverse side of the page]

[Faint, illegible text, likely bleed-through from the reverse side of the page]

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a la memoria de mi amado padre, un hombre sabio, inteligente y amoroso que siempre ha vivido dentro de mí, enseñándome a amar y a disfrutar lo más maravilloso del planeta: la vida.

A mi mamita querida le doy las gracias con una gran ternura por haberme traído a este mundo; por amarme y hacer de mí una mujer independiente; por compartir conmigo esas cosas que sólo con ella se comparten y por haberme tenido tanta y tanta paciencia.

A mis queridas hermanas, Zandra y Heidi, porque juntas somos una gran trilogía de mujeres sensitivas, fuertes y valerosas.

A mi amado esposo Javier, por hacerme tan feliz.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, mi más grande reconocimiento al M. en C. Pedro Ramírez García, quien contribuyó mucho en mi formación como bióloga de campo y paso a paso, con paciencia, fue dirigiendo esta tesis, dándome invaluableles sugerencias, ayuda y amistad.

Agradezco al Dr. Antonio Lot Helgueras por haber brindado todo su apoyo en el Laboratorio de Vegetación Acuática del Instituto de Biología de la U.N.A.M. para el seguimiento y la conclusión de este trabajo.

Le doy gracias a los miembros del Jurado: M. en C. Eloy Solano Camacho, Dr. Arcadio Monroy Ata, M. en C. Alejandrina Avila Ortiz y Biol. Carlos Castillejos por haber efectuado la revisión minuciosa del manuscrito, dedicándome tiempo y transmitiéndome aportaciones y experiencias.

De manera muy especial menciono con profundo agradecimiento y cariño al M. en C. Daniel Ocaña Nava, "mi segundo asesor", pues desde el inicio del trabajo siempre estuvo conmigo, en el campo, en el laboratorio y en la computadora; enseñándome, alentándome y aclarando con una inmensa paciencia mis múltiples dudas.

Una ayuda sumamente valiosa fue la de mis compañeros y amigos que realizaron conmigo los muestreos durante las visitas al manglar: Biol. Rolando Jiménez Machorro, Biol. Oscar Flores, Biol. Angel Sánchez García, Moisés Sánchez, García, Biol. Ofelia Razo, Biol. Leandro Ramos y M. en C. Daniel Ocaña N. A todos ellos, muchas gracias.

El Biol. Rolando Jiménez Machorro me brindó amablemente su colaboración en algunos aspectos gráficos de la tesis.

Le agradezco a la M. en C. Martha Olvera García su ayuda incondicional en varios momentos de la elaboración del manuscrito y en la revisión de la bibliografía.

La Biol. Carmen Ramírez Ahumada me ofreció su asesoría en el análisis de la salinidad del sedimento.

Mis queridas amigas, las M. en C. Martha Gual y Susana Peralta siempre estuvieron conmigo alentándome y ayudándome en lo que fuera necesario.

Finalmente, le doy gracias a mis amigos de Río Arriba, Chiapas por su hospitalidad y apoyo durante el trabajo de campo.

INDICE DE CONTENIDO

- RESUMEN	6
- INTRODUCCION	7
- ANTECEDENTES	13
- ZONA DE ESTUDIO	18
- OBJETIVOS	22
- MATERIAL Y METODO	23
- ANALISIS DE RESULTADOS	40
- Hidrología	40
- Sedimentos	43
- Salinidad intersticial	53
- Análisis de la vegetación	59
- Altura de los árboles	62
- Diámetro de los árboles	65
- Densidad	68
- Frecuencia	72
- Dominancia	75
- Indices de similitud	79
- Indices de complejidad	81
- CONCLUSIONES	84
- LITERATURA CITADA	87

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.- Localización geográfica de la laguna	21
- Figura 2.- Ubicación de los transectos	32
- Figura 3.- Diagrama ombrotérmico	41
- Figura 4.- Perfil de vegetación del Transecto 1	45
- Figura 5.- Perfil de vegetación del Transecto 3	46
- Figura 6.- Perfil de vegetación del Transecto 4	47
- Figura 7.- Perfil de vegetación del transecto 5	48
- Figura 8.- Perfil de vegetación del transecto 7	49
- Figura 9.- Perfil de vegetación del transecto 9	50
- Figura 10.- Perfil de vegetación del transecto 13	51
- Figura 11.- Perfil de vegetación del transecto 14	52
- Figura 12.- Perfil de vegetación del transecto 2	55
- Figura 13.- Perfil de vegetación del transecto 6	56
- Figura 14.- Perfil de vegetación del transecto 8	57
- Figura 15.- Perfil de vegetación del transecto 12	58
- Figura 16.- Perfil de vegetación del transecto 10	60
- Figura 17.- Perfil de vegetación del transecto 11	63
- Figura 18.- Histograma de Clases Altimétricas	64
- Figura 19.- Histograma de Clases Diamétricas	67

INDICE DE TABLAS

- Tabla 1.- Densidad absoluta por especie	69
- Tabla 2.- Densidad relativa por especie	70
- Tabla 3.- Frecuencia absoluta por especie	73
- Tabla 4.- Frecuencia relativa por especie	74
- Tabla 5.- Parámetros estructurales por especie para la Laguna Panzacola	76
- Tabla 6.- Dominancia absoluta por especie	77
- Tabla 7.- Dominancia relativa por especie	78
- Tabla 8.- Indices de similitud entre los 14 transectos	80
- Tabla 9.- Indices de complejidad	82
- Tabla 10.- Indices de complejidad para distintas zonas de América	83

RESUMEN

Se describe la estructura del bosque de manglar de la laguna costera Panzacola, ubicada en el municipio de Acapetahua, Chiapas.

Se evaluaron parámetros relacionados con la abundancia tales como densidad, frecuencia y dominancia en 14 transectos de 250 m de longitud ubicados alrededor de la laguna.

La densidad total media fue de 1416.6 individuos/ha. La especie más dominante es *Rhizophora mangle* L. con una densidad relativa del 51 %; le sigue *Laguncularia racemosa* (L.) Gaerth con el 20.3 % y *Pachira aquatica* Aubl. con un 12.3 %. De manera muy escasa se presenta *Conocarpus erecta* L..

La altura de los árboles va de 1 a 43 m, mientras que los diámetros varían de 2 a 95 cm. Los individuos más altos y anchos pertenecen a *R. mangle*.

Adicionalmente se tomaron muestras de sedimentos para determinar su composición granulométrica y salinidad.

Las condiciones de salinidad son relativamente moderadas (de 0 a 25‰ en el agua y un promedio de 34.9‰ en el sedimento), lo que permite la convivencia de otras especies no típicas de manglar como *Pachira aquatica*, *Paullinia pinnata* L. y *Cynometra oaxacana* Brandeg.

Finalmente se hace una comparación entre los índices de complejidad (según Holdridge *et al.*, 1971) del manglar de Panzacola con otros manglares del continente americano, mostrando ser de los más complejos.

INTRODUCCION

Los manglares son ecosistemas que se desarrollan en una interfase agua-suelo, en un ambiente salobre, con un clima cálido y suelo pestilente, en donde la vegetación robusta emerge del fango o del agua turbia y parda enredándose en una intrincada madeja de raíces aéreas y ramas. Es esta una imagen común que se asocia a la palabra "manglar", cuyo origen -se cree- deriva del malayo "mangui-mangui" (Blasco, 1991). A esta comunidad también se le conoce como bosques de marea (Odu *met al.*, 1982).

Los manglares están constituidos por árboles que se ubican taxonómicamente en 12 familias botánicas, comprendiendo más de 50 especies (Chapman, 1970). De estas, 40 se distribuyen en el Viejo Mundo y 10 en el Nuevo Mundo (Macnae, 1974).

Básicamente es un tipo de vegetación que se desarrolla en las regiones de las costas tropicales y subtropicales, aledañas a las zonas de mareas, en donde las características ambientales son muy agrestes, pues la inundación es casi siempre continua. Esta agua puede provenir del mismo mar, o bien, de afluentes con agua dulce, lo que ocasiona rangos variables en la salinidad hídrica. La temperatura ambiental suele ser muy alta. Prevalece una condición de anoxia en los sedimentos y una acumulación de salinidad intersticial, además de que el influjo continuo de la marea origina un sustrato altamente inestable para el prendimiento de plántulas y aún de los individuos adultos. Esto ha conducido a que los "mangles" (así se le llaman en general a los árboles de las

especies típicas de manglar) hayan desarrollado una serie de peculiaridades anatómicas y fisiológicas para poder sobrevivir bajo esas condiciones tan especiales.

En primer lugar, los mangles son halófitos facultativos, es decir, pueden resistir las fluctuaciones y en algunos casos, las condiciones extremas de la salinidad del agua y de los sedimentos. Para esto presentan una variedad de mecanismos para la regulación iónica interna (Scholander *et al.*, 1962). En un tipo de mecanismo, habitual en *Rhizophora* sp., el individuo excluye la sal de su interior y separa el agua dulce del agua de mar a través de la superficie radical por medio de un sistema de ultrafiltración no metabólica, a manera de una "ósmosis inversa" en donde se presenta una alta presión negativa del xilema a partir de la transpiración de la superficie de las hojas (Scholander, 1968). En otro mecanismo, las especies son "excretoras de sal" (como en *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*), para lo cual poseen glándulas sobre la superficie de las hojas para excretar el exceso de sal. Atkinson *et al.* (1967) establecen que probablemente se trate de un proceso enzimático muy sensible a la temperatura que involucra el transporte activo con el requerimiento de una entrada de energía bioquímica. Adicionalmente, *Rhizophora mangle* almacena el exceso de sal en las hojas y los frutos para después desecharlo. *L. racemosa*, cuando se expone a condiciones hipersalinas, no sólo excreta sal a través de sus glándulas, sino que puede desarrollar gruesas hojas suculentas y tirarlas cuando están senescentes (Teas, 1979).

Los mangles también presentan adaptaciones a otros tensores como la inestabilidad y la anaerobiosis del sustrato. Esto se aprecia claramente con la formación de un sistema radical muy característico, cuyas raíces aéreas adventicias superan en

desarrollo a la porción de raíces subterráneas (Tomlinson, 1986). El género *Rhizophora*, por ejemplo, posee raíces tipo zancos o fulcrantes con dimensiones de un metro o más de longitud, a su vez recubiertas con numerosas lenticelas hidrofóbicas que permiten la difusión del oxígeno atmosférico a través del aerénquima (Gill y Tomlinson, 1971a, 1977). En el caso de *Avicennia*, los fulcros no se presentan, pero en cambio tienen cientos de delgadas raíces epigeas (hasta de 30 cm de largo) llamadas pneumatóforos a través de las cuales pasa el aire. Por último, el género *Laguncularia* no ha desarrollado ni raíces fulcrantes ni pneumatóforos, sin embargo, emplea gran cantidad de lenticelas localizadas en la base del tronco donde se encuentra un pequeño contrafuerte. Además, estos tipos peculiares de raíces proporcionan al individuo gran firmeza y seguridad en el terreno, muy necesarias dado lo violento de la influencia de la marea, lo blando de los sedimentos y los posibles huracanes.

Debido a lo inhóspito del ambiente los mangles requieren de estrategias más especializadas para su reproducción. A este respecto, Rabinowitz (1978) y Gill y Tomlinson (1969, 1971b) han detectado dos mecanismos reproductivos básicos. Uno de ellos es la dispersión del propágulo por medio del agua, determinada por el hidropériodo y otro es la viviparidad. En el viviparismo, el embrión se mantiene unido a la planta madre durante su desarrollo ininterrumpido, a partir de la formación del cigoto hasta llegar a plántula, sin pasar por estadios intermedios. Estos propágulos pueden caer verticalmente, viajar con la corriente de agua e implantarse en el sustrato; en este momento sus principios limitantes son la luz y la inestabilidad de los sedimentos. Especies como *Conocarpus erecta* que no son vivíparas, presentan dos estrategias

de propagación: una vegetativa, que es la predominante y otra por semilla que le permite la colonización y permanencia dentro de su correspondiente zona de manglar (Mizrachi *et al.*, 1979).

Un rasgo muy particular de los manglares es la elevada tasa de descomposición microbiana y de productividad, convirtiéndose en importantes reservorios de materia orgánica y nutrientes, que además les permiten sostener una abundante y variada biota (Odum *et al.*, 1982; Lugo y Snedaker, 1974; Lugo *et al.*, 1976, Lugo *et al.*, 1980; Golley *et al.*, 1962; Cintrón y Scheaffer-Novelli, 1983).

Por otro lado, se ha discutido que los manglares presentan estados sucesionales que determinan su zonación actual (Davis, 1940; Chapman, 1970; Walsh, 1974, etc.). De esta manera, sería de esperar que en los manglares americanos estuviera en primer plano y bordeando a los cuerpos de agua *Rhizophora mangle* (considerada como especie pionera), seguida de *Laguncularia racemosa*, después, con menor inundación y mayor salinidad intersticial *Avicennia germinans* y en la parte más interna y emergida la mayor parte del tiempo se encuentra *Conocarpus erecta*. Esta teoría, aunada con la idea de que los manglares son "formadores" de terreno actualmente carece de validez absoluta, pues no ha podido ser comprobada como tal (Egler, 1948; Lugo *et al.*, 1980; Odum *et al.*, 1982, etc.). Algunos investigadores han observado que no siempre *R. mangle* es la especie pionera, en cuyas áreas de desarrollo empiezan a depositarse los sedimentos, sino que puede ser también una combinación de *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* (manglares rojo, blanco y negro, respectivamente). También se ha podido observar que todas las especies de mangle mencionadas pueden

desarrollarse bien en cualquier zona del manglar, con base a las condiciones fisicoquímicas prevalecientes del medio (como salinidad del suelo, nivel de inundación, influencia de las mareas, etc.), por lo tanto queda establecido que las posibles zonaciones responden a estos factores y no a un proceso sucesional. Por otra parte, nada demuestra que los manglares construyan porciones firmes de tierra. Lo más correcto es calificar a los manglares como "estabilizadores" de la línea de costa o de los sedimentos que han sido depositados por procesos físicos (Savage, 1972, Odum *et al.*, *op. cit.*, Lugo, *op. cit.*).

Hace aproximadamente 20 años Lugo y Snedaker (1974) propusieron una clasificación de los manglares de acuerdo a sus características fisionómicas. Ellos describieron seis tipos fisiográficos: ribereños, de cuenca, de borde, de islotes o "sobrelavado", de hamaca y enanos o achaparrados. Sus diferencias estaban determinadas básicamente por la dinámica del hidropériodo y consecuentemente por su productividad. Este modelo fue adoptado por muchos investigadores, sin embargo, se modificó posteriormente por Cintrón *et al.* (1980), quienes establecieron que los bosques enanos y de hamaca son casos muy especiales y que los predominantes son tres tipos fisiográficos:

- a) Ribereño. Crece a lo largo de los ríos con flujo de agua intenso que impide una acumulación de sales continua y una buena circulación de nutrimentos. El manglar tiene un grado de desarrollo muy alto, pero también es muy inestable y blando.

b) De borde e islote. Crece en los márgenes de las costas protegidas, sobre escollos, brazos, etc. Debido a la fluctuación vertical de la marea, continuamente se está "lavando", pues la marea inunda y seca el suelo. Generalmente se presenta ***Rhizophora mangle*** como especie única.

c) De cuenca. Se desarrolla en la porción más interna, detrás de los manglares de borde o ribereños. La renovación de las aguas se da muy lentamente. Las especies están bien adaptadas a las condiciones de anoxia. Los bosques no alcanzan gran desarrollo.

Finalmente, en un mismo sistema lagunar pueden presentarse todos los tipos mencionados, lo que origina sensibles variaciones en la estructura y productividad.

ANTECEDENTES

No obstante que el ecosistema de manglar ha sido ampliamente estudiado en las diversas regiones de la Tierra que lo presentan, para México los estudios cuantitativos realizados han sido relativamente pocos y en la mayoría de los casos se limitan a aspectos florísticos y fisonómicos, o bien estimativos. Esto resulta aún más paradójico si se considera el área tan grande que este tipo de vegetación ocupa en el país (Sánchez, 1963; Lot *et al.*, 1975; Menéndez, 1976; López-Portillo, 1982). Blasco (1988) calcula que existen aproximadamente en México 660 000 ha. cubiertas de manglar.

En la República Mexicana, varios autores han realizado trabajos florísticos para regiones particulares y han reportado la presencia de bosques de manglar. Se tiene por ejemplo, el trabajo de Bonet y Rzedowski (1962), en el que mencionan especies de mangle para algunas islas del Arrecife Alacranes en Yucatán. González-Medrano (1972) reporta manglares para el Estado de Tamaulipas; Vázquez-Yanez (1971) en un trabajo acerca de la vegetación de la Laguna de Mandinga en Veracruz hace una descripción detallada del manglar de la zona. Novelo (1978) describe los manglares de la Laguna de la Mancha localizada también en Veracruz. Miranda (1958) menciona considerables extensiones de este tipo de vegetación en la costa noreste de la Península de Yucatán. Lot y Novelo (1990) elaboran una reseña en donde mencionan las principales áreas de manglar en México.

Se han realizado varios trabajos específicos de manglar en México, entre ellos se cita el de Lecuanda (1968), en las Lagunas de Topolobampo, Sin., en donde se hace un

estudio concreto de la sedimentología de la zona. Para la Laguna Agua Brava, Nay., (en lo que se conoce con el nombre de Marismas Nacionales), la Laguna de Términos, Camp., el Estero Sabancuy e Isla del Carmen, también en Campeche y las Lagunas Oriental, Occidental y Mar Muerto en Oaxaca, se tiene un proyecto de la F.A.O (1974) que posteriormente publicó Rollet (1974a y 1974b) en Francia acerca de los manglares de dichas lagunas basándose principalmente en fotointerpretación y corroboración en campo, haciendo mención sobre el uso que se le da a los mangles con propuestas alternativas para un manejo adecuado.

Lot *et al.* (1975), realizaron un trabajo a lo largo de un gradiente latitudinal para observar los cambios florísticos y fisonómicos que sufre la vegetación de manglar. Las localidades analizadas fueron, en Veracruz: la Laguna de Mandinga, la Laguna de Tamiahua y la Laguna Farallón y en Tamaulipas: La Pesca, Barra Ostiones y Barra del Tordo. Para las lagunas de Mandinga y de Tamiahua se tienen otros trabajos más detallados, por ejemplo, para el primer caso, Vázquez- Yanez (*op.cit.*) hace un análisis muy completo y describe otras asociaciones aledañas a la laguna; para el caso de Tamiahua, Sánchez (1965) menciona sus tipos de vegetación y hace perfiles de sucesión de manglar. También para Veracruz, hay dos estudios de importancia, uno en la Laguna de Sontecomapan (Menéndez, 1976), en donde aparte de hacer descripciones y florística, se infiere, de manera subjetiva acerca de abundancias y complejidad. El otro estudio es el efectuado en la Laguna de la Mancha (Rico-Gray, 1979; Rico-Gray y Lot, 1983), en el cual se hacen estimaciones de productividad del manglar con el método de captura de hojarasca y se establece además su estructura.

Otros trabajos relevantes son los que se han hecho en los manglares de Tabasco. Por una parte están los de Thom (1967, 1975) en los que se estudia muy a fondo los manglares del sistema del Delta del Grijalva-Usumacinta, haciendo hincapié en aspectos geomórficos. Por otra parte, López-Portillo (1982) hace un análisis ecológico y florístico del manglar y vegetación halófila de la Laguna de Mecoacán. Este trabajo es muy completo pues incluye componentes florísticos, estimaciones de productividad, análisis de parámetros fisicoquímicos para agua y sedimentos y mediciones de parámetros de la comunidad como estratificación, cobertura, densidad de árboles y densidad y altura de pneumatóforos.

Proyectos importantes son también los que se han efectuado en el estado de Campeche, hacia la zona de Laguna de Términos. Inicialmente se reportan los trabajos de Day *et al.* (1987, 1988) en el Estero Pargo (en Isla del Carmen) y en Boca Chica (en la desembocadura del Río Palizada), en donde se hacen investigaciones sobre la productividad del manglar, después de haber determinado su composición y parámetros ambientales. Un estudio más reciente es el realizado por Ocaña (1992), en el cual se describen tres tipos de comunidad de manglar dentro del sistema fluvio-lagunar-deltaico del Río Palizada. El autor determina la composición florística del bosque, mismo que llega a alcanzar una altura del dosel máxima de 25 m. A diferencia de otros manglares mexicanos, éstos poseen, además de las especies típicas *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Avicennia germinans* y *Conocarpus erectus* una riqueza mayor de especies acompañantes, debido posiblemente a las bajas salinidades registradas.

Particularmente, para el Estado de Chiapas se están comenzando a realizar estudios detallados para las formaciones de manglar presentes, dado que ocupan toda la faja costera, por lo que diversos autores no dejan de mencionar este tipo de comunidad así como su gran importancia ecológica y económica (Miranda, 1957; Alvarez del Toro, 1975; Breedlove, 1981). Centrándose más hacia las zonas de manglar, se tiene que Cervantes y Castro (1969) reportan zonas pantanosas y áreas cubiertas por mangles hacia la zona norte de la Laguna del Mar Muerto, entre los estados de Chiapas y Oaxaca, dentro del Golfo de Tehuantepec. Asimismo, se ha registrado información para la Laguna de la Joya y la parte oriental del Mar Muerto, que pertenece a Chiapas (F.A.O., 1974; Rollet, 1974a, 1974b). Este sistema consta de tres lagunas principales: Cabeza de Toro, La Joya y Buenavista y se localiza a 15 km al sureste de Tonalá. Para esta zona, la F.A.O. (*op.cit.*) reporta vegetación arbórea, de mangle, secundaria, de pastos inducidos y halófitos naturales, así como suelos desprovistos de vegetación y zonas de inundación. El manglar ocupa todo el lado sur de la Laguna de la Joya en forma de triángulo isósceles con base oeste-este de 15 km de longitud entre Cabeza de Toro y San Cayetano. Las especies presentes son *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa*, dominando el primero. Hacia la ribera norte, el manglar es inexistente, o bien, hay una franja estrecha de *Avicennia germinans* y de manera escasa, *Conocarpus erecta*

Con un enfoque conservacionista se han realizado otro tipo de proyectos, en los que se evaluó el recurso del manglar y de los humedales y se propuso a la región a la que pertenece la Laguna Panzacola para reserva ecológica o área natural protegida de flora y fauna silvestre, nombrándola Reserva Manglar-Zapotón "La Encrucijada"

(SEDUE, 1984, 1986; IHN, 1990).

En 1981 Rico-Gray reporta un hallazgo en la mencionada reserva, que consiste en el registro de *Rhizophora harrisonii*, especie de mangle que no se tenía reportada para las costas de México, dado que su distribución conocida para el Pacífico era hasta Costa Rica y Ecuador (Breteler, 1977). No obstante, la especie no ha vuelto a ser recolectada a pesar de haber sido buscada.

Recientemente, Montes Cartas (1993) elaboró un estudio que abarca la distribución de los manglares de cuatro sistemas lagunares de la Costa de Chiapas: Laguna Mar Muerto, La Joya-Buenavista, Carreta-Pereyra y Chantuto-Teculapa-Panzacola. El método que se aplicó es el sistema de muestreo fitosociológico, cuya unidad de muestreo es el levantamiento o *relevé*. La altura máxima reportada es de 20 m. No se determinaron parámetros estructurales como tales, sin embargo, se obtuvieron apreciaciones de cobertura-abundancia utilizando para esto una escala estimativa.

Un trabajo adicional, análogo en el tiempo, es el llevado a cabo por Avelino y López (1993) al margen del Estero Conchal, Chis., a unos cuantos kilómetros de la Laguna Panzacola. Ellos registran árboles de más de 30 m y un predominio de *Rhizophora mangle*. Determinan también la biomasa vegetal desprendida, el índice de área foliar y algunos parámetros del ambiente circundante como temperatura, pH, salinidad del agua intersticial, materia orgánica del sedimento, y nutrimentos: amonio (forma predominante del nitrógeno), nitratos, nitritos y fósforo orgánico e inorgánico.

ZONA DE ESTUDIO

El Estado de Chiapas, situado hacia el sureste de la República Mexicana es posiblemente el más rico en especies florísticas del país (Breedlove, 1981). En él se concentran siete zonas o regiones fisiográficas de acuerdo a lo establecido por Mülleried (1957). Cada región, a su vez posee asociaciones florísticas que las distingue. Dichas regiones son las siguientes: Planicie costera del Pacífico, Sierra Madre de Chiapas, Depresión Central de Chiapas, Meseta Central de Chiapas o altiplanicie de Chiapas, Montañas del Oriente, Montañas del Norte y planicie costera del Golfo (Mülleried, 1957; Breedlove, 1981).

Por otra parte, Alvarez del Toro (1975) menciona que según la división general del país en Provincias Bióticas, Chiapas queda incluido en las siguientes zonas: la Veracruzana, la de Tehuantepec y la de los Altos Chiapanecos y que sin embargo, dentro del territorio estatal es posible distinguir seis divisiones bióticas típicas: nubliselva, bosque húmedo perennifolio, bosque conífero-encinar, chaparral-bosque caducifolio, sabana costera y manglar-zapotonal.

Alvarez del Toro (*op.cit.*) al hablar del manglar-zapotonal establece que es un tipo de vegetación que ocupa las zonas que alcanzan las mareas, con terrenos generalmente inundados con temperaturas cálidas superiores a 20°C. La asociación manglar-zapotón está influenciada por la mayor o menor salinidad del agua; el mangle predomina en las más salobres y el zapotón (*Pachira aquatica*) donde la mayor parte del año es agua dulce, aunque parcialmente la invaden las aguas salinas.

Aunque Miranda (1975) hace mención de una serie de tipos de vegetación con otra nomenclatura (parte de la cual retoma posteriormente Breedlove (1981)), básicamente se refiere a las mismas asociaciones vegetales. Miranda (*op. cit.*) divide los tipos de vegetación de Chiapas en dos grupos: de Tierras Calientes y de Tierras Templadas y Frías. En el primer grupo se encuentran: selva alta siempre verde, selva alta subdecidua, selva baja decidua, sabana, palmar y manglar. En el segundo grupo se tienen: selva mediana y baja siempre verde, bosque decíduo, bosque de hojas planas y duras (encinar), bosque de hojas aciculares, zacatonal y páramo de altura.

De acuerdo a lo anterior, el manglar se desarrolla en tierras calientes y constituye una densa y uniforme vegetación con árboles y arbustos que presentan raíces aéreas u hojas simples cutinizadas, con alturas de 4 a 7 metros y en ocasiones de hasta 10 a 20 metros (Breedlove, *op. cit.*). Miranda (*op. cit.*) hace una descripción acerca de las características peculiares del manglar y menciona las condiciones de inundación, enraizamiento y viviparidad.

Breedlove (*op. cit.*) reporta las siguientes especies para los manglares de Chiapas los cuales forman una banda a lo largo de toda la costa: ***Avicennia germinans***, ***Conocarpus erecta***, ***Laguncularia racemosa*** y ***Rhizophora samoensis*** (***Rhizophora mangle***) y como acompañantes: ***Batis maritima*** y ***Philoxyerus vermicularis***.

La zona del presente trabajo se localiza dentro de la región fisiográfica de la planicie costera del Pacífico, en el Municipio de Acapetahua, cerca de la ranchería Río Arriba. Las coordenadas aproximadas son 15° 10' de latitud Norte y 92° 08' de longitud Oeste (Rico-Gray, 1981). Se tiene acceso al poblado por la Carretera Federal Libre No. 200,

que va desde Arriaga hasta Tapachula con un tramo de brecha. El manglar en estudio se encuentra rodeando a la Laguna Panzacola, que pertenece a un sistema lagunar constituido además por las lagunas Chantuto, Cerritos y Teculapa, conectadas entre sí mediante esteros (Fig. 1). Para los habitantes de los poblados aledaños y aún para los guatemaltecos que suelen visitar durante el verano la región, la Laguna Panzacola representa un alto potencial de recursos económicos y alimenticios, pues en ella realizan diversas actividades pesqueras y por otra parte explotan la "vara blanca" (*Laguncularia racemosa*) para usarla en postería y en la construcción de estructuras tipo "balsas" para el secado de hojas de tabaco.

El clima de la región, tomado de la Estación Meteorológica de Salvación, No. 07-033, corresponde según Köpen, modificado por García (1973) al tipo Am(w")ig, que significa caliente húmedo con lluvias en verano. Con respecto al clima, Blasco (1984) menciona que los manglares de esta zona responden a condiciones de muy alta humedad.

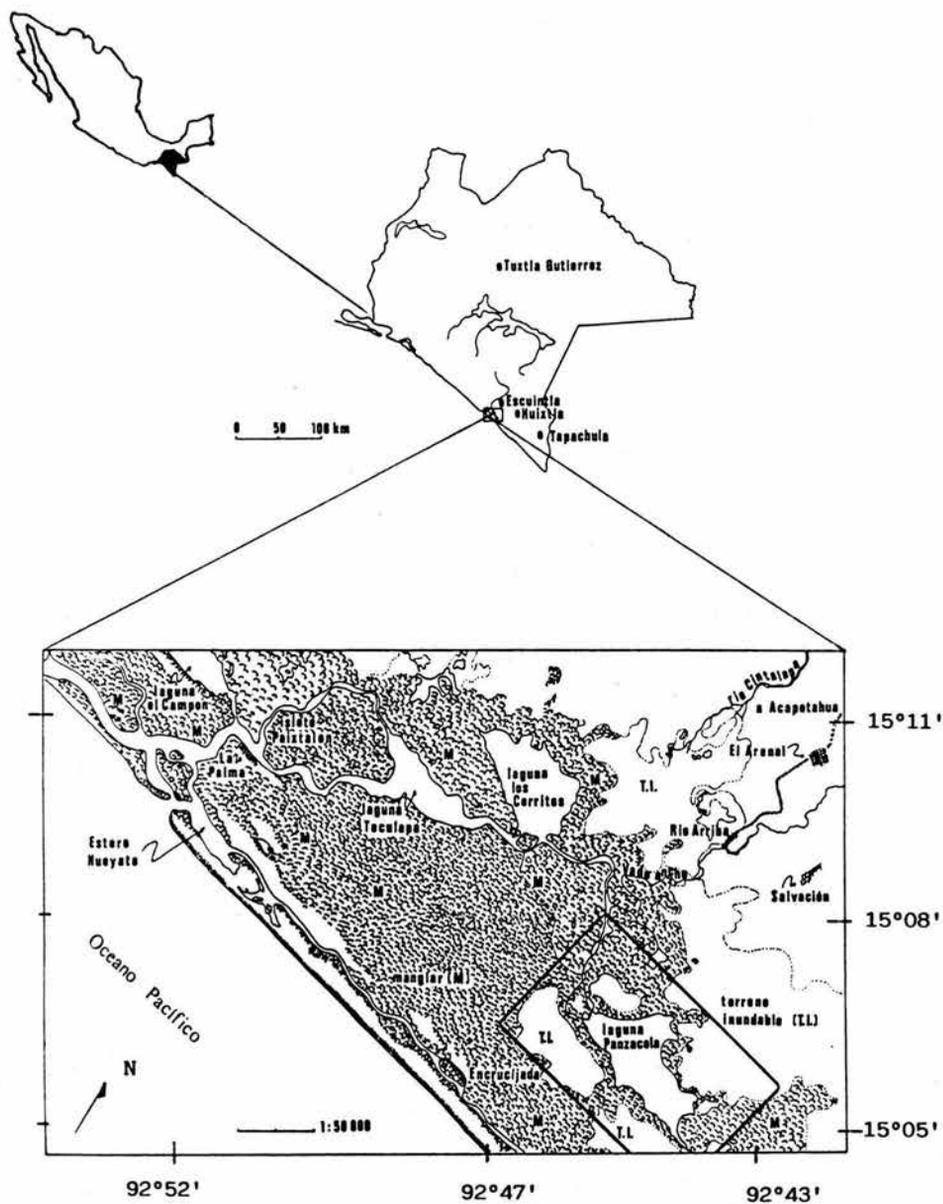


FIGURA 1. Localización geográfica de la laguna Panzacola y delimitación del área de estudio (marcada en el rectángulo)

OBJETIVOS

Objetivo General: Conocer la estructura de la vegetación de manglar en la Laguna Panzacola, así como la relación que guarda con algunos parámetros ambientales.

Objetivos Específicos:

- Establecer los parámetros estructurales de la vegetación de manglar, determinando la densidad, dominancia y frecuencia.
- Conocer la distribución perpendicular a la línea de costa de las especies del manglar.
- Definir el arreglo vertical de la vegetación arbórea.
- Determinar la granulometría y la salinidad intersticial del sedimento y la posible relación con la estructura del manglar.
- Comparar la complejidad del manglar de la Laguna Panzacola con la de otros manglares de México y de América.

MATERIAL Y METODO

Fase 1. Reconocimiento y prospección.

Consistió básicamente en la identificación y descripción del recurso, haciendo levantamientos y preparando mapas de las áreas de manglar donde se indicaron sus límites en la región de estudio.

El reconocimiento tiene como propósito obtener información sobre la extensión y los tipos de bosques presentes (Schaeffer-Novelli y Cintrón, 1986). El trabajo se inició con la revisión de la cartografía disponible y la fotointerpretación ulterior. Con esta técnica se puede desarrollar un sistema de clasificación que permita subdividir a los bosques en tipos o estratos y de esta manera aumentar la precisión del muestreo adecuando el número de muestras a la superficie ocupada por cada uno de dichos estratos o tipos. Por supuesto, también se identifican tipos de bosques (o asociaciones) con base en las tonalidades y en las texturas.

Dado el pequeño número de especies presentes en los manglares del Nuevo Mundo y a su tendencia a formar rodales monoespecíficos y extensos, la interpretación aerofotográfica se torna más simple (Schaeffer y Cintrón, 1986).

Después de la elaboración de un mapa preliminar, se procedió a la selección de las áreas de estudio, debiéndose comprobar en campo las características correspondientes a cada unidad de clasificación.

Las cartas que se utilizaron son las topográficas 1:250000, Clave D15-2, editada por el INEGI y la 1:50000, "La Palma" Clave D15-B41. Las fotografías aéreas, tomadas e impresas también por el INEGI y con escala es de 1:50000 pertenecen a la Zona 38 A y son:

Línea 18, No. 26 a 29, Marzo 1974

Línea 17, No. 2 a 6, Febrero 1977

Línea 16, No. 5 a 7, Febrero 1977

Otro factor que se tomó en cuenta y que es de gran importancia fue la cercanía e influencia a la zona de mareas y los aportes de agua dulce por ríos, arroyos, etc.

Con base en el reconocimiento preliminar, se procedió a la selección de las áreas para los estudios detallados. Se consideraron los siguientes criterios, propuestos por Schaeffer y Cintrón (1986): a) representatividad, b) áreas prioritarias y c) accesibilidad. Esto es, el área seleccionada debió ser semejante a las demás para que los resultados que se obtuvieron se pudieran utilizar para interpretar el resto de la zona. El criterio principal para la selección de áreas especiales (o prioritarias) fue la asignación de un valor científico o biológico, por ejemplo, un marcado cambio en la fisonomía o composición florística debido a la cercanía a zonas de desarrollo rural, obras de expansión, fuentes de contaminación, obras de canalización o de azolve, alteraciones fuertes del ambiente, etc. El lugar de estudio detallado debe ser lo suficientemente accesible como para reducir costos y hacer posible los muestreos. Siempre que se pudo, hubo que elegir en el manglar la zona de fácil entrada por brecha, ríos o esteros y con

terrenos transitables. Cintrón (1984) ha establecido: "Los manglares son áreas de reconocido difícil acceso y la selección de parcelas representativas y accesibles debe ser el objetivo principal de cualquier reconocimiento preliminar".

Debido a que algunos factores ambientales como la influencia de la marea, agua de drenaje, temperaturas del aire y del agua, precipitación pluvial, etc. actúan sobre el ecosistema manglar al regular su desarrollo, se consideraron para la descripción los siguientes aspectos:

a) Localización geográfica, dada en términos de la latitud y la longitud que ubican a la región. Las descripciones locales se acompañan por comentarios sobre características geográficas peculiares.

b) Las características climáticas que contribuyen para determinar el grado y nivel de desarrollo de las áreas de manglar. Los dos factores que se tomaron en cuenta dada su disponibilidad e importancia fueron el régimen térmico atmosférico y la precipitación pluvial. Para esto se seleccionó la estación meteorológica más próxima al área de estudio (situada en el poblado llamado Salvación) y se procedió después a la construcción del diagrama ombrotérmico o climograma correspondiente con el promedio de los datos de 10 años atrás (Conrad, 1962; Maderey, 1982).

c) Mareas e hidrografía. En general, la influencia de las mareas constituyen una de las energías subsidiarias más importantes que inciden sobre las áreas de manglar. Es indudable la importancia de este factor y la mayoría de los autores la mencionan y analizan (Cuatrecasas, 1958; Sánchez, 1963; Chapman, 1969; Lugo y Snedaker, 1974; Blasco, 1984; Pannier, 1984; Tomlinson, 1986, etc.). En el presente trabajo se midieron

las variaciones de la inundación empleando una barra metálica marcada en centímetros y enclavada en una zona con poco disturbio.

d) La salinidad intersticial. Es un parámetro de gran importancia ecológica, especialmente en ambientes áridos donde puede haber acumulación de sales. En estas áreas, se suelen desarrollar condiciones desfavorables al crecimiento de las plantas de mangle. Estas condiciones de hipersalinidad caracterizan a los ambientes de elevada evapotranspiración y pueden estar asociadas a los valores extremos de amplitud de mareas (bajamar y pleamar) y/o a períodos de estío prolongado. Tanto la altura de los árboles como el tamaño de las hojas disminuyen con un aumento de salinidad (Scheaffer y Cintrón, 1986); por lo tanto, se puso especial atención a los cambios fisiológicos de las asociaciones.

Para la medición de tal parámetro en la laguna Panzacola se tomaron muestras de sedimento (aproximadamente de 1 kg) con un nucleador de 60 cm de largo, cada 50 m a lo largo de todos los transectos (64 muestras en total). Se calculó la concentración de cloruros en partes por mil ($^{\circ}/_{00}$) mediante un electrodo para cloruros y una solución estándar de NaCl 0.1 M del Analizador de Iones (Orion modelo EA-940). Posteriormente estos datos de clorinidad fueron ajustados para obtener la salinidad de acuerdo a la fórmula propuesta por Wooster *et al.* (Riley y Chester, 1989):

$$S \text{ } ^{\circ}/_{00} = 1.80655 \text{ Cl } ^{\circ}/_{00}$$

Adicionalmente, se determinó el color de cada muestra (Munsell, 1975) y el porcentaje de tamaño de partículas con una serie de tamices que permitió la separación de tres fracciones (Bohlin *et al.*, 1989):

- a) menor a 0.05 mm
- b) menor de 2.0 mm y mayor de 0.05 mm
- c) mayor de 2.0 mm (correspondiente a detritus)

Fase 2. Análisis de la estructura de la vegetación.

En general, en la mayoría de estudios ecológicos cuantitativos de comunidades arbóreas se han venido utilizando métodos con área para la realización de los muestreos. Sin embargo, algunos autores han mencionado las desventajas de este tipo de métodos que consisten básicamente en la delimitación de una parcela con un área determinada, en donde se contabilizan todos los individuos que se encuentren en ella (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974; Brower y Zar, 1977; Cottam y Curtis, 1956; Jaramillo, 1982). Una de estas desventajas es que los resultados se verán afectados dependiendo del tamaño, forma y número de parcelas empleadas, además de la laboriosidad y el alto costo en tiempo que se emplea (Brower y Zar, *op. cit.*). Jaramillo (*op. cit.*) discute el llamado "efecto de orilla", en el que hay que tomar la decisión de registrar o no los individuos que "caen" exactamente en el límite de la parcela, lo que ocasiona sobre o subestimaciones de los resultados. También se requiere una mayor cantidad de recursos humanos, elevando muchas veces los costos de la investigación. Un problema más surge

en estas técnicas y es el muchas veces ya discutido concepto de "área mínima" propuesto por Braun-Blanquet (1979). Este problema ya se hizo evidente en el estudio realizado por la Comisión para el Estudio de las Dioscóreas (Anónimo, 1960-1969), ya que después de haber muestreado por cuadrantes con un área mínima determinada, se encontraron muchas nuevas especies posteriormente a la publicación.

Como una alternativa a este tipo de metodologías se tiene una serie de procedimientos de muestreo que ha desarrollado la escuela de Wisconsin (Whittaker, 1973). Estos métodos, conocidos con el nombre de "métodos sin área" o "plotless" (Cox, 1967; Müller-Dombois y Ellenberg, 1974; Greig-Smith, 1983; Brower y Zar, 1977), o bien, como los llaman sus autores, "distance measures" (medidas de distancia) (Cottam y Curtis, 1949, 1955 y 1956), están particularmente adaptados a aquellos tipos de vegetación en donde se dificultan las delimitaciones de cuadrantes. Se basan en la realización de muestreos sin una unidad-área prescrita y en las mediciones de las distancias de puntos a individuos más cercanos.

Las distancias medidas por los métodos sin área permiten el cálculo de las densidades de los árboles. Con estas y con los diámetros a la altura del pecho puede calcularse el área basal y de la ocurrencia en los puntos de muestreo (tomados como subcuadrantes) pueden calcularse las frecuencias (Whittaker, 1973). También pueden obtenerse valores de dominancia y de importancia (Cox, 1967). Para la realización de los muestreos los puntos pueden tener una localización sistemática o aleatoria.

Se reconocen cuatro procedimientos principales para el muestreo sin área (Greig-Smith, 1983):

- Método del individuo más cercano.- Se mide la distancia del punto de muestreo al árbol (individuo) más cercano.

- Método del vecino más cercano.- Se mide la distancia entre el individuo más cercano al punto de muestreo y su vecino más cercano.

- Método de pares al azar.- En este método se tira una línea a partir del primer punto de muestreo y se elige su árbol más cercano. Después se elige un segundo individuo más cercano al primero, pero con un ángulo de exclusión dado y se mide la distancia entre ambos. Aunque Cottam y Curtis (1949, 1955) establecen que cualquier amplitud de ángulo puede ser empleada, se ha generalizado el uso de un ángulo de exclusión de 180° debido a su fácil medición en campo.

- Método de punto centrado en el cuadrante.- Son medidas las distancias del punto de muestreo al individuo más cercano en cada cuadrante. La orientación de los cuadrantes se va fijando en el avance.

Las técnicas sin área fueron desarrolladas sobre la idea de que el número de árboles por unidad de área puede ser calculado de la distancia promedio entre los árboles (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974).

A lo largo de pruebas empíricas se ha establecido que los primeros tres métodos dan áreas medias aceptables y por lo tanto buenas estimaciones de densidad para poblaciones distribuidas aleatoriamente, pero se requiere aplicar ciertos factores de corrección (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974).

El método de punto centrado en el cuadrante no requiere de un factor de corrección y es tan simple en su aplicación como los otros tres, pero cuatro veces más intensivo, por lo que requiere menos tiempo en el campo. Dado que se considera el método más eficiente, ha tenido más amplia aceptación (Cottam y Curtis, 1956; Müller-Dombois y Ellenberg, 1974; Brower y Zar, 1977).

Los manglares son comunidades muy densas y de baja diversidad, que además presentan serias dificultades para el establecimiento de parcelas de muestreo. Por estas razones, Cintrón y Scheaffer (1984) y Scheaffer y Cintrón (1986) proponen el empleo del método de punto centrado en el cuadrante. Pooler *et al.* (1977) han empleado este método para varios bosques de manglar en Florida, Puerto Rico, México y Costa Rica. Se ha aplicado también en trabajos más recientes realizados en México como el de Ramírez-Flores (1987), quien empleó 2 transectos en la Laguna Agua Brava, Nay. y el de Avelino y López (1993) en el Estero Conchal, Chis., con un muestreo de 20 puntos al azar a lo largo de un transecto.

Por todo lo establecido anteriormente, se decidió utilizar el punto centrado en el cuadrante como el método de muestreo para determinar la estructura del manglar de la Laguna Panzacola. El rumbo o direccionalidad de las líneas eje en las que se marcaron los puntos de muestreo se establecieron de modo que pasaran por gradientes fisicoquímicos, para a la vez detectar los cambios que se iban presentando.

Cada punto de muestreo sobre la línea fue dividido en cuatro cuadrantes. La línea eje dividía al punto de muestreo en dos, entonces sólo se colocó otra línea-marca perpendicular a la primera. Una vez establecido el punto de muestreo con sus

cuadrantes, se midió la distancia al centro del árbol más próximo en cada uno de los cuadrantes. Para los objetivos del proyecto, se tomaron en cuenta únicamente individuos que presentaran más de 2 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Aparte del DAP, se registró para cada árbol la especie y su altura total. Las cuatro distancias se utilizaron para el cálculo del valor medio. Esta media corresponde a la raíz cuadrada del área media ocupada por los individuos. La densidad (árboles/ha) se obtuvo dividiendo el área ocupada por un individuo entre la unidad de área (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974; Cox, 1967; Cintrón y Scheaffer, 1984; Scheaffer y Cintrón, 1986).

Cottam y Curtis (1956) recomiendan el establecimiento de un mínimo de 20 puntos de muestreo a lo largo de cada línea. Para este estudio se propuso un total de 25 puntos para cada transecto, cuya equidistancia se estableció de acuerdo a lo cerrado o abierto del bosque. Con 10 metros de equidistancia (determinados en un muestreo preliminar) se aseguró no correr el riesgo de registrar un mismo individuo dos veces. Se determinó entonces que la longitud total del transecto era de 240 m, mientras fuera posible. Para que los muestreos fueran lo suficientemente representativos de toda la comunidad que rodea a la laguna, acordes a los cambios fisonómicos que se iban detectando, se estableció un número de 14 transectos (Fig. 2).

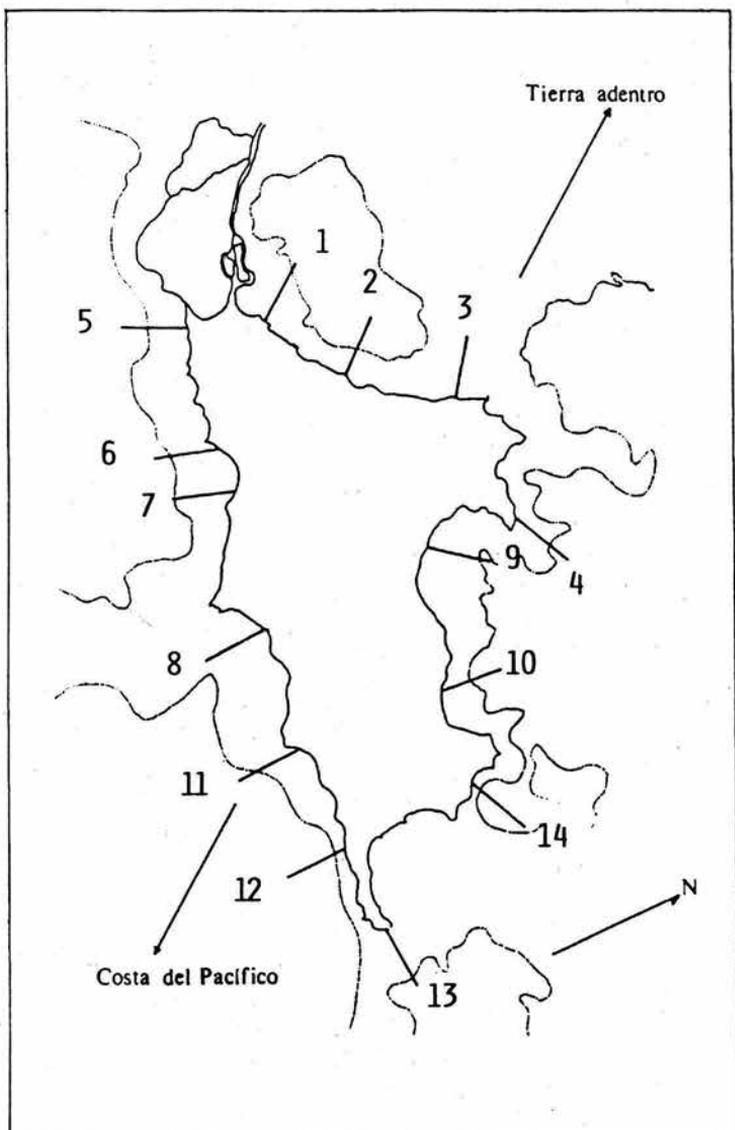


FIGURA 2. Ubicación de los transectos en la Laguna Panzacola, Edo. de Chiapas.

Con los datos registrados se procedió al cálculo de los siguientes parámetros (Cox, 1967; Müller-Dombois y Ellenberg, 1974; Cintrón y Scheaffer, 1984):

- Densidad total de todas las especies, expresada por la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad Total} = \frac{\text{Unidad de área}}{(\text{Distancia media del punto a la planta})^2}$$

- Densidad relativa, definida como el número de individuos de una especie dada en la comunidad o zona de interés, como una proporción del número total de individuos de todas las especies:

$$\text{Densidad Relativa} = \frac{\text{No. individuos de una especie}}{\text{Total de individuos de todas las spp.}} \times 100$$

- Densidad por especies, que es el número de individuos de una especie por unidad de área:

$$\text{Densidad por sp.} = \frac{\text{Densidad rel. de la sp. A}}{100} \times \text{Densidad total}$$

- Dominancia.- Mientras que para el estrato arbustivo y herbáceo la dominancia está en función de la cobertura (Greig-Smith, 1983), es decir, la superficie o proporción de terreno ocupada por una proyección perpendicular de las partes aéreas de la planta, para el estrato arbóreo, cuyas copas pueden entrelazarse o sobrelaparse, la medición de la copa es casi imposible, por lo tanto, la dominancia se da entonces en términos del área basal, la cual es el espacio cubierto por el tronco de un árbol. Por convención, el área basal es el área de la sección transversal del tronco en donde se mide el diámetro a la altura del pecho (1.3 m generalizado). El área basal de un bosque es la suma de las áreas basales de todos los troncos por unidad de área. Esta medida da un índice excelente del grado de desarrollo adquirido por un bosque, pues se encuentra íntimamente relacionada con su biomasa y el volumen de madera. En este sentido, la dominancia puede definirse como la influencia que ejerce una especie sobre otras en la comunidad, por el mayor porcentaje de control del flujo de energía radiante y química. Chapman (1984) menciona que la especie dominante es aquella que tiene la densidad más grande por unidad de área.

El área basal del bosque se estima midiendo los diámetros de todos los árboles mayores que el diámetro especificado (mayor o igual de 2.0 cm).

El área basal (g) de un tronco está dada por:

$$g = \pi r^2, \text{ donde } g \text{ es el área basal y } r \text{ el radio,}$$

pero como: $r = \text{DAP}/2$, en términos de diámetro, g estará dado por:

$$g = \pi (\text{DAP}^2 / 4)$$

Para expresar g en términos de metros cuadrados cuando se mide el diámetro en centímetros, se utiliza:

$$g = \frac{(DAP)^2}{4 (10\ 000)}, \text{ o sea:}$$

$$g (m^2) = 0.00007854 (DAP^2 \text{ cm})$$

(Scheaffer y Cintrón, 1984)

La dominancia de una especie estará dada entonces en términos del área basal de la misma:

$$\text{Dominancia} = (\text{Densidad de la sp.}) (\text{área basal promedio por sp.})$$

$$\text{Dominancia Relativa} = \frac{\text{Dominancia por especie}}{\text{Dominancia total de todas las spp.}} \times 100$$

- Frecuencia.- Se define como el número de veces de ocurrencia de un evento dado.

Sus valores absoluto y relativo están dados por las siguientes fórmulas:

$$\text{Frecuencia} = \frac{\text{No. puntos donde está la especie}}{\text{No. total de puntos muestreados}}$$

Valor de frecuencia por sp.

$$\text{Frecuencia Relativa} = \frac{\text{Valor de frecuencia por sp.}}{\text{Total de frecuencias de todas las spp.}} \times 100$$

Como ya se estableció, se ha universalizado la medición del diámetro a la altura del pecho o a 1.3 m. No obstante, en los mangles estas mediciones se tornan difíciles debido a la presencia de raíces aéreas en forma de zancos, bifurcaciones, torceduras, etc. Cuando un árbol presenta tales deformaciones en su tronco, Cintrón y Scheaffer (1984) y Scheaffer y Cintrón (1986) sugieren adoptar los siguientes procedimientos:

- Si los troncos se bifurcan a la altura del pecho, se mide el diámetro abajo de la bifurcación.
- Si el tronco se bifurca abajo de la altura del pecho, se considera como dos troncos y se registran dos medidas de diámetro (una para cada bifurcación).
- Cuando el árbol está formado por troncos muy próximos, ramificado encima o abajo de la superficie del suelo, también se mide el diámetro de cada uno de ellos.
- Cuando hubiere deformaciones en el tronco a la altura del pecho, se mide el diámetro abajo o por encima de ellas.
- En el caso de *Rhizophora mangle*, el diámetro debe ser medido a 1.3 m del suelo, o encima del nivel de la última raíz aérea.

Se trazaron gráficas de frecuencias diamétricas en las que se agrupan los diámetros en intervalos de clase (Johnson, 1980). Este tipo de gráficas, analizadas junto

con las de frecuencias de alturas ayudan a explicar qué tan desarrollada está la comunidad, así como qué tan madura o joven es. También se pueden detectar eventos de disturbio o catastróficos (Meave, 1983; Valiente, 1984).

Estratificación.

Este concepto se refiere a las capas, niveles o estratos que se distinguen en la comunidad (Brower y Zar, 1977). Los estratos se han venido asociando tradicionalmente a las formas de vida presentes, teniéndose así a los estratos arbóreo, arbustivo, herbáceo y rasante (Kershaw, 1964; Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974; Brower y Zar, 1977). Al estrato arbóreo se le suele dar el nombre de dosel y al arbustivo y herbáceo se le conoce con el nombre de sotobosque. Estos criterios son difíciles de aplicar y resultan subjetivos cuando se trata de un bosque donde la diversidad es baja y la mayoría de individuos son arbóreos. Este es el caso de los manglares, en donde el estrato herbáceo es prácticamente ausente y el arbustivo o de sotobosque está poco desarrollado, por lo tanto, se adoptó otro criterio para la diferenciación de los estratos, que consiste en construir gráficas de frecuencias de clases altimétricas (Brower y Zar, *op. cit.*; Johnson, 1980).

Dado que resulta de fácil visualización, también se aplicó la forma convencional para distinguir estratos: la elaboración de perfiles diagramáticos de vegetación, a lo largo de un transecto en banda (Kershaw, *op. cit.*; Shimwell, 1971; Müeller-Dombois y Ellenberg, *op. cit.*; Bennet y Humphries, 1978), en el cual se representa una sección lineal de la comunidad, estableciendo las especies presentes, la proporción de

abundancia que hay entre ellas, su forma biológica y las alturas que alcanzan (cada perfil corresponde respectivamente a cada transecto analizado).

En campo, las alturas que se midieron fueron las alturas totales, es decir, la distancia entre la base del árbol y el extremo de la copa. Aunque existen varios métodos para medir dicha altura, el más factible por su disponibilidad es el que se hace por medio del clinómetro o clisímetro. Este sistema se basa en relaciones trigonométricas de triángulos rectángulos imaginarios. El observador se aleja del árbol y mide el ángulo formado con la parte superior de la copa. La distancia entre el observador y el tronco del árbol, multiplicada por la tangente del ángulo medido y sumándose la altura que hay del suelo al ojo del observador proporciona la altura total del árbol.

En resumen, la estructura de la vegetación queda entonces definida por los siguientes componentes: el arreglo vertical de las especies o estratificación; el arreglo horizontal o distribución espacial y los parámetros que involucran abundancia (densidad, frecuencia y dominancia en sus valores absolutos y relativos). Finalmente, con estos datos se calculan los índices de similitud entre los transectos y los índices de complejidad.

El cálculo del Índice de Similitud (I), según Sneath y Sokal (1973) se basa en la fórmula:

$$I = \sqrt{\frac{\sum (x_i y_i)^2}{\sum x_i \sum y_i}}$$

x_i = número de individuos de las especies i de un transecto

y_i = número de individuos de las especies i del segundo transecto a comparar

S = número de especies

El Índice de Complejidad de Holdridge (C) de acuerdo a Holdridge *et al.* (1971) está dado por:

$$C = HBDS / 1000$$

C = índice de complejidad para una muestra de un área promedio de 0.1 ha (10 x 100 m)

H = altura (m), obtenida por la suma de las alturas del árbol más alto por cada 0.1 ha, dividida entre el número de muestras, esto es, el promedio

los árboles más altos en 0.1 ha.

B = promedio del área basal total (m^2 por 0.1 ha)

D = densidad promedio (promedio del número de árboles por 0.1 ha)

S = promedio de número de especies por 0.1 ha.

Por definición, sólo los árboles cuyo DAP es igual o mayor que 10 cm son incluidos en el cálculo.

ANALISIS DE RESULTADOS

Se ha observado que las diferencias en cuanto a los posibles patrones de distribución de las especies y en la fisionomía se manifiestan, en general, como dependientes de varios factores, como la cercanía al mar (región suroeste de la laguna), el influjo de agua dulce (región noreste) y los disturbios antropogénicos (principalmente zonas de quema, tala y pesca exhaustiva). A estos aspectos se añaden aquellos relacionados con la estacionalidad, básicamente los incrementos en la temperatura ambiental y las variaciones en el nivel de inundación, ya sea por evaporación, azolve o precipitación.

A continuación se analizará la influencia que sobre el bosque de manglar ejerce cada rasgo ambiental para posteriormente efectuar la descripción de la estructura de la vegetación.

Hidrología.

Los niveles de inundación varían de acuerdo a la temporada de sequía, que se da entre los meses de agosto y marzo y a la temporada de lluvias, que se presenta de abril a julio (Fig. 3). Durante la primera época, se alcanza el menor grado de profundidad, registrándose menos de un metro en la altura del agua lagunar, mientras que el estero se torna innavegable en su tramo más cercano a la rancharía.

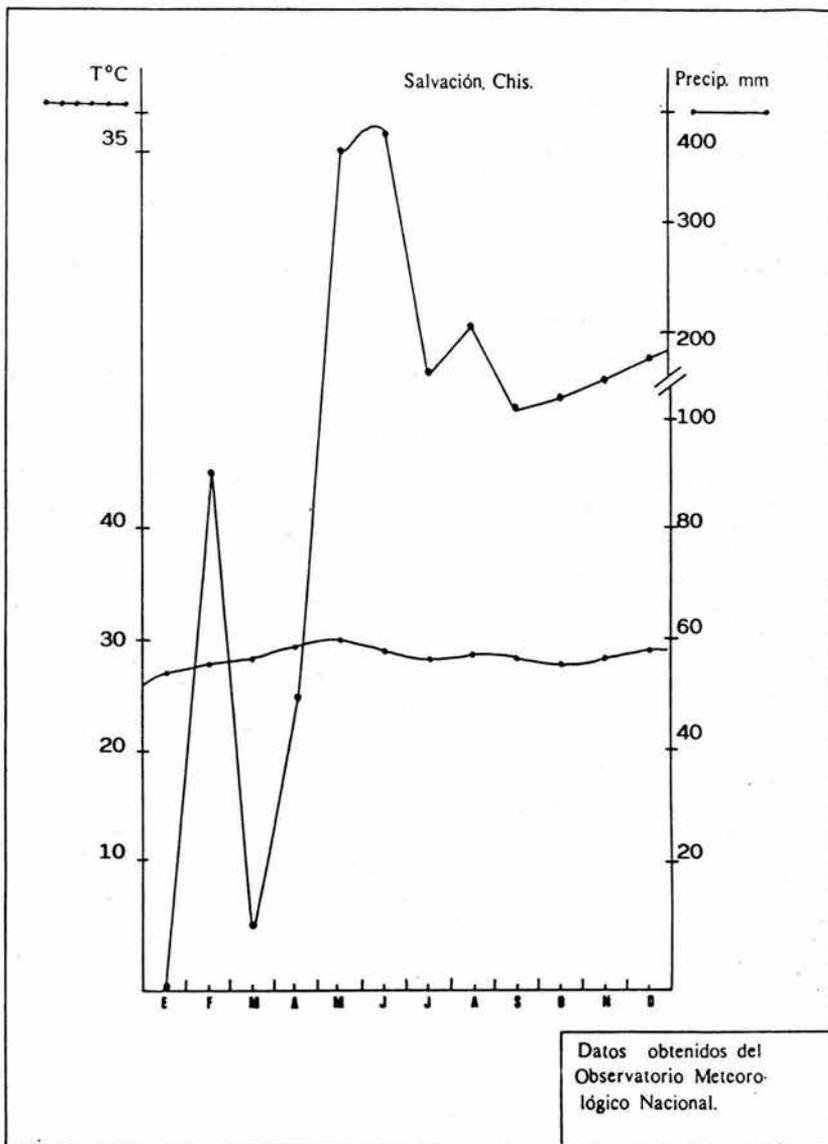


FIGURA 3. Diagrama ombrotérmico de la Estación de Salvación, Chiapas, No. 07320. Coordenadas 15°09' y 92°41'.

Dentro del manglar el suelo se halla sobresaturado de agua y en raras ocasiones se cubre de ella.

En la temporada de lluvias, en cambio, se suscita un aumento de unos 80 cm en la profundidad, aunque en el estero el incremento es mayor (de unos 2 m. adicionales). La inundación en el interior del manglar varía de 30 cm a 1 m aproximadamente y está en función del microrrelieve.

Las variaciones hídricas repercuten principalmente en hechos como la dispersión de frutos y semillas, pues usualmente las de mayor tamaño quedan en las áreas donde la marea es más activa, mientras que las semillas pequeñas pueden ser transportadas por flujos de aguas más débiles hacia las partes internas del manglar (Rabinowitz, 1975). Dicha variaciones también influyen en la salinidad (la mayor concentración de sales detectada en el agua lagunar fue de 25‰ y la menor de 0‰) y fundamentalmente en la tasa de descomposición de la materia orgánica y de su transporte y por tanto, en la disponibilidad de los nutrimentos.

La dinámica del agua, también llamada hidroperíodo, es uno de los factores determinantes en el desarrollo del manglar. Por una parte se tienen las mareas, que constituyen el mecanismo básico mediante el cual se aporta agua salada hacia el interior de la costa. Lugo y Cintrón (1975) establecen que el límite del manglar tierra adentro coincide con la distancia máxima hasta la cual penetra el agua salada. El grado de flujo y la renovación de las aguas superficiales e intersticiales también están determinadas por la amplitud de la marea. A su vez, esta amplitud (que varía en forma temporal) se asocia al declive del terreno y genera gradientes de frecuencia y profundidad de la inundación

e influyen en cierta medida en la determinación de patrones de zonación de las especies.

Por otro lado, se tiene que el aporte de agua dulce es aún más determinante que la influencia mareal debido a la orientación geográfica, ya que de todo el sistema lagunar, Panzacola es la laguna que queda más protegida de la marea y a la vez, la que queda supeditada a mayor escorrentía y afluentes dulceacuícolas. Esto se traduce en un mayor desarrollo del manglar comparativamente con aquellos cuya influencia de la marea predomina sobre la de las aguas fluviales.

Sedimentos.

Al realizar el análisis de las muestras, se apreció que contenían una gran cantidad de turba, inclusive a más de 1 m de profundidad del suelo, por consiguiente son suelos autóctonos, que en más de un 90 % están constituidos por materia orgánica en diferentes estadios de descomposición: desde materia humificada hasta detritus y restos grandes muy visibles de material misceláneo como ramas, hojas, raíces, propágulos, cortezas, etc. Habitualmente se espera que los suelos de manglar contengan porciones de arenas y restos de organismos como conchas de moluscos o exoesqueletos de crustáceos, debido a la alta influencia de la marea, sin embargo, en los sedimentos analizados no se hallaron trazas de los mencionados componentes.

Un hecho que denota la influencia antropogénica es la presencia de una gruesa capa de cenizas ubicada entre los 100 y 150 m en varios transectos. Esto se debe a la

práctica de quema dentro del bosque para la captura de una tortuga nombrada "casquito", muy cotizada como alimento regional.

Tomando en cuenta la naturaleza turbosa de las muestras, se decidió determinar en cada una los porcentajes en peso de las siguientes porciones: detritus, la fracción menor de 2.0 mm y mayor de 0.05 mm y la fracción menor de 0.05 mm, en lugar del análisis textural de suelo en el que se calculan las proporciones de arenas, limos y arcillas y que sólo es aplicable a la porción mineral una vez que se ha eliminado la materia orgánica.

La media aritmética para la fracción de detritus considerando las muestras de todo el manglar es de 38.8 %; la de la fracción menor de 2.0 mm y mayor de 0.05 mm (que correspondería a las partículas del tamaño de arenas) es de 27.31 % y la de la fracción menor de 0.05 mm (correspondiente a partículas de tamaño similar a limos y arcillas) de 33.97 %. A este respecto se puede apreciar que en general, cada porción contribuye prácticamente con una tercera parte en la composición del sedimento del manglar. Sin embargo, las cantidades halladas de la fracción más pequeña, se consideran muy altas para algunos puntos de muestreo, pues en más del 20 % de las muestras, formadas predominantemente de cenizas (en los transectos 1, 3, 4, 5, 7, 9, 13, y 14) las proporciones fueron sobre el 50 %, inclusive por encima del 70 % (Figs. 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11). No obstante, Cintrón y Scheaffer-Novelli (1983) han establecido que al ser las zonas internas de los manglares ambientes de baja energía hídrica debido a la escasa influencia del oleaje, hay una preponderancia de fracciones finas que están pobremente ventiladas y ricas en ácido sulfhídrico.

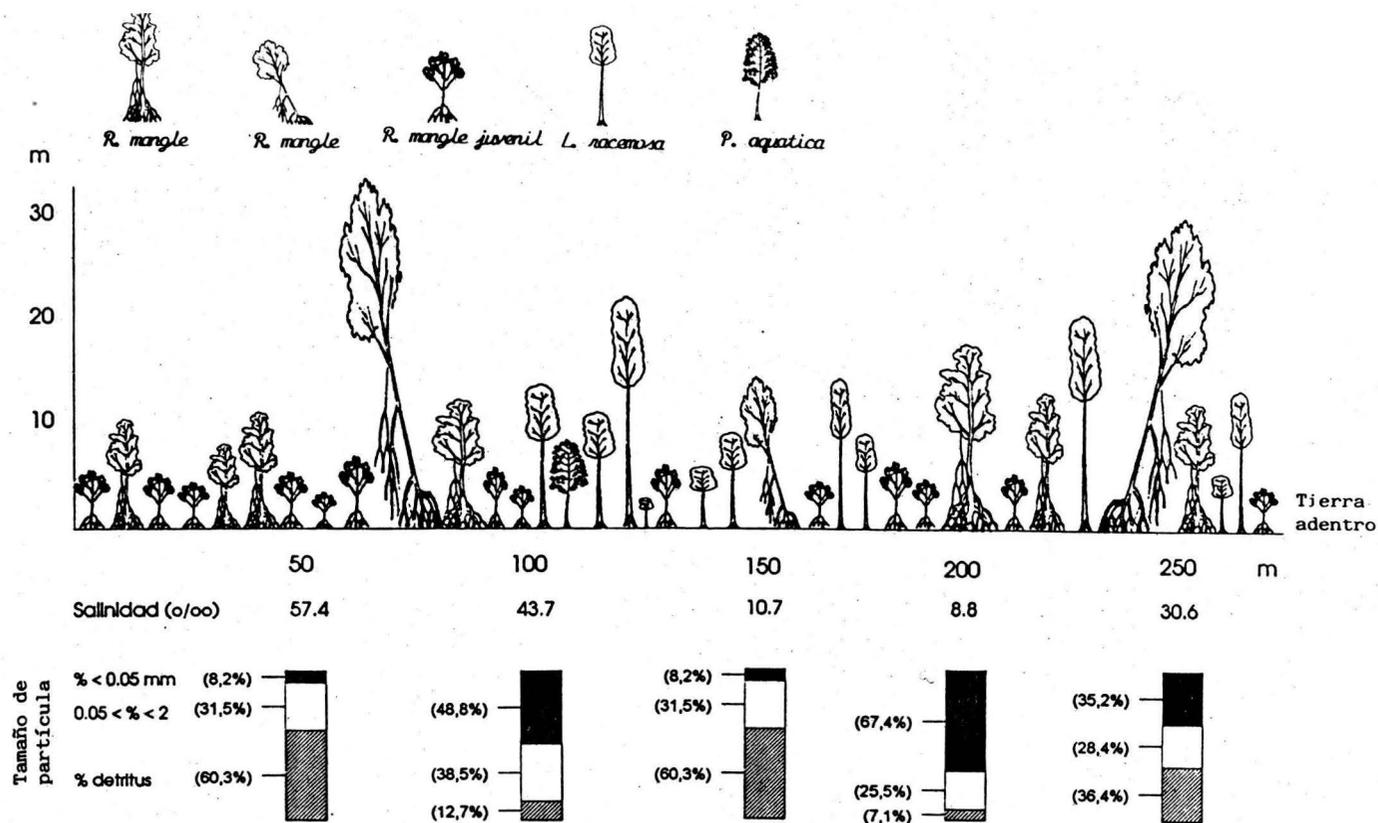
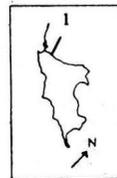


Figura 4. Transecto 1, localizado hacia el poniente de la laguna. Dominan individuos juveniles de *Rhizophora mangle* y algunos de más de 20 m. De los 100 m en adelante se tornan abundantes los árboles de *Laguncularia racemosa*. Se nota una disminución de la salinidad tierra adentro. Los sedimentos son muy heterogéneos con respecto a su granulometría habiendo porciones alternadas en las que predominan las partículas finas y otras donde aumenta la cantidad de detritus.



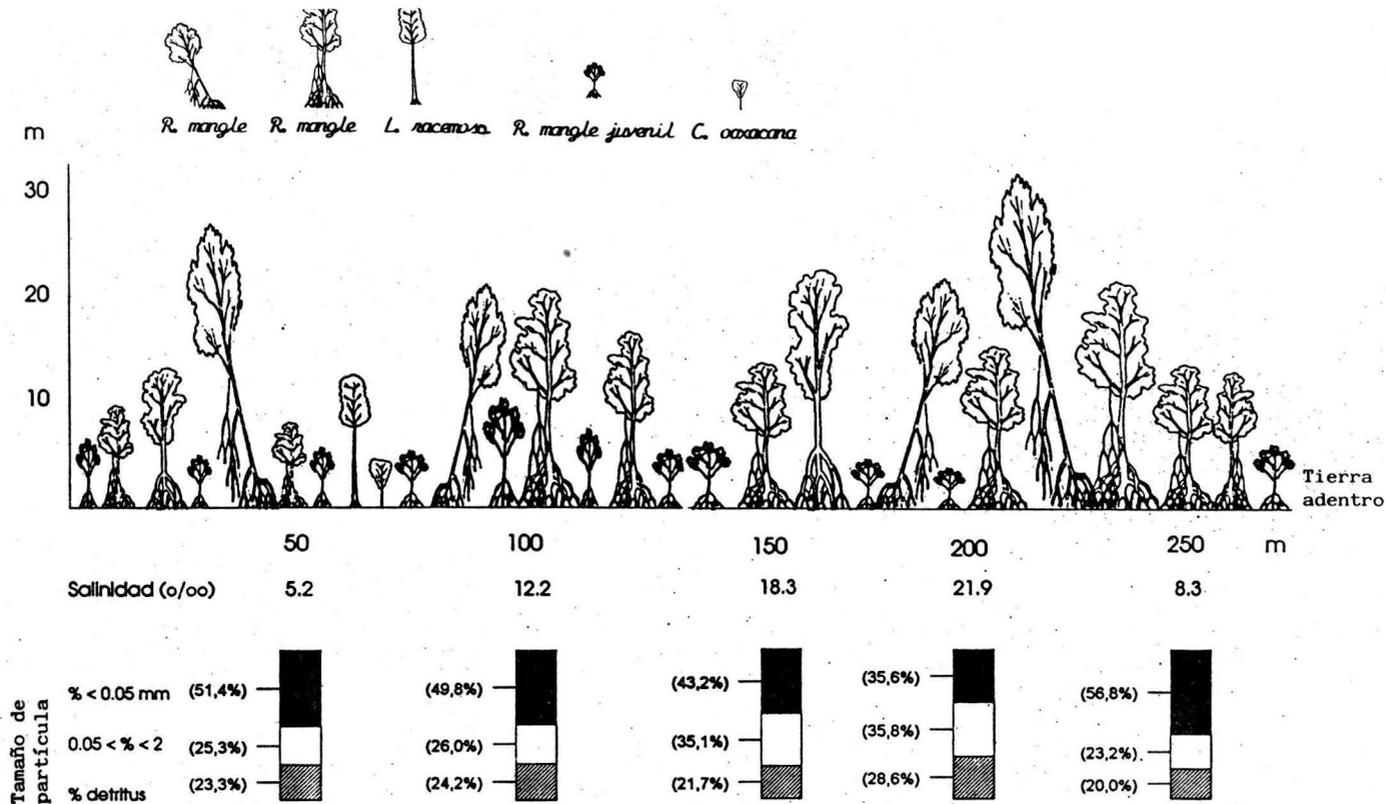
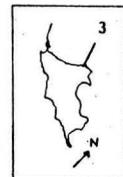


Figura 5. Transecto 3, hacia la zona norte de la laguna. Se aprecia como especie predominante a *Rhizophora mangle* con individuos muy vigorosos y una gran cantidad de juveniles. De manera muy aislada están *Laguncularia racemosa* y *Cynometra oxacana*. Las salinidades son moderadas en las porciones centrales del transecto y bajas en el inicio y final. En cuanto al tamaño de las partículas, se encuentra una distribución muy uniforme con menos del 25 % de detritus y el resto de partículas más finas.



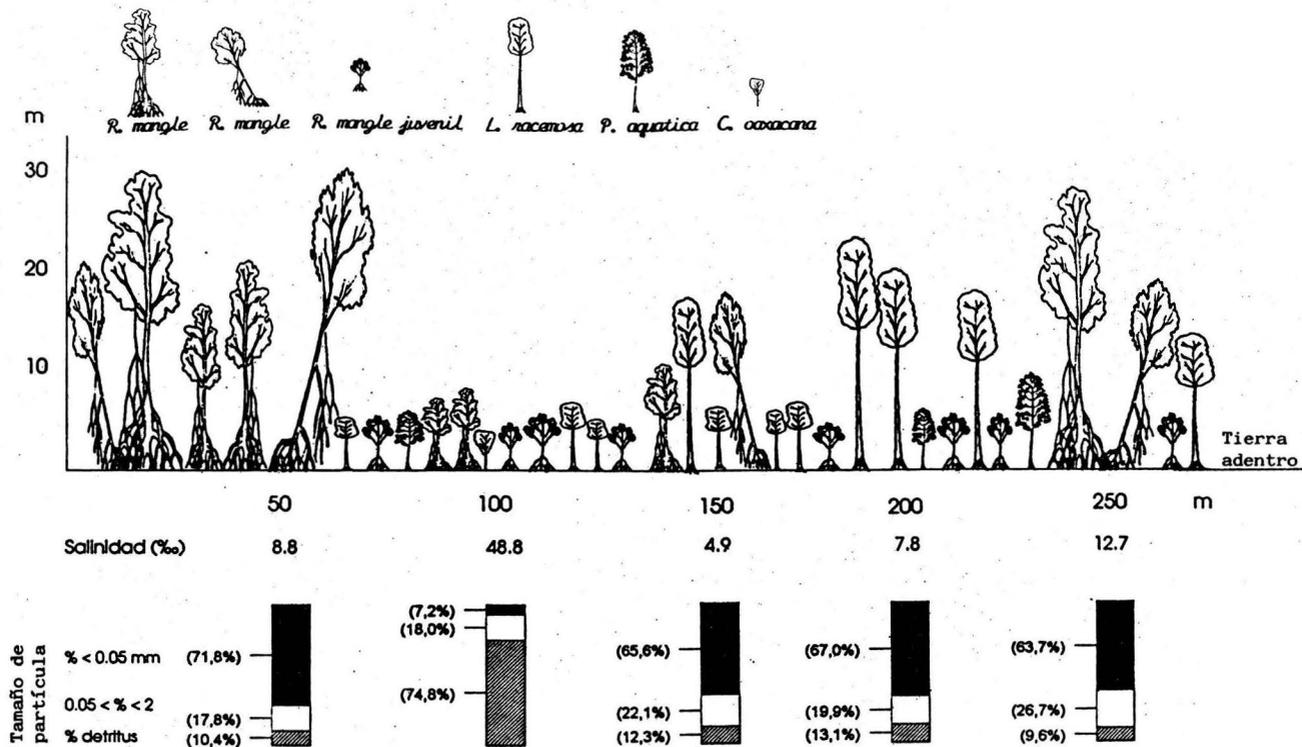


Figura 6. Transecto 4, ubicado al N de la laguna. En los primeros 50 m hay una presencia exclusiva de árboles muy robustos de *Rhizophora mangle*; en los siguientes 100 m la altura disminuye drásticamente para volver a aumentar con la aparición de *Laguncularia racemosa* y algunos individuos de *Puchira aquatica*. Las salinidades son muy bajas exceptuando en los 100 m en donde aumenta visiblemente. Algo similar ocurre con la granulometría, en donde se mantienen homogéneas las condiciones, con un promedio del 90 % de partículas finas y un 10 % de detritus, con excepción de los 100 m en cuyos sedimentos predominan los detritus.



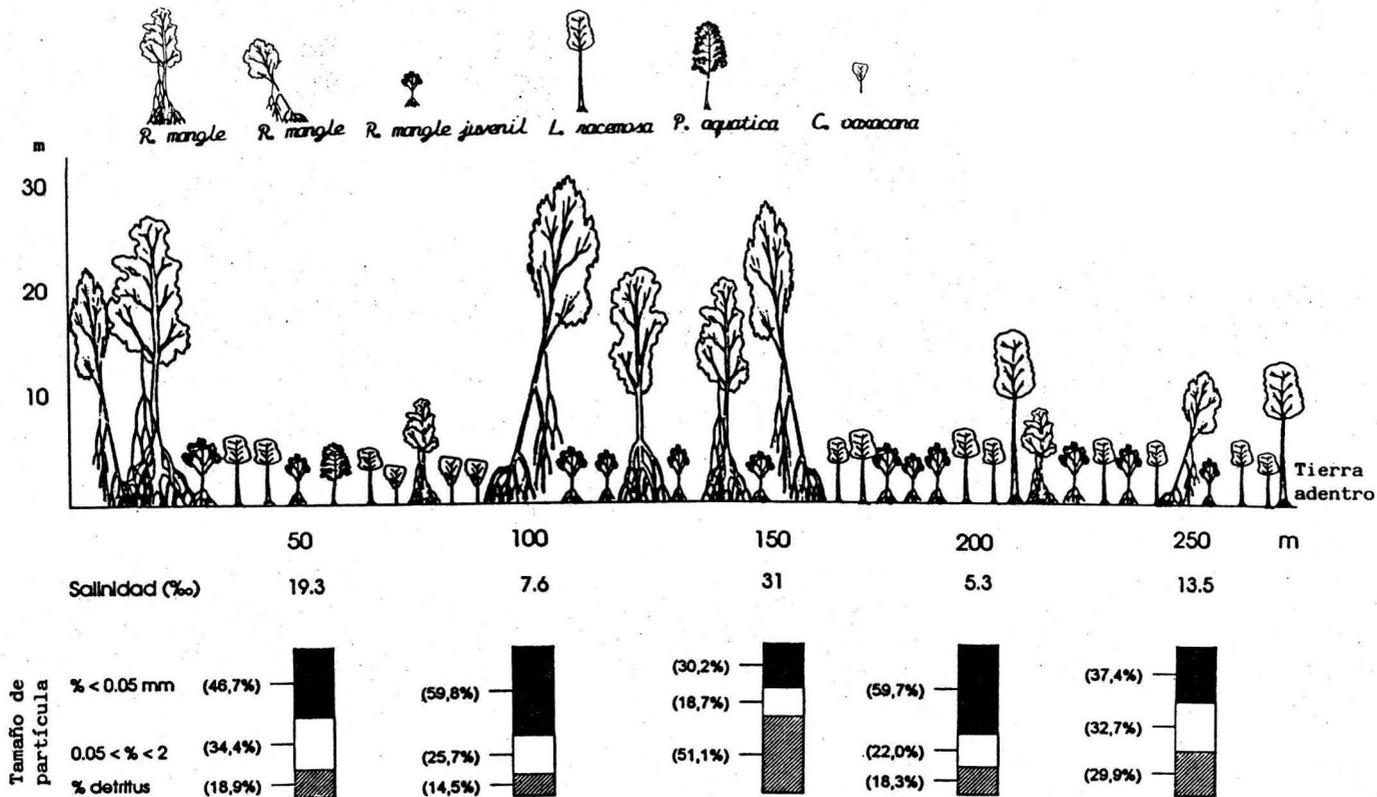
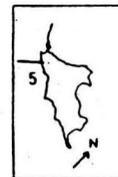


Figura 7. Transecto 5, localizado al SW de la laguna. Se detecta una zona central (entre los 100 y los 150 m) dominada por *Rhizophora mangle* con individuos muy altos y juveniles entremezclados. A ambos lados de esta zona se encuentran árboles bajos de *Laguncularia racemosa*, *Cynometra oaxacana* y *Pachira aquatica* combinados con la primera especie. Las salinidades, así como el tamaño de las partículas son muy heterogéneos a lo largo del transecto. No obstante, predominan los sedimentos finos y las salinidades moderadas.



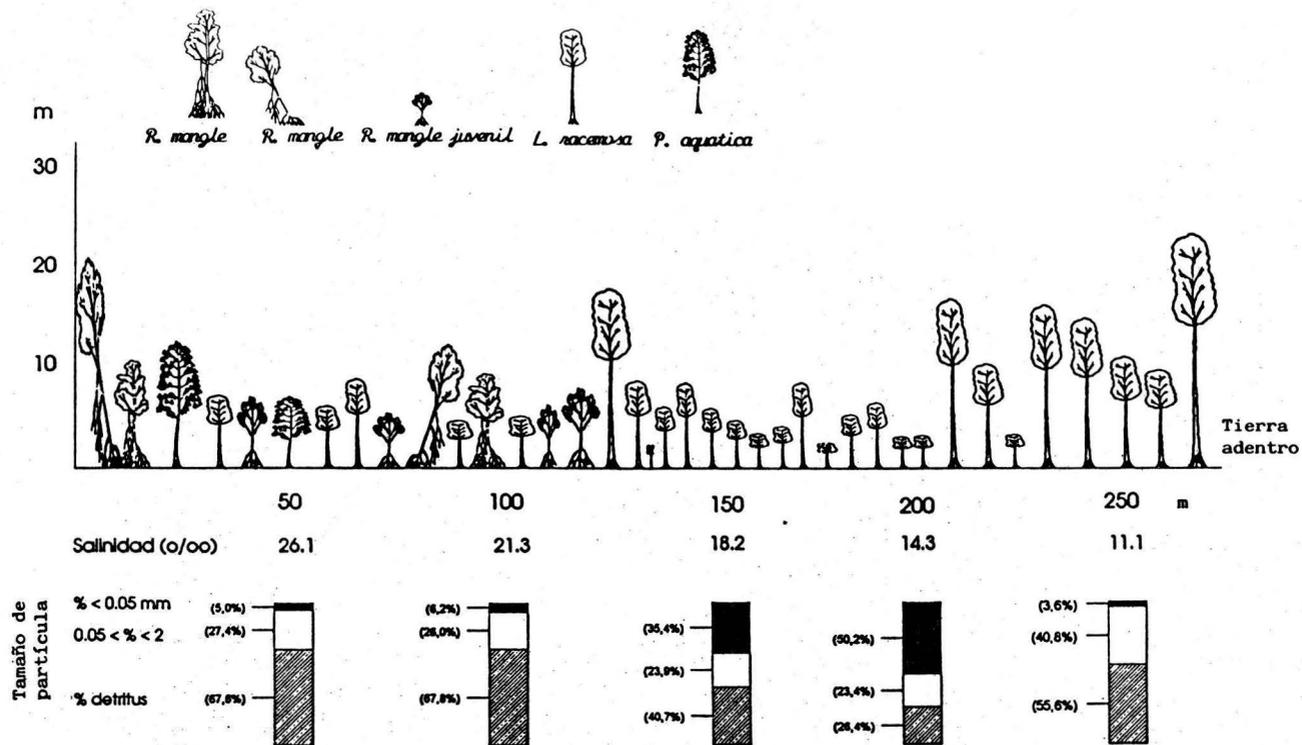
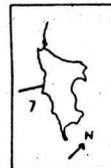


Figura 8. Transecto 7, ubicado hacia la zona SW de la laguna. Se observa que los árboles más altos registrados son de *Laguncularia racemosa*. Esta especie se vuelve totalmente dominante en la segunda mitad del transecto, tornándose el bosque monoespecífico. En la primera mitad se hallan en forma aislada individuos de *Rhizophora mangle* y *Pachira aquatica*. Las salinidades son moderadas, apreciándose una disminución tierra adentro. El tamaño de partículas hasta los primeros 100 m se mantiene constante con abundancia de detritus. En los siguientes 100 m aumenta la cantidad de partículas más finas.



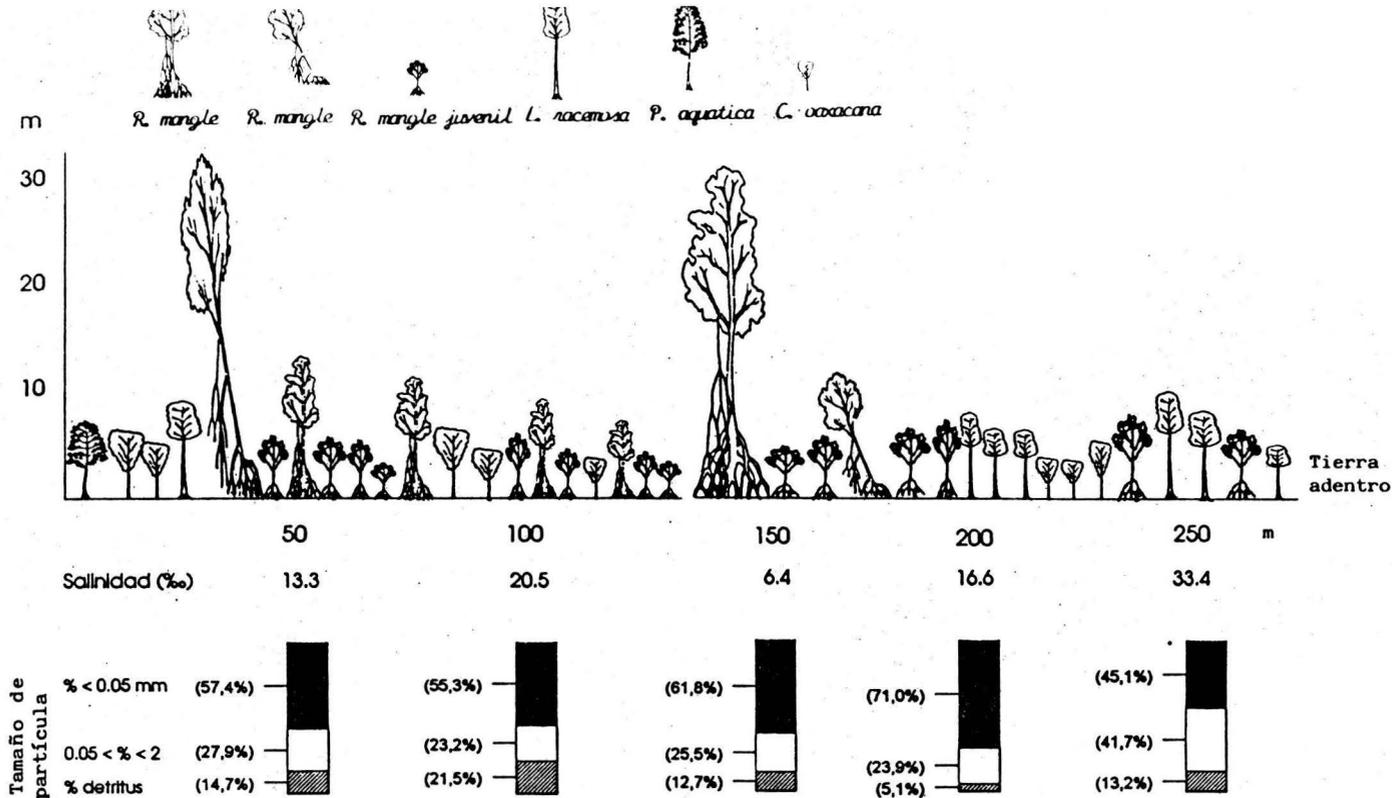
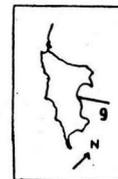


Figura 9. Transecto 9, localizado al norte de la laguna. Se aprecia una fisonomía muy uniforme con excepción de algunos individuos aislados de unos 30 m de *Rhizophora mangle*. Se encuentran árboles mezclados de *Laguncularia racemosa*, *Cynometra oaxacana* y de manera escasa, *Pachira aquatica*. La salinidad se mantiene moderada, descendiendo a los 150 m, en donde se vuelve casi nula. Hay muy baja cantidad de detritus en los sedimentos, mismos que se conservan homogéneos a lo largo del transecto.



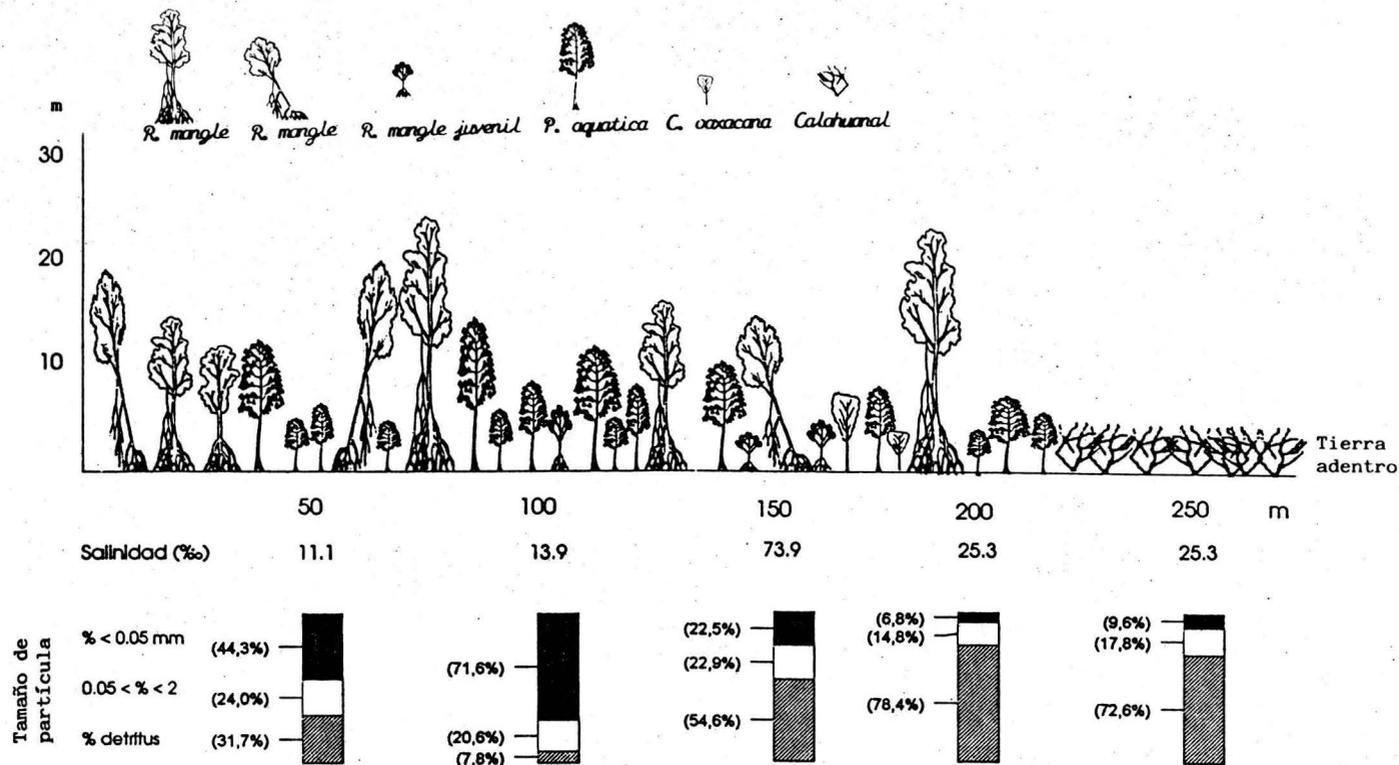
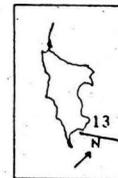


Figura 10. Transecto 13, localizado en el extremo este de la laguna. Hasta los 200 m se trata de un bosque codominado por *Rhizophora mangle* y *Pachira aquatica* con alturas promedio entre los 8 y 20 metros. Al final se presentan algunos individuos de *Cynometra oaxacana*. Después de los 225 m el manglar queda interrumpido por el desarrollo de una maraña infranqueable de bejucos conocidos localmente como "calahuanales". Con respecto a las salinidades se aprecia un aumento tierra adentro. Hasta los 100 m los sedimentos tienen partículas finas preferentemente, pero después la porción de detritus es mucho más abundante.



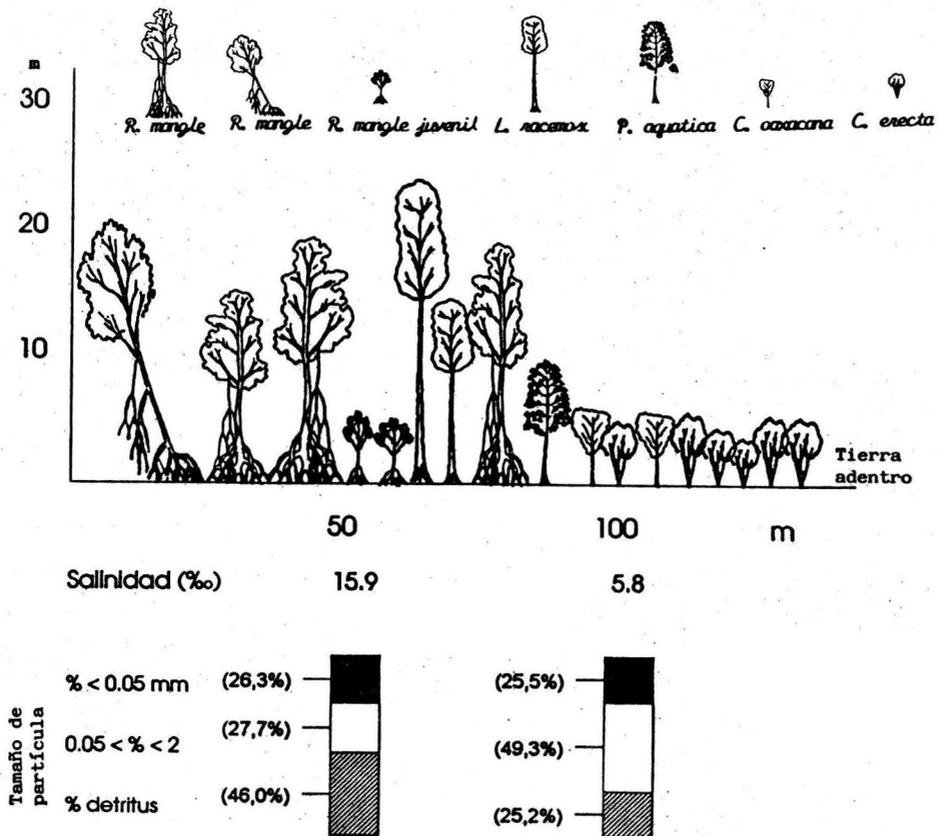
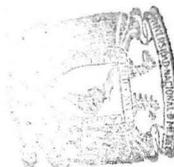


Figura 11. Transecto 14, ubicado al NE de la laguna. Hasta los 100 m se aprecian árboles de *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa* de más de 20 m de altura. A partir de esta distancia desaparecen dichas especies quedando en su lugar *Pachira aquatica*, *Cynometra oxacana* y *Conocarpus erecta*, que sólo se registró en este transecto formando una población muy intrincada que no se pudo atravesar. La salinidad es moderada y disminuye notoriamente hacia el final, en donde los sedimentos se tornan más finos.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM



Si bien la tasa de sedimentación o deposición en los manglares es relativamente alta en forma natural, cuando ésta cambia de manera inducida, puede llegar a causar mortandad de los árboles, pues aumentan las condiciones de anoxia y se favorece el compactamiento de los sedimentos, lo que forma aglomerados que impiden a los propágulos establecerse; además, se altera la tasa de descomposición y renovación. En la zona no sólo hay deposición de cenizas, sino de restos de mayor tamaño de árboles que han sido quemados.

Los colores predominantes de los sedimentos son grises o cafés muy oscuros, lo que confirma una condición altamente reductora.

Salinidad intersticial.

El desarrollo de los manglares se ve afectado en forma más notable por la salinidad del agua intersticial de los sedimentos que por la del agua superficial. La primera hace variar considerablemente el tamaño de los árboles, así como la longitud, el ancho y el color de las hojas (el tamaño de estas disminuye con el aumento de la salinidad). Se han reportado muchos datos con respecto a la tolerancia a la salinidad de las diversas especies de manglar. Aunque en general todas resisten a un amplio rango de salinidades, sí se puede apreciar que el desarrollo de los árboles se ve afectado por las diferentes concentraciones de sal acumulada en los sedimentos.

Para *Rhizophora mangle*, Pannier (1959) determinó el mejor desarrollo de sus plántulas en salinidades aproximadas a 9‰. De igual manera, Connor (1969) halló que la salinidad ideal para juveniles de *Avicennia marina* es entre 10 y 20‰.

Por otra parte, *Laguncularia racemosa* es una especie que tolera salinidades intermedias entre las dos antes mencionadas.

No obstante los datos anteriores, hay manglares hipersalinos con salinidades intersticiales de hasta 122‰, como el de Mangrove Lagoon West Shore, U.S., reportado por Cintrón y Schaeffer-Novelli (1983). Ellos establecen que el promedio hallado de salinidad intersticial en zonas secas de manglar con predominio de *Rhizophora mangle* fue de 50‰ y que puede desarrollarse en salinidades aún mayores a 65‰, pero con deformaciones. También se presentan daños en los árboles de *Avicennia germinans* cuando superan salinidades de 88‰. Estos datos sugieren que *A. germinans* resiste mayores contenidos de sal que *R. mangle*.

Dentro de la región estudiada la salinidad intersticial se presenta en un amplio rango de valores, donde la mínima tiene una concentración de 3.78‰ (Fig. 12) y se eleva en algunas zonas hasta un 93‰ (Fig. 15). La salinidad media fue de 34.9‰, lo que indica condiciones óptimas para el desarrollo del bosque. Más del 60 % de los puntos de muestreo tienen salinidades entre 5 y 20‰. Justamente es en estos lugares en donde la densidad y el vigor de *Pachira aquatica* aumentan notablemente.

La salinidad va disminuyendo tierra adentro en aproximadamente el 50 % de los transectos (1, 5, 6, 7, 8, 12) y se aprecia que todos estos están orientados con dirección al mar (Figs. 4, 7, 13, 8, 14 y 15, respectivamente).

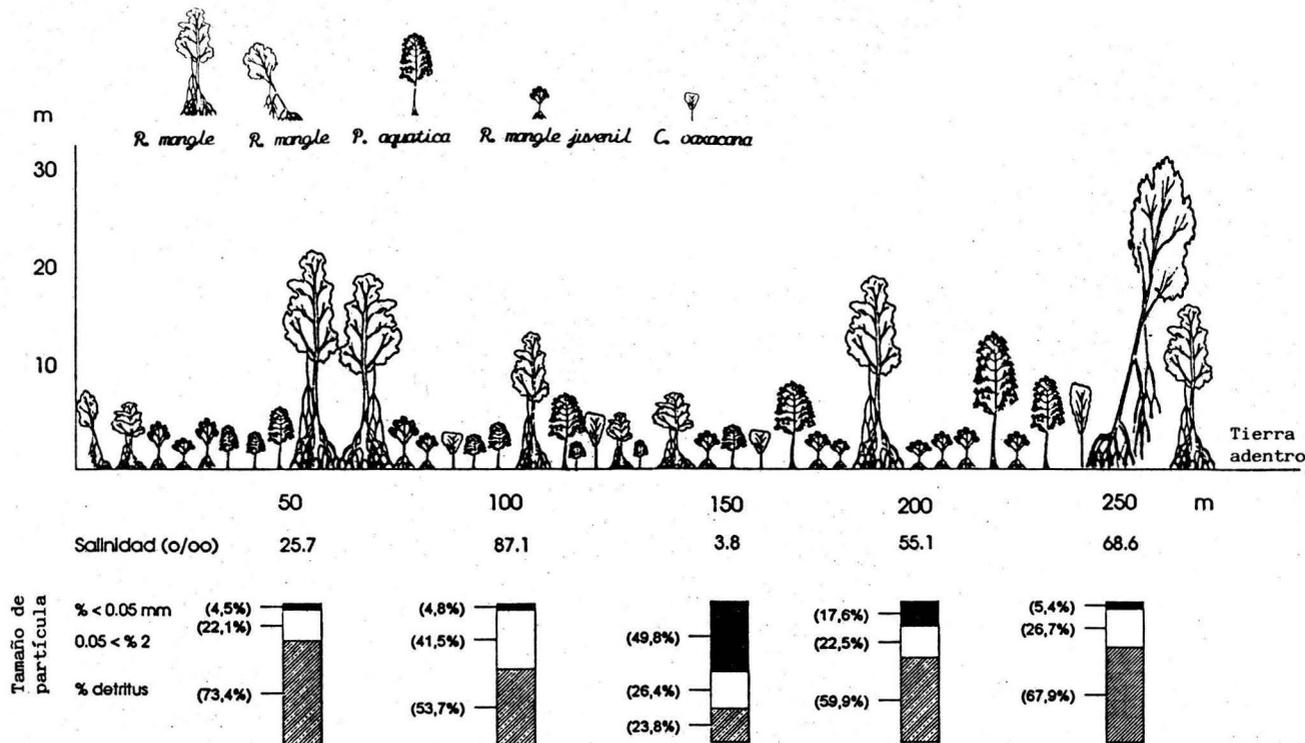
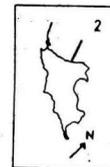


Figura 12. Transecto 2, ubicado hacia el norte de la laguna. Se observan en general árboles con menos de 20 m de altura y algunos mayores espaciados de *Rhizophora mangle*. No se presenta *Laguncularia racemosa*, pero sí hay abundantes individuos de *Pachira aquatica* y algunos aislados de *Cynometra oaxacana*. A 150 se localiza una porción de sedimentos de baja salinidad, a diferencia del resto de las muestras que son muy salinas. Después de los 250 m crecen árboles muy robustos de *R. mangle*. De los 150 m en adelante se encuentran partículas finas en el sedimento, aunque siguen predominando los detritus.



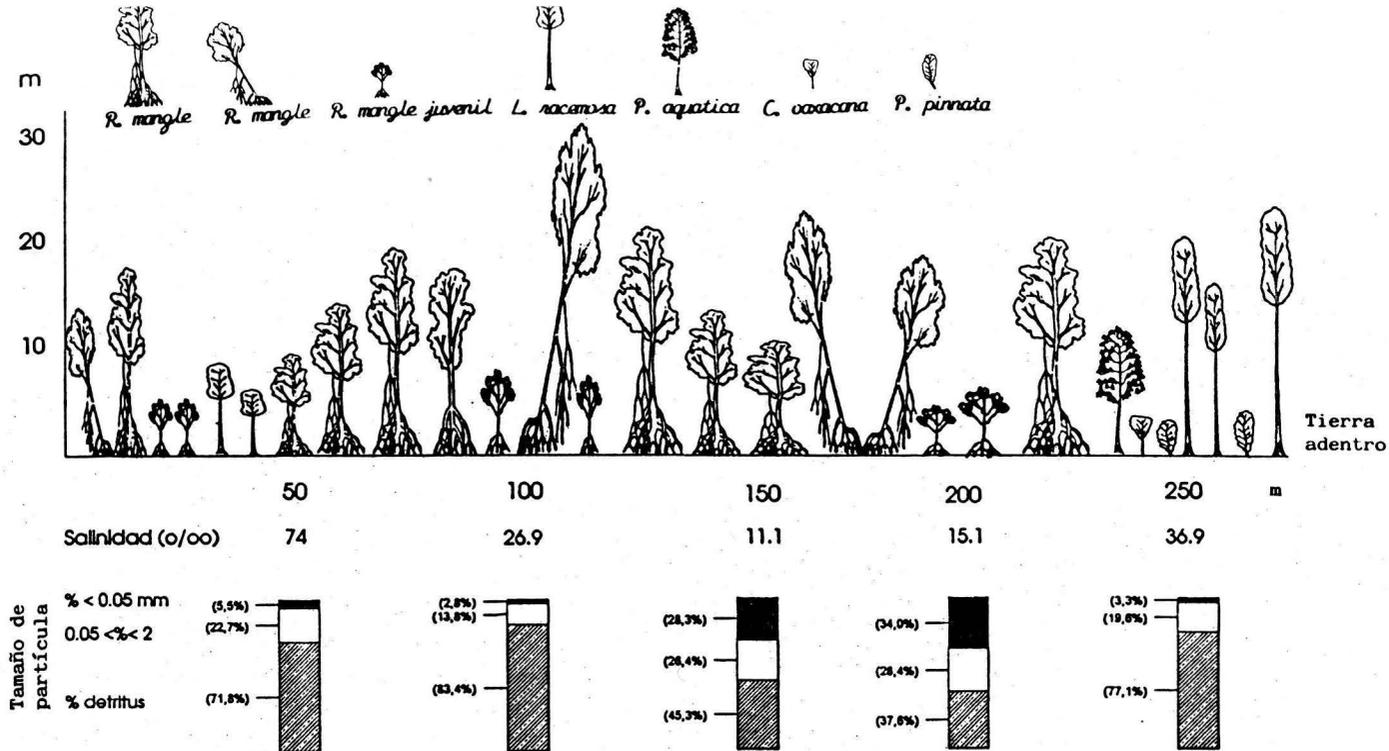
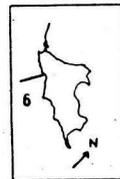


Figura 13. Transecto 6, ubicado en la región SW de la laguna. Presenta un moderado desarrollo de individuos juveniles. Hay predominio de *Rhizophora mangle*; hacia la parte final comienzan a aparecer *Pachira aquatica*, *Cynometra oaxacana* y *Paullinia pinnata*, así como a dominar *Laguncularia racemosa*. Los árboles alcanzan alturas hasta de 30 m. Las salinidades más altas se registran en las porciones inicial y final del transecto. En general, los sedimentos tienen altos contenidos de detritus.



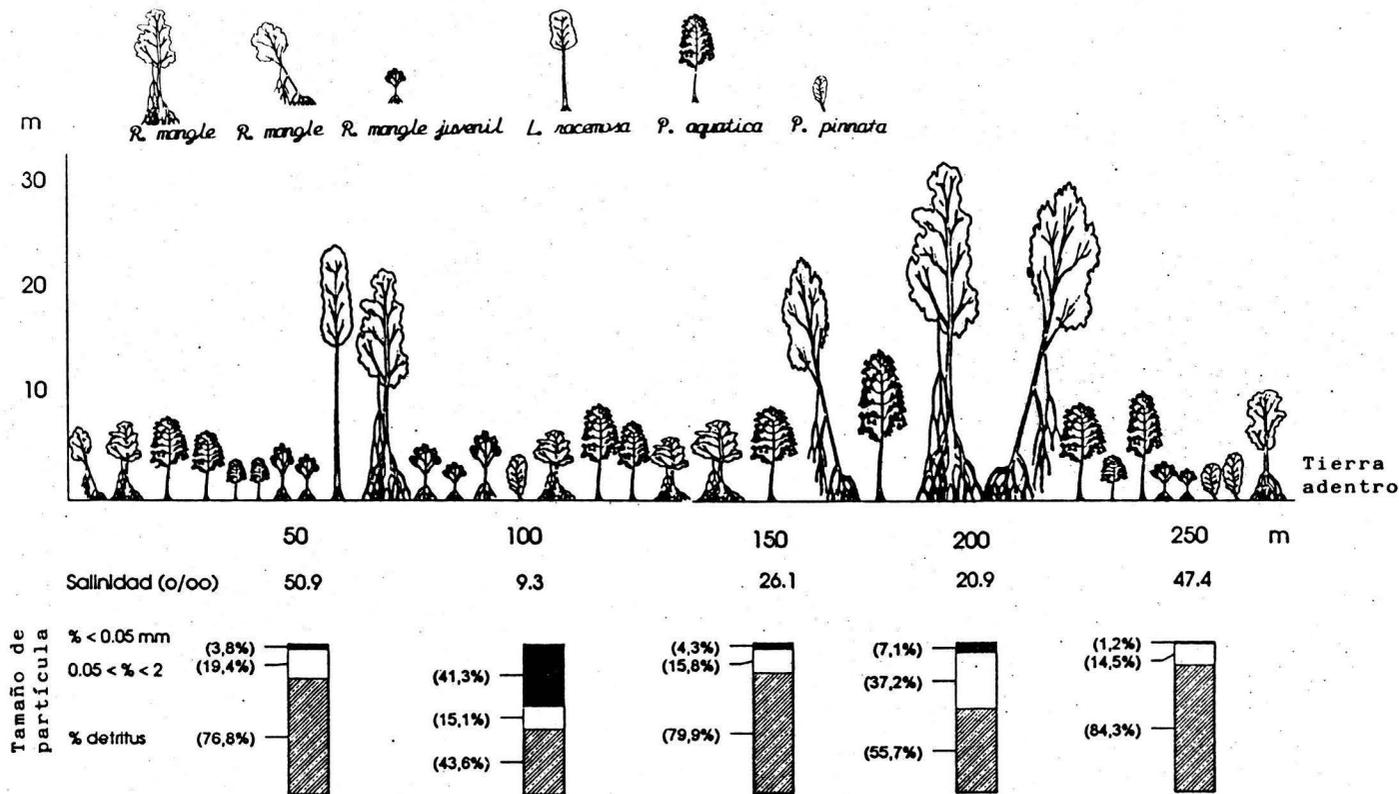
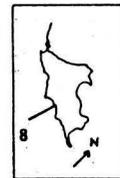


Figura 14. Transecto B, localizado hacia el sur de la laguna. Se observa un rango de alturas de los árboles muy extremo, estando por encima de los 25 y 30 m, o por debajo de 12 m. Se presenta una codominancia de *Pachira aquatica* y *Rhizophora mangle*. *Laguncularia racemosa* se encuentra pobremente representada. Es evidente un gradiente de salinidad tierra adentro, aumentando ligeramente en los 250 m. Los detritus conforman la mayor parte de los sedimentos, registrándose en los 100 m una porción con abundantes cenizas.



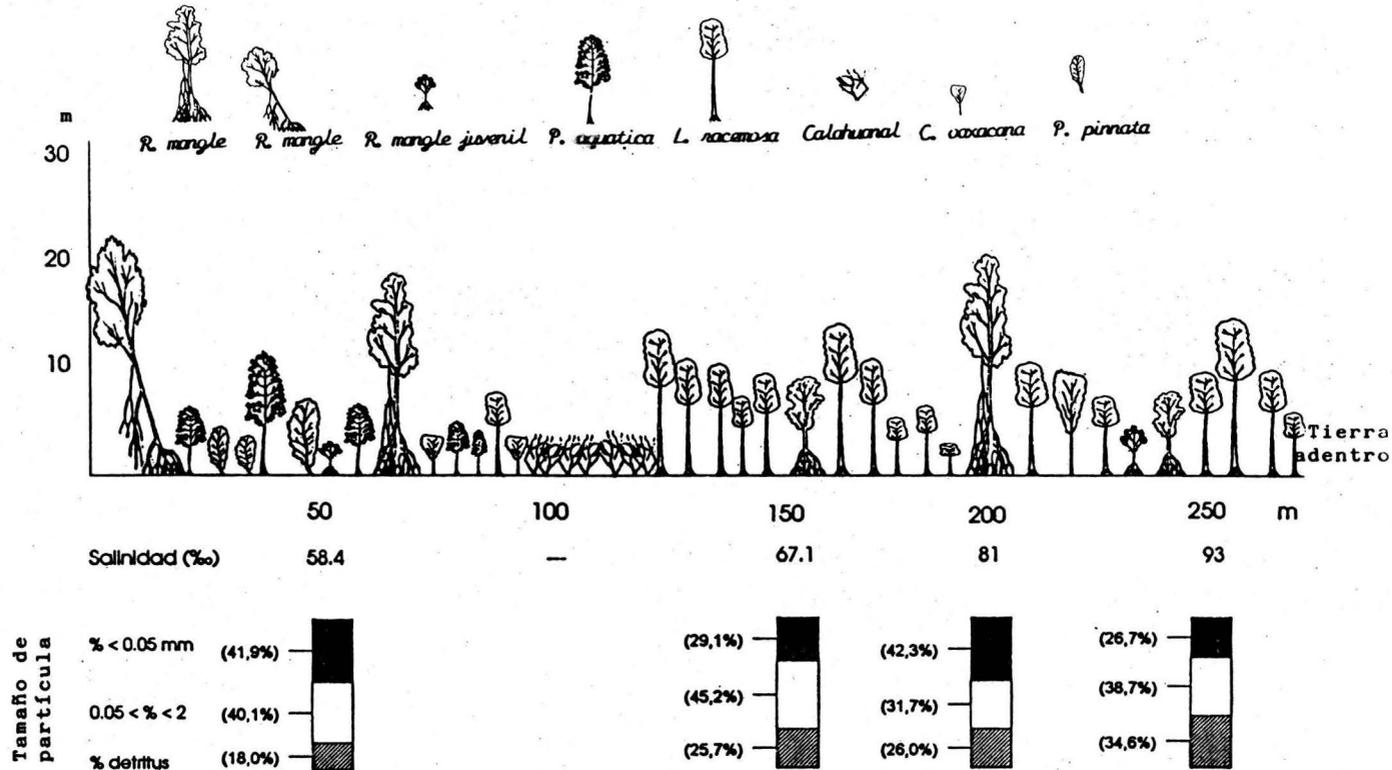
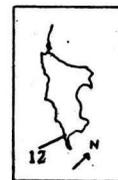


Figura 15. Transecto 12, ubicado al SE de la laguna. Se aprecia que hasta los 100 m hay una mezcla equitativa de individuos de *Rhizophora mangle*, *Pachira aquatica*, *Paullinia pinnata*, *Cynometra oaxacana* y *Laguncularia racemosa*. Después de esto, se desarrolla una porción con bejucos o "calahuanales" de aproximadamente 25 m para después dar lugar nuevamente al bosque, ahora dominado por *Laguncularia racemosa* y algunos individuos de *R. mangle* y *Cynometra oaxacana* con estaturas promedio de 15 m. Las salinidades registradas son muy altas y el tamaño de las partículas muy pequeño.



Por el lado contrario, se tiene la zona que cubre a los transectos 10, 13 y 14 y al estrecho brazo de 500 m de longitud y 75 m de ancho aproximadamente, ubicados hacia el este de la laguna (Figs. 16, 10 y 11, respectivamente). En estos casos, la salinidad aumenta tierra adentro. En la costa norte de la laguna (que corresponde a los transectos 2, 3 y 4) no se aprecia un gradiente de salinidad y es en esta zona donde se practican talas y quemas frecuentes (Figs. 12, 5 y 6, respectivamente).

Análisis de la vegetación.

Las condiciones ambientales agrestes que prevalecen en los manglares son las limitantes para el desarrollo de una gran riqueza de especies. Sólo aquéllas que logran adaptarse a las continuas fluctuaciones en la inundación, a la hipersalinidad y a la escasez de oxígeno en el sedimento son las que logran establecerse para colonizar la zona. Se ha mencionado que además de las especies típicas del manglar *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y en forma muy restringida *Conocarpus erecta*, cohabitan especies que no son tolerantes a altas salinidades, pero que sí lo son a las inundaciones. Entre éstas, se observa la presencia continua de *Pachira aquatica*, árbol bien desarrollado de la familia Bombacaceae que habitualmente se ubica en orillas de pantanos, pequeñas lagunas y cursos de agua de escasa corriente, sobre suelos profundos y arcillosos, cuyo origen es casi siempre aluvial (Miranda, 1958). También crecen, aunque con menor densidad y distribución más limitada, las leguminosas arbustivas *Cynometra oaxacana* y *Paullinia pinnata*.

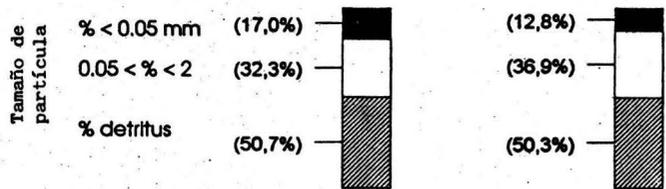
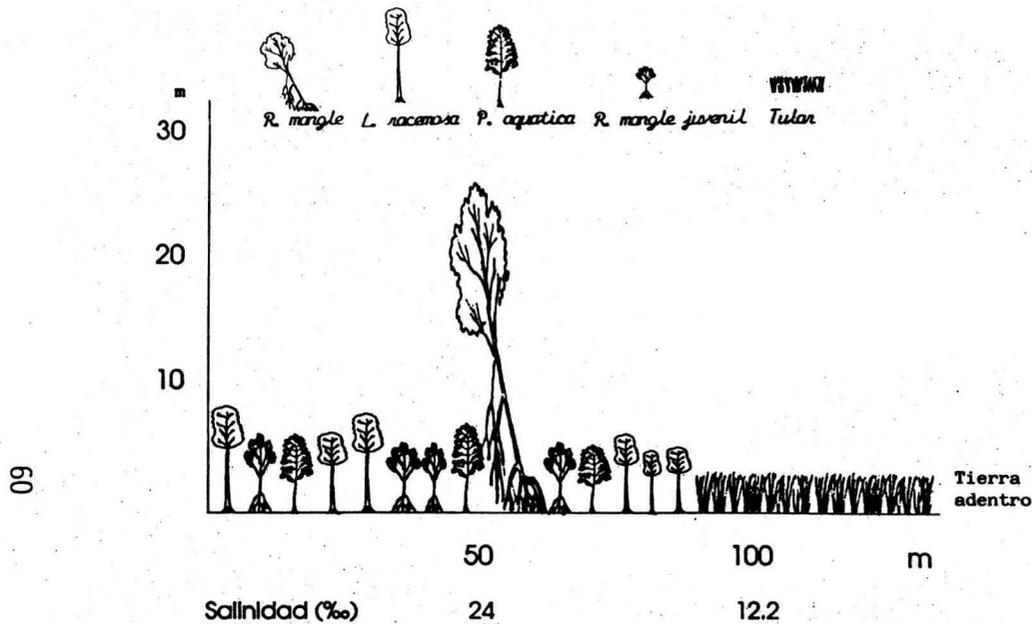
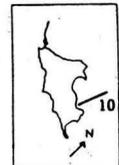


Figura.16. Transecto 10 con dirección hacia el NE de la laguna. Se observa una mezcla casi equitativa de árboles de estatura similar de las especies *Laguncularia racemosa*, *Pachira aquatica* y *Rhizophora mangle*, esta última con algunos representantes aislados muy altos. Al llegar a los 100 m, el manglar desaparece para dar lugar a una zona muy densa de tular. Las salinidades tienden a ser bajas, siendo el 50 % de los sedimentos, detritus y el resto, partículas más finas.



En ciertas zonas más alejadas de la influencia mareal, hacia el este de la laguna, se registraron tres individuos de la orquídea epífita *Brassavola* sp. y varios ejemplares de *Tillandsia* sp., viviendo sobre *R. mangle*. En algunos troncos se manifiesta el parasitismo de hongos en corniza.

Hacia las regiones en donde la tala de *L. racemosa* es más exhaustiva, o bien en donde algún árbol ha caído dejando un claro, se forman intrincadas redes de bejucos como *Rhabdadenia biflora* que localmente se conocen como "calahuanales", mismos que llegan a alcanzar alturas de 4 a 5 metros e imposibilitan el acceso. La presencia de calahuanales se da en forma irregular en varios puntos de la laguna (transectos 1, 3, 8, 12 y 13), aproximadamente a partir de los 70 m hasta los 200 m. tierra adentro (Figs. 4, 5, 14, 13, y 10, respectivamente). Hacia la parte oriente las zonas ocupadas por bejuco abarcan cerca de 2500 m².

Hymenocallis sp. y el helecho de grandes frondas *Acrostichum aureum* conviven con el manglar, sobre todo cuando las condiciones de inundación y salinidad son menos rigurosas. Además, ambas especies requieren mayor exposición al sol, por lo que se encuentran básicamente en los claros.

Con respecto a *A. aureum*, se sabe que esta especie se encuentra típicamente asociada con los manglares del neotrópico (Tomlinson, 1986) y que crecen en aquellas áreas de manglar que tienen mayor precipitación y desalinización de las capas superiores del suelo (Medina *et al.*, 1990). Las características fisiológicas particulares de los helechos les han adjudicado un carácter de "indicadores ecológicos". De esta manera, estudios recientes realizados por Medina *et al.*, (1990) para *A. aureum* en Puerto Rico

han demostrado que, si bien el máximo desarrollo, representado por frondas más grandes, mayor capacidad reproductiva y productividad más alta se alcanzan en zonas con mayor exposición al sol, el helecho también presenta cierta tolerancia a los lugares sombreados, que implican menor estrés por salinidad en el suelo debido a una menor evaporación. En este tipo de lugares, más protegidos de la insolación y de la corriente es en donde se desarrolla *A. aureum* dentro del manglar de Panzacola. La especie se registró con mayor abundancia en los transectos 2, 3, 8, 11 y 13, es decir, hacia el norte y sureste de la laguna (Figs. 12, 5, 14, 17 y 10, respectivamente).

Parámetros estructurales: Altura de los árboles.

La estructura del dosel está determinada por la cantidad y organización del material vegetal que está expuesto sobre el terreno. Hay definiciones más detalladas en donde se incluyen el tamaño, forma, orientación y distribuciones posicionales de los diferentes órganos de las plantas como las hojas, tallos, ramas, flores y frutos (Norman y Campbell, 1989), y en el caso de los mangles, de raíces fulcrantes, epígeas (pneumatóforos) y adventicias colgantes.

En la Figura 18 se representa el histograma de clases altimétricas de las especies que habitan en la laguna Panzacola.

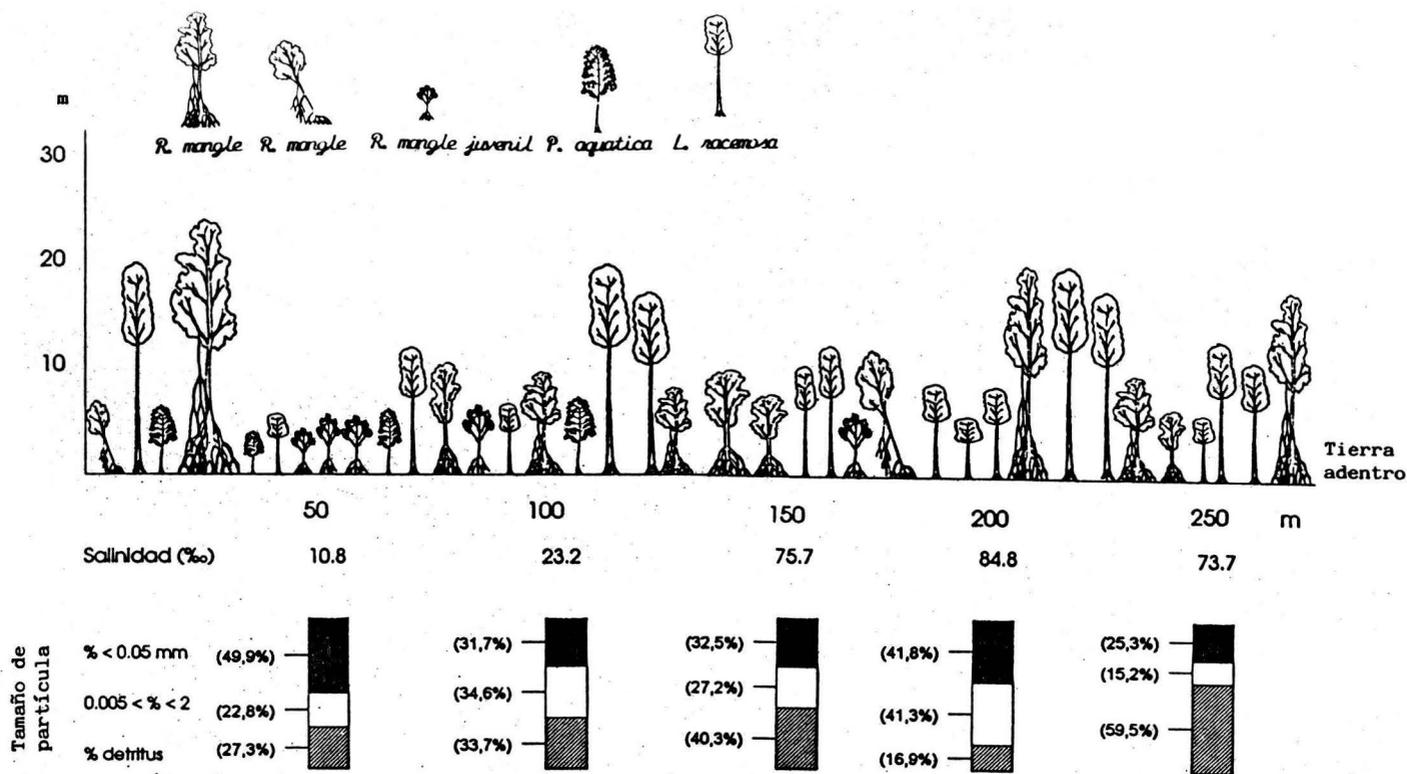
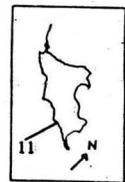


Figura 17. Transecto 11, ubicado hacia el SE de la laguna. La altura promedio es de 10 m, aunque sobresalen individuos de 20 de *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa*. Se aprecian árboles aislados de *Pachira aquatica*. En el inicio las salinidades son moderadas, pero se tornan muy altas tierra adentro. En general menos del 50 % de los sedimentos están formados por detritus, con excepción de los 200 m en donde más del 80 % son partículas finas.



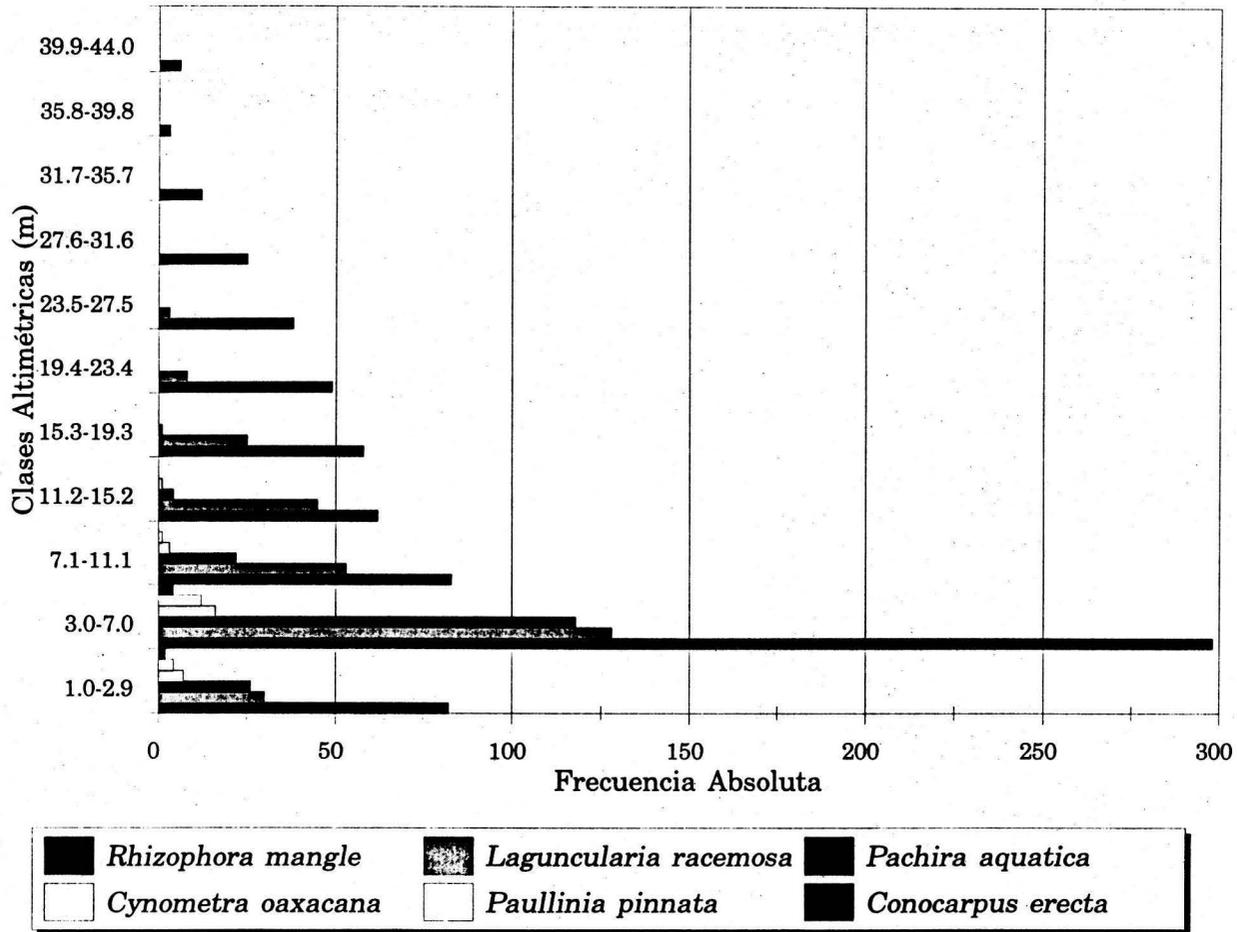


Figura 18. Histograma de clases altimétricas del estrato arbóreo de la Laguna Panzacola.

En todas las clases establecidas la especie predominante, en un 50 % hasta incluso un 100 % (en los rangos de clases mayores) es *Rhizophora mangle*. Esta especie aporta los individuos más altos a partir de los 30 m hasta aproximadamente los 40 m y constituye el 50 % de todos los individuos muestreados con estaturas entre los 2 y 10 m. Las especies que le siguen, con proporciones de entre 16 y 40 % son *Laguncularia racemosa* y *Pachira aquatica*. De la primera, los árboles más altos hallados fueron de unos 25 m y de la segunda, de 20 m.

Se puede observar que más de las tres cuartas partes de los árboles de todas las especies son de baja estatura, es decir, de 3 a 12 m, que corresponden a las tres primeras clases. En general, se trata de individuos juveniles de *R. mangle*, *L. racemosa* y *P. aquatica* y no de árboles achaparrados, ya que éstos se localizan en zonas con condiciones mucho más rigurosas de salinidad y preferentemente en latitudes mayores.

Finalmente, se tienen a las especies *Cynometra oxacana*, *Paullinia pinnata* y *Conocarpus erecta*, con forma arbustiva y que alcanzan cuando mucho alturas de 12 m, con una pobre representación que oscila entre el 0.7 y el 3 %.

Diámetros de los árboles.

Si bien la medición del diámetro a la altura del pecho (DAP) se efectúa con el fin de calcular el área basal del individuo para posteriormente estimar su dominancia, la elaboración del histograma de frecuencia de clases diamétricas (Fig. 19) arroja datos interesantes.

Se detecta un patrón muy similar al observado en la gráfica de clases altimétricas (Fig. 18), en donde el 50 % de los árboles son de DAP bajo, de 2 a 5 cm y se concentran en las dos primeras clases. *R. mangle* sigue siendo la especie que participa con mayor número de individuos en todas las clases diamétricas. Tan sólo en la primera categoría, con diámetros de 2 a 5 cm, *R. mangle* comprende prácticamente el 30 % del total de los árboles muestreados.

Los individuos adultos de las especies *Laguncularia racemosa* y *Pachira aquatica* poseen troncos esbeltos, altos y muy rectos, que no alcanzan diámetros superiores a los 30 cm, por lo que no se hacen evidentes después de la novena clase diamétrica. El resto de las especies (*Cynometra oaxacana*, *Paullinia pinnata* y *Conocarpus erecta*) se ramifican cerca de la base y sus diámetros no son mayores de 20 cm, por lo tanto, no figuran más allá de la séptima clase.

En la sección correspondiente al método han quedado especificados los criterios para la medición del DAP, sin embargo, cabe aclarar que fueron modificados en dos casos: en el primero, el límite inferior adoptado no fue de 2.5 cm como convencionalmente se efectúa en las investigaciones de vegetación arbórea (como selvas tropicales, selvas bajas, bosques templados, etc.), sino de 2 cm, debido a que se hubiera hecho una subestimación al discriminar a una gran cantidad de individuos juveniles.

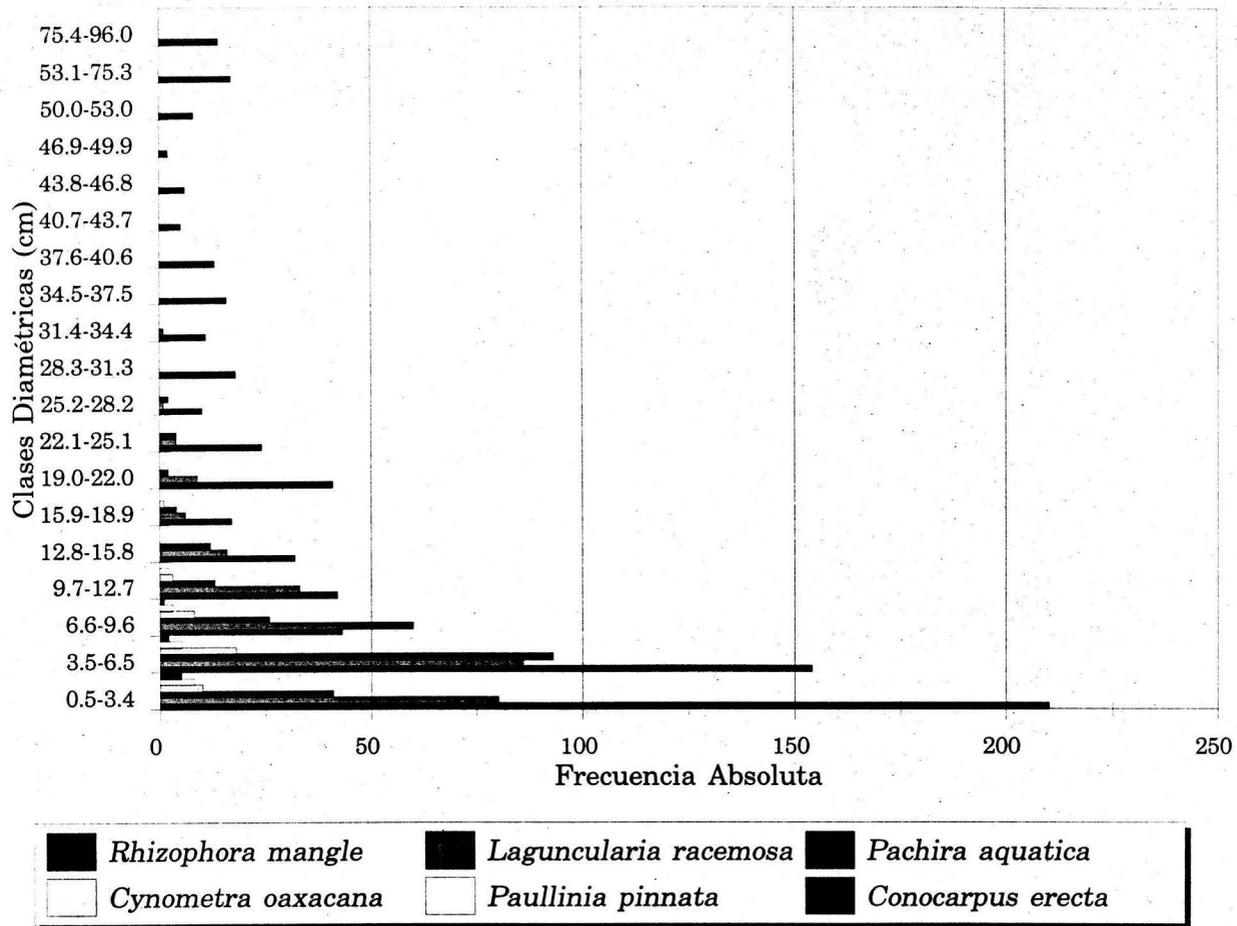


Figura 19. Histograma de clases diamétricas del estrato arbóreo de la Laguna Panzacola.

El segundo caso se refiere a *R. mangle*, cuyo desarrollo de raíces fulcrantes, en ocasiones hasta una altura de 4 m, hacen imposible la medición del diámetro a la altura del pecho (1.3 m), considerándose entonces el diámetro en donde inicia el tronco propiamente dicho. Esto influye para que los diámetros más grandes pertenezcan a *R. mangle*, con valores entre 30 y 96 cm, constituyendo el 8 % del total de los individuos.

Densidad.

Ecológicamente se conoce bajo este nombre al número de individuos comprendidos en un área determinada. La hectárea es la unidad de superficie más empleada. En las tablas 1 y 2 se presentan los datos correspondientes a las densidades absolutas y relativas. Se puede apreciar en primera instancia que la densidad total o densidad absoluta media (incluyendo a todas las especies) es de 1416 individuos por hectárea (Tabla 5). Si se compara este dato con los obtenidos en otros estudios de manglares en México, se observa que Panzacola tiene una densidad que se encuentra entre los límites de los registrados por otros autores en el país (Ramírez-Flores, 1987).

Definitivamente la especie con más densidad es *R. mangle*: 749.56 ind./ha de densidad absoluta y más del 50 % de densidad relativa, esto es, poco más de la mitad de los árboles registrados en toda la laguna son de *R. mangle*.

TABLA 1. DENSIDAD ABSOLUTA POR ESPECIE.

TRANSECTO	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>P. aquatica</i>	<i>C. oaxacana</i>	<i>P. pinnata</i>	<i>C. erecta</i>	Total
1	907.402	433.386	13.543	0	0	0	1354.33
2	977.261	0	420.974	105.244	0	0	1503.47
3	839.065	8.740	0	26.221	0	0	874.026
4	642.371	207.535	128.474	9.883	0	0	988.263
5	646.259	366.212	10.771	53.855	0	0	1077.09
6	832.039	101.194	44.975	33.731	112.437	0	1124.37
7	783.321	1644.973	182.775	0	0	0	2611.06
8	896.010	16.906	693.140	0	84.529	0	1690.58
9	1276.650	478.744	39.895	199.477	0	0	1994.76
10	627.337	941.006	188.201	0	0	0	1756.54
11	884.266	739.896	180.463	0	0	0	1804.62
12	427.025	666.159	187.891	68.324	85.405	0	1434.80
13	273.102	0	358.934	23.409	0	0	655.444
14	482.834	109.735	109.735	43.894	0	219.470	965.668

TABLA 2. DENSIDAD RELATIVA POR ESPECIE.

TRANSECTO	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>P. aquatica</i>	<i>C. oaxacana</i>	<i>P. pinnata</i>	<i>C. erecta</i>
1	67	32	1	0	0	0
2	65	0	28	7	0	0
3	96	1	0	3	0	0
4	65	21	13	1	0	0
5	60	34	1	5	0	0
6	74	9	4	3	10	0
7	30	63	7	0	0	0
8	53	1	41	0	5	0
9	64	24	2	10	0	0
10	10	15	3	0	0	0
11	49	41	10	0	0	0
12	25	39	11	4	5	0
13	35	0	46	3	0	0
14	22	5	5	2	0	10

La especie que le sigue, con un 20 % de densidad relativa es *L. racemosa* y en tercer lugar, con un porcentaje de 12.29 % está *P. aquatica*. El resto de las especies: *C. oaxacana*, *P. pinnata* y *C. erecta* presentan densidades relativas muy bajas, con porcentajes del 2.7 %, 1.43 % y 0.714 % respectivamente.

Al analizar cada transecto, se aprecia que no hubo uno en el que se presentaran todas las especies. *Conocarpus erecta* sólo se hizo evidente en el transecto 14 y con una densidad absoluta muy baja (15.7 individuos/ha) y *Paullinia pinnata* en los transectos 6, 8 y 12 (con densidad media de 20.17 individuos/ha). Con respecto al mangle botoncillo, *C. erecta*, dado que es una especie de mangle no vivípara, requiere de condiciones ambientales más especiales para poder desarrollarse (Mizrachi *et al.*, 1979). Esta especie es extremadamente sensible a los altos contenidos de sal del sedimento, por lo tanto, su distribución queda limitada a aquellas áreas poco salinas y de preferencia bien drenadas y no muy ricas en nutrimentos. Por esto no es de extrañar, que la presencia de esta especie quede restringida a la zona en donde se registraron las salinidades más bajas (5.8 ‰), en el extremo oriental de la laguna.

No se registra a *Laguncularia racemosa* en los transectos 2 y 13 (es decir, en la parte inicial y final de la laguna), sin embargo es muy abundante en los transectos 1, 5, 7, 11 y 12 ubicados principalmente en la porción de la laguna que está orientada al mar.

Pachira aquatica tiene una distribución más uniforme, no obstante, no se detectaron individuos en el transecto 3. Su abundancia es muy alta en los transectos 2, 8 y 13, localizados hacia el sur, noroeste y este de la laguna respectivamente.

R. mangle puede presentarse formando rodales casi puros como en la zona que corresponde a la mitad norte de la laguna, en donde la densidad relativa de esta especie es del 96 %.

Frecuencia.

Este parámetro se asocia con la probabilidad de registrar un individuo de una especie en particular en una unidad de muestreo. Evidentemente, además de la densidad, lo que afecta a este cálculo es la distribución de la especie. Para la laguna, se tiene en promedio una probabilidad de casi el 50 % de que al elegir al azar un individuo, sea de *R. mangle*, inclusive en zonas como el noroeste de la laguna, esta probabilidad se incrementa a casi el 90 % (Tablas 3 y 4). Asimismo, las probabilidades de muestreo de *L. racemosa* y *P. aquatica* son de 24.5 y 18 % respectivamente. El resto de las especies tienen frecuencias relativas muy bajas: *C. oaxacana* con 5.6 %, *P. pinnata* con 2.3 % y *C. erecta* con 1.1 %. Esta última especie, evidentemente presenta una alta frecuencia en la única pequeña zona en que se registró (transecto 14, hacia el este de la laguna).

TABLA 3. FRECUENCIA ABSOLUTA POR ESPECIE.

TRANSECTO	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>P. aquatica</i>	<i>C. oaxacana</i>	<i>P. pinnata</i>	<i>C. erecta</i>
1	0.840	0.480	0.040	0	0	0
2	0.800	0	0.560	0.240	0	0
3	1.0	0.040	0	0.120	0	0
4	0.880	0.560	0.360	0.040	0	0
5	0.840	0.560	0.040	0.120	0	0
6	0.920	0.200	0.120	0.080	0.320	0
7	0.520	0.800	0.160	0	0	0
8	0.760	0.040	0.760	0	0.120	0
9	0.880	0.440	0.080	0.240	0	0
10	0.714	0.857	0.429	0	0	0
11	0.880	0.800	0.320	0	0	0
12	0.524	0.714	0.333	0.143	0.095	0
13	0.714	0	0.952	0.095	0	0
14	0.727	0.364	0.273	0.182	0	0.273

TABLA 4. FRECUENCIA RELATIVA POR ESPECIE.

TRANSECTO	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>P. aquatica</i>	<i>C. oaxacana</i>	<i>P. pinnata</i>	<i>C. erecta</i>
1	61.765	35.294	2.941	0	0	0
2	50.0	0	35.0	15.0	0	0
3	86.207	3.448	0	10.345	0	0
4	47.826	30.435	19.565	2.174	0	0
5	53.846	35.897	2.564	7.692	0	0
6	56.098	12.195	7.317	4.878	19.512	0
7	35.135	54.054	10.811	0	0	0
8	45.238	2.381	45.238	0	7.143	0
9	53.659	26.829	4.878	14.634	0	0
10	35.714	42.857	21.429	0	0	0
11	44.0	40.0	16.0	0	0	0
12	28.947	39.474	18.421	7.895	5.263	0
13	40.541	0	54.054	5.405	0	0
14	40.0	20.0	15.0	10.0	0	15.0

Dominancia.

Se refiere básicamente a la "influencia" que sobre el terreno tiene una especie. La dominancia está estrechamente relacionada con el diámetro del fuste y con la densidad de dicha especie.

La dominancia media total calculada para toda la laguna es de 23.950 m²/ha. Este valor es muy semejante a los reportados para manglares de Florida, Puerto Rico y Costa Rica (Pool *et al.*, 1977), un poco menor al obtenido en El Verde, Sinaloa (Flores-Verdugo, 1985) y mayor a los registrados en los manglares de Nayarit (Ramírez-Flores, 1987).

R. mangle se distingue por tener valores muy altos, pues forma relativa presenta una dominancia del 80 %, siguiéndole con el 12.3 % *L. racemosa* y *P. aquatica* con el 5.9 %. El resto de las especies presentan dominancias muy bajas (1.175 % para *C. oaxacana*; 0.344 % para *P. pinnata* y 0.158 % para *C. erecta*) (Tabla 5).

Con respecto a las zonas de muestreo, diferentemente orientadas en la laguna, se aprecian algunos cambios en cuestión de dominancia, por ejemplo, *R. mangle* presenta sus dominancias más altas en la primera mitad de la laguna, a partir del estero, y a ambos lados de ella (de 22 a 41 m²/ha); este valor desciende hacia la segunda mitad (de 6 a 18 m²/ha) (Tabla 6).

Dada la forma particular de los troncos de *P. aquatica* y *L. racemosa* (delgada y larga), aunque sean altos los árboles, los valores de dominancia tienden a disminuir notablemente. La dominancia más alta calculada para *L. racemosa* es de 7.7 m²/ha, hacia el extremo sureste de la laguna y la de *P. aquatica* es de 3.8 m²/ha hacia la zona centro-sur de la misma (Tabla 6).

TABLA 5. PARÁMETROS ESTRUCTURALES POR ESPECIE PARA LA LAGUNA PANZACOLA.

ESPECIE → PARÁMETRO ↓	<i>R.mangle</i>	<i>L.racemosa</i>	<i>P.aquatica</i>	<i>C.oaxaca</i>	<i>P.pinnata</i>	<i>C.erecta</i>	TOTAL
DENSIDAD ABSOLUTA MEDIA	749.639	408.178	182.841	40.288	20.169	15.676	1416.6
ERROR ESTÁNDAR	±65.831	±120.944	±49.879	±14.305	±10.446	±15.106	23
DENSIDAD RELATIVA MEDIA	51.071	20.357	12.286	2.714	1.429	0.714	
ERROR ESTÁNDAR	±6.126	±5.000	±3.888	±0.779	±0.787	±0.688	
FRECUENCIA ABSOLUTA MEDIA	0.786	0.418	0.316	0.090	0.038	0.019	
ERROR ESTÁNDAR	±0.036	±0.082	±0.073	±0.023	±0.023	±0.019	
FRECUENCIA RELATIVA MEDIA	48.498	24.490	18.087	5.573	2.280	1.071	
ERROR ESTÁNDAR	±3.645	±4.666	±4.217	±1.412	±1.405	±1.032	
DOMINANCIA ABSOLUTA MEDIA	19.941	2.445	1.200	0.248	0.060	0.028	23.950
ERROR ESTÁNDAR	±2.518	±0.623	±0.311	±0.129	±0.035	±0.027	
DOMINANCIA RELATIVA MEDIA	80.061	12.350	5.911	1.169	0.344	0.158	
ERROR ESTÁNDAR	±3.699	±3.086	±1.565	±0.699	±0.252	±0.152	

TABLA 6. DOMINANCIA ABSOLUTA POR ESPECIE

TRANSECTO	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>P. aquatica</i>	<i>C. oaxacana</i>	<i>P. pinnata</i>	<i>C. erecta</i>	Total
1	7.945	2.879	0.834	0	0	0	11.658
2	32.548	0	1.726	0.760	0	0	35.034
3	40.891	0.056	0	0.122	0	0	41.068
4	16.325	2.067	0.451	0.005	0	0	18.848
5	22.699	1.201	0.014	0.069	0	0	23.983
6	28.928	1.031	0.274	0.379	0.188	0	30.800
7	12.998	5.962	1.084	0	0	0	20.044
8	25.474	0.582	3.791	0	0.165	0	30.012
9	14.333	1.521	0.121	1.829	0	0	17.804
10	24.796	4.852	0.266	0	0	0	29.914
11	18.326	7.738	1.608	0	0	0	27.672
12	6.226	4.378	1.896	0.229	0.483	0	13.212
13	13.508	0	3.395	0.053	0	0	16.956
14	14.174	1.968	1.341	0.022	0	0.397	17.902

TABLA 7. DOMINANCIA RELATIVA POR ESPECIE

TRANSECTO	<i>R. mangle</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>P. aquatica</i>	<i>C. oaxacana</i>	<i>P. pinnata</i>	<i>C. erecta</i>
1	67.885	24.902	7.213	0	0	0
2	92.904	0	4.925	2.170	0	0
3	99.569	0.135	0	0.296	0	0
4	86.615	10.969	2.391	0.026	0	0
5	94.647	5.008	0.057	0.288	0	0
6	93.923	3.348	0.888	1.231	0.610	0
7	64.849	29.743	5.407	0	0	0
8	84.879	1.940	12.630	0	0.550	0
9	80.504	8.546	0.677	10.273	0	0
10	82.891	16.220	0.889	0	0	0
11	66.225	27.964	5.811	0	0	0
12	47.125	33.135	14.347	1.736	3.658	0
13	79.667	0	20.022	0.311	0	0
14	79.175	10.991	7.493	0.125	0	2.215

Indices de similitud.

El cálculo de los índices de similitud se efectúa con la finalidad de vislumbrar posibles semejanzas entre dos comunidades. Básicamente se fundamentan en el número de especies presentes simultáneamente en las comunidades a comparar. El índice utilizado en este proyecto fue propuesto por Sneath y Sokal (1973) y se agrupa dentro de las mediciones de distancia (distance measures). Brower y Zar (1977) discuten que el nombre se debe a su similitud algebraica con las expresiones de distancia espacial, es decir, "qué tan apartadas o diferentes están dos comunidades en su composición". Se trata entonces, más bien, de un índice de "disimilitud", en donde el número 1 indica dos agregaciones o comunidades completamente diferentes y valores por debajo de 0.1 denotan alta similitud. Este índice, además de involucrar el número de especies, también incluye el número de individuos que hay de cada una de ellas en cada transecto.

Apoyándose en la Tabla 8, se puede apreciar que los transectos más diferentes entre sí son el 14 y el 8, ubicados hacia el oriente y al sur de la laguna respectivamente, con un índice de 0.84. Por el contrario, los transectos 11 y 7, situados en el sureste y suroeste de la laguna respectivamente son los más semejantes en cuanto a número de individuos por especie (con un índice de 0.14). En general, el resto de los transectos tienen una semejanza entre el 30 % (índices de 0.7) y el 50 % (índices de 0.5), predominando índices alrededor de 0.6 (es decir, similitud del 40 %). Estos valores se registran en la laguna sin tener un patrón de zonificación, por lo que es difícil establecer las causas que originan dichas diferencias tratándose sólo de líneas de muestreo cuyas distancias entre ellas no son mayores a los 650 m.

TABLA 8. INDICES DE SIMILITUD (SNEATH Y SOKAL, 1973) ENTRE LOS 14 TRANSECTOS

TRANSECTO	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	0.691	0.697	0.544	0.409	0.668	0.368	0.683	0.434	0.393	0.344	0.697	0.709	0.734
2		0.605	0.532	0.562	0.674	0.645	0.712	0.545	0.730	0.612	0.227	0.641	0.712
3			0.593	0.578	0.665	0.732	0.717	0.602	0.755	0.708	0.738	0.608	0.692
4				0.454	0.531	0.496	0.719	0.449	0.571	0.634	0.525	0.525	0.567
5					0.543	0.542	0.796	0.205	0.564	0.530	0.560	0.584	0.632
6						0.685	0.639	0.519	0.666	0.726	0.405	0.687	0.636
7							0.648	0.526	0.363	0.149	0.593	0.652	0.680
8								0.783	0.704	0.616	0.628	0.712	0.839
9									0.520	0.505	0.564	0.608	0.619
10										0.396	0.672	0.716	0.639
11											0.593	0.638	0.691
12												0.636	0.690
13													0.676

Indices de complejidad.

Otra herramienta útil para poder comparar las distintas zonas muestreadas es el Índice de Complejidad de Holdrige (C) (Holdrige *et al.*, 1971). Como ya se mencionó, involucra altura, área basal, densidad y número de especies. Este índice, si bien ha sido propuesto inicialmente para bosques tropicales, se ha empleado en diversos estudios de manglar (Cintrón *et al.*, 1985.; Cintrón y Schaeffer-Novelli, 1983; Jiménez y Soto, 1985; Lugo y Cintrón, 1975; Pool *et al.*, 1977; Ramírez-Flores, 1987, etc.). Los valores calculados para la laguna se presentan en la Tabla 9.

Se detectan valores muy contrastantes; unos son muy bajos como en los transectos 1, 9 y 13 y otros muy altos como en los transectos 3 y 8. Por otra parte, si se observa el mapa de la laguna (Fig. 2), se detectan tres bloques: el primero (I) con valores que oscilan entre 8 y 47 y que corresponde a la porción norte lagunar con perturbaciones continuas de tipo antropogénico (transectos 1, 2 ,3 y 4).

El bloque II engloba a la parte central de la laguna con los transectos 5, 6, 7, 8, 9, y 10 (esta zona se considera como la más conservada). Aquí se dan los índices de complejidad más altos, de 52 a 363. Por último se tiene al bloque III con los transectos 11, 12, 13 y 14, en la región terminal de la laguna, con valores de complejidad más bajos, entre 5 y 33, debido básicamente a los tensores ambientales que implican la lejanía del estero y el escaso efecto de la marea.

Si se comparan en general estos valores con los reportados para otras áreas de manglar, se aprecia que los de Panzacola se encuentran entre los más altos de América (Tabla 10).

TABLA 9. INDICES DE COMPLEJIDAD DE HOLDRIGE (C).
PARA LA LAGUNA PANZACOLA

TRANSECTO	C
1	8.48
2	47.72
3	44.96
4	35.24
5	79.39
6	52.16
7	60.93
8	103.0
9	363.12
10	232.55
11	31.55
12	33.79
13	5.67
14	10.55
TODA LA LAGUNA	79.22

TABLA 10. INDICES DE COMPLEJIDAD PARA DISTINTAS ZONAS DE AMÉRICA.

SITIO DE ESTUDIO	C	AUTOR
Costa Rica, Moin	72.0	Pool <i>et al.</i> , 1977
Costa Rica, Santa Rosa	3.6	" "
Costa Rica, Boca Barranca	6.0	" "
Costa Rica, Sierpe	54.3	Jiménez y Soto, 1985
Costa Rica, Soley	17.5	" "
Costa Rica, Tama	30.7	" "
Costa Rica, Quepos	65.3	" "
Florida, Ten Thousand Islands	2.3	Pool <i>et al.</i> , 1977
Florida, Rookery Bay	1.0	" "
México, Isla La Palma (Nay.)	41.3	" "
México, Roblitos (Sin.)	3.5	" "
México, Río Las Cañas (Nay.)	27.7	" "
México, El Calón (Sin.)	0.9	" "
México, Est. Pargo (Camp.)	31.5	Day, Jr., 1988
México, Boca Chica (Camp.)	68.9	" "
México, El Verde (Sin.)	1.2	Flores-Verdugo, 1985
México, Boca La Tigra (Nay.)	10.0	Ramírez-Flores, 1987
México, Punta Raquel (Nay.)	3.5	" "
México, Laguna Grande (Nay.)	7.9	" "
México, Laguna La Puente (Nay.)	8.2	" "
México, Laguna Panzacola (Chis.)	79.2	Este trabajo
Panamá, Darien	41.0	Golley <i>et al.</i> , 1975
Puerto Rico, Piñones	5.1	Pool <i>et al.</i> , 1977
Puerto Rico, Vacía Talega	6.5	" "
Puerto Rico, Aguirre	5.6	" "
Puerto Rico, Mona Island	15.9	" "
Puerto Rico, Río Cocal	2.4	Martínez <i>et al.</i> , 1979
Puerto Rico, Río Espíritu Santo	17.0	" "

CONCLUSIONES

El bosque que rodea a la laguna Panzacola se trata propiamente de un manglar-zapotonal debido a la continua incidencia de *Pachira aquatica* y en donde la presencia de diversas especies que pueden considerarse como ocasionales para un bosque típico de manglar, así como la total ausencia de *Avicennia germinans* están indicando condiciones de baja salinidad, no obstante que tierra adentro tienden a disminuir los niveles de inundación, de intercambio de corriente y en el caso de las costas húmedas, de la salinidad intersticial.

La alta densidad de *P. aquatica* es la que habla realmente de condiciones ambientales no muy rigurosas. Asimismo, *Paullinia pinnata* y *Cynometra oaxacana* son especies con escasa resistencia a la salinidad, sobre todo a períodos tan prolongados como los que habitualmente se presentan en los manglares.

En el desarrollo de la estructura de estos manglares el factor determinante es básicamente el hidroperíodo que implica un conjunto de factores como el régimen de lluvias, los aportes de agua dulce y la acción de las mareas, que en este caso, por tratarse de una laguna muy protegida de la influencia marina, resulta menor que la acción de los otros factores. Todo esto va a establecer cierta dinámica en el sistema que va a estar relacionada con el flujo de nutrientes, la dispersión de propágulos, el intercambio iónico, etc.

Se ha observado en otros estudios de manglar que a menudo se hallan zonaciones de las especies con respecto a la orientación de la laguna, al gradiente de

inundación y al de la salinidad. No obstante, en Panzacola no se detectan patrones de distribución evidentes que indiquen tales correlaciones, aún cuando los puntos de muestreo fueron lo suficientemente cercanos y numerosos como para registrar posibles cambios sensibles. El inicio del manglar, tanto en el estero como en la laguna queda invariablemente restringido a *R. mangle*, como se ha venido discutiendo desde hace casi 50 años (Egler, 1948). Por otra parte, se puede generalizar que en las zonas de mayor impacto antropogénico (de tala, quema y pesca) los individuos tienden a ser más pequeños y esbeltos y la corteza de los árboles más corpulentos de *R. mangle* adopta un tono grisáceo. Se pueden apreciar pequeñas poblaciones de esta especie que por el gran número de plántulas y juveniles indican una franca regeneración. Hacia la parte terminal de la laguna, en donde se presenta su porción más estrecha (brazo), el manglar tiende a desaparecer antes de los 200 m para ser substituído por tulares (*Thypha domingensis*), calahuanales (*Rhabdadenia biflora*) y por pequeñas extensiones inundadas o charcas en donde se desarrollan especies como *Crinum erubescens*, *Pistia stratiotes* y *Nymphaea ampla*. En algunas porciones internas del bosque, donde se forman claros por árboles caídos con acumulaciones de agua de muy baja salinidad, llega a desarrollarse *Ceratophyllum muricatum*.

Clasificando los manglares de Panzacola de acuerdo a la categorización mencionada en la sección introductoria, se reconocen a los manglares del estero que conduce a la laguna como del tipo ribereño con raíces fuertes y bien implantadas que permiten resistencia a la corriente. Los que se desarrollan a la orilla, dominados por individuos de *R. mangle* altos y gruesos pertenecen al tipo de borde, correspondiendo

aproximadamente a los primeros 100 m hacia adentro. Por último, las zonas más internadas se engloban dentro del tipo del manglar de cuenca, con individuos menos vigorosos y bajo nivel de inundación.

Si bien las poblaciones humanas establecidas en las zonas aledañas hacen uso exhaustivo del manglar y de los recursos que les aporta la laguna, no se aprecian señales de deterioro muy fuerte o irreversible dado que aún no se han provocado los tenses más drásticos como el desazolve, la canalización y derrames de petróleo o aceite que de forma irreversible alteran el hidroperíodo, o bien llegan a dañar físicamente a los árboles.

Finalmente se concluye que estos manglares se consideran entre los más desarrollados de la costa del Pacífico y del Golfo de México.

LITERATURA CITADA

- Anónimo. 1960 a 1969. Informes de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de las Dioscóreas. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México. 5 Vols.
- Alvarez del Toro, M. 1975. Panorama Ecológico de Chiapas. En: Velasco Suárez, M. (Patrocinador). Chiapas y sus Recursos Naturales Renovables. Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C.. 150 p.
- Atkinson, M. R., G. P. Findlay, A. B. Hope; M. G. Pitman, H. P. W. Saddler y H. R. West. 1967. Salt regulation in the mangroves *Rhizophora mangle* Lam. and *Aerialitis annulata* R. Australian Journal of Biological Sciences. 20: 589-599.
- Avelino, G. y J. F. López S. 1993. El manglar y su productividad primaria anual en el Estero Conchal, Edo. de Chiapas. Tesis de Licenciatura. FES Zaragoza, UNAM, México. 81 p.
- Bennet, D. P. y D. A. Humphries. 1978. Introducción a la Ecología de Campo. H. Blume Ediciones. España. 326 p.
- Blasco, F. 1984. Climatic Factors and the Biology of Mangrove Plants. pp: 19-35. En: Snedaker S. C. y J. G. Snedaker (Eds.). The Mangrove Ecosystem: Research Methods. UNESCO. United Kingdom.
- Blasco, F. 1988. Estudio sobre los manglares y de la vegetación tropical utilizando datos proporcionados por satélites. Institute de la Carte Internacionale de la vegetation. Univ. Paul Sabatier. Tolouse, Francia. 43 p.
- Blasco, F. 1991. Los manglares. Mundo Científico. 114: 616-625.

- Blom, F. y G. Duby. 1955. La Selva Lacandona. Ed. Cultural. México. 448 p.
- Bohlin, E., M. Hâmälainen y T. Sundén. 1989. Botanical and chemical characterization of peat using multivariate methods. *Soil Science* 147 (4): 252-263.
- Bonet, F. y J. Rzedowski. 1962. La Vegetación de las Islas del Arrecife Alacranes, Yucatán (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. México. Vol. XI. Nums. 1-4. pp: 15-55.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Base para el Estudio de las Comunidades Vegetales*. H. Blume Ediciones. España. 820 p.
- Breedlove, E. D. 1981. Flora of Chiapas. Part 1. Introduction to the Flora of Chiapas: D. E. Breedlove. The Academy of Sciences. U.S.A. 35 p.
- Breteler, F. J. 1977. Ameri's Pacific Species of *Rhizophora*. *Acta Botanica Neerlandica* 26 (3): 225-230.
- Brower F. J. y Zar, J. H. 1977. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. W.M.C. Brown Company Publishers. U.S.A. 194 p.
- Carabias, L. J. 1979. Análisis de la Vegetación de la Selva Alta Perennifolia y Comunidades Derivadas de ésta en una Zona Cálido-Húmedas de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Centro de Investigaciones-Biológicas de Baja California, A.C. 1979. Informe General de Labores. 291 p.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

- Cervantes-Castro, D. 1969. Estabilidad del acceso a la Laguna del Mar Muerto, Chiapas, México. pp: 367-376. En: Ayala-Castañares y F. P. Phleger (Eds.). Lagunas Costeras, un Simposio. Memorias del Simposio Internacional de Lagunas Costeras. Nov. 28-30, 1967. México, D.F. UNAM-UNESCO.
- Chapman, V. J. 1969. Lagoons and Mangrove Vegetation. pp: 504-514. En: Ayala-Castañares, A. y F. B. Phleger (Eds.). Lagunas Costeras, un Simposio. Memorias del Simposio Internacional de Lagunas Costeras. Nov. 28-30, 1967. México, D.F. UNAM-UNESCO.
- Chapman, V. J. 1970. Mangrove phytosociology. *Tropical Ecology*. 11: 1-19.
- Chapman, V. J. 1984. Botanical Surveys in Mangrove Communities. pp: 53-80. En: Snedaker S. C. y J. G. Snedaker (Eds.). *The Mangrove Ecosystem: Research Methods*. UNESCO. United Kingdom.
- Cintrón, G., C. Goenaga y A. E. Lugo. 1980. Observaciones sobre el desarrollo del manglar en costas áridas. pp: 18-32. En: *Proceedings of the Estudio científico e impacto humano en el ecosistema de manglares*. (Calí, Colombia from Nov. 27 to Dec. 1, 1978). Oficina regional de Ciencia y tecnología de la UNESCO para América Latina y Caribe.
- Cintrón, G., A. E. Lugo y R. Martínez. 1985. Structural and functional properties of mangrove forests. En: W. G. D'Arcy and M. D. Correa (Eds.). *The botany and natural history of Panama: La botánica e historia natural de Panamá*. IV. Series: *Monographs in systematic botany*. V. 10. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO.

- Cintrón, G. y Y. Schaeffer-Novelli. 1983. Introducción a la ecología del manglar. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe- ROSTLAC. Montevideo, Uruguay.
- Cintrón, G. y Y. Schaeffer-Novelli. 1984. Methods for Studying Mangrove Structure. pp: 91-113. En: Snedaker S. C. y J. G. Snedaker (Eds.). The Mangrove Ecosystem: Research Methods. UNESCO. United Kingdom.
- Connor, D. F. 1969. Growth of grey mangrove (*Avicennia marina*) in nutrient culture. Biotropica 1: 36-40.
- Conrad, B. y I. Pollak. 1962. Methods in Climatology. Harvard University Press Cambridge, Mass. U.S.A.
- Contreras, F. E. 1984. Manual de Técnicas Hidrobiológicas. Universidad Autónoma Metropolitana- Iztapalapa. México. 149 p.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1949. A Method for Making Rapid Surveys of Woodlands by Means of Pairs of Randomly Selected Trees. Ecology 30 (1): 101-104.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1955. Correction for Various Exclusion Angles in the Random Pairs Method. Ecology 36 (4): 767.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1956. The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling. Ecology 30 (3): 451-460.
- Cox W. G. 1967. Laboratory Manual of General Ecology. San Diego State College. W.M.C. Brown Company Publishers. U.S.A. 195 p.
- Cuatrecasas, J. 1958. Introducción al Estudio de los Manglares. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 23: 84-98..

- Davis, J. H. Jr. 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. Carnegie Institute, Washington, D.C. Publ. 517. Tortugas Lab. Pap. 32: 303-412.
- Davis, J. H. Jr. 1946. Peat deposits of Florida, their occurrence, development and uses. Fla. Geol. Surv. Bull. 30.
- Day, W. J. Jr., H. W. Conner, F. Ley-Lou, H. R. Day y N. A. Machado. 1987. The productivity and composition of mangrove forest, Laguna de Términos, México. Aquatic Botany. 27: 267-284.
- Day, W. J. Jr., H. W. Conner, F. Ley-Lou, H. R. Day y N. A. Machado. 1988. Productivity and composition of mangrove forest at Boca Chica and Estero Pargo. pp: 237-257. En: A. Yañes-Arancibia y W. J. Day Jr. (Eds.). Ecología de los sistemas costeros en el sur del Golfo de México: La región de Laguna de Términos. U.N.A.M. México.
- Egler, F. E. 1948. The dispersal and establishment of red mangrove in Florida. Caribbean Forest. 9: 299-310.
- F.A.O. 1974. Programa de Investigaciones y Fomento Pesqueros, México. Ecología y Reforestación de los Manglares de México, basado en la labor de Bernard Rollet. Informe Técnico 6. 126 p.
- Flores-Mata, G., J. Jiménez L., X. Madrigal S., F. Moncayo Ruiz y F. Takaki Takaki. 1971. Memorias del Mapa de Tipos de Vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos, Subsecretaría de Planeación, Dirección General de Estudios, Dirección de Agrología, México.

- Flores-Verdugo, F. J. 1985. Aporte de materia orgánica por los principales productores primarios a un sistema lagunar estuarino de boca efímera.
- Flores-Verdugo, F. J., J. W. Day Jr. y R. Briseño-Dueñas. 1987. Structure, litterfall, decomposition and detritus dynamics of mangrove in a Mexican Coastal lagoon with an ephemeral inlet. *Marine Ecology Progress Series*. 35: 83-90.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México. 246 p.
- Gavande, S.A. 1979. Física de Suelos, Principios y Aplicaciones. Ed. Limusa. México.
- Gill, A. M. y P. B. Tomlinson. 1969. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). I. Habitat and general morphology. *Biotropica* 1: 1-9.
- Gill, A. M. y P. B. Tomlinson. 1971a. Studies of the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). II. Growth and differentiation of aerial roots. *Biotropica* 3: 63-77.
- Gill, A. M. y P. B. Tomlinson. 1971b. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). III. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3 (2): 109-124.
- Gill, A. M. y P. B. Tomlinson. 1977. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). IV. The adult root system. *Biotropica* 9: 145-155.
- González-Medrano, F. 1972. La Vegetación del Nordeste de Tamaulipas. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica*. 43: 11-50.
- Golley, F. B., H. T. Odum y R. F. Wilson. 1962. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology* 43: 1-19.

- Golley, F. B., J. T. McGinnis, R. G. Clements, G. I. Child, y M. J. Duever. 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. Univ. of Georgia Press, Athens, Georgia U.S.A. Versión en portugués E.P.U./ EDUSP, Sao Paulo 1978.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. 3a.ed. Studies in Ecology. Vol. 9. University of California Press. 359 p.
- Hesse, P. R. 1961. Some Differences Between the Soils of *Rhizophora* and *Avicennia* Mangrove in Sierra Leone. Plant y Soil 14 (4): 335-346.
- Hesse, P. R. 1971. A Textbook of Soil Chemical Analysis. John Murray Inc. New York.
- Hinde, G .P. 1954. The Vertical Distribution of Salt Marshes Phanerogams in Relation to Tide Levels. Ecological Monographs. 24: 209-225.
- Holdridge L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang y J. A. Tosi Jr. 1971. Forest environments in tropical life zones. A pilot study. Pergamon Press. U.S.A. 747 p.
- Instituto de Historia Natural. 1990. Proyecto para la evaluación, operación y manejo de los humedales de la Reserva "La Encrucijada" en la costa de Chiapas, México. Informe Técnico.
- Jackson, L. M. 1970. Análisis Químico de Suelos. Omega. España.
- Jaramillo, V. J. 1982. Ordenación y clasificación de vegetación en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 91 p.

- Jiménez-González, F. J. y V. H. Hernández-Obregón. 1990. Estudios para justificar la recategorización de la Reserva Ecológica "La Encrucijada", Chiapas, México. Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Informe técnico.
- Jiménez, J. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 33(1): 25-37.
- Johnson, R. R. 1980. *Elementary Statistics*. 3d.ed. Duxbury Press. U.S.A. 607 p.
- Kershaw, A. K. 1964. *Quantitative and Dynamic Ecology*. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London. 183 p.
- Lecuanda C. R. 1968. Aspectos Ecológicos y Sedimentológicos de los Manglares Existentes en las Lagunas de Topolobampo, Sinaloa, República Mexicana. Tesis. Escuela Superior de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. México. 93 p.
- Linden, O. y J. Arne. 1980. The Mangrove Swamp- An Ecosystem in Danger. *AmBio*. 9 (2): 81-88.
- López-Portillo, G. J. 1982. Ecología de manglares y de otras comunidades de halófitas de la Costa de la Laguna de Mecoacán, Tabasco. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 160 p.
- Lot, A. y A. Novelo. 1990. Forested Wetlands of Mexico. pp: 287-298. En: A. E. Lugo, M. Brinson y S. Brown (Eds.). *Ecosystems of the World 15. Forested Wetlands*. Elsevier, U.S.A.

- Lot-Helgueras, A., C. Vázquez-Yánes y F. Menéndez. 1975. Physiognomic and Floristic Changes near the Northern Limit of Mangroves in the Gulf Coast of Mexico. pp: 52-61. En: Proceedings of International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Vol. 1. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii.
- Lugo, A. E. 1980. Mangrove ecosystems: sucesional or steady state?. *Biotropica* 12(2): 65-73.
- Lugo, A. E. y G. Cintrón. 1975. The mangrove forests of Puerto Rico and their management. En: G. Walsh, S. Snedaker and H. Teas (Eds.). Proceedings of the International Symposium on the Biology and Management of Mangroves. University of Florida, Gainesville.
- Lugo, A. E. y S. C. Snedaker. 1974. The Ecology of Mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 5.
- Lugo, A. E., M. Sell y S. C. Snedaker. 1976. Mangrove ecosystems analysis. pp: 113-145. En: B.C. Patten (Ed.). *Systems analysis and simulation in ecology*. Academic Press, New York.
- Lugo, A. E., R. R. Twilley y C. Patterson-Zucca. 1980. The role of black mangrove forests in the productivity of coastal ecosystems in South Florida. Report to E.P.A. Corvallis Environmental Research Laboratory, Oregon. 281 p.
- Macnae, W. 1974. Mangrove forest and fisheries. Roma, F.A.O/U.N.D.P. Indian Ocean Fishery Programme.
- Maderey, L. E. 1982. Geografía de la Atmósfera. U.N.A.M. México. 84 p.

- Martínez, R., G. Cintrón, y L. A. Encarnación. 1979. Mangroves in Puerto Rico: A structural inventory. Final report to the Office of Coastal Zone Management, NOAA. Dept. of Natural Resources, Area of Scientific Research, Government of Puerto Rico.
- Matuda, E. 1950. A Contribution to our knowledge of the Wild Flora of Mt. Ovando, Chiapas. *American Midland Naturalist*. 43: 195-223.
- Mc Millan, C. 1975. Interaction of Soil Texture with Salinity Tolerances of Black Mangrove (*Avicennia*) and White Mangrove (*Laguncularia*) from North America. pp: 561-566. En: Proceedings of International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Vol. II. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii.
- Meave del Castillo, J.A. 1983. Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia en los Alrededores de Bonampak, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 139 p.
- Medina, E., E. Cuevas, M. Popp y A.E. Lugo. 1990. Soil salinity, sun exposure and growth of *Acrostichum aureum*, the mangrove fern. *Botanical Gazette*. 151 (1): 41-49.
- Menéndez, F. 1976. Los Manglares de la Laguna de Sontecomapan, Los Tuxtlas, Ver.: Estudio Florístico- Ecológico. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 115 p.

- Miranda, F. 1942. Estudios Sobre la Vegetación de México. II.- Observaciones Preliminares Sobre la Región de Tapachula, Chis. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México. 13: 53-70.
- Miranda, F. 1957. Vegetación de la Vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas (México) y sus relaciones florísticas. Proc. of 8th. Pacific Science Congress. 4: 438-453.
- Miranda, F. 1958. Estudios Acerca de la Vegetación. En: Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México. Vol. 2.
- Miranda, F. 1961. Tres Estudios Botánicos en la Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 26: 133-176.
- Miranda, F. 1975. La Vegetación de Chiapas 1. 2a.ed. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 265 p.
- Mizrachi, D., R. Pannier y F. Pannier. 1979. Estrategias del establecimiento de *Conocarpus erectus* L. en un manglar de franja de la costa venezolana. pp: 30-31. En: UNESCO (Ed.). Estudio científico e impacto humano en el ecosistema de manglares. Informe del seminario organizado por la Unesco en Cali, Colombia, 27 Nov.- 1º Dic. de 1978. Informes de la UNESCO sobre Ciencias del Mar.
- Mizrachi, D., R. Pannier y F. Pannier. 1980. Assesment of salt resistance mechanisms as determinant physio-ecological parameters of zonal distribution of mangrove species. I.- Effects of salinity stress on nitrogen metabolism balance and protein synthesis in the mangrove species *Rhizophora mangle* and *Avicennia nitida*. Botanica Marina. 23: 289-296.

- Montes-Cartas, C. G. 1993. Estructura y distribución de las comunidades del manglar en el Estado de Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 47 p.
- Müeller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons. U.S.A. 547 p.
- Müelleried, F. K. G. 1957. La geología de Chiapas. Gobierno Constitucional del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez. 180 p.
- Munsell. 1975. Munsell soil color charts. Munsell Color Macbeth Division of Kollmorgen Corporation. Baltimore, Maryland.
- Norman, J. M. y G. S. Campbell. 1989. Canopy structure. En: Pearcy, R. W., J. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel (Eds.), Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall. U.S.A.
- Novelo, R. A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Ver. Mex. Biotica 3(1): 9-23.
- Ocaña, N. D. 1992. Estudio de la vegetación acuática vascular del sistema fluvio-lagunar-deltaico del Río Palizada, en el Estado de Campeche. Tesis de Licenciatura. E.N.E.P. Iztacala, U.N.A.M., México. 75 p.
- Odum, W. E., C. C. Mc Ivor y T. J. Smith, III. 1982. The ecology of mangroves of South Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C.
- Orellana, L. R. 1978. Relaciones Clima-Vegetación en la Región Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 139 p.

- Pannier, F. P. 1959. El efecto de distintas concentraciones salinas sobre el desarrollo de *Rhizophora mangle*, L. Acta Científica Venezolana Botánica. 10: 68-78.
- Pannier, F. 1984. Analyses of Soil, Plant and Water Components. pp: 131-144. En: Snedaker S.C. y J.G. Snedaker (Eds.). The Mangrove Ecosystem: Research Methods. UNESCO. United Kingdom.
- Pool, D. J., S. C. Snedaker y A. E. Lugo. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico and Costa Rica. Biotropica 9(3): 195-212.
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. Biotropica. 10: 47-57.
- Ramírez-Flores, O. 1987. Producción de hojarasca y metabolismo estuarino en un ecosistema de manglar en la Laguna Agua Brava, Nayarit. Tesis de Licenciatura. E.N.E.P. Zaragoza, U.N.A.M. México. 38 p.
- Ramírez-García, A.P. 1991. Flora acuática vascular (monocotiledóneas) del Estado de Chiapas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 113 p.
- Rico-Gray, V. 1979. El manglar de la Laguna de la Mancha, Veracruz. Estructura y productividad neta. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 32 p.
- Rico-Gray, V. 1981. *Rhizophora harrisonii* (Rhizophoraceae), un nuevo registro de las costas de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. No. 41. pp. 163-165.
- Rico-Gray, V. y A. Lot. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de la Mancha, Veracruz, México. Biotica 8 (3): 95-101.

- Riley, J. F. y R. Chester. 1989. Introducción a la Química Marina. A.G.T. Editor S.A. México. 459 p.
- Rollet, B. 1974a. Introduction a l'etude des Mangroves du Mexique. Part. 1. Rev. Bois Forest Tropiques. 156: 3-26.
- Rollet, B. 1974b. Introduction a l'etude des Mangroves du Mexique. Part. 2. Rev. Bois Forest Tropiques. 157: 53-74.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. 3a. ed. Limusa. México. 432 p.
- Sánchez, M., F. 1965. Estudio preliminar de la vegetación litoral de la laguna de Tamiahua. Ver. Secretaría de Industria y Comercio. Contribuciones del Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras al 2º Congreso Nacional de Oceanografía. Ensenada, B.C. 11 p.
- Sánchez, R. M. 1963. Datos Relativos a los Manglares de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 12 (1-4): 61-72.
- Sarukhán, K. J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México. En: Pennington, T.D. y J. Sarukhán. Manual para la identificación de los principales arboles tropicales de México. INIF y FAO. México.
- Savage, T. 1972. Florida mangroves as shoreline stabilizers. Professional Papers Series. No. 19. Florida Department of Natural Resources. Marine Research Laboratory. St. Petersburg, Florida.
- Schaeffer-Novelli, Y. y G. Cintrón. 1986. Guía para estudio de áreas de manguézal. Estrutura, função e flora. Caribbean Ecological Research. Bresil. 150 p.

- Scholander, P.F. 1968. How mangroves desalinate seawater. *Physiologia Plantarum*. 21: 258-268.
- Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. Hemmingsen y W. Garey. 1962. Salt Balance in Mangroves. *Plant Physiology*. 37: 722-729.
- Schwoerbel, J. 1975. *Métodos de Hidrobiología*. H. Blume Ediciones. España. 262 p.
- Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. 1984. Justificación de la propuesta del área natural protegida de la flora y fauna silvestre "Manglar-Zapotón". Delegación Chiapas.
- Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. 1986. Relación de especies que se aprovechan y las amenazadas de extinción en la zona de la Reserva Manglar-Zapotón. Delegación Chiapas.
- Shimwell, W. D. 1971. *The Description and Classification of Vegetation*. University of Washington Press. Biology Series. Great Britain. 322 p.
- Sneath, P. H. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman Co., San Francisco. U.S.A. 573 p.
- Solis, A. R., E. Díaz, G. Padilla y D. Auriolos. 1977. La distribución y significado de los iones en el sustrato de los manglares de Baja California. Resultados de las Investigaciones Biológicas, La Paz, B. C. S. pp. 125-170.
- Teas, H. 1979. Silviculture with saline water. pp: 117-161. En: A Hollaender (Ed.). *The biosaline concept*. Plenum Publ. Corp.
- Thom, B. G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology: Tabasco, México. *Journal of Ecology* 55 (2): 301-343.

- Thom, B. G. 1975. Mangrove ecology from a geomorphic viewpoint. pp: 469-481. En: Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Vol. II. Oct. 8-11. Honolulu, Hawaii.
- Tomlinson, P. B. 1986. The botany of mangroves. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press. U.S.A. 413 p.
- Valiente, B. A. 1984. Análisis de la vegetación de la región de Gómez Farías, Tamps. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 87 p.
- Vázquez-Yánes, C. 1971. La vegetación de la laguna de Mandinga, Veracruz. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica. 42 (1): 49-94.
- Walsh, G.E., 1974. Mangroves: a review. pp: 51-174. En: R. Reimhold y W. Queen (Eds.). Ecology of halophytes. Academic Press, New York.
- Whittaker, H. R. 1973 (Ed.). Ordination and classification of communities. Dr. W. Junk b.v. Publishers. The Hague. The Netherlands. 737 p.