



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DOMINANCIA EN MANGLARES
MEDIADA POR TASAS
DIFERENCIALES DE CRECIMIENTO
Y PRODUCCIÓN PRIMARIA EN
ALVARADO, VERACRUZ

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

JAZMÍN ADRIANA ARGÜELLO VELÁZQUEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. ANTONIO LOT HELGUERAS

COMITÉ TUTOR: Dr. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
M. en C. JOSÉ PEDRO RAMÍREZ GARCÍA ARMORA

MÉXICO, D.F.

JULIO, 2012



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.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de mayo de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **ARGÜELLO VELÁZQUEZ JAZMÍN ADRIANA** con número de cuenta **509021270** con la tesis titulada **"Dominancia en manglares mediada por tasas diferenciales de crecimiento y producción primaria en Alvarado, Veracruz"**, realizada bajo la dirección del **DR. ANTONIO LOT HELGUERAS**:

Presidente: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Vocal: DR. FRANCISCO JAVIER FLORES VERDUGO
Secretario: DRA. PATRICIA MORENO CASASOLA BARCELÓ
Suplente: DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ PORTILLO GUZMÁN
Suplente: M. EN C. JOSÉ PEDRO RAMÍREZ GARCÍA ARMORA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de junio de 2012.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Mis más sinceros agradecimientos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme esta formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado.

A los miembros del Comité Tutorial:

Dr. Antonio Lot Helgueras

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

M. en C. José Pedro Ramírez García Armora

Dedicatoria

A ti por tu amor, tu paz, tus cuidados, tu ejemplo, pero sobre todo por tu sangre. Este trabajo y mi vida son por ti y para ti. "Consumado es".

A toda mi familia simplemente porque la amo.

A Adrián porque a su lado se potencializaron todos, pero todos, mis recursos y las que no eran habilidades fueron hechas.

A Michel por el tiempo que le he robado que, aunque sé que no podrá ser compensado ni dedicándole mi vida entera, también sé que todas las cosas nos ayudan para bien. Este logro es parte de tu herencia.

A mi papá porque sé que la guardará celosamente.

A mi mamá por su esfuerzo para compensarme.

A Sandra y a Mario nomás porque sé que siempre están conmigo, "almas que jamás dividirá la realidad".

A Braulio y a Mariana porque espero ser un buen ejemplo.

A Ángel, Fide, Oscar, Omar y Erika porque también les toco padecer por mis aventuras académicas.

Y a todos los que contribuyeron para la realización de este trabajo:

A Pedro por sus consejos, insistentes preguntas y comentarios, y por el tiempo dedicado a mi trabajo. Al Dr. Antonio por el espacio, el tiempo y todos los recursos disponibles de su persona y del Laboratorio de Vegetación Acuática. Al Dr. Jorge Meave porque con sus comentarios me ayudó a encauzar mi trabajo.

A los miembros del jurado: Dra. Patricia Moreno-Casasola, Dr. Jorge López-Portillo y Dr. Francisco Flores-Verdugo por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo, por sus correcciones, observaciones y sugerencias.

A mis compañeras del laboratorio de Vegetación Acuática del Instituto de Biología: Irina Llamas Torres, Natalia Martínez y Julia Moreno que me facilitaron de diversas formas el trabajo de campo, y a Diego Ladrón de Guevara por seguirme la corriente; a los que no eran del laboratorio pero que contribuyeron, como Libertad Silva y Gisel Solano, y en especial a Gabriel Gutiérrez Granados por su disposición para aclarar mis dudas y revisar mi documento las mil veces que se lo pedí.

A los habitantes de la comunidad de Arbolillo en Alvarado, Veracruz por las facilidades y por todas las atenciones recibidas en las diversas salidas a campo, en particular a Doña Juana, a Pepencho, al Pigua, a Doña Hilda y a toda la familia Carmona por la comida, su hospitalidad y por hacer que el trabajo también fuera divertido, y otra vez por la comida.

Contenido

I. Introducción	1
1.1. Presentación del trabajo	1
1.2. Marco teórico	3
1.2.1 Estructura de la comunidad vegetal.....	3
1.2.2 Crecimiento	5
1.2.3 Producción primaria	6
1.3. Planteamiento del problema, objetivo e hipótesis	7
II. Sitio de estudio	9
2.1. Características hidrológicas.....	10
2.2. Características ecológicas	11
III. Métodos	12
3.1. Estructura de la comunidad de manglar	12
3.2. Crecimiento	13
3.3. Producción primaria neta foliar.....	15
3.4. Análisis estadísticos	17
IV. Resultados	19
4.1. Estructura de la comunidad de manglar	19
4.2. Crecimiento	21
4.2.1 Crecimiento de plántulas	21
4.2.2 Crecimiento de ramas.....	28
4.3. Producción primaria neta foliar.....	34
4.4. Relación de las tasas de crecimiento y la producción primaria con la dominancia.....	35
4.4.1 Relación entre las tasas de crecimiento y la dominancia	35
4.4.2 Relación ente la producción primaria foliar y la dominancia.....	40
V. Discusión	42
VI. Conclusiones	51
VII. Literatura citada	52

Índice de figuras y cuadros

a) Figuras

Figura 1. Ubicación del área y el sitio de estudio.	10
Figura 2. Representación diagramática del número de ramas terminales (líneas gruesas) en cuadros de 1m ² y de la estimación del número de ramas con base en el área de la cobertura de un árbol.	16
Figura 3. Distribución de frecuencias de las clases de altura por especie.	19
Figura 4. Distribución de frecuencias de las clases diamétricas por especie.	20
Figura 5. Tasas promedio anuales (a) y cuatrimestrales (b) de elongación del tallo (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm).	22
Figura 6. Elongación del tallo de las plántulas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de elongación del tallo de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.	23
Figura 7. Tasas promedio anuales (a) y cuatrimestrales (b) de producción de nudos (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm).	24
Figura 8. Producción de nudos de las plántulas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de producción de nudos de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.	25
Figura 9. Tasa promedio anual (a) y cuatrimestral (b) de producción foliar (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm). Las letras representan diferencias significativas.	26
Figura 10. Producción foliar de plántulas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de producción foliar y la línea punteada representa los datos brutos.	27
Figura 11. Tasas promedio anuales de elongación del tallo (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm). Las letras representan diferencias significativas.	28
Figura 12. Elongación del tallo de ramas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de elongación del tallo de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.	29
Figura 13. Tasa promedio anual de producción de nudos (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm). Las letras representan diferencias significativas.	30
Figura 14. Producción de nudos de ramas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas de producción de nudos de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.	31
Figura 15. Tasa promedio anual de producción foliar (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm). Las letras representas diferencias significativas.	32

Figura 16. Producción foliar de las ramas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de producción foliar de cada especie y la línea punteada representan los datos brutos.....	33
Figura 17. Producción primaria foliar (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm). Las letras representan diferencias significativas.....	34
Figura 18. Producción primaria foliar (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm).	35
Figura 19. Dominancia en función de la tasa de elongación del tallo (a, b), de producción de nudos (c, d) y de producción foliar (e, f) de plántulas.	36
Figura 20. Dominancia en función de la tasa de elongación del tallo de ramas de tres especies de mangle.	37
Figura 21. Dominancia en función de la tasa de producción de nudos de ramas de <i>Avicennia germinans</i> (Ag), <i>Laguncularia racemosa</i> (Lr) y <i>Rhizophora mangle</i> (Rm).	38
Figura 22. Dominancia en función de la producción foliar de ramas de tres especies de mangle. ..	39
Figura 23. Dominancia en función de la tasa de producción primaria foliar de plántulas.	40
Figura 24. Dominancia en función de la producción primaria foliar de ramas de tres especies de mangle.	41

b) Cuadros

Cuadro 1. Variables estructurales de las tres especies de manglar que se encuentran en Arbolillo, Alvarado, Veracruz. Las letras en superíndice representan diferencias significativas entre las especies. Los valores más altos se encuentran en negritas.	21
Cuadro 2. Elongación del tallo de plántulas de especies de mangle en diferentes áreas geográficas.	46
Cuadro 3. Producción de nudos de plántulas de especies de mangle en diferentes áreas geográficas.	47
Cuadro 4. Producción primaria foliar basada en captura de hojarasca (excepto los datos de este estudio) de manglares en diferentes áreas geográficas.....	49

Resumen

En este trabajo se analizaron los factores bióticos como el crecimiento y la producción primaria y su repercusión en la dominancia de las especies de manglar. El objetivo general de esta tesis fue determinar las tasas crecimiento y la producción primaria neta foliar de tres especies de mangle, y analizar su relación con la dominancia en un sitio sujeto a perturbación antropogénica por el pastoreo y la tala. Los resultados de la estructura de la comunidad, en cuadros de muestreo, revelaron que *Laguncularia racemosa* es la especie dominante. Las variables de crecimiento, elongación del tallo, producción de nudos y producción foliar obtenidas por el método de marcaje, indicaron la mayor tasa de elongación del tallo y la mayor producción de nudos en las ramas de *L. racemosa*, la mayor producción foliar se presentó en plántulas y ramas de *Rhizophora mangle* por el tamaño de sus hojas. La producción primaria neta foliar, obtenida también con el método de marcaje, fue mayor en plántulas de *Avicennia germinans* y en ramas de *L. racemosa* debido a su respectiva densidad en plántulas y árboles. Las tasas de crecimiento y la producción primaria foliar no tienen una relación significativa con la dominancia de las especies en la comunidad de manglar analizada.

Abstract

This paper explores the biotic factors such as growth and primary production and its impact on the dominance of mangrove species. The general objective of this thesis was to determine growth rates and net leaf production of three mangrove species and to analyze its relationship with mangrove community dominance in site affected by human activities. The mangrove community structure, sampled in plots, indicates that *Laguncularia racemosa* is the dominant species. The growth variables, stem elongation, node production and leaf production measured by a marking method, indicated that greatest stem elongation rate and node production corresponded to *L. racemosa* branches, and that there was greater leaf production in *Rhizophora mangle* seedlings and branches by the size of its leaves. The seedlings of *Avicennia germinans* and the branches of *L. racemosa* had the greatest leaf primary production due to their higher density. Growth rates and leaf primary production have no significant relationship with the dominance of the species in the mangrove community analyzed.

I. Introducción

1.1. Presentación del trabajo

La determinación de los procesos y los factores que influyen sobre la estructura de las comunidades es un tema central en el estudio de la ecología vegetal. Una comunidad biológica está integrada por numerosas especies con diferentes tipos de interacciones entre ellas, y aunque el primer paso para conocerla consiste en describirla a través de su composición de especies, un listado no es suficiente para poder entender su funcionamiento; para ello es necesario conocer cómo las especies contribuyen a la estructura de la comunidad (Whittaker, 1975).

Los manglares son comunidades vegetales de las zonas costeras tropicales (Lugo y Snedaker, 1974). De acuerdo con Tomlinson (1986), las especies estrictas de manglar se caracterizan por su alta adaptabilidad al ecotono influenciado por las mareas, han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas que les permiten colonizar suelos salinos, inundados y frecuentemente reducidos; dichas especies crecen en áreas sujetas a rápidos cambios geomórficos (Cintrón-Molero y Schaeffer-Novelli, 1992).

Numerosos procesos están involucrados en estructurar las comunidades de manglar. Algunos se describen como procesos determinísticos, entre los que se encuentran las interacciones y los factores geomorfológicos, topográficos e hidrológicos. Por otro lado se encuentran los procesos azarosos como los disturbios. Todos se consideran importantes porque contribuyen de diversas formas en la definición de la estructura de estas comunidades (Begon *et al.*, 1999; Smith y Smith, 2004; Gurevitch *et al.*, 2006).

La influencia de los factores abióticos sobre la estructura de la comunidad se ha demostrado en diversos estudios (Pool *et al.*, 1977; Dunson y Travis, 1991; Jiménez, 1999;

Cushman y Wallin, 2002, Rondon-Suárez y Petrere-Júnior, 2007). Por ejemplo, en los manglares la geomorfología de la región costera, junto con procesos geofísicos, controlan los patrones básicos de la estructura de estas comunidades y su funcionamiento (Thom, 1984).

La combinación de atributos fisiográficos y estructurales de los humedales, junto con la topografía y la hidrología, fueron utilizados para desarrollar el sistema de clasificación de manglares de Lugo y Snedaker (1974). La estructura y la fisonomía de los tipos de bosques de manglar se encuentran determinadas por los patrones locales de marea, el drenaje de la superficie del terreno, las características del suelo y las interacciones biológicas. Estas últimas han sido poco estudiadas, sólo Rabinowitz (1978), Ball (1980), Smith III (1987) y Walters (2005) explican la distribución de las especies de manglar basados en factores bióticos. Por lo tanto, hacen falta estudios que resalten la importancia de factores como el crecimiento y la producción primaria en las propiedades de la estructura del bosque como la dominancia.

Los atributos fisiológicos como las tasas de crecimiento tienen un papel crítico en el desarrollo de la estructura de los bosques de manglar, ya que estos atributos determinan cómo cada especie responde a su ambiente e interactúa con otras (Ball, 2002). Por lo tanto, es importante estudiar las características de crecimiento de las plantas.

La productividad primaria también puede afectar la estructura de la comunidad en una variedad de formas. Aunque se sospecha que ésta contribuye a los patrones de riqueza de especies de plantas, aún hacen falta datos concluyentes (Gillman y Wright, 2006). También se ha planteado que existe una relación entre la fisonomía y la producción primaria. Así, una comunidad con tasas altas de producción primaria puede tener una biomasa total grande y una mayor altura por el tamaño de los individuos que la componen (Gurevitch *et al.*, 2006). A pesar

de la lógica que subyace en esta relación es necesario probarla cuantitativamente y entender de qué forma la productividad influye sobre la estructura de las comunidades.

1.2 Marco teórico

1.2.1 Estructura de la comunidad vegetal

Para determinar los procesos responsables de la estructuración de las comunidades vegetales, se requiere de la descripción cuantitativa de las mismas ya que de esta forma es posible compararlas. Las comunidades vegetales presentan dos conjuntos de propiedades: el primero tiene que ver con la riqueza y la diversidad *i.e.*, la estructura biológica, el número de especies y su abundancia relativa. El segundo se refiere a la fisonomía *i.e.*, la estructura física, la forma de una comunidad. La fisonomía indica las adaptaciones de las especies a las condiciones ambientales y es posible inferir sobre los factores ambientales y las interacciones que conforman a las comunidades (Gurevitch *et al.*, 2006)

La estructura de las comunidades de manglar se ha explicado con base en la interacción de los factores abióticos que imperan en las zonas costeras y en los disturbios que alteran esos factores. Estas comunidades presentan grandes variaciones regionales y locales en sus características estructurales, las cuales están influenciadas por diversos componentes como la dinámica mareal, la calidad del agua, la cantidad de agua dulce, los nutrimentos, el hidroperiodo, la intensidad de los huracanes, la sequía, la acumulación de sal y el congelamiento (Pool *et al.*, 1977; Odum *et al.*, 1982; Cintrón y Schaeffer-Novelli, 1983; Duke y Pinzón, 1992). Los disturbios naturales son un componente cíclico que determina las características del manglar; por lo tanto, están adaptadas a esos eventos y tienen la capacidad de recuperarse rápidamente dependiendo de la intensidad y del tipo de bosque. Cuando los disturbios en zonas de manglar

son inducidos por el hombre la recuperación de estos bosques es lenta porque generalmente las alteraciones humanas tienen una frecuencia y una intensidad altas (Jimenez *et al.*, 1985). Algunos ejemplos dramáticos son: el aclareo de estas zonas para la creación de estanques para la acuicultura, de los cuales la recuperación no solo es lenta sino que puede ser imposible. En segundo lugar están las alteraciones de la hidrología que pueden causar cambios graduales pero irreversibles en la composición de especies (Hauff *et al.*, 2006).

Un atributo importante en la estructura de la comunidad es la dominancia. Ésta se define como el control sobre las condiciones ambientales impuesto por el número, la densidad o la forma de crecimiento de una o más especies que influye sobre las especies asociadas (Bormann y Likens, 1994). Se dice que una especie domina cuando afecta la composición y la forma de la comunidad. El término “dominante” implica superioridad competitiva y en las comunidades vegetales los organismos dominantes no siempre son los más numerosos sino los que poseen una mayor biomasa (Smith y Smith, 2004).

En cuanto a los factores bióticos que influyen sobre la dominancia de las especies de mangle, Ball (1980) encontró en Florida que *Laguncularia racemosa* puede dominar por encima y por debajo del nivel de pleamar media en ausencia de *Rhizophora mangle*, y concluye que la dominancia de cualquiera de las dos especies está determinada por la competencia. Por otro lado, Smith III (1987) encontró una relación inversa entre la dominancia de las especies en el dosel y la intensidad de depredación en sus propágulos, con lo que sugiere que la depredación tiene un papel significativo en la dominancia de las especies. Walters (2005) resaltó la importancia de la tala a pequeña escala como un factor biótico que afecta la dominancia. Encontró que el área basal

y la altura son significativamente menores en un bosque talado en comparación con un bosque no talado.

1.2.2 Crecimiento

El crecimiento y la reproducción de los individuos son componentes críticos del crecimiento de las poblaciones (Gurevitch *et al.*, 2006). El crecimiento de las plantas está relacionado con la interacción entre el genoma, las condiciones locales y las interacciones con otras plantas y animales (Berger y Hildenbrand, 2003). Por lo tanto, las plantas exhiben respuestas de crecimiento particulares de su especie con respecto a la variación en los factores ambientales y a la competencia y la depredación (Gurevitch *et al.*, 2006). Debido a que las especies que conforman los manglares pertenecen a diferentes grupos taxonómicos, presentan diferencias en cuanto a su morfología, fenología, fisiología, sus adaptaciones al hábitat intermareal y en sus tasas de crecimiento (Grime y Hunt, 1975; Tomlinson, 1986; McKee, 1995). En los manglares el crecimiento se encuentra determinado por la disponibilidad de luz y nutrientes, y la sensibilidad de cada especie a factores físico-químicos (McKee, 1995; Padilla *et al.*, 2004) lo que puede favorecer el crecimiento de alguna de ellas y determinar su dominancia.

La variación interespecífica del crecimiento es uno de los factores clave que subyace la dinámica sucesional de los bosques, ya que puede producir la dominancia de una especie en particular (Palik y Pregitzer, 1993; Gurevitch *et al.*, 2006). Kobe (1996) identificó que las tasas de crecimiento diferenciales entre especies tienen efectos sustanciales sobre la estructura del bosque y pueden originar la especie dominante en el dosel.

1.2.3 Producción primaria

La producción primaria corresponde a la síntesis de materia orgánica realizada por los organismos autótrofos medida por unidad de tiempo (Barreiro y Signoret, 1999). La energía que queda después de la respiración y que es almacenada en forma de materia orgánica se define como producción primaria neta. Ésta es una función de la tasa total de fotosíntesis (captura de energía) y del área total de superficie de las hojas que están fotosintetizando (Smith y Smith, 2004). Clark *et al.* (2001) la definen como el total de materia orgánica nueva producida durante un intervalo específico. Tiene dos componentes que pueden ser cuantificados en el campo: la cantidad de materia orgánica nueva retenida por las plantas al final de un intervalo, como los incrementos netos de biomasa subterránea y superficial; y la cantidad de materia orgánica que se produjo y se perdió por las plantas durante el mismo intervalo, como los materiales que se pierden en forma de hojarasca, depredación, muerte, exudados y exportaciones a simbioses.

Los bosques de manglar son, en general, de los más productivos del planeta (Lieth y Whittaker, 1975; Duarte y Cebrian, 1996). En estas comunidades se ha demostrado que los atributos funcionales como la producción primaria varían de la misma manera que los atributos estructurales en los mismos gradientes ambientales de la clasificación de Lugo y Snedaker (1974; Utrera-López y Moreno-Casasola, 2008). Pool *et al.* (1975) hipotetizaron que la tasa de producción primaria es una función del recambio de agua dentro del bosque de manglar al igual que el desarrollo estructural de este. Twilley *et al.* (1986) encontraron que la producción primaria neta tiene el mismo patrón que se presenta en el desarrollo estructural de los tipos de bosque, el bosque ribereño tiene una mayor producción de hojarasca seguido por los bosques de borde, de cuenca y enanos. Si se observa el mismo patrón en el desarrollo estructural y los atributos

funcionales, es probable que exista una relación directa entre la dominancia y la producción neta foliar de las especies en un tipo de bosque (Cintrón y Schaeffer-Novelli, 1983).

1.3 Planteamiento del problema, objetivo e hipótesis

En los manglares los factores ambientales contribuyen en la determinación de la dominancia de las especies (Saenger, 2002) y en el grado de desarrollo estructural (Odum *et al.*, 1982; Pool *et al.*, 1977). Los disturbios también afectan la composición y la estructura de estas comunidades causando mortalidad y cambiando las condiciones físicas y químicas para la regeneración (Hauff *et al.*, 2006; Hillebrand *et al.*, 2008). En zonas que están bajo la influencia de actividades humanas el desarrollo estructural de la comunidad es menor y la dominancia la presenta *Laguncularia racemosa* (Cavalcanti *et al.*, 2009). *Laguncularia racemosa* está considerada como una especie intolerante a la sombra (Ball, 1980) que caracteriza estadios de sucesión secundaria, y que coloniza y crece rápidamente en claros formados por disturbios humanos (Saenger 2002); esta especie es capaz de cambiar su asignación de recursos e invertir biomasa para la elongación del tallo y el aumento del área fotosintética cuando los niveles de luz y nutrientes son altos (McKee, 1995). Es probable que su rápido crecimiento y su producción alta estén relacionados con una mayor dominancia de esta especie en sitios perturbados, ya que se ha reportado que tiene un crecimiento 30 veces mayor en los árboles que han sido podados en comparación con árboles sin podar (Pulver, 1976), y que crece hasta cuatro veces más rápido que *Avicennia germinans* en sitios talados (Weaver, 1979). En este trabajo se evaluó la relación que existe entre algunos factores bióticos, como las tasas de crecimiento y la producción primaria de las especies que componen un bosque de manglar, con la estructura de éste, particularmente con la dominancia.

El objetivo general del presente trabajo fue determinar las tasas de crecimiento y la producción primaria foliar de tres especies de mangle y analizar su relación con la dominancia en un sitio sujeto a perturbación antropogénica por el pastoreo y la tala. De éste se derivan los siguientes objetivos particulares: (1) describir la estructura del bosque de manglar, (2) determinar las tasas de crecimiento y producción primaria de las especies de mangle, y (3) estudiar la relación entre las tasas de crecimiento y producción primaria de las especies con su dominancia.

Las hipótesis planteadas son: (1) las tasas de crecimiento y la producción primaria de las especies están directamente relacionadas con su dominancia y (2) *L. racemosa* tendrá mayores tasas de crecimiento, producción primaria neta foliar y dominancia.

II. Sitio de estudio

El sitio de estudio se ubicó a partir de las coordenadas 18° 48' 54.5"N y 95° 50' 37.9"O en la comunidad de Arbolillo que pertenece al Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. Este último se ubica en la planicie costera del área central del estado de Veracruz, entre las coordenadas 18° 43' y 18° 52' de latitud norte y 95° 42' y 95° 57' de longitud oeste. Está formado principalmente por las lagunas de Alvarado, Buen País, Camaronera y Tlaxicoyan, aunque presenta un gran número de otros cuerpos acuáticos pequeños y zonas inundables (Figura 1). Es una depresión marginal de origen tectónico. Su forma y batimetría están modificadas generalmente por la presencia de deltas lagunares y la formación de sub-lagunas (Contreras-Espinosa, 1993). Tiene una superficie aproximada de 11 800 ha (Contreras-Espinosa, 1993; Moreno-Casasola *et al.*, 2002). Es un humedal de importancia internacional ya que en el año 2004 fue nombrado sitio Ramsar (Ramsar, 2011).

La zona donde se ubica este sistema posee un clima cálido húmedo del tipo Aw²(i) (García, 1964). Con una temperatura que oscila entre los 25.5°C y 31.0°C (Contreras-Espinosa, 1993). Tiene un marcado patrón estacional ya que la temporada de lluvias es de junio a septiembre, la de nortes es de octubre a febrero y la estación seca es de marzo a junio (García, 1964).

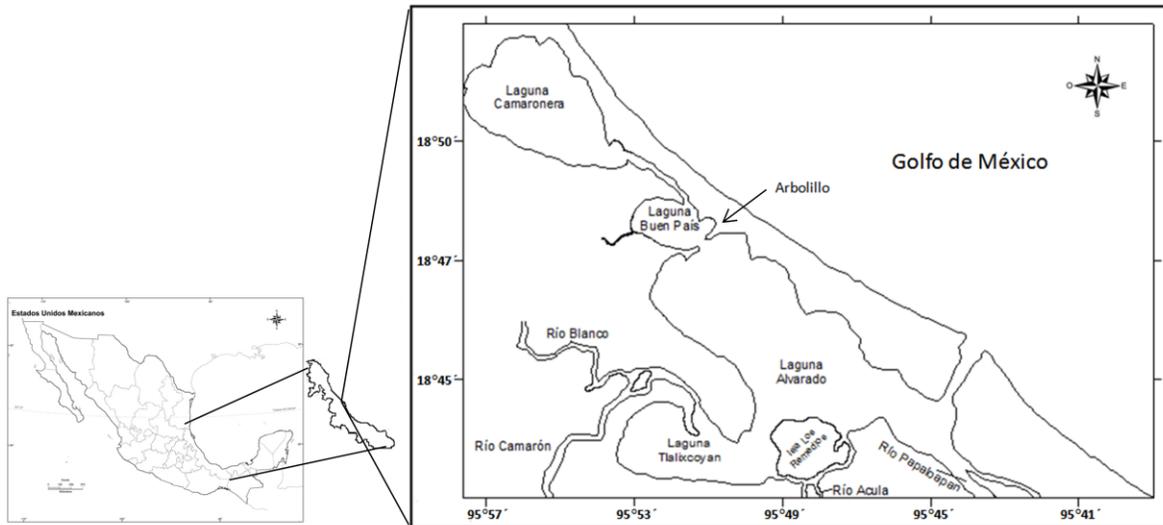


Figura 1. Ubicación del área y el sitio de estudio.

2.1 Características hidrológicas

El Sistema Lagunar de Alvarado recibe el aporte del río Papaloapan así como de otros sistemas fluviales importantes asociados a la Región Hidrológica 28. Esto determina la presencia de pantanos dulceacuícolas muy productivos que son influenciados por la marea. La asociación del sistema lagunar con el río Papaloapan tiene la particularidad de vencer las barreras provocadas por la marea y tener un balance de gasto positivo *i.e.*, el río siempre aporta agua a la laguna en un promedio diario aproximado de 40 millones de metros cúbicos (Moreno-Casasola *et al.*, 2002). Este sistema lagunar se comunica permanentemente con el mar a través de una amplia boca de aproximadamente 1.1 km de abertura.

En la época de secas, el sistema lagunar podría clasificarse como mesohalino (Sistema de Venecia, 1959, citado en Contreras-Espinosa, 1993). Al iniciarse la época de lluvias la salinidad desciende y el sistema es oligohalino. Presenta un mínimo de salinidad de 1.87 UPS y un máximo de 21.40 UPS (Contreras-Espinosa, 1993).

2.2 Características ecológicas

La vegetación más característica de este sistema lagunar es el manglar, con una extensión de 13,807 ha distribuidas sobre el margen de las lagunas que componen dicho sistema (Rodríguez-Zúñiga, 2002; Vázquez-Lule, 2008). En algunas partes crecen pastos halófitos, palmeras y algunos árboles típicos de la selva inundable (*e.g. Pachira aquatica* y *Lonchocarpus luteomaculatus*). En la época de lluvias el lirio acuático (*Eichornia crassipes*) invade el sistema lagunar. La vegetación sumergida está dominada fundamentalmente por *Ruppia maritima*, la cual forma algunas praderas pequeñas.

El manglar en el sitio de estudio es de borde, según la clasificación de Lugo y Snedaker (1974). Las especies que lo conforman son *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle* y *Conocarpus erectus* (Rodríguez-Zúñiga, 2002; Vázquez-Lule, 2008).

La vegetación en la zona de estudio se encuentra fuertemente sometida al pastoreo y a la tala a pequeña escala por parte de los habitantes (Vázquez-Lule, 2008), lo que ha provocado cambios en su estructura como la variación en la distribución de tamaños de los individuos, y diferencias en la dominancia y en la composición de especies (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2011).

III. Métodos

3.1 Estructura de la comunidad de manglar

La estructura del bosque se caracterizó con base en diez cuadros de muestreo de 10 m × 10 m. Los cuadros se trazaron en marzo de 2009 paralelos a la línea de costa, entre 20 y 30 m del margen de la laguna para que los factores ambientales como el periodo de inundación y la salinidad fueran homogéneos. Ello permitiría evitar un gradiente que pudiera determinar las diferencias buscadas entre las especies y encontrar individuos de las tres especies dentro de los cuadros. En cada cuadro se registró la especie, la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP), o por encima de la raíz más alta cuando era necesario, de cada árbol con un DAP ≥ 2.5 cm. Con los datos obtenidos se calculó la densidad, la frecuencia, la dominancia y el valor de importancia. Estos parámetros se determinaron de acuerdo con las siguientes fórmulas (Cox, 1978):

$$\text{Densidad} = \frac{\text{Número de individuos}}{\text{Área muestreada}}$$

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Densidad de una especie}}{\text{Densidad de todas las especies}} \times 100$$

$$\text{Frecuencia} = \frac{\text{Número de cuadros en los que se encontró la especie}}{\text{Número total de cuadros muestreados}}$$

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Frecuencia de una especie}}{\text{Suma de la frecuencia de todas las especies}} \times 100$$

$$\text{Dominancia} = \frac{\text{Área basal de una especie}}{\text{Área basal de todas las especies}}$$

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Área basal de una especie}}{\text{Área basal de todas las especies}} \times 100$$

Como en el campo el diámetro se mide en centímetros, para calcular el área basal en metros cuadrados de cada individuo se utilizó la siguiente ecuación, basada en las fórmulas para calcular el área del círculo y el radio:

$$\text{Área basal} = \pi \left(\frac{DAP}{200} \right)^2$$

El valor de importancia es un índice estructural de cada especie dentro de una comunidad. Es un valor relativo que integra la contribución de cada especie en la densidad, la dominancia y la frecuencia (Curtis y McIntosh, 1951), y se calcula de la siguiente manera:

$$\text{Valor de importancia} = \text{Densidad relativa} + \text{Dominancia relativa} + \text{Frecuencia relativa}$$

Para separar a los individuos en clases de alturas y diámetro en función del número de árboles registrados se utilizó la regla de Sturges, cuya fórmula es:

$$k = 1 + 3.322 (\log_{10} n)$$

donde k representa el número de intervalos de clase y n el número de valores en el conjunto de datos a agrupar (Daniel, 1990).

3.2 Crecimiento

El estudio de crecimiento se realizó utilizando tres variables: la elongación del tallo, la producción de nudos y la producción foliar en tres especies de mangle *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*. Se utilizaron estas tres variables porque *R. mangle* tiende a producir nudos aglomerados (*e.g.* 12 nudos en una longitud de 5

cm producidos en un periodo de uno a dos años) y las tasas de crecimiento medidas únicamente en términos de la elongación son poco convenientes (Gill y Tomlinson, 1971).

Las tasas anuales de estas variables se obtuvieron de plántulas y ramas marcadas. El marcaje se realizó en marzo de 2009, colocándoles en los entrenudos terminales una etiqueta numerada con la ayuda de un cincho, evitando ajustarlo demasiado para no dañarlas, en las plántulas con sólo un entrenudo se colocó la etiqueta en la base. En cada plántula y rama se midió bimestralmente la longitud y se contó el número de nudos producidos a partir de la marca hasta mayo del 2010 (Duarte *et al.*, 1999; Short y Duarte, 2001).

En cada uno de los cuadros de 10 m × 10 m se seleccionaron aproximadamente 10 ramas de tres árboles, uno de cada especie (341 ramas en total), que estuvieran al alcance de las manos con el fin de obtener una medición precisa. Gracias a la forma de algunos árboles se logró alcanzar algunas ramas que se encontraban por arriba de 3 m.

Dentro de los cuadros de 10 m × 10 m utilizados para el estudio de la estructura de la comunidad se trazaron cuadros de 2 m × 2 m donde se marcaron todas las plántulas presentes (516 plántulas).

La tasa promedio anual de elongación del tallo por especie se calculó dividiendo el incremento individual del tallo entre el número de observaciones en un año. La tasa promedio anual de producción de nudos se calculó dividiendo el número de nudos producidos por individuo entre el número de observaciones en un año (Patriquin, 1973). La tasa de producción foliar (P_f) se obtuvo multiplicando el número de hojas producidas por

individuo por el promedio de gramos de peso seco de hojas (Coulter *et al.*, 2001) con la siguiente ecuación.

$$P_f = tn \times 2 \times g PS_h$$

donde:

tn = tasa promedio anual de producción de nudos.

$g PS_h$ = gramos de peso seco promedio anual de hojas completamente desarrolladas.

Para obtener el número de hojas se multiplicó la tasa promedio anual de producción de nudos por dos debido a que en las especies de mangle estudiadas se produce un par de hojas en cada nodo. El peso seco de las hojas se obtuvo de muestras de 10 hojas maduras de cada especie tomadas de diferentes plantas en cada cuadro en las mismas fechas en las que se hicieron las mediciones, las hojas se secaron por cuatro días aproximadamente a 40°C y se pesaron en una balanza.

3.3 Producción primaria neta foliar

Para estimar la producción neta foliar se utilizó una modificación del método desarrollado por Coulter *et al.* (2001). El método consistió en utilizar los datos de producción foliar del apartado anterior y de densidad para calcular la producción por unidad de superficie.

Para estimar la producción primaria neta foliar (PP_f) de las plántulas de cada especie se utilizó la ecuación:

$$PP_f = P_f \times \text{densidad}$$

donde:

$$densidad = \text{número de plántulas m}^{-2}$$

Para estimar la producción primaria neta foliar en ramas se utilizó un cuadro de PVC de 1 m × 1 m donde se contaron bimestralmente las ramas terminales de diferentes árboles de cada especie, también se utilizó el área promedio de la cobertura de los árboles considerada como un elipse para estimar el número de ramas por el área de los arboles; para calcular esta última se midieron el diámetro mayor y menor de todos los árboles de cada cuadro de muestreo de 10 m × 10 m (Figura 2).

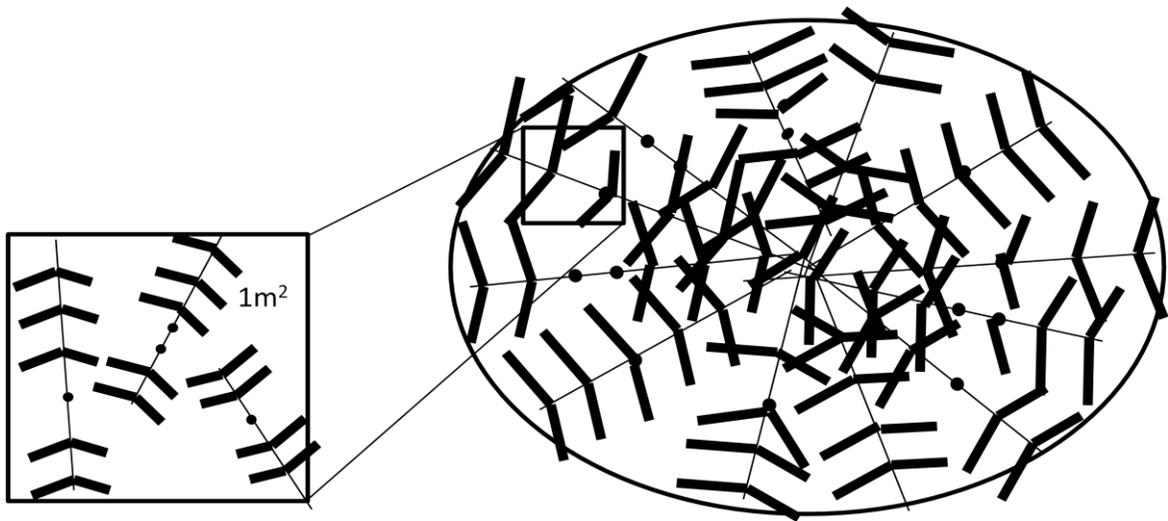


Figura 2. Representación diagramática del número de ramas terminales (líneas gruesas) en cuadros de 1 m² y de la estimación del número de ramas con base en el área de la cobertura de un árbol.

Para obtener la producción primaria foliar de las ramas de cada especie se utilizó la ecuación:

$$PP_f = P_f \times promedio_r \times área_c \times densidad$$

donde:

$promedio_r$ = promedio del número de ramas en 1 m².

$área_c$ = área promedio de la cobertura de los árboles de cada una de las especies.

$densidad$ = número de árboles m⁻²

3.4 Análisis estadísticos

Todos los datos tuvieron una distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk, $P < 0.05$), por lo tanto, se hicieron análisis de varianza de un factor para comparar la altura, el área basal, el crecimiento y la producción primaria foliar entre las tres especies de manglar. Cuando se detectaron diferencias significativas con $P < 0.05$, se hicieron comparaciones múltiples de medias con el fin de determinar qué grupos diferían entre sí utilizando la prueba de Tukey para muestras con tamaño desigual.

Para obtener la secuencia de las tasas de crecimiento de las tres especies a lo largo del año se utilizó una media móvil de dos periodos, cada periodo se consideró como la tasa de crecimiento de cada una de las tres variables calculada bimestralmente. La media móvil es una función matemática que cuando se aplica a los valores de una serie produce una nueva serie con características determinadas; en este caso, en la nueva serie se redujo la variabilidad que pudiera ser causada por factores que no son identificados entre dos periodos de medición (*e.g.* diferencias climáticas o disturbios; Duarte *et al.*, 1999). La media móvil se calculó para cada punto como un promedio de dos valores utilizando la fórmula:

$$m(x_t) = \frac{x_{t-1} + x_t}{2}$$

Para estudiar la relación entre el crecimiento y la producción primaria neta foliar de plántulas y ramas de cada una de las especies, y su dominancia se hicieron análisis de correlación utilizando los valores de cada especie en cada cuadro de muestreo.

IV. Resultados

4.1 Estructura de la comunidad de manglar

En total, en los diez cuadros se registraron 123 árboles con $DAP \geq 2.5$ cm a los cuales corresponde un área basal de 3.37 m^2 . Si se extrapolan los datos a una hectárea se obtiene que hay 1230 árboles con un área basal de $33.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. La altura promedio (\pm EE) fue de $7.15 (\pm 0.29)$ m y el DAP promedio fue de $13.57 (\pm 1.16)$ cm.

En cuanto a la estructura de la vegetación por altura la mayor frecuencia correspondió a las dos primeras clases (de 2.0-8.0 m) con porcentajes de 35 y 33%, respectivamente. Sólo 2% de los individuos corresponde a la clase de mayor talla (13.1-16.0 m), siendo *Avicennia germinans* la única especie que contribuyó a esa clase. *Rhizophora mangle* sólo apareció en las clases intermedias (Figura 3).

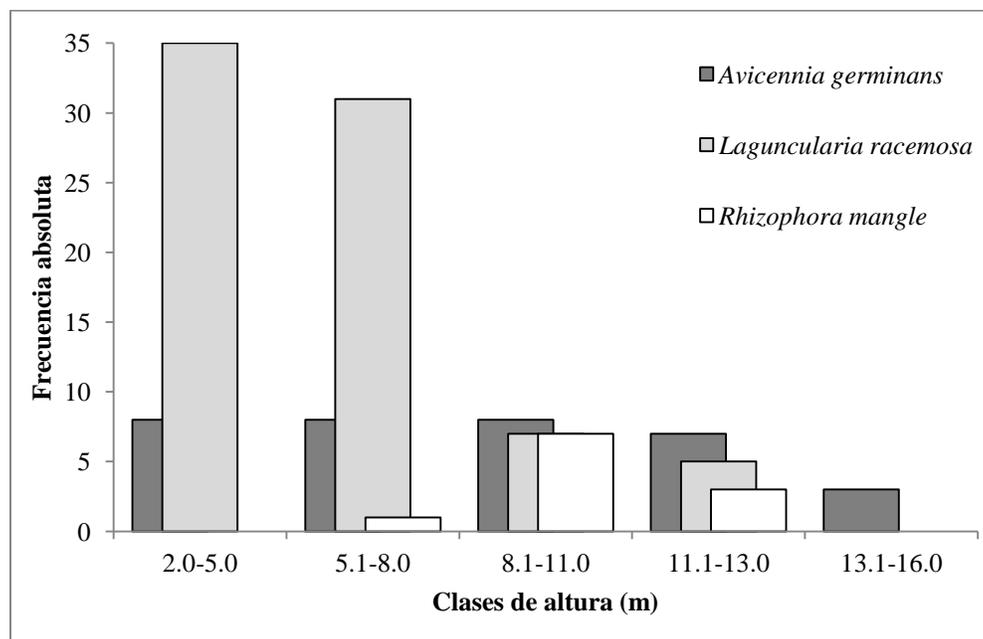


Figura 3. Distribución de frecuencias de las clases de altura por especie.

En el caso de la estructura diamétrica el mayor número de individuos correspondió a la clase de menor diámetro (de 2.5-12.5 cm), con un porcentaje de 59%. Solo 2% de los individuos correspondieron a la clase de mayor diámetro (> 42.5 cm), a la cual *Laguncularia racemosa* contribuyó con 67% y *A. germinans* con 33%. Al igual que en el caso de la estructura altimétrica, *R. mangle* sólo se encontró en las clases intermedias (Figura 4).

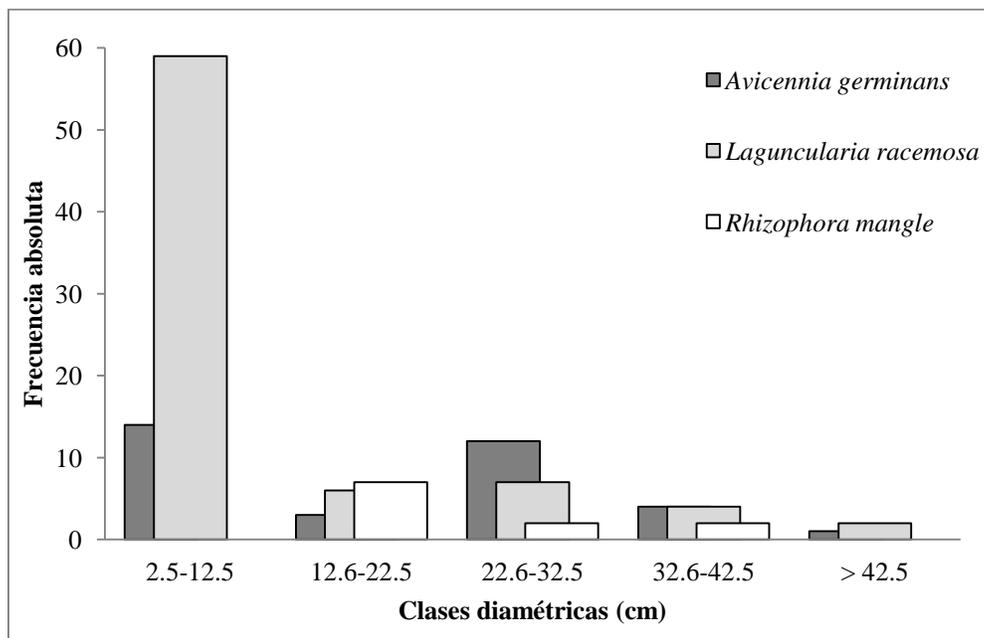


Figura 4. Distribución de frecuencias de las clases diamétricas por especie.

Se encontraron diferencias significativas en la altura de las tres especies ($F_{2, 120} = 15.145$, $p = 0.01$). También hubo diferencias significativas en el DAP de las tres especies ($F_{2, 120} = 10.192$, $p = 0.01$). *R. mangle* es la especie con los mayores promedios de altura y de DAP. *L. racemosa* es la especie con mayor valor de importancia debido a que se registró un mayor número de individuos y mayor área basal (Cuadro 1).

Cuadro 1. Variables estructurales de las tres especies de manglar que se encuentran en Arbolillo, Alvarado, Veracruz. Las letras en superíndice representan diferencias significativas entre las especies. Los valores más altos se encuentran en negritas.

Especie	Ind \geq 2.5cm 0.1 ha ⁻¹	Altura promedio (m)	DAP promedio (cm)	Área Basal (m ²) 0.1 ha ⁻¹ 1	Dom.	Frec. Rel.	Dens. Rel.	Dom. Rel.	VI
<i>Avicennia germinans</i>	34	8.60 ^a	18.75 ^a	1.35	0.40	34.61	28.00	40.22	102.83
<i>Laguncularia racemosa</i>	78	6.11 ^b	9.96 ^b	1.50	0.45	38.46	63.20	44.58	146.24
<i>Rhizophora mangle</i>	11	10.02^a	23.18^a	0.51	0.15	26.92	8.80	15.19	50.91
Total	123			3.37					

4.2 Crecimiento

4.2.1 Crecimiento de plántulas

Elongación del tallo. No hay diferencias significativas entre las tasas promedio anuales de elongación del tallo de *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* (Figura 5a). Debido a que el tamaño de la muestra se redujo a lo largo del año, se repitió el mismo análisis para la temporada mayo-septiembre. De acuerdo con este análisis, las diferencias en las tasas promedio en ese cuatrimestre tampoco fueron significativas. La tasa promedio cuatrimestral de elongación del tallo fue de alrededor de 6 cm en las tres especies (Figura 5b).

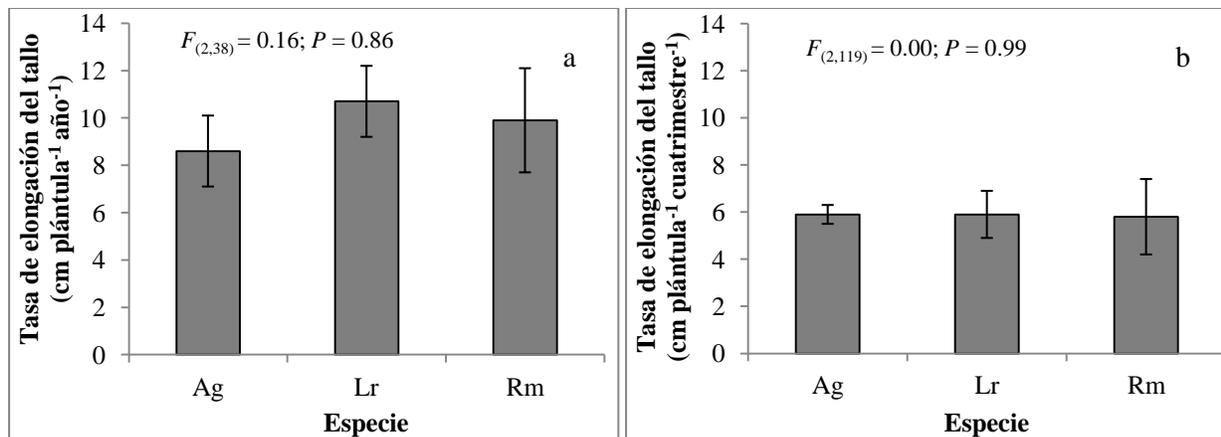


Figura 5. Tasas promedio anuales (a) y cuatrimestrales (b) de elongación del tallo (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm).

El crecimiento de *A. germinans* tuvo un pico máximo de 2.30 cm plántula⁻¹ bimestre⁻¹ en noviembre (Figura 6a) y *R. mangle* de 2.88 cm plántula⁻¹ bimestre⁻¹ en septiembre (Figura 6c) que disminuyen hacia el final del periodo de estudio. Por otro lado, *Laguncularia* mostró dos picos de crecimiento: uno en septiembre de 2.51 cm plántula⁻¹ bimestre⁻¹ y otro en enero de 2.72 cm plántula⁻¹ bimestre⁻¹, hasta llegar a un menor crecimiento al finalizar el periodo de estudio (Figura 6b).

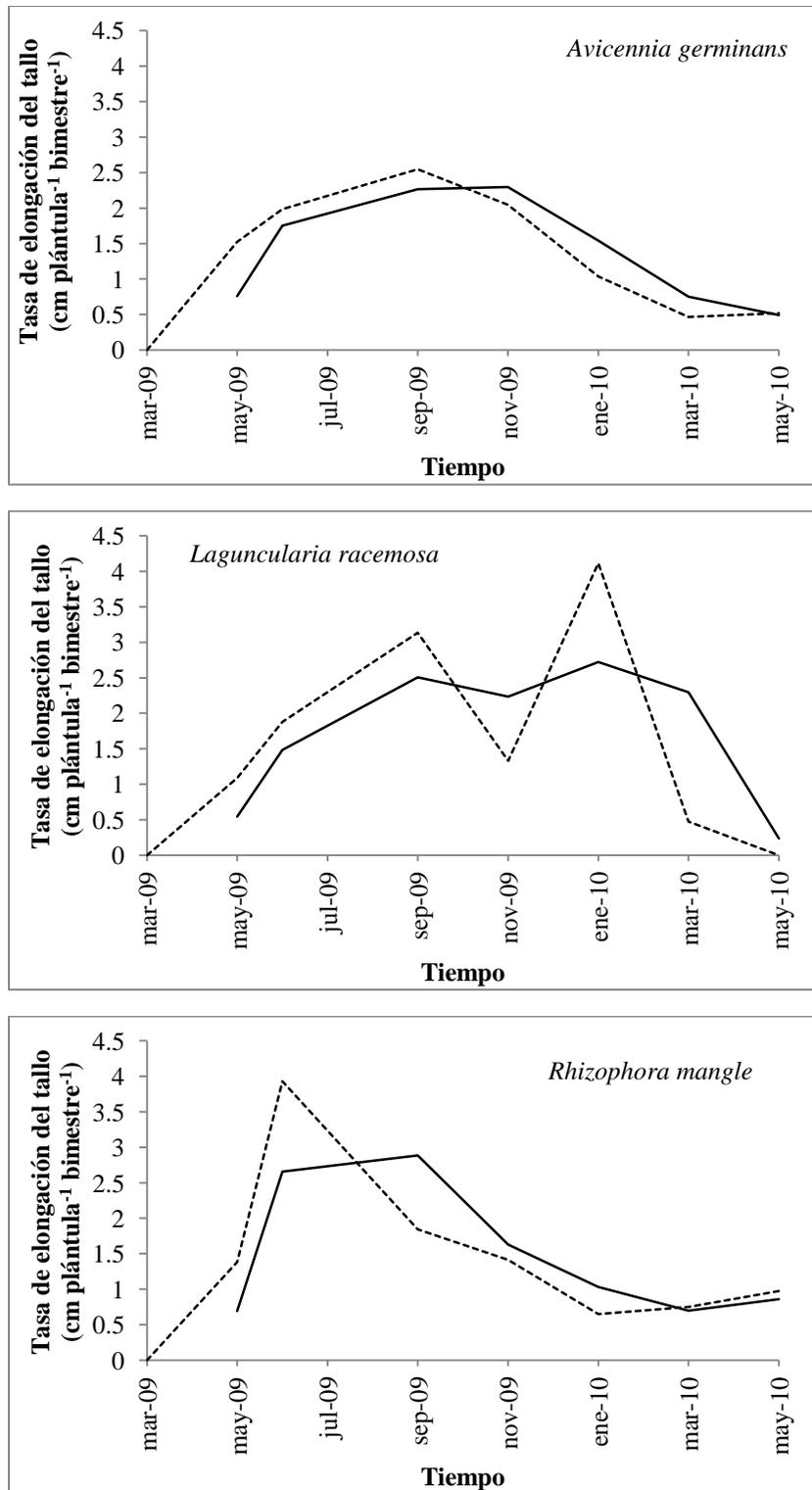


Figura 6. Elongación del tallo de las plántulas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de elongación del tallo de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.

Producción de nudos de plántulas. No se encontraron diferencias significativas entre las especies en cuanto a la tasa promedio anual de producción de nudos (Figura 7a) ni tampoco en la tasa promedio cuatrimestral (Figura 7b). La producción de nudos de las tres especies presentó picos en septiembre (Figura 8).

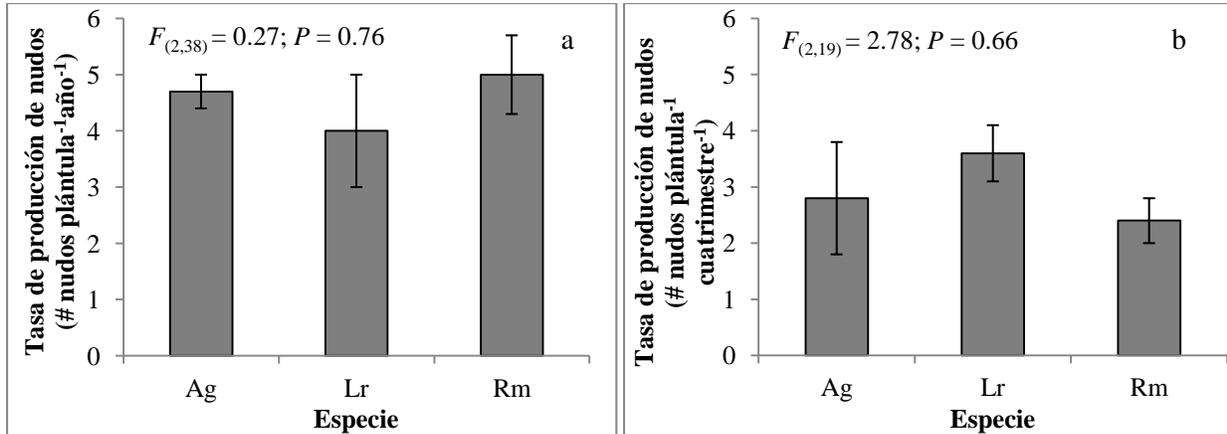


Figura 7. Tasas promedio anuales (a) y cuatrimestrales (b) de producción de nudos (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm).

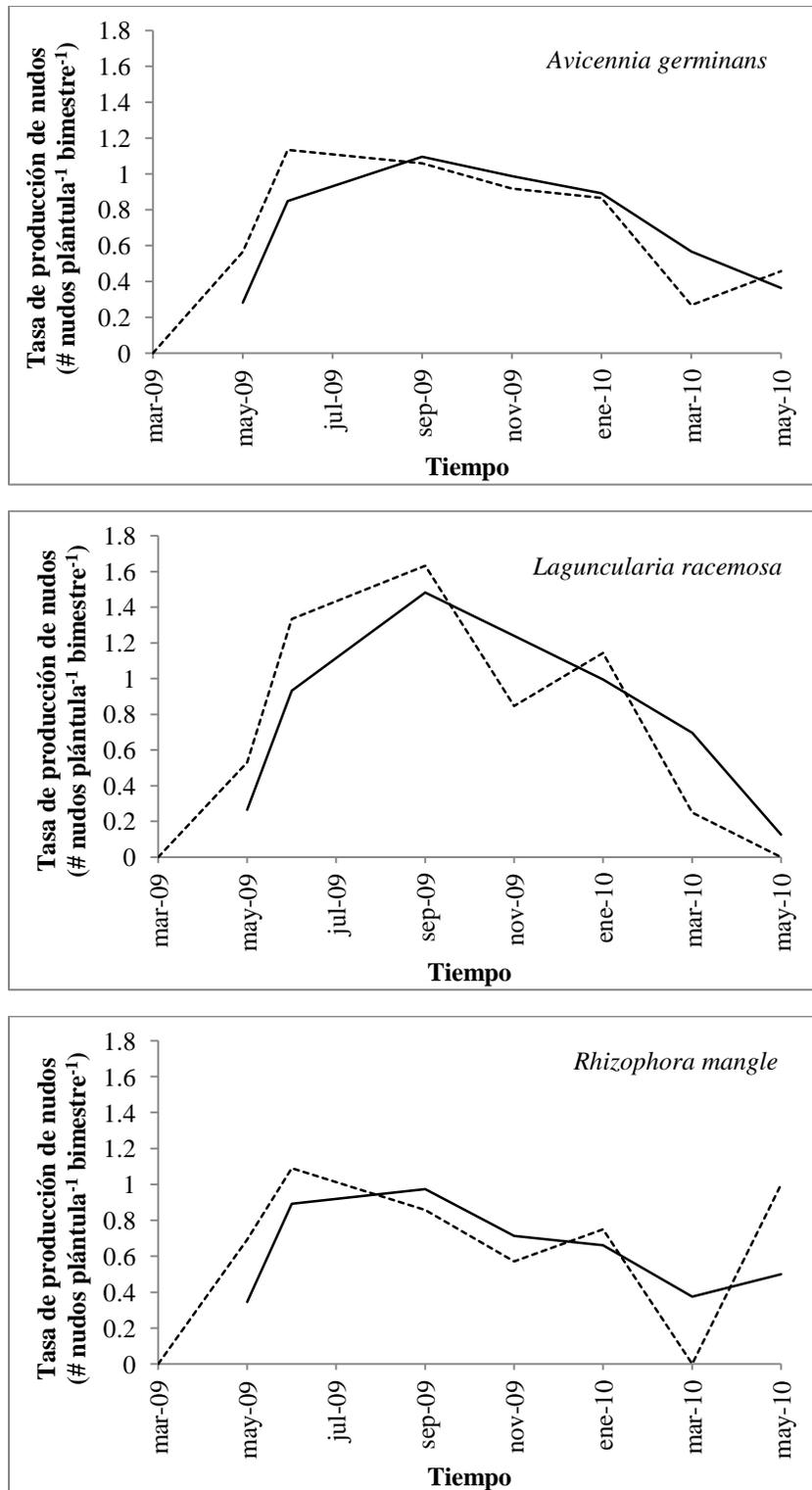


Figura 8. Producción de nudos de las plántulas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de producción de nudos de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.

Producción foliar de plántulas. La tasa promedio anual de producción de hojas de *Avicennia germinans* fue de 9.48 hojas plántula⁻¹ año⁻¹, con un peso promedio anual de 0.37 g, lo cual corresponde a una tasa promedio anual de producción foliar de 3.79 (± 0.22) g plántula⁻¹ año⁻¹. *Laguncularia racemosa* produjo 8.00 hojas plántula⁻¹ año⁻¹ con un peso promedio de 0.35 g; esto corresponde a una tasa promedio anual de producción foliar de 2.40 (± 0.60) g plántula⁻¹ año⁻¹. *Rhizophora mangle* produjo en promedio 10.00 hojas plántula⁻¹ año⁻¹ con un peso promedio de 0.92 g, lo cual corresponde a 9.00 (± 1.27) g plántula⁻¹ año⁻¹. Los análisis de varianza mostraron diferencias significativas en la tasa promedio anual de producción foliar (Figura 9a) y en la tasa promedio cuatrimestral de producción foliar por plántula (Figura 9b). En ambos casos las diferencias significativas se presentan entre *R. mangle* y las otras dos especies. Las secuencias de producción foliar presentaron picos en septiembre para *A. germinans* y junio para *L. racemosa* y *R. mangle* (Figura 10).

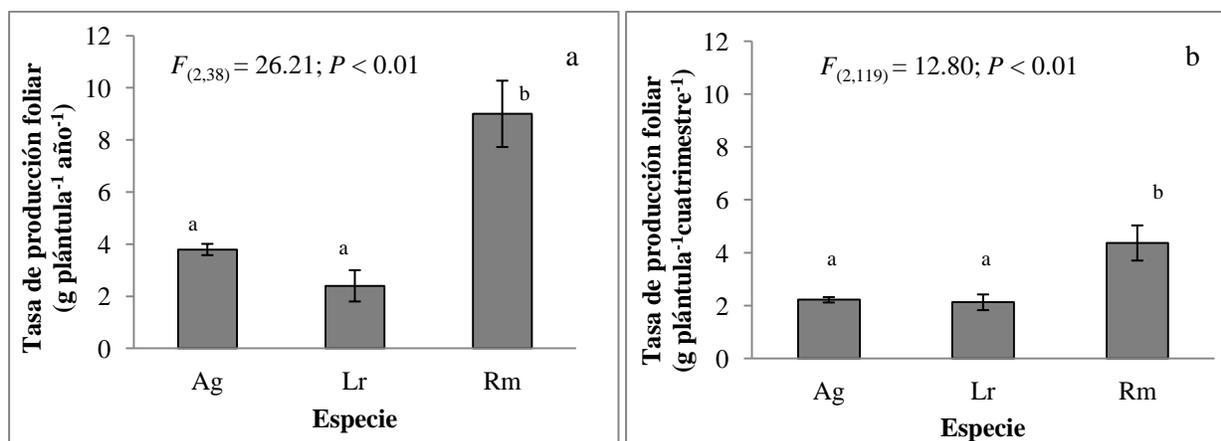


Figura 9. Tasa promedio anual (a) y cuatrimestral (b) de producción foliar (± EE) de plántulas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm). Las letras representan diferencias significativas.

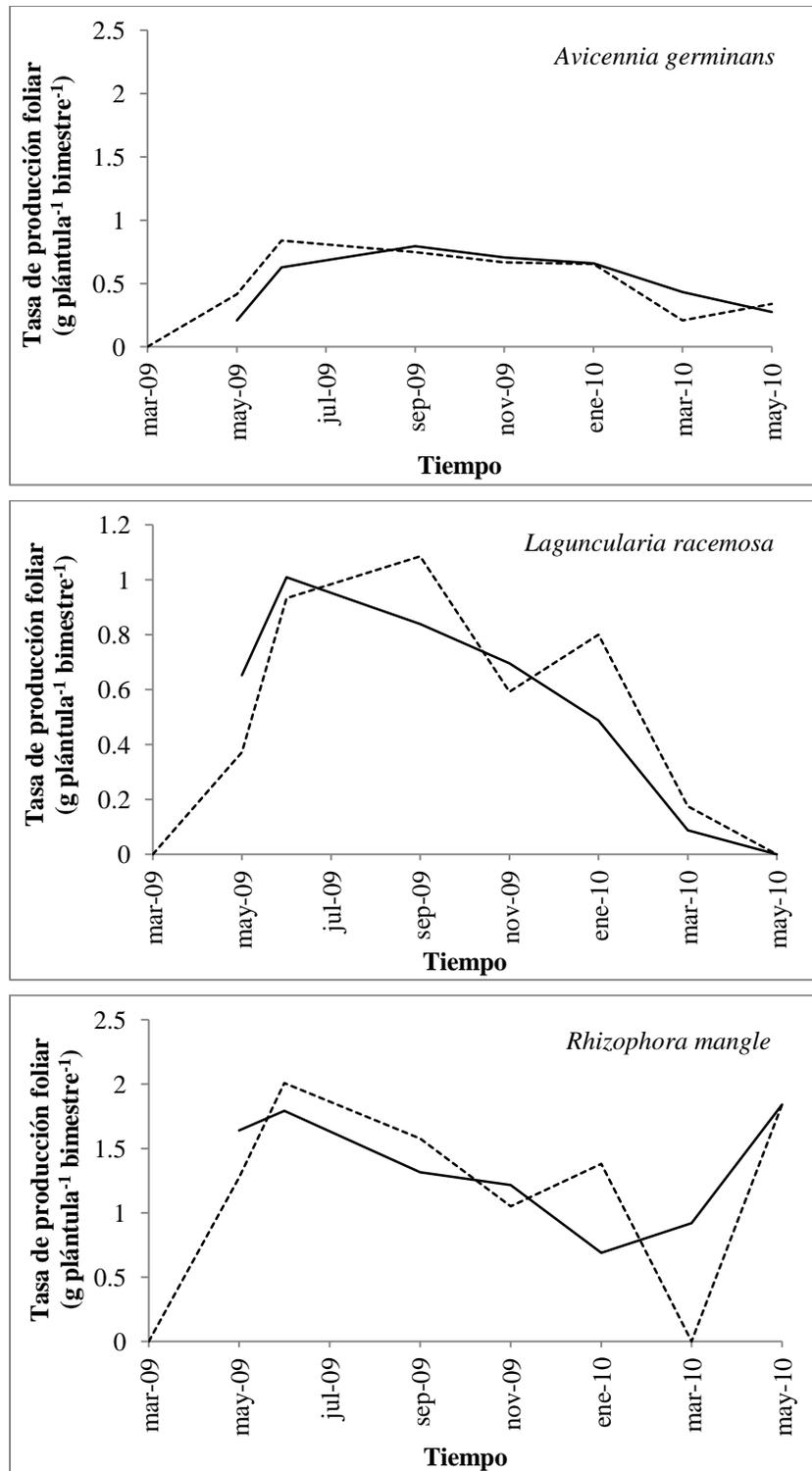


Figura 10. Producción foliar de plántulas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de producción foliar y la línea punteada representa los datos brutos.

4.2.2 Crecimiento de ramas

Elongación del tallo de ramas. La tasa promedio anual de elongación del tallo de las ramas de las tres especies presentó diferencias significativas. El crecimiento fue significativamente mayor en *Laguncularia racemosa* y menor en *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* (Figura 11). En la Figura 12 se observa que *L. racemosa* presenta dos picos, de junio a septiembre, mientras que el crecimiento de las otras dos especies presenta fluctuaciones mínimas y en todo el año no superó el 1.00 cm rama⁻¹ bimestre⁻¹.

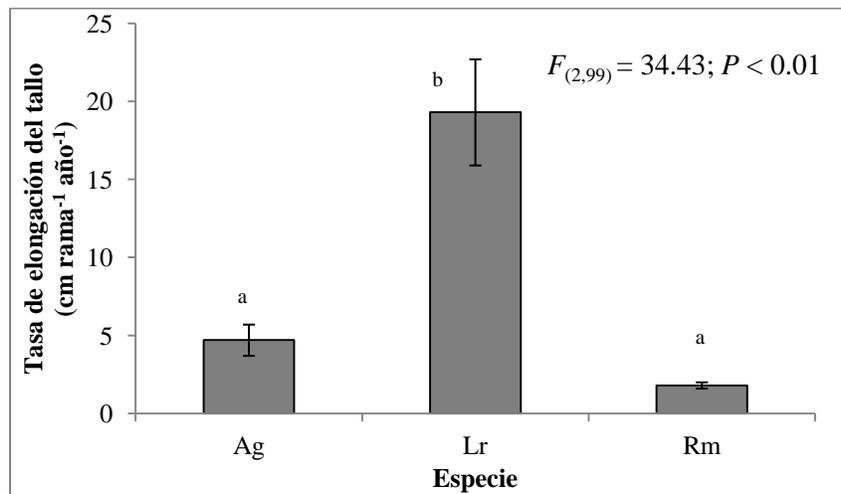


Figura 11. Tasas promedio anuales de elongación del tallo (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm). Las letras representan diferencias significativas.

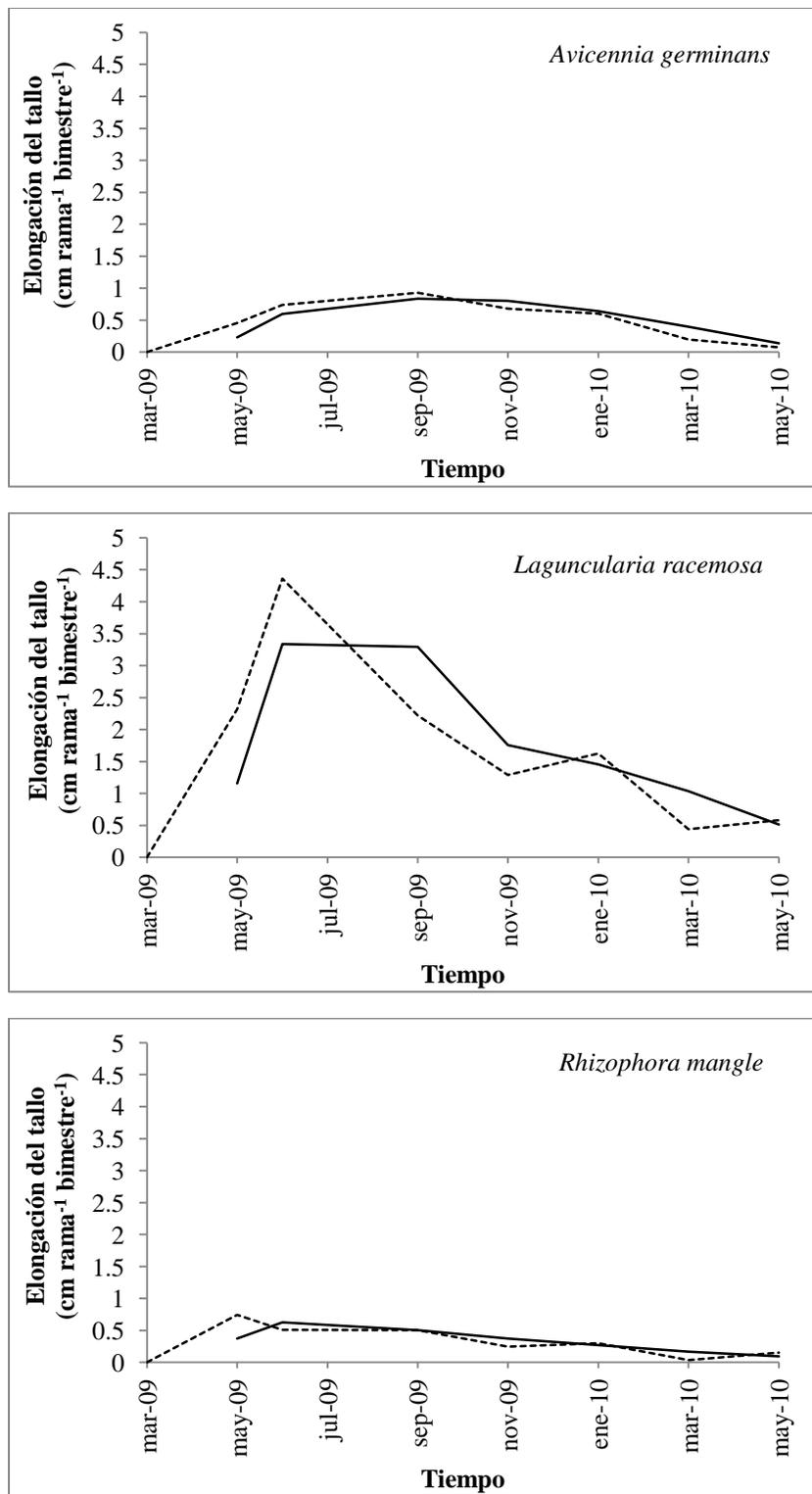


Figura 12. Elongación del tallo de ramas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de elongación del tallo de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.

Producción de nudos de ramas. En cuanto a la tasa promedio anual de producción de nudos también se encontraron diferencias significativas entre las especies. La tasa de producción de nudos de *Laguncularia racemosa* fue mayor, y nuevamente entre *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* no se presentaron diferencias significativas (Figura 13). La secuencia de producción de nudos muestra que los picos de *A. germinans* se presentaron en septiembre y noviembre. Los picos de crecimiento de *L. racemosa* y *R. mangle* se presentaron en junio (Figura 14).

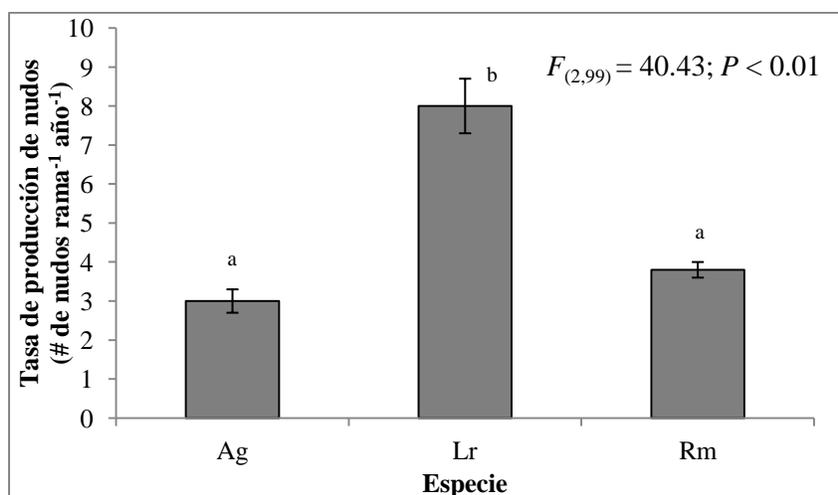


Figura 13. Tasa promedio anual de producción de nudos (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm). Las letras representan diferencias significativas.

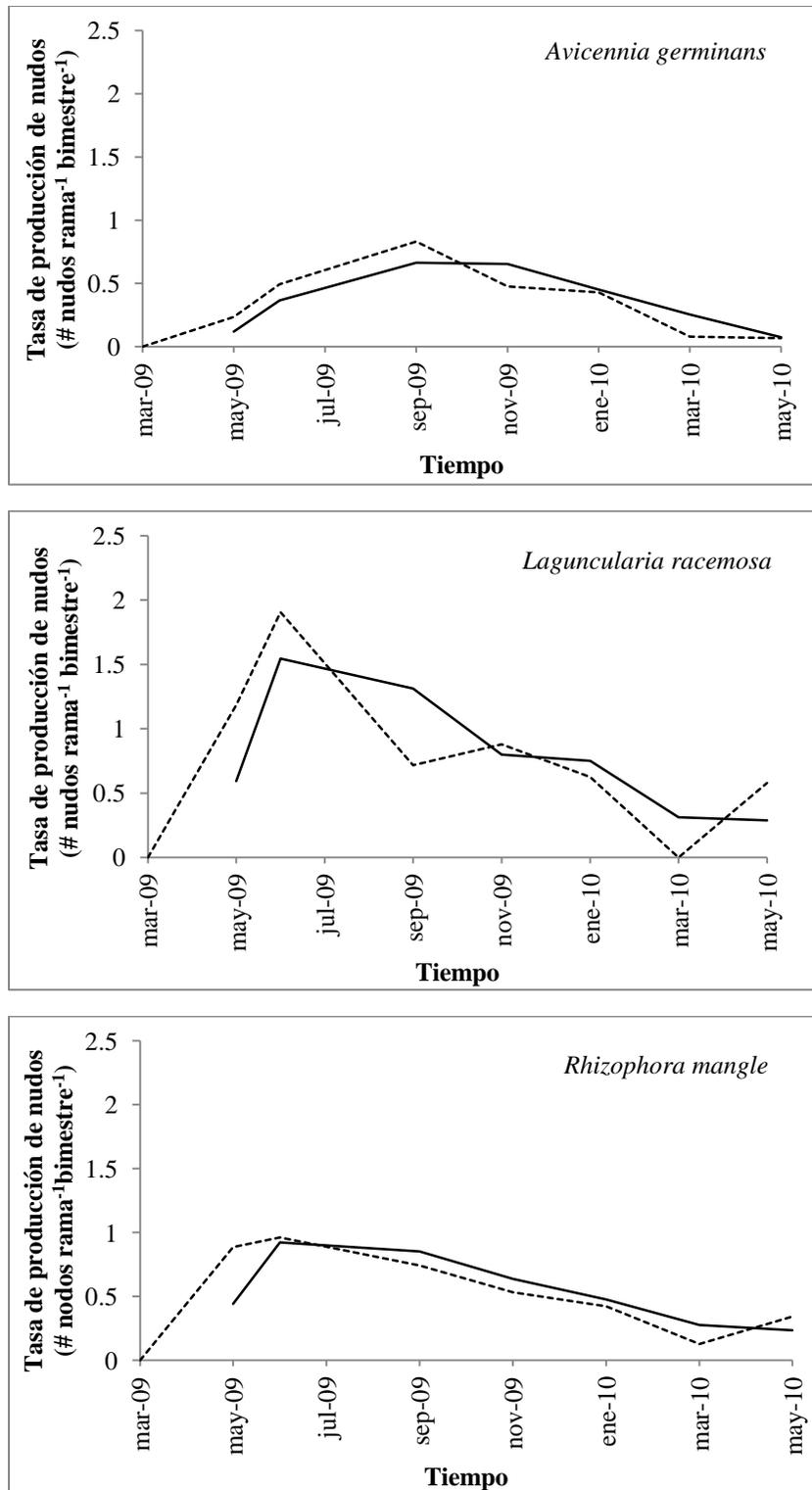


Figura 14. Producción de nudos de ramas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas de producción de nudos de cada especie y la línea punteada representa los datos brutos.

Producción foliar de ramas. El promedio de hojas producidas por *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* fue de 6.08, 16.00 y 7.68 hojas $\text{rama}^{-1} \text{año}^{-1}$, respectivamente. Las tasas promedio anuales de producción foliar mostraron diferencias significativas siguiendo el orden: *R. mangle* > *L. racemosa* > *A. germinans* (Figura 15). El pico de producción foliar de *A. germinans* fue en noviembre, los de *L. racemosa* y *R. mangle* fueron en junio (Figura 16).

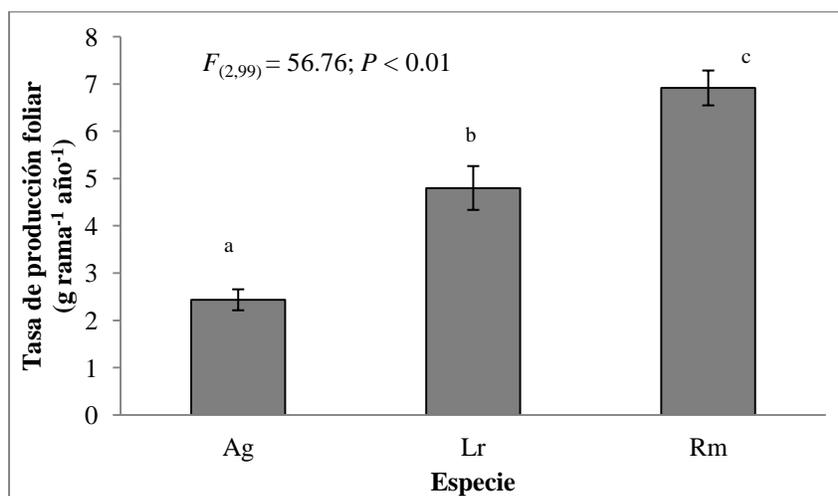


Figura 15. Tasa promedio anual de producción foliar (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm). Las letras representan diferencias significativas.

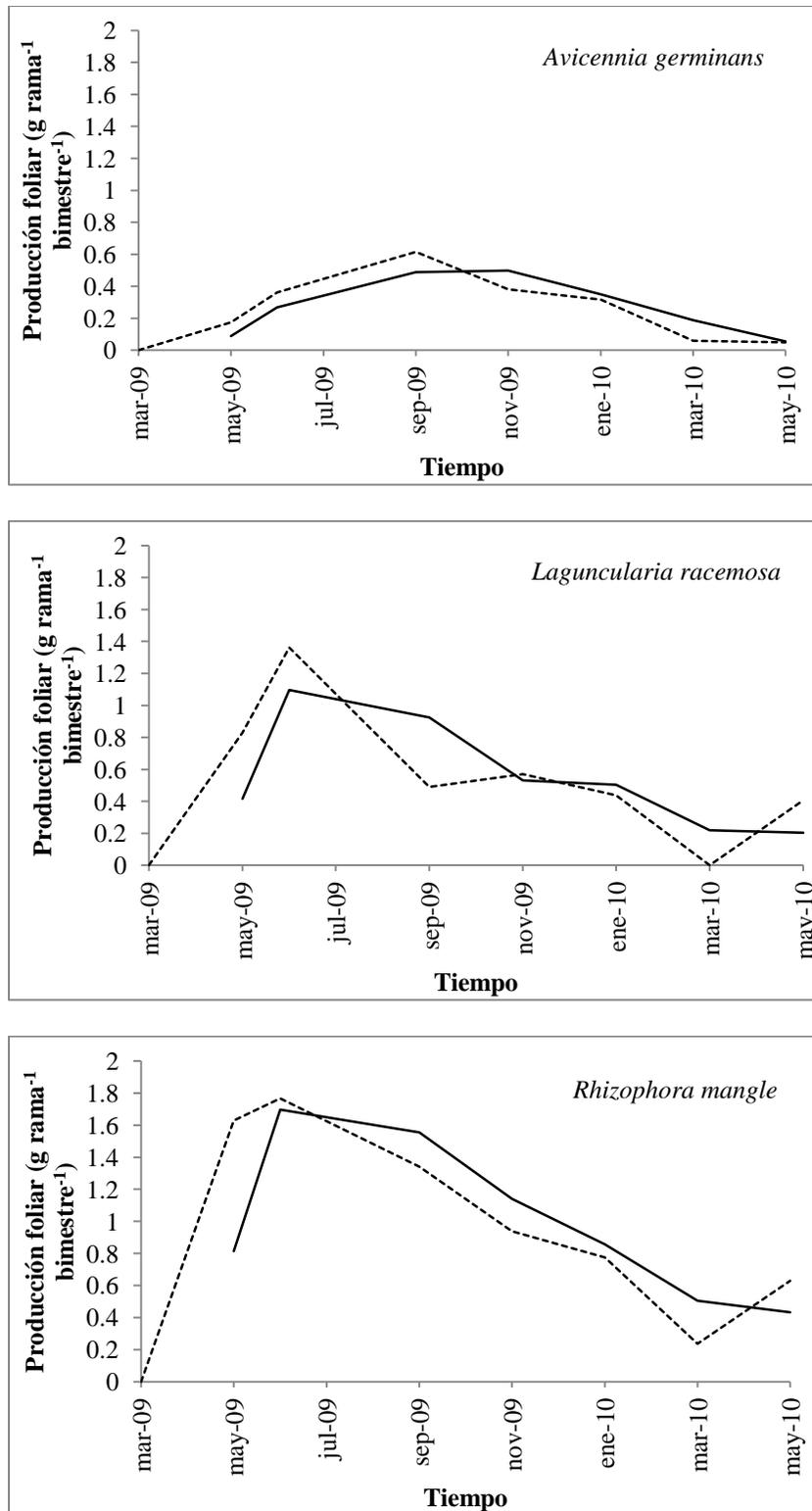


Figura 16. Producción foliar de las ramas de tres especies de mangle. La línea sólida representa la secuencia suavizada de las tasas bimestrales de producción foliar de cada especie y la línea punteada representan los datos brutos.

4.3 Producción primaria neta foliar

La producción primaria neta foliar de manglar de Arbolillo, Veracruz, fue de $1357.32 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Las plántulas produjeron $131.88 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Los resultados del análisis de varianza son significativos en la producción primaria foliar de las plántulas las tres especies. *Avicennia germinans* tuvo una mayor producción, la menor producción la presentaron *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* (Figura 17). Las ramas produjeron $1225.44 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. La mayor producción la presentó *L. racemosa* y la menor producción fue de *A. germinans* y *R. mangle* (Figura 18).

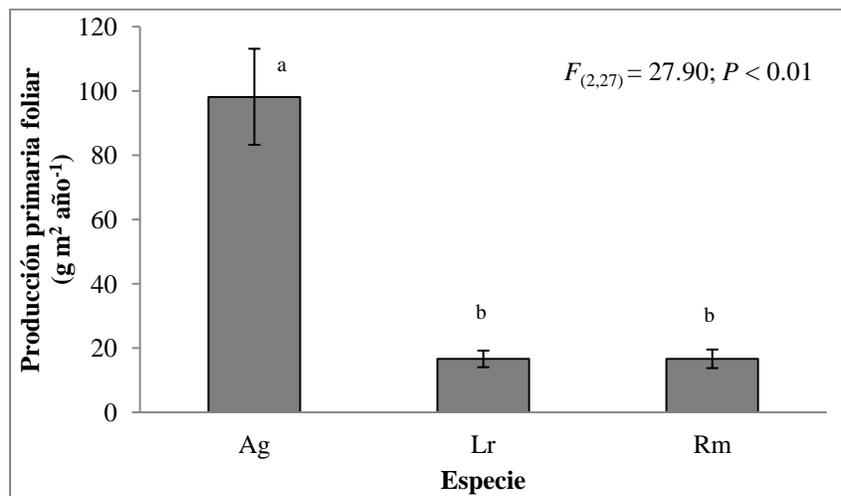


Figura 17. Producción primaria foliar (\pm EE) de plántulas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm). Las letras representan diferencias significativas.

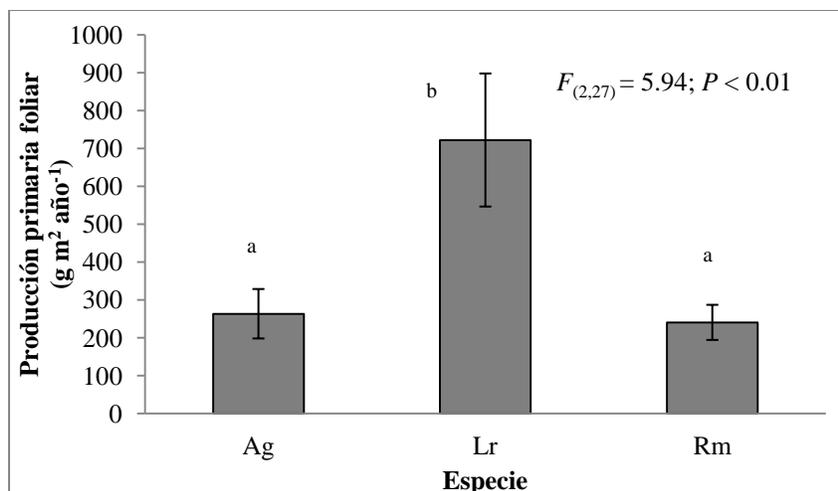


Figura 18. Producción primaria foliar (\pm EE) de ramas de tres especies de mangle *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm).

4.4 Relación de las tasas de crecimiento y la producción primaria con la dominancia

4.4.1 Relación entre las tasas de crecimiento y la dominancia

En las plántulas los análisis se llevaron a cabo con las tasas cuatrimestrales promedio de crecimiento debido a que el tamaño de la muestra de las tasas anuales fue pequeño. El análisis de correlación no se hizo con *Rhizophora mangle* ya que sólo se contaba con dos pares de datos. Entre cada una de las tres variables de crecimiento: elongación del tallo, producción de nudos y producción foliar, y la dominancia no hubo ninguna correlación significativa (Figura 19).

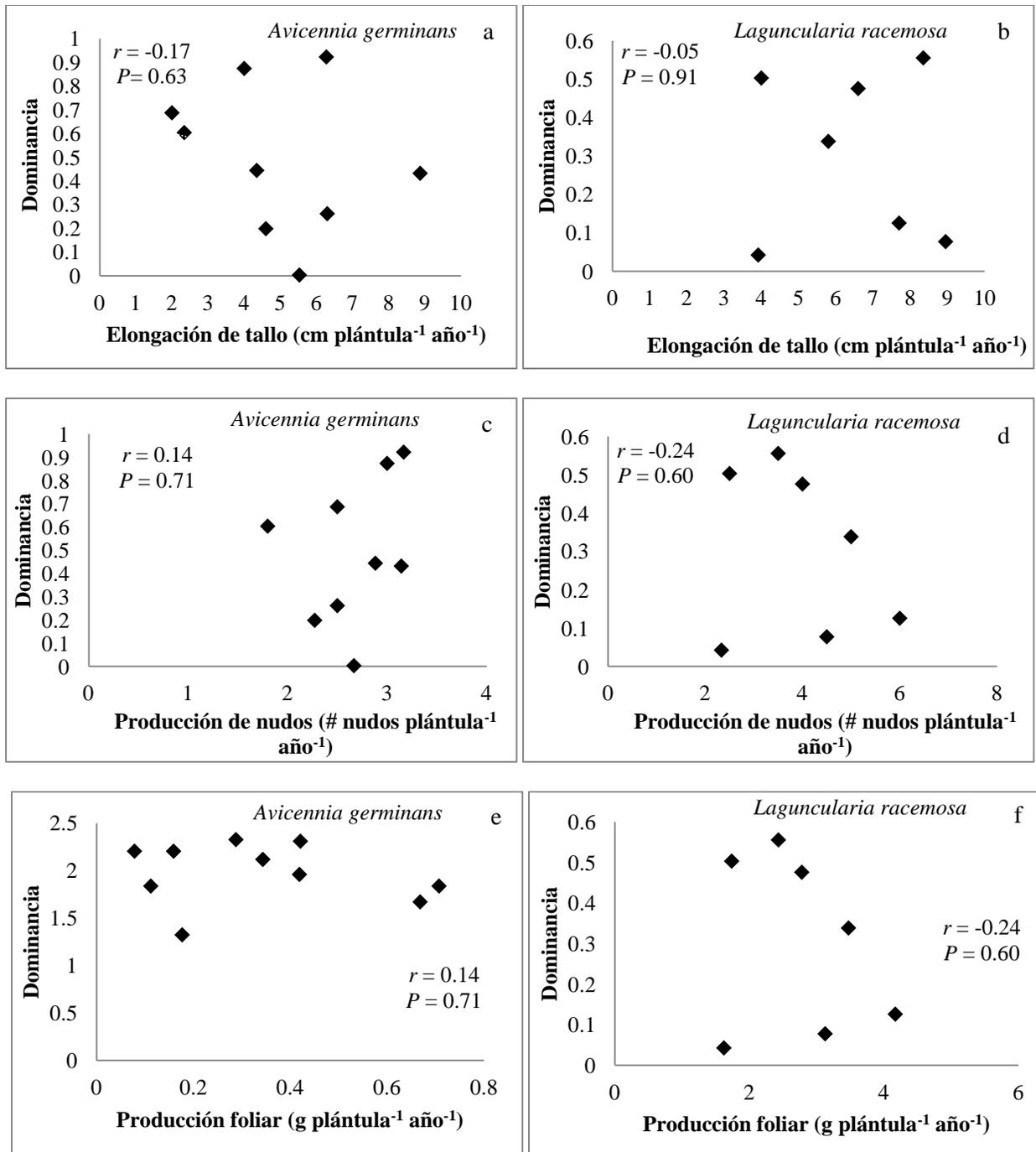


Figura 19. Dominancia en función de la tasa de elongación del tallo (a, b), de producción de nudos (c, d) y de producción foliar (e, f) de plántulas.

En el caso de las ramas los análisis tampoco revelaron ninguna correlación significativa entre la tasa de elongación del tallo de las ramas y la dominancia en ninguna de las especies (Figura 20), tampoco entre la tasa de producción de nudos y la dominancia (Figura 21), ni en la tasa de producción foliar y la dominancia (Figura 22).

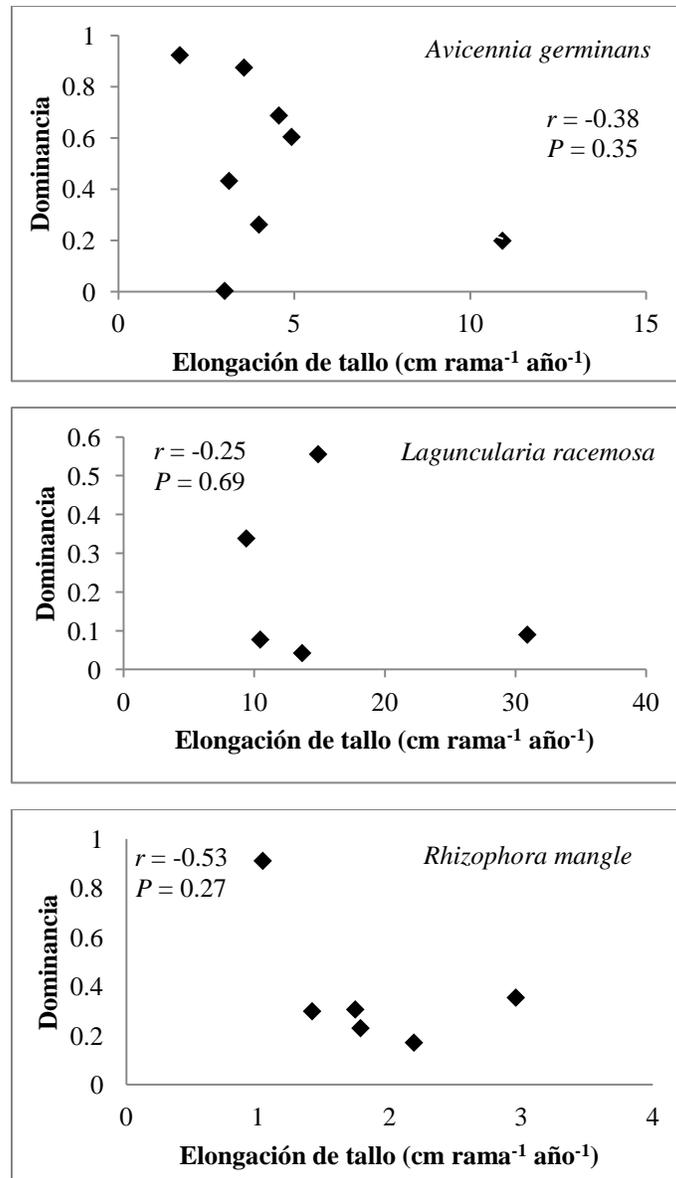


Figura 20. Dominancia en función de la tasa de elongación del tallo de ramas de tres especies de mangle.

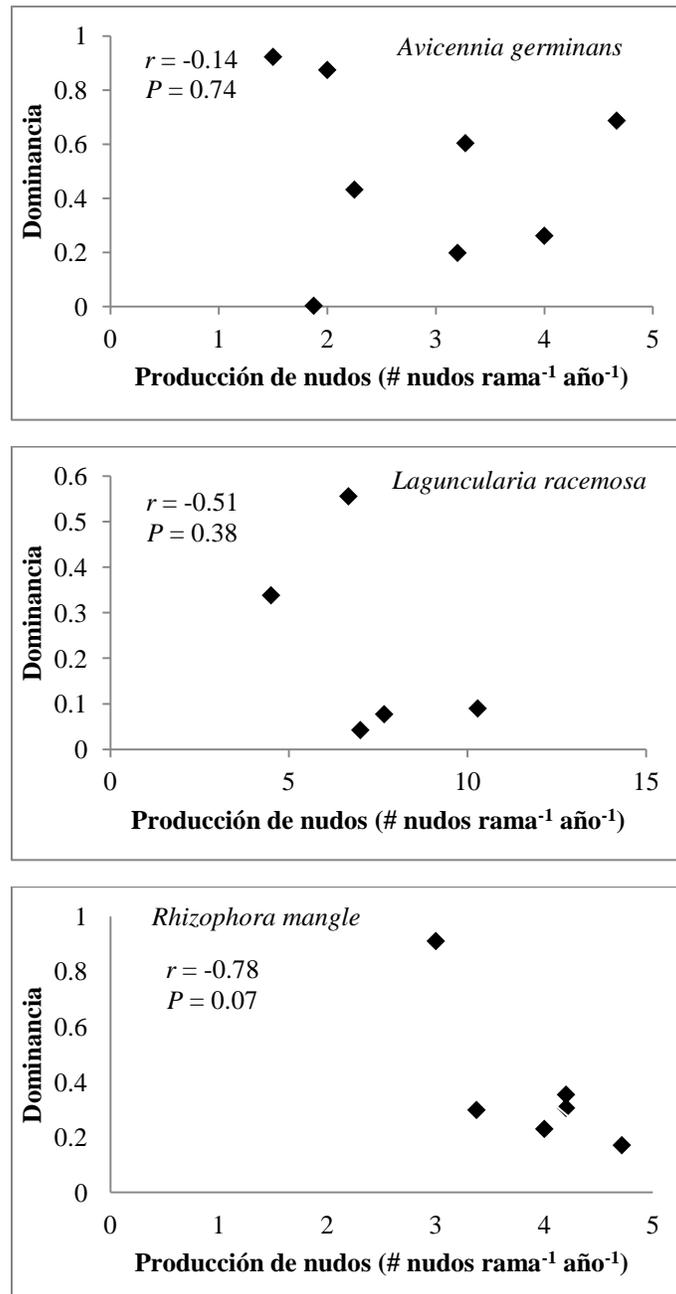


Figura 21. Dominancia en función de la tasa de producción de nudos de ramas de *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm).

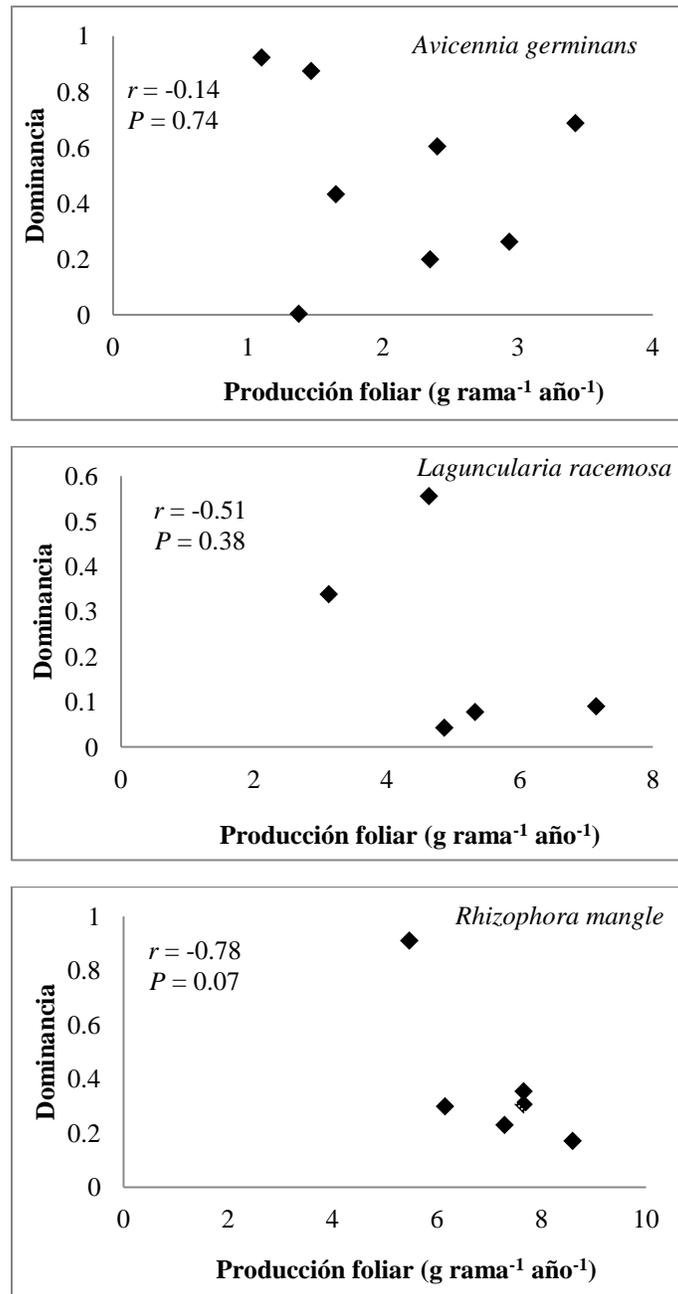


Figura 22. Dominancia en función de la producción foliar de ramas de tres especies de mangle.

4.4.2 Relación ente la producción primaria foliar y la dominancia

Los análisis no mostraron relaciones significativas entre la producción primaria foliar de las plántulas (Figura 23) ni de las ramas (Figura 24).

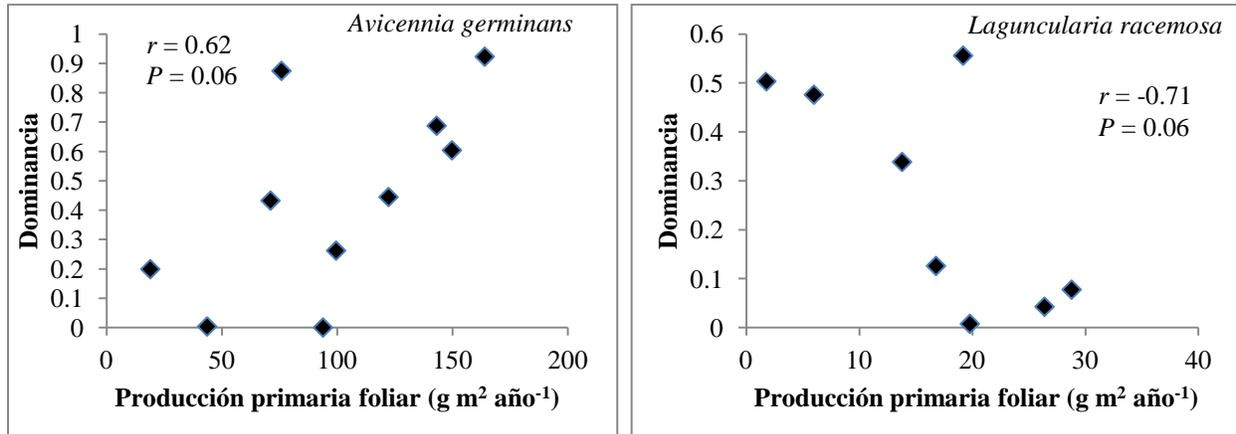


Figura 23. Dominancia en función de la tasa de producción primaria foliar de plántulas.

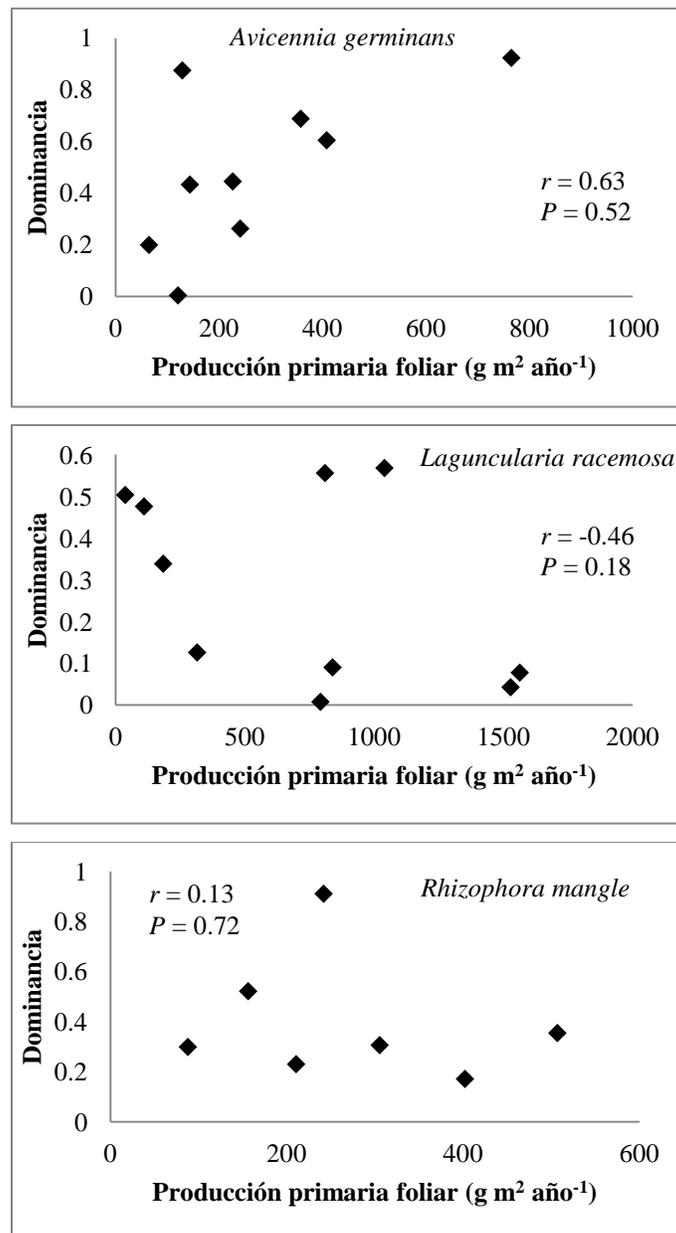


Figura 24. Dominancia en función de la producción primaria foliar de ramas de tres especies de mangle.

V. Discusión

La investigación sobre la estructura de la comunidad desarrollados durante más de 10 años en el manglar del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, permitió observar la variación en el crecimiento y la dominancia de *Laguncularia racemosa* en diferentes sitios, con diferente tipo y grado de perturbación. Por ello, el presente estudio buscó una posible relación entre la dominancia de las especies con sus tasas de crecimiento y producción primaria en un sitio sujeto a perturbación antropogénica por el pastoreo y la tala a pequeña escala. Se hipotetizó que el crecimiento y la producción primaria neta foliar de las especies estudiadas tendrían un relación significativa con su dominancia y que *L. racemosa* presentaría las mayores tasas de crecimiento, producción primaria neta foliar y dominancia en el sitio de estudio.

En este estudio se confirmó la mayor dominancia de *L. racemosa* y, en general, las tasas de crecimiento fueron mayores para esta especie; sin embargo, no fue posible determinar las relaciones buscadas. Los parámetros bióticos, tasas de crecimiento y producción primaria no tuvieron una relación significativa con la dominancia, sin embargo, existen otros factores bióticos que han demostrado su influencia sobre la dominancia como la depredación (Smith III, 1987), la competencia (Ball, 1980) y la tala a pequeña escala (Walters, 2005). En el área de estudio la actividad antrópica como la tala local para la obtención de leña y la elaboración de herramientas (Vázquez-Lule, 2007) tiene un impacto significativo en la estructura de la comunidad de manglar, lo que ha producido cambios en la dominancia de las especies (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2011).

Es importante considerar que los factores bióticos dependen de otros factores de la misma índole que no fueron considerados, y también de factores ambientales que no actúan de manera independiente (Loveless, 1983). En este sentido, se ha demostrado que los parámetros estructurales de la comunidad de manglar se encuentran fuertemente vinculados con las

condiciones ambientales locales (Hernández-Trejo, 2009). Se han encontrado relaciones entre la salinidad intersticial y algunos parámetros de la fisonomía como la disminución en la altura, densidad y área basal, se planteó además que están en función de los cambios de salinidad, potencial redox, y fertilidad de la boca del estuario hacia el interior del mismo (Chen y Twilley, 1999). También se ha demostrado que las características microclimáticas, el nivel de inundación, la salinidad del mato freático y la radiación son componentes abióticos que influyen de manera significativa en la estructura cambiando la dominancia de las especies, y en el funcionamiento de la comunidad, en este punto la salinidad influye de manera inversa en la producción primaria (Ball, 2002; Agraz-Hernández *et al.*, 2011).

Lot-Helgueras *et al.* (1975) mencionan que los cambios fisonómicos de las comunidades de manglar son el resultado de gradientes geográficos que cambian de acuerdo con la latitud, como el clima y la cantidad de agua dulce que llega a los manglares. *Laguncularia racemosa* es más competitiva en condiciones de baja salinidad y altos niveles de nutrientes (Agraz-Hernández *et al.*, 2011). Su dominancia es común en zonas con pequeñas ensenadas, así como en manglares semiaislados localizados a una distancia considerable del mar (Flores-Verdugo, 1987). Por su alta capacidad de absorción de nutrientes la dominancia de *L. racemosa* es un indicador de flujos constantes de agua residual, que contiene nutrientes y sedimentos finos descargados recientemente en el área como resultado de asentamientos humanos y la agricultura (Agraz-Hernández *et al.* 2011). Su dominancia se encuentra en sitios influenciados por actividades humanas (Ball, 1980; Saenger, 2002; Cavalcanti *et al.*, 2009).

La mayor dominancia de *L. racemosa* en la comunidad de Arbolillo, Veracruz, puede deberse a que se usa preferencialmente esa especie porque se encuentran muchos tallos pequeños que no se degradan rápidamente con el agua (Vázquez-Lule, 2007). En un manglar de Mankote,

Santa Lucía en el Caribe la tala a pequeña escala incrementó la densidad de tallos de menor talla al estimular el crecimiento de *L. racemosa* debido al corte de árboles de tallas superiores (Smith y Berkes, 1993). Como es una especie intolerante a la sombra (Saenger, 2002), cuando se forman claros por la tala o caída de los árboles se estimula el desarrollo de plántulas y brinzales, y crece vigorosamente después de que sus ramas han sido podadas (Pulver, 1976). De esta manera, las capacidades competitivas de *L. racemosa* se ven favorecidas, lo que permite que los individuos de esta especie lleguen a dominar el dosel (Ball, 1980). Por sus características de crecimiento *L. racemosa* puede ser considerada como una especie importante en programas de restauración del manglar. Se ha utilizado la técnica de rebrote con esta especie obteniendo resultados satisfactorios porque la poda acelera su crecimiento (Pulver, 1976).

Los mangles crecen continuamente durante el año (Gill y Tomlinson, 1971), pero la variación temporal de las condiciones ambientales tiene una influencia fuerte sobre el crecimiento de las plantas debido a que se desarrollan en climas tropicales donde el clima, la lluvia y la radiación solar pueden afectar el crecimiento (Duarte *et al.*, 1999). Por esa razón se observaron picos de las tres variables utilizadas para el estudio del crecimiento de las tres especies, principalmente en la temporada de lluvias. Estos resultados concuerdan con los resultados de Gill y Tomlinson (1971) en Florida donde encontraron que el crecimiento medido en el número de hojas fue más alto durante el verano cuando los niveles de radiación y temperatura son más altos.

Las tasas de elongación del tallo de las plántulas de las tres especies fueron similares, lo que puede indicar la homogeneidad en las condiciones ambientales en ese estrato. Sin embargo, la secuencia de crecimiento de *Laguncularia racemosa* mostró dos picos. Esto puede estar relacionado con la continua apertura de claros que favorecen la rápida elongación y cambian las

condiciones ambientales del sotobosque (Hauff *et al.*, 2006). Las tasas de elongación del tallo de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* comparadas con las de otras especies del mismo género se encuentran en los valores más bajos (Cuadro 2). Duke y Pinzón (1992) analizaron las condiciones de luz, la contaminación del hábitat y la posición intermareal para determinar qué parámetros determinaban las variaciones en el crecimiento de las plántulas y encontraron que la posición intermareal y la presencia o ausencia de petróleo fueron los menos importantes. Sin embargo, Kitaya *et al.* (2002) encontraron diferencias en el crecimiento de siete especies a diferentes elevaciones, concluyendo que la posición intermareal es de suma importancia para determinar las tasas de crecimiento de las especies de mangle.

Los reportes de las tasas de elongación del tallo en manglares puntualizan una plasticidad significativa en este rasgo que es importante para que las hojas alcancen niveles más altos de radiación, además indican que las tasas de elongación del tallo no dependen de alguna característica de la especie sino de las condiciones ambientales en las que crecen (Cuadro 2). Por ejemplo, los individuos de *Rhizophora apiculata* y *R. mucronata* tuvieron las tasas más altas de elongación del tallo en Tailandia, sin embargo, el crecimiento de ambas especies en una localidad de Filipinas fue 15 veces menor (Cuadro 2).

Cuadro 2. Elongación del tallo de plántulas de especies de mangle en diferentes áreas geográficas.

Sitio	Especie	Elongación del tallo (cm plántula ⁻¹ año ⁻¹)	Referencia
Bahía Sulabikhat, Kuwait	<i>Avicennia marina</i>	30	AboEl-Nil, 2001
		22	
Estuario Pak Phanang, Tailandia	<i>A. alba</i>	142.35	Duarte <i>et al.</i> , 1999
	<i>Rhizophora apiculata</i>	87.6	
	<i>Sonneratia caseolaris</i>	32.85	
Phang Nga, Tailandia	<i>A. officinalis</i>	24.71	Kitaya <i>et al.</i> , 2002
	<i>Bruguiera cylindrica</i>	15.8	
	<i>Ceriops tagal</i>	16.40	
	<i>R. apiculata</i>	52.86	
	<i>R. mucronata</i>	53.56	
	<i>S. alba</i>	13.13	
	<i>X ylocarpus granatum</i>	9.00	
Bahía Ulugan, Filipinas	<i>R. apiculata</i> y <i>R. mucronata</i>	10.6±2.2 sitio1	Padilla <i>et al.</i> , 2004
		5.6±0.7 sitio 2	
		7.6±1.0 sitio 3	
Bahía las Minas, Panamá	<i>R. mangle</i>	16.52 claros	Duke y Pinzón, 1992
		5.66 dosel	
Alvarado, Veracruz, México	<i>A. germinans</i>	8.65±1.11	Este trabajo
	<i>Laguncularia racemosa</i>	10.70±1.50	
	<i>R. mangle</i>	9.90±2.18	

Las tasas diarias de crecimiento de Duarte *et al.*, 1999 fueron convertidas a tasas anuales para fines de comparación.

A diferencia de las plántulas, la tasa de elongación de las ramas de *Laguncularia racemosa* fue más del doble que las de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*. McKee (1995) encontró, de acuerdo con los patrones de crecimiento y asignación de recursos de las mismas especies de este estudio, que *L. racemosa* puede tener un desarrollo significativamente mayor en comparación con las otras dos especies cuando la luz y los nutrientes son altos porque esta especie responde rápidamente a las condiciones favorables o desfavorables cambiando su asignación de recursos. Las diferencias interespecíficas aparentes pueden ser el resultado de la alta disponibilidad de luz en el sitio de estudio ya que detrás del manglar se encuentra un pastizal y además se cortan ramas continuamente para elaborar trampas para cangrejos (obs. pers.). Bormann y Likens (1994) mencionan que el crecimiento vertical es un mecanismo que les permite a las especies cubrir los claros creados en el dosel por diferentes

disturbios. Después del disturbio el crecimiento vertical puede resultar de nuevos individuos o de tallos que no tenían un crecimiento activo en el sitio sin disturbio.

En las plántulas, Duke y Pinzón (1992) demostraron que la luz es uno de los principales factores que afectan la tasa de producción de nudos de *R. mangle*, encontraron la menor tasa de producción en sitios sombreados, valor similar al obtenido en Arbolillo, Veracruz. Por otro lado, *Sonneratia caseolaris*, en dos localidades de Tailandia, fue la especie con la mayor producción de nudos, seguida por *Avicennia alba*, esta última especie produjo de 1.65 a 3.74 veces más nudos que *Avicennia germinans* en este estudio. La producción de nudos de *Rhizophora apiculata* y *R. mucronata* fue mayor 60.6% y 36.8%, respectivamente, en comparación con *R. mangle* del presente estudio (Cuadro 3).

Cuadro 3. Producción de nudos de plántulas de especies de mangle en diferentes áreas geográficas.

Sitio	Especie	Nudos Producidos (nudos plántula ⁻¹ año ⁻¹)	Referencia
Estuario Pak Phanang, Tailandia	<i>Avicennia alba</i>	17.6±0.8	Duarte <i>et al.</i> , 1999
	<i>Sonneratia caseolaris</i>	28.8±2.1	
	<i>Rhizophora apiculata</i>	8.03±0.36	
Lago Songkhla, Tailandia	<i>A. alba</i>	7.8 y 12.12	Thampanya <i>et al.</i> , 2002
	<i>R. mucronata</i>	6.84 y 6.96	
	<i>S. caseolaris</i>	22.32 y 1.68	
Bahía Ulugan, Filipinas tres sitios	<i>R. apiculata</i> y <i>R. mucronata</i>	5.5±0.7	Padilla <i>et al.</i> , 2004
		5.4±0.4	
		5.5±0.3	
Bahía las Minas, Panamá	<i>R. mangle</i>	3.8±0.3 dosel	Duke y Pinzón, 1992
		7.0±0.6 claros	
Alvarado, Veracruz, México	<i>A. germinans</i>	4.7 ± 0.3	Este trabajo
	<i>L. racemosa</i>	4 ± 1	
	<i>R. mangle</i>	5 ± 0.7	

Las tasas mensuales de producción de nudos de Thampanya *et al.*, 2002 fueron convertidas a tasas anuales para fines de comparación.

La producción de nudos de las ramas de *Laguncularia racemosa* fue más del doble de los nudos producidos por *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*. La secuencia de producción

foliar sigue el mismo patrón que la producción de nudos en las tres especies debido a que la aparición de hojas es simultánea a la aparición de los nudos (Gill y Tomlinson, 1971). En Bahía Vizcaína, Florida se registraron valores similares a los de este estudio para *R. mangle*, una tasa de producción de nudos de $4.27 \text{ nudos rama}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y un promedio de hojas de $8.54 \text{ hojas año}^{-1}$. (Gill y Tomlinson, 1971)

Aunque las plántulas de las tres especies produjeron un número similar de hojas, el peso de las hojas de *R. mangle* siempre fue más del doble, por lo tanto, presentó una mayor producción de biomasa foliar en plántulas y ramas, el doble que *Avicennia germinans* y 44% más que *Laguncularia racemosa*. McKee (1995) reportó que cuando la disponibilidad de nutrimentos o de luz son altas *L. racemosa* y *A. germinans* maximizan su potencial para adquirir biomasa por medio de la elongación del tallo o de la rama y aumentando el área foliar, en su estudio, *L. racemosa* produjo el mayor número de hojas, igual que las ramas en este estudio, y los altos niveles de nutrimentos y de luz fueron los responsables.

Los estudios de producción primaria neta se basan en la hojarasca, esta es un componente de la producción primaria neta que indica la cantidad de materia orgánica que se produjo y se perdió por las plantas en un año. Con el método utilizado en este estudio se midió la cantidad de materia orgánica que es retenida por las plantas al final de mismo intervalo, lo que permite hacer estimaciones de la producción en bosques que se encuentran perturbados y por lo tanto aumentando su biomasa en pie (Clark *et al.*, 2001). También permite obtener la producción foliar en tres niveles: individual, poblacional y de la comunidad (Short y Duarte, 2001).

La producción primaria neta foliar por ramas se encuentra en los valores más altos comparados con la producción de hojarasca (Cuadro 4). Las plántulas contribuyen con una fracción moderada de la producción primaria foliar (Coulter *et al.*, 2001), en este estudio tuvieron

una producción de 9.72% del total producido. El manglar de Arbolillo, Veracruz produjo tres veces más que el mismo tipo de bosque de manglar en la laguna de La Mancha (Utrera –López y Moreno-Casasola, 2008). Esto indica que si la tasa de acumulación de biomasa es relativamente alta no se puede considerar como un bosque en estado estable sino como un bosque joven que se encuentra en constante cambio (Bormann y Likens, 1994).

Cuadro 4. Producción primaria foliar basada en captura de hojarasca (excepto los datos de este estudio) de manglares en diferentes áreas geográficas.

Localidad	Especie	Producción primaria neta foliar (g m ² año ⁻¹)	Total (g m ² año ⁻¹)	Referencia
Bahía de la paz, BCS, México	<i>Avicennia germinans</i>	356.08*	1599.54	Félix-Pico <i>et al.</i> , 2006
	<i>Laguncularia racemosa</i>	698.56*		
	<i>Rhizophora mangle</i>	544.90*		
Estero el Verde, Sinaloa, México	<i>L. racemosa</i>	979*	979	Flores-Verdugo <i>et al.</i> , 1987
Las Guásimas, Sonora, México	<i>A. germinans</i>	137	137	Arreola-Lizárraga <i>et al.</i> , 2004
Teacapán-Agua Brava, Sinaloa, México	<i>A. germinans</i> , <i>L. racemosa</i> y <i>R. mangle</i>	1417	1417	Flores-Verdugo <i>et al.</i> , 1990
Estero Tecoanapa, Guerrero, México	<i>A. germinans</i>	1271.12*	2815.30	Tovilla-Hernández y González-Angelito, 1994
	<i>L. racemosa</i>	921.71*		
	<i>R. mangle</i>	622.48*		
Balcachacah Laguna de Términos, Campeche, México	<i>A. germinans</i>	525.12*	525.12	
Estero Pargo Laguna de Términos, Campeche, México	<i>L. racemosa</i>	648.45*	1164.06	
	<i>R. mangle</i>	515.61*		
	<i>R. mangle</i>	477.42*		
Boca de Atasta Laguna de Términos, Campeche, México	<i>R. mangle</i>	477.42*	477.42	
Isla de Pájaros Laguna de Términos, Campeche, México	<i>R. mangle</i>	488.54*	488.54	
Río Papaloapan Alvarado, Veracruz, México	<i>L. racemosa</i>	401.76*	401.76	
Laguna Camaronera Alvarado, Veracruz, México	<i>R. mangle</i>	180.25*	180.25	
Tlalixcoyan Alvarado, Veracruz, México	<i>R. mangle</i>	782.9*	782.9	
Boca Chica Laguna de Términos, Campeche, México	<i>A. germinans</i>	880.8	1251.9	Day Jr. <i>et al.</i> , 1987
	<i>L. racemosa</i>	252.7		
	<i>R. mangle</i>	118.4		
Estero pargo Laguna de Términos, Campeche, México	<i>A. germinans</i>	594.2	834.1	
	<i>L. racemosa</i>	191.9		

	<i>R. mangle</i>	48.0		
Laguna de Mecoacán, Tabasco	<i>A. germinans</i>	464.17*	464.17	López-Portillo, 1982
Bacalar Chico, Quintana Roo, México	<i>R. mangle</i>	260.56*	260.56	Navarrete y Oliva-Rivera, 2002
Laguna de la Mancha, Veracruz, México	<i>A. germinans</i>	181.79*	553.13	Rico-Gray y Lot, 1983
	<i>L. racemosa</i>	158.83*		
	<i>R. mangle</i>	212.51*		
Arbolillo Laguna de Alvarado, Veracruz, México	<i>A. germinans</i> (plántulas)	98.61±14.49	131.88	Este trabajo
	<i>L. racemosa</i> (plántulas)	16.62±2.58		
	<i>R. mangle</i> (plántulas)	16.65±2.89		
	<i>A. germinans</i> (ramas)	263.09±65.33	1225.44	
	<i>L. racemosa</i> (ramas)	722.09±175.83		
	<i>R. mangle</i> (ramas)	240.26±46.40		

* para fines de comparación se calcularon con base en el porcentaje de hojarasca que correspondió a hojas.

La densidad de los árboles es un factor importante que determina la producción primaria foliar. En diferentes sitios y con diferente densidad la misma especie puede tener una producción cinco veces mayor (Coulter *et al.*, 2001). Las plántulas de *Avicennia germinans* y los árboles de *Laguncularia racemosa* tuvieron una mayor densidad a lo que se le atribuye la mayor producción que presentaron.

Los resultados de mayor producción por *L. racemosa* difieren con los resultados obtenidos por Agraz-Hernández *et al.* (2011) donde la especie más productiva fue *Avicennia germinans*, seguida por *Rhizophora mangle* y finalmente *L. racemosa* con sólo el 0.59% de la producción.

VI. Conclusiones

En conclusión, no se confirmó la primera hipótesis planteada. Las tasas de crecimiento y la producción primaria foliar no tuvieron una relación significativa con la dominancia de las especies en la comunidad de manglar analizada. Para llegar a conocer las relaciones entre estos parámetros es posible que se requiera un análisis que considere, además de las variables de crecimiento y producción, otras que ya han demostrado su influencia como la luz, la salinidad, el periodo y frecuencia de inundación, la microtopografía, y la interacción entre ellos. La segunda hipótesis se cumplió parcialmente ya que *Laguncularia racemosa* presentó la mayor dominancia, mayor tasa de elongación del tallo, mayor producción de nudos y mayor producción primaria neta foliar de sus ramas. *Rhizophora mangle* tuvo las mayores tasas de producción foliar en plántulas y ramas debido al peso de sus hojas y *Avicennia germinans* tuvo una mayor producción primaria neta de plántulas por la densidad de las mismas.

Las tasas de elongación de tallo y de producción de nudos de plántulas de las tres especies no difirieron significativamente lo cual puede deberse a las condiciones ambientales en ese estrato. La producción primaria de las plántulas no se considera en estudios de producción de hojarasca. Sin embargo, es un componente importante para la dinámica de ese estrato.

VII. Literatura citada

- AboEl-Nil M.M. 2001. Growth and establishment of mangrove (*Avicennia marina*) on the coastlines of Kuwait. *Wetlands Ecology and Management* **9**:421-428.
- Agraz-Hernández C.M., García-Zaragoza C., Iriarte-Vivar S., Flores-Verdugo F.J. y Moreno-Casasola P. 2011. Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* **19**:273–293.
- Arreola-Lizárraga J.A., Flores-Verdugo F.J. y Ortega-Rubio A. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany* **79**:137-143.
- Ball M.C. 1980. Patterns of secondary succession in a mangrove forest in southern Florida. *Oecologia* **44**:226-235.
- Ball M.C. 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees* **16**:126-139.
- Barreiro M.T. y Signoret M. 1999. *Productividad Primaria en Sistemas Acuáticos Costeros. Métodos de Evaluación*. Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, México, D.F.
- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R. 1999. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*, 3a edición. Omega, Barcelona.
- Berger U. y Hildenbrandt H. 2003. The strength of competition among individuals trees and the biomass-density trajectories of the cohort. *Plant Ecology* **167**:89-96.

- Bormann F.H. y Likens G.E. 1994. *Patterns and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York, Nueva York.
- Cavalcanti V.F., Soares M.L.G., Estrada G.C.D. y Chaves F.O. 2009. Evaluating mangrove conservation through the analysis of forest structure data. *Journal of Coastal Research* **Número especial 2009**:390-394.
- Cintrón G. y Schaeffer-Novelli Y. 1983. *Introducción a la Ecología del Manglar*. UNESCO, Montevideo.
- Cintrón-Molero G. y Schaeffer-Novelli Y. 1992. Ecology and management of New World mangroves. En Seeliger E. Ed. *Coastal Plant Communities of Latin America*, pp 233-258. Academic Press, San Diego, California.
- Chen R. y Twilley R.R. 1999. Pattern of mangrove forest structure and soil nutrient dynamics along the Shark River Estuary, Florida. *Estuaries* **22**: 955-970.
- Clark D., Brown S., Kicklighter D.W., Chambers J.Q., Thomlinson J.R. y Ni J. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* **11**:356-370.
- Contreras-Espinosa F. 1993. *Ecosistemas Costeros Mexicanos*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F.

- Coulter S., Duarte C.M., Tuan M.S., Tri N.H., Ha H.T., Giang L.H. y Hong P.N. 2001. Retrospective estimates of net leaf production in *Kandelia candel* mangrove forests. *Marine Ecology Progress Series* **221**:117-124.
- Cox G.W. 1978. *Laboratory Manual of General Ecology*. Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa.
- Curtis J.T. y McIntosh R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32**:476-496.
- Cushman S.A. y Wallin D.O. 2002. Separating the effects of environmental, spatial and disturbance factors on forest community structure in the Russian Far East. *Forest Ecology and Management* **168**:201-215.
- Daniel W.W. 1990. *Bioestadística. Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud*. Limusa, México, D.F.
- Day Jr. J.W., Conner W.H., Ley-Lou F., Day R.H. y Machado-Navarro A. 1987. The productivity and composition of mangrove forest, Laguna de Términos, Mexico. *Aquatic Botany* **27**:267-284.
- Duarte C.M. y Cebrian J. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography* **41**:1758-1766.
- Duarte C.M., Thampanya U., Terrados J., Geertz-Hansen O. y Fortes M.D. 1999. The determination of the age and growth of SE Asian mangrove seedlings from internodal counts. *Mangroves and Salt Marshes* **3**:251-257.

- Duke N.C. y Pinzón Z.S. 1992. Aging *Rhizophora* seedlings from leaf scar nodes: a technique for studying recruitment and growth in mangrove forest. *Biotropica* **24**:173-186.
- Dunson W.A. y Travis J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist* **138**:1067-1091.
- FAO [Food and Agriculture Organization of the United Nations]. 2007. *The World's Mangroves 1980-2005*. FAO, Roma.
- Félix-Pico E.F., Holguín-Quñones O.E., Hernández-Herrera A. y Flores-Verdugo F. 2006. Producción primaria de los mangles del estero el Conchalito en Bahía de La Paz (Baja California Sur, México). *Ciencias Marinas* **32**:53-63.
- Flores-Verdugo F.J., Day Jr. J.W., y Briseño-Dueñas, R. 1987. Structure, litter fall, decomposition, and detritus dynamics of mangroves in a Mexican coastal lagoon with an ephemeral inlet. *Marine Ecology Progress Series* **35**:83-90.
- Flores-Verdugo F., González-Farías F., Amezcua-Linares F., Yáñez-Arancibia A., Álvarez-Rubio M. y Day Jr. J.W. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava Lagoon-Estuarine System (Mexican Pacific). *Estuaries* **13**:219-230.
- García E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana)*. Editado por la autora, México, D.F.

- Gill A.M. y Tomlinson P.B. 1971. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* **3**:109-124.
- Gillman L.N. y Wright S.D. 2006. The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* **87**:1234-1243.
- Grime J.P. y Hunt R. 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* **63**:393-422.
- Gurevitch J., Scheiner S.M. y Fox G.A. 2006. *The Ecology of Plants*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hauff R.D., Ewel K.C. y Jack J. 2006. Tracking human disturbance in mangroves: estimating harvest rates on a Micronesian Island. *Wetlands Ecology and Management* **14**:95-105.
- Hernández-Trejo H. Efecto de las perturbaciones naturales y antropogénicas en la estructura del manglar de La Mancha Veracruz. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México, 115 pp.
- Hillebrand H., Bennett D.M. y Cadotte M.W. 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* **89**:1510-1520.
- Howard T.G. y Goldberg D.E. 2001. Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology* **82**:979-990.
- Jiménez J.A. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales de los manglares del Pacífico de Centro América: contrastes climáticos. En Yáñez-Arancibia A. y Lara-

- Domínguez A.L. Eds. *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*, pp 51-70. Instituto de Ecología, A.C. UICN/ORMA, NOAA/NMFS, Xalapa, Veracruz.
- Kitaya Y., Jintana V., Piriayotha S., Jaijing D., Yabuki K., Izutani S., Nishimiya A. y Iwasaki M. 2002. Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. *Trees* **16**:150-154.
- Kobe R.K. 1996. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. *Ecological Monographs* **66**:181-201.
- Lieth H. y Whittaker R.H. 1975. *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Nueva York, Nueva York.
- López-Portillo J. 1982. Ecología de manglares y de otras comunidades de halófitas en la laguna de Mecoacán, Tabasco. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 160 pp.
- Lot-Helgueras A., Vázquez-Yanez C. y Menéndez F. 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf Coast of Mexico. En Walsh G.E., Snedaker S.C. y Teas H.J. Eds. *Proceedings of International Symposium on Biology and Management of Mangroves*, pp 52-61. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Florida.
- Loveless A.R. 1983. *Principles of Plant Biology for the Tropics*. Longman, Nueva York, Nueva York.

- Lugo A.E. y Snedaker S.C. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:39-64.
- McKee K.L.1995. Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of Neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* **82**:299-307.
- Moreno-Casasola P., Rojas-Galaviz J.L., Zárate-Lomelí D., Ortiz-Pérez M.A. Lara-Domínguez A.L. y Saavedra-Vázquez T. 2002. Diagnóstico de los manglares de Veracruz: distribución, vínculo con los recursos pesqueros y su problemática. *Madera y Bosques* **Número especial 2002**:61-88.
- Navarrete A.J. y Oliva-Rivera J.J. 2002. Litter production of *Rhizophora mangle* at Bacalar Chico, southern Quintana Roo, México. *Universidad y Ciencia* **18**:79-86.
- Odum W.E., McIvor C.C. y Smith T.J. 1982. *The Ecology of the Mangroves of South Florida: a Community Profile*. United States Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- Padilla C., Fortes M.D., Duarte C.M., Terrados J. y Kamp-Nielsen L. 2004. Recruitment, mortality and growth of mangrove (*Rhizophora* sp.) seedlings in Ulugan Bay, Palawan, Philippines. *Trees* **18**:589-595.
- Palik B.J. y Pregitzer K.S. 1993. The vertical development of early successional forest in northern Michigan, USA. *Journal of Ecology* **81**:271-285.
- Patriquin D. 1973. Estimation of growth rate, production and rate of the marine angiosperm *Thalassia testidum* König. *Caribbean Journal of Science* **13**:111-123.

- Pool D.J., Snedaker S.C. y Lugo A.E. 1977. Structure of mangrove forest in Florida, Puerto Rico, Mexico and Costa Rica. *Biotropica* **9**:195-212.
- Pulver T. R. 1976. Transplant techniques for sapling mangrove trees, *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, and *Avicennia germinans* in Florida. *Florida Marine Research Publications* **22**:1-14.
- Rabinowitz D. 1978. Early growth of mangrove seedlings in Panama, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography* **5**:113-133.
- Ramsar [The Ramsar Convention on Wetlands]. 2011. *The List of Wetlands of International Importance*. <www.ramsar.org/pdf/sitelist.pdf> (consultado octubre 2011).
- Rico-Gray V. y Lot A. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Biótica* **8**:295-306.
- Rodríguez-Zúñiga M.T. 2002. Manglares del sistema lagunar de Alvarado, Ver. México: influencia de algunos procesos físicos, biológicos y antropogénicos, en su distribución y estructura. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 104 pp.
- Rodríguez-Zúñiga M.T., Ramírez-García P. y Gutiérrez-Granados G. 2011. Efectos de la extracción no controlada de madera sobre la comunidad y estructura de tamaños de los manglares de Alvarado, Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**:109-113.

- Rondon-Suárez Y y Petreire-Júnior M. 2007. Environmental factors predicting fish community structure in two Neotropical rivers in Brazil. *Neotropical Ichthyology* **5**:61-68.
- Saenger P. 2002. *Mangrove Ecology, Silviculture and Conservation*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Short F.T. y Duarte C.M. 2001. Methods for the measurement of seagrass growth and production. En: Short F.T. y Coles R.G. Eds. *Global Seagrass Research Methods*, pp 155-182. Elsevier, Amsterdam.
- Smith A.H. y Berkes F. 1993. Community-based use of mangrove resources in St. Lucia. *International Journal of Environmental Studies* **43**:123-131.
- Smith R.L. y Smith T.M. 2004. *Ecología*. Addison Wesley, Madrid.
- Smith III T.J. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* **68**:266-273.
- Thampanya U., Vermaat J.E. y Terrados J. 2002. The effect of increasing sediment accretion on the seedlings of three common Thai mangrove species. *Aquatic Botany* **74**:315-325.
- Thom B.G. 1984. Coastal landforms and geomorphic processes. En: Snedaker S.C. y Snedaker J.G Eds. *The Mangrove Ecosystem: Research Methods*, pp. 3-17. Unesco/SCOR, Paris.
- Tomlinson P.B. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tovilla-Hernández C. y González-Angelito E. 1994. Producción de hojarasca del manglar en tres sistemas lagunares del Golfo de México y el Pacífico. *Serie Grandes Temas de la*

Hidrobiología: Los Sistemas Litorales. 1a. ed., Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa-Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Twilley R.W., Lugo A.E. y Patterson-Zucca C. 1986. Litter production and turn over in basin mangrove forest in southwest Florida. *Ecology* **67**:670-683.

Utrera-López M.E. y Moreno-Casasola P. 2008. Mangrove litter dynamics in La Mancha Lagoon, Veracruz, Mexico. *Wetlands Ecology and Management* **16**:11–22.

Vázquez-Lule A.D. 2008. Estructura vegetal e impacto antrópico en los manglares del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, 95 pp.

Walters B.B. 2005. Ecological effects of small-scale cutting of Philippine mangrove forests. *Forest Ecology and Management* **206**:331-348.

Weaver P.L. 1979. *Tree Growth in Several Tropical Forests of Puerto Rico*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Research Paper SO-152. Southern Forest Experiment Station. New Orleans, Louisiana.

Whittaker R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2a. ed., Macmillan Publishing, Nueva York, Nueva York.