



Jorge Alejandro Lopez Portillo Guzman
BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGIA DE MANGLARES Y DE OTRAS COMUNIDADES
DE HALOFITAS EN LA COSTA DE LA LAGUNA
DE MECOACAN, TABASCO.

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el título de

B I O L O G O

presenta

JORGE ALEJANDRO LOPEZ PORTILLO GUZMAN

México, D. F.

U. N. A. M.
C. I. A. DE CIENCIAS
PROFESIONALES
Y GRADOS

1982



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.

A mis padres

Alicia Guzmán Gómez
Guillermo López-Portillo Vernon

con reconocimiento

INDICE

	págs.
AGRADECIMIENTOS	
1. INTRODUCCION	1
2. OBJETIVOS	3
3. GENERALIDADES Y ANTECEDENTES	5
Biogeografía	5
Fisiología y anatomía	8
Factores físicos	13
Geomorfología	15
Ecología	17
Fisonomía	19
4. LA LAGUNA DE MECOACAN	20
Localización geográfica e hidrografía	20
Climatología	20
Vegetación	21
Geomorfología	22
5. FRANJAS DE VEGETACION A LO LARGO DE TRANSECTOS	24
Materiales y métodos	24
5.1. Productividad de hojarasca en la franja de <u>Avicennia germinans</u>	30
Resultados	30
Fenología	31
Productividad anual y por estaciones	34
Discusión	35

	págs.
5.2. Relación entre la vegetación y los parámetros ambientales	43
Resultados	43
Discusión	47
Zonación	55
5.3. Cobertura de especies a lo largo de transectos	58
El transecto 2	58
Materiales y métodos	59
Resultados	59
Relaciones entre <u>Avicennia</u> y <u>Batis</u>	60
Discusión	62
6. EL MANGLAR EN LAS MARGENES DE LA LAGUNA DE MECOACAN Y ZONAS ASOCIADAS	65
6.1. La vegetación en relación a la salinidad, el nivel de inundación y la oxigenación	66
Materiales y métodos	66
Resultados	67
6.2. Características fisonómicas de las comunidades censadas	74
6.3. Discusión	75
7. CONCLUSIONES	84
APENDICE	
Lista de especies colectadas por sitio de colecta	85
Ajuste por polinomios a los datos de porcentaje de sales <u>versus</u> conductividad eléctrica	88
Ajuste por mínimos cuadrados a funciones	89

Tablas	págs.
	92
Figuras	109
Fotografías	142
BIBLIOGRAFIA	151

1. INTRODUCCION.

Los manglares son un ecosistema de interfase. Ocupan áreas entre mareas, en zonas protegidas del oleaje y son frecuentes en espacios donde desembocan ríos u otras vías de agua de origen continental. Esto les confiere un carácter distintivo cuando se les compara con otros ecosistemas terrestres: la influencia que ejerce la precipitación local (de suma importancia en algunos si no todos los ecosistemas terrestres) es menor que la de otras características del ambiente, tales como la temperatura, la insolación, el nivel de inundación y el cambio estacional en la salinidad del agua y el suelo. Puede ser un error suponer que el ecosistema manglar pertenece a los ecosistemas terrestres y por tanto responde a los mismos factores ambientales que éstos. Como ejemplo de la supuesta conducta terrestre de los manglares está la "capacidad de construcción de suelos" sugerida por Davis (1940) y refutada por Thom (1967) en el plano geomorfológico.

Estudiar ecosistemas de interfase hídrica-terrestre implica eliminar en gran medida el equipo causal terrestre y considerar la influencia de la hidrogeomorfología sobre el establecimiento y éxito de las diferentes especies.

El cuerpo central de esta tesis consta del estudio de cuatro aspectos del manglar:

(1) La productividad y fenología de Avicennia germinans en una planicie lodosa inundable cercana a la boca de la laguna de Mecoaacán, utilizando la caída de hojarasca como indicadora.

(2) La zonación en un transecto no perturbado cercano a la boca de la laguna de Mecocacán y su relación con algunos factores ambientales.

(3) La falta de zonación en un transecto perturbado también cercano a la boca de la laguna de Mecocacán y la relación entre dos especies en ese transecto.

(4) Las variaciones en la diversidad, fisonomía y cobertura de las especies de manglar en el área alrededor de la laguna que se encuentra detrás de la frecuentemente presente franja de Rhizophora mangle.

Esta tesis empezó a desarrollarse en marzo de 1979, cuando un grupo del Instituto de Ecología coordinado por el M. en C. Exequiel Ezcurra realizaba un estudio sobre el posible impacto ambiental que ocasionaría la construcción y funcionamiento de un puerto de altura en Dos Bocas, Tabasco. El estudio, complementado con otros, fué presentado por Proyectos Marinos, S.C., a Petróleos Mexicanos ese mismo año. Esta tesis continuó siendo apoyada por el Instituto de Ecología hasta ser finalizada y además fué ampliada con las observaciones de campo que dieron lugar a los puntos (3) y (4) mencionados anteriormente.

2. OBJETIVOS.

1.- Analizar las relaciones de la vegetación con parámetros ambientales edáficos y climáticos.

2.- Encontrar funciones de respuesta de las poblaciones o comunidades estudiadas a la variación de los parámetros edáficos y climáticos por un lado y a las relaciones entre especies por el otro.

Para cumplir estos objetivos se abordarán los siguientes aspectos:

a.- La caída de hojarasca y sus relaciones con la productividad y fenología de Avicennia germinans.

b.- La zonación, a lo largo de un transecto, entre 5 especies:

Rhizophora mangle

Avicennia germinans

Batis maritima

Spartina spartinae

Pithecellobium lanceolatum

c.- La comparación entre la cobertura de A. germinans y B. maritima en un transecto perturbado y uno no perturbado.

d.- La variación fisonómica alrededor de zonas cercanas al margen de la laguna de Mechoacán, y los ríos Cuxcuchapa y Escarbado (u Hondo) que son sistemas de descarga asociados a ésta. Las especies aludidas en esta parte serán:

- R. mangle
- A. germinans
- Laguncularia racemosa

3 GENERALIDADES Y ANTECEDENTES

Biogeografía.

Los manglares tienen una distribución intertropical. Sin embargo, la composición genérica y específica varía, pudiéndose distinguir, de acuerdo a Chapman (1975), dos regiones: la del Indo-Pacífico y la región del Nuevo Mundo-Oeste de Africa (Figura 3.1.). La primera región comprende las costas de Africa del este, el Mar Rojo, India, Asia del sureste, sur de Japón, e Islas del Pacífico al este de Samoa.

La segunda región comprende las costas de Atlántico de Africa y América, el Golfo de México, las costas del Pacífico de América Tropical y las Islas Galápagos. Las especies existentes en Hawaii son introducidas.

La región del Indo-Pacífico tiene más de 20 especies distribuidas en 13 géneros de los 16 registrados como componentes de la vegetación de manglar, en tanto que la otra región tiene 10 especies distribuidas en 6 géneros si se suma Pelliceria rhizophorae (Graham 1977). En vista de esto, se ha sugerido que lo que ahora es la península Malaya fué el centro de origen de los géneros de manglar. Esto plantea problemas en cuanto a la forma de dispersión de los géneros. De acuerdo a Chapman (1975) y Hadač (1976) no es posible entender la distribución de los manglares en función de la distribución actual de los continentes. Fosberg (1975) sugiere que el núcleo de manglares (core mangrove flora) asumió su composición actual entre el período Eoceno (50 m.a.) y Mioceno medio (15 m.a.). Para ambos períodos la India, según estudios de paleo

magnetismo (Smith, Briden y Drewry 1973) se encontraba separándose de Madagascar y el actual Mediterráneo formaba parte del Mar de Tetis. Esto permite suponer un corredor a través del sur de Europa por donde migraron Avicennia y Rhizophora, además de otros géneros tales como Nypa (Francia, Eoceno) y Achrostiticum (Hungría, Oligoceno) como lo demuestran evidencias palinológicas en Inglaterra, Venezuela y Nigeria, tan distantes actualmente (Rákosi 1976).

Por otra parte el sur de América, cercano a África ese intervalo de tiempo (Figura 3.2.) estuvo en la posibilidad de recibir los géneros migrantes (se reporta para el Eoceno de Brasil a Rhizophora y para el Plió-Pleistoceno de Venezuela a Avicennia en Fosberg 1975). Si bien algunas de las localidades mencionadas aquí pertenecen a latitudes templadas, su posición paleogeográfica coincidía con la localización actual de los manglares.

El hecho de que haya poca diversidad en América y el oeste de África hace suponer a Chapman (op. cit.) que sólo esos géneros, para el momento, disponían de medios eficientes de dispersión y amplitud de tolerancia, y que al cerrarse el Mar de Tetis se interrumpió el pasaje de propágulos de otros géneros.

La región del Nuevo Mundo-Oeste de África contiene géneros que hasta la fecha no han sido reportados para el Viejo Mundo. Tal es el caso de Laguncularia y Conocarpus. Por otro lado está Pelliceria, actualmente presente de Costa Rica al NO de Colombia en la costa del Pacífico, pero con una mayor área de distribución que abarcaba Nigeria, las Antillas, el sur de México y el noroeste de Colombia. Esta reducción en el área de distribución puede deberse a un complejo de factores que involucra bajas temperaturas, fluctuación del nivel de marea, orogenia, zonación y competencia con Rhizophora (Fuchs 1970, Graham 1977, Tomasini 1980).

Respecto a la migración de géneros a través del Mar de Tetis y la formación de nuevas especies de manglar en la región de América y el oeste de África hace falta aún más evidencia acerca del rango estratigráfico y geográfico de los géneros, pero la Deriva Continental ofrece una respuesta alternativa a la de la migración de éstos (tal como entre otros, mencionaban Weaver y Clements 1944) mediante corrientes oceánicas, ya que nuevas investigaciones (Rabinowitz 1978, Schaeffer com. pers. 1980) indican que el tiempo de transporte necesario para la migración de América a el oeste de África puede ser incompatible con una sobrevivencia considerable.

Distribución en México.

No hay un estudio exhaustivo sobre la localización o ecología de los manglares de México y sí estudios aislados (Cuatrecasas 1958, Sánchez, R. M., 1963, Vázquez-Yanes 1971, 1980a, 1980b, Vázquez-Yanes et al. 1972, Lot Helgueras, Vázquez-Yanes y Menéndez 1975, Menéndez 1976, Rico-Gray 1979, Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California 1979).

Como se mencionó anteriormente, los manglares de México forman parte de la llamada Región del Nuevo Mundo-Oeste de África con las especies Rhizophora mangle (mangle rojo), Avicennia germinans (mangle negro), Laguncularia racemosa (mangle blanco) y Conocarpus erectus (mangle botoncillo) y un helecho: Achrostichum aureum (helecho dorado). Recientemente, de acuerdo a Chapman (1980), se han reconocido además Rhizophora racemosa, R. harrisonii, Avicennia bicolor y A. schaueriana, aparte de, desde luego, Pellice-

ria rhizophorae. Rico Gray (1982) indica que Rhizophora harrisonii está presente en la costa de Chiapas a 15°10' de latitud.

Los manglares se encuentran en las costas del Golfo de México desde Laguna Madre (Tams.) hasta la parte sur de Quintana Roo, alcanzando su desarrollo máximo en diversidad y altura en los estados de Tabasco y Campeche. En las costas del Pacífico se encuentran distribuidos, más irregularmente que en el Golfo, en los Estados de Baja California y desde Sonora hasta Chiapas (Figura 3.3.).

Su máximo desarrollo en extensión y amplitud está en partes de la planicie costera de Nayarit, conocida como Marismas Nacionales (Pennington y Sarukhán 1968, Rzedowsky 1978).

Flores Mata et al. (1971) calculan que el tipo de vegetación del manglar ocupa una superficie de 14 202 km², (aunque es posible que sea ligeramente mayor, ya que en el mapa publicado por estos autores no se reportan manglares en Baja California Sur, frente a Isla Tiburón, en la desembocadura del Río Sonora y en algunas zonas de la costa de Oaxaca). Esta cifra equivale al 0.70% del total del Territorio Nacional.

Fisiología y Anatomía.

- Tolerancia a la salinidad.

Los manglares se encuentran en la mayoría de los casos en zonas inundables, con salinidades entre 17 y 60 partes por mil, aunque se han reportado casos extremos con salinidades de

72 partes por mil o muy bajas en Australia (Beard 1967, Kimball com. pers. 1980, Cintrón et al. 1978). Rzedowsky (com. pers. 1980) ha observado poblaciones de Avicennia germinans en bahías muy cercanas y sin un afluente de agua dulce visible (lo que hace suponer que la salinidad del medio debe ser elevada), en las costas de Nayarit.

El hábitat inundable y salino es comparado a uno desértico, ya que si bien hay abundancia de agua, ésta debe ser tomada en contra de un gradiente de concentración de sales. Las plantas que viven en este ambiente poseen mecanismos que les permiten desalar el agua que aprovechan a costa de un gasto de energía.

- Mecanismos de eliminación de sales.

A partir de la respuesta de las especies al problema de la desalación, Joshi, Jamale y Bhosale (1975) postulan la clasificación de especies de manglar y halófitas en exclusoras, excretoras y acumuladoras. Esta clasificación tiene sus límites, ya que no hay una especie de manglar que en xilema tenga una salinidad con un equivalente en presión osmótica mayor a un 10% de la del agua de mar (que es de 20 atmósferas según Scholander et al. 1962).

Sin embargo, sí hay mecanismos de eliminación de sales muy diferentes. La especie "menos apta" en la exclusión de sales (Vbgr. Avicennia) excreta la excedente vía glándulas foliares y la excreción puede observarse como pequeños cristales sobre la haz de las hojas. Rhizophora excluye una mayor proporción de sales que Avicennia y no secreta sales y Batis (por ejemplo) acumula las sales excedentes en vacuolas de las hojas, desechando éstas últimas

cuando la acumulación impide otros procesos fisiológicos (Crawford 1976). Laguncularia acumula el excedente de sales tomadas del sustrato en las hojas senescentes, aumentando éstas en espesor (Vázquez-Yanes, com. pers.).

La mayor parte de las especies halófitas excluyen las sales vía raíces con un ritmo diurno (Jennings 1968), lo que demuestra la utilización de energía metabólica (Walter y Steiner 1936).

El probable mecanismo desalador consiste en la exclusión de sales a nivel de membrana de raíz. Esta puede realizarse de diferentes formas. En el caso de Rhizophora ocurre una ultrafiltración, consistente en un proceso no metabólico en el cual la acumulación de solutos orgánicos en xilema mantiene un equilibrio hiperosmótico constante; en el de Avicennia hay un proceso de incorporación selectiva de los iones y excreción por glándulas foliares del excedente, siendo ambos consumidores de energía metabólica (Scholander 1968, Mizrachi, Pannier y Pannier 1980).

De cualquier manera no debe descartarse un proceso de selección de iones y de síntesis de solutos orgánicos (amino-ácidos y/o proteínas) como medio para mantener una hiperosmoticidad entre el sustrato y la planta aunque haya diferencias de grado entre las especies, ya que no se han encontrado en xilema más de -2 atmósferas (10-50 veces la concentración de sales de las plantas terrestres Hibiscus y Eugenia), que es el 10% de la concentración de sales del agua de mar (Scholander et al. 1962, Scholander et al. 1964). En relación con esto, Mizrachi,

Pannier y Pannier (1980) señalan que en medios excesivamente salinos, las primeras fallas en los mecanismos de resistencia de las especies halófilas a la salinidad se manifiestan bajo la forma de una disminución de los compuestos nitrogenados.

Hadač y Hadačova (1974) reportan valores que para los estándares de Scholander son 10 veces más altos, pero es posible que esto se deba a la diferencia en los métodos de medición: en tanto que Scholander aísla una hoja en un tubo y le aplica presión positiva por medio de una cámara de presión de Scholander hasta igualar la existente en el xilema (que es una apreciación muy real), Hadač utiliza el método crioscópico, que consiste en macerar partes vegetales de la planta, homogeneizando el contenido de sales de los componentes de ésta. Esto se puede ver claro al apreciar los valores de Salicornia (-45.12 atm y -56.69), tan altos que sólo es posible pensar que se han macerado las vacuolas que contienen sales no utilizadas por las plantas.

- Anillos relacionados con el crecimiento secundario.

Un factor conspicuo en Avicennia es la presencia de anillos en el tronco y ramas que se creían semejantes a los de crecimiento de los árboles de zonas templadas. Chapman (1947) propuso que podían ser estacionales pero Gill (1971) no encontró una correlación significativa entre los anillos producidos y las estaciones del año y sí una gran variabilidad en el número de anillos, que estaba relacionada con el diámetro de la rama en cualquier altura, por lo que sugiere que éstos anillos son de origen endógeno.

El crecimiento secundario en Avicennia es del tipo anómalo (Fahn 1969), en el sentido de que el floema se encuentra incluido dentro del xilema. Esto se debe a que la diferenciación del floema (de derivados del parénquima) se lleva a cabo después de que la actividad del cambium cesa (Zamski 1979). Este autor también reporta que hay interconexión entre haces del floema de un anillo con anillos adyacentes, y que tales interconexiones pueden ser indicadoras de que una actividad simultánea se lleva a cabo por lo menos en los últimos cuatro anillos del floema. Entonces, es posible que los varios anillos producidos en un año sean el equivalente de un solo anillo estacional de los árboles de clima templado.

Anobi (1974) reporta que en la mayoría de los árboles tropicales de Nigeria la formación de anillos de crecimiento está relacionada con períodos intermitentes e irregulares de actividad del cambium durante el desarrollo de yemas, hojas y en algunos casos, floración. Sin embargo, el problema es más complicado con las especies de "manglar" (en este caso Dalbergia, Drepanocarpus y Ormocarpum) y es posible que en esta vegetación halófila inundable intervengan también las fluctuaciones de humedad y salinidad en el sustrato (por cambios en el aporte de agua dulce) estando supeditada la actividad del cambium a variaciones estacionales, como puede ser el caso en Avicennia.

- Toma de gases de la atmósfera.

La inundación constante impide el intercambio regular de gases entre el sustrato y la atmósfera, provocando un ambiente reductor con la presencia de sulfatos ácidos y pinita. Hart (1959) reporta 17 mg/g de azufre oxidable en suelos de manglar. Esto a su vez es un fuerte factor limitante en el estable

cimiento de muchas especies y favorece el desarrollo de adaptaciones morfofisiológicas por selección natural. Los manglares son uno de los casos: la mayoría de géneros de mangle coinciden en la formación de estructuras de toma de gases de la atmósfera. Rhizophora posee gran cantidad de lenticelas en zonas localizadas de sus raíces en forma de zanco (Gill y Tomlinson 1977). Avicennia y Laguncularia tienen raíces aéreas columnares de 30 a 60 cm de altura y el intercambio de gases se realiza activamente por las lenticelas que no están sumergidas. Chapman (1969) reporta plantas de Avicennia marina var. resinifera muertas a causa de inundación prolongada y Scholander, Van Dam y Scholander (1955) observaron un descenso en concentración de oxígeno hasta en un 99% al cubrir de grasa los pneumatóforos de Avicennia nitida Jacq.

Factores físicos.

- Nivel de marea.

Chapman (1938), Clarke y Hannon (1969) y otros autores coinciden en indicar que los manglares y sus análogos ecológicos, las marismas, ocupan en general el rango que existe en la zona entre mareas. Chapman le da una importancia fundamental al nivel de marea como determinante de la zonación de comunidades o especies vegetales en relación a la fisiografía y textura del suelo.

Hinde (1954) clasifica la vegetación de las marismas de la Bahía de San Francisco (E.U.A.) en 3 asociaciones, relacionando su posición con los rangos de marea y nombrándolos de acuerdo a los géneros de las especies dominantes según el criterio de Braun-Blanquet (Vbgr. Salicornietum).

La fluctuación de mareas en relación a la topografía condiciona el tiempo de exposición al sol, el tiempo de inundación y con ello el grado de anaerobiosis de los suelos, la cantidad de sales y el establecimiento de plántulas y su éxito en la supervivencia.

- Suelos.

Típicamente se ha dado mucha importancia al tipo de suelo y la comunidad de manglar que lo sostiene. Se ha observado que si bien las especies de mangle pueden ocupar una gama de suelos relativamente amplia (arenoso, rocoso, de arrecife, limoso, turboso) los manglares más prósperos se encuentran en suelos con un alto contenido de arcillas y materia orgánica (Chapman 1944).

- Interacción entre sales y texturas.

A igual concentración de sales en diferentes texturas, aquellas con mayor proporción de arena serán más nocivas para el desarrollo de las especies de manglar (Mc Millan 1975). Gledhill (1963) reporta ausencia de árboles altos y un gran espaciamiento de árboles de Rhizophora racemosa en Sierra Leona, atribuyéndoselo a la actividad humana y a la posterior acumulación de arena como factor limitante en el establecimiento de todas las especies. Este puede ser un efecto de la saturación de partículas del suelo por las sales en solución, de manera que un suelo de textura fina tiene la capacidad de retener mayor proporción de iones y por tanto "amortigua" el intercambio iónico del suelo con la raíz en mayor grado que un suelo arenoso (o de textura gruesa). Por otro lado, el alto contenido

de sodio asociado con la salinidad, dispersa las partículas de arcilla disminuyendo la porosidad y el drenaje de los suelos (Clarke y Hannon, 1967).

Otra característica importante y que ha causado problemas en la reclamación de suelos de manglar para el cultivo de arroz es la abundancia de iones de azufre, hierro y aluminio (Hesse 1961a, 1961b). Estos se acumulan por acción de bacterias anaeróbicas, la poca descomposición de la materia orgánica y la sedimentación de los iones provenientes del agua del mar.

- Geomorfología.

Poco énfasis se ha dado a la geomorfología de ambientes costeros y deltas de ríos. Esto ha llevado las más de las veces, de acuerdo a Thom (1967) a la exageración de la capacidad de construcción de suelos por los manglares.

Thom (op. cit.) categoriza los hábitats del manglar en acuerdo a los procesos geomórficos y las formas terrestres resultantes: "a) crecimiento (accretion) de los márgenes de la laguna que da lugar a planicies lodosas (mudflats); b) zonas de estabilidad de la línea costera cuya consecuencia es la acumulación de materia orgánica en descomposición perteneciente a Rhizophora y c) zonas de destrucción de la vegetación de las orillas, que favorece la expansión de los cuerpos de agua y la deposición de sedimentos poco aprovechables para los mangles".

Frecuentemente se relaciona a ambientes estables (es decir, del tipo b) con zonas de construcción de suelos por acción de los manglares. Esto, en vista al concepto

de sucesión de Clements, que implica la ocupación de un espacio por una especie colonizadora que al mismo tiempo modifica el microambiente, y puede así ser ocupado por otra especie secundaria y así, sucesivamente hasta llegar a un clímax. En el caso de los manglares americanos Rhizophora sería la colonizadora, seguida por Avicennia, Laguncularia, Conocarpus y vegetación halófila (que corresponde a la clasificación del Sur del Golfo de México y el Caribe propuesta por Chapman 1970). Hay múltiples ejemplos en la literatura (Gledhill 1963, Chapman 1969, 1970).

Un argumento es el de la existencia de franjas de vegetación paralelas a la playa de las lagunas, deltas y otras formaciones. Sin negar esa posibilidad, Thom cita a Sauer (1961) "...estas bandas pueden estar en equilibrio estático con factores del hábitat, tales como la brisa de sal, que tiene gradientes tajantes normales a la playa...". Chapman (1969) utiliza el concepto de sucesión, pero coincide con Thom: cuando las condiciones de sedimentación cambian, las especies presentes son desplazadas y su sitio es ocupado por especies de suelos altos, profundos, arenosos o según sea la dirección del cambio.

Dicho de otra forma: la estabilidad geomorfológica de las playas o márgenes no depende fundamentalmente de los manglares. El supuesto papel que cada especie de manglar tiene en la sucesión (que nació como concepto central a partir de la publicación de Davis en 1940) fue investigado por Thom, encontrando que Rhizophora, favorita colonizadora, en muchos casos ocupa las orillas sólo cuando cesa la actividad de depositación de sedimentos y no es un agente importante en el crecimiento del suelo antes de ese momento.

Ecología.

Concluyendo la discusión de geomorfología, se puede decir que en el estudio de manglares el término pionero, tal como lo usan Macnae (1963), Gledhill (1963), Chapman (1969) y otros no tiene la misma acepción del concepto Clementsiano.

La zonación, entonces, no siempre obedece a una progresión hacia el mar en donde la especie frontal representa el colono y el resto, partes de una secuencia seral. Puede ser que la comunidad así descrita se encuentre en equilibrio desde hace tiempo (Thom 1967). Lugo (1980) apoya esta consideración y propone explícitamente el análisis por separado de los diferentes tipos de manglar, dando importancia como formadores de suelo sólo a los mangles que ocupan áreas donde "las corrientes y las energías de mareas son comparativamente débiles y las condiciones, propias para la acumulación de sedimentos", pero sin embargo menciona nuevamente el esquema de sucesión propuesto por Odum (1969). Es necesario mencionar que cuando menos en los perfiles horadados por Thom (op. cit.) en las partes estables de los sistemas lagunares de Tabasco no hay indicaciones de una sustitución de sedimento de Rhizophora (generalmente turboso) por el sedimento que caracteriza a Avicennia (generalmente limoso).

Se han seguido otros caminos para explicar la zonación de las especies. Los estudios de Rabinowitz (1975, 1978) indican que hay una estrecha relación entre el tamaño del propágulo y la posición fisiográfica de la especie. Rhizophora mangle, especie que generalmente se encuentra en suelos bajos, tiene el propágulo de mayor longitud y peso; por el contrario, Avicennia y Laguncularia poseen propágulos de menor dimensión, dificultando así su establecimiento en los suelos bajos (de alto nivel de agua) que

ocupa Rhizophora. Los propágulos de ésta, a su vez, sólo penetran hacia los bosques ocupados por Avicennia durante las mareas altas o temporales y aún así estará expuesta a las presiones que ocasionará el posterior descenso del nivel de agua, la insolación o la competencia por luz, además de las altas concentraciones salinas. Sugiere Rabinowitz que este mecanismo puede contribuir a la zonación observada.

Ball (1980) siguió por medio de fotointerpretación y trabajo de campo la sucesión de comunidades en el sur de Florida ocasionada por la invasión de agua de mar, producto de alteraciones humanas. Encontró que si bien inicialmente la abundancia de Laguncularia racemosa es mayor que la de Rhizophora mangle (de acuerdo a la estructura de las poblaciones actuales), la segunda desplazará a la otra por competencia en el rango entre mareas pero no así en la zona no sujeta a inundaciones donde se formará un arbustal de Laguncularia.

De aquí, Ball concluye que "deben esperarse patrones de sucesión diferentes dentro de cada conjunto de condiciones físicas, independientemente de las condiciones bióticas de las zonas adyacentes".

El concepto de sucesión en los ecosistemas de manglar tiene, entonces, otro sentido. El manglar no necesariamente es una etapa seral cuyo clímax sería por ejemplo una selva o un espartal. Las especies propias del manglar, dada la exclusión por inadaptación fisiológica de otras especies, compiten entre ellas dentro del rango que potencialmente pueden ocupar. En el trabajo de Ball (op. cit.), durante las últimas etapas de sucesión en el manglar es más probable que al caerse un árbol de Laguncularia ocupe su lugar Rhizophora debido a la mayor den-

sidad de propágulos o estados juveniles en el área, pues ésta es tolerante a la sombra.

En otras zonas la diversidad se mantiene como consecuencia de fenómenos atmosféricos cíclicos (Vbgr, huracanes o nortes) que dan posibilidades a las especies menos tolerantes a la sombra de ser miembros del dosel, y con esto garantizar su permanencia en el ecosistema (Lugo y Snedaker 1975).

Fisonomía.

Muchos autores reportan diferencias en el aspecto de los manglares con relación a variaciones en la salinidad del sustrato, agua superficial o textura del suelo (Gledhill 1963, Vázquez-Yanes *et al.* 1972, Thom 1967). Hasta recientemente se han hecho trabajos que explican por análisis directo este tipo de relaciones. Lot Helgueras, Vázquez-Yanes y Menéndez (1975) analizan el cambio en diversidad y altura de los árboles de la costa del NE de México y concluyen que las variaciones latitudinales del clima, temperatura y humedad son probablemente los causantes de la disminución de diversidad y altura de SE a NE.

Pool, Lugo y Snedaker (1977) implementan el índice de complejidad propuesto por Holdridge (1967) y que toma en cuenta las características fisonómicas de la zona: número de especies, densidad, área basal y altura. Con este índice comparan diferentes sitios geográficos, concluyendo que el aporte de agua dulce vía precipitación pluvial y la fisiografía son los causantes principales de cambio en la fisonomía.

Cintrón *et al.* (1978) reportan una relación lineal negativa entre la altura de los árboles y la concentración salina (que fluctúa entre 17 y 72 partes por mil), en Puerto Rico e islas adyacentes.

4. LA LAGUNA DE MECOACAN

Localización geográfica e hidrografía.

Se encuentra situada entre los paralelos 18°20' y 18°27' y los meridianos 93°4' y 93°13'. Forma parte del Reciente Fluvial del Golfo y está constituida por sedimentos resultantes de la erosión de la cuenca superior del Mezcalapa, en Chiapas. Estos sedimentos provienen de rocas graníticas de la Sierra Madre de Chiapas y de rocas sedimentarias del Cretácico y el Terciario.

Está considerada dentro del Sistema Mezcalapa (en una costa de emersión) y es depositaria parcial del Río Carrizal, que lleva aproximadamente una tercera parte del volumen del Río Mezcalapa, dirigiendo una porción de este volumen a los dos ríos que la circundan: el Río González y el Río Seco.

Climatología.

Tiene un clima AMgw" (tropical de tierras bajas en Monzón) que es el registrado en la estación de Paraíso, Tabasco.

La temperatura media anual es de 25°C. La precipitación es de 1500 a 2000 mm, con un doble máximo (junio y

y septiembre) en verano. La precipitación mensual máxima es en septiembre y la mínima en abril, con 40 a 50 mm.

Tomando como referencia tres estaciones cercanas (Figura 4.1.), Thom (1967) reporta una estacionalidad marcada por dos patrones:

a) Altas temperaturas (27-29°C), coincidentes con una baja precipitación, en verano (mayo y julio a agosto). En general, de marzo a septiembre el nivel de agua disminuye en las zonas bajas y la salinidad aumenta en la laguna y aquellos canales que no son distributarios activos.

b) Bajas temperaturas (15-20°C) debido a dos causas: 1) en los meses de junio y septiembre, la alta nubosidad por lluvias convectivas continentales, y 2) en los meses de octubre a marzo, cuando hasta 25 nortes periódicos provocan una disminución en la temperatura por un lapso de hasta 5 días.

El rango de mareas es de 35 a 50 cm, no teniendo éste la importancia de otras costas aluviales, en donde se encuentra un patrón geomorfológico de drenaje por mareas muy marcado. Sólo se eleva el nivel de aguas considerablemente por efecto de lluvias estacionales y nortes, subiendo en casos (en este estudio durante el mes de octubre de 1979) hasta más de un metro, lo que ocasiona la inundación de las elevaciones entre los distribuidores.

Vegetación

La Laguna de Mecoacán se encuentra rodeada de vegetación de manglar (que se estima es de 40 km², Instituto de Ecolo

gía 1979) y sobre Río Seco se puede apreciar este tipo de vegetación hasta 20 km mar adentro. La distribución de éstos es en forma de franjas en las áreas cercanas a la costa y como bosque mixto en las áreas que circundan las lagunetas de La Negrita y Tilapa y los ríos Hondo (o Escarbado) y Cuxcuchapa.

Hacia afuera de la zona de influencia salina, pero en zonas aún bajas e inundables, se encuentra rodeado por pantanos de popal (dominado por Thalia geniculata) y de mucalería (llamado así por la abundancia del mucal Dahlbergia brownii). Con el aumento de relieve en zonas salobres, la fisonomía de la vegetación varía hacia matorral halófilo, en donde se presentan Batis maritima, Salicornia bigelovii y en ocasiones Bornichia frutescens, Spartina spartinae y manchones de Distichlis spicata.

Thom (1967) reporta listados de especies presentes en el área, de acuerdo a la división por ambientes que distinguió.

La figura 4.2. muestra la distribución de las diferentes asociaciones vegetales en la laguna de Mecacoacán.

Geomorfología

Thom (1967, 1975) categoriza a los manglares de el Delta del Grijalva-Usumacinta en los estados de Tabasco y Campeche en subcomunidades de acuerdo al ambiente geomorfológico en que se desarrollan (ver introducción).

El patrón intrincado de efluentes antiguos y recientes (impreso en la topografía) y la diversidad de ambientes o subcomunidades de manglar, permite a Thom inferir un ciclo de etapas que implica desde la formación de un nuevo distribuidor de descarga con aporte de sedimentos inorgánicos, el hundimiento del suelo por compactación y la elevación gradual del nivel de agua (Scholl 1964), hasta el viraje paulatino a un sitio de deposición inactivo con poco aporte de sedimentos de tipo inorgánico, aumento en la salinidad del sustrato y formación gradual de capas de suelo de origen orgánico que permiten a los manglares establecerse a pesar del hundimiento. La actividad geomorfológica de los manglares va teniendo mayor importancia a medida que este proceso avanza (como se dijo en la introducción). Las muestras en profundidad de muchas zonas de la laguna, de acuerdo a Thom (1967), indicaron que bajo ningún suelo ocupado por Avicennia hay restos vegetales de Rhizophora, lo que significa que la comunidad ha sido estable durante algún tiempo (tal vez 2000-4000 años, según evidencias en otras áreas del Golfo de México, Scholl op. cit.).

Tomando la división en subcomunidades propuestas por Thom, los censos realizados en esta tesis se ordenan de la manera indicada en la tabla 4.1., sobre la base de las observaciones de campo.

Thom comenta algunas zonas de la laguna en donde se realizaron los censos a saber: el NE de la laguna donde hay un bosque de Avicennia con franja de Rhizophora (censos 17,18); la parte S y SO que corresponde a un sitio de deposición actualmente inactivo (censos 12, 13); una zona también comentada por Gómez Angulo (1977) que recibe fuertes aportes de agua y corrientes de Boca Grande y por tanto está sujeta al desgaste de la orilla. En esta zona la pendiente es tajante y es de las pocas áreas en la laguna que no tiene indi-

viduos de Rhizophora como frente (censos 8 y 9).

También comenta Thom la existencia de "individuos jóvenes", ejemplares de Laguncularia y Rhizophora al frente de la laguna. En estas zonas (censos 12, 13 y 16) hay una pendiente suave y poca actividad de deposición de sedimentos, es decir, es un frente de avance sobre la playa recientemente formada.

Por último, menciona árboles achaparrados de Avicennia creciendo en asociación con Batis maritima (trayecto 1 estaciones 15-18). Es, para Thom, "un hábitat con suelos salinos, duros y altamente oxidables en períodos de bajo nivel de agua."

5. FRANJAS DE VEGETACION A LO LARGO DE UN TRAYECTO

Las franjas de vegetación sobre el área marginal de la Laguna de Mecoaacán son más notorias en el área suroeste. Esta es una zona cercana a la desembocadura al mar, y por tanto con una fuerte influencia del agua salada. Los diferentes niveles de sales y marea que tiene la laguna a lo largo del año, tal como se cita en la introducción, pueden ser causantes de la zonación tajante entre las especies.

Materiales y Métodos.

Se localizó un sitio sobre el margen de la laguna que tuviera una zonación marcada y representara en poca distancia el cambio tajante entre las franjas monoespecíficas. El sitio se encuentra marcado en la Figura 6.1. (Trayecto 1). Localizado el sitio se procedió a trazar un trayecto perpendicular a la orilla de la la-

guna. Dicho transecto (de 690 metros de longitud) fue dividido en 23 estaciones distantes 30 metros una de la otra. En este transecto se encuentran: Rhizophora mangle (estación 1), Avicennia germinans (estaciones 2-14 abundante, formando un bosque y 15 a 20 escasa, formando parte de un matorral), Batis maritima (estaciones 15-22), Spartina spartinae (estaciones 21-23) y Pithecellobium lanceolatum (estación 23) (Figura 5.1.).

Se procedió a medir el relieve del transecto y otras características ambientales tales como:

Oxígeno del suelo a 10 cm de profundidad
Temperatura a 2 cm de profundidad

Se tomaron 24 muestras de suelo correspondientes a las 23 estaciones más la del fondo de la laguna y en el laboratorio se determinaron:

pH
materia orgánica
iones (Cl^- , HCO_3^- , Ca^{++} , Na^+ , K^+ , Mg^{++})
textura
conductividad eléctrica en extracto de pasta de saturación y posteriormente C.E. en pasta de saturación

Se realizó un censo por estación consistente en un cuadrado de 100 m^2 donde se midieron las siguientes características fenológicas:

cobertura de cada especie
número de árboles (densidad)

altura de 4 árboles dominantes
 densidad y altura de los pneumatóforos
 producción de hojarasca

Los métodos utilizados fueron:

Relieve. Con un nivel de topógrafo se midió la diferencia en altura entre las estaciones tomando como cota cero el nivel de la laguna del 5 de abril de 1979.

pH. Se tomaron 10 gramos de suelo cernido en malla de 2 mm, y se tomaron las medidas de la solución en un potenciómetro empleando una relación de suelo-agua destilada de 1: 2.5 y una relación suelo-solución salina 1: 2.5 de KCl 1 N a pH7.

Materia Orgánica. Se utilizó el método de Walkley y Black modificado por Walkley (1947).

Iones. Se utilizaron las pruebas standard de laboratorio descritas en Richards et al. (1974).

Sobre el extracto de la pasta de saturación se cuantificó:

Cl^- Por titulación con nitrato de plata

Ca^{++} y Mg^{++} Por titulación con etilendiamino tetraacetato (EDTA o versenato)

Na^+ y K^+ Por flamometría

CO_3^- y HCO_3^- Por titulación con ácido (fenolftaleína al 1% en etanol al 60%, anaranjado de metilo en agua al 0.01% y H_2SO_4 al 0.01 N aproximado)

Textura. Por el método de Bouyoucos (1963). Estos suelos presentaron problemas de floculación por la alta concentración de sales. Se hizo necesario lavarlos hasta 3 veces y aplicar Calgón para dispersar las arcillas.

Conductividad Eléctrica. Con un conductímetro se midió inicialmente sobre el extracto de la pasta de saturación, pero las siguientes lecturas se llevaron a cabo sobre la pasta de saturación del suelo directamente. Los datos son reportados en milimhos por centímetro y hay una gráfica en el apéndice que relaciona los milimhos por cm. con el porciento de sales (Figura A1).

Temperatura del suelo. Se midió con un termómetro de suelos la temperatura superficial en un día de fuerte insolaación, a las 14:00 horas. La profundidad fue de 2 centímetros aproximadamente.

Oxígeno en el suelo. Se utilizó el método indirecto de Hoffer (Jackson, 1976). Este es un método semicuantitativo que consiste en estimar colorimétricamente la cantidad de hierro oxidado (ferrico) o reducido (ferroso) en una muestra de suelo recién extraída a una profundidad de 10 centímetros aproximadamente. El color rojo indica presencia del ión ferrico y por lo tanto buena aireación y el color azul indica presencia del ión ferroso y con esto condiciones de anaerobiosis; la presencia de ambos iones indica que la aireación es pobre pero la deficiencia de oxígeno no es (normalmente) severa.

Cobertura. Por coordenadas al azar se sortearon 50 puntos en cada censo. En cada punto elegido se estableció una línea óptica vertical mediante un pentaprisma de nivelación automática (Montaña y Ezcurra, 1980), y se contó la cantidad de puntos que interceptaron el follaje de cada especie presente en el cuadrado.

La cobertura en especies herbáceas se estimó lanzando perpendicularmente al suelo una vara recta de 1.50 m de altura. Si la vara tocaba alguna parte del follaje, se consideraba como una intercepción.

La cobertura en un cuadrado muestral se estima como el porcentaje de intercepciones obtenidas para cada especie.

Altura de los Árboles Dominantes. Se midieron 4 árboles dominantes en cada cuadrado. La altura de cada árbol se estimó a partir del ángulo medido entre la copa, el observador (situado a una distancia conocida), y la horizontal. Para la medición de ángulos se utilizó un nivel con clisímetro.

La altura se calculó como:

$$\text{Tan } \alpha \text{ (d) + 1.65 = h}$$

Densidad de Árboles. Se contaron todos los árboles vivos dentro de cada censo.

Altura de los Pneumatóforos. Se midió la altura de 20 pneumatóforos elegidos al azar, y se calculó el promedio de alturas.

Densidad de los Pneumatóforos. Con un marco de alambre de 0.25 m de lado se muestrearon cinco puntos al azar dentro de cada cuadrado. En cada punto se contó la cantidad de pneumatóforos dentro del marco, y se promediaron los cinco valores.

Producción de Hojarasca. En cada estación dentro del bosque de Rhizophora o Avicennia se colocaron dos trampas de hojarasca perpendiculares al transecto, a 5 m de distancia de la estaca

que marca la estación y opuestas una a la otra. Cada intervalo no menor de 28 días se recogió la hojarasca que se acumula en las trampas. Se secó al horno a 80°C durante tres días y posteriormente se separó por partes morfológicas, pesando éstas por separado.

Cada trampa está formada por una malla mosquitera de nylon de 1m² cosida a un marco de alambre de 0.5 m de lado (0.25 m²) que se sostiene sobre cuatro estacas a 0.5 m del suelo. Posteriormente, a raíz de una creciente, se elevó la altura de las estacas a 1 m.

5.1. Productividad de Hojarasca en La Franja
de Avicennia germinans.

Resultados.

De las 29 trampas de hojarasca que se colocaron, las correspondientes a Rhizophora (estación 1) Rhizophora-Avicennia (estación 1 intermedia) y Avicennia (estaciones 2, 13 y 14), fueron eliminadas del análisis por presentar datos incompletos, ya que fueron destruidas en varias ocasiones, de manera que todas las consideraciones hechas aquí se referirán a las estaciones 3-12 donde Avicennia está presente.

Como hojarasca se considera aquí a la totalidad del material vegetal que cayó en las trampas durante las colectas. Al igual que Pool, Lugo y Snedaker (1975), en caso de encontrar hojas o ramas no totalmente contenidas en la trampa, sólo se incluía la parte que estaba dentro de esta.

Los intervalos entre cada colecta de hojarasca fueron de un promedio de 31 días, exceptuando las dos últimas, cuyos intervalos fueron de 56 a 61 días respectivamente. La Figura 5.1. muestra la hojarasca total por colecta en g/m^2 .

Fenología.

Se procedió a dividir la hojarasca obtenida en cada muestreo entre el total de días por colecta, obteniéndose los resultados en gramos de peso seco en un metro cuadrado por día ($g.m^{-2}.día^{-1}$).

Tomando el promedio como referencia (Figura 5.2.) se observa una diferencia: de abril a octubre cae más hojarasca y de octubre a abril cae menos. Con base en los climogramas presentados por Thom (1967) (Figura 4.1.), que resultaron del análisis de la información de 10 años en tres estaciones meteorológicas cercanas a la Laguna de Mecoaacán, se calculó la precipitación por día promedio de cada colecta, con el fin de establecer una correlación. Esta no fue significativa aún para la estación de Paraíso, cercana a la zona de estudio ($P > 0.1$).

La relación con la precipitación durante el tiempo que ocupó este trabajo fue aún más baja.

Si siguiendo los mismos procedimientos, se correlacionaron con la hojarasca los siguientes parámetros: la temperatura ambiental, la insolación y el promedio entre el máximo de pleamar y el mínimo de bajamar, resultando éstos, en orden decreciente, de mayor influencia que la precipitación local (Figura 5.3., tabla 5.1.).

El siguiente paso fue analizar los distintos componentes morfológicos por separado, buscando relación con parámetros tanto ambientales como fenológicos.

Siendo la hoja la unidad fundamental de intercambio de gases y agua con la atmósfera, es de esperarse una relación más estrecha con los parámetros climáticos. En efecto, la correlación con la temperatura, insolación y el promedio entre el máximo de pleamar y el mínimo de bajamar es más marcada. De acuerdo a éstas (Tabla 5.2.), puede decirse que al aumentar la temperatura y la insolación aumenta la caída de hojas, y que, aunque no es tan marcado, una disminución en el nivel de inundación provoca el mismo efecto. Nuevamente la precipitación local y de Paraíso tienen muy poca influencia sobre dicha respuesta, al menos en términos inmediatos.

La Figura 5.4. muestra la caída de la hojarasca por componentes morfológicos. En esta gráfica el peso seco de las hojas se encuentra reducido a 1/5 de su peso original, para hacer la escala comparable con la del resto de los componentes. Alrededor del 80% de la hojarasca total corresponde a las hojas, razón por la cual hay una leve correlación al analizar la primera en función de parámetros climáticos.

Las hojas caen en mayor proporción (70% del total de hojas) durante la temporada de mayor insolación, que está asociada a mayores temperaturas y menor nivel de agua.

La caída marcada de hojas coincide con la época de producción de flores. Es necesario notar que las flores captadas en las trampas son las abortadas, pero que muy probablemente sean indicadores de la tasa de producción de flores que sí son fecundadas y que darán lugar a plántulas.

La caída de flores se inicia a mediados de abril, con un máximo entre agosto y septiembre. El primer registro de plántulas es entre septiembre y octubre, con un máximo en diciembre; es decir que hay un promedio de 5 a 6 meses desde la aparición de flores hasta la caída de las plántulas, período en el que ocurre la fecundación y germinación en la planta madre (Figura 5.5.). El resto de los meses (fines de octubre a principios de abril) sólo se registraron restos de flores (pedúnculos y ejes de inflorescencia) pero no más flores abortadas.

La caída de ramas se lleva a cabo durante todo el ciclo, pero no sigue un patrón constante. Durante el tiempo de las colectas 1-8 (marzo-octubre) sigue un patrón semejante a la caída de las hojas (colectas 1-8) y posteriormente (colectas 8-11), sigue el patrón de producción de flores de las colectas 2 a 8 (Figura 5.4.).

La tabla 5.3. muestra el resultado de las correlaciones hechas entre cada componente morfológico de la hojarasca con las ramas. Se observa que hay una relación entre hojas y ramas en las fechas de colecta 1 a 8 y no así en las fechas de colecta 1 a 11. Esto significa que la caída de ramas en el primer

intervalo de tiempo puede corresponder a la caída de hojas.

En el segundo período (fechas de colecta 8-11) cae el 57% del total de ramas (Figura 5.4.). El gran porcentaje de ramas caídas durante 4 a 5 meses (noviembre a marzo) implica que a pesar de perder las hojas, los árboles de Avicennia conservan las ramas asociadas a funciones reproductivas, desechándolas al finalizar dicho segundo período. Esta hipótesis no halla sostén en los análisis de correlación hechos para los diferentes períodos (Tabla 5.3.), pero si se considera que las ramas donde se encontraban las flores abortadas que cayeron durante el primer período, mantuvieron a las flores que fueron fecundadas (y dieron lugar a las plántulas durante el segundo período), y que estas ramas caen en el segundo período a un ritmo proporcional al que cayeron las flores abortadas (si estas indican el ritmo al que se produjeron las flores), la correlación es significativa (Tabla 5.4.).

Productividad Anual y por Estaciones.

La Tabla 5.5. muestra la productividad de hojas y hojarasca reportada por diferentes autores. Los datos de Mecoaacán son más bajos que la mayoría de los sitios, que corresponden a bosques mixtos en donde las condiciones ambientales para el conjunto de especies pueden hacer posible una mayor productividad.

Es muy probable, dados los resultados reportados en el capítulo 6 de esta tesis, que haya variaciones en la caída de hojarasca dentro de la zona de manglares que rodea la laguna, y que las cantidades producidas en los bosques mixtos de dicha zona rebasen los de los bosques uniespecíficos, acercándose a las cifras reportadas en la literatura, por lo que no deben considerarse

estos resultados como representativos del manglar de Mecoacán.

Las correlaciones entre la caída de hojarasca o de las hojas con el relieve y la salinidad fueron muy bajas ($P > 0.1$). Esta falta de relación implica una homogeneidad dentro de el bosque de Avicennia estudiado, que apoya aún más los puntos de vista presentados en el apartado de fenología.

Del total de hojarasca producido, el 81% corresponde a hojas, el 12% a ramas, el 6% a flores y anexos, y el 2% a plántulas.

DISCUSION

El método aquí utilizado para la captura de hojarasca supone que el medio es homogéneo y que existe la misma probabilidad de caída de cualquier componente de la hojarasca en toda la zona.

La colocación de trampas a lo largo de un transecto se hizo con el fin de detectar cambios en la producción de hojarasca que pudieran atribuirse al relieve. Los resultados demuestran que en esta planicie inundable las variaciones en cuanto a la productividad son insignificantes, pues el relieve varía poco.

Esto, como se adelantó, permite suponer que el análisis de la fenología hecho anteriormente tiene más validez, pues pueden tomarse todas las trampas como muestreadoras de un área homogénea.

En este trabajo la séptima colecta no pudo to-

marse en cuenta, pero dicho valor se interpoló linealmente, siendo posible la interpretación tal como se presenta. A partir de la séptima colecta las trampas fueron elevadas a una altura de 120 cm para así evitar la eventualidad de otra creciente como la acontecida en octubre de 1979 (pág. 21).

Los estudios acerca de la productividad de hojarasca en manglares han sido enfocados, por un lado, hacia la participación de ésta en cuanto a fuente de nutrientes de ecosistemas marinos y terrestres (Pool y Lugo 1973), tomando una separación muy general -hojas, madera y misceláneos, donde se incluyen flores, frutos e insectos- para llegar a consideraciones acerca de qué cantidad de materia orgánica ingresa a tales ecosistemas (Golley, Odum y Wilson 1962, Odum 1971, Foster 1973, Garg y Vyas 1973).

Por otro lado, este tipo de estudios han sido dirigidos hacia el vislumbriamiento de variaciones latitudinales y por ambientes de la productividad por unidad de tiempo (Vbgr. Lugo y Snedaker 1975, Pool, Lugo y Snedaker 1975, Rico Gray 1979) y al estudio de la fenología, con el objeto de detectar alguna estacionalidad: en qué época cae más hojarasca y cuál es la secuencia y tiempo en el desarrollo de actividades reproductivas y vegetativas de las especies de manglar (Gill y Tomlinson 1971, Wiium-Andersen y Christensen 1978, entre otros).

En tanto que Gill y Tomlinson y Wiium Andersen y Christensen utilizan como metodología el seguimiento de ramas, Lugo y Snedaker, Pool, Lugo y Snedaker, Rico Gray y este trabajo utilizan el método de "captura" de la hojarasca en trampas.

La diferencia entre ambos métodos salta a la vista: con el primero se puede calcular las hojas producidas y

las que caen, pero es difícil cuantificar la biomasa por unidad de área que cae o se produce. En el segundo método el problema se invierte: sí se puede conocer la biomasa por unidad de área que cae, pero las observaciones de campo no llenan el hueco que constituye las temporadas (si hay) de producción por componentes.

Un ejemplo claro de este aspecto es el trabajo de Rico Gray (op. cit.): él supone que el método de trapeo de hojarasca no permite hacer inferencias acerca de la producción de plántulas (o hipocótilos) de las especies. "...hay que mencionar que el método es eficiente para hojas, flores y ramas pequeñas, pero en lo que respecta a frutos no, ya que por tener un peso más elevado no son arrastrados por el viento sino que caen directamente, por lo tanto el registro no es representativo. Como ejemplo, tenemos lo sucedido con los hipocótilos de R. mangle, los cuales caen durante todo el año y la gráfica sólo los registra en algunos meses. También con respecto a A. germinans y L. racemosa, empezaron a aparecer semillas en el suelo un mes antes de que fueran capturados por canastas". (pág. 25, op. cit.). El diseño de Rico Gray sí permite hacer inferencias acerca de la producción de plántulas (ya que las trampas fueron dispuestas regularmente a lo largo de un transecto), y el hecho de que éstos componentes de la hojarasca no hayan sido registrados con anterioridad responde a que la intensidad de caída de propágulos era aún muy baja, aunque presente; es decir, las observaciones de campo no cuantitativas llevaron a la "corrección" en la interpretación de datos obtenidos cuantitativamente.

Los patrones de caída de hojas reportadas por Gill y Tomlinson (1971) y Pool, Lugo y Snedaker (1975) corresponden a un ambiente en donde la máxima caída de hojas se da en períodos de "alta intensidad de lluvia y frecuencia de vendavales".

El patrón reportado por Lugo y Snedaker (1975) sugiere una correspondencia con la ausencia de lluvias pero admiten los autores que las condiciones ambientales en el año de 1971 son atípicas y que el patrón propuesto por Gill y Tomlinson puede ser el que impera en años normales. Rico Gray (1979) no reporta el ritmo de la caída de hojas, pero la caída de hojarasca de las tres especies registradas parece coincidir con el patrón de la Laguna de Meacoacán.

La idea de que la precipitación pueda condicionar la caída de hojarasca nace de una comparación a simple vista. Gill y Tomlinson (1971), Pool, Lugo y Snedaker (1975) y Wiium-Andersen y Christensen (1978) reportan que es durante la temporada de lluvias que se pierde la mayor proporción de hojarasca, y que hay una tasa de producción de hojas proporcional a la pérdida.

De los datos obtenidos en el transcurso de este trabajo no es posible saber cuál es la tasa de producción de hojas y si está en fase con la caída de éstas. Pero se puede suponer que es en la época de mayor insolación, temperatura y menor nivel de agua -que es el momento en que A. germinans puede tener un alto costo metabólico que le imposibilitaría recuperar el agua que pierde por transpiración- cuando cae la mayor proporción de hojas. Es factible que la poca influencia de la precipitación en la caída de hojas se deba a que no sólo la lluvia local influye en la comunidad (como es el caso de los ecosistemas terrestres), sino a que ésta debe sumársele el agua proveniente del área continental a través de escurrimientos y ríos, traduciéndose en un aumento en el nivel de agua y una menor salinidad, lo que puede propiciar un ambiente favorable en términos de economía del metabolismo.

Los resultados que se reportan en esta tesis parecen entrar en contradicción con aquellos descritos principalmente en Gill y Tomlinson (op. cit.), Pool, Lugo y Snedaker (op. cit.) y Wium-Andersen y Christensen (op. cit.), ya que éstos encontraron que la época de mayor caída de hojarasca corresponde a la temporada de lluvias y que es el resultado de una tasa de recambio foliar creciente. Solamente los resultados Lugo y Snedaker (1975) coinciden con esta tesis.

Es posible que esta aparente contradicción tenga su solución en la presencia de factores ambientales que actúan de manera diferencial, siguiendo tal vez un gradiente de latitudes, tal como para fisonomía encontraron Lot-Helgueras, Vázquez-Yanes y Menéndez (1975).

En mi caso, puede hipotetizarse que encontré en la caída de hojarasca, con sus diferentes componentes, una estacionalidad marcada por dos períodos: (1) El primer período se caracteriza por tener un menor nivel de agua, mayor temperatura y mayor insolación; (2) en el segundo período aumenta el nivel de agua, y disminuyen la insolación y la temperatura (Figura 5.3.). La lluvia parece no jugar un papel directo.

Esto influye en la comunidad de manglar, respondiendo de la siguiente manera:

Primer Período, con menor nivel de agua, mayor temperatura y mayor insolación (abril a octubre).

Bajo tensión ambiental, Avicennia tira una gran proporción de sus hojas. La evapotranspiración y concentración de sales durante éste es muy alta, como alto el costo de man-

tener una amplia superficie fotosintética. Aparte de la caída de hojas, hay un viraje hacia la producción de flores (el pico de producción de éstas coincide con el pico de caída de hojas pero esto puede ser una coincidencia en el mes más crítico) que se refleja en la caída de flores abortadas.

La cantidad de ramas caídas durante este período sigue la de las hojas. Avicennia tira las ramas que sólo estaban asociadas a las hojas viejas durante este lapso.

Segundo Período, con mayor nivel de agua, menor temperatura y menor insolación (noviembre a marzo).

Disminuye la caída de hojas. Durante este período es posible que vaya en aumento la superficie fotosintética.

Las plántulas siguen un patrón semejante aunque desfasado a la caída de flores abortadas. Inician su caída entre septiembre y octubre (finales del primer período) -correspondiendo con las flores producidas durante los meses de mayo y junio- y tienen un máximo de caída en el mes de diciembre. Esto les posibilita la dispersión, pues el nivel de agua sigue en aumento y así como la posibilidad de mayor sobrevivencia, porque la salinidad disminuye considerablemente. Este resultado coincide con las observaciones reportadas por Rabinowitz (1978).

Hay una caída más acentuada de ramas; de las que la mayor proporción corresponde a aquellas que estuvieron asociadas a actividades reproductivas. Entre los picos de caída de plántulas y hojas en el segundo período y la caída de ramas en ese mismo período, hay un intervalo. Este debe ser el tiempo necesario para que Avicennia deseche las ramas que sostenían a las

plántulas y que no tienen yemas de crecimiento.

Tenemos así que tanto la caída de hojas como la producción de flores en la temporada más desfavorable puede tener una historia adaptativa, pues al tiempo que disminuye la superficie fotosintética y con esto la evapotranspiración, Avicennia está produciendo flores que cinco o seis meses después producirán las plántulas que caen cuando se inicia la temporada de mayor nivel de agua y pueden así ser transportadas a mayor distancia, bajo condiciones de baja salinidad (que aumenta sus probabilidades de sobrevivencia, Rabinowitz 1978). Aún tienen un tiempo de 2 a 4 meses para establecerse antes de que empiece la temporada de mayor salinidad e insolación.

Siendo la vegetación de manglar característica de zonas intertropicales en donde la diversidad es mayor (y las dimensiones de los individuos se incrementan) alrededor de los trópicos, debería de esperarse una respuesta constante (es decir, producción de flores en cualquier época del año y caída de hojas más o menos homogénea). Sin embargo, los reportes hasta la fecha indican que hay también -aparte de una variación fisiológica en el sentido de Lot Helgieras, Vázquez-Yanes y Menéndez (1975)- una variación fenológica que responde a las diferentes relaciones entre los factores ambientales y las características de la comunidad.

Lo que si es claro es que en todos los casos estudiados existe una cierta estacionalidad respecto a la tasa de recambio foliar, floración y fructificación y que el hecho de encontrarse en un ambiente costero y entre mareas influye en este comportamiento. "La selección optimiza la distribución de energía entre las actividades reproductivas y vegetativas en los organismos maximizando su adecuación (fitness) genética", escriben Gaines

et al. (1974) resumiendo las ideas de múltiples autores. De la misma manera, mencionan que "La forma en que la energía es repartida (partitioned) en un organismo dado, será función de la estabilidad o predictibilidad del ambiente". Tenemos así que la comunidad de manglar, con especies de una larga historia adaptativa y siempre circunscrita a ambientes costeros tropicales e intertropicales, responde a un ambiente predecible, con cierta estacionalidad y cuyos factores importantes son los ciclones, nortes, la temperatura, la insolación, la salinidad y el nivel del agua.

Es importante recalcar que para llevar a cabo estudios fenológicos deberían combinarse los dos métodos hasta ahora utilizados, ya que darían resultados complementarios que proporcionarían una visión de conjunto de la respuesta de la vegetación al ambiente. Si se va a utilizar solamente el método de captura de la hojarasca, debe considerarse el carácter cíclico de la caída de los distintos componentes morfológicos, ya que la fenología de las especies puede entonces comprenderse en torno a las respuestas de cada parte vegetal a las presiones ambientales.

5.2. Relación entre la vegetación y los factores ambientales edáficos e hídricos.

Resultados.

RELIEVE

El trazado del transecto 1 (Figura 5.6.) muestra que hay una zona ligeramente elevada con respecto a la cota en el margen de la laguna, que es ocupada por Rhizophora; después, una plataforma en promedio más baja ocupada por Avicennia (estaciones 2-13); posteriormente hay una elevación gradual donde se sitúan Batis (estaciones 14-21), Spartina (20-23) y Pithecellobium (23).

La cota cero mencionada está muy cerca del nivel mínimo anual de la marea, pues según el Calendario Gráfico de Mareas de 1980, en abril (mes en que fue hecho el levantamiento) hay uno de los períodos de bajamar mínimo.

NIVEL DE LA MAREA

A falta de datos en la zona de Mecoacán se utilizó el Calendario Gráfico de Mareas publicado por la Secretaría de Marina (1979). La Figura 5.7. es una síntesis en la que se tomaron las cinco pleamares máximas y las cinco bajamares mínimas de cada mes. La gráfica intermedia es el promedio de altura entre cada pleamar media y bajamar media por mes.

La pleamar máxima es mayor que el promedio en los meses de agosto hasta marzo. La bajamar mínima es prácticamente constante con excepción de los meses de enero a abril.

El promedio entre los dos números da una idea del posible tiempo de inundación del transecto, considerando el relieve. Los mayores niveles de agua por día se encuentran en los meses de agosto a mediados de marzo. Thom (1967) comenta que la estación de lluvias y los nortes durante el invierno ocupan desde septiembre hasta marzo. Además, que en temporada de nortes el nivel del agua puede subir hasta un metro de altura en el Golfo, impidiendo la salida de aguas continentales hacia el mar y elevando el nivel dentro de la laguna hasta en más de un metro.

TEXTURA DE SUELOS (tabla 5.6.)

El fondo de la laguna tiene el mayor porcentaje de arena y poca arcilla. La arcilla aumenta a corta distancia, dando una textura de migajón arcilloso-arenoso. Ya en la estación 1 la textura es de migajón arcilloso aumentando dos veces la proporción de arcilla con respecto al borde. A excepción de las estaciones 18 y 19, que tienen un ligero mayor porcentaje de arenas que de arcillas (lo que

les confiere una textura de migajón arcilloso (18) a migajón arcilloso arenoso (19) el resto de las estaciones tiene una textura arcillosa, en la mayoría de los casos con una proporción de arcilla mayor del 50%.

TEMPERATURA (Figura 5.8.)

La temperatura medida el 6 de abril de 1979 a las 14 horas fluctúa entre los 25 y los 40°C, a dos centímetros de profundidad. Es menor y prácticamente constante en las estaciones 1 a 13 y en la estación 23. El resto de las estaciones la temperatura fluctúa entre 35 y 40° C.

MATERIA ORGANICA (Figura 5.9.)

El contenido de materia orgánica en los suelos es mayor en las estaciones 1 y 10 y en el borde de la laguna. Por otro lado, si se utiliza el promedio como referencia, se observa una clara diferencia entre las estaciones 1 a 12 y el resto.

pH (Figura 5.10.)

La medición del pH en suelos tanto con KCl 1N a pH 7 como con agua en proporción 1:25 indica que los suelos son ácidos en la estación 1 y ligeramente básicos en el resto (tomando como indicador el pH en agua). Es notable la diferencia entre los dos métodos de medición de pH, siendo mayor en las estaciones 14 a 23.

OXIGENACION DEL SUELO (Figura 5.11.)

Las dos medidas colorimétricas tomadas una el 3 de abril de 1979 y otra el 14 de abril de 1980, indican que las estaciones 2 a 13 están bajo condiciones de anoxia, las estaciones 14 a 17 tienen de una leve a buena oxigenación y el resto (17 a 23), una buena oxigenación. La estación 1 el día 3 de abril mostraba una oxigenación aceptable.

CONDUCTIVIDAD ELECTRICA (Figura 5.12.)

Se midió en dos ocasiones: el 28 de junio de 1979 y el 14 de abril de 1980. El método de medición fue en extracto de pasta de saturación en la primera fecha y sobre pasta de saturación directamente en la segunda.

Para poderlos comparar (ya que hay una gran diferencia en cuanto a la cantidad de mmhos/cm entre ambos) se hizo una correlación de la primera medición entre la pasta de saturación y su extracto (en % de g). La regresión arroja una diferencia de 2.5 veces entre ambos (esto es, el promedio total de la primera medición en pasta es de $48.5 \div 2.5 = 17.12$, que es 3.53 mmhos más alto que el promedio total de la medición posterior).

Hay una diferencia en cuanto a las épocas de toma de muestras para la medición de conductividad eléctrica: la primera muestra se tomó cuando la laguna estaba en su nivel más bajo y los suelos estaban, cuando más, saturados de agua. Durante la segunda medición la mayoría de las estaciones (hasta la estación 20) se encontraban (al momento de la toma de muestras) cubiertas por agua.

La conductividad eléctrica del primer muestreo es en general mayor que la del segundo muestreo. Se encontró una diferencia significativa entre los promedios de las estaciones 2-13 y 14-22 ($p = 0.025$) en el primer muestreo. La misma prueba para el segundo muestreo no fue significativa (Tabla 5.7.).

IONES (Tabla 5.8.)

Los iones presentes en mayor abundancia son el cloro, el sodio y el calcio (Figura 5.13.). El potasio y el magnesio tienen valores muy bajos, que fluctúan entre 0.06 y 0.5 mg/g de suelo, en tanto que el cloro tiene hasta 28 mg/g.

Hay, como en la conductividad eléctrica, una diferencia significativa entre las medias de las estaciones 2-13 y 14-22 muy marcada ($p < 0.001$) en todos los iones (Tabla 5.9.).

DISCUSION

Para explicar la distribución de las especies a lo largo del transecto es necesario considerar la conjugación y variación estacional de los factores ambientales. Indudablemente, el relieve y el nivel de marea son la piedra angular donde descansan el resto de factores que influyen en la distribución tan característica de esta zona. A su vez, éstos pueden ser regulados por la vegetación con lo que se establece una relación entre la presencia de la vegetación y el sustrato.

La textura de los suelos en este transecto corresponde a la influencia geomorfológica (relieve y arrastre de las corrientes).

tes de marea) y a la distribución de la vegetación. Es interesante el hecho de que la proporción de arcillas siga una distribución modal, siendo mayor en la depresión del transecto (estaciones 5 a 14), donde estas partículas tienen mayores posibilidades de sedimentación. Hacia los extremos la cantidad de arenas aumenta, pero son más abundantes en el fondo de la laguna, pues las partículas más pesadas se decantan y las pocas arcillas que pudieran derivarse del escurrimiento se dispersan, suspendidas en el agua. Por esto, la estación 1 tiene la mayor proporción de arenas de todo el transecto que es ocupado por vegetación.

Un hecho interesante es la diferencia de textura en las estaciones 18 y 19. Hay un aumento en la proporción de arenas que va en dirección a la corriente de marea (migajón arcilloso - migajón arcillo-arenoso) por lo que es posible que estas estaciones indiquen la zona de nivel máximo medio de la marea. A partir de la estación 20 aumenta la proporción de arcillas, pero esta proporción no es mayor a la de las estaciones anteriores con excepción de las estaciones 18 y 19 (Tabla 5.6.).

Se tiene entonces que el efecto del lavado por mareas y lluvias se puede distinguir a lo largo del transecto. También que en el transecto hay una zona marcada por el efecto reiterado del avance y regresión del nivel de marea.

La vegetación puede influir en la sedimentación de las partículas pequeñas. En general el bosque de Avicennia tiene una mayor proporción de arcillas que el resto de las franjas del transecto y Rhizophora suma entre arenas y limos un 60%, mayor que cualquier estación de Avicennia, básicamente por encontrarse en la orilla de la laguna.

La temperatura del suelo guarda una relación con la cobertura de la vegetación (Figuras 5.8. y 5.16.) y es menor en las zonas cubiertas por Rhizophora, Avicennia y Pithecellobium, por el efecto de sombreado.

Las altas temperaturas en las estaciones 15 a 22 pueden ser una fuerte presión, sobre todo en períodos de alta insolación y bajo nivel de marea (marzo-agosto, Figura 5.3.) para el establecimiento de individuos de Avicennia. Los individuos de Avicennia en estas estaciones son achaparrados y están espaciados, ocupando pequeños montículos que se forman por la resistencia del sistema radicular a las corrientes de marea.

Los suelos cubiertos por Rhizophora tienen un alto contenido de materia orgánica. Avicennia solo tiene tan alto contenido en la estación 10, que está en los márgenes de un arroyo, por lo que puede tratarse de depósitos alóctonos.

Hay una diferencia marcada y significativa para el análisis de diferencia entre medias de los suelos de Avicennia (2-13) y los suelos de Batis - Spartina - Pithecellobium (14-23). Esto no quiere decir que dichas poblaciones no produzcan materia orgánica, sino que posiblemente ésta es acarreada hacia los márgenes de la laguna.

La actividad de saprobios (bacterias, hongos y principalmente cangrejos) parece ser más eficiente con la materia orgánica producida por Avicennia. La gruesa capa cerosa en las hojas de Rhizophora y los taninos del xilema pueden ser la razón de su lenta descomposición. Malley (1978), al estudiar el contenido alimenticio del proventrículo y recto de Chironomus onychophorum en Malasia observó que estos cangrejos consumen y prácticamente

meteorizan material de hojas de Avicennia intermedia y de Bruguiera caryophylloides (Rhizophoraceae). Aunque no cuantificó las proporciones, define como predominante el material de hojas de A. intermedia.

La relación entre el pH en suelo - agua destilada 1:2.5 y suelo KC1-1N a pH 7, varía de acuerdo a (entre otras cosas) la materia orgánica disponible, y por lo tanto puede indicar su grado de descomposición. Schaeffer (com. pers. 1980) ha encontrado en Brasil que en suelos ocupados por Avicennia la descomposición de materia orgánica es más eficiente que en los suelos ocupados por Rhizophora. Es notable la cantidad de hojas amarillentas en el borde de la laguna pertenecientes a Rhizophora, todas ellas en incipiente descomposición y como contraste, la escasa cantidad de hojas de Avicennia en zonas de sedimentación.

Bajo esta óptica tenemos que la diferencia entre ambos valores de pH es mínima en los suelos de Rhizophora y mayor en Avicennia en cuyo caso la materia orgánica ha sido digerida (consumo coprofagia) y sólo quedan de ella los materiales menos descomponibles (celulosa, lignina). Las estaciones 15-23 tienen la mayor diferencia de pH y son significativamente diferentes ($p = 0.001$) a las estaciones 2-13.

Por último, los suelos turbosos (altamente fibrosos) formados por Rhizophora, que crece sobre sus fibras radiculares, confieren a ésta una acidez elevada respecto a los suelos de Avicennia cuyas raíces no tienen más que una profundidad superficial. La estación 10 de Avicennia, si bien tiene una alta abundancia relativa de materia orgánica, ésta debe ser cualitativamente diferente a la de Rhizophora, pues el pH es neutro. Como diferencias fundamentales entre ambas está la mayor proporción de arena y baja salinidad en la estación Rhizophora y, por el contrario, una alta proporción de arcillas,

en la estación 10, que amortigua el efecto de la salinidad (Mc Millan 1975). No muy lejos de la estación 10 hay una pequeña cuenca de sedi-
mentación con suelos gley en superficie y altamente reductores.

La influencia de Batis, Spartina y Pithecellobium sobre los suelos es minimizada por el lavado intermitente de las mareas.

Uno de los parámetros más variables en un sitio sujeto a fluctuaciones estacionales es el de la concentración de sales. La toma de muestras en dos temporadas diferentes (junio y abril) refleja este cambio, aunque hay una diferencia de dos meses entre ellas. Bajo condiciones de inundación la conductividad eléctrica (o salinidad) se homogeniza, no habiendo diferencias significativas entre segmentos del transecto. Por el contrario, bajo condiciones de sólo saturación del suelo -que puede ser hasta de un 60% de acuerdo a Hesse (1961 b)- no hay un lavado de suelos y las salinidades tienden a ser locales y reflejar la comunidad de vegetación que soportan (Solis et al. 1977, López Portillo y Ezcurra 1980). Tenemos en ese momento que bajo poblaciones de Avicennia hay salinidades significativamente mayores que bajo las poblaciones en la zona alta del transecto (Batis - Spartina - Pithecellobium). La actividad de filtración y secreción de sales de Avicennia es bien conocida (Scholander et al. 1962). En cambio Batis es acumuladora de sales en su tejido, amortiguando el efecto que las altas concentraciones pueden tener por medio de un efecto de dilución propiciado por el alto contenido de agua en las células de las hojas, lo que le confiere el aspecto suculento (Jennings 1968). Spartina por su parte posee glándulas secretoras (Crawford 1976), y Pithecellobium se encuentra prácticamente "fuera del problema" y es probable que sea acumuladora de sales, tirando sus hojas en época de alta salinidad o de sequía.

La abundancia de cloro y sodio como iones es muy clara. Esto implica que dichos iones deben ser excluidos o excretados.

Rains (1972) apoya la proposición de mecanismos duales de transporte de iones que funcionan bajo concentraciones diferentes: el mecanismo 1 en un rango de bajas concentraciones (hasta 1 mM) y el mecanismo 2, en un rango de altas concentraciones (1 a 50 mM).

El mecanismo 1 muestra una alta afinidad por el potasio (K): "media el transporte de este ión a través de la membrana celular de un sustrato con bajas concentraciones de K y es selectivo para el K en presencia de altas concentraciones de iones químicamente similares". Esto depende de la presencia de calcio (Ca), que influye en reacciones fisiológicas, integridad de la membrana y traslocación y redistribución de iones en las plantas expuestas a la salinidad. Además, bajo la presencia de Ca, el K es absorbido preferencialmente, mientras que en su ausencia el Na y el K se absorben de una manera no selectiva (Rains *op. cit.* pág. 384).

El mecanismo 2 tiene una menor afinidad por el ión absorbido, es menos específico, pero tiene preferencia del Na sobre el K (Rains y Epstein 1967).

Rains y Epstein encontraron que en Avicennia marina la proporción Na/K era disminuida de 40/1 en el medio a 7/1 dentro de la planta. Esto implica que las especies halófilas acumulan selectivamente los iones necesarios, desechando ya sea por ultrafiltración (Scholander 1968) y/o por excreción (como en el caso de Avicennia) los iones perjudiciales.

Por otro lado, Rains pondera la importancia de los ácidos orgánicos como "cargas que no se difunden, que unen iones inorgánicos y por tanto median la acumulación de iones hasta que hay equilibrio con la solución externa". Mizrachi, Pannier y Pannier (1980) mencionan que en R. mangle la condición hiperosmótica, que va a la par con la del ambiente, se mantiene a través de la concentración de solutos orgánicos (proteínas) y que bajo condiciones de alta salinidad dichos solutos ceden lugar a otros solutos también orgánicos pero de tipo aminas; en cambio Avicennia la mantiene a través de la incorporación selectiva de iones y la posterior excreción de los iones excedentes. Apuntan Mizrachi, Pannier y Pannier que estos factores tienen importancia en cuanto a la distribución por zonas de las especies de manglar.

En el transecto 1, como ya se había dicho, es notoria la abundancia de 3 iones; Cl, Na y Ca y la poca proporción del resto, especialmente el K. Hay diferencias significativas entre las medias de todos los iones estudiados en los dos segmentos del transecto, pero ésta es menos marcada con el calcio y el potasio lo que permite entonces suponer una alta selectividad por ambos iones. La mayor abundancia de Ca y K está precisamente en las zonas de Avicennia y Rhizophora, por lo que es factible suponer que una proporción de la zonación -que está principalmente en función de relieve y el nivel de la marea- es determinada por la presencia de éstos.

Finalmente están las condiciones de oxigenación del suelo. La aguda anaerobiosis de los suelos tanto de R. mangle como de A. germinans, es enfrentada por medio de estructuras aéreas de toma de gases (tallos y raíces zancudas con lenticelas en la primera y pneumatóforos en la última). En la literatura está ampliamente estudiada la función de estos y actualmente dicha función está fuera de duda (Chapman 1938, Scholander, Van Dam y Scholander 1955,

Gill y Tomlinson 1977). Las cuantificaciones llevadas a cabo durante el trabajo de campo indican que dentro del bosque de Avicennia el número y la altura de los pneumatóforos acusan homogeneidad, y fuera disminuyen al aumentar el relieve, básicamente por la menor abundancia de Avicennia y por las condiciones de tensión ambiental en suelos altos. Sin embargo, al hacer los censos alrededor de la laguna (capítulo 6) se encontró (por ejemplo) en el censo 12 una baja abundancia de pneumatóforos (34 en 900 cm²). Aunque no se hicieron cuantificaciones, las observaciones de campo hacen pensar en una adaptación plástica y relativa respecto a la cantidad de oxígeno y la frecuencia de inundación que influyen en la longitud, grosor y abundancia de estas estructuras aéreas.

La disponibilidad de oxígeno varía de acuerdo a la frecuencia de inundación y el nivel de agua. Dentro de la franja de Rhizophora en la primera medición la oxigenación fue aceptable, lo que puede atribuirse a la agitación del oleaje. Ya en la segunda medición, con alto nivel de agua, se encontraron condiciones de anoxia. En el bosque de Avicennia las condiciones de anoxia se presentaron en ambas mediciones.

La Figura 5.11. muestra el nivel de oxigenación, tomando el ión férrico como indicador positivo en todas las estaciones. A diferencia de la primera medición (Figura a) en la segunda (Figura b) las estaciones 13 a 17 (bajo inundación) mostraron un intercambio de gases aceptable pero no óptimo, tal como se observó en las estaciones 18 a 23. Por tanto, las 3 especies en el nivel alto de transecto no tienen las graves restricciones de oxígeno durante el ciclo anual que tienen Rhizophora y Avicennia.

ZONACION

El transecto 1 se puede dividir en zonas, siguiendo el criterio de Hinde (1954). De acuerdo a las observaciones de campo y los resultados, las estaciones 1 a 13 se encuentran en la zona correspondiente al nivel de inundación mínimo promedio; las estaciones 13 a 19 en la zona correspondiente al nivel de agua medio promedio y las estaciones 19-23 en el nivel de agua máximo promedio. Bajo condiciones de inundación máxima la estación 23 de Pithecellobium se encuentra con el suelo cubierto por una delgada capa de agua. Esto quiere decir que cuando el nivel de agua en la laguna es mínimo, la zona de Rhizophora y de Avicennia se encuentra al menos saturada de agua y en el resto de las estaciones (14-24) hay condiciones de sequía, endureciéndose el barro y dando la configuración poligonal típica de los suelos arcillosos; al llegar el nivel de agua a la zona intermedia las comunidades de Batis y en menor grado Spartina son inundadas. Finalmente, al llegar el agua al nivel máximo promedio se inunda la totalidad del transecto (Pithecellobium incluido). En el mes de octubre del año de 1979 se registró un alto incremento en los niveles de agua por efecto de los vientos del norte, pero este tipo de fenómenos tienen una duración de alrededor de 5 días.

Las especies estudiadas en este transecto, entonces, parecen estar adaptadas a una serie de condiciones físicas que pueden caracterizarse como sigue:

Rhizophora mangle. En suelos arcillosos con gran abundancia de materia orgánica formado por la descomposición anaeróbica de sus raíces (turba); pH ácido, suelos la mayor parte del año anaerobios y en temporadas de bajamar mínima con un intercambio de gases aceptable por efecto del oleaje. En la franja ocupa suelos de

mayor elevación que el promedio de Avicennia; no obstante, la cercanía a la laguna le da condiciones de humedad constante en temporadas de marea baja. Las condiciones de salinidad, semejantes a las de Avicennia, pueden ser amortiguadas por la textura y la materia orgánica, además de ser controladas interiormente por regulación a través de la síntesis de solutos orgánicos. Alrededor de la laguna, en los bosques mixtos, Rhizophora puede encontrarse bajo condiciones de permanente inundación.

Avicennia germinans. Se localiza en una planicie lodosa. Suelos arcillosos con menos materia orgánica que Rhizophora y con un alto grado de actividad biológica que da como resultado la meteorización y acarreo de dicha materia orgánica. pH ligeramente ácido, neutro a ligeramente básico sobre el cual no influye en la medida de Rhizophora la materia orgánica. Condiciones de humedad de saturación a excesivas durante todo el año. Las sales actúan sobre la vegetación de manera más determinante que en Rhizophora, por la menor proporción y composición de la materia orgánica. La condición de cuenca facilita la acumulación de sales durante la temporada seca que van influyendo menos sobre la actividad exclusiva y excretora de Avicennia a medida que aumenta el nivel de inundación. Suelos anaeróbicos todo el año (lo que puede influir en la proliferación de pneumatóforos) y temperatura relativamente constante.

Batis marítima. Planta herbácea sujeta a los cambios ambientales más extremos de todo el transecto. Ocupa la zona marginal de las comunidades de Avicennia y Spartina y su abundancia se abate en aquellos suelos que son de transición entre el nivel de agua medio y alto. Grandes variaciones en la salinidad durante el año, que son enfrentados con la acumulación de sales en las hojas, aumentando su grosor hasta ser desechadas. Suelos arcillosos, excepto en la zona de transición mencionada anteriormente. Condiciones de oxigenación mínima durante la temporada de inundación media (estaciones 14-19) a máxima todo el año (estaciones 19-21). Insolación y temperaturas muy

variables. Poca cantidad de materia orgánica y pH de ligeramente básico a básico.

Spartina spartinae. Sobre suelos menos variables que Batis, arcillosos, con poca cantidad de materia orgánica por efecto de lavado y consumo-coprofagia, y pH básico. Solo se inunda cuando el nivel de marea rebasa el nivel medio. Menor cantidad de sales, suelos bien oxigenados y menor fluctuación en la temperatura del suelo.

Pithecellobium lanceolatum. Suelos arcillosos y altos, lo que impide la inundación excepto durante mareas muy altas o crecientes de nortes. Buen drenaje debido a la mayor profundidad de la tabla de agua. Poca concentración de sales. La escasa cantidad de materia orgánica sugiere un eficiente ciclaje de nutrientes debido a la actividad de cangrejos, aunque no se descarta el lavado durante las crecientes. pH básico, temperatura del suelo constante durante el año y condiciones homogéneas excepto durante los altos niveles de agua.

5.3. Cobertura de especies a lo largo de transectos.

El transecto 2 es una zona talada en donde Batis abunda en la planicie lodosa, la que, en el transecto 1, es ocupada por Avicennia. Las observaciones en este transecto son equivalentes a las de excluir experimentalmente a Avicennia y registrar el desarrollo de Batis.

El transecto 2 se encuentra dentro de las instalaciones del Centro de Acuacultura, perteneciente a la Subsecretaría de Pesca, que está cercano al Bellote y aproximadamente a 500 metros al Noreste del transecto 1 (Figura 6.1.). Este transecto fue talado hace por lo menos 16 años, pues las fotos aéreas utilizadas para esta tesis (Cía. Mexicana Aerofoto, S. A. 1965) muestran ya la huella del desmonte.

Materiales y Métodos.

El transecto 2, al igual que el transecto 1, se proyectó perpendicular a la orilla de la laguna, con 30 metros entre estación siendo 13 el número total de éstas.

Se tomaron muestras de suelo en dos ocasiones (13 de febrero y 14 de abril de 1980): una para comparación entre estaciones y otra para comparar con el transecto 1. Se midió el grado de oxigenación de los suelos en el campo y su conductividad eléctrica en el laboratorio.

El relieve se midió tomando el nivel de agua del día de medición (7 de octubre de 1979) como cota cero.

Resultados.

La Figura 5.14.a. muestra el relieve para cada estación. La planicie lodosa se extiende hasta la estación 7. A partir de la estación 8 el relieve sube marcadamente. La estación 12 marca una depresión que está por debajo de la tabla de agua y a la misma altura que la estación 1.

La conductividad eléctrica de las dos mediciones difiere en promedio 4 mmhos/cm, siendo mayor la tomada el mes de abril, más cercano a la temporada de bajamar mínima (Figura 5.14.c.). Es mayor en las estaciones 8,9y 10, que al tacto compartían una textura con mayor proporción de arena.

El grado de inundación de los suelos en las épocas de colecta no permite establecer si hay relación entre la salinidad

y la vegetación, tal como fue hecho para el transecto 1. (Capítulo 5.2.).

Las salinidades registradas el 14 de abril en el transecto 2 son parecidas a las de la misma fecha del transecto 1 (Tablas 5.12.b. y 5.14.c.), lo que puede indicar que hay condiciones semejantes de salinidad en ambos transectos durante la temporada de mayor nivel de agua.

La Figura (5.14.b.) muestra la cobertura de cada especie presente. Rhizophora en la estación 1 tiene una baja cobertura. El efecto de la tala es notorio, pues en el campo hay un individuo adulto aislado y tocones que indican la anterior presencia de una franja en la orilla. Los juveniles actuales de esta especie no tienen una altura mayor de 160 cm. En las estaciones siguientes, incluyendo la número 1, Avicennia y Batis comparten la cobertura total de una manera inversa: cuando aumenta la de Avicennia disminuye la de Batis. Esto sucede hasta la estación 6. Parece ser que un efecto contrario se da especialmente de la estación 11 a la 13, pero lo que sucede es que en los 100 m² de cada uno de estos censos, las fluctuaciones en el relieve son muy altas (la diferencia puede ser de más de 50 cm), y la vegetación tiene un marcado amanchonamiento. Las estaciones 7 a 10 incluyen la zona de mayor salinidad y proporción de arena. Es esta zona la que tiene un mayor impacto de tala en todo el transecto 2.

Relaciones entre Avicennia y Batis.

Sustitución.

Sí se agrupan los censos con señales de perturbación pertenecientes a la planicie lodosa de los transectos 1 y 2, se

encuentra que una correlación entre las coberturas por censo de Avicennia y Batis es significativa. Una regresión por rotación de ejes principales (Sokal y Rohlf 1969) predice una relación negativa de sustitución de cobertura 1:1, pues el ángulo de la pendiente no difiere significativamente de 45° (Figura 5.15.). Esto hace suponer que una unidad de cobertura de Batis es equivalente a una de Avicennia, lo que sugeriría que hay competencia por luz o espacio radicular.

Sobreposición.

La Figura 5.16. muestra la distribución acampanada de Avicennia germinans, Batis maritima y Spartina spartinae, suponiendo que hay sobreposición a lo largo de un gradiente ambiental definido por el relieve (Gauch y Chase 1974). El ajuste por mínimos cuadrados (pág.99) a la distribución de Gauss es significativo, siendo $P < 0.001$ para Avicennia y $P < 0.05$ para Batis y Spartina. La función utilizada fué

$$Y = Y_0 e^{-(x-m)^2/2s^2}$$

- donde y = cobertura en i
 Y_0 = cobertura máxima
 m = media (proyección de Y_0 sobre las abscisas)
 s = desviación standard

para Batis, la distribución se calculó como la suma de dos funciones acampanadas.

El grado de sobreposición entre Batis y Avicennia se calculó como (Colwell y Futuyama 1971):

$$Or = \frac{2 \sum xy}{\sum x^2 + \sum y^2}$$

Para el transecto 1 el índice de sobreposición (0.05) fué bajo, como se observa en al Figura 5.16., en comparación con el del transecto 2 ($Ov = 0.36$). Si se consideran sólo los censos de la planicie lodosa del transecto 2, el grado de sobreposición es mayor ($Ov = 0.51$) que el de la misma zona geomorfológica en el transecto 1 (0.03).

Discusión.

En el transecto 1 las especies se distribuyen en forma de franjas. Esto puede deberse a dos razones básicas:

(1) Diferentes rangos de "preferencias" de las especies asociadas a diferentes condiciones edáficas y de inundación (Capítulo 5.1.) y (2) interacciones entre las especies.

El transecto 2 indica que los rangos de preferencias (o amplitud fisiológica) de las especies son más amplios y da algunas claves para entender el grado de influencia de las dos razones mencionadas en el primer párrafo de esta discusión. Particularmente ilustrativa es Batis maritima que tiene una mayor cobertura en la planicie lodosa, área que es ocupada por Avicennia germinans en el transecto 1. Se postula entonces que lo que sucede en este transecto puede indicar que la zonación resulta de la competencia entre las especies; es decir, la formación de franjas de vegetación es posterior al establecimiento de las especies y está condicionada por una relación densodependiente entre éstas.

La Figura 5.15. describe una correlación negativa, lo que puede ser un primer paso para demostrar que hay una relación ecológica de competencia (Barbour, Burk y Pitts 1980). Por otro lado, las distribuciones gaussianas (Figura 5.16.) pueden ser indi-

cativas del proceso de desplazamiento competitivo entre dos especies (Pianka 1974, Whittaker 1975). El índice de sobreposición (Ov) de Batis sobre Avicennia en el transecto 2 es alto e indica que en las etapas de la sucesión aquella puede establecerse en la planicie lodosa, y que, si utiliza los mismos recursos que ésta, podrá influir en el establecimiento de las plántulas y juveniles de Avicennia. Rabinowitz (1978) plantea la posibilidad de que las primeras etapas del ciclo de vida de las especies arbóreas de manglar pueden ser determinantes en la zonación. Por extensión, aquí se plantea la importancia de estudiar también la influencia de las especies herbáceas sobre las arbóreas.

Desde luego, queda por definir cuáles son los recursos (limitados para su aprovechamiento por las especies, de acuerdo con Pianka 1974, 1975) por los que Avicennia y Batis pueden competir. En el campo, Batis se encuentra en los claros del bosque de Avicennia (fotos 11 y 12) y esto puede deberse a: (a) al abrirse un hueco en el dosel, Batis puede establecerse y utilizar la energía lumínica y (b) la densidad radicular de Avicennia disminuye por mortalidad y Batis ocupa el volumen del suelo vacío. Debe mencionarse que en la zona entre mareas el volumen de suelo aprovechable para las plantas está limitado al del horizonte de los primeros centímetros, como lo indican las muestras de suelo tomadas en Tabasco (Instituto de Ecología 1979) y Nueva Zelanda (Dent 1981) debido a la poca permeabilidad del suelo y al proceso de gley, característico de ambientes constantemente inundados. Además, en áreas elevadas del transecto 1, hay individuos de Avicennia aislados y parece ser función de su "vigor" la distancia al tronco en que se encuentra Batis. Probablemente la luz en este caso no sea un factor limitante como puede argüirse en el caso del bosque uniespecífico de Avicennia.

A la luz de los planteamientos anteriores, los resultados en los transectos estudiados pueden interpretarse de la manera siguiente: la tala elimina la mayor parte de los individuos de Avicennia, pero las plantas de Batis permanecen o nuevas plantas de esta especie se establecen en algunas áreas vacías, observándose con el tiempo un aumento en su cobertura. Las áreas vacías restantes serían ocupadas por plántulas de Avicennia, que inician su crecimiento "capturando" un espacio determinado. De acuerdo con Harper (1977) la tasa de crecimiento de una planta joven es mayor si (a) se establece antes que sus vecinos, permitiéndole la apropiación de recursos, (b) está bien separada de sus vecinos y (c) tiene "vecinos débiles". Si Batis es un "vecino débil" el desarrollo de Avicennia y el desplazamiento de Batis de la planicie lodosa será cuestión de tiempo. Si, por el contrario, Batis es un "vecino fuerte", esto puede acarrear la mortalidad de las plántulas de Avicennia y solamente se desarrollarán aquellas que estén alejadas de su influencia.

El índice de solapamiento entre coberturas de Batis y Avicennia en el transecto 1 es menor que el del transecto 2 y sugiere que en las últimas etapas de la sucesión Batis es desplazada por Avicennia de la planicie lodosa.

Es necesario considerar que la comparación en un manglar entre un área talada y una no talada no puede dar explicaciones definitivas, pues cambian las condiciones edáficas y la influencia de la geomorfología sobre la zona y por tanto el "espacio" por el que "compiten" Batis y Avicennia en el transecto 2 y en el transecto 1 puede no ser el mismo. Hace falta evaluar el impacto de la tala sobre las características físicas, químicas e hidrogeomorfológicas a las que responderán las especies que se establezcan.

6. EL MANGLAR EN LOS MARGENES DE LA LAGUNA DE MECOACÁN Y ZONAS ASOCIADAS

Un aspecto de la vegetación de manglar que es notable al recorrer la laguna de Mecoaacán de norte a sur es el cambio en el aspecto de los bosques: aumenta la altura, el diámetro del tronco y la diversidad específica.

Existen dos extremos que pueden caracterizarse como:

- a) Bosque uniespecífico de Avicennia geminans, y franjas de Rhizophora mangle que bordean la laguna con un ancho de 3 individuos como máximo, o
- b) Bosque mixto en donde conviven Rhizophora, Avicennia, Laguncularia racemosa y otras especies (entre ellas varias epífitas y un helecho (ver lista de especies en el apéndice).

Es claro, como se mencionó en la introducción, que este cambio en la fisonomía corresponde a la influencia diferencial de los factores físicos sobre la vegetación y que el factor más relevante a primera vista es la salinidad, pues los bosques mixtos se encuentran en zonas donde desaguan los ríos hacia la laguna, y los bosques uniespecíficos en zonas cercanas al mar.

Los trabajos de Pool, Snedaker y Lugo (1977), Cintrón et al. (1978) y Lugo (1980) son concluyentes respecto a la importancia del aporte de agua dulce en la fisonomía de los bosques de mangle.

6.1. La vegetación en relación a la salinidad,
el nivel de inundación y la oxigenación.

Materiales y Métodos.

Se hicieron 22 censos alrededor de la laguna y zonas inundables que están cercanas a ésta (Figura 6.1.).

Los censos se ubicaron según la fisonomía de la vegetación y la fisiografía observada en fotos aéreas, por lo que no hay una equidistancia entre los puntos. Con esto se buscó cubrir lo más perfectamente posible las distintas zonas de vegetación aledañas a la orilla de la laguna.

Un criterio complementario fue el de la clasificación geomorfológica propuesta por Thom (1967). La tabla 4.1. muestra los diferentes ambientes en que se encontraban los censos.

Generalmente se buscaron en el campo zonas que indicaran poca perturbación, alejándose en promedio 50 metros de la orilla de la laguna.

Los censos se trazaron en cuadrados de 10 x 10 metros (100 m²) en la zona de mayor número de troncos de árboles maduros en el área elegida.

En el censo se midieron los siguientes parámetros:

- cobertura
- altura de árboles
- número de árboles
- perímetro a la altura del pecho

y como parámetros físicos;

- altura del nivel del agua con respecto al suelo en el centro del sitio
- conductividad eléctrica en agua superficial
- conductividad eléctrica en suelos a 30 cm de profundidad (sobre la pasta de saturación).
- oxigenación de suelos

El área basal se calculó a partir del perímetro como la suma de las áreas basales de los árboles por especie o en conjunto

$$AB = \sum_{i=1}^n a_i \quad \text{donde } a_i = \pi \frac{d_i^2}{4} ; d = \frac{C}{\pi}$$

Los otros métodos ya fueron detallados anteriormente.

RESULTADOS

Oxigenación.

La Figura 6.2.a. muestra la presencia del ión férrico (más oxígeno) en los 22 censos. En un mismo día se midió la altura del nivel de agua en todos los censos (Figura 6.2,b)

y se usó como indicador de la altura relativa de los suelos. Una correlación entre la altura del agua y el grado de oxigenación resultó significativa al 2%.

Nivel de Agua.

Las mediciones de nivel de agua se hicieron durante el mes de abril de 1980 que, aunque es un mes con un nivel de bajar mínimo (Figura 5.2.) no es el nivel más bajo que tiene la laguna según información de los pescadores locales. Estos aseguran que alrededor de junio los suelos del manglar se encuentran libres de la cubierta de agua, aunque sí están saturados en una gran proporción.

Corrientes de la Laguna.

Gómez Angulo (1977) divide las corrientes en la laguna en 4 cuadrantes (Tabla 6.1.). Las corrientes que prevalecen pertenecen al primer y segundo cuadrante (Figura 6.3.). No existen circuitos permanentes porque las corrientes "se interrumpen por los fuertes vientos, la escasa profundidad y los aportes de los ríos principalmente", pero sin embargo la tendencia de la circulación es en contra de las manecillas del reloj. El mismo autor menciona que durante la temporada de nortes en otoño y a pesar del poco tiempo de duración de estos (2 a 3 días) hay una gran influencia sobre las características fisicoquímicas del agua, pues la fuerza de los vientos bloquea la salida del agua hacia el mar, aumentando su nivel, junto con las lluvias y escorrentía de los ríos, hasta un metro con respecto al nivel del mar.

Salinidades.

En términos generales, la conductividad eléctrica disminuye hacia adentro de la laguna. Las Figuras 6.4. a y b muestran las conductividades de cada medición en los diferentes censos. Las Figuras 6.4. c y d muestran las conductividades promedio (de 2 mediciones) en los diferentes censos. La Figura 6.6. muestra la relación entre la salinidad en suelo y la salinidad en agua.

La prevalecencia de corrientes del primer y segundo cuadrante y los rasgos fisiográficos se utilizaron como criterio para dividir las conductividades eléctricas de la laguna en una parte externa y otra interna. La mayoría de los censos de la parte externa están en salinidades arriba del promedio y las del interior están por debajo de éste (Figura 6.4.) una prueba de t (para diferenciar entre las medias de las salinidades externas e internas) mostró ser significativa en todos los casos de salinidad en agua pero no hubo diferencias significativas entre las medias de las salinidades en suelos (Tabla 6.2.).

En suelos, de acuerdo al promedio por zonas, el incremento en conductividad eléctrica fue de 3.8 a 5.4 milimhos/cm en tanto que en agua dicho incremento fue de 6.9 a 11.6 para el mismo lapso (diciembre a mayo). Es claro que las mayores diferencias en el cambio están en la salinidad del agua y que el suelo no parece reflejar fielmente tal cambio, habiendo un efecto de amortiguación. Es necesario tener en mente esta situación para el análisis entre salinidades y vegetación.

Diversidad de Especies.

Para fines de comparación entre censos se utilizó el número de diversidad de orden 2 (N_2) que es el inverso del índice de Simpson y que da énfasis al grado de dominancia de las especies (Hill 1973). Se consideró este índice por las facilidades de cálculo que entraña y porque en este caso, siendo poco el número total de especies (N_0), ambos índices son fácilmente comparables. (Ezcurra 1980).

N_2 se calcula como

$$N_2 = \frac{\left(\sum_i^n n_i \right)^2}{\sum_i^n n_i^2}$$

como índice de abundancia (n_i) se tomó la cobertura de cada especie presente en un censo dado.

La equitabilidad de las especies (E) o comparación entre el número de especies total (N_0) y el número de especies de acuerdo al número de diversidad de orden 2 (N_2) se calcula como

$$E = \frac{N_2}{N_0}$$

Para los censos, E fluctúa entre 0.63 y 1 (Tabla 6.3.). Es importante para entender el uso del índice N_2 , que las especies "importan" en cuanto sean responsables de una proporción de la cobertura. Por ejemplo: el censo 18, con 3 especies tiene un $N_2 = 1.88$. Avicennia contribuye con un 64.9%,

Batis con 33.3% y Rhizophora con 1.8%. El índice, tan cercano a 2, muestra que Avicennia y Batis tienen un alto peso aunque está presente Rhizophora, siendo Avicennia la especie dominante.

Se procedió a comparar N_2 con la salinidad, medida como conductividad eléctrica. En el apéndice se encuentra una equivalencia entre la conductividad eléctrica y el porcentaje de sales, ambas medidas sobre un extracto de pasta de saturación, así como la conversión en porcentaje de sales de las mediciones en pasta de saturación.

La correlación entre diversidad y conductividad eléctrica es significativa, pero la forma de la distribución sugiere una función diferente a la lineal.

Esta función (Figura 6.7.) debe tener las siguientes características:

- 1) Pendiente negativa, pues la diversidad disminuye con el aumento en la salinidad.
- 2) Un tope máximo, donde el incremento en la pendiente es mínimo, que correspondería a la máxima diversidad encontrada.
- 3) Un segmento de la función de pendiente muy acusada, en donde cambios pequeños en la salinidad propicien cambios considerables en la diversidad, que dependería de la tasa de respuesta de las especies a los cambios en la concentración salina.

4) Un tope mínimo con un mínimo incremento en la pendiente, que corresponde a la mínima diversidad encontrada.

Por tanto

$$\frac{dN}{ds} = -Ks (N - a)$$

en donde: K es la tasa de respuesta de la diversidad a la salinidad
s es el factor limitante, en este caso la salinidad
N es la diversidad
a es el tope mínimo de la diversidad, que en este caso es 1.

Con un decremento en la salinidad el producto Ks tiende a cero y la pendiente es mínima, al tiempo que N es máxima.

Cuando N tiende a 1, la resta entre N y a es cero y la pendiente nuevamente tiene incrementos mínimos o nulos.

Los decrementos de la pendiente en la parte central de la función varían de acuerdo al aumento de la salinidad y su influencia en la diversidad, pero son mayores que en los extremos de la función definidos por salinidades mínimas y máximas.

Integrando la función

$$\int \frac{dN}{N - a} = -K \int s ds$$

por sustitución de variables

$$\int \frac{d(N - a)}{N - a} = -k \int s ds$$

$$\therefore \ln(N - a) = -K \frac{s^2}{2} + \text{cte}$$

elevando a la base e

$$e^{\ln(N - a)} = e^{\text{cte}} \cdot e^{-K \frac{s^2}{2}}$$

$$\text{donde: } e^{\text{cte}} = b$$

$$y : \frac{K}{2} = c$$

Por tanto

$$N = a + b e^{-cs^2}$$

Por un método de ajuste por mínimos cuadrados (ver apéndice) se buscó la función teórica óptima para la diversidad contra conductividad eléctrica (CE) fijando el valor de a en 1 (y por tanto disminuyendo en 1 las variables a ser buscadas en el programa de ajuste). La Tabla 6.4.a. muestra los niveles de significación (P) para cada análisis de varianza (ANOVA) hecho sobre los resultados, así como los valores de cada parámetro. La Tabla 6.4. b. muestra los ajustes de la regresión lineal sobre los mismos datos, para fines de comparación entre métodos. El nivel de significación para ambos métodos es muy alto cuando se relaciona la diversidad con la CE en agua, y el coeficiente de correlación (r) es ligeramente supe-

rior en el ajuste sigmoideo. Cuando se analiza la diversidad contra la CE en suelos, la probabilidad del ajuste es significativa en dos de los tres casos en el sigmoideo contra ninguno de la regresión lineal. Debe también tomarse en cuenta que al fijar el valor de a en 1 en el ajuste sigmoideo, el ajuste de la función no es el óptimo.

Por otro lado, se observa que la regresión lineal predice valores menores que 1 en salinidades donde la función sigmoideal se estabiliza, lo que refleja una mayor fidelidad de la segunda a los valores obtenidos en el campo. La Figura 6.7. muestra la dispersión de puntos de las mediciones hechas en el campo con los ajustes lineal y sigmoideal en ambas salinidades. Aquí se puede apreciar que la dispersión sugiere, más marcadamente en la relación con la salinidad en agua, una distribución sigmoidea. A partir de valores mayores de 18 mmhos cm^{-1} , la regresión lineal predice índices de diversidad menores de 1, en tanto que la función alternativa se estabiliza en ese valor. La Figura 6.8. muestra los ajustes sigmoideales o lineares para los 3 conjuntos de datos.

6.2. Características Fisonómicas de las Comunidades Censadas.

La Tabla 6.5. muestra los resultados del ajuste de los datos de cada especie a las relaciones de altura, diámetro, área basal y densidad con la conductividad eléctrica en agua y sue los.

La altura de Avicennia en relación a la CE en agua es poco significativa (0.06). Una obvia diferencia en cuanto al relieve (Figura 6.2.) sugirió la idea de separar el censo 6

del análisis, dando para Avicennia mayor grado de significación (0.02).

En cuanto al área basal en relación a la C.E. el grado de significación es bajo para Laguncularia y Rhizophora. En Rhizophora puede explicarse como una inexactitud en el cálculo del área basal, ya que el diámetro del tronco se midió arriba de donde sus "zancos" convergían. Para Laguncularia, sin embargo, resulta problemático explicar porqué no hay una correlación parecida a la de Avicennia, ya que ambas tienen formas biológicas semejantes.

Cuando se toma la comunidad en conjunto, se encuentra una relación más estrecha con la CE en suelos, exceptuando el área basal, que tiene altas posibilidades en cualquier salinidad.

La Figura 6.9. muestra las relaciones óptimas para cada especie o comunidad indicándose en la Tabla 6.5. si es la CE del suelo o del agua.

No se encontró una relación significativa entre la densidad por censo y la salinidad.

En general, la altura, diámetro y área basal tienden a disminuir con el aumento en la concentración de sales.

6.3. Discusión.

El Método.

Es importante recalcar que los censos se hicieron en las márgenes de la laguna y siempre (excepto en los censos

4 y 17) alejándose de la orilla constituida por R. mangle. Esto propicia una homogeneidad en la información que permite captar tendencias con mayor claridad que si los censos hubieran sido hechos exclusivamente al azar. La variabilidad de los parámetros físicos de un ambiente a otro (en este caso, una orilla arbolada vs. un bosque mixto) puede ocasionar una anarquía en el análisis de datos que imposibilitaría toda deducción a no ser que se aumentara en gran proporción el número de censos. Hay que notar que no obstante la poca cantidad de censos con R. mangle y L. racemosa, las relaciones son claras.

Al trabajar en comunidades con poco número de plántulas, sin señales de perturbación notable y con árboles de gran fuste, se pretendió hacerlo con áreas "maduras". Qué era lo que sucedía con dichas comunidades a lo largo de un gradiente ambiental, podía entonces estudiarse disminuyendo al máximo la influencia de la perturbación y dando énfasis a las relaciones entre las especies y el medio.

Condiciones Ambientales.

En general, la vegetación estudiada en los censos se encuentra bajo condiciones anaeróbicas y cambia mucho cuando el nivel de inundación aumenta o disminuye marcadamente de acuerdo promedio (que en estos censos está alrededor de 23 cm de profundidad de agua para el mes de abril de 1980). Como ejemplo de esto están los censos 5 y 6, que ocasionaron algunos problemas al momento de sondear formas de relación. En el censo 5, el alto nivel de inundación y la poca concentración de sales propician la formación de islotes en los que están Rhizophora, Avicennia y Laguncularia juntas, pero con diámetros del tronco y alturas muy reducidas. En el censo 6, el bajo nivel de inundación por

la elevación del suelo favorece la presencia de Batis marítima además de influir en la baja altura de los árboles de A. germinans.

La fisiografía de la laguna, con sus patrones (irregulares) de corrientes, condiciona, junto con el escurrimiento de ríos a esta cuenca, la distribución de salinidades en dos zonas significativamente diferentes, de las cuales la fisonomía de los manglares es indicativa. En la parte externa (adyacente a la boca) no se encontrarán bosques mixtos y sí una zonación en bandas. Por el contrario, en la parte interna los bosques mixtos pueden encontrarse, aunque existen óptimos ecológicos diferentes para las tres especies estudiadas.

El comportamiento tan "irregular" de las especies con respecto a la salinidad en suelos y agua sugirió establecer una relación entre ambas salinidades tomando a la CE en agua como variable independiente. La Figura 6.6. muestra la regresión. Se obtuvo $P < 0.01$ para el promedio de las mediciones del 13 de Febrero y 9 de Mayo y la regresión indica que bajo condiciones de poca salinidad en agua la CE en suelos es de alrededor de 6 mmhos. cm^{-1} y que esta relación aumenta en los censos cercanos a la boca debido posiblemente a la mayor proporción de arcillas y menor cantidad de materia orgánica. Ya se discutió que la materia orgánica es un buen amortiguador de los efectos de la salinidad sobre la vegetación, por lo que debe ser tomada en cuenta como otro factor importante de influencia sobre ésta. Sería interesante llevar a cabo análisis de materia orgánica alrededor de la laguna.

Por otro lado, es notable la diferencia en cuanto a las fluctuaciones de la salinidad en agua y en suelo. La salinidad en suelo tiene una fluctuación muy baja ($1.6 \text{ mmhos. cm}^{-1}$ en



el mismo lapso). Esto implica que los suelos tienden a saturarse de sales a pesar de que la salinidad en el agua sea mayor o menor, si bien puede darse un efecto de disolución cuando el agua predominante es de origen continental, pero en este caso siempre será mayor la salinidad en suelos. Se tiene por esta razón un fenómeno antes mencionado, que es el de la diferencia entre salinidades de agua de las zonas interior y exterior de la laguna y por el contrario, la homogeneidad en cuanto las salinidades en suelos.

Análisis Utilizados.

La tendencia al aumento en el número de especies a lo largo del gradiente y las características fisonómicas pueden analizarse en términos de análisis directo. El coeficiente de correlación y la regresión lineal son métodos estadísticos muy utilizados en los trabajos de ecología pues resultan una manera sencilla y expedita de encontrar causalidad entre variables. Sin embargo, presuponen una relación lineal que no siempre es el caso. La Figura 6.7, muestra la diferencia entre un ajuste a la sigmoidea propuesta en este trabajo y la regresión.

Lo importante del modelo propuesto es que refleja las condiciones reales de la comunidad: no puede haber menos de una especie (en la regresión, la función llega a cero o valores menores que cero) y tiene un máximo de diversidad que se estabiliza (al contrario de la regresión, que sigue en aumento); el decremento a medida que aumenta la salinidad depende de la amplitud de tolerancia (o respuesta) de las especies a rangos de salinidad (Figura 6.8.).

El ajuste de la diversidad con la conductividad eléctrica en suelos no fue significativo ($p > 0.1$) y sí lo fue con la CE en agua ($p < 0.001$), lo que contradice la decisión expresa de Cintrón et al. (1978) de usar sólo las salinidades del suelo. El hecho de que las salinidades en agua sean tan importantes para la interpretación de resultados, sugiere que es con el cambio de ésta salinidad y no con la de suelos que las especies interactúan.

Se tiene entonces que la diversidad es mayor en zonas donde el promedio de salinidad por ciclo es menor, y que ésta disminuye de una manera proporcional según una función sigmoidea, al aumentar la salinidad.

La altura de los árboles muestra a lo largo del gradiente de salinidad una relación significativa, tal como Cintrón et al. (op. cit.) reportaron para Puerto Rico e islas adyacentes. Si se excluye una estación que obviamente tiene una mayor altura de suelos (Figura 6.5. censo 6) la correlación de la altura de Avicennia con la salinidad aumenta considerablemente siendo significativa, y la correlación del promedio general de alturas de las tres especies mejora mucho (Tabla 6.5.). Esto, como se había adelantado, indica que si bien el factor salinidad determina en gran medida la fenología de las especies, pierde peso al aumentar la altura de los suelos lo que equivale, en el censo, a encontrarse a un nivel mayor con respecto a las mareas (ver capítulo 5) y por tanto a un cambio de la correlación de influencias entre factores físicos determinantes. A una conclusión parecida se llegó al estudiar la zonación en el transecto 1 y hay muchas observaciones semejantes en la literatura (Vbgr. Chapman 1938, Hinde 1954, Pool y Lago 1973, Pool et al. 1977, Ball 1980, Lugo 1980).

Los diámetros de los árboles también muestran una relación inversa y estrecha con la salinidad. En este caso la exclusión para el análisis del censo 8 sólo resultó importante para el promedio general de diámetros de las tres especies, ya que si bien la correlación de la salinidad con el diámetro de A. germinans aumentó, el nivel de significación no fue muy diferente. Una vez más el comportamiento de R. mangle fue el de responder preferentemente a la CE en suelos. L. racemosa también respondió a la CE en suelos y no así A. germinans cuya correlación fue significativa sólo con la CE en agua aún con el censo 6.

El área basal tiende a aumentar con la disminución en salinidad. Para Avicennia hay una correlación significativa con la CE eléctrica en agua. En cambio para Rhizophora y Laguncularia el mayor coeficiente de correlación está al relacionarlos con la CE en suelos, aunque la probabilidad es mayor de 5% (8 y 9% respectivamente). El área basal del promedio por censo (no importando las especies individualmente) es mayor y significativa en cualquier caso, lo que puede indicar, como en el resto de los parámetros fisonómicos, que puede hablarse de la respuesta de una comunidad (esto es, un conjunto de especies que ocupan nichos ecológicos con cierto índice de sobreposición).

La densidad de los árboles no mostró una relación significativa con la salinidad. La Figura 6.10.a. muestra una ligera correlación (no significativa), pero con la conductividad eléctrica en agua la distribución de la densidad es más homogénea (Figura 6.10.b.). Por otro lado, no se encontró una correlación significativa entre la densidad y el área basal. Los datos reportados por Pool, Snedaker y Lugo (1977) también acusan la misma falta de relación. La utilización de el número

de árboles por unidad de área debe ser tomada en consideración solamente cuando se tiene, por lo menos, los diámetros de los troncos (d.a.p.) ya que la biomasa que representen dos comunidades con el mismo número de árboles puede ser muy diferente. Es posible que en las primeras etapas de sucesión o cuando las condiciones hidrológicas cambian (que en el sentido estricto es lo mismo) haya una relación entre la densidad y el d.a.p. como es el caso del "bosque inducido A" de Ball (1980) en Miami, E.U. En dicho bosque "hay una reducción de la altura y el d.a.p. al aumentar la densidad" (pág. 231). Una correlación con los datos reportados (pág. 229) muestra un alto nivel de significación ($P < 0.001$), pero a medida que la sucesión continúa, la densidad deja de tener tan estrecha relación con la altura y el d.a.p. y por ende se "independiza" de las salinidades. Según Ball (op. cit.): "La competencia deviene crítica a medida que los individuos alcanzan la madurez y requieren más espacio y otros recursos".

En sitios donde Avicennia tiene una densidad decreciente, el factor que influye con mayor peso es la altura del suelo, o posiblemente la competencia interespecífica cuando la salinidad promedio anual es muy baja.

Óptimos de las Especies.

Del conjunto de características fisiológicas de la vegetación, ilustrado en la Figura 6.9., se puede inferir que Avicennia es la especie que tiene el mejor desarrollo en cuanto a biomasa a medida que aumenta la salinidad. La especie que ocupa un menor rango de salinidades es Laguncularia y a bajas salinidades tiene un desarrollo óptimo, pero su área basal siempre es menor que la de Avicennia. Rhizophora siempre se

encuentra en posiciones intermedias, y en salinidades bajas es desplazada por las otras especies.

Quedan por discutir dos aspectos: a) las diferencias encontradas respecto a la relación de las especies con las salinidades medidas en suelo o en agua y b) el ajuste no-lineal de los datos de salinidad vs. características fisonómicas del manglar. Sobre el primer aspecto es necesario profundizar el análisis de la metodología, ya que es posible que hayan métodos alternativos de análisis que reflejen más fielmente la relación entre la vegetación y el suelo. Sin embargo, los métodos utilizados convencionalmente (salinidad intersticial y medición por el método argentométrico) alteran necesariamente la estructura de los suelos, sobreestimando la cantidad de sales, pues muchos de los iones fijados por arcillas o materia orgánica son removidos e integrados a la medición.

El hecho de que la salinidad en agua sea buena indicadora de las relaciones entre la vegetación y el sustrato debe también ser considerado, ya que proporciona muchas veces una explicación más lógica y con menor esfuerzo de campo que la medición de la salinidad en suelos. Desde luego, la excepción sería el caso de realizar la investigación durante un período de bajamar extremo.

El segundo aspecto, el ajuste de modelos no lineales a algunas características fisonómicas de las especies cuando se relacionan con la salinidad contempla la necesidad de diseñar modelos con cierta base biológica. Por ejemplo, Austin (1976) reporta un alto porcentaje de distribuciones acompañadas para distribuciones de valores de importancia de especies a lo largo de gradientes ambientales en los datos de 5 publicaciones,

que agrupan un total de 135 especies.

Tomando la cobertura como indicador del óptimo ecológico (o valor de importancia) de cada especie y relacionándola con la CE en agua se ajustó a distribuciones acampanadas (Figura 6.11.). Los ajustes (Tabla 6.6.) fueron significativas para las tres especies. Cuando se tomó en consideración la CE en suelos, la relación fue poco significativa. También se hicieron correlaciones de la cobertura de Avicennia vs. Rhizophora y vs. Laguncularia, y de Rhizophora con Laguncularia (Tabla 6.7). La Figura 6.6. sugiere óptimos fuera del rango de medición, lo que puede indicar que las especies son desplazadas por la vegetación de aguas dulces (pantanos de popal o mucalera) cuando disminuye la salinidad y que la habilidad competitiva de A. germinans es mayor al aumentar la salinidad. Para esta última especie la función predice su existencia bajo salinidades mayores de 30 mmhos, pero hay otros factores ambientales (como por ejemplo la textura de los suelos) que influirían fuertemente como limitantes. Es necesario recalcar que las especies están respondiendo a un complejo de factores ecológicos (Westman 1980), que cambia cuando se altera la fisiografía o las condiciones generales de la zona, siendo de mayor importancia otros factores, diferentes, aunque tal vez presentes en la zona original.

Las correlaciones entre las especies pueden indicar que Avicennia compete con Laguncularia y Rhizophora, siendo desplazada en zonas de menor salinidad y desplazando a las dos especies en sitios de alta salinidad. En zonas desmontadas y de alta salinidad (Vbgr. el transecto 2) encontré plántulas de Laguncularia que posiblemente serán desplazadas por Avicennia o Rhizophora, ya que no hay un cambio ambiental muy marcado.

CONCLUSIONES

De sitios cercanos a la boca de la laguna de Mecoacán.

1. Las variaciones temporales de la temperatura, la insolación y el nivel de inundación, influyen en la caída de las diferentes partes morfológicas que constituyen la hojarasca de Avicennia germinans, lo que puede utilizarse como indicador de la fenología de esta especie. La precipitación local parece no ejercer una influencia directa considerable.
2. En un transecto no perturbado hay una fuerte asociación entre las franjas de vegetación y los factores del ambiente, tales como el relieve, la materia orgánica, el pH, la salinidad, el grado de inundación y la oxigenación.
3. El hecho de que la cobertura de Batis y la de Avicennia tengan una correlación negativa y de que haya un alto índice de superposición en un transecto perturbado sugiere que las interacciones entre las especies también contribuyen a la formación de las franjas uniespecíficas que se observan en los sitios no perturbados.

De sitios alrededor de la laguna de Mecoacán.

4. Los cambios en la diversidad, cobertura y fisonomía en los individuos de Avicennia germinans, Rhizophora mangle y Laguncularia racemosa están relacionados con los intervalos de salinidad por ciclo anual y con otros factores, tales como el nivel de inundación y el grado de anaerobiosis. Debe pensarse también en las posibles interacciones interespecíficas.

APENDICE (del Apartado 4)

Lista de especies colectadas por sitio de colecta.

Transecto 1

Avicenniaceae

Avicennia germinans L.

Batidaceae

Batis maritima L.

Gramineae

Spartina spartinae (Trin.) Merr.

Leguminosae

Pithecellobium lanceolatum (H. et B.) Benth

Rhizophoraceae

Rhizophora mangle L.

En las cercanías de los transectos 1 y 2.

Chenopodiaceae

Salicornia bigelovii Torr.

Compositae

Borrichia frutescens (L.) DC.

Gramineae

Distichlis spicata (L.) Greene

Leguminosae

Crotalaria sp.

Censos alrededor de la laguna.

Entre las lagunas de Tilapa y La Negrita.

Dentro del manglar

Avicennia germinans

Batis maritima

Rhizophora mangle

Bromeliaceae

Aechmea bracteata (Sw.) Mez.

Tillandsia sp.

Combretaceae

Laguncularia racemosa (L.) Gaertn.

Leguminosae

Sesbania sp.

Malvaceae

Malvaviscus arboreus Cav.

Pteridaceae

Achrostichum aureum L.

Fuera del manglar y en suelos altos.

Aizoaceae

Sesubium portulacastrum L.

Apocynaceae

Rhabdenia biflora (Jacq.) Muell. Arg.

Cyperaceae

Cyperus ligularis L.

Fimbristilis spadicea (L.) Vahl.

Gramineae

Paspalum millegrana Schrad.

Leguminosae

Cassia rovirosana (Britton) Lundell.

Pteridaceae

Elaphoglossum sp.

APENDICE (del Apartado 5)

Ajuste por polinomios de los datos de porciento de sales versus conductividad eléctrica (medida en milimhos por centímetro).

Procedimiento.

Se colocaron 10 ml de extracto de pasta de saturación de cada muestra en crisoles de 50 ml de capacidad previamente introducidos a la estufa y pesados. A continuación, las 25 muestras fueron introducidas a la estufa. Dos días después, los crisoles fueron pesados, obteniéndose, de la diferencia, el peso de las sales.

La distribución de los datos sugiere una función no-lineal del tipo

$$y = a + bx + cx^2$$

un ajuste por mínimos cuadrados (programa MINCUAD del Instituto de Ecología) arroja los valores de la ecuación

$$y = 13.36 x - 0.49 x^2$$

que fue graficada junto con los datos originales en la gráfica A1. De esta gráfica pueden inferirse los valores de conductividad eléctrica a partir del porciento de sales o viceversa.

APENDICE (del Apartado 5.3.)

Ajuste Por Mínimos Cuadrados a Funciones.

Este enfoque ha sido utilizado, entre otros, en Gauch y Chase (1974) y Gauch, Chase y Whittaker (1974) como el más productivo para la ordenación de una matriz de censos y especies, en la búsqueda de parámetros que permitan explicar el gradiente ambiental y la sustitución de unas especies por otras, además de que permite la aplicación de otras pruebas estadísticas, tales como F y X^2 .

El programa diseñado por dichos autores ordena los censos sobre un eje en donde cada especie se distribuya de manera Gaussiana, y busca el vector de censos de mayor probabilidad para el conjunto total de especies consideradas.

Este procedimiento consiste en hacer mínima la función (F)

$$F = \sum_{i=1}^n (Y_i - Y_{c_i})^2$$

La diferencia entre los valores reales (Y_i) y los calculados (Y_{c_i}) de la función, se busca hacer mínima para los n pares de puntos donde

$$Y_c = f(a, b, c, \dots, s)$$

es decir, los valores calculados son función de una serie de s parámetros.

El objetivo de la función, entonces, es buscar la combinación de valores de (a, b, c, ..., s) que hacen mínimo el valor de la suma de cuadrados (F ó función error).

En el caso de la función Gaussiana, la suma de cuadrados se calcula como

$$F = \sum_{i=1}^n (Y_i - [Y_0 e^{-(x-m)^2/2s^2}])^2$$

"dado un conjunto de valores, el algoritmo consiste en mantener un parámetro (Y_0), variar el segundo (m) y observar el cambio obtenido en el tercero(s), al tiempo que la suma de cuadrados del error se hace mínima" (Gauch y Chase op. cit.).

Nosotros usamos un algoritmo más simple, conocido como "algoritmo de búsqueda directa" (Himmelblau 1972) con un programa iterativo elaborado por Exequiel Ezcurra y Miguel Equihua del Instituto de Ecología.

Este algoritmo consiste en variar (con un incremento mayor o menor, dependiendo del éxito en el paso anterior) uno de los parámetros hasta que la suma de cuadrados del error no puede minimizarse más; entonces se varía el segundo parámetro y luego el tercero, siguiendo el procedimiento descrito para el primero. Una vez que la suma de cuadrados del error no puede minimizarse más, el programa imprime los resultados.

Posteriormente, sobre los resultados, se lleva a cabo un análisis de la varianza, para conocer el grado de significancia del ajuste.

El ajuste por mínimos cuadrados a funciones se realizó tanto en la sigmoidea (programa RESPLIM) como en la Gaussiana (programa GAUSSIE).

Tabla 4.1. Ambientes, zonas y asociaciones a las que pertenecen los censos alrededor de la Laguna de Mecoaacán, de acuerdo a lo propuesto por Thom (1967), sobre la base de los procesos geomórficos y las geoformas resultantes.

AMBIENTE	ZONA	ASOCIACIONES	No. DE CENSO
Fluvial	Canal	Avicennia Rhizophora	14,15
	Cuenca entre distribuidores	Avicennia Rhizophora	23 20
		Bosque mixto	1,21,2,5,19,22
Planicie lodosa inactiva	Bordes de la laguna	Avicennia monoespecífica	5,9,10,16,17,18b,11,12,13
		Avicennia Batis	18
Orilla	Borde de la laguna	Rhizophora Laguncularia	7,4
Zona de deposición activa	Suelos altos	Batis Avicennia	6

Tabla 5.1. Correlación entre parámetros climatológicos y caída de hojarasca (8 grados de libertad).

PARAMETRO		r
Temperatura	en el ciclo 1979	0.45
Insolación	en el ciclo 1979	0.43
Nivel de agua	en el ciclo 1979	-0.33
Precipitación \bar{x}	en 10 años (Paraíso)	-0.26
Precipitación \bar{x}	en el ciclo 1979	0.12
Déficit de agua	(pp. - evaporación)	-0.05

Para $P = 0.1$ $r = 0.55$; Para $P = 0.05$ $r = 0.63$

Los cálculos de los parámetros fueron en días-mes

Tabla 5.2. Correlación entre parámetros climatológicos y caída de hojas (8 grados de libertad).

PARAMETRO		r
Temperatura		0.65
Insolación		0.61
Nivel de agua	en el ciclo 1979	-0.36
Déficit de agua		-0.12
Precipitación \bar{x}	en 10 años (Paraíso)	0.09
Precipitación \bar{x}	en el ciclo 1979	0.05

P y r igual que en la tabla 5.2.1.

Tabla 5.3. Correlaciones entre unidades morfológicas.

y vs x	COLECTAS	g.l.	r	r tab	P
Ramas vs Hojas	1-8	5	0.8846	0.8329	0.01
	8-11	2	- 0.7860	0.90	0.1
	1-11	8	- 0.1309	0.5494	0.1
Hojas vs Flores	1-8	5	0.4385	0.6694	0.1
	8-11	2	- 0.3637	0.90	0.1
	1-11	8	0.5088	0.5494	0.1
Ramas vs Flores	1-8	5	0.6263	0.6694	0.1
	8-11	2	- 0.5034	0.90	0.1
	1-11	8	- 0.0323	0.5494	0.1
Ramas vs Plántulas	9-11	1	0.4038	0.9877	0.1
	8-11	2	0.1916	0.9	0.1
Ramas vs h + f	1-8	5	0.9278	0.8745	0.01
	8-11	2	0.4679	0.90	0.1
	1-11	8	- 0.064	0.5494	0.1
Ramas vs h + f + p	1-8	5	0.9356	0.8745	0.01
	8-11	2	0.0044	0.90	0.1
	1-11	8	- 0.026	0.5494	0.1

Tabla 5.4. Relación propuesta en este trabajo entre las ramas caídas durante el primer período y las flores que cayeron durante el primero y segundo periodos.

COLECTA	CAIDA DE RAMAS*	COLECTA	FLORES CAIDAS*
8	0.0378	4 + 8	$0.2103 + 0 = 0.2103$
9	0.3718	5 + 9	$0.329 + 0.0047 = 0.337$
10	0.4686	6 + 10	$0.399 + 0.008 = 0.407$
11	0.0582	8 + 11	$0 + 0.18 = 0.18$

g.l. = 2; $r = 0.98$; $y = -0.34 + 2.01 x$; $P = 0.02$

coordenadas: (R_8, F_{4+8}) ; (R_9, F_{5+9}) ; (R_{10}, F_{6+10}) ; (R_{11}, F_{8+11})

*en $gm^{-2} día^{-1}$ (peso seco)

Tabla 5.6. Proporciones de las partículas y clasificación de la textura del suelo a lo largo del transecto 1. F. lag.: Fondo de la laguna; B. lag.: borde de la laguna.

	CLASIFICACION DE LA TEXTURA	% ARCILLAS	% LIMOS	% ARENAS
F. lag.	Migajón arenoso	18	16	66
B. lag.	Migajón arcillo arenoso	22	22	56
1	Migajón arcilloso	40	26	34
2	Arcilla	45	25	30
3	Arcilla	52	24	24
4	Arcilla	56	20	24
5	Arcilla	66	24	10
6	Arcilla	56	19	25
7	Arcilla	52	16	32
8	Arcilla	62	18	20
9	Arcilla	70	16	14
10	Arcilla	70	12	18
11	Arcilla	56	28	16
12	Arcilla	56	20	24
13	Arcilla	58	20	12
14	Arcilla	45	23	32
15	Arcilla	42	22	36
16	Arcilla	62	20	18
17	Arcilla	48	20	32
18	Migajón arcilloso	39	19	42
19	Migajón arcillo arenoso	36	18	46
20	Arcilla	43	17	40
21	Arcilla	48	20	32
22	Arcilla	50	24	26
23	Arcilla	46	22	32

Tabla 5.7. Pruebas de t para diferencia entre medias de la conductividad eléctrica para dos segmentos del transecto 1. En la primera fecha, el nivel de agua es bajo y la salinidad muy variable. Lo contrario sucede en la segunda fecha.

FUENTE	FECHA	\bar{X} GRUPO 1	\bar{X} GRUPO 2	g.l.	t	P
Salinidad suelos	28 Junio 1979	48.86	38.48	19	2.7637	0.01 *
	14 Abril 1980	15.34	13.22	19	1.688	0.15

El grupo 1 comprende las estaciones 2 a 13.

El grupo 2 comprende las estaciones 14 a 22.

*. diferencia significativa

Tabla 5.8. Cantidad de iones medidos sobre el extracto de pasta de saturación para las diferentes estaciones del transecto 1. Las cifras indican mg por g de suelo.

	Cl ⁻	HCO ₃ ⁻	CO ₃ ⁻	Ca ⁺⁺	Mg ⁺	Na ⁺	K ⁺
F. lag	3.8447	0.2898	0.0285	0.3648	0.1094	2.052	0.4141
B. lag	11.8215	0.2745	0.09	2.016	0.144	5.7	0.3779
1	18.6375	0.2288	0	2.52	0.396	7.7999	0.585
2	12.4596	0.212	0.1043	1.4178	0.1168	6.672	0.2225
3	20.9273	0.2745	0	2.52	0.2376	9.9021	0.378
4	28.5173	0.5649	0	2.5928	0.3111	8.7969	0.3889
5	16.5546	0.4399	0	2.6153	0.1615	8.7496	0.2115
6	16.7546	0.2525	0	2.3184	0.1788	6.2101	0.2651
7	19.1075	0.513	0.1262	2.3884	0.1817	10.1762	0.2775
8	12.6025	0.305	0	1.58	0.12	5.3	0.21
9	19.9226	0.5612	0.138	2.76	0.1325	7.176	0.3405
10	21.2734	0.2593	0	2.618	0.2244	10.115	0.4081
11	22.862	0.3477	0.0228	3.6784	0.2736	11.248	0.4485
12	22.7644	0.4575	0.1125	3.33	0.252	9.4501	0.3001
13	17.7323	0	0	2.412	0.1944	8.5499	0.2639
14	9.2877	0.1754	0	0.805	0.2208	4.6001	0.0978
15	11.5375	0.1906	0	1.25	0.15	4.8125	0.1063
16	13.7918	0.3386	0	1.6576	0.1421	6.068	0.1553
17	13.419	0.183	0	1.44	0.1728	6.1801	0.1561
18	8.0834	0.1403	0	1.3616	0.0662	4.232	0.092
19	10.5613	0.1525	0	0.74	0.108	4.55	0.0751
20	10.9961	0.1601	0	1.365	0.0882	4.7775	0.0788
21	8.2844	0.1937	0.0476	0.9398	0.1981	3.9052	0.106
22	5.9640	0.183	0.09	0.624	0.144	2.8801	0.0534
23	2.2791	0.2448	0.0803	0.4708	0.1027	1.2091	0.0246

Tabla 5.9. Diferencia entre medias para los iones medidos sobre extracto de pasta de saturación de las estaciones.

FUENTE	\bar{X} GRUPO 1 ⁺	\bar{X} GRUPO 2 ⁺⁺	g.l.	t	P
% Materia Orgánica	3.84	0.28	16	3.75	0.005
pH [*]	0.36	0.93	17	7.34	0.001
Cloro	19.3	11.1	17	4.5	0.001
Sodio	8.53	5.04	17	4.79	0.001
Potasio	0.31	0.11	17	5.97	0.001

* pH corresponde a la diferencia entre el potencial hidrógeno medido en KCl 1N a pH7 en proporción 1:2.5 y el pH en agua destilada en proporción 1:2.5

+ El grupo 1 comprende las estaciones 2 a 13, excepto con el % de M.O., que está formado por las estaciones 3 a 13.

++ El grupo 2 comprende las estaciones 14 a 20.

Tabla 5.10. Relaciones entre la vegetación y el relieve. Análisis de va rianza (ANOVA) sobre los ajustes por mínimos cuadrados a distribuciones - Gaussianas.

TRANSECTO	VARIABLES	F calc.	F tab.	P	Total g.l.*
1	Avicennia vs relieve	13.58	10.97	0.001	18
	Batis vs relieve	13.8	6.26	0.05	9
	Spartina vs relieve	37.31	19	0.05	4

* Los grados de libertad se calculan como n-1

Tabla 6.1. Porcentaje de frecuencia, época del año, dirección y velocidad de los vientos en la Laguna de Mecoaacán. Datos de Gómez-Angulo (1977).

CUADRANTE	% DE FRECUENCIA	EPOCA	DIRECCION	VEL. DEL VIENTO ($m\text{ seg}^{-1}$)
1	36	P;V;O;I	N y NE	6.5
2	27	V;O;I	E	6.5
		P;V	SE	
4	19	P;V	NW	7.0
		O;I	N	nortes: 9
3	7	O	S	sin dato
			SO	

P - Primavera; V - Verano; O - Otoño; I - Invierno

Tabla 6.2. Pruebas de t para diferencia entre medias de salinidades externas e internas de la Laguna de Meacoacán.

FUENTE	FECHA	\bar{x} INTERIOR	\bar{x} EXTERIOR	g.l.	t	P
Salinidad suelos	Diciembre	5.56	5.55	14	0.0069	0.5
	Febrero	6.5	8.88	20	0.2993	0.5
	Mayo	9.4	10.9	19	1.9133	0.08
	\bar{x} Feb - May	8.08	9.88	19	1.7392	0.1
Salinidad agua	Diciembre	0.55	4.75	14	5.2302	0.001 *
	Febrero	4.27	12.47	19	4.5932	0.001 *
	Mayo	7.37	16.37	20	4.3942	0.001 *
	\bar{x} Feb - May	5.82	14.2	19	4.729	0.001 *

* diferencias significativas

Tabla 6.3. Índices de equitabilidad entre el estadístico de orden 2 (N_2) y la diversidad observada.

No. DE CENSO	N_2	N_0	N_2 / N_0
1	2.51	3	0.84
2	2.15	3	0.72
4	1.52	2	0.76
5	2.7	3	0.9
6	2.0	3	0.67
7	1.41	2	0.71
8		1	
9		1	
10		1	
11	1.37	2	0.69
12		1	
13		1	
14	1.47	2	0.74
15	1.98	2	0.99
16	1.3	2	0.65
17		1	
18	1.88	3	0.63
19	2.92	3	0.97
20	1.95	3	0.65
21	2.81	4	0.7
22	2.48	3	0.83
23	2.62	3	0.87

Tabla 6.4.a. Relación entre diversidad y conductividad eléctrica en tres mediciones, correspondientes a los meses de Diciembre de 1979 y Febrero y Mayo de 1980. P se calculó por medio de un análisis de varianza (ANOVA). Los parámetros a, b y c son la ordenada máxima, la ordenada mínima y la pendiente, respectivamente.

MES	VARIABLES	g.l.	a	b	P	r
Diciembre	N ₂ - CE agua	1/14	1	1.518	0.001	0.82
	N ₂ - CE suelo	1/14	1	1.006	0.31	0.19
Febrero	N ₂ - CE agua	1/20	1	1.723	0.001	0.81
	N ₂ - CE suelo	1/19	1	1.402	0.04	0.46
Mayo	N ₂ - CE agua	1/20	1	1.663	0.001	0.78
	N ₂ - CE suelo	1/20	1	1.667	0.03	0.35

Tabla 6.4.b. Regresiones y coeficiente de correlación entre diversidad y conductividad eléctrica de los mismos conjuntos de datos de la tabla anterior. P_i se calculó por ANOVA y a y b son la ordenada al origen y la pendiente respectivamente.

MES	VARIABLES	g.l.	a	b	P _i	r
Diciembre	N ₂ - CE agua	1/14	2.40	-0.21	0.001	-0.78
	N ₂ - CE suelo	1/14	2.08	-0.07	0.41	-0.22
Febrero	N ₂ - CE agua	1/20	2.70	-0.10	0.001	-0.80
	N ₂ - CE suelo	1/19	2.65	-0.11	0.03	-0.47
Mayo	N ₂ - CE agua	1/20	2.80	-0.08	0.001	-0.75
	N ₂ - CE suelo	1/20	2.49	-0.07	0.16	-0.31

Tabla 6.5. Probabilidades (P) de significancia para las características fisiológicas de las especies de manglar (en conjunto o individualmente) con las conductividades eléctricas en agua y suelos. La división a la derecha indica los ajustes lineales hechos excluyendo del análisis el censo 6. P se calculó por medio de ANOVA. Los ajustes con asterisco fueron graficados (Figura 6.9.).

ESPECIE	PARAMETRO	Con censo 6		Sin censo 6	
		CE AGUA	CE SUELO	CE AGUA	CE SUELO
Avicennia germinans	altura	0.06	0.16	0.02*	0.05
	diámetro	0.04	0.19	0.03*	0.11
	area basal	0.04	0.07	0.03*	0.05
Rhizophora mangle	altura	0.07	0.03*		
	diámetro	0.27	0.02*		
	area basal	0.62	0.08*		
Laguncularia racemosa	altura	0.02	0.02*		
	diámetro	0.37	0.05*		
	area basal	>0.1	0.09*		
Todas	altura	0.06	0.04	0.02	0.007*
	diámetro	0.17	0.11	0.11	0.04*
	area basal	0.02	0.03	0.01	0.02*
	densidad	0.43	0.33		

Tabla 6.6. Parámetros del ajuste de Gaussianas y regresiones lineares a porciento de cobertura por especie y comunidad para:

Conductividad Eléctrica en agua (promedio de Febrero y Mayo)

ESPECIE	COB.MAX.	x MEDIA	AMPLITUD	g.l.	F	P	
Avicennia	78.71	26.98	18.08	2/18	4.06	0.04	*
Rhizophora	55.27	-2.14	10.14	2/18	4.54	0.03	*
Laguncularia	37.41	-2.97	6.29	2/18	28.22	0.0001	*
Todas	93.53	-6.33	29.24	2/18	0.70	0.51	

Conductividad Eléctrica en suelo (promedio de Febrero y Mayo)

Avicennia	88.62	26.06	16.64	2/18	0.99	0.39	
Rhizophora	39.83	5.02	4.41	2/18	1.58	0.23	
Laguncularia	39.03	5.61	1.29	2/18	5.96	0.01	
Todas	91.45	4.58	12.86	2/18	0.60	0.55	

REGRESIONES LINEARES

Conductividad Eléctrica en agua (promedio de Febrero y Mayo)

ESPECIE	a	b	r	g.l.	F	P	
Avicennia	26.7	2.35	0.55	1/19	8.06	0.012	*
Rhizophora	56.63	-2.89	-0.61	1/19	11.49	0.004	*
Laguncularia	22.73	-1.46	-0.77	1/19	28.54	0.0001	*
Todas	94.85	-1.59	-0.28	1/19	1.59	0.225	

Conductividad Eléctrica en suelo (promedio de Febrero y Mayo)

Avicennia	20.85	3.51	0.35	1/19	2.57	0.13	*
Rhizophora	63.6	-4.17	-0.38	1/19	3.23	0.09	
Laguncularia	25.4	-2.05	-0.50	1/19	5.1	0.04	*
Todas	109.84	-2.71	-0.26	1/19	1.37	0.26	

* diferencias significativas

Tabla 6.7. Correlaciones entre las especies alrededor de la laguna.

ESPECIES	a	b	r	g.l.	F	P	
A - R	65.4	-0.76	-0.71	1/20	19.89	0.0003	*
A - L	16.91	-0.20	-0.45	1/20	5.09	0.04	*
R - L	0.63	0.24	0.47	1/12	3.33	0.09	
A - RL	82.31	-0.96	-0.69	1/20	17.86	0.0006	*

A - Avicennia; R - Rhizophora; L - Laguncularia.

* diferencias significativas

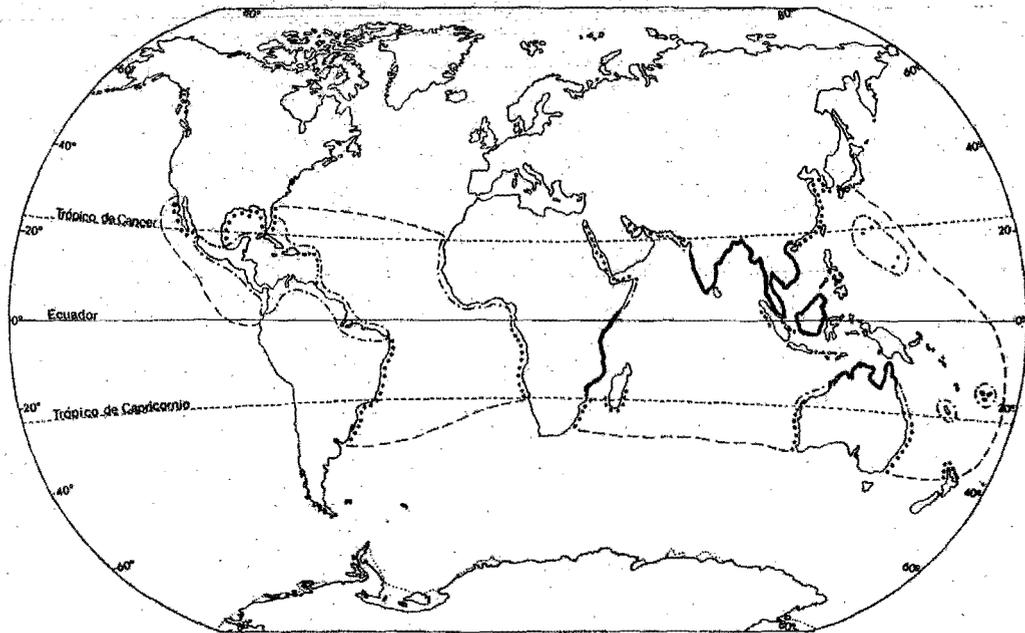


Figura 3.1. Distribución de los manglares de acuerdo a Chapman (1975)
 — más de 20 especies; - - - de 5 a 20 especies; menos de 5 especies.

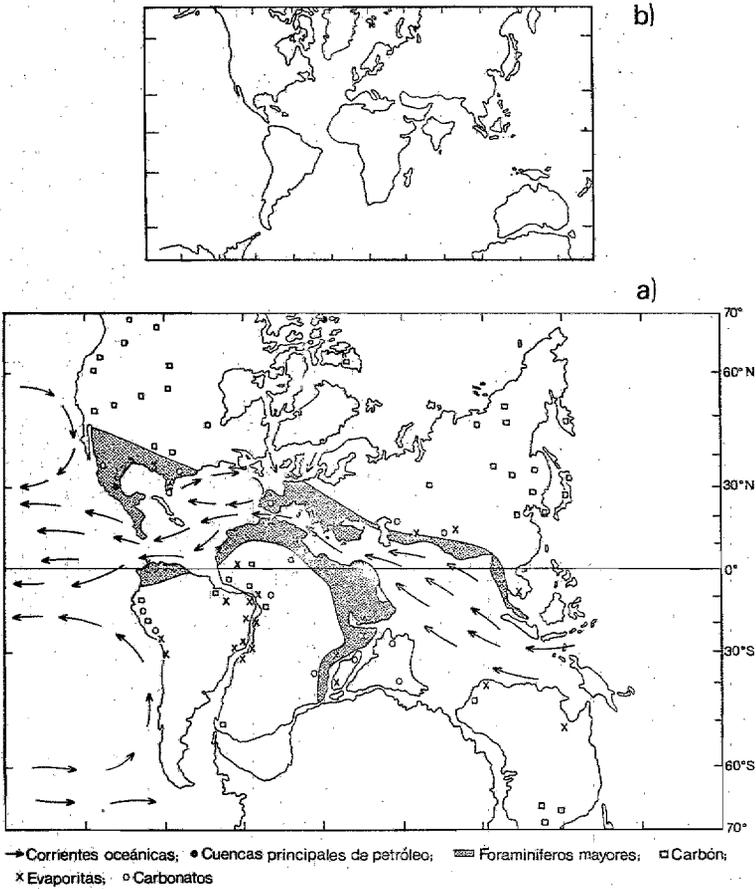


Figura 3.2. Distribución de los continentes en los periodos a) Cretácico (100 m. a.) y b) Eoceno (50 m.a.) de acuerdo a estudios de paleomagnetismo reportados por Smith, Briden y Drewry (1973); la recopilación de la figura a) fué llevada a cabo por Windley (1977) de varios autores. La circulación de las corrientes oceánicas es muy semejante a la propuesta por Chapman (1975) para la dispersión de las especies de manglar. Tomado de Windley (1977).

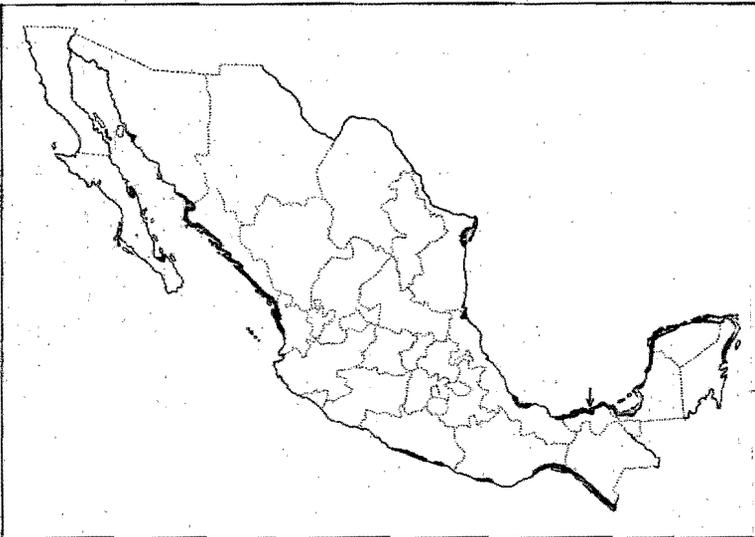


Figura 3.3. Distribución reportada para los manglares en la República Mexicana. Tomado de Flores Mata *et al.* (1971). Se adicionó su distribución en Baja California Sur (Centro de Investigaciones Biológicas 1979), en Sonora, y en Oaxaca. La flecha señala la localización de la Laguna de Meacoacán, en Tabasco.

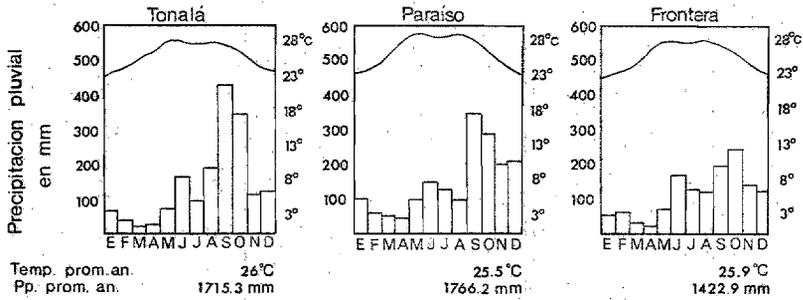
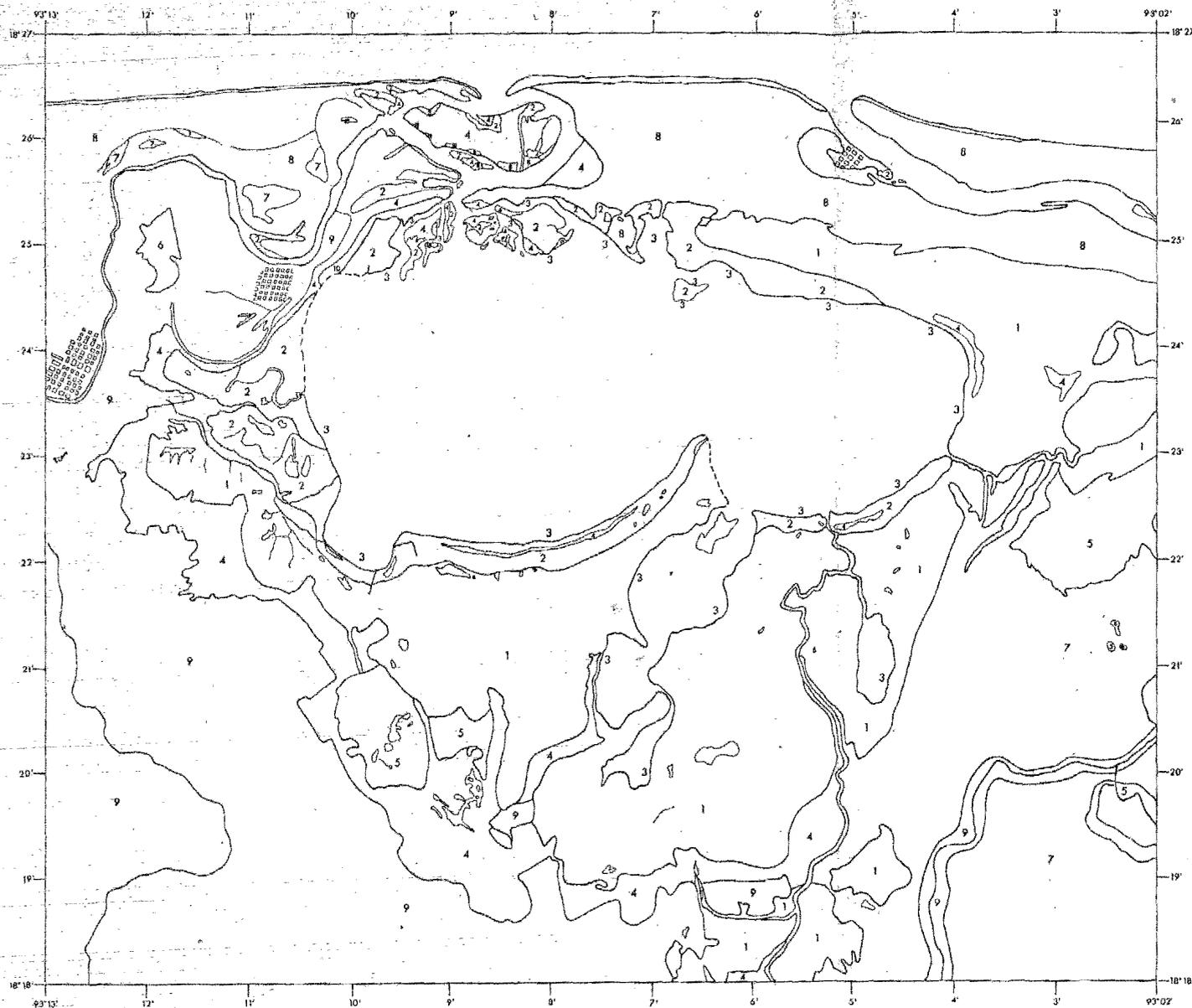
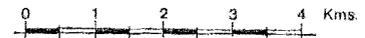


Figura 4.1. Precipitación mensual y temperatura para tres estaciones cercanas a la laguna de Mecoaacán. Tomado de Thom (1967).



- VEGETACION:
- 1 - Manglar Mixto
 - 2 - Manglar de *Avicennia germinans*
 - 3 - Franja de *Rhizophora mangle*
 - 4 - Comunidad Halófila
 - 5 - Mucalera
 - 6 - Sabana
 - 7 - Vegetación de Pantano
 - 8 - Cultivos con predominancia de cacao
 - 9 - Cultivos con predominancia de cacao
 - Costa sin *Rhizophora mangle*
 - 10 - Manglar talado de *A. germinans*



Laguna de Mecocacán, Tabasco

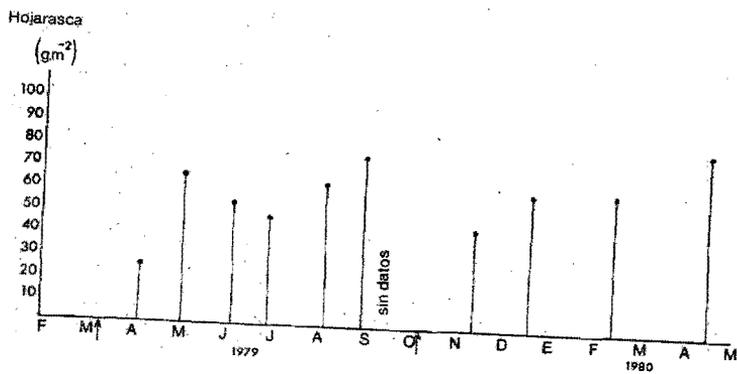
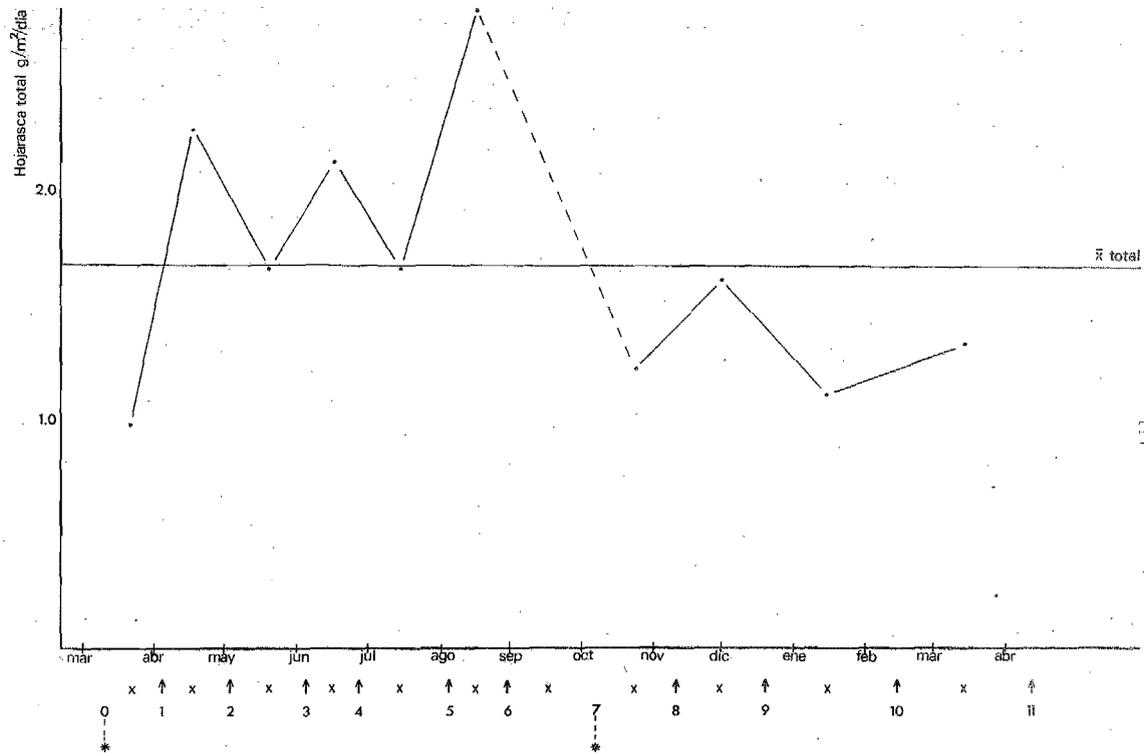


Figura 5.1. Peso seco de la hojarasca total por colecta durante el ciclo que abarca de marzo de 1979 a marzo de 1980. (↑), Fechas en las que se instalaron las trampas.

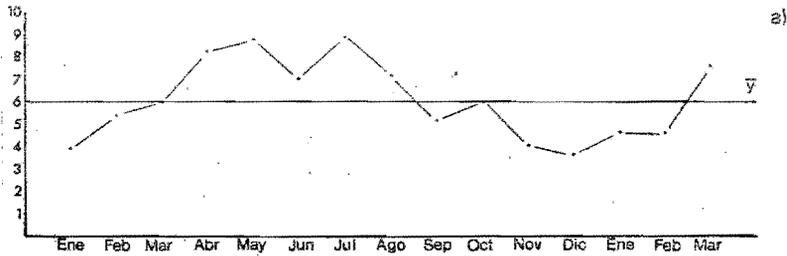


↑ día de colecta
 * colocación de trampas
 x día promedio entre colectas
 -- línea inferida

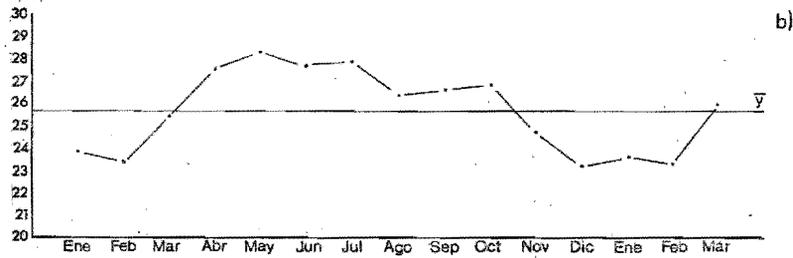
Figura 5.2. Peso seco de la hojarasca total dividida entre el número de días por colecta.

Insolación
(horas de sol)

118



Temperatura
(°C)



Prom. de Pleamar
y Bajamar (dm)

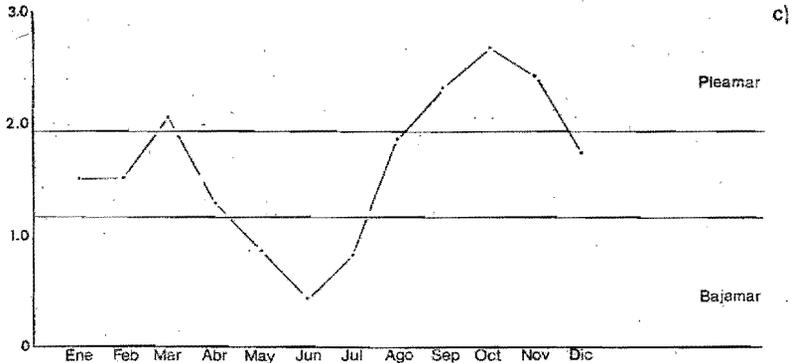


Figura 5.3. Factores ambientales de mayor influencia en la caída de hojarasca.

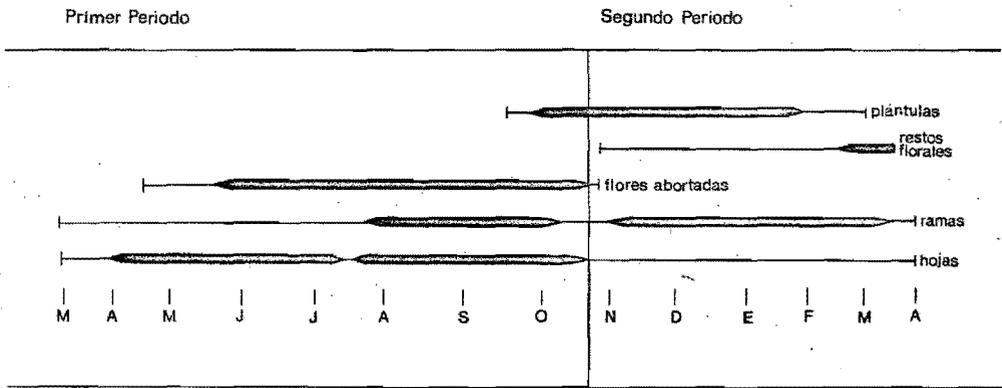


Figura 5.5. Marcha de la caída por arriba del promedio de cada componente morfológico de la hojarasca (barras anchas).

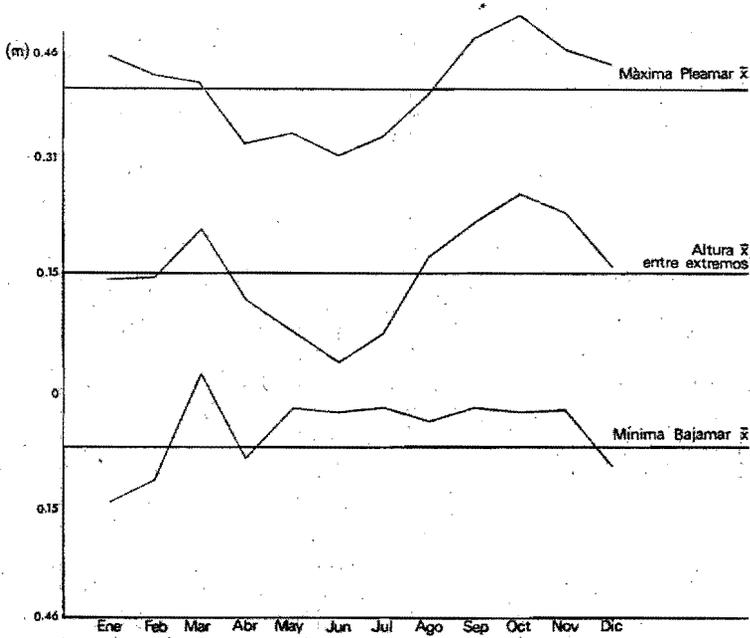


Figura 5.7. Niveles de pleamar máxima, bajamar mínima y promedio entre las dos. Calculado a partir del promedio de las cinco bajamares mínimas y cinco pleamares máximas por mes reportadas en el Calendario Gráfico de Mareas (1980) para Ciudad del Carmen, Campeche.

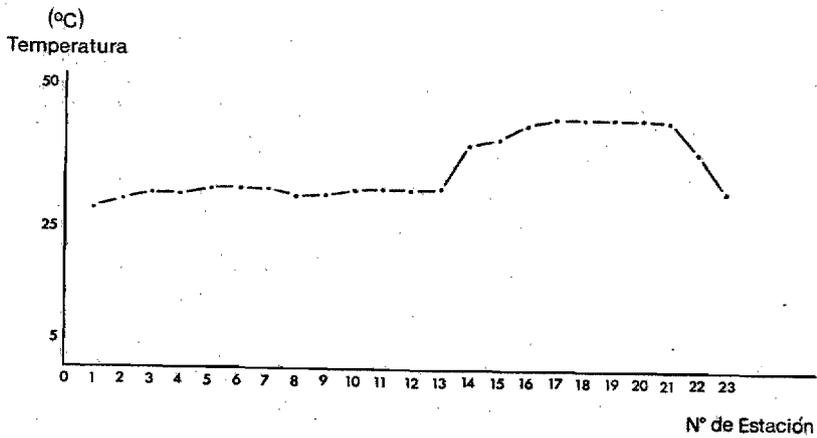


Figura 5.8. Temperatura registrada a lo largo del transecto 1, el 6 de abril de 1979 a las 14 hrs.

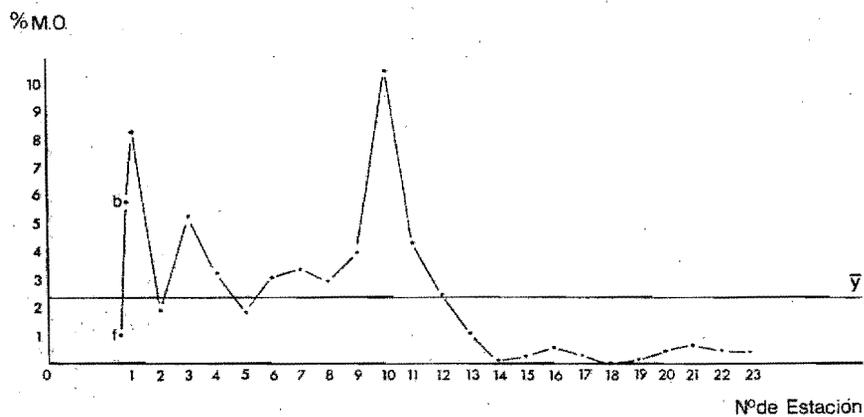


Figura 5.9. Porcentaje de materia orgánica (M.O.) a lo largo del transecto 1. f y b, fondo y borde de la laguna respectivamente.

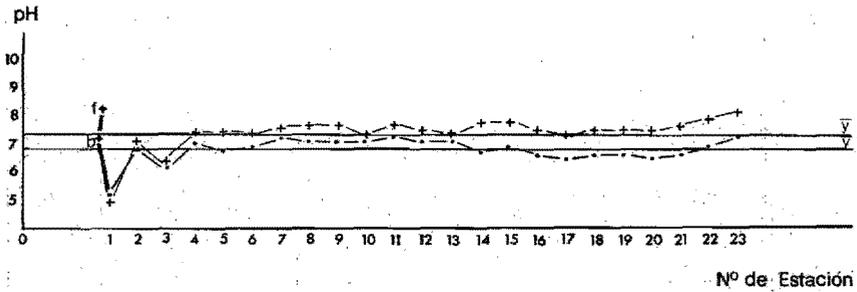


Figura 5.10. medición del pH de los suelos tanto en KCl a pH 7 0.1 N (- -) como en H₂O en proporción 1:2.5 (- -). Las \bar{y} indican el pH promedio para cada medición. f y b, fondo y borde de la laguna.

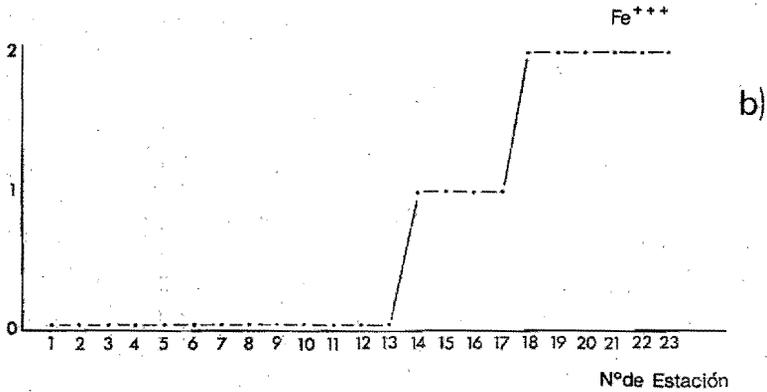
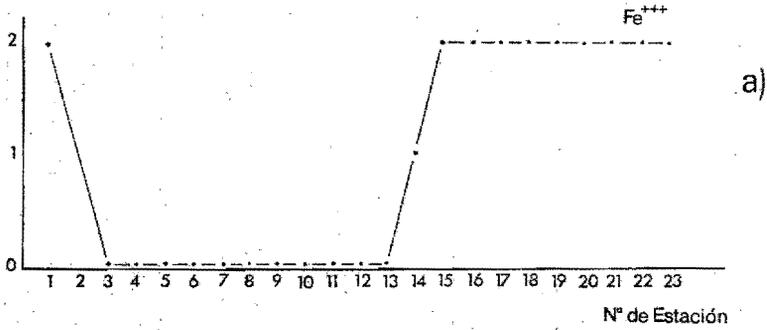


Figura 5.11. Oxigenación del suelo a lo largo del transecto 1. (a) 3 de abril de 1979; (b) 14 de abril de 1980. 0 indica nula reacción; 1, reacción leve; 2, reacción intensa. La reacción positiva al ión férrico (Fe^{+++}) indica presencia de oxígeno.

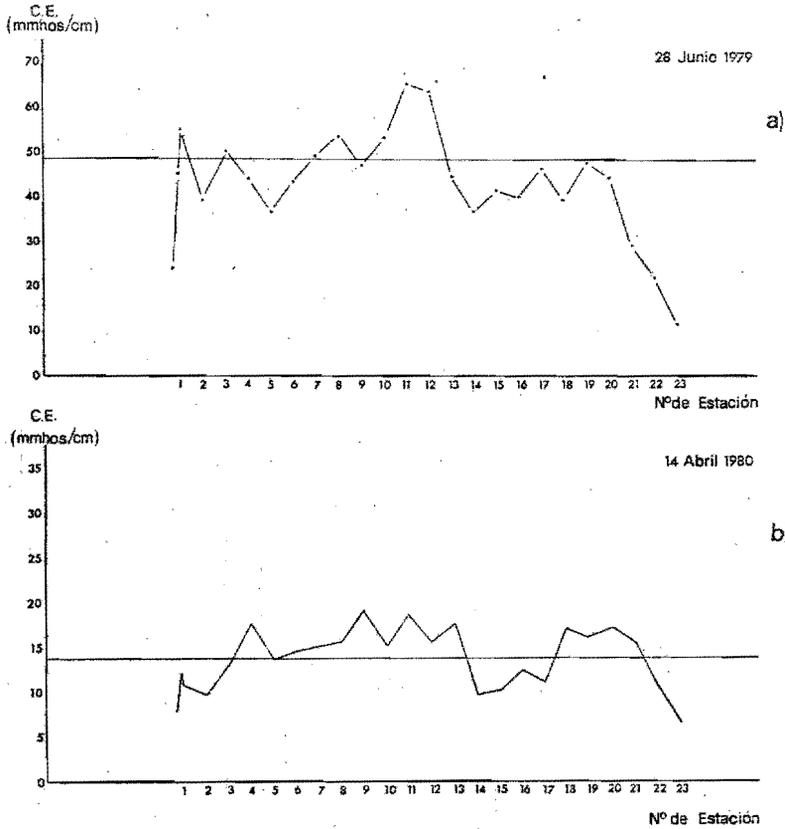


Figura 5.12. Conductividad eléctrica a lo largo de las 23 estaciones del transecto 1. (a) se midió del extracto de la pasta de saturación, y (b) se midió de la pasta de saturación directamente. Las líneas paralelas a las abscisas son los promedios.

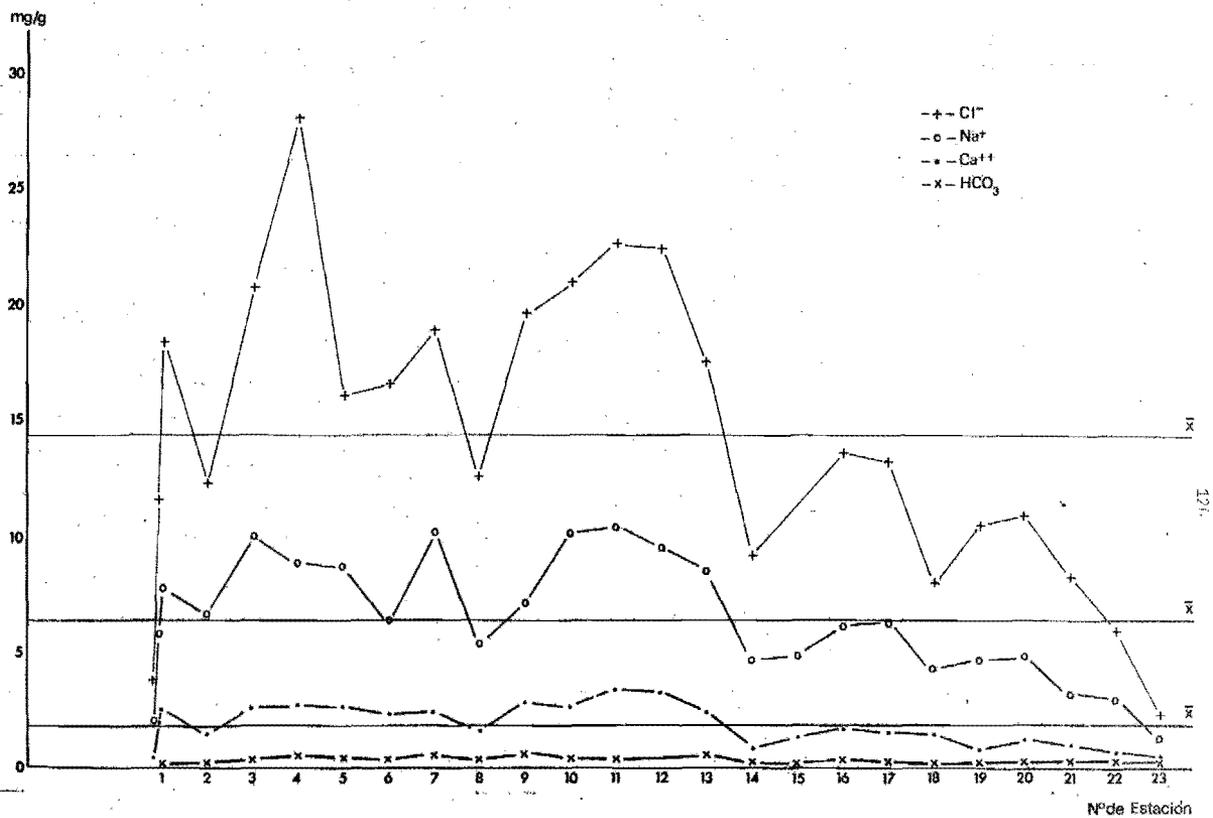
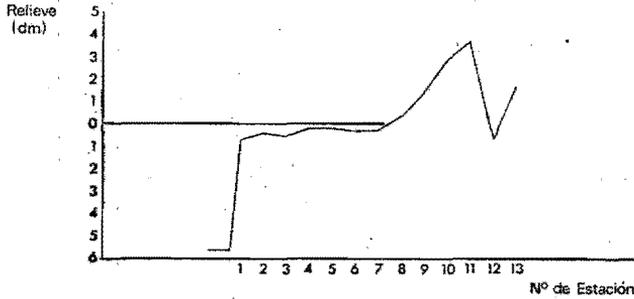


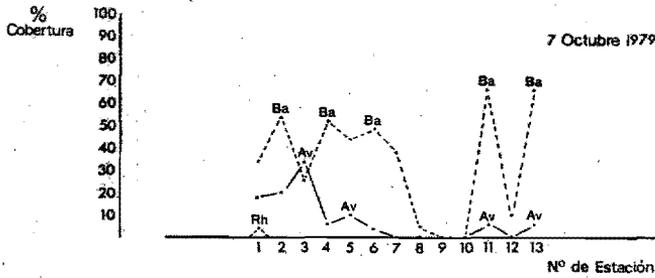
Figura 5.13. Concentración de los iones medidos en extracto de pasta de saturación para las 23 estaciones del transecto 1, sobre muestras tomadas el 28 de junio de 1979.

Transecto 2

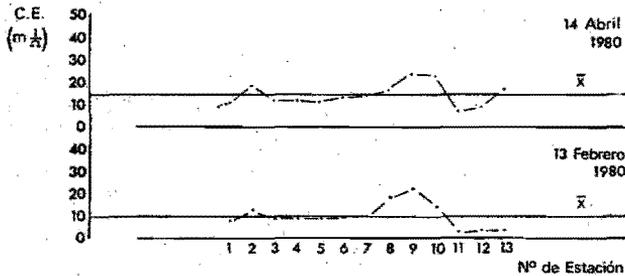
7 Octubre 1979



a)



b)



c)

Figura 5.14. Mediciones de relieve (a), cobertura (b), y conductividad eléctrica (c) en el transecto 2. Para (b): Rh Rhizophora, Ba Batis y Av Avicennia.

Transecto 2

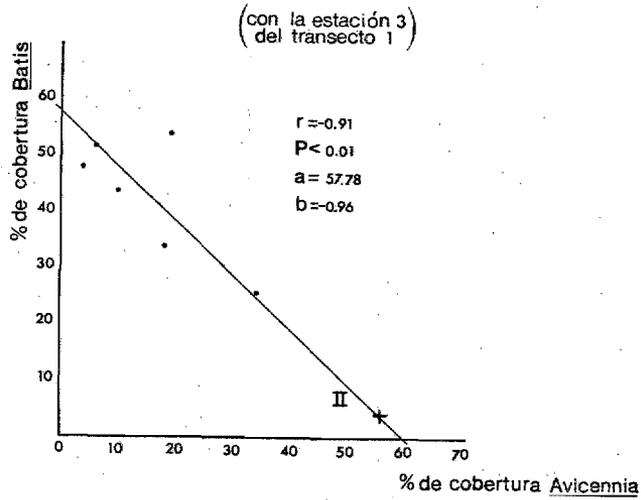


Figura 5.15. Cobertura en censos donde Avicennia y Batis están presentes en la planicie lodosa de los transectos 1 (.) y 2(+).

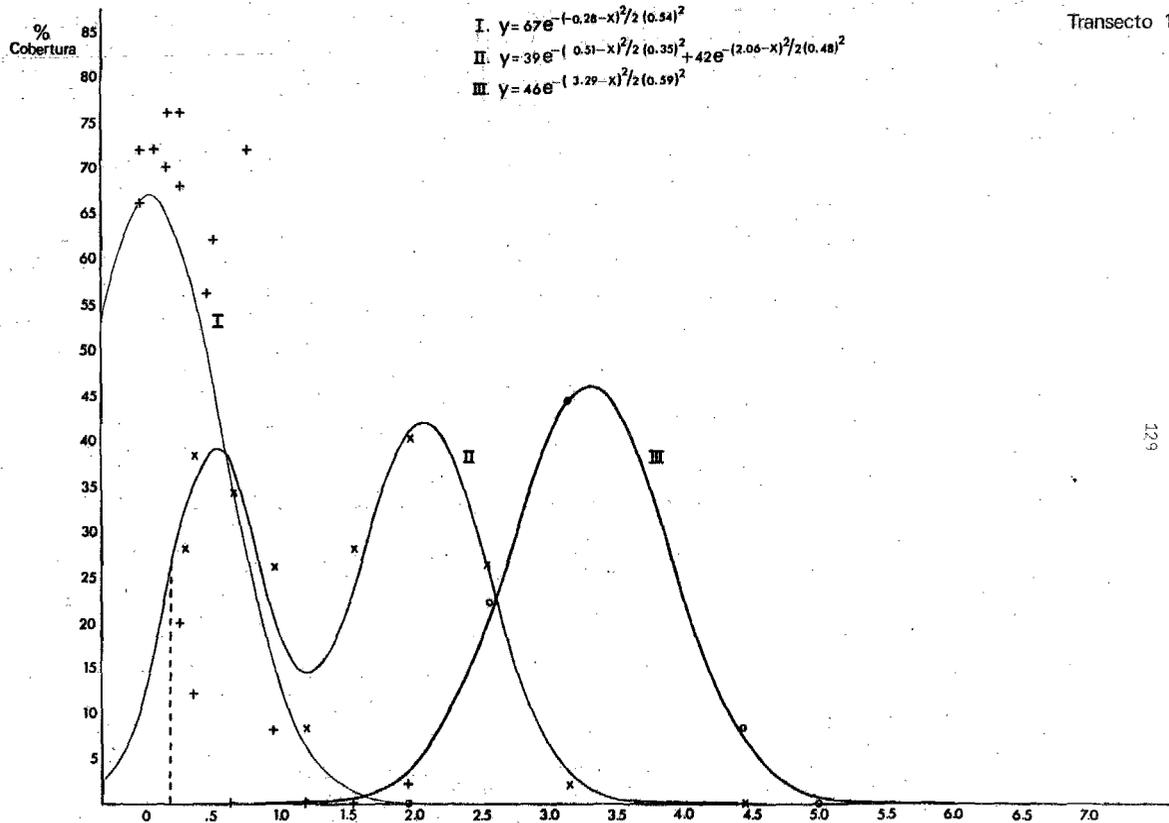


Figura 5.16. Ajustes a distribuciones acampanadas para el transecto 1. + Avicennia (I),
 x Batis (II) , o Spartina. Los datos de Batis fueron ajustados a una bimodal.

Relieve (cm)

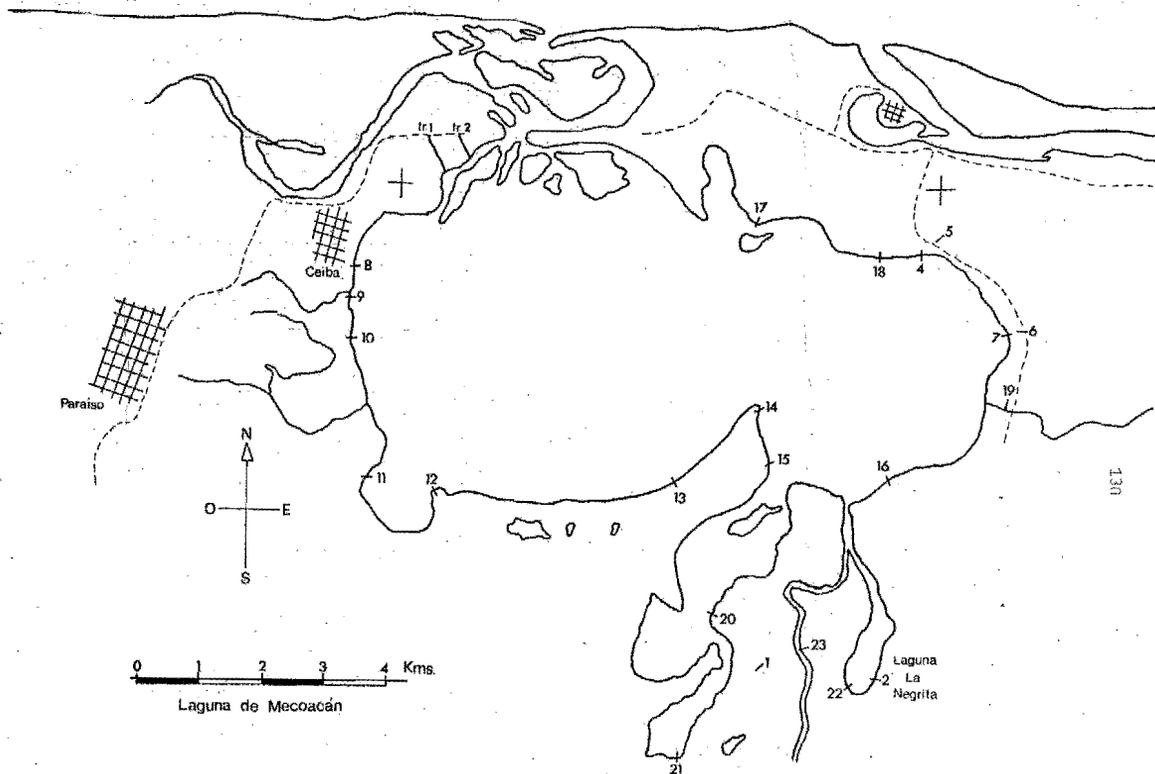


Figura 6.1. Localización de los censos (números) y transectos (tr.1-transecto 1; tr.2-transecto 2), en la Laguna de Mecoacán, Tabasco.

15 Abril 1980

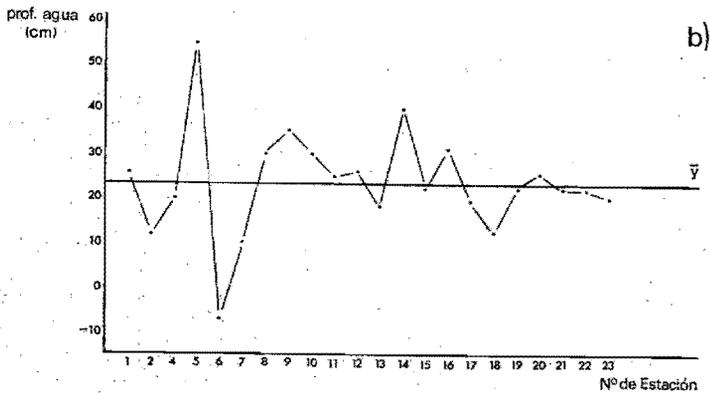
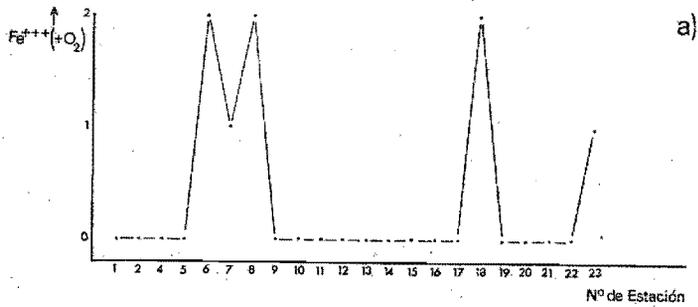


Figura 6.2. (a) Presencia del ión férrico (mayor proporción de oxígeno), y (b) Profundidad del nivel de inundación en los centros alrededor de la laguna.

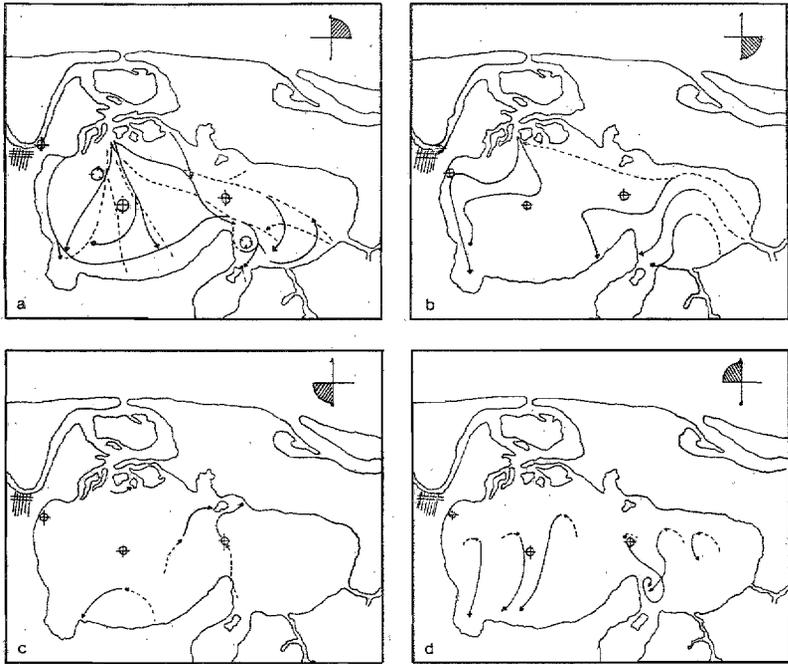


Figura 6.3. Corrientes por cuadrante en la laguna de Mecoacán.
Tomado de Gómez Angulo (1977).

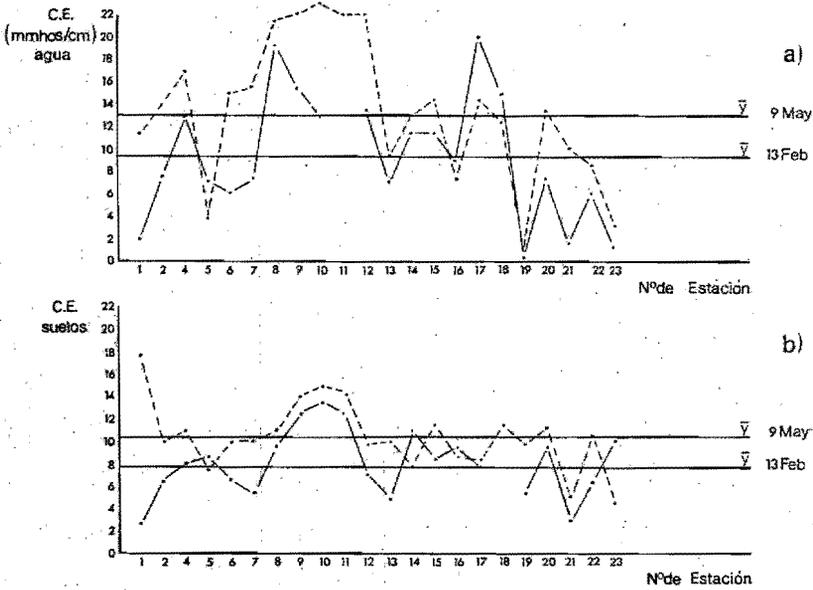


Figura 6.4. Conductividad eléctrica en agua (a) y suelos (b) en los censos alrededor de la laguna. Línea quebrada, 9 de mayo; línea continua, 13 de febrero.

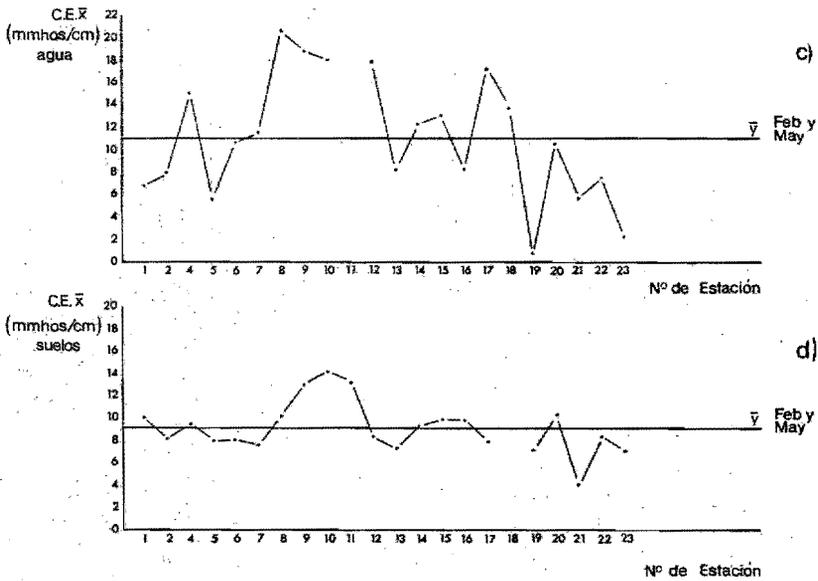


Figura 6.5. Promedios de febrero y mayo para la conductividad eléctrica medida en agua (c) y suelos (d).

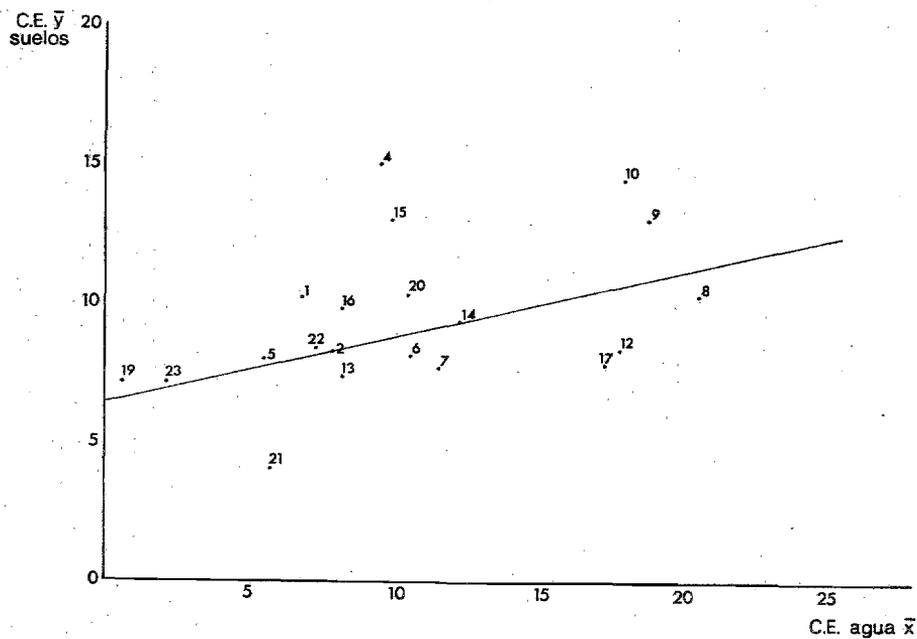


Figura 6.6. Relación entre los promedios de salinidad de febrero y mayo del suelo y el agua.

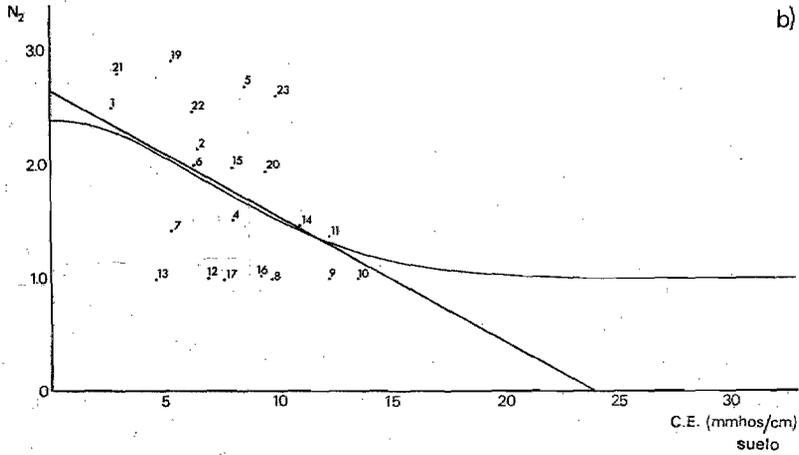
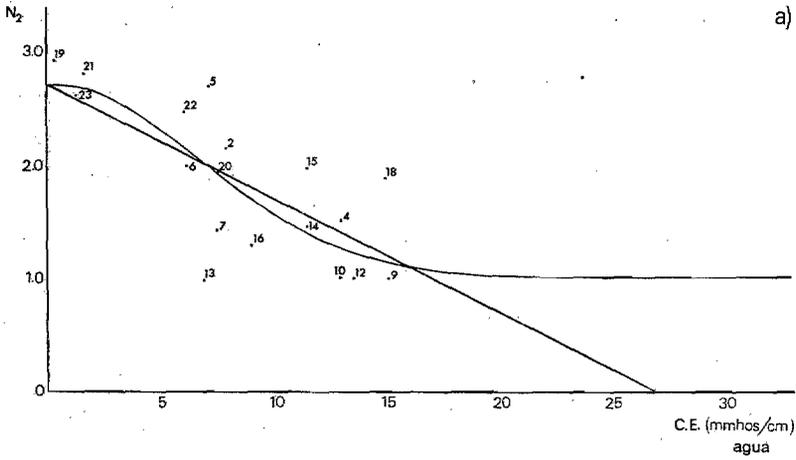


Figura 6.7. Relación entre la diversidad (N₂) y la salinidad (C.E.). El ejemplo se eligió al azar entre tres pares de mediciones. Los datos corresponden al mes de febrero.

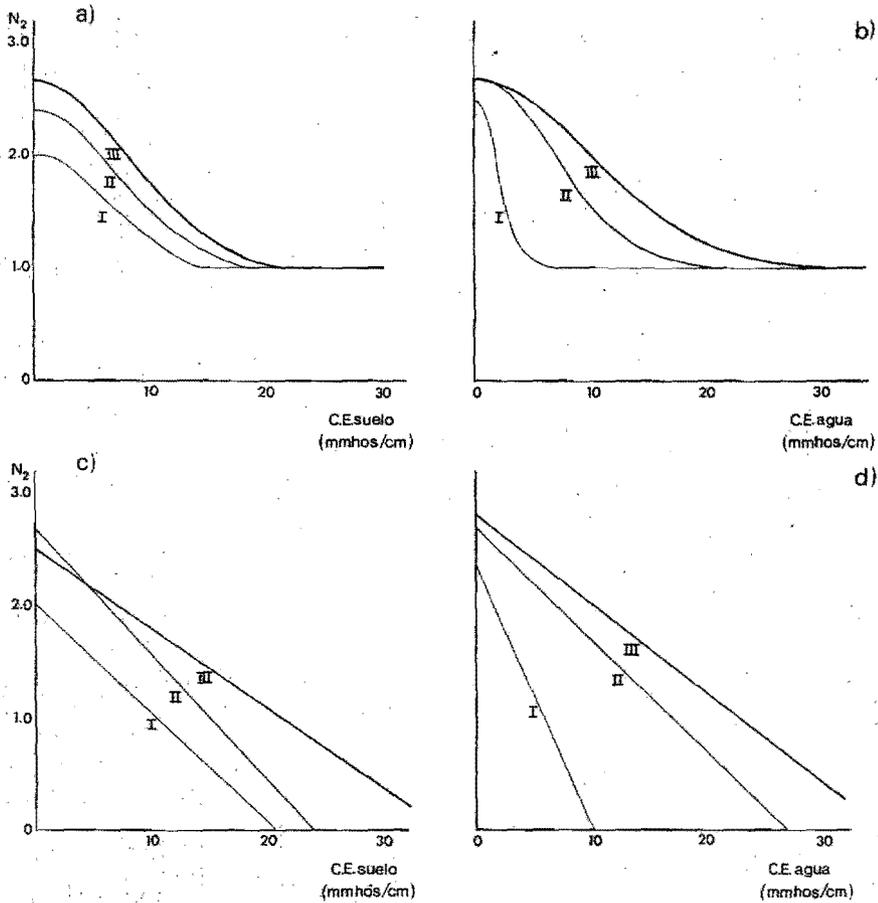


Figura 6.8. Ajustes lineales y sigmoidales a las relaciones entre conductividad eléctrica (C.E.) y diversidad (N_2) en suelo y agua. (a) y (b) son ajustes sigmoidales para 3 mediciones; (c) y (d) ajustes lineales. I. diciembre, II. febrero, y III. mayo. En los ajustes: (1) I, y (c) I, III, $P < 0.05$.

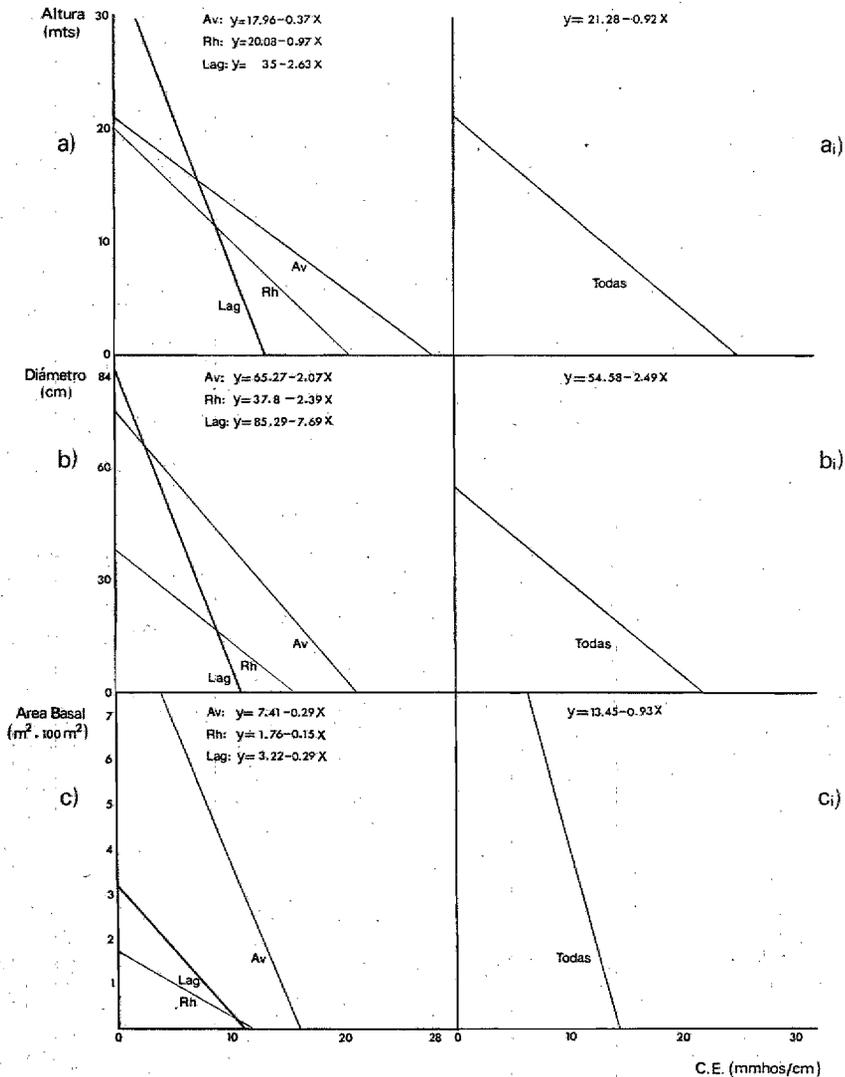


Figura 6.9. Características fisonómicas de la vegetación.

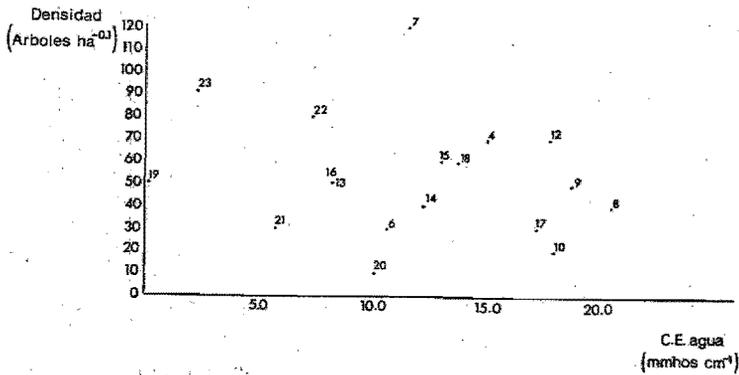
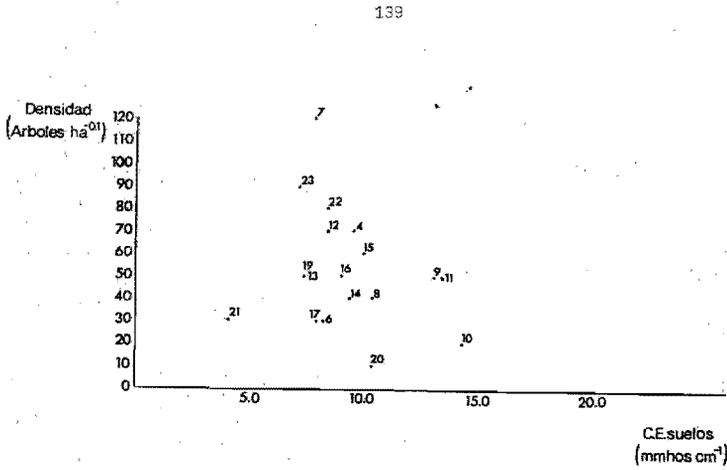


Figura 6.10. Densidad de árboles en función de la conductividad eléctrica (C.E.) en suelos (a) y agua (b). En los dos casos, la distribución de los datos es homogénea.

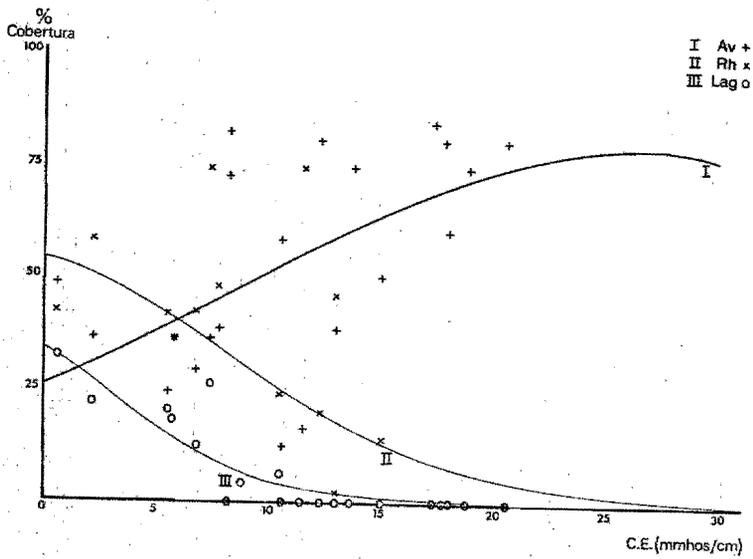


Figura 6.11. Funciones inferidas para las diferentes especies a lo largo de un rango de salinidad. En la Tabla 6.6. se encuentra la probabilidad de los ajustes.

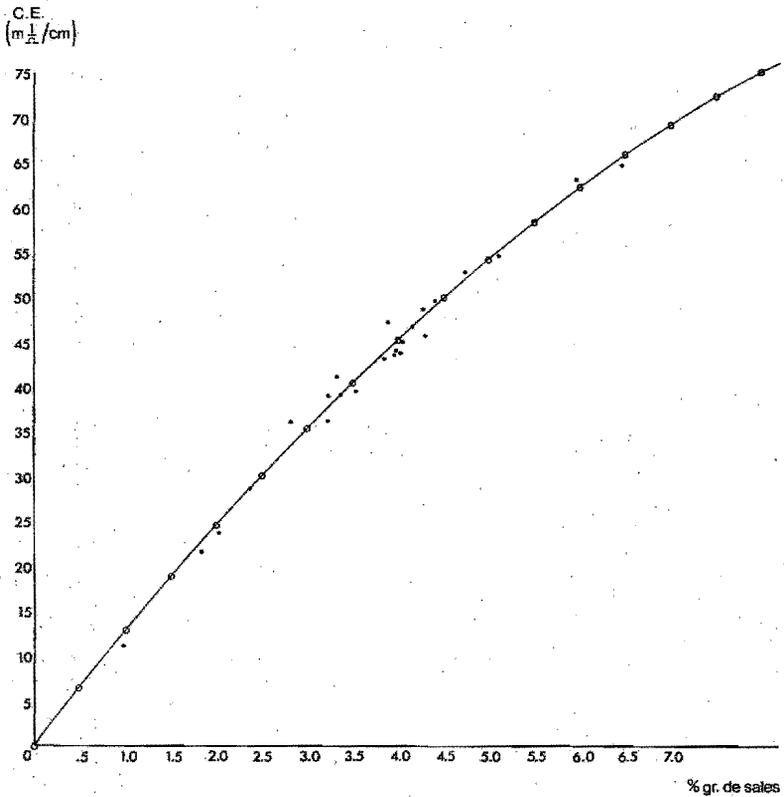
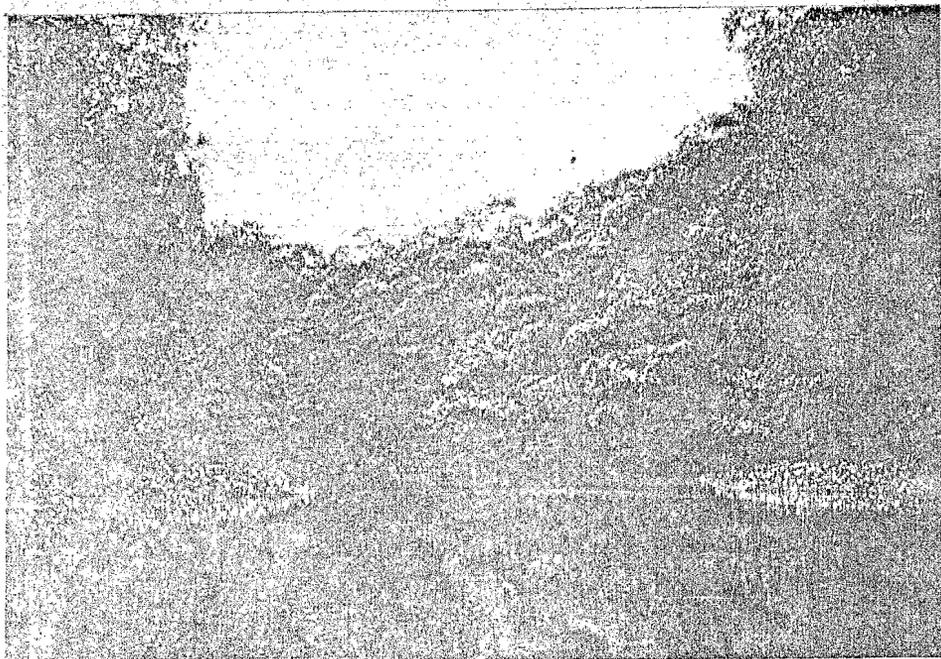
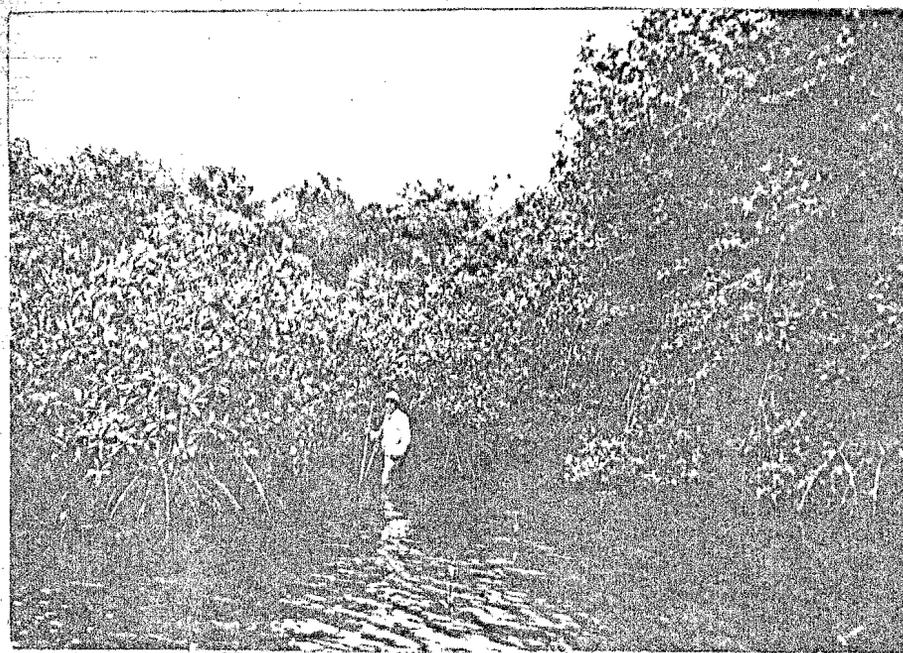


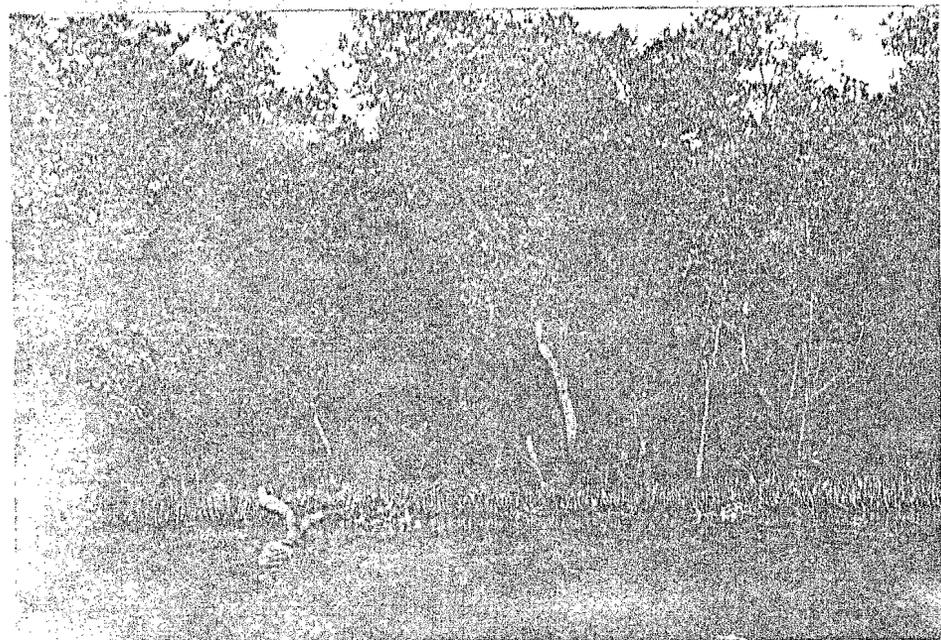
Figura A.1. Relación entre la conductividad eléctrica medida en milimhos por centímetro y la concentración de sales en el suelo expresada en porcentaje de gramos de sales. El ajuste por polinomios se explica en este apéndice.



a)



c)



b)

Fotos 1-3. Tres orillas del manglar que reflejan los procesos geomorfológicos a los que están sometidas:

(a) Río Cuxcuchapa, un ambiente fluvial con individuos de Rhizophora mangle al frente.

(b) Zona de desgaste por corrientes. El frente está formado por Avicennia germinans. El tronco caído aún presenta pneumatóforos.

a, b, y c están cercanos a los censos 23, 8 y 13 respectivamente.

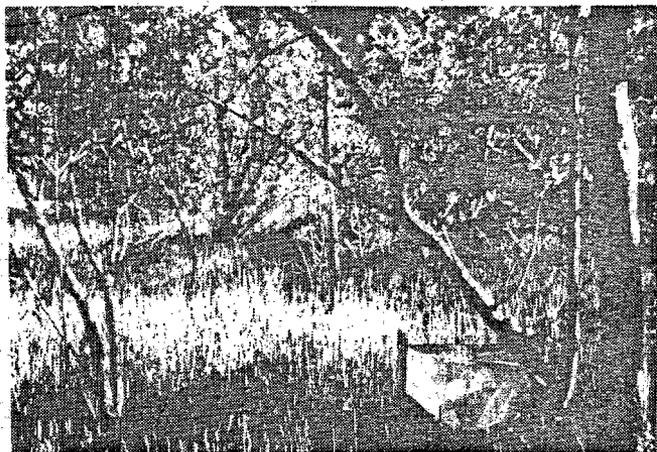


Foto 4. Interior del manglar de Avicennia en el transecto 1. A la derecha puede observarse el tipo de trampa de hojarasca utilizado para estudios de productividad y fenología.

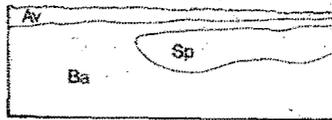


Foto 5. Vista del transecto 1. La zonación entre Spartina, Batis y Avicennia se esquematiza en la parte inferior.



Foto 6. Vista del transecto 2 en el frente de la costa. Puede observarse la alta densidad de juveniles de Avicennia y los escasos individuos de Rhizophora que han podido establecerse.



Foto 7. Zona perturbada por el cierre de una vía de agua salada. Bajo las nuevas condiciones, el manglar está siendo desplazado por un pastizal halófilo.



Foto 8. Ocasionalmente pueden encontrarse individuos de dos especies de manglar muy cercanos físicamente. Censo 20.

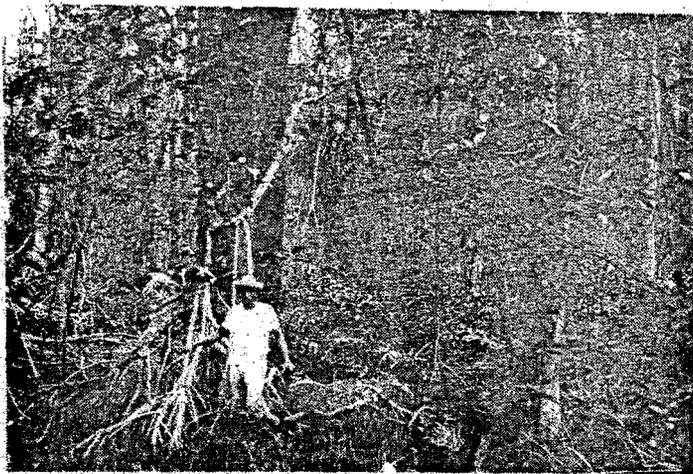


Foto 9. Una de las áreas con mayor diversidad en la laguna de Meccacán. Se encuentran presentes Avicennia, Rhizophora y Laguncularia, además de Achrosticum y algunas epifitas. Censo 19.



Foto 10. Individuos delgados de *Rhizophora* y *Avicennia* en un área de baja salinidad y alto nivel de inundación. Es notable la proliferación de raíces aéreas de *Rhizophora*, que le permite sostenerse en este sustrato formado por la acumulación de sedimentos con un alto contenido de materia orgánica.

Censo 1.

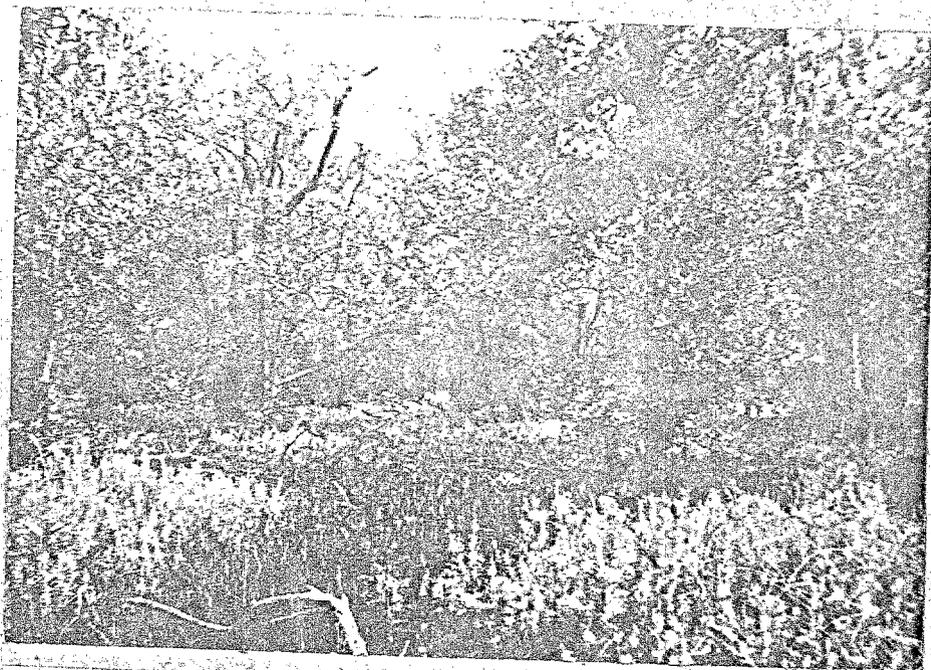


Foto 11. Manchones de Batis en un manglar perturbado de Avicennia. Censo 13.



Foto 12. Manglar de Avicennia poco perturbado. Censo 18.



Foto 13. Censo 4, en un frente de Rhizophora; tres individuos de Avicennia de fuste delgado enfatizan la dominancia del mangle rojo.

BIBLIOGRAFIA

- Amobi, C.C. (1974). Periodicity of wood formation in twigs of some tropical trees in Nigeria. Ann. Bot. 38: 931-6
- Austin, M.P. (1976). On non-linear species response models in ordination. Vegetatio 33: 33-41. Citado por Westman (1980).
- Ball, M.C. (1980). Patterns of secondary succession in a Mangrove forest of Southern Florida. Oecologia (Berl.) 44: 226-235.
- Barbour, M.C., Burk, J.H. y Pitts, W.D. (1980). Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. E.U.A. 604+xi pp. págs. 79-94.
- Beard, J.S. (1967). An inland occurrence of mangrove. W. Austral. Natur. 10: 112-115.
- Bouyoucos, G.J. (1963). Directions for making mechanical analysis of soil by hydrometer method. Soil. Sci. 42: 25-30
- Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California, A.C. (1979). Informe general de labores. 291 pp. págs. 71-87; 111-135.
- Cintrón, G., Lugo, A., Pool, J., Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. Biotropica 10 (2): 110-121.
- Clarke, L.D. y Hannon, N.J. (1967). The mangrove swamp and salt marsh communities of the Sydney district. I. Vegetation, soils and climate. Journal of Ecology 55: 753-771.
- Clarke, M.D. y Hannon, N.J. (1969). The mangrove swamp and salt marsh communities of the Sydney district. II. The holocoenotic complex with particular reference to physiography. Journal of Ecology 57: 213-234.

- Colwell, R.K. y Futuyama, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.
- Crawford, R.M.M. (1976). Mineral nutrition. En: M.A. Hall (editor) Plant Structure, Function and Adaptation. The MacMillan Press Ltd. 1a. edición 443 + xii pp. Capítulo 6, pág. 246.
- Cuatrecasas, J. (1958). Introducción al estudio de manglares. Boletín de la Sociedad Botánica de México 23: 84-99 (Citado por Vázquez-Yanes 1971).
- Chapman, V.J. (1938). Studies in salt marsh ecology. Sections I to III. Journal of Ecology 26: 144-179.
- Chapman, V.J. (1944). Cambridge expedition to Jamaica. Journal of the Linnean Society of Botany 52: 407-533.
- Chapman, V.J. (1947). Secondary thickening and lenticels in Avicennia nitida Jacq. Proceedings of the Linnean Society of London. 158:2-6.
- Chapman, V.J. (1969). Lagoons and mangrove vegetation. En: Lagunas Costeras, un Simposio. Ayala-Castañares, A. y F.B. Phleger (Edits.) UNAM-UNESCO. No. 28-30, México, D.F. pp. 505-514.
- Chapman, V.J. (1970). Mangrove Phytosociology. Tropical Ecology 11 (1): 1-19.
- Chapman, V.J. (1975). Mangrove Biogeography. En: Proceedings of International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Octubre 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida. 1: 3-22.
- Chapman, V.J. (1980). Mangrove Vegetation: an overview. En: Memorias del seminario sobre el estudio científico e impacto humano en el ecosistema manglares. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Celebrado en Cali, Colombia, 1978. Impreso en Montevideo.
- Davis, J.H. (1940). The ecology and geologic role of mangroves in Florida. Pap. Tortugas Lab. 32. (Publ. Carnegie Instn., 524), 113-95. Citado por Thom (1967).
- Ezcurra, E. (1980). Una nota sobre la diversidad. Ecología, Argentina, 4: 141-142.

- Fahn, A. (1969). Plant Anatomy. Pergamon Press. 1a. edición 1967, reimpresa y con correcciones 534 + vi pp. págs. 349-359.
- Flores Mata, G., Jimenez López, J., Madrigal Sánchez, X., Moncayo Ruíz, F., Takaki Takaki, F. (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.
- Fosberg, F.R. (1975). Phytogeography of micronesian mangroves. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida, 1: 23-42.
- Foster, R.B. (1973). Seasonal dynamics of the forest ecosystem. Artículo presentado en el II Simposio de Ecología Tropical, Caracas. Citado por Pool y Lugo (1973).
- Fuchs, H.P. (1970). Ecological and Palynological notes on Pelliciera rhizophorae. Acta Bot. Neerl. 19 (6): 884-894.
- Gaines, M.S., Vogt, K.J., Hammick, J.L., Caldwell, J. (1974). Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (Heliantus). The American Naturalist 108 (964): 889-894.
- Garg. R.F. y Vyas, L.N. (1973). Litter production in deciduous forest near Udaipur (South Rajasthan) India. Artículo presentado en el II Simposio Internacional de Ecología Tropical, Caracas. Citado por Pool y Lugo (1973).
- Gauch Jr., H.G. y Chase G.B. (1974). Fitting the gaussian curve to ecological data. Ecology 55 (6): 1377-1381.
- Gauch, H.G., Chase, B. y Whittaker, R.H. (1974). "Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions". Ecology 55 (6): 1382-1391.
- Gill, M. (1971). Endogenous control of growth-ring development in Avicennia. Forest Science 17 (4): 462-465.

- 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.
- Gill, A.M. y Tomlinson, P.B. (1977). Studies on the growth of red mangrove (Rhizophora mangle L.). 4. The Adult root system. Biotropica 9 (3): 145-155.
- Gledhill, D. (1963). The Ecology of the Aberdeen creek mangrove swamp. Journal of Ecology 51: 693-703
- Golley, F.B., Odum, H.T. y Wilson, R. (1962). The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. Ecology 43 (1): 9-19. Citado por Pool y Lugo (1973).
- Gómez Angulo, H. (1977). Determinación de corrientes en la Laguna Costera Mecoaacán de Tabasco, México. Ciencias Marinas 4 (1): 67-81.
- Graham, A. (1977). New Records of Pelliceria (Theaceae/Pelliceriaceae) in the Tertiary of the Caribbean. Biotropica 9 (1): 48-52.
- Hadac, E. (1976). Species diversity of mangrove and continental drift. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Praha 11 (2): 213-216.
- Hadac, E. y Hadacova, V. (1974). Osmotic values of some plant species from Cuba. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Praha, 9: 71-76.
- Hart, M.G. (1959). Sulphur oxidation in tidal mangrove soils of Sierra Leone. Plant and Soil 11: 215-236. Citado por Vazquez-Yanes (1971).
- Hesse, P.R. (1961a). The decomposition of organic matter in a mangrove swamp soil. Plant and Soil 14: 249-263.
- Hesse, P.R. (1961 b). Some differences between the soils of Rhizophora and Avicennia mangrove swamps in Sierra Leone. Plant and Soil 14 (4): 335-346.
- Hill, M.O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. Ecology 54 (2): 427-432.

- Himmelblau, D.M. (1972). Applied Nonlinear Programming. Mc Graw- Hill Book Company. Nueva York. 498 + ix pp. págs. 142-148.
- Hinde, G.P. (1954). The vertical distribution of salt marshes phanerogams in relation to tide levels. Ecol. Monogr. 24: 209-225.
- Holdridge, L.R. (1967). Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 208 pp. Citado por Pool, Lugo y Snedaker (1977).
- Instituto de Ecología. (1979). Análisis Ecológico del Area de Dos Bocas, Tabasco. Informe de Vegetación y Suelos presentado a Proyectos Marinos, S.C.
- Jackson, M.J. (1976). Análisis Químico de Suelos. Trad. del Prof. Dr. José Beltrán Martínez. Ediciones Omega, S.A. España 3a. ed. 662 pp. págs. 480-482.
- Jennings, D.H. (1968). Halophytes, succulence and sodium—a unified theory. New Phytol. 67: 899-911.
- Joshi, G.V., Jamale, B.B. y Bhosale, L. (1975). Ion regulation in mangroves. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida. 2: 595-607.
- López Portillo, J. y Ezcurra E. (1980). ¿Son los manglares desaladores de agua? Ciencia y Desarrollo. Nov-Dic. Núm 35 año VI pp: 180-184.
- Lot Helgueras, A., Vazquez-Yanes, C., y Menéndez, F.L. (1975). Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf Coast of Mexico. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida. 1: 52-61.
- Lugo, A.E. (1980). Mangrove Ecosystems: Successional or Steady State? En: Tropical Succession, suplemento a Biotropica 12 (2): 67-72. Bibliografía en págs. 83-95.

- Lugo, A.E. y Snedaker, S.C. (1975). Properties of mangrove forest in southern Florida. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida 1: 170-212.
- Malley, D.F. (1978). Degradation of mangrove leaf litter by the tropical sesamid crab Chiromantes onycophora. Marine Biology (Berl.) 49 (4): 377-386.
- Macnae, W. (1963). Mangrove swamps in South Africa. Journal of Ecology 51: 1-25.
- McMillan, C. (1975). Interaction of Soil Texture with Salinity Tolerances of Avicennia germinans (L.) Lam. and Laguncularia racemosa (L.) Gaerth. f. from North America. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida. 2: 561-566.
- Menéndez, F. (1976). Los manglares de la Laguna de Sontecomapan, Los Tuxtlas, Ver.: estudio florístico - ecológico. Tesis. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 115 pp.
- Mizrachi, D., Pannier, R. y Pannier, F. (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.
- Montaña, C. y Ezcurra, E. (1980). Simple instrument for quick measurement of crown projections. Journal of Forestry. 178 (1): 699.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science, N.Y. 164: 262-270. Citado por Lugo (1980).
- Odum, W.E. (1969). Pathways of energy flow in a south Florida estuary. Sea Grant Technical Bulletin No. 7, 162 pp. (University of Miami).
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. (1968). Arboles tropicales de México. INIF y FAO. México, 413 + vi pp. págs. 28-30.

- Pianka, E.R. (1974). Evolutionary Ecology. Harper and Row Publishers. New York. 356 pp. págs. 192-197.
- Pianka, R.R. (1976). Competition and niche theory. En: R. May (ed.) Theoretical Ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 317 pp. Cap. 5. págs. 114-141.
- Pool, D.J. y Lugo, A. (1973). Litter production in mangroves. En: The Role of Mangrove Ecosystems in the Maintenance of Environmental Quality and a High Productivity of Desirable Fisheries. Samuel C. Snedaker y Ariel E. Lugo, investigadores principales. Center of Aquatic Sciences. Julio, 1973. págs. G1-35.
- Pool, D.J., Lugo, A.E. y Snedaker, S.C. (1975). Litter production in mangrove forests of southern Florida and Puerto Rico. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. University of Florida Press. 2:213-237.
- Pool, D., Snedaker, S. y Lugo, A. (1977). Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico and Costa Rica. Biotropica 9 (3): 195-212.
- Rabinowitz, D. (1975). Planting experiments in mangrove swamps of Panama. En: G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida 1: 385-393.
- Rabinowitz, D. (1978). Dispersal properties of mangrove propagules. Biotropica 10 (1): 47-57
- Rains, D.W. (1972). Salt transport by plants in relation to salinity. Annual Review of Plant Physiology 23: 367-88
- Rains, D.W. y Epstein, E. (1967). Aust. J. Biol. Sci. 20: 847-57. Citado por Rains (1972).
- Rákosi, L. (1976). A Magyarországi Eocén Mangrove Palinológiai. Adatai M. áll. Foldtani Evi Jelentése az 1976. Evrol.: 357-374. Con sumario en Francés.

- Rico Gray, V. (1979). El manglar de la Laguna de La Mancha, Ver. Estructura y Productividad Neta. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM. 32 pp.
- Rico Gray, V. (1982). Rhizophora harrisonii (Rhizophoraceae), un nuevo registro de las costas de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 41, 163-165.
- Richards, L.A. (eds.) (1974). Suelos salinos y sódicos. Departamento de Agricultura de E.U.A. Ed. Limusa, México.
- Rzedowsky, J. (1978). Vegetación de México. Editorial Limusa. México. México. 1a. ed. 431 págs. pp: 340-343.
- Sánchez, R.M. (1963). Datos relativos a los manglares de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 12: 61-72.
- Sauer, J. (1961). Coastal plant geography of Mauritius. Louisiana State University Press. Coastal Studies Series 5. Citado por Thom (1967).
- Scholander, P.F. (1968). How mangroves desalinate seawater. Physiologia Plantarum 21: 251-61.
- Scholander, P.F., Van Dam, L. y Scholander, S.L. (1955). Gas exchange in the roots of mangroves. American Journal of Botany 42: 92-98.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Hemmingsen, E. y Garey, W. (1962). Salt Balance in Mangroves. Plant Physiology 37: 722-729.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Hemmingsen, E.A. y Bradstreet, E.D. (1964). Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proceedings of the National Academy of Sciences 52: 119-125.
- Scholl, D.W. (1964). Recent sedimentary record in mangrove swamps and rise in sea level over the SW coast of Florida. Marine Geology 1: 343-366.

- Secretaría de Marina. (1979). Calendario Grafico de Mareas para 1980.
Cd. del Carmen, Campeche, Dirección Genral de Oceanografía.
México.
- Smith, A.G., Briden, J.C. y Drewry, G.E. (1973). Phanerozoic world
maps. Special Papers in Palaeontology 12: 1-42.
- Snedecor, G. W. y Cochran, W. (1968). Statistical Methods. The Iowa
State University Press, USA, 6a. ed. 2 reimprisión. 593 pp.
Para deferencia entre promedios, págs. 104-106.
- Sokal, R.F. y Rohlf, J.F. (1969). Biometría. Principios y Métodos
Estadísticos en La Investigación Biológica. Trad. por Miguel
Lahoz Leon. H. Blume Ediciones. Madrid. 832 págs. pp. 575-582.
- Solis, A.R., Díaz, E., Padilla, G. y Aurióles, D. (1977). La distribu-
ción y significado de los iones en el sustrato de los manglares
de Baja California. Resultados de las investigaciones del Centro
de Investigaciones Biológicas, La Paz, B.C.S. pp. 125-170.
- 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. En:
G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (Eds.) Proceedings of the
International Symposium on Biology and Management of Mangroves.
Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii. Universidad de Florida 2:
469-481.
- Tomasini, A.C. (1980). Estudio Palinológico del Oligoceno de Simojovel,
Chiapas, México. Tesis. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. 129 pp.
págs. 88-94.
- Van Tine, M. y Snedaker, S. (1975). A Bibliography of the Mangrove
Literature. Preparada para: International Symposium on Biology
and Management of Mangroves. Oct. 8-11, 1974. Honolulu, Hawaii.
Universidad de Florida.
- Vázquez-Yanes, C. (1971). La vegetación de la Laguna de Mandinga, Vera-
cruz. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Au-
tónoma de México. 42, Serie Botánica (1): 49-94.

- Vázquez-Yanes, C. (1980a). Rhizophoraceae. En: Flora de Veracruz. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver., México. Fasc. 12. 8 pp.
- Vázquez-Yanes, C. (1980b). Notas complementarias a la familia Rhizophoraceae en Veracruz. Biótica 5 (1): 15-21.
- Vázquez-Yanes, C., Lot Helgueras, A., Azpiri, M.T., García C.I., Gutiérrez, M.J., López, C. M., Martínez, G., Menéndez, L.F., Miravete, N.N., Moreno, C.P., Pérez, G.B., Saldívar, R.M.C. (1972). Problemas ecológicos de la explotación del manglar. En: UNAM, Problemas Biológicos de la Región de los Tuxtlas, Veracruz. Guadarrama Impresores. México. pp. 135-163.
- Walkley, A.L. (1947). A rapid determination of soil organic matter. Jour. Agr. Sci. 25 (598): 63-68
- Walter H. y Steiner, M. (1936). Die Ökologie der Ost-Afrikanischen Mangroven. Z. Botan. 30: 65-193
- Weaver, J.E. y Clements, F.E. (1944). Ecología Vegetal. Traducido de la 2a. edición en Inglés por Angel L. Cabrera. Prólogo de Lorenzo R. Parodi. ACME Agency, Buenos Aires. 667 pp. págs. 68-75, 141.
- Westman, W.E. (1980). Gaussian Analysis: identifying environmental factors influencing bell-shaped species distributions. Ecology 61 (4) pp. 733-739.
- Whittaker, R.H. (1975). Communities and Ecosystems. Mac Millan Publishing Co., Inc. Nueva York. Collier Mac. Millan Publishers. London. Segunda Edición. 1975. 385 pp. pp. 111-118.
- Windley, B.F. (1977). The Evolving Continents. John Wiley and Sons. Londres. 386 + xviii pp. págs. 150-151, 160.
- Wium-Andersen, S. y Christensen, B. (1978). Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand: II Phenology of *Bruguiera cylindrica*, *Ceriops tagal*, *Lumnitzera littorea* and *Avicennia marina*. Aquatic Botany 5 (4): 383-390.
- Zanski, E. (1979). The Mode of Secondary Growth and the Three-Dimensional Structure of the Phloem in *Avicennia*. Botanical Gazette 140 (1): 67-76.