



El Colegio de la Frontera Sur

Variación morfológica de *Rhizophora mangle*
(Rhizophoraceae) asociada a factores ambientales

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Biól. Libertad Silva Mijangos

2013

Dedicatoria

A mi familia...

A mi abuelita *Sofía Macedo López*

A mi compañero y amigo de generación *Carlos Gerardo Tercero*

Y a mi amigo

Dustin Axel Murillo Madrigal

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada N° 382321.

A los integrantes de mi Comité Tutorial; Dr. Cristian Tovilla Hernández, Dr. Jorge A. López-Portillo Guzmán y Dra. Dulce Ma. Infante Mata, por su dirección y asesoría durante el desarrollo del trabajo de tesis. A los integrantes del Comité Externo; Dr. Pablo Liedo, M. E. Javier Valle Mora y Dr. Vincenzo Bertolini, por su revisión y comentarios; así como a mi amigo el M.C. Salvador Flores Breceda por sus revisiones constantes al escrito.

A la Coordinación de Posgrado ECOSUR-Unidad Tapachula a cargo del Dr. Edi malo y a la asistente de Dirección L.I. Beatriz Romero, por todo el apoyo durante mi estancia en esta Unidad.

A todas las personas que de alguna manera participaron durante las salidas de campo en las comunidades. Al Ped. Felipe Ovalle Estrada, al I. Q. Juan Carlos de la Presa, Téc. Gerardo Montes y a Alejandro Lang integrantes del Laboratorio de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas Costeros. En Barra Zacapulco, Chiapas, a los responsables del Campamento Tortuguero y a la Fam. Montes por su hospitalidad, a Corantine y Erick por su apoyo en el muestreo. A la Fam. Limones de Manguito, Chiapas. En Oaxaca a Don Bonifacio y Don Juan Mocho. A Erika en Frontera Tabasco. Al responsable de una de las Cooperativas Pesqueras de El Ostión por su ayuda desinteresada. A la Fam. Carmona de Arbolillo, Ver. A la Fam. González Toscano de

Boca del Río, Veracruz por brindarme su hospitalidad. Finalmente también agradezco la ayuda especial en campo de mi papá, mi amiga Joanna y Aram.

A los Laboratorios de Ecosur-San Cristóbal por el espacio y la amistad brindada por sus integrantes.

A Claudia Araujo, Joanna Acosta, Salvador Flores, Emilio Romero, Salvador Santamaría, Carlos Almeida, Rosby y Florida, así como a mis compañeros de generación por su amistad durante este periodo.

A toda mi familia incluyendo a mis amigos Ruth y a Teles, por apoyarme siempre.

Índice

Capítulo I	1
Plasticidad fenotípica del mangle	5
Factores ambientales asociados al ecosistema de manglar	8
Objetivo general	11
Objetivos particulares.....	11
Hipótesis	11
Capítulo II	12
Descripción de los sitios de estudio	12
Golfo de México	14
Laguna Buen País, Veracruz	14
Laguna El Ostión, Veracruz	18
Laguna Mecoacán, Tabasco	19
Frontera, Tabasco.....	21
Pacífico sur	24
Laguna de La Pastoría, Oaxaca	24
La Ventanilla, Oaxaca	26
Manguito, Chiapas	28
Barra de Zacapulco, Chiapas.....	30
Capítulo III	33
Artículo sometido a Estuarine, Coastal and Shelf Science.....	33
Environmental effects on tree and leaf traits of Rhizophora mangle on the Gulf of Mexico and southern Mexican Pacific coasts	34
Abstract	34
1. Introduction	35
2. Materials and methods	36

2.1. Study sites	36
2.1.1. Gulf of Mexico	36
2.1.2. Southern Pacific coast	37
2.2. Sampling	37
2.2.1. <i>Tree and leaf traits</i>	37
2.2.2. <i>Environmental factors</i>	38
2.3. Data analysis	38
3. Results	39
3.1. <i>Tree and leaf traits</i>	39
3.2. <i>Physico chemical factors of the soil and interstitial water</i>	39
3.3. <i>Relationship between the soil and interstitial water factors and Rhizophora mangle traits</i>	40
3.4. <i>Relationship between Rhizophora mangle traits and mean annual temperature and precipitation</i>	40
4. Discussion	41
Acknowledgments	44
References.....	45
Highlights	51
Figure captions	52
Artwork	53
Tables.....	57
Appendix A	60
Capítulo IV.....	63
Conclusiones generales	63
Literatura citada.....	65
Anexo	78
Confirmación de artículo sometido a Estuarine, Coastal and Shelf Science	78

Lista de Cuadros

Cuadro 1. Características climáticas de los sitios de estudio (Hijmans et al. 2005). 17

Lista de Figuras

Fig. 1. Ubicación de los sitios de estudio en la costa Golfo de México (A-D) y Pacífico sur (E-H). A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zacapulco. 12

Fig. 2. Puntos de muestreo en los sitios de estudio. A = Laguna Buen País, Veracruz. B = Laguna El Ostión, Veracruz. C = Mecoacán, Tabasco. D = Frontera, Tabasco. E = La Pastoría, Oaxaca. F = La Ventanilla, Oaxaca. G = Manguito, Chiapas. H = Zacapulco, Chiapas. 13

Fig. 3. Fotografías aéreas a 208 m del Sistema Lagunar de Alvarado cercanas a los puntos de muestreo en Laguna Buen País, Veracruz. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008). 16

Fig. 4. Fotografías aéreas a 314 m cercanas a los puntos de muestreo en Laguna El Ostión, Veracruz. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008). 19

Fig. 5. Fotografías aéreas a 265 m cercanas a los puntos de muestreo en Laguna Mecoacán, Tabasco. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez, J. Díaz (2008). 21

Fig. 6. Fotografías aéreas a 231 m cercanas a los puntos de muestreo en Frontera, Tabasco. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez (2008). 24

Fig. 7. Fotografías aéreas a 220 m cercanas a los puntos de muestreo en Laguna de La Pastoría, Oaxaca. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez, J. Díaz (2008). 26

Fig. 8. Fotografías aéreas a 160 m cercanas a los puntos de muestreo en La Ventanilla, Oaxaca. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008)	28
Fig. 9. Fotografías aéreas a 244 m cercanas a los puntos de muestreo en Manguito, Chiapas. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008).....	29
Fig. 10. Fotografías aéreas a 213 m cercanas a los puntos de muestreo en Manguito, Chiapas, se observan individuos de <i>Rhizophora mangle</i> . Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez (2008).....	32

Capítulo I

Los manglares son comunidades vegetales integradas por árboles y arbustos con afinidades ecológicas entre sí, que se desarrollan en las zonas mareales e intermareales de las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Tomlinson 1986). Son ecotono entre ecosistemas terrestres y marinos presentando características de ambos, pero también poseen características propias. Las plantas leñosas o árboles de mangle son dominantes en el ecosistema de manglar, han desarrollado características morfológicas y fisiológicas particulares adaptadas a las condiciones de inundación y salinidad en las que se desarrollan (Tomlinson 1986).

Los manglares proveen diversos servicios ecosistémicos de importancia económica, social y ecológica (Duke et al. 2007; Giri et al. 2011). Actúan como barreras naturales, protegiendo la línea de costa contra tormentas, erosión e inundaciones (Alongi 2008); representan áreas importantes de secuestro y almacén de carbono (Donato et al. 2011); y son hábitat de diversos organismos por lo que albergan una alta biodiversidad (Feller et al. 2010). Según su ubicación en el ecosistema, Lugo y Snedaker (1974), clasificaron los bosques de manglar en los siguientes tipos fisonómicos: rivereños, borde, cuenca, sobrelavado y enanos. Existen cerca de 70 especies de mangle en el mundo, integradas en 27 géneros, 20 familias y 9 órdenes, siendo la región Indo-Pacífico la de mayor diversidad (Alongi 2009). La cobertura mundial del manglar se estimó en 137,760 km² para el año 2000 (Giri et al. 2011). Los datos más recientes en México, estiman una cobertura nacional aproximada 7,700 km²

(CONABIO 2009), equivalente a 5.58 % de la cobertura mundial y a 0.39 % de la superficie nacional.

En México, se registran seis especies de mangle (López-Portillo y Ezcurra 2002), formando asociaciones vegetales mixtas o monoespecíficas, cuatro se encuentran ampliamente distribuidas en las costas del Pacífico, Golfo de México y mar Caribe, *Rhizophora mangle* L. (mangle rojo, Rhizophoraceae), *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. (mangle blanco, Combretaceae), *Avicennia germinans* (L.) Stearns (mangle negro, madre sal, Acanthaceae) y *Conocarpus erectus* L. (botoncillo, Combretaceae). Las dos especies restantes se reportan para las costas del estado de Chiapas, *Rhizophora harrisonii* Leech. (Rhizophoraceae) y *Avicennia bicolor* Standl. (Acanthaceae). La estructura y composición de los manglares, así como algunas características morfológicas de las especies difieren entre regiones, debido a la interacción de diversos factores asociados a las condiciones locales del sistema en que se desarrollan (CONABIO 2009) y de manera general a las características físicas del ambiente intermareal, incluyendo el clima, la geomorfología, topografía, hidrología y la disponibilidad de nutrientes (Feller et al. 2010). Las escalas espaciales y temporales de estos factores ambientales, así como las interacciones bióticas, conforman sistemas complejos y dinámicos en los que interactúan múltiples factores (Day et al. 2008). Por lo que el estudio de los manglares, en el litoral mexicano se facilita dividiendo al país en cinco regiones: Pacífico norte, Pacífico centro, Pacífico sur, Golfo de México y Península de Yucatán (CONABIO 2009).

El amplio rango de condiciones en las que se desarrollan los manglares, se refleja en la plasticidad de sus especies (Ball 1996), no solo a nivel de estructura y

composición de los bosques, sino también a nivel individual. En un árbol de mangle factores como la radiación solar, temperatura, disponibilidad de oxígeno, nutrientes y agua intervienen en el control de la fotosíntesis y su crecimiento (Ball 1996, Berger et al. 2008, Alongi 2009). Altas concentraciones de salinidad y baja concentración de nutrientes como N y P, disminuyen la asimilación de CO₂ durante la fotosíntesis, la conductancia estomática y el crecimiento de las plantas (Lin y Sternberg 1992, Lovelock et al. 2004, Parida et al. 2004).

Aún con la heterogeneidad ambiental y la amplia respuesta de las especies, se observan patrones generales de distribución y estructura. Lot-Helgueras et al. (1975) señalan para México que las comunidades de manglar presentan valores estructurales más bajos y la altura de los árboles decrece conforme disminuye la temperatura y precipitación, es decir, conforme incrementa la latitud. Méndez-Alonso et al. (2008), reportan este patrón en la altura de los árboles para el mangle negro *A. germinans* y una relación latitudinal positiva de la masa por unidad de área foliar y contenido de carbono en hojas en un gradiente latitudinal de 5° en la región central del Golfo de México. Rico-Gray y Palacios-Ríos (1996) encontraron un incremento del área foliar de *R. mangle* en poblaciones de la costa Pacífico y Atlántica de México con la disminución en la latitud entre los 15° a 24°N. Sin embargo, un estudio posterior no encontró una relación latitudinal en la morfometría floral de *R. mangle* de poblaciones en ambos litorales mexicanos, sugiriendo eventos frecuentes de extinción local y colonización por pocos individuos, asociados a eventos estocásticos (Domínguez et al. 1998).

En el litoral mexicano, el mangle rojo, *R. mangle*, es dominante en gran parte de los sistemas estuarinos, principalmente en bordes de ríos y lagunas costeras. Los

individuos de esta especie presentan una amplia variación morfológica, con alturas hasta de 35 m en la costa Pacífico sur y menores a 1.5 m en la Península de Yucatán donde el fósforo es un factor limitante, poblaciones enanas también se desarrollan en su límite de distribución norte donde la temperatura y salinidad son los factores limitantes (Flores-Verdugo et al. 1992, Jensen et al. 1998, López-Portillo y Ezcurra 2002).

La biocomplejidad del ecosistema de manglar genera la necesidad de estudios que integren diferentes elementos y faciliten la comprensión de su interrelación. Por lo que se analizaron rasgos arbóreos y foliares de *R. mangle* tipo borde que se desarrolla en orillas de lagunas costeras, esteros y bahías, con el objetivo de identificar diferencias entre sistemas estuarinos ubicados en las regiones Pacífico sur y Golfo de México, así como la relación con los factores ambientales en los que se desarrollan. Estudios previos señalan diferenciación genética entre poblaciones de la costa del Pacífico y del Atlántico de México para *A. germinans* y *R. mangle*, sin embargo la diversidad genética señalada para estas especies de mangle es baja (Nettel et al. 2008; Sandoval-Castro 2012). Por lo que asumimos que la plasticidad fenotípica de *R. mangle* es en gran medida una respuesta a las condiciones ambientales en las que se desarrollan las poblaciones, reflejada en rasgos de importancia ecológica para estas plantas. Basados en esta premisa, planteamos analizar la relación de los rasgos de *R. mangle* con la temperatura y precipitación media anual en los sitios de estudio, con la finalidad de observar patrones latitudinales ligados con rasgos arbóreos y foliares. El presente trabajo contribuye al conocimiento de la complejidad inherente de los ecosistemas de

manglar, particularmente de la plasticidad en los rasgos de los árboles de *R. mangle* y su relación con el ambiente.

Este capítulo introductorio aborda aspectos generales de la plasticidad del manglar, particularmente en *R. mangle* reflejada en su amplia variación morfológica, y los factores ambientales asociados a este ecosistema. En el capítulo II, se describen las características de los sitios de estudio. El capítulo III presenta el desarrollo de este trabajo y los resultados obtenidos en el formato de un artículo científico sometido a la revista “Estuarine, Coastal and Shelf Science”. Conclusiones generales de este estudio se presentan en el capítulo IV.

Plasticidad fenotípica del mangle

La plasticidad fenotípica es la propiedad de un cierto genotipo de producir diferentes fenotipos morfológicos o fisiológicos en respuesta a distintas condiciones ambientales (Pigliucci 2001). Las plantas en general presentan gran plasticidad fenotípica. Los individuos de una especie pueden variar en tamaño, tasa de crecimiento, reproducción y constitución química. Esta plasticidad puede ser resultado de la variación en el ambiente abiótico, en la competencia o en depredación (Callaway et al. 2003).

La plasticidad es un rasgo significativo de la diversidad fenotípica (Sultan 2000) que se ve favorecida en ambientes variables (Callaway et al. 2003). Esto le confiere un papel importante en los rasgos ecológicos de las plantas, es decir, en aquellas características que intervienen en su supervivencia, como en el desarrollo, función y evolución con su entorno (Sultan 2000).

Rasgos relacionados con la adquisición de recursos frecuentemente presentan patrones funcionales de plasticidad; por ejemplo, mayor asignación de biomasa a las raíces en suelos bajos en nutrientes, o mayor área foliar en relación a la biomasa vegetal en condiciones de baja densidad de flujo de fotones (Sultan 2000). Conocer la plasticidad morfológica permite una mejor comprensión de las diversas formas en que las plantas se adaptan funcionalmente a las tensiones ambientales (Sultan 2000).

Los manglares presentan una alta plasticidad fenotípica en respuesta al amplio rango de condiciones ambientales en las que se desarrollan (Feller et al. 2010). Han desarrollado estrategias para la obtención de recursos en las zonas intermareales, donde la salinidad, las inundaciones y la disponibilidad de nutrientes varían espacial y temporalmente, esta plasticidad fisiológica es una de las razones de su éxito en estos ambientes (Alongi 2009). Entre las estrategias adoptadas por los manglares para la conservación de nutrientes y reducción de la pérdida de agua, están la presencia de hojas perennes y esclerófilas, así como la reabsorción y translocación de nutrientes antes de la abscisión de la hoja (Rao, et al. 1994; Lin y Sternberg, 2007; Reef et al., 2010). Estas características le proporcionan un mayor tiempo de vida útil a los tejidos foliares, aprovechando los recursos disponibles para la planta en el entorno. La inversión de recursos asignados a las hojas es mayor en zonas con condiciones climáticas adversas como una estrategia de conservación (Poorter et al. 2009). La masa por unidad de área foliar es un rasgo indirecto a través del que es posible observar esta asignación de recursos ligado al contenido de nutrientes como carbono, nitrógeno y fósforo (Güsewell, 2004; Reich y Oleskyn, 2004).

En general las especies de mangle parecen poseer mayor plasticidad en comparación con muchas especies de plantas terrestres (Feller et al. 2010). Por ejemplo, la altura de un árbol maduro de *R. mangle* varía entre 0.5 y 40 m, y su arquitectura arbórea también es variable (Araújo et al. 1997, Lugo 1997). Los rasgos fisiológicos de la arquitectura superior a nivel de hoja son menos plásticos que los rasgos de asignación de biomasa (Lovelock et al. 2006b). Esta tendencia también es observable bajo el suelo, donde los rasgos de asignación de biomasa a las raíces finas son más variables que los procesos fisiológicos de las raíces (Lovelock et al. 2006c).

Castañeda-Moya et al. (2011) señalan la importancia ecológica de la plasticidad fenotípica de las raíces de mangle, aportando evidencia de la asignación de recursos a las raíces en función del ambiente circundante. Donde sitios pobres en nutrientes, con mayor tiempo de inundación e influencia mareal restringida producen raíces más longevas como un mecanismo de conservación de nutrientes; contrario a sitios con mayor contenido de nutrientes y regímenes mareales, que producen raíces de corta duración, con mayor absorción de nutrientes, altas tasas de crecimiento y tasas de recambio altas. Esto es resultado de múltiples factores dados a través de gradientes ambientales en el paisaje, como disponibilidad de nutrientes y fluctuaciones del hidroperiodo.

Para Brooks y Bell (2005) no fue posible discriminar entre bosques de franja y sobrelavado en Florida basados en la arquitectura arriba y debajo del suelo de árboles de *R. mangle*, posiblemente debido al coste fisiológico de la plasticidad fenotípica frente a bajas temperaturas en el sitio de estudio.

La amplia plasticidad fenotípica reportada para *R. mangle* podría conferirle ventajas frente a sus competidores, en crecimiento y en la adquisición y conservación de nutrientes (Poorter y Lamber 1986, Reef et al. 2010). Debido a estas características, se eligió a *R. mangle* como objeto de estudio para el análisis de algunos de sus rasgos arbóreos y foliares, y su asociación con factores ambientales en diferentes sistemas estuarinos del Pacífico sur y Golfo de México.

Factores ambientales asociados al ecosistema de manglar

Los manglares se encuentran fuertemente sujetos a factores bióticos y abióticos (Mitsch y Gosselink 2000), que influyen en la estructura y función de los ecosistemas (Lee 1999). A pesar de la gran variabilidad taxonómica y rango geográfico de las especies de mangle, todas presentan similitudes en características fisiológicas y adaptaciones morfológicas a condiciones ambientales similares (Lugo y Snedaker 1974). Estas involucran diferentes rangos de salinidad, variaciones en el hidroperiodo, suelos anegados y con baja disponibilidad de nutrientes para las plantas.

La tolerancia que las especies de mangle presentan a la salinidad e inundación es diferencial, y existen patrones de zonación claramente definidos, en los que la microtopografía, el hidroperiodo y las características del suelo representan importantes factores locales (Lugo y Snedaker 1974). McKee (1993) reporta que el potencial redox (Eh) y concentraciones de sulfuro en el agua se encuentran asociados a la distribución de *R. mangle* y *A. germinans*.

La temperatura ambiente y del agua, son factores que determinan la presencia y desarrollo del mangle a escala global, regional y local (Krauss et al. 2008). Otros factores que intervienen en procesos fisiológicos son la luz, humedad, disponibilidad de

nutrientes, concentración de dióxido de carbono (CO_2), oxígeno, concentración de iones y toxinas en raíces, velocidad del viento y herbivoría (Krauss et al. 2008, Feller et al. 2010).

El efecto ambiental se ha reportado en la estructura (Pool et al. 1977, López-Portillo y Ezcurra 1989, Flores-Verdugo et al. 1992, Agraz et al. 2011), productividad (Coronado-Molina et al. 2012) y establecimiento temprano del manglar (Krauss et al. 2008). El efecto de la concentración de nutrientes ha sido estudiada por McKee (1995), Chen y Twilley (1999), Alongi et al. (2002), Feller et al. (2002), Feller et al. (2003), Naidoo (2009), y su asociación con procesos fisiológicos reportada por Lovelock et al. (2006a). Davis et al. (2003) y Adame y Lovelock (2011) sugieren que el flujo de materiales en manglares es influenciado por la temperatura, precipitación, salinidad y concentración de nutrientes como carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P). La relación N/P, se ha utilizado como indicador de la presencia limitante de estos dos elementos en el ecosistema, valores mayores a 16 indican deficiencia de P en el sistema, mientras que valores menores a 14 señalan deficiencia de N (Reich y Oleksyn, 2004). La deficiencia de P, es decir valores altos de N/P se asocian generalmente a incremento de masa por unidad de área foliar, y al parecer acelera la senescencia de las hojas más que la deficiencia de N. El incremento de biomasa en la raíz es una respuesta a la deficiencia de N y P en suelos, se ha sugerido que plantas con alta relación N/P generalmente designan menos biomasa a las raíces que aquellas con baja relación N/P (Güsewell 2004).

La capacidad de sobrevivir en ambientes tan variables es resultado de la interacción entre los rasgos fisiológicos y morfológicos con los factores ambientales.

Estos factores son importantes para el desarrollo individual de los árboles ya que influyen en procesos fisiológicos fundamentales, como la capacidad hídrica de las plantas y tasas de fotosíntesis (Feller et al. 2010). Debido a la gran variabilidad ambiental y diferencias entre bosques de manglar, Ewel et al. (1998), proponen que los bienes y servicios que brindan son diferenciales. Por lo que su conocimiento es de vital importancia, principalmente como herramienta para conocer las posibles respuestas de los manglares frente a las amenazas del cambio climático global (Day et al. 2008).

Objetivo general

Identificar diferencias en rasgos arbóreos y foliares de *Rhizophora mangle* tipo borde en cuatro sistemas estuarinos del Pacífico sur y cuatro del Golfo de México, analizando su relación con factores ambientales que permitan observar patrones latitudinales en los rasgos evaluados.

Objetivos particulares

- Identificar los rasgos arbóreos y foliares de *R. mangle* con mayor variación.
- Identificar los factores fisicoquímicos del suelo y agua intersticial con mayor variación e influencia en los rasgos de *R. mangle*.
- Relacionar la temperatura y precipitación de los sitios con los rasgos de *R. mangle*.
- Analizar el efecto de la latitud en la altura del árbol, cobertura de dosel, masa por unidad de área foliar y contenido de nutrientes en tejido foliar de *R. mangle*.

Hipótesis

Si los rasgos arbóreos y foliares de *Rhizophora mangle* son determinados por factores ambientales, entonces estos atributos serán diferentes entre los manglares del Pacífico sur y el Golfo de México, reflejándose en patrones latitudinales.

Capítulo II

Descripción de los sitios de estudio

El estudio se realizó en ocho sistemas estuarinos ubicados dentro de la Región Biogeográfica Neotropical. Cuatro en la costa Golfo de México en los estados de Veracruz y Tabasco; y cuatro en la Costa Pacífico Sur, en los estados de Oaxaca y Chiapas (Fig. 1). A continuación se describen las características generales de cada sistema estuarino donde las principales especies de manglar son *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*, las cuales se encuentran bajo la categoría de amenazadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010). El mapa de cada sistema estuarino y los puntos de muestreo se observan en la Fig. 2.

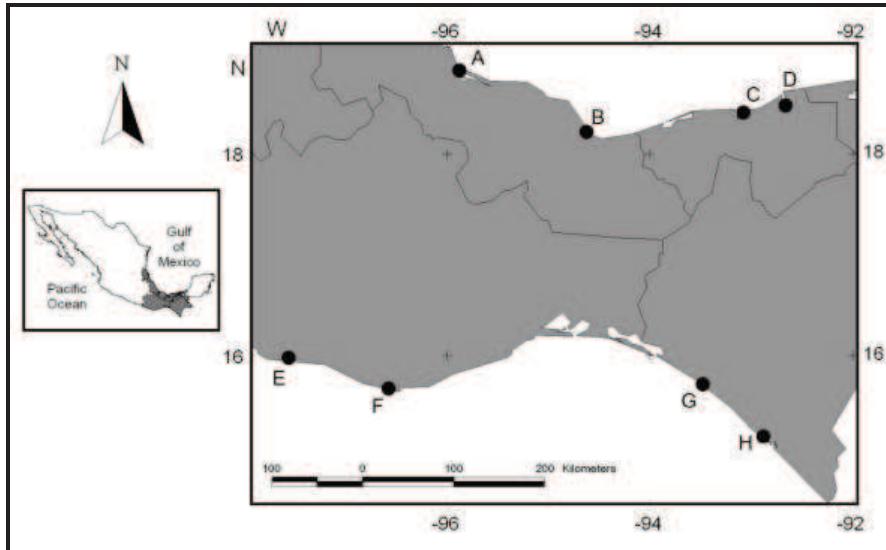


Fig. 1. Ubicación de los sitios de estudio en la costa Golfo de México (A-D) y Pacífico sur (E-H). A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zacapulco.

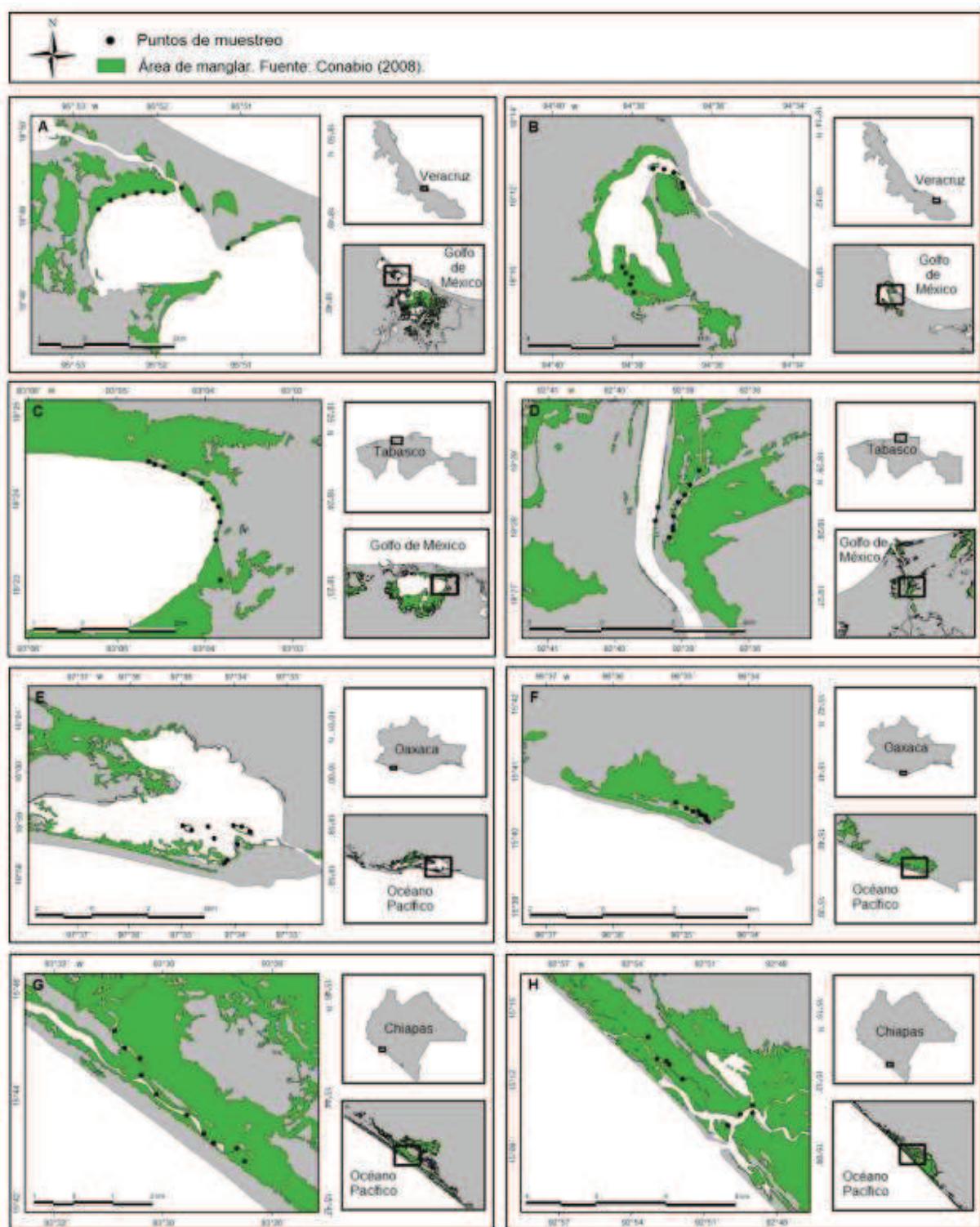


Fig. 2. Puntos de muestreo en los sitios de estudio. A = Laguna Buen País, Veracruz. B = Laguna El Ostión, Veracruz. C = Mecoacán, Tabasco. D = Frontera, Tabasco. E = La Pastoría, Oaxaca. F = La Ventanilla, Oaxaca. G = Manguito, Chiapas. H = Zacapulco, Chiapas.

Golfo de México

Laguna Buen País, Veracruz

Forma parte del Sistema Lagunar de Alvarado (SLA), compuesto por las lagunas de Alvarado, Buen País, Camaronera y Tlalixcoyan. La laguna de Alvarado tiene una extensión de 11,800 ha, asociada con una extensión indeterminada de sistemas fluvio-lagunar-estuarinos que conforman al SLA. Este sistema se ubica al sur de la planicie costera del Golfo de México, en la porción central del estado de Veracruz entre los 18°53' y 18°31' latitud norte y los 95°57' y 95°38' longitud oeste. Presenta clima Aw₂ (i), cálido subhúmedo con lluvias en verano (García 1988) y se encuentra en la región hidrológica 28 o Papaloapan. La temporada de sequía se presenta de febrero a mayo, la de lluvias inicia en junio y la temporada de nortes se presenta de noviembre a enero. El tipo de marea que se presenta en el SLA es diurna, conformada de una pleamar (marea alta) y una bajamar (marea baja) en un periodo de 24 horas (Contreras-Espinosa 1988, Vázquez-Lule 2008).

La zona en la que se ubica el SLA es considerada como una planicie baja de acumulación fluvio lacustre modificada por la acción eólica marina. Lankford (1977) clasifica al SLA como tipo I-D de erosión diferencial con boca de valle inundado con barrera y como tipo II-B de sedimentación terrígena diferencial con depresión deltaica con barrera. El sistema de dunas cercano a la línea de costa, presenta una barrera física, con escurrimiento continuo y batimetría modificada por deltas lagunares y sub-lagunas. El fondo del sistema lagunar está dominado por arenas y limos, además de fragmentos de ostión y almeja. Uno de los suelos presentes en el área es el tipo gleysol, que se desarrolla bajo condiciones de humedad y pobre drenaje, resultando en

reducción de fierro y otros elementos, caracterizándose por la presencia de colores grises o azules en los horizontes superficiales (Contreras-Espinosa 1988, Vázquez-Lule 2008).

El principal río que desemboca en el complejo lagunar por el suroeste es el Papaloapan, manteniendo un aporte constante de agua a la laguna, en un promedio diario aproximado de 40 millones de metros cúbicos. Los ríos Camarón, Blanco y Acula también presentan conexión con el sistema lagunar (Contreras-Espinosa 1988).

La vegetación del SLAV la conforman comunidades de tular, popal, manglar, selva baja inundable, palmar, selva mediana subperennifolia con vegetación secundaria, selva baja caducifolia y vegetación de dunas. El contorno lagunar se encuentra rodeado casi en su totalidad por manglar que abarca una superficie aproximada de 14,364 ha. Las especies de mangle presentes en el sitio son *Rhizophora mangle* (altura promedio 10.96 m), *Avicennia germinans* (altura promedio 11.27 m) y *Laguncularia racemosa* (altura promedio 7.73 m), también se reporta la presencia de *Conocarpus erectus* en áreas interiores. Durante la temporada de lluvias el lirio acuático (*Eichornia crassipes*) cubre extensas áreas del cuerpo lagunar, la vegetación sumergida inmediata al área de manglar está representada por *Ruppia maritima* (Contreras-Espinosa 1988, Moreno-Casasola et al. 2002, Vázquez-Lule 2008).

Los humedales del SLA y áreas aledañas albergan alta biodiversidad y ecosistemas representativos de la planicie costera del Golfo de México por lo que a pesar de no estar considerado como Área Natural Protegida, están incluidos en diversas categorías de conservación por la Comisión Nacional para el Uso y

Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO): Región Terrestre Prioritaria (humedales del Papaloapan), Región Marina Prioritaria (sistema lagunar de Alvarado), Región Hidrológica Prioritaria (humedales del Papaloapan, San Vicente y San Juan), Área de Importancia para la Conservación de Aves, AICAS (humedales de Alvarado) y desde el 2004 el SLA fue incluido en el listado de Humedales de Importancia Internacional o sitios RAMSAR con un área protegida de 267,010 ha (Portilla 2003). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.



Fig. 3. Fotografías aéreas a 208 m del Sistema Lagunar de Alvarado cercanas a los puntos de muestreo en Laguna Buen País, Veracruz. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008).

Cuadro 1. Características climáticas de los sitios de estudio (Hijmans et al. 2005).

Variables climáticas	SITIOS							
	A	B	C	D	E	F	G	H
BIO 1	25.8	25.5	26.0	25.9	27.4	27.5	27.3	27.8
BIO 2	8.8	9.4	9.9	9.8	15.2	14.1	13.2	13.2
BIO 3	5.7	5.8	6.4	6.4	7.4	8.1	7.2	7.5
BIO 4	22.6	21.8	20.1	19.6	13.7	7.0	10.7	7.7
BIO 5	33.5	34.0	33.8	33.5	37.2	35.9	36.1	36.4
BIO 6	18.2	18.0	18.5	18.4	17.0	18.6	17.9	19.1
BIO 7	15.3	16.0	15.3	15.1	20.2	17.2	18.2	17.2
BIO 8	27.7	26.8	26.2	26.3	28.3	28.1	27.5	27.7
BIO 9	25.1	24.9	27.0	27.0	26.6	27.0	26.3	27.1
BIO 10	28.3	27.9	28.1	27.9	29.0	28.2	28.8	29.0
BIO 11	23.0	22.8	23.5	23.5	25.7	26.6	26.2	27.0
BIO 12	1745.6	2429.0	1917.9	1793.8	1364.6	864.0	2042.9	2617.6
BIO 13	350.4	427.0	331.3	292.2	343.0	214.2	462.8	253.0
BIO 14	19.0	36.0	40.0	34.0	0.0	1.2	2.0	3.0
BIO 15	81.6	61.5	51.0	53.0	109.2	106.8	99.2	94.0
BIO 16	941.6	1043.5	798.5	743.0	834.4	514.4	1157.4	1391.4
BIO 17	69.2	140.0	149.2	129.2	11.8	6.2	10.0	12.0
BIO 18	596.4	620.5	358.4	395.0	363.6	247.8	263.2	337.1
BIO 19	132.6	326.0	368.6	297.2	15.4	16.4	33.5	69.0

BIO 1 = Temperatura promedio anual (°C), BIO 2 = Oscilación diurna de la temperatura (°C), BIO 3 = Isotermalidad (°C), BIO 4 = Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, en %), BIO 5 = Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C), BIO 6 = Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C), BIO 7 = Oscilación anual de la temperatura (°C), BIO 8 = Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C), BIO 9 = Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C), BIO 10 = Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C), BIO 11 = Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C), BIO 12 = Precipitación anual (mm), BIO 13 = Precipitación del periodo más lluvioso (mm), BIO 14 = Precipitación del periodo más seco (mm), BIO 15 = Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %), BIO 16 = Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm), BIO 17 = Precipitación del cuatrimestre más seco (mm), BIO 18 = Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm), BIO 19 = Precipitación del cuatrimestre más frío (mm), (Hijmans et al. 2005). A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zacapulco.

Laguna El Ostión, Veracruz

Se localiza en la planicie costera del sureste de Veracruz entre los 18° 07' y 18°15' y los 94° 37' y 94° 42' de longitud oeste, en los municipios de Pajapan y Coatzacoalcos. Posee una superficie de 1,270 ha y presenta el aporte fluvial de los ríos Metzapan, Temoloapan y Huazuntlán. El clima presente en la región es de tipo Am (w') (i) , cálido subhúmedo con lluvias en verano (García 1988) y se ubica en la región hidrológica 28 o Papaloapan. Lankford la clasifica en el tipo I-D de erosión diferencial con boca de valle inundado con barrera (Contreras-Espinosa 1988).

El tipo de vegetación circundante en la laguna es el manglar dominando por *R. mangle* en la franja cercana al cuerpo de agua. El área de influencia marina presenta vegetación de dunas costeras representadas principalmente por gramíneas y Cyperaceas. La selva baja subperennifolia se localiza hacia la parte posterior del manglar y la vegetación de popal está muy perturbada, en algunas zonas se observa mayor cantidad de epífitas, bejucos, arbustos y herbáceas. En la laguna se han identificado 36 especies de peces y siete de crustáceos, la almeja *Mercenaria campechiensis* es un recurso importante para la zona. Esta es una de las lagunas más dañadas por la infraestructura petrolera en la región (Contreras-Espinosa 1988). Actualmente no se encuentra bajo ninguna categoría de protección, pero los pobladores de comunidades aledañas están promoviendo su inclusión dentro del listado de Humedales de Importancia Internacional o sitio RAMSAR. Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.

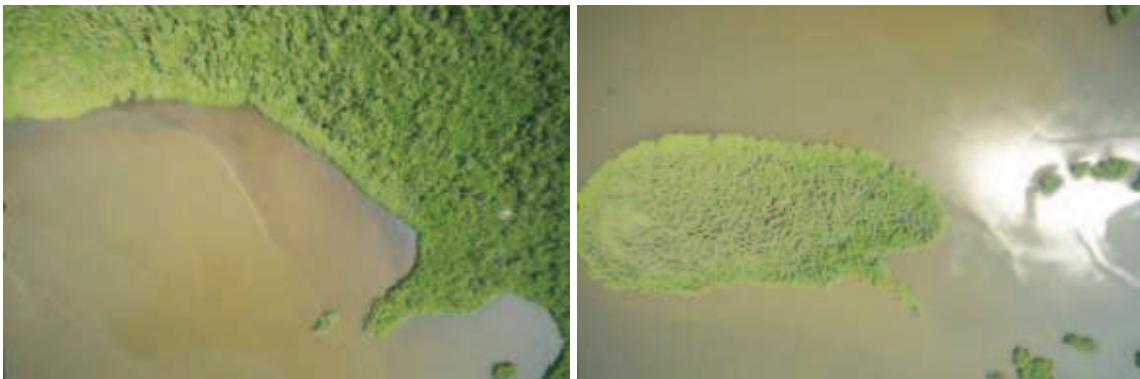


Fig. 4. Fotografías aéreas a 314 m cercanas a los puntos de muestreo en Laguna El Ostión, Veracruz. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008).

Laguna Mecoacán, Tabasco

Se ubica en la zona litoral de Tabasco entre los $18^{\circ}16'$ y $18^{\circ} 26'$ de latitud norte y los $93^{\circ} 04'$ y $93^{\circ} 14'$ de longitud oeste. Forma parte del cuerpo deltaico de los ríos Grijalva y Usumacinta. Por lo que pertenece a la región hidrológica 30.

La laguna tiene un área aproximada de 5,168 ha. Su eje principal se orienta en dirección este-oeste de forma paralela a la línea de costa, mide 11.5 km de norte a sur y en su parte más ancha mide 7 km. El clima presente en el área lagunar es tipo Am (f) (i) g correspondiente a clima cálido con régimen de lluvias entre verano e invierno. Lankford (1977) clasifica esta laguna como de sedimentación terrígena diferencial con depresión intradeltaica y marginal correspondiente al tipo II-A. La profundidad en la laguna oscila entre 0.30 y 2.30 m, los ríos que desembocan en este sistema son el Escarbado, González, Cuxcuchapa y Seco. Los tipos de suelo representativos de la zona son solanchak gléyico, gleysol mólico y arenosol háplico. En general la vegetación circundante es manglar, además de áreas mucal. Las especies de manglar son

utilizadas en la zona, por las comunidades con fines de construcción, de combustible, ornamental y melífero. La fauna de este sistema lagunar está representada principalmente por crustáceos, como *Cardisoma guanhumi* o cangrejo azul y el género *Balanus*. Están presentes tres especies de camarón, reptiles y peces de importancia comercial como el mujil, robalo, mojarras, sábano y pámpano. El 3% del área del sistema estuarino-lagunar de Mecoacán lo ocupan bancos ostrícolas de *Crassostrea virginica* (Contreras-Espinosa 1988).

La zona presenta impactos y amenazas antropogénicas, muchos de ellos derivados de las actividades petroleras, ganaderas y camaroneras en la región. El sitio no presenta categorías de protección, pero forma parte de regiones prioritarias señaladas por la CONABIO (Arriaga et al. 2000) y es un Área de Importancia para la Conservación de Aves (AICA) que abarca 60% del área de manglar debido a su cercanía con Pantanos de Centla (Moreno-Cáliz et al. 2009). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.

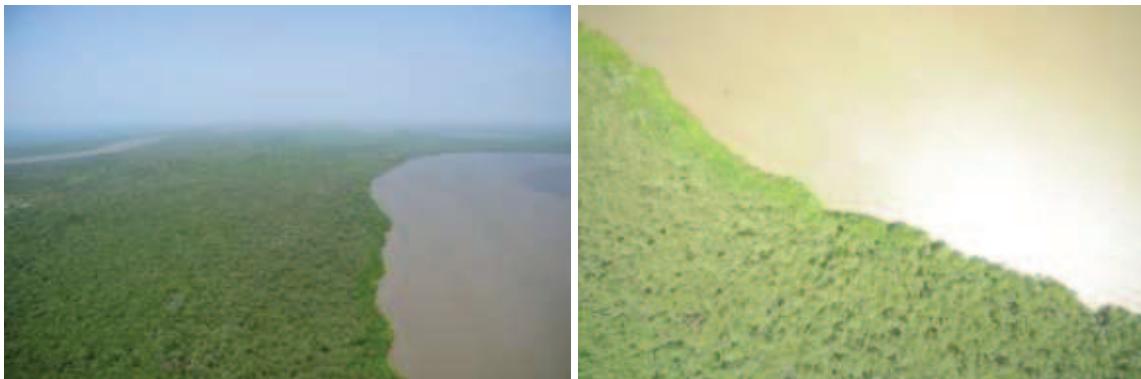


Fig. 5. Fotografías aéreas a 265 m cercanas a los puntos de muestreo en Laguna Mecoacán, Tabasco. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez, J. Díaz (2008).

Frontera, Tabasco

El sitio de estudio se ubicó en un canal aledaño a la cuenca baja del río Grijalva, cercano a su desembocadura con el Golfo de México en la barra de la localidad Frontera, Municipio de Centla. Forma parte de la Reserva de la Biosfera “Pantanos de Centla” localizada al noreste del estado de Tabasco, que abarca 302,706 ha y se ubica entre los 17°57' y 18° 39' de latitud norte y 92° 06' y 92° 47' de longitud oeste. El clima es Am f (i) g correspondiente a clima cálido con régimen de lluvias entre verano e invierno (García 1988). El promedio de precipitación anual es de 1800 mm, con períodos relativamente secos de julio a agosto, y otro periodo de sequía más intensa de marzo a abril, con una temperatura media de 26°C. La influencia de los nortes incrementa la lluvia en invierno. La mayor parte de las tormentas se presentan de diciembre a enero registrándose de 3 a 5 nortes cada mes, alcanzando una temperatura mínima de 10°C (SEMARNAT 2000).

Esta Reserva pertenece a la región hidrológica Grijalva-Usumacinta. Los afluentes más importantes de la Reserva son el río Usumacinta que es el río más caudaloso de México y el Grijalva, con un volumen anual de 55,832 y 27,013 millones de metros cúbicos, respectivamente. Al centro, norte y este, la Reserva es drenada por distributarios del Usumacinta como son el Palizada, San Pedrito, San Pedro y San Pablo. Otros ríos importantes son el Bitzal, Naranjos y Palomillal que drenan hacia el río Grijalva. Los suelos en la Reserva son resultado de la acumulación aluvial de sedimentos, el agua aportada por los ríos desde la cuenca media y alta y el tipo de vegetación, representados por suelos de tipo gleysol mólico y gleysol éutrico (SEMARNAT 2000).

La flora que se reporta para la zona de la Reserva se conforma de 569 especies, distribuidas en 118 familias y agrupadas en ocho asociaciones vegetales de los sistemas acuáticos y terrestres (SEMARNAT 2000). Estas asociaciones son: comunidades hidrófitas, selva mediana subperennifolia de *Bucida buceras* (Pukteal), selva baja subperennifolia de *Haematoxylon campechianum* (Tintal), manglar, matorral de *Dalbergia brownei* (Mucal), palmar de *Acoelorraphe wrightii* (Tasistal), palmar de *Sabal mexicana* (Guanal). El área de cultivos y potreros representa 1.2% de la superficie total de la reserva. El manglar se presenta en esta región en sitios que son constantemente influenciados por agua salobres provenientes del Golfo de México, esta comunidad vegetal se asienta sobre la llanura fluvial de sedimentos aluviales arcillo-limosos, en suelos con alto contenido de materia orgánica. *R. mangle* se desarrolla a la orilla de ríos y lagunas costeras de los Pantanos de Centla en donde presenta su mayor densidad, *A. germinans* se ubica atrás de la línea de mangle rojo, mientras que *L.*

racemosa y *C. erectus* se presentan en áreas donde la salinidad aparentemente es baja en asociación con otras comunidades vegetales. La fauna del delta Usumacinta-Grijalva destaca por mantenerse en buen estado de conservación, se estima que habitan en el área 52 especies de peces, 68 de reptiles, 27 de anfibios, 104 de mamíferos y 255 de aves. Entre los peces de importancia comercial destacan el robalo, mojarras y el pejelagarto (SEMARNAT 2000).

Las principales actividades en la región son de tipo agrícola, pecuaria e industrial, representada por la actividad petrolera. La vegetación natural en la Reserva cubre 78.68% de su área, distribuida en diferentes asociaciones vegetales, sin embargo las actividades antropogénicas ponen en riesgo su conservación. La tenencia de la tierra en la superficie de la Reserva está distribuida en terrenos ejidales que ocupan 53.1%, terrenos nacionales con 20.6%, terrenos de propiedad particular 15.4%, zona federal 6.8% y sin especificar 4.1% (SEMARNAT 2000). Desde 1992, forma parte del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas Federales, obteniendo la categoría RAMSAR en 1995, y está considerado como sitio prioritario por la CONABIO (Arriaga et al. 2000). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.



Fig. 6. Fotografías aéreas a 231 m cercanas a los puntos de muestreo en Frontera, Tabasco. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez (2008).

Pacífico sur

Laguna de La Pastoría, Oaxaca

Forma parte del sistema lagunar Chacahua-Pastoría, y se ubica entre los 15° 58' y 16° 00' de latitud norte y los 97° 32' y 97° 37' de longitud oeste. Presenta clima tipo Aw cálido subhúmedo con régimen de lluvias en verano y pertenece a la región hidrológica 21 denominada costa de Oaxaca, dentro de la cuenca Río Colotepec y subcuenca San Francisco (Contreras-Espinosa 1988). Su superficie abarca 17,424 ha, en donde la porción acuática ocupa un área de 3,479 ha y la superficie de manglar 2,550 ha (Carbajal-Evaristo 2010). Según la clasificación de Lankford (1977) esta laguna pertenece al tipo III-A, caracterizado por presentar depresiones inundadas en los márgenes internos del borde continental, al que rodean superficies terrígenas protegidas del mar por una barrera arenosa.

El Parque Nacional “Lagunas de Chacahua” presenta diferentes asociaciones vegetales, entre ellas la vegetación de manglar es dominante cercana a los cuerpos de

agua. En la orilla de las lagunas, *R. mangle* se distribuye en franjas de hasta 20 m de ancho con una altura promedio de 13 a 14 m. En Laguna La Pastoría, áreas monoespecíficas de *R. mangle* tipo borde presentan una altura media de 16 m (Carbajal-Evaristo 2010). *L. racemosa* se distribuyen en áreas que permanecen húmedas o fangosas durante todo el año, mientras que *A. germinans* se localiza en aguas someras que desaparecen durante la estación seca y en tierra firme en asociación con *C. erectus*. Las asociaciones vegetales restantes en el área del parque son selva baja caducifolia, selva mediana caducifolia, selva mediana y baja subperennifolia inundable, selva alta o mediana subperennifolia, vegetación de dunas costeras y matorral espinoso, además de áreas con diferentes usos de suelo, como agricultura de riego, de temporal, pastizal inducido y plantaciones de coco (Carbajal-Evaristo 2010). El sistema lagunar Chacahua-Pastoría fue decretado como Parque Nacional “Lagunas de Chacahua” en 1926 y forma parte del listado de sitios RAMSAR desde el año 2008 (CONANP 2011). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.



Fig. 7. Fotografías aéreas a 220 m cercanas a los puntos de muestreo en Laguna de La Pastoría, Oaxaca. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez, J. Díaz (2008).

La Ventanilla, Oaxaca

El estero La Ventanilla se ubica en el municipio de Santa María Tonameca, Oaxaca, entre los 15° 40' y 15° 41' de latitud norte y 96° 34' y 96° 36' de longitud oeste. La principal descarga fluvial al estero es a través del río Tonameca al poniente e indirectamente de los escurrimientos y filtraciones subterráneos al norte y nororiente de la cuenca de este río, que abarca 57,000 ha de superficie (García-Grajales et al. 2007). Pertenece a la región hidrográfica 21 denominada Costa de Oaxaca, la cual está dividida en tres cuencas: río Astata y otros, río Copalita y otros, y río Ometepec y otros. El río Tonameca representa un flujo permanente del agua dulce al estero, se origina en la parte alta del estado de Oaxaca y tiene un desarrollo corto hasta llegar a La Ventanilla. En época de lluvias este río descarga importantes volúmenes de agua formando áreas de inundación en su desembocadura, de la que forma parte el estero (García-Grajales et al. 2007).

El manglar es el tipo de vegetación presente en las zonas inundadas inmediatas al estero, las especies presentes son *R. mangle* y *L. racemosa*. Marini (1999) también

señala la presencia de vegetación inundable compuesta por tule (*Typha angustifolia*), palo de agua (*Bravaisia intergerrima*) y zacate de canal (*Echinochloa* sp.). En las inmediaciones del estero se encuentran otros tipos de vegetación como, selva baja caducifolia, vegetación de dunas costeras con especies como pasto salado (*Distichlis spicata*) y verdolaga de playa (*Sesuvium portulacastrum*), cactáceas del género *Opuntia* y leguminosas arbustivas como *Prosopis* sp. (Marini 1999).

El régimen de la tierra en esta zona es comunal en un 99%, y una de las principales actividades es el ecoturismo comunitario desde 1995 debido a su cercanía con los complejos turísticos de Huatulco y Puerto Escondido. El ecoturismo comunitario de Ventanilla, presenta cualidades positivas como cohesión social, soberanía, conservación de los atributos ecológicos, beneficios económicos derivados del ecoturismo, distribución equitativa de los mismos y una coordinación con instituciones estatales, municipales y federales. El área del estero de Ventanilla no presenta ninguna categoría de protección, pero se ha establecido como una zona Santuario de cocodrilos que ha sido manejada principalmente por la comunidad (Avila 2002). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.



Fig. 8. Fotografías aéreas a 160 m cercanas a los puntos de muestreo en La Ventanilla, Oaxaca. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008).

Manguito, Chiapas

El muestreo se realizó en el estero San José cercano a la comunidad de Manguito, municipio de Tonalá, Chiapas dentro del sistema lagunar Los Patos-Sólo Dios.

El sistema lagunar Los Patos-Sólo Dios pertenece al litoral de la costa de Chiapas que se extiende aproximadamente 310 km paralelo al Océano Pacífico, se ubica entre los 15° 45' y 15° 37' de latitud norte y entre los 93° 32' y 93° 21' de longitud oeste. Forma una zona de inundación que se conecta con los complejos La Joya-Buenavista y el Zapotal-Palo Blanco, presenta marea tipo mixta semidiurna. El clima en la región es tipo Aw₂ cálido subhúmedo (García 1988), la temporada de lluvias se presenta entre mayo y octubre, y la temporada de secas entre los meses de noviembre y abril (Santamaría-Damián 2013). Los tipos de suelo presentes en el área son solonchak, cambisol, regosol, litosol, luvisol, fluvisol y gleysol (INEGI 2000).

La vegetación dominante en las inmediaciones del sistema lagunar es el manglar, para esta zona se reporta la presencia de *Avicennia bicolor* (Tovilla-

Hernández et al. 2007), además de las cuatro especies de mangle presentes en el resto del litoral mexicano: *R. mangle*, *L. racemosa*, *A. germinans*, *C. erectus*. Santamaría-Damián (2013) reporta una altura promedio de 19 m para árboles de *R. mangle* en este sistema lagunar.

Las principales actividades económicas en esta zona son la pesca, agricultura, ganadería, acuicultura y turismo. La tenencia de la tierra es privada y de tipo ejidal. Puerto Arista y Boca del Cielo, son zonas cercanas a este sistema lagunar que han sido incluidas como sitios RAMSAR (CONANP 2011), pero en general el sistema lagunar Los Patos-Sólo Dios no se encuentra sujeto a ninguna categoría de protección, a pesar de formar parte de un complejo de gran importancia para el estado y formar parte de las regiones prioritarias señaladas por la CONABIO (Arriaga et al. 2000). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.



Fig. 9. Fotografías aéreas a 244 m cercanas a los puntos de muestreo en Manguito, Chiapas. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Díaz (2008).

Barra de Zacapulco, Chiapas

Es una de las localidades ubicada en el sistema lagunar estuarino Chantuto-Panzacola que se encuentra entre los 15° 08' y 15° 17' latitud norte y 92° 55' y 92° 44' longitud oeste, en el municipio de Acapetahua, dentro de la zona núcleo de la Reserva de la Biósfera “La Encrucijada”, con una superficie de 1,900 ha. Este sistema lo conforman cinco lagunas principales: Chantuto, Campón, Teculapan, Cerritos y Panzacola; se conecta al mar a través de la Boca Barra de San Juan y del Castaño. Recibe la descarga de los ríos San Nicolás, Cacaluta, Cintalapa, Vado Ancho, Despoblado, Huixtla y Doña María (Díaz-Ruiz et al. 2004), sin embargo actualmente el cauce original de muchos de estos ríos ha sido modificado al formar parte de programas de rectificación en la cuenca baja. Según la clasificación de Lankford (1977) por su origen es tipo III o plataforma de barrera interna, ya que presenta depresiones inundadas en los márgenes internos del borde continental, al que rodean superficies terrígenas en sus márgenes internos y al que protegen del mar barreras arenosas producidas por corrientes y olas (Gómez-Ortega 2013). El clima en la región es tropical Am (f)w, cálido húmedo, lluvioso en verano y seco en invierno (SEMARNAP 1999). La temporada de lluvias se presenta durante los meses de mayo a octubre y la de secas de noviembre a abril (Díaz-Ruiz et al. 2004). Los suelos en el área son producto del constante depósito fluvial, los tipos solonchak y regosol son los de mayor abundancia, seguidos de los tipos el cambisol, fluvisol, gleysol y feozem que se encuentran en menor proporción. Los suelos característicos en la zona de manglar generalmente son arcillosos y/o lodosos-turbosos, con abundante material orgánico en diferentes grados de descomposición (SEMARNAP 1999), el tipo de marea presente es tipo mixto o semidiurno. En esta

Reserva de la Biósfera se ha reportado la comunidad más extensa de manglares del estado de Chiapas, con alturas de hasta 30 m (Díaz-Ruiz *et al* 2004).

Los tipos de vegetación presentes en La Encrucijada son: manglar, zapotonal, popal, tular, selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, vegetación flotante y subacuática, vegetación de dunas costeras y palmares (SEMARNAP 1999). El área de manglar ocupa una extensión aproximada de 16,000 ha, compuesta por el mangle rojo (*R. mangle*) que es el más abundante en la orilla de canales, el mangle negro o botoncillo (*C. erectus*), el mangle blanco (*L. racemosa*) y el madre sal (*A. germinans*). Rico-Gray (1990) reporta para esta zona también la presencia del mangle amarillo (*Rhizophora harrisonii*).

La gran riqueza faunística en la Reserva resulta de la diversidad de ambientes presentes, destacando especies que se encuentra amenazadas o en peligro de extinción. La Reserva es lugar de anidación para aves migratorias y residentes, entre ellas destacan la espátula rosada, la garza cándida y el cigüeño por su rareza. También es zona de refugio y desarrollo de diversos grupos de importancia comercial, como especies de crustáceos y peces. Para la reserva se reportan 45 especies de reptiles y 73 especies de mamíferos (SEMARNAP 1999).

La Encrucijada fue decretada como Reserva de la biosfera en 1995 y forma parte del listado de Humedales de Importancia Internacional o sitios RAMSAR desde 1996. Dentro del área de la Reserva se reportan 48 predios nacionales, 65 predios Federales, 61 ejidales, y 554 de propiedad privada, además de existir superficies de terrenos nacionales, baldíos y federales que no están en posesión y que representan los sitios

de mayor biodiversidad y alto grado de conservación. Al interior de la Reserva, el principal uso del agua que las comunidades realizan, es para su sostenimiento y como base de la productividad pesquera (SEMARNAP 1999). Las características climáticas generales del sitio se presentan en el cuadro 1.



Fig. 10. Fotografías aéreas a 213 m cercanas a los puntos de muestreo en Manguito, Chiapas, se observan individuos de *Rhizophora mangle*. Tomadas de CONABIO-SEMAR/J. Acosta-Velázquez (2008).

Capítulo III

Artículo sometido a Estuarine, Coastal and Shelf Science

Environmental effects on tree and leaf traits of *Rhizophora mangle* on the Gulf of Mexico and southern Mexican Pacific coasts

Libertad Silva-Mijangos^{a*}, Cristian Tovilla-Hernández^a, Jorge López-Portillo^b, Dulce Infante Mata^a

^aLaboratorio de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas Costeros, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Antiguo Aeropuerto Km. 2.5, Tapachula 30700, Chiapas, México. lsilva@ecosur.edu.mx*, ctovilla@ecosur.mx, dinfante@ecosur.mx

^bDepartamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C., Km. 2.5 Antigua Carretera a Coatepec 351, Xalapa 91070, Veracruz, México. jorge.lopez.portillo@inecol.edu.mx

*Corresponding author

Abstract

Mangroves are distributed across a wide variety of conditions, in terms of geomorphology, climate and nutrient availability in tropical and subtropical regions, and they feature structural and morphological characteristics that may be related with latitude. Since the red mangrove *Rhizophora mangle* is an important component of Mexican estuarine systems we use it as a study subject to analyze the relationship between the environment and various tree (total height, root height, crown cover, root cover, stem basal area) and leaf (area, mass per unit area, C/N ratio, N/P ratio) traits of *R. mangle* growing in fringe mangroves on the Gulf of Mexico and the southern Mexican Pacific coasts. We used a canonical correlation analysis to evaluate the relationship between the *R. mangle* traits and various parameters of the soil and interstitial water surrounding the root system, and also used multiple regression models that included annual mean temperature and precipitation of each site as explanatory variables. On the other hand, a canonical discriminant analysis showed that, at the local level, interstitial water salinity and soil redox potential were the parameters with the greatest discriminatory power. The results suggest that the tree and leaf traits of *R. mangle* are strongly influenced by temperature and precipitation, which is reflected in an inverse latitudinal pattern in tree height and a positive latitudinal pattern in leaf mass per area. These patterns, together with the correlation coefficients among the various *R. mangle* traits, suggest an important role of the plasticity of the species on its functional response to its particular environment.

Key words: mangrove, morphology, functional traits, salinity, latitudinal variation.

1. Introduction

On the tropical and subtropical coasts, the mangrove ecosystem constitutes a prominent element of the wetlands and is characterized by woody plants with morphological and physiological adaptations that permit their development in these environments (Tomlinson, 1986; Alongi, 2009). The composition and structure of mangrove stands is a function of climatic, geomorphological and hydrological conditions, as well as of nutrient availability (Lugo and Snedaker, 1974; Pool et al., 1977; Feller et al., 2010). This set of variables is reflected too in the plasticity of the traits of mangrove species at the individual level as well (Ball, 1996), with high salinity and low concentrations of nutrients affecting plant photosynthetic capacity and growth (Lin and Sternberg, 1992; Lovelock et al., 2004; Parida et al., 2004). Various studies have analyzed the response of mangrove to soil nutrient dynamics (McKee et al., 2002; Lovelock et al., 2006; Naidoo, 2009) and biotic and abiotic factors (Lee, 1999; Adame et al., 2010).

As highly productive ecosystems, mangroves are considered among the most important carbon reserves (Odum and Heald, 1975; Donato et al., 2011) although they develop in environments with relatively low nutrient availability and anoxic conditions that impede plant nutrient uptake (Lambers et al., 2008; Lin et al., 2010; Reef et al., 2010). Nutrient uptake is a function of oxygen availability in the soil and is usually measured by the redox potential, which is influenced by the hydroperiod and biological activity (both micro and macro organisms). Strategies adopted by the mangroves for the conservation of nutrients and water use efficiency under these conditions include perennial and sclerophyllous leaves, as well as reabsorption and translocation of nutrients prior to leaf abscission (Rao, et al. 1994; Lin and Sternberg, 2007; Reef et al., 2010). These characteristics confer greater longevity to the leaf tissues by utilizing the resources available to the plant in its surroundings. Nitrogen (N) and phosphorus (P) are limiting nutrients for plant growth, since they are involved in the production of proteins and the transfer of cellular energy (Mao et al., 2011). In this sense, the N/P ratio has been used as a synthetic indicator of the presence of both nutrients in the mangrove ecosystem (Güsewell, 2004; Reich and Oleksyn, 2004).

Various authors have described the relation between environmental and structural factors on the structure of the Mexican mangrove forests (Pool et al., 1977; López-Portillo and Ezcurra, 1989; Flores-Verdugo et al., 1992; Agraz-Hernández et al., 2011). On the Mexican coast, four species of mangrove are widely distributed (Pool et al., 1977; Flores-Verdugo et al., 1992) and of those four, *Rhizophora mangle* L., is a dominant species on the edge of estuaries and lagoons, where it forms mainly monospecific plant associations. The plasticity of *R. mangle* can be seen in the height, crown cover, prop root system, as well as in leaf and propagule size (López-Portillo and Ezcurra, 1989; Rico-Gray and Palacio-Ríos, 1996; Araújo et al., 1997; Tyagi, 2003; Brooks and Bell, 2005). In general, *R. mangle* tree height decreases with increased latitude (Lot-Helgueras et al., 1975). Rico-Gray and Palacios-Ríos (1996) suggest that, on the Gulf of Mexico coast, *R. mangle* leaf area decreases with increasing latitude and thus lower temperature and precipitation. Another trait proposed as an indicator of the developmental conditions of the plants is leaf mass per unit area (LMA), which is related to nutrient content. Globally, LMA tends to increase with latitude in different groups of plants (Wilson et al., 1999; Güsewell 2004; Reich and Oleksyn, 2004), a trend also reported for the black mangrove *Avicennia germinans* (L) L. in the central region of the Gulf of Mexico (Méndez-Alonso et al., 2008).

Due to the fact that the biocomplexity of the mangrove ecosystem necessitates the integration of different biotic and abiotic elements, the objective of this study was to use a multivariate approach to analyze the relationship between various environmental factors and the tree and leaf traits of *R. mangle* in fringe landform on the southern Mexican Pacific and Gulf of Mexico coasts in Mexico. Nettel et al. (2008) and Sandoval-Castro (2012) suggest some genetic differentiation between the mangrove populations of these coasts; however, the genetic diversity of *R. mangle* is low in Mexico ($H_o = 0.26$ vs $H_o=0.46$ in the Colombian Pacific, Arbeláez-Cortés et al. 2007). Our hypothesis is therefore that the phenotypic plasticity of *R. mangle* responds mainly to the physicochemical factors of the water and soil, as well as with the temperature and precipitation along the latitudinal gradient in which we studied the plant populations and that it is reflected in traits that are ecologically important for the plants. We suggest that the selected sites located on one coast (i.e. southern Pacific) will tend to be more similar among them and differ from the other coast (i.e. Gulf of Mexico), since due to the difference in latitude both coasts have their own particular climatic characteristics. For example, the Gulf of Mexico experiences temperature decreases and increased precipitation during the season of cold northerly fronts (*nortes*) in winter and precipitation is distributed over lengthier period than in the southern Pacific coast. Therefore, we expect that the trees on the southern Gulf of Mexico will have a poorer development than those of the southern Pacific.

2. Materials and methods

2.1. Study sites

The study was conducted in eight estuarine systems under a tropical warm subhumid climate, four on the southern Pacific coast and four on the Gulf of Mexico, between 15° and 19° North latitude, within the Neotropical biogeographic region (Fig. 1). On the Gulf of Mexico coast, the dry season occurs from March to June, the rainy season occurs from June to September, and, the colder and windier season, with frequent northern trade winds called *nortes*, occurs from October to February. While, on the Southern Pacific coast the dry season occurs from November to April and rainy season occur from May to October. Total annual rainfall is similar on both coasts, but it is concentrated within a shorter time period on the Pacific coast. Annual temperature is lower on the Gulf of Mexico coast and higher seasonality (21%, average coefficient of variation of the four sites) compared to the southern Pacific coast (10%, average coefficient of variation of the four sites) (Hijmans et al. 2005).

2.1.1. Gulf of Mexico

Two sites were located in the state of Veracruz and two in the state of Tabasco. The lagoon of Buen País (site A; 18°49'N, 95°52'W), on the Alvarado lagoon system, Veracruz, is at the convergence of the rivers Papaloapan, Blanco, Acula and Limón. The mean annual temperature is 26°C and annual precipitation is 1746 mm (Guentzel et al. 2007). The second site in Veracruz is in the El Ostión Lagoon (site B; 18°12'N, 94°37'W), with fluvial supply from the rivers Metzapan, Temoloapan and Huazuntlán. The mean annual temperature is also 26°C the annual precipitation is 2429 mm (Hijmans et al., 2005). The third site is along a natural channel close to the Grijalva river outlet and near a town called Frontera (site C; 18°28'N, 92°39'W). The annual mean temperature is 26°C with 1794 mm of precipitation. Finally, the fourth one

(site D; 18°24'N, 93° 04'W) is in the Mecoacán lagoon, with a mean annual temperature of 26°C and 1918 mm of annual precipitation (Hijmans et al., 2005).

2.1.2. Southern Pacific coast

The sites in the state of Oaxaca were La Pastoría lagoon (site E; 15°58'N, 97°33'W), which forms part of the lagoon system of Chacahua-Pastoría, and the La Ventanilla estuary (site F; 15°40'N, 96°34'W). The river Chacalapa drains into the La Pastoría lagoon, which is connected to the Pacific Ocean on its southeastern side and to the Chacahua lagoon by the El Corral channel on the western side. Mean annual temperature in the area is 27°C and annual precipitation is 1365 mm (Hijmans et al., 2005; Pantaleón-López et al., 2005). The river Tonameca drains into the La Ventanilla estuary (mean annual temperature 28°C and annual precipitation 864 mm) and floods it during the rainy season, especially where they meet (García-Grajales et al., 2007).

In the state of Chiapas, the sites were located close to the towns of El Manguito (site G; 15°42'N, 93°28'W) and Barra de Zacapulco (site H; 15°11'N, 92°52'W). The former site is located in the San José estuary of the Los Patos-Sólo Dios lagoon system, with a mean annual temperature of 27°C and annual precipitation of 2043 mm (Hijmans et al., 2005). The latter site was located in the Chantuto-Panzacola lagoon system, which is part of the La Encrucijada Biosphere Reserve. In this site the mean annual temperature of 28°C and annual precipitation is 2618 mm.

2.2. Sampling

Fieldwork was carried out from May to August of 2012, during the rainy season. Ten random sampling points located at least 25 m apart were chosen at each site ($N = 80$) along the margin of each estuary channel or the lagoon. Each sampling point corresponded to a mature *R. mangle* tree (diameter at breast height >18 cm) growing on a fringe type mangrove, *sensu* Lugo and Snedaker (1974).

2.2.1. Tree and leaf traits

Tree height, prop root height, length and width crown and root were measured with a laser hypsometer (VERTEX III). The length (a) and width (b) were used to calculate the crown and root cover by the formula for the area of an ellipse ($\text{Area} = \pi * a * b$). Diameter at breast height (DAP) was measured at 30 cm above the highest root and the stem area of each tree, known as basal area (BA), was calculated as $\text{BA} = \pi * (\text{DAP})^2 / 4$ (Cintrón and Schaeffer-Novelli, 1984).

Twenty five fully expanded and complete leaves were selected from each tree. These were of a uniform green color, were taken from the middle section of the tree (Araujo et al., 1997; Brooks and Bell, 2005; Méndez-Alonso et al., 2008) and processed within ten days of collection maintained in cooler at 4°C. The fresh leaf area was determined with an image analyzer (WinDIAS 2.3) and a mean value calculated per tree. To measure dry mass, the leaves were oven-dried at 65°C for 72 h to reach constant weight and. Leaf mass per unit area (LMA) was calculated dividing the mean dry mass by the mean area (g cm^{-2}) of the 25 sampled leaves from each tree (Méndez-Alonso et al., 2008). After that, leaves from each tree were pooled and a fraction was grinded for the determination of organic carbon content by the method of Walkley and Black, total nitrogen through microKjeldahl and phosphorus by digestion method (Yoshida, et al. 1972; SEMARNAT, 2002).

2.2.2. Environmental factors

Physicochemical parameters of the soil and interstitial water were measured at each point only at seven sampling sites ($N = 70$) because site F could not be sampled due to unsafe flooding conditions. The interstitial water (i.e., water between the soil pores) was extracted by suction with a 60 ml syringe at a depth of 25-50 cm in the root zone of each tree. Temperature, salinity and pH of the interstitial water were measured with a Multiparameter Meter (HI 9828, Hanna Instruments, Woonsocket, RI, USA).

The redox potential (Eh) of the soil was measured using a digital pH/ORP meter with three platinum tipped electrodes and a calomel reference electrode (Corning 476340). Each electrode was buried in the soil to a depth of 15 cm and the reference electrode to 2 cm. The platinum tipped electrodes were precalibrated to 218mV with Quinhydrone (Sigma Q-1001) in a buffer solution of pH 4.0 (Bohn, 1971). Finally, redox potential was calculated by adding +244 mV to the readings obtained in mV. The values measured from each electrode were averaged to obtain one value per site (Infante-Mata et al., 2011). Soil samples were collected from the first 25 cm at four locations per sampling site ($N = 28$). Organic material, nitrogen and phosphorus contents were subsequently measured in each soil sample, following the Walkley and Black, microKjedahl and Olsen methods, respectively. Inorganic nitrogen (i.e. ammonium and nitrate percentage) was measured using spectrophotometry (SEMARNAT, 2002). The missing data for these variables were estimated using the Impute R method from the statistical package Mice, based on Markov chains (van Buren and Groothuis-Oudshoorn, 2013).

The climatic information of mean annual temperature and precipitation at each sampling point was estimated with the package Arc View 3.2 of WorldClim. This is a set of global climatic layers, of 1 km^2 resolution, obtained by the interpolation of representative data from 1950 to 2000 (Hijmans et al., 2005).

2.3. Data analysis

The data obtained in the field was compiled in two databases. The first included the tree and leaf traits. The second contained the physicochemical variables of the soil and interstitial water. We used the following statistical analyses:

Principal component analysis (PCA) was applied to both standardized databases, using the package FactoMineR (Husson et al., 2013), with the objective of identifying the higher variability within the analyzed data and the formation of potential groups associated with these components (Gotteli and Ellison, 2004). The relationships between *R. mangle* traits and between environmental variables were analyzed using the Pearson correlation coefficient. Canonical discriminant analysis (CDA) was used to identify differences among sites (package Candisc, Friendly and Fox, 2013), in relation to *R. mangle* traits and the environmental variables of the soil and interstitial water. The significance of the CDA was tested using a MANOVA based on the Pillai test.

The relationship between the biotic and environmental databases was analyzed using a canonical correlation analysis (CCA) (package Candisc, Friendly and Fox, 2013). The relationships between *R. mangle* traits and mean annual precipitation and temperature were analyzed using multiple regressions. In order to avoid multicollinearity in the adjusted models, low values of variance inflation were verified

(O'Brien, 2007). Simple regressions were used to analyze the relationship between latitude and the tree and leaf traits of *R. mangle*. All data analysis was conducted with the statistical package R version 2.15.2 (R Development Core Team, 2011).

3. Results

3.1. Tree and leaf traits

The two first components (PC) of the PCA for the *R. mangle* traits explained 47.57% of the total variability. Tree height, root cover and basal area had greater weight for the formation of PC1 (Eigenvalue = 2.64). For PC2 (Eigenvalue = 1.63), the crown cover, root cover and LMA accounted for most of the variation (Table A.1).

The Pearson correlation matrix of the *R. mangle* traits (Fig. 2) indicate that tree height correlated positively with the tree basal area, root height, root cover and to leaf C/N ratio and area, and negatively with leaf mass per area (LMA). There were also inverse correlations between N/P ratio in leaf tissue, root cover and leaf area, and between leaf area and LMA.

There were significant differences among sites on the *R. mangle* tree and leaf traits (MANOVA, Pillai test, $F = 5.93$, d.f. = 63, 483, $P < 0.001$), and the CDA separated the sites according to such differences (Fig. 3). The first two canonical discriminant (CD) axes accounted for 90.5% of the data variability; CD1 (Eigenvalue = 24.51) and CD2 (Eigenvalue = 2.28) accounted for 82.8% and 7.7% of the variance, respectively. The C/N ratio in leaf tissue and tree height had greater discriminatory power and contribution to CD1, while for CD2 the root cover, crown cover and (inversely) N/P ratio were the variables with greatest discriminant contribution (Table A.2). Sites D and H (Fig. 1) were statistically similar in relation to the axes CD1 and CD2, but differed from the other sites along the CD1 axis, mainly with the site A, with the lowest mean leaf tissue C/N ratio and tree height. There were also no significant differences between the sites E and F along both discriminant axes. Along the CD2 axis, differences were found in sites B and G, with the lowest mean values of crown and root cover compared to the rest of the sites. Three of the sites on the Gulf of Mexico (A-C) had lower leaf C/N ratio and tree height, but the fourth site (site D) had a higher value of leaf C/N ratio, similar to that of sites E-H of the southern Pacific coast (Table1).

3.2. Physico chemical factors of the soil and interstitial water

The two primary components (PC) of the PCA for *R. mangle* traits explained 55.6% of the total variation present in the data. The variables that contributed most to the PC1 (Eigenvalue = 2.56) are salinity and interstitial water temperature, followed by organic matter content. For the PC2 (Eigenvalue = 1.88), nitrate content and soil N/P ratio presented the greatest contribution, followed by interstitial water temperature (Table A.1). As with the PCA of the *R. mangle* traits, the variation accounted by the generated components of the environmental factors did not form potential groups.

There were significant correlations between the environmental factors of the soil and interstitial water (Fig. 4). The highest correlation was between the nitrate content and the N/P ratio in the soil. Among the parameters of the interstitial water, salinity was correlated directly with temperature and inversely with

pH; redox potential was correlated inversely with the soil organic matter content and with the temperature and salinity of the interstitial water. Finally, organic matter content was also inversely correlated with N/P ratio in the soil.

There were significant differences among sites of the soil and interstitial water physicochemical parameters (MANOVA, Pillai test, $F = 9.52$, d.f. = 48, 275, $P < 0.001$). The CDA indicated a separation among the sites (Fig. 5). The first two canonical discriminant (CD) accounted for 83.8% of the variation; CD1 (Eigenvalue = 9.71) and CD2 (Eigenvalue = 1.40) explained 73.25% and 10.58%, respectively (Table A.2). Redox potential was the variable with greatest discriminatory power and greatest contribution to the first canonical axis, followed by salinity and interstitial water temperature. Temperature, pH and salinity of the interstitial water presented the greatest contribution to the second canonical axis. Along CD1, the main differences were observed among sites C, H and E, and the other sites did not differ among themselves. The lowest soil redox potential was measured in site E and the lowest mean values of temperature and salinity were measured in sites C and D. Site H was associated with the highest interstitial water temperature and salinity, together with the highest values of soil organic matter content, as high as in site G. Sites D and B had greatest influence on CD2, with site D associated with lower salinity, higher nitrate content and N/P ratio in the soil, and site B with the lowest mean value of pH. No clear grouping was observed between the coasts; however, in the sites on the Gulf of Mexico coast (sites A-D) there were the lowest mean values, interstitial water temperature, salinity and pH and of soil organic matter and also the highest mean values of redox potential and N/P ratio in the soil. In contrast, the sites on the southern Pacific coast (E, G and H) were associated with higher soil organic matter and interstitial water temperature and salinity (Table 2).

3.3. Relationship between the soil and interstitial water factors and Rhizophora mangle traits

The CCA revealed a significant relationship only in the first generated axis of canonical correlation (CC1). This relationship accounted for 46.5% of the total variation in the data ($R^2 = 0.54$, $F = 1.70$, d.f. = 72, 330, $P < 0.001$, Fig. 6). The *R. mangle* trait with the greatest contribution to CC1 was crown cover, followed by N/P ratio in leaf tissue and leaf area. Of the environmental factors, interstitial water salinity presented the greatest contribution to CC1 (Table A.3). This indicated a negative relationship between crown cover and leaf area with water salinity, and a positive relationship between the leaf N/P and water salinity.

3.4. Relationship between Rhizophora mangle traits and mean annual temperature and precipitation

The fit of the multiple regression models for the relationship between *R. mangle* traits and temperature and precipitation was significantly different from zero (Table 3), except for root cover and LMA; however, there was a significant inverse relation between LMA and temperature ($F = -5.24$, d.f. = 1, 77, $P = 0.024$).

Regarding the tree traits of *R. mangle*, there was direct relationship between tree height and annual mean temperature and also a direct relationship between root height and temperature. There was a direct relation between crown cover and precipitation, and also a direct relation between basal area and both temperature and precipitation. Regarding leaf traits, leaf area was inversely associated with annual mean precipitation and temperature had no significant effect on the model. The C/N of leaf tissue

presented a positive relationship with temperature and precipitation. The relationship between leaf tissue N/P and temperature was negative, while the relationship with precipitation was positive (Table 3).

Finally, there was a significant negative relation between tree height and latitude ($R^2 = 0.67$, $P = 0.013$) but a positive relationship between LMA and latitude ($R^2 = 0.61$, $P = 0.020$, Fig. 7).

4. Discussion

This study determined the relationship between local environmental factors and the variability of morphological traits in *R. mangle* in eight estuarine systems of the southern Mexican Pacific and Gulf of Mexico coasts, finding the greatest association to be with interstitial water parameters, mainly salinity, and with climatic factors such as temperature and precipitation.

R. mangle traits presented a high variability and, perhaps due to the high plasticity of the species, did not form groups between particular characteristics *per se* (Lugo and Snedaker, 1974; Araújo et al., 1997). In general, traits related to the structure of the tree were more variable than the leaf traits, suggesting greater plasticity in the structure of the individual tree in relation to the leaves or reproductive structures. Our results confirm that there is higher plasticity in the allocation of biomass to trunk or roots when compared to leaf physiological traits as reported by Lovelock et al. (2006), and to the low variation in floral traits of *R. mangle* populations on the Pacific and Atlantic coasts of Mexico reported by Domínguez et al. (1998).

The greatest variation was presented in the height and crown and root cover of *R. mangle* trees; this may be related to the importance of these tree traits to the ecological strategies of the plants in terms of acquisition of resources such as light and space (Falster and Westoby, 2003; Moles et al., 2009). Tree height had been correlated with both tree and leaf traits (Falster and Westoby, 2003). Correlation between different *R. mangle* traits in the eight estuarine systems sampled in this study was low. However, some of these correlations were significant and indicate relationships that could form part of the functional strategies of the species. The results of the correlation analyses suggest that *R. mangle* trees of greater height invest more in tree and leaf structures, and trees of lower height, present low values of leaf mass per unit area (LMA). This inverse relationship between leaf area and LMA has been related to the conditions under which the plants develop (Poorter et al., 2009). Low LMA in a higher leaf area has been related to the accumulation of compounds of low structural value, such as water and minerals, in environments that are favorable for the plants and where the rate of leaf exchange is higher. However, high LMA is related to less favorable zones in which the plants accumulate a greater quantity of nutrients (Vile et al., 2005; Méndez-Alonso et al. 2008; Reef et al., 2010). In contrast, we found that leaf with a low LMA presented a higher C/N ratio. This denotes the importance of different mangrove areas in terms of the storage of carbon in their leaf tissues, finally related to their productivity, where taller trees present lower dry leaf mass but the quantity of carbon stored is higher. Meanwhile, areas with low development of tree height apparently present lower carbon storage per unit of leaf mass, but the dry leaf mass they present is greater since they invest in elements of greater structural value as an

ecological strategy in response to their environment. Plant carbon storage strategies are strongly linked to the light requirement of the trees (Poorter and Kitajima, 2007), as reflected in the influence of temperature in the regression model on this leaf trait. It has also been suggested that plants with high N/P ratios generally allocate less biomass to the roots compared to those with low N/P ratios (Güsewell, 2004). The inverse correlation found between the root cover and the leaf N/P ratio supports this idea, since it has been suggested that the N/P ratio in leaves reflects the presence of these nutrients in the soil (Reich and Oleksyn, 2004).

The dependence of the characteristics of *R. mangle* on those of the interstitial water is attributed to the fact that the water is in direct contact with the root system, for which reason it is an important abiotic component for this plant. Water salinity determines the structure and zonation of the mangrove (Lugo and Snedaker, 1974; Berger et al., 2008; Krauss et al., 2008; Suwa et al., 2009). We found that the interstitial water salinity was inversely related to the crown cover of *R. mangle*, supporting that reported by López-Portillo and Ezcurra (1989) for three mangrove species in two landforms of the Mecoacán lagoon (site C). The nutrient content and redox potential in soil did not influence the morphological characteristics of *R. mangle*. Castañeda-Moya et al. (2006) also found no relationship between these factors and the physiognomy of the mangrove in the Gulf of Fonseca, Honduras, but did find a relationship with salinity. Redox potential is not associated with the *R. mangle* traits in this study, but it is reported to be related to the availability of oxygen and the capacity of nutrient uptake by the plants (Reef et al., 2010) and to influence the distribution of mangrove species (McKee, 1993), for which reason the effect of soil redox potential merits analysis from a wider spatial and temporal perspective.

The relationship presented between mean annual temperature and precipitation and latitude has been used to generate global patterns of distribution, diversity and functional traits associated with the organisms (Rosenzweig, 1995; Phillips and Miller, 2002; Reich and Oleksyn, 2004; Royer et al., 2005; Moles et al., 2009). Tree height, crown cover, leaf area, and the leaf C/N and N/P ratios of *R. mangle* increased in zones of higher temperature, i.e., towards the tropics. Increases in leaf C/N and N/P ratios towards the equator have also been observed by Reich and Oleksyn (2004) who, on evaluation of global patterns in plants, associated temperature with the physiological stoichiometry and biogeographical gradients in the substrate. Since temperature influences almost all physiological processes in plants, such a relationship between temperature and tree and leaf traits is to be expected. However, of the *R. mangle* traits examined in this study, only tree height and LMA presented a relationship with latitude. This finding supports that reported by Méndez-Alonso et al. (2008) for the mangrove *Avicennia germinans* in the Gulf of Mexico, while Moles et al. (2009) suggest that the greater height of plants in the tropics compared to those of temperate zones is due to the different functional strategies presented by the plants as a response to their surroundings. The multiple regression model for LMA was not significant but the variable of temperature presented an interaction which was perhaps reflected in its relationship with latitude. Poorter et al. (2009) report increased LMA at low temperatures, which allows the plants to mitigate the negative effects of the frosts (Ball et al., 2002). High values of LMA have been related to higher nutrient content, as a conservative strategy to increase leaf longevity and make efficient use of resources under conditions of limited water availability and low temperatures (Reef et al., 2010).

The eight estuarine systems included in this study are found within a latitudinal range of 4°; a range that may be too narrow to observe latitudinal patterns in other *R. mangle* traits, where models of multiple regression reveal the influence of temperature and precipitation. All the study sites form part of the Neotropical biogeographic region, which includes both humid and subhumid tropical areas (Morrone, 2005), hence the sharing of similar biotic elements and climatic characteristics. However, the sites on the southern Pacific coast are found at a lower latitude, which is reflected in a higher mean annual temperature, while on the Gulf of Mexico coast, the cold northerly winds cause periodic decreases in temperatures during winter. Based on these characteristics, and supported by the results regarding the latitudinal and climatic relationships we propose that the tree traits of *R. mangle* on the Gulf of Mexico present poorer development than is the case in the sites on the Mexican southern Pacific. The differences observed between sites also associate the southern Mexican Pacific with greater *R. mangle* structural trait development, with the greatest development presented in the site Barra Zacapulco (site H) in Chiapas, which is part of the La Encrucijada Biosphere reserve. *Rhizophora mangle* trees of up to 35 m in height have been reported in the Chantuto-Panzacola lagoon system (López-Portillo and Ezcurra, 2002), while the highest mean value of tree height found in this study was 24 m in this lagoon system. Our results show that tree height and the value of leaf tissue C/N ratio were discriminant traits between sites. Considering these traits, the sites on the Gulf of Mexico coast appear to have more in common among themselves than with those on the southern Mexican Pacific coast, except in the case of Frontera, Tabasco (site D), which presented a leaf C/N ratio value equal to that of Barra Zacapulco (site H). The similarity between these sites on different coasts, in relation to leaf C/N, could be related to the significant discharges of freshwater into both estuarine systems; from the river Grijalva at Frontera (site D) and the various rivers of the Chiapas coast that discharge close to Barra Zacapulco (site H). It has been observed that areas of mangrove dominated by *R. mangle* present greater structural development in areas that experience freshwater discharges, which act to reduce the levels of salinity as well as providing a source of nutrients and organic material for the estuarine systems (Pool et al., 1977; Davis III et al., 2003; Agraz-Hernández et al., 2011). It seems that the characteristics that are favorable to the structural development of the plants also increased the C/N ratio. The environmental differences between sites were determined mainly by the soil redox potential and the salinity of the interstitial water; the pH of the interstitial water was the least variable parameter, ranged from 5.7 to 6.6. In general, the study sites presented reducing soils characteristic of *R. mangle* zones (Thom, 1967), although the soils were more reducing and contained more organic material in the southern Mexican Pacific sites than in those of the Gulf of Mexico. In the mangrove ecosystem, soils are rich in organic material and present low rates of decomposition as a result of the anoxic waterlogged soil conditions (Reef et al., 2010). The parameters of the soil and interstitial water presented correlations that could be related to the nutrient uptake conditions in the area surrounding the root system. Reef et al. (2010) suggest that the rates of denitrification in mangrove could be high in combination with high organic matter content, utilizing the nitrates (NO_3^-) in the soil and producing ammonium (NH_4^+). This is the most common form of plant-available nitrogen in mangrove soils, for which reason the concentration of nitrates and ammonium may present a positive relationship.

The results of this study provide evidence of morphological variation in *R. mangle* and its relationship with environmental factors, which is reflected in latitudinal patterns in tree height and LMA. Similar

results have been reported by Méndez-Alonso et al. (2008) for *A. germinans*. Of the local factors of soil and interstitial water, salinity most influenced the traits of *R. mangle*. The characteristics of individuals of *R. mangle* on the Gulf of Mexico and southern Mexican Pacific coasts responded to the general patterns observed in the tree and leaf traits of this species. Although it should be noted that other factors may influence the morphological traits of the mangrove at a local level, due to the high complexity of the mangrove ecosystem. The low diversity of mangrove species in Mexico provides a ideal opportunity to evaluate ecological effects through the selection of areas dominated by one species, such as in our study sites. The tree and leaf traits of *R. mangle* correlated among themselves, suggesting the presence of certain functional strategies of the plants in response to the environment. This could be analyzed across a wider latitudinal range that would enable observation of adaptive compensations of the morphological traits when the mangrove develops under contrasting conditions. A full understanding of the morphological response of the mangrove to the environment is fundamental to the appropriate management of coastal wetlands and decision-making related to the conservation of natural resources.

Acknowledgments

This work is presented by L. Silva-Mijangos in partial fulfillment for a Master degree at the ECOSUR-Tapachula and was supported by a CONACYT scholarship (Nº 382321). J. F. Valle-Mora, S. Flores-Breceda and J. P. Lledo-Fernández contributed to the preparation of this manuscript. Leaf and soil analyses were performed at institutional Laboratories facility ECOSUR-San Cristobal. F. Ovalle-Estrada, J.C. de la Presa, G. Montes-de la Cruz and A. Lang provided field assistance. We also thank the field support of people in the communities.

References

- Adame, M.F., Virdis, B., Lovelock, C.E., 2010. Effect of geomorphological setting and rainfall on nutrient exchange in mangroves during tidal inundation. *Marine and Freshwater Research* 61, 1197–1206.
- Agraz-Hernández, C.M., García-Zaragoza, C., Iriarte-Vivar, S., Flores-Verdugo, F.J., Moreno-Casasola, P., 2011. Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* 19, 273–293.
- Alongi, D.M., 2009. The energetics of mangrove forests. Springer, Dordrecht, 216 p.
- Araujo, R.J., Jaramillo, J.C., Snedaker, S.C., 1997. LAI and leaf size differences in two red mangrove forest types in South Florida. *Bulletin of Marine Science* 60(3), 643–647.
- Arbeláez-Cortes, E., Castillo-Cárdenas, M. F., Toro-Perea, N., Cárdenas-Henao, H., 2007. Genetic structure of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) on the Colombian Pacific detected by microsatellite molecular markers. *Hydrobiologia* 583, 321–330.
- Ball, M.C., 1996. Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist rainforest. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith A.P.(Eds.), Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York, New York, 461–496.
- Ball, M.C., Wolfe, J., Canny, M., Hofmann, M., Nicotra, A.B., Hughes, D., 2002. Space and time dependence of temperature and freezing in evergreen leaves. *Functional Plant Biology* 29(11), 1259–1272.
- Berger, U., Rivera-Monroy, V.H., Doyle, T.W., Dahdouh-Guebas, F., Duke, N.C., Fontalvo-Herazo, M.L., Hildenbrandt, H., Koedam, N., Mehlig, U., Piou, C., Twilley, R.R., 2008. Advances and limitations of individual-based models to analyze and predict dynamics of mangrove forest: A review. *Aquatic Botany* 89, 260–274.
- Bohn, H.L., 1971. Redox potential. *Soil Science* 112, 39–45.
- Brooks, R.A., Bell, S.S., 2005. A multivariate study of mangrove morphology (*Rhizophora mangle*) using both above and below-water plant architecture. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65, 440–448.
- Castañeda-Moya, E., Rivera-Monroy, V.H., Twilley, R.R., 2006. Mangrove zonation in the dry life zone of the Gulf of Fonseca, Honduras. *Estuaries and Coasts* 29(5), 751–764.
- Cintron, M.G., Schaeffer-Novelli, Y., 1984. Methods for studying mangrove structure. In Snedaker, S.C., Snedaker, J.G. (Eds), The mangrove Ecosystem: Research Methods. Paris: UNESCO, 91–113.
- Davis III, S.E., Childers, D.L., Day Jr., J.W., Rudnick, D.T., Sklar, F.H., 2003. Factors affecting the concentration and flux of materials in two southern Everglades mangrove wetlands. *Marine Ecology Progress Series* 253, 85–96.

Domínguez, C.A., Eguiarte, L.E., Núñez-Farfán, J., Dirzo, R., 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. American Journal of Botany 85(5), 637–643.

Donato, D.C., Kauffman, J.B., Murdiyaso, D., Kurnianto, K., Stidham, M., Kanninen, M., 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. Nature Geoscience 4, 293–297.

Falster, D.S., Westoby, M., 2003. Plant height and evolutionary games. Trends in Ecology and Evolution 18(7), 337–343.

Feller, I.C., Lovelock, C.E., Berger, U., McKee, K.L., Joye, S.B., Ball, M.C., 2010. Biocomplexity in Mangrove Ecosystems. Annual Review of Marine Science 2, 395–417.

Flores-Verdugo, F., González-Farías, F., Zamorano, D.S., Ramírez-García, P., 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific coast of Mexico: distribution, structure, litterfall, and detritus dynamics. In Seelinger, U. (Ed.), Coastal plant communities of Latin America. Academic Press, New York, NY., 269–288.

Friendly, M., Fox, J., 2013. Candisc: Visualizing Generalized Canonical Discriminant and Canonical Correlation Analysis. R package version 0.6-3. <http://CRAN.R-project.org/package=candisc>

García-Grajales, J., Aguirre-León, G., Contreras-Hernández, A., 2007. Tamaño y estructura poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier 1807) (Reptilia : Crocodylidae) en el Estero La Ventanilla , Oaxaca , México. Acta Zoológica Mexicana 23(1), 53–72.

Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2004. A primer of ecological statistics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Guentzel, J.L., Portilla, E., Keith, K.M., Keith, E.O., 2007. Mercury transport and bioaccumulation in riverbank communities of the Alvarado Lagoon System, Veracruz State, Mexico. The Science of the total environment 388, 316–324.

Güsewell, S., 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist 164, 243–266.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25, 1965–1978.
<http://www.worldclim.org>

Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., 2013. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining with R. R package version 1.23. <http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR>

Infante Mata, D., Moreno-Casasola, P., Madero-Vega, C., Castillo-Campos, G., Warner, B. G., 2011. Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetlands of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. Forest Ecology and Management 262(8), 1514–1531.

- Krauss, K.W., Lovelock, C.E., McKee, K.L., López-Hoffman, L., Ewe, S.M.L., Sousa, W.P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany* 89, 105–127.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R., Smith, S.E., 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in ecology and evolution* 23(2), 95–103.
- Lee, S. Y., 1999. Tropical mangrove ecology: Physical and biotic factors influencing ecosystem structure and function. *Australian Journal of Ecology* 24, 355–366.
- Lin, G., Sternberg, L.S.L., 1992. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Australian Journal of Plant Physiology* 19, 509–517.
- Lin, Y.M., Liu, X.W., Zhang, H., Fan, H.Q., Lin, G.H., 2010. Nutrient conservation strategies of a mangrove species *Rhizophora stylosa* under nutrient limitation. *Plant and Soil* 326, 469–479.
- Lin, Y.M., Sternberg, L. S.L., 2007. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora mangle* leaves in south Florida, USA. *Bulletin of Marine Science* 80(1), 159–169.
- Lopez-Portillo, J., Ezcurra, E., 1989. Response of three mangroves to salinity in two geoforms. *Functional Ecology* 3(3), 355–361.
- López-Portillo, J., Ezcurra, E., 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y bosques Número especial*, 27–51.
- Lot-Helgueras, A., Vázquez-Yanes, C., Menéndez, F.L., 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf Coast of Mexico. In: Walsh, G.E., Snedaker, S.C., Teas, H.T. (Eds.), *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves Vol. 1*. Florida University, Gainesville, Florida, 52–61.
- Lovelock, C.E., Ball, M.C., Choat, B., Engelbrecht, B.M.J., Holbrook, N.M., Feller, I.C., 2006. Linking physiological processes with mangrove forest structure: phosphorus deficiency limits canopy development, hydraulic conductivity and photosynthetic carbon gain in dwarf *Rhizophora mangle*. *Plant, Cell and Environment* 29, 793–802.
- Lovelock, C.E., Feller, I.C., McKee, K.L., Engelbrechts, B.M.J., Ball, M.C., 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panamá. *Functional Ecology* 18, 25–33.
- Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 39–64.
- Mao, W., Li, Y., Cui, J., Zuo, X., Zhao, X., 2011. Variations in foliar nutrient resorption efficiency of different plant growth forms in a temperate Sandy grassland. *Polish Journal of Ecology* 59(2), 355–365.

- McKee, K. L, 1993. Soil Physicochemical Patterns and Mangrove Species Distribution-Reciprocal Effects? *Journal of Ecology* 81, 477–487.
- McKee, K.L., Feller, I.C., Poop, M., Wanek, W., 2002. Mangrove isotopic (^{15}N and ^{13}C) fractionation across a nitrogen vs. phosphorus limitation gradient. *Ecology* 83(4), 1065–1075.
- Méndez-Alonso, R., López-Portillo, J., Rivera-Monroy, V.H., 2008. Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the Central Region of the Gulf of Mexico. *Biotropica* 40(4), 449–456.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.M., Pitman, A., Hemmings, F.A., Leishman, M.R., 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97, 923–932.
- Morrone, J.J., 2005. Hacía una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 7(2), 207–252.
- Naidoo, G., 2009. Differential effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth of dwarf *Avicennia marina* mangroves. *Aquatic Botany* 90, 184–190.
- Nettel, A., Dodd, R.S., Afzal-Rafii, Z., Tovilla-Hernández, C., 2008. Genetic diversity enhanced by ancient introgression and secondary contact in East Pacific black mangroves. *Molecular Ecology* 17, 2680–2690.
- O’Brien, R.M., 2007. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality and Quantity*, 41, 673–690.
- Odum, W.E., Heald, E.J., 1975. The detritus base food web of an estuarine mangroves community. In: Cronin, L.E. (Ed.), *Estuarine research Vol. I*. Academic Press, New York, 265–286.
- Pantaleón-López, B., Aceves, G., Castellanos, I.A., 2005. Distribución y abundancia del zooplancton del complejo lagunar Chacahua- La Pastoría, Oaxaca , México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (1), 63–70. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532005000100010&script=sci_arttext
- Parida, A.K., Das, A.B., Mittra, B., 2004. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees* 18, 167–174.
- Phillips, O., Miller, J.S., 2002. Global Patterns in Plant Diversity: Alwyn H. Gentry’s Forest Transect Data Set. Missouri Botanical Gardens Press, St Louis.
- Pool, D.J., Snedaker, S.C., Lugo, A. E., 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica* 9(3), 195–212.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565–588.
- Poorter, L., Kitajima, K., 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88(4), 1000–1011.

R Development Core Team, 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2007. <http://www.r-project.org>.

Rao, R.G., Woitchik, A.F., Goeyens, L., van Riet, A., Kazungu, J., Dehairs, F., 1994. Carbon, nitrogen contents and stable carbon isotope abundance in mangrove leaves from an east African coastal lagoon (Kenya). *Aquatic Botany* 47, 175–183.

Reef, R., Feller, I.C., Lovelock, C. E., 2010. Nutrition of mangroves. *Tree Physiology* 30, 1148–1160.

Reich, P. B., Oleksyn, J., 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(30), 11001–11006.

Rico-Gray, V., Palacios-Ríos, M., 1996. Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in Mexico. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5(1), 30–35.

Rosenzweig, M.L., 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, Cambridge.

Royer, D.L., Wilf, P., Janezko, D.A., Kowalski, E.A., Dilcher, D.L., 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany* 92(7), 1141–1151.

Sandoval-Castro, E., Muñiz-Salazar, R., Enríquez-Paredes, L. M., Riosmena-Rodríguez, R., Dodd, R. S., Tovilla-Hernández, C., Arredondo-García, M. C. 2012. Genetic population structure of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) along the northwestern coast of Mexico. *Aquatic Botany* 99, 20–26.

SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales), 2002. Norma oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000. Diario Oficial de la Federación. México. D.F. 73 p.

http://s3.esoft.com.mx/esofthands/include/upload_files/4/Archivos/NOM-021-SEMARNAT-2000.pdf

Suwa, R., Deshar, R., Hagihara, A., 2009. Forest structure of a subtropical mangrove along a river inferred from potential tree height and biomass. *Aquatic Botany* 91, 99–104.

Thom, B., 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology: Tabasco, Mexico. *Journal of Ecology* 55(2), 301–343.

Tomlinson, P.B., 1986. The botany of mangroves. Cambridge University Press. New York, New York.

Tyagi, A.P., 2003. Location and interseasonal variation in flowering, propagule setting and propagule size in mangroves species of the family Rhizophoraceae. *Wetlands Ecology and Management* 11, 167–174.

van Buuren, S., Groothuis-Oudshoorn, K., 2011. mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software* 45(3), 1–67. URL <http://www.jstatsoft.org/v45/i03/>.

Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M-L., Roumet, C., Lavorel, S., Díaz, S., Hodgson, J.G., Lloret, F., Midgley, G.F., Poorter, H., Rutherford, M.C., Wilson, P.J. Wright, I.J., 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of botany* 96, 1129–1136.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143, 155–162.

Yoshida, S., Forno, D.A., Cock, J.H., Gómez, K.A., 1972. Laboratory manual for physiological studies of rice, 2nd edition. The International Rice Research Institute, Philippines, pp 7–9, 36–38.

Highlights

- We analyzed the relationship between the tree and leaf traits *Rhizophora mangle* and the environment of on the Gulf of Mexico and southern Mexican Pacific coasts within 15° at 19° north latitude.
- We found that traits of *R. mangle* are influenced by interstitial water salinity and climatic factors such as temperature and precipitation.
- We found that mass per unit of leaf area presented a positive relationship with latitude, whereas tree height was inversely related to latitude.
- Among all measured variables, leaf C/N ratio, tree height, soil redox potential and the salinity of the interstitial water presented greater discriminatory power for sites.
- The response of the *R. mangle* to environmental conditions is reflected in the functional relationships of the structural traits.

Figure captions

Fig. 1. Location of the study sites on the Gulf of Mexico (A-D) and southern Mexican Pacific (E-H) coasts. A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Fig. 2. Pearson correlation coefficients of the relationship between the tree and leaf traits of *Rhizophora mangle* ($N = 80$). Asterisks denote significant values ($P < 0.05$).

Fig. 3. Results of the canonical discriminant analysis of tree and leaf traits of *Rhizophora mangle*. Crosses in circles denote the sites. Arrows indicate direction and magnitude of the contribution to variance of CD 1 and CD2 that is explained by each variable. A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Fig. 4. Pearson correlation coefficients of the relationship between the physicochemical factors of the soil and interstitial water ($N = 70$). Asterisks denote significant values ($P < 0.05$).

Fig. 5. Results of the canonical discriminant analysis of the physicochemical factors of the soil and interstitial water. Crosses in circles denote the sites. Arrows indicate direction and magnitude of the contribution to variance of CD 1 and CD2 that is explained by each variable. A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Fig. 6. Canonical correlation analysis between traits of *Rhizophora mangle* and the physicochemical factors of the soil and interstitial water. The variance explained by the first component of the canonical correlation (CC1) is 46.45 %. A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Fig. 7. Relationship between latitude and the tree and leaf traits of *Rhizophora mangle*. (A) Tree height. (B) Leaf mass per unit area. The values represent mean \pm standard error. A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Artwork

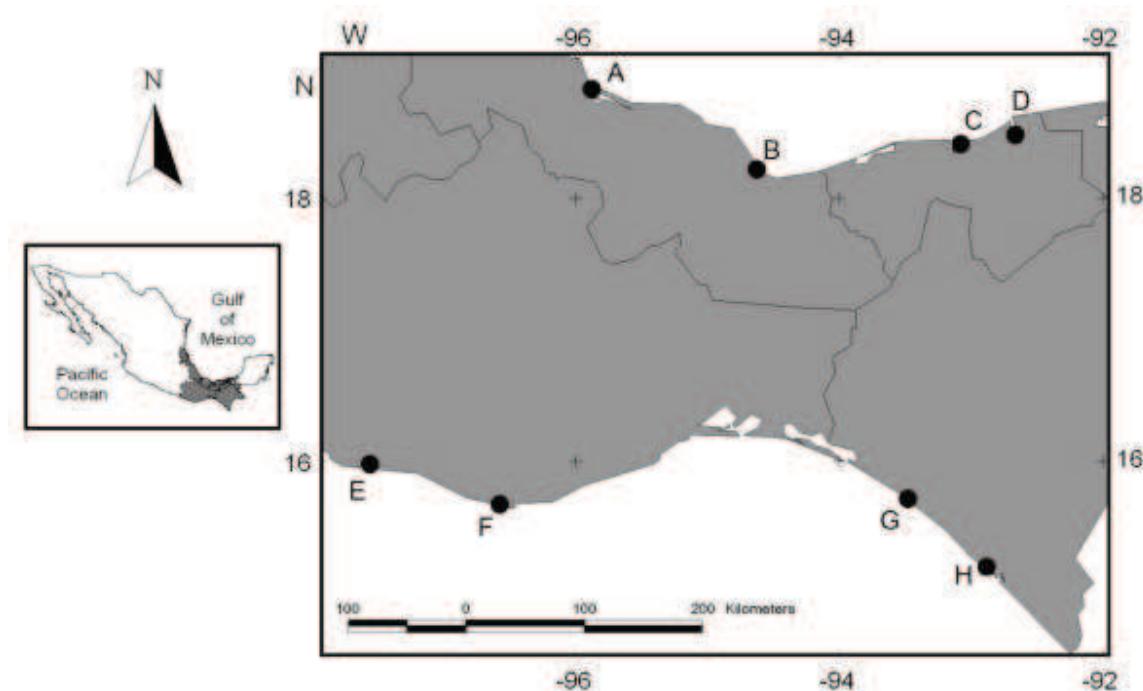


Fig. 1

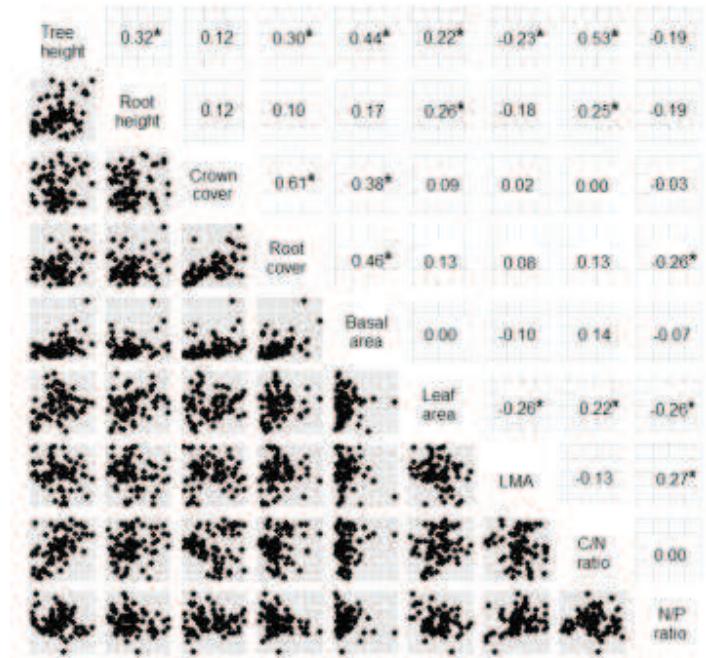


Fig. 2

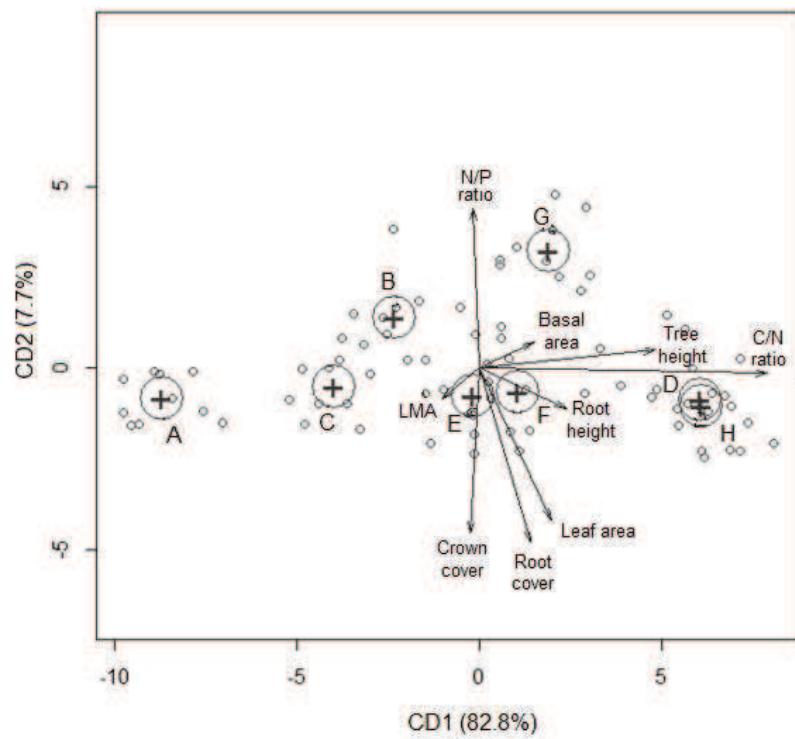


Fig. 3

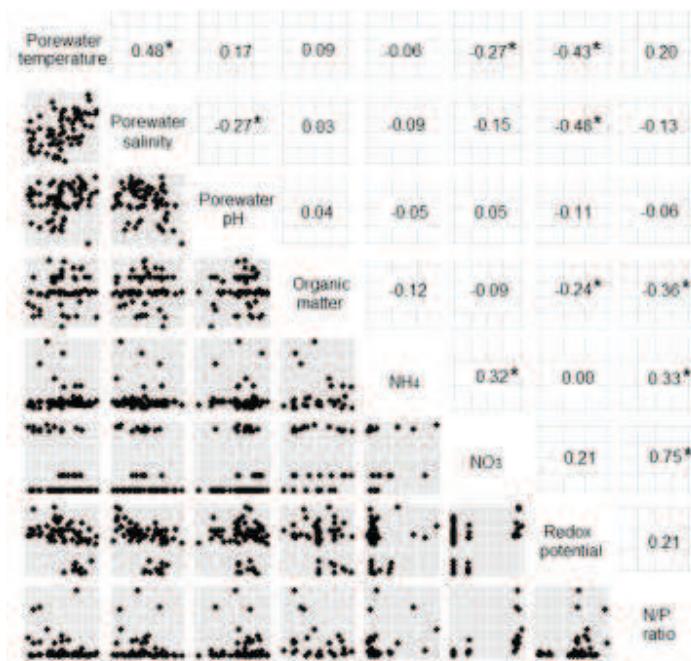


Fig. 4

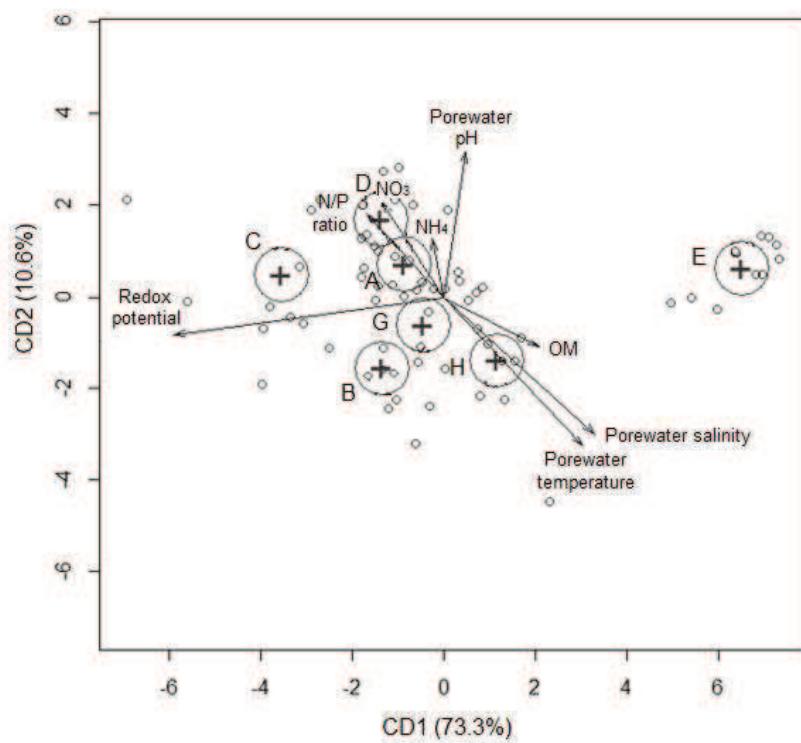


Fig. 5

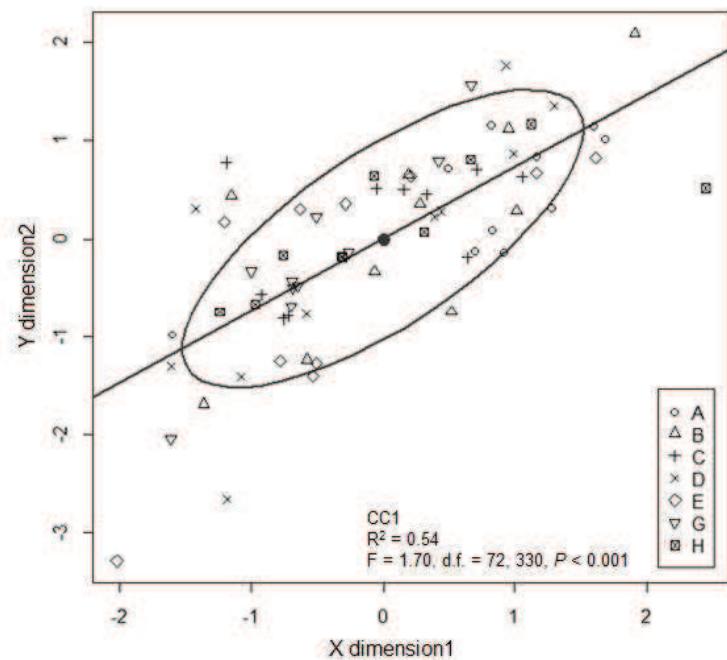


Fig. 6

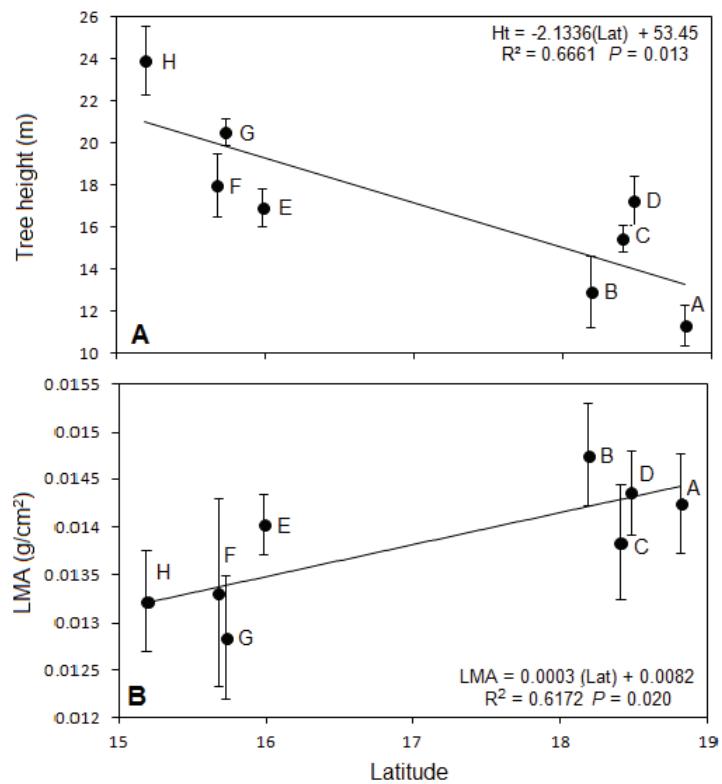


Fig. 7

Tables

Table 1. Mean values (standard error) of the tree and leaf traits of *Rhizophora mangle* in eight estuarine systems.

Site	Tree height (m)	Root height (m ²)	Crown cover (m ²)	Root cover (m ² ha ⁻¹)	Basal area (m ² ha ⁻¹)	Leaf area (cm ²)	LMA (g cm ⁻²)	Leaf N/P ratio	Leaf C/N ratio
A	11.35 (1.68)	2.32 (0.16)	14.43 (0.61)	11.15 (0.49)	0.058 (1.3e ⁻²)	64.27 (4.38)	0.014 (0.5e ⁻³)	17.30 (2.23)	23.13 (0.06)
B	12.93 (0.98)	2.07 (0.21)	9.61 (0.81)	8.03 (1.09)	0.043 (0.6e ⁻²)	56.30 (2.09)	0.014 (0.5e ⁻³)	25.26 (0.84)	24.46 (0.07)
C	15.47 (0.64)	2.46 (0.22)	13.93 (0.79)	11.16 (0.97)	0.076 (1.2e ⁻²)	91.24 (4.07)	0.013 (0.6e ⁻³)	22.82 (0.89)	24.04 (0.05)
D	17.28 (1.19)	2.79 (0.29)	14.13 (1.31)	11.80 (1.03)	0.062 (1.2e ⁻²)	89.98 (4.73)	0.014 (0.4e ⁻³)	23.89 (1.65)	26.30 (0.06)
E	16.95 (0.87)	2.58 (0.37)	11.32 (1.31)	10.61 (1.63)	0.052 (1.0e ⁻²)	100.76 (6.21)	0.014 (0.3e ⁻³)	20.92 (0.92)	24.83 (0.06)
F	18.00 (1.48)	2.83 (0.23)	7.05 (0.42)	10.26 (1.51)	0.031 (0.3e ⁻²)	90.39 (5.13)	0.013 (0.9e ⁻³)	12.34 (1.31)	25.03 (0.09)
G	20.53 (0.64)	2.68 (0.23)	7.57 (0.50)	5.60 (0.58)	0.095 (1.7e ⁻²)	66.32 (5.61)	0.012 (0.6e ⁻³)	25.93 (2.23)	25.23 (0.07)
H	23.96 (1.65)	3.23 (0.34)	15.15 (1.09)	16.28 (2.07)	0.117 (3.4e ⁻²)	79.33 (3.18)	0.013 (0.5e ⁻³)	14.85 (0.60)	26.15 (0.11)

A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoría, F = La Ventanilla, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Table 2. Mean values (standard error) of the physicochemical factors of the soil and interstitial water in eight estuarine systems.

Site	Temperature (°C)	Salinity (ppt)	pH	Organic matter (%)	Ammonium (mg kg ⁻¹)	Nitrate (mg kg ⁻¹)	Redox potential (mV)	N/P ratio
A	29.85 (0.27)	15.15 (0.84)	6.67 (0.03)	20.19 (2.39)	253.49 (101.84)	1.31 (0.15)	-56.55 (14.85)	0.11 (0.02)
B	29.51 (0.32)	23.27 (3.09)	5.70 (0.10)	21.78 (3.49)	163.08 (13.63)	0.93 (0.15e ⁻³)	-14.6 (16.70)	0.09 (8.11e ⁻³)
C	27.29 (0.11)	18.12 (2.34)	6.14 (0.11)	19.02 (2.50)	189.23 (84.84)	2.46 (0.62)	-49.2 (7.45)	0.20 (0.07)
D	28.92 (0.31)	6.53 (1.38)	6.28 (0.07)	22.59 (2.46)	311.89 (129.52)	2.53 (0.65)	62.75 (25.62)	0.29 (0.11)
E	30.70 (0.17)	28.09 (1.63)	6.33 (0.06)	30.77 (2.37)	234.59 (56.07)	1.30 (0.15)	-377.153 (12.90)	0.08 (4.86e ⁻³)
G	29.66 (0.35)	24.08 (2.44)	6.30 (0.04)	30.92 (2.48)	114.60 (17.07)	2.45 (0.61)	-40.46 (12.40)	0.13 (3.42e ⁻²)
H	30.42 (0.36)	31.22 (3.66)	6.03 (0.18)	24.77 (1.30)	138.13 (12.71)	0.94 (1.02e ⁻³)	-120.55 (5.50)	0.06 (2.83e ⁻³)

A = Buen País, B = El Ostión, C = Mecoacán, D = Frontera, E = La Pastoria, G = Manguito, H = Barra de Zácapulco.

Table 3. Multiple regressions of the tree and leaf traits of *Rhizophora mangle* as a function of mean annual precipitation and temperature.

Parameter	Estimate	SE	t (g = 77)	P	R ²	F (g =2, 77)	P
<i>Tree height</i>							
Intercept	-89.66	14.37	-6.23	< 0.001			
Precipitation	2.74e ⁻³	8.87e ⁻⁴	3.09	0.002			
Temperature	3.81e ⁻¹	5.22e ⁻²	7.29	< 0.001			
<i>Root height</i>							
Intercept	-5.36	3.01	-1.78	0.078			
Precipitation	9.67e ⁻⁵	1.86e ⁻⁴	0.52	0.604			
Temperature	2.92e ⁻²	1.09e ⁻²	2.67	0.009			
<i>Crown cover</i>							
Intercept	28.20	13.90	2.02	0.045			
Precipitation	2.03e ⁻³	8.58e ⁻⁴	2.37	0.020			
Temperature	-7.662e ⁻²	5.05e ⁻²	-1.50	0.135			
<i>Basal area</i>							
Intercept	-4.06e ⁻¹	1.87e ⁻¹	-2.17	0.033			
Precipitation	3.87e ⁻⁵	1.15e ⁻⁵	3.34	0.001			
Temperature	1.50e ⁻³	6.80e ⁻⁴	2.21	0.029			
<i>Leaf area</i>							
Intercept	-14.09	64.62	-0.21	0.827			
Precipitation	-0.01	3.99e ⁻³	-3.70	< 0.001			
Temperature	0.45	0.23	1.93	0.056			
<i>C/N ratio</i>							
Intercept	8.15	3.07	2.64	0.009			
Precipitation	5.43e ⁻⁴	1.90e ⁻⁴	2.85	0.005			
Temperature	5.90e ⁻²	1.11e ⁻²	5.27	< 0.001			
<i>N/P ratio</i>							
Intercept	77.00	21.02	3.66	< 0.001			
Precipitation	2.74e ⁻³	1.29e ⁻³	2.11	0.037			
Temperature	-0.23	7.64e ⁻²	-3.02	0.003			

Appendix A

Table A.1. Results of the principal component analysis of *Rhizophora mangle* traits and environmental factors.

<i>Rhizophora mangle</i> trait data	Scores		Environmental data	Scores	
	PC1	PC2		PC1	PC2
Tree height	0.74	-0.19	Salinity	0.79	0.55
Root area	0.66	0.56	Temperature	0.77	0.57
Basal area	0.63	0.39	Organic matter	0.61	0.00
Root height	0.51	-0.31	N/P ratio	-0.57	0.71
C/N ratio	0.51	-0.33	Redox potential	-0.50	0.02
Crown cover	0.51	0.63	NO ₃	-0.43	0.76
Leaf area	0.44	-0.42	NH ₄	-0.42	0.34
N/P ratio	-0.40	0.25	pH	-0.04	-0.18
LMA	-0.33	0.52			
Eigenvalue	2.64	1.63	Eigenvalue	2.56	1.88
% Variance	29.40	18.17	% Variance	32.11	23.51

Table A.2. Results of the canonical discriminant analysis of *Rhizophora mangle* traits and environmental factors.

CD	Eigenvalue	% Variance	Cumulative		Canonical structure	
			% variance		CD1	CD2
<i>Rhizophora mangle</i> traits data						
1	24.51	82.76	82.76	C/N ratio	0.98	-0.01
2	2.28	7.72	90.48	Tree height	0.60	0.06
3	1.39	4.70	95.19	Root height	0.29	-0.13
4	1.00	3.40	98.59	Leaf area	0.24	-0.52
5	0.38	1.29	99.88	Basal area	0.18	0.09
6	0.03	0.10	99.99	Root area	0.17	-0.59
7	0.00	0.00	100.00	LMA	-0.12	-0.10
				Crown cover	-0.03	-0.56
				N/P ratio	-0.02	0.55
Environmental data						
1	9.71	73.25	73.25	Redox potential	-0.98	-0.13
2	1.40	10.58	83.84	Salinity	0.54	-0.50
3	1.30	9.85	93.69	Temperature	0.50	-0.54
4	0.51	3.87	97.56	Organic matter	0.34	-0.18
5	0.30	2.30	99.87	N/P ratio	-0.28	0.30
6	0.01	0.13	100.00	NO ₃	-0.22	0.34
				pH	0.08	0.53
				NH ₄	-0.04	0.21

Table A.3.. Results of the canonical correlation analysis between *Rhizophora mangle* traits and environmental factors.

CC	R ² Can	Eigenvalue	% Variance
1	0.54	1.17	46.45
<i>Rhizophora mangle</i> trait data	Canonical loadings	Environmental data	Canonical loadings
	CC1		CC1
Crown cover	0.64	Salinity	-0.43
C/N ratio	-0.42	pH	0.30
Leaf area	0.40	Temperature	-0.29
N/P ratio	-0.32	NO ₃	-0.19
Tree height	-0.29	Organic matter	-0.16
LMA	0.27	Redox potential	-0.10
Basal area	0.24	NH ₄	0.05
Root height	0.13	N/P ratio	-0.01
Root area	0.13		

Capítulo IV

Conclusiones generales

Las diferencias encontradas en los rasgos de individuos de *Rhizophora mangle* de la costa Pacífico sur y Golfo de México se vinculan con la relación C/N en tejido foliar y la altura de los árboles. La costa Pacífico sur en general se asoció a individuos de *R. mangle* con mayor desarrollo arbóreo y concentración de carbono foliar, mientras que en el Golfo de México fue menor el desarrollo en plantas y la concentración de carbono en hojas. Sin embargo, Frontera, Tabasco ubicado en el Golfo de México presentó alta relación C/N foliar al igual que Barra de Zacapulco, Chiapas del Pacífico Sur, lo que probablemente se relaciona con las importantes descargas de agua dulce y aporte de nutrientes de ríos que reciben estos dos sistemas estuarinos. Los factores del suelo y agua intersticial considerados en este estudio no explican las características en los rasgos de *R. mangle*, ya que solo la salinidad del agua intersticial se relacionó inversamente con la cobertura de copa. Pero los factores climáticos como la temperatura y precipitación media anual tienen mayor influencia tanto en rasgos arbóreos como foliares de *R. mangle*. Esta influencia solo se vio reflejada en la relación inversa de la altura y positiva de la masa por área foliar (MAF) con la latitud. Quizá un rango latitudinal mayor permitiría observar patrones en otros rasgos, como en la concentración de nutrientes foliar.

Los rasgos de *R. mangle* presentaron alta variabilidad, derivada de su plasticidad fenotípica. Los rasgos arbóreos presentaron mayor variación que los foliares, particularmente la altura del árbol y la cobertura tanto de copa como de raíz, ya que son rasgos relacionados con la competencia de las plantas para la obtención de recursos

fundamentales como luz y espacio, además de proporcionar soporte y estructura. Los factores ambientales locales de mayor variación fueron la salinidad del agua intersticial y el potencial redox del suelo, la importancia de estos dos parámetros se debe a su relación con la zonación de las especies de mangle y con la capacidad de asimilación de nutrientes en el suelo (Lugo y Snedaker 1974, McKee 1993).

Las correlaciones entre los rasgos arbóreos y foliares de *R. mangle* y la plasticidad observada, parecen relacionarse con estrategias funcionales en respuesta a las condiciones ambientales en las que se desarrolla. Esto podría confirmarse mediante estudios que incluyan características ambientales contrastantes en rangos latitudinales más amplios, ya que muchas estrategias ecológicas de los rasgos arbóreos y foliares en especies de mangle no han sido estudiadas y se desconoce el efecto de factores como la salinidad y las condiciones de anegación en rasgos complejos como la masa por área foliar (MAF) y el contenido de nutrientes foliar (Poorter et al. 2009). Conocer la respuesta ecológica de las especies de humedales costeros a patrones ambientales es fundamental frente a futuros escenarios y amenazas a la biodiversidad derivados del cambio climático global. En este aspecto, el ecosistema de manglar en México brinda espacios idóneos para el estudio ecológico de estas plantas, debido a la heterogeneidad ambiental del litoral mexicano y a la baja diversidad de las especies de mangle, que permite eliminar o incluir la competencia interespecífica en el diseño experimental.

Literatura citada

Adame, M.F., Lovelock, C.E., 2011. Carbon and nutrient exchange of mangrove forests with the coastal ocean. *Hydrobiologia* 663(1), 23–50.

Agraz Hernández, C.M., García Zaragoza, C., Iriarte-Vivar, S., Flores-Verdugo, F.J., Moreno Casasola, P., 2011. Forest structure, productivity and species phenology of mangroves in the La Mancha lagoon in the Atlantic coast of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* 19, 273–293.

Alongi, D.M., 2008. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 1–13.

Alongi, D.M., 2009. The energetics of mangrove forests. Springer Science, Dordrecht. 216 p.

Alongi, D.M., Trott, L.A., Wattayakorn, G., Clough, B.F., 2002. Below-ground nitrogen cycling in relation to net canopy production in mangrove forests of southern Thailand. *Marine Biology* 140(4), 855–864.

Araujo, R.J., Jaramillo, J.C., Snedaker, S.C., Field, C., 1997. LAI and leaf size differences in two red mangrove forest types in South Florida. *Bulletin of Marine Science* 60(3), 643–647.

Arriaga, L., Espinoza, J.M.K., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., Loa, E., (coordinadores), 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.

Avila, F.V.S., 2002. Community-based ecotourism management moving towards sustainability, in Ventanilla, Oaxaca, Mexico. Ocean and Coastal Management 45, 511–529.

Ball, M.C, 1996. Comparative ecophysiology of mangrove forest and tropical lowland moist rainforest. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith A.P.(Eds.), Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York, New York, pp. 461–496.

Berger, U., Rivera-Monroy, V.H., Doyle, T.W., Dahdouh-Guebas, F., Duke, N.C., Fontalvo-Herazo, M.L., Hildenbrandt, H., Koedam, N., Mehlig, U., Piou, C., Twilley, R.R., 2008. Advances and limitations of individual-based models to analyze and predict dynamics of mangrove forest: A review. Aquatic Botany 89, 260-274.

Brooks, R.A., Bell, S.S., 2005. A multivariate study of mangrove morphology (*Rhizophora mangle*) using both above and below-water plant architecture. Estuarine, Coastal and Shelf Science 65, 440–448.

Callaway, R.M., Pennings, S.C., Richards, C.L., 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. Ecology 84(5), 1115–1128.

Carbajal-Evaristo, S.S., 2010. Estudio de la estructura, composición y modificación antrópica en los manglares del Parque Nacional Lagunas de Chacahua, Oaxaca,

México. Tesis Licenciatura en Biología. Unidad Académica de Ciencias Químico biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero, 111 p.

Castañeda-Moya, E., Twilley, R.R., Rivera-Monroy, V.H., Marx, B.D., Coronado-Molina, C., Ewe, S.M.L., 2011. Patterns of root dynamics in mangrove forests along environmental gradients in the Florida coastal Everglades, USA. *Ecosystems* 14, 1178–1195.

Chen, R., Twilley, R.R., 1999. Patterns of mangrove forest structure and soil nutrient dynamics along the Shark River Estuary, Florida. *Estuaries* 22(4), 955–970.

CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad), 2008. Cobertura del área de manglar. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>

CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad), 2009. Manglares de México: Extensión y distribución. 2^a ed. México, 99 pp. <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/manglaresMexico.pdf>

CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad)-SEMAR (Secretaría de Marina), 2008. Portal de Geoinformación, Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad, 25 de mayo de 2013. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>

CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas), 2011. Humedales de México, sitios RAMSAR, México, D.F. <http://ramsar.conanp.gob.mx/>.

Contreras-Espinosa, F., 1988. Las lagunas costeras mexicanas. Segunda edición. Centro de Ecodesarrollo. Secretaría de Pesca. México D.F. 263 p.

Coronado-Molina, C., Alvarez-Guillen, H., Day Jr., W.J., Reyes, E., Perez, B.C., Vera-Herrera, F., Twilley, R., 2012. Litterfall dynamics in carbonate and deltaic mangrove ecosystems in the Gulf of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* 20: 123–136.

Davis III, S.E., Childers, D.L., Day Jr., J.W., Rudnick, D.T., Sklar, F.H., 2003. Factors affecting the concentration and flux of materials in two southern Everglades mangrove wetlands. *Marine Ecology Progress Series* 253, 85–96.

Day, J.W., Christian, R.R., Boesh, D.M., Yáñez-Arancibia, A., Morris, J., Twilley, R.R., Naylor, L., Schaffner, L., Stevenson, C., 2008. Consequences of climate change on the ecogeomorphology of coastal wetlands. *Estuaries and Coasts* 31(3), 477–491.

Díaz-Ruiz, S., Cano-Quiroga, E., Aguirre-León, A. y Ortega-Bernal, R., 2004. Diversidad, abundancia y conjuntos ictiofaunísticos del sistema lagunar-estuarino Chantuto-Panzacola, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 52 (1), 187–199.

Domínguez, C.A., Eguiarte, L.E., Núñez-Farfán, J., Dirzo, R., 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. *American Journal of Botany* 85(5), 637–643.

Donato, D.C., Kauffman, J.B., Murdiyaso, D., Kurnianto, K., Stidham, M., Kanninen, M., 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience* 4, 293–297.

Duke, N.C., Meynecke, J.O., Dittmann, S., Ellison, A.M., Anger, K., Berger, U., Cannicci, S., Diele, K., Ewel, K.C., Field, C.D., Koedam, N., Lee, S.Y., Marchand, C., Nordhaus, I., Dahdouh-Guebas, F., 2007. A world without mangroves? *Science* 317, 41–42.

Ewel, K.C., Twilley, R.R., Ong, J.E., 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7, 83–94.

Feller, I.C., Lovelock, C.E., Berger, U., McKee, K.L., Joye, S.B., Ball, M.C., 2010. Biocomplexity in Mangrove Ecosystems. *Annual Review of Marine Science* 2, 395–417.

Feller, I.C., McKee, K.L., Whigham, D.F., O'Neill, J.P., 2002. Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. *Biogeochemistry* 62, 145–175.

Feller, I.C., Whigham, D.F., McKee, K.L., Lovelock, C.E., 2003. Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia* 134, 405–414.

Flores-Verdugo, F., González-Farías, F., Zamorano, D.S., Ramírez-García, P., 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific coast of Mexico: distribution, structure, litterfall, and detritus dynamics. In Seelinger, U. (Ed.), *Coastal plant communities of Latin America*. Academic Press, New York, N.Y., 269–288.

García, E., 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la Republica Mexicana). Offset Larios S.A. México D.F., 46-52.

García-Grajales, J., Aguirre-León, G., Contreras-Hernández, A., 2007. Tamaño y estructura poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier 1807) (Reptilia : Crocodylidae) en el Estero La Ventanilla, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 23(1), 53–72.

Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L.L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, J., Duke, N., 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography* 20, 154–159.

Gómez-Ortega, R. 2013. Ecología del Sistema Lagunar Chantuto-Panzacola, Chiapas, basada en la aplicación e interpretación de algunos índices tróficos, parámetros físico-químicos y biológicos. Tesis Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, 108 p.

Güsewell, S., 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164, 243–266.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978. <http://www.worldclim.org>

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía), 2000. *Conjunto de datos vectoriales edafológicos*, Escala 1:250,000 Serie I. Continuo nacional. Escala 1:250,000

Jensen, H.S., McGlathery, K.J., Marino, R., Howarth, R.W., 1998. Forms and availability of sediment phosphorus in carbonate sand of Bermuda seagrass beds.

Limnology and Oceanography 43: 799–810.

Krauss, K.W., Lovelock, C.E., McKee, K.L., López-Hoffman, L., Ewe, S.M.L., Sousa,

W.P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. Aquatic Botany 89, 105–127.

Lankford, R.R., 1977. Coastal lagoons of Mexico: Their origin and classification. In:

Wiley, M. (ed.). Estuarine Processes. Academic Press, Nueva York, 182-215.

Lee, S.Y., 1999. Tropical mangrove ecology: Physical and biotic factors influencing ecosystem structure and function. Australian Journal of Ecology 24, 355–366.

Lin, G., Sternberg, L.S.L., 1992. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). Australian Journal of Plant Physiology 19, 509–517.

Lin, Y.M., Sternberg, L.S.L., 2007. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora mangle* leaves in south Florida, USA. Bulletin of Marine Science 80(1), 159–169.

López-Portillo, J., Ezcurra, E., 1989. Response of three mangroves to salinity in two geoforms. Functional Ecology 3, 355–361.

López-Portillo, J., Ezcurra, E., 2002. Los manglares de México: una revisión. Madera y bosques Número especial, 27–51.

Lot-Helgueras, A., Vázquez-Yanes, C., Menéndez, F.L., 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf Coast of Mexico. In: Walsh, G.E., Snedaker, S.C., Teas, H.T. (Eds.), Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves Vol. 1. Florida University, Gainesville, Florida, 52–61.

Lovelock, C.E., Ball, M.C., Choat, B., Engelbrecht, B.M.J., Holbrook, N.M., Feller, I.C., 2006a. Linking physiological processes with mangrove forest structure: phosphorus deficiency limits canopy development, hydraulic conductivity and photosynthetic carbon gain in dwarf *Rhizophora mangle*. Plant, Cell and Environment 29, 793–802.

Lovelock, C.E., Ball, M.C., Feller I.C., Engelbrecht, B.M.J., Ewe, M.L., 2006b. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorus availability. Physiologia Plantarum 127, 457–464.

Lovelock, C.E., Feller, I.C., McKee, K.L., Engelbrechts, B.M.J., Ball, M.C., 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panamá. Functional Ecology 18, 25–33.

Lovelock, C.E., Ruess, R.W., Feller, I.C., 2006c. Fine root respiration in the mangrove *Rhizophora mangle* over variation in forest stature and nutrient availability. Tree physiology 26, 1601–6.

Lugo, A.E., 1977. Old-Growth Mangrove Forest in the United States. Conservation Biology 11(1), 11-20.

Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The ecology of mangroves. Annual Review of Ecology and Systematics 5, 39–64.

Marini, Z.F. 1999. Apropiación comunitaria y ordenamiento ecológico, principios de soberanía y sustentabilidad. Tesis de Maestría. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca, Oaxaca. 213 p.

McKee, K. L, 1993. Soil Physicochemical Patterns and Mangrove Species Distribution–Reciprocal Effects? Journal of Ecology 81, 477–487.

McKee, K., 1995. Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability. American Journal of Botany 82(3), 299–307.

Méndez-Alonso, R., López-Portillo, J., Rivera-Monroy, V.H., 2008. Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the Central Region of the Gulf of Mexico. Biotropica 40(4), 449–456.

Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., 2000. *Wetlands*. 3a Edición. John Wiley & Sons. New York. 920 p.

Moreno-Cáliz, E., Zavala-Cruz, J., Martínez-González, R., Vázquez-Lule, A.D., 2009. Caracterización del sitio de manglar Lagunas de Mecoacán – Julivá – Santa Anita. En: Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, D.F.

Moreno-Casasola, P., Rojas-Galaviz, J.L., Zárate-Lomelí, D., Ortiz-Pérez, M., Saavedra-vázquez, T., 2002. Los manglares: distribución, importancia, ecología y problemática. En: Instituto Nacional de Pesca, Universidad Veracruzana (Coordinadores), La Pesca en Veracruz y sus perspectivas de desarrollo, Secretaría de Agricultura, ganadería, desarrollo rural, pesca y alimentación (SAGARPA), 45-66.

Naidoo, G., 2009. Differential effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth of dwarf *Avicennia marina* mangroves. Aquatic Botany 90, 184–190.

Nettel, A., Dodd, R.S., Afzal-Rafii, Z., Tovilla-Hernández, C., 2008. Genetic diversity enhanced by ancient introgression and secondary contact in East Pacific black mangroves. Molecular Ecology 17, 2680-2690.

Parida, A.K., Das, A.B., Mittra, B., 2004. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. Trees 18, 167–174.

Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Jhons Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, U.S.A.

Pool, D.J., Snedaker, S.C., Lugo, A. E., 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. Biotropica 9, 195–212.

Poorter, H., Lambers, H., 1986. Growth and competitive ability of a highly plastic and marginally plastic genotype of *plantago major* in a fluctuating environment. Physiologia Plantarum 67, 217–222.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565–588.

Portilla O.E., 2003. Ficha Informativa de los Humedales RAMSAR (FIR), Sistema Lagunar de Alvarado. Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana.

Rao, R.G., Woitchik, A.F., Goeyens, L., van Riet, A., Kazungu, J., Dehairs, F., 1994. Carbon, nitrogen contents and stable carbon isotope abundance in mangrove leaves from an east African coastal lagoon (Kenya). *Aquatic Botany* 47, 175–183.

Reef, R., Feller, I.C., Lovelock, C. E., 2010. Nutrition of mangroves. *Tree Physiology* 30, 1148–1160.

Reich, P.B., Oleksyn, J., 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(30), 11001–11006.

Rico- Gray, V., 1990. Observaciones y comentarios preliminares al estado actual de la flora y vegetación de La Encrucijada municipio de Acapetahua, Chiapas, México. Informe del Programa Flora de México. Proyecto Flora Yucatanensis. 20 p.

Rico-Gray, V., Palacios-Ríos, M., 1996. Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in Mexico. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5, 30–35.

Sandoval-Castro (2012). Diversidad y estructura genética de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*, en los ecosistemas de manglar de México. PhD thesis, Ciencias en Ecología Molecular y Biotecnología, Universidad Autónoma de Baja California, 132 p.
http://fcm.ens.uabc.mx/jatay/tesis/posgrado/ecologia_molecular/doctorado/Tesis%20doctoral%20Sandoval-Castro.pdf

Santamaría-Damián, S., 2013. Caracterización estructural y cambios en la cobertura del manglar en el sistema lagunar Los Patos-Sólo Dios en la Costa de Chiapas. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, 113 p.

SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca), 1999. Programa de Manejo Reserva de la Biósfera La Encrucijada, México. Primera Edición. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F., 185 p.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales), 2000. AVISO por el que se informa al público en general, que la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, ha concluido la elaboración del Programa de Manejo del Área Natural Protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, ubicada en los municipios de Centla, Jonuta y Macuspana, Estado de Tabasco, declarada por Decreto Presidencial publicado el 10 de agosto de 1992. Diario Oficial de la Federación, México D.F.
http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/aviso_centla.pdf

f

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales), 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental, especies nativas de México de flora y fauna silvestres, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio en lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.

Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in plant science 5(12), 537–42.

Tomlinson, P.B., 1986. The botany of mangroves. Cambridge University Press. New York, New York.

Tovilla-Hernández, C., Salas, L., De la Presa, J.C., Romero, E.I., Ovalle, F., Gómez, R., Hernández, J., Cruz, E., Hernández, A., 2007. *Inventario Forestal de los bosques de manglar de la costa de Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur. 92 p.

Vázquez-Lule, A.D., 2008. Estructura vegetal e impacto antrópico en los manglares del sistema Lagunar de Alvarado Veracruz, México. Tesis Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, 115 p.

Anexo

Confirmación de artículo sometido a Estuarine, Coastal and Shelf Science

26/06/13

Correo de El colegio de la Frontera Sur - Submission Confirmation



Libertad Silva Mijangos <lsilva@ecosur.edu.mx>

Submission Confirmation

1 mensaje

ECSS <esubmissionsupport@elsevier.com>
Para: lsilva@ecosur.edu.mx

26 de junio de 2013 03:03

Dear Silva-Mijangos L.,

Your submission entitled "Environmental effects on tree and leaf traits of Rhizophora mangle on the Gulf of Mexico and southern Mexican Pacific coasts" has been received by Estuarine, Coastal and Shelf Science

You may check on the progress of your paper by logging on to the Elsevier Editorial System as an author. The URL is <http://ees.elsevier.com/ecss/>.

Your username is: Silva-Mijangos L.

If you need to retrieve password details, please go to: http://ees.elsevier.com/ECSS/automail_query.asp.

Your manuscript will be given a reference number once an Editor has been assigned.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Elsevier Editorial System
Estuarine, Coastal and Shelf Science