

LA VEGETACIÓN DE LA LAGUNA DE MANDINGA, VERACRUZ *

CARLOS VÁZQUEZ-YANES **

RESUMEN

La llamada Laguna de Mandinga corresponde en realidad a un conjunto de lagunas costeras intercomunicadas, bastante someras, separadas del mar por una barrera arenosa pero comunicadas con éste por el estuario del Río Jamapa.

La vegetación de la zona ha sido considerablemente alterada, aunque se conservan restos de la vegetación original, sobre todo de aquellos tipos que se desarrollan en ambientes edáficos poco apropiados para usos agrícolas o ganaderos.

La vegetación relacionada con el sistema lagunar y de los médanos se ha dividido en los siguientes tipos: a) vegetación pionera de la costa, b) matorral y selva baja subcaducifolia de los médanos, c) espartales, d) selva baja subperennifolia, e) selva baja perennifolia de *Pachira aquatica*, f) manglares, g) vegetación acuática, h) asociaciones de halófitas, i) palmares. Cada una de ellas se caracteriza por ciertos componentes florísticos.

La zonación de la vegetación de las áreas influenciadas por el sistema lagunar es causada por factores ambientales, como nivel del agua, humedad, salinidad, contenido de oxígeno en el suelo, iluminación, etcétera.

Pueden encontrarse tres variantes en la zonación de la vegetación que bordea el sistema lagunar, éstas son: a) zonación dentro del manglar, b) zonación entre manglares, espartales y selva baja subperennifolia y c) zonación entre manglares y selva de *Pachira aquatica*.

Algunas características anatómicas y fisiológicas de *Rhizophora* difieren notablemente de las análogas de *Avicennia* y *Laguncularia*; esto permite explicar que *Rhizophora* sobreviva en las condiciones predominantes en el borde del manglar, en tanto que los otros dos géneros están confinadas al interior de éste.

La zonación entre el manglar, el espartal y la selva baja subperennifolia puede explicarse en base de diferencias en la salinidad del suelo y la zonación entre el manglar y la selva baja perennifolia de *Pachira aquatica* es explicada en base a diferencias de salinidad.

ABSTRACT

The Mandinga lagoon is a series of interconnected shallow lagoons which are separated from the sea by a sandy barrier but communicate with it through the estuary of the Jamapa river.

The vegetation of the zone has been altered considerably, although some of the original vegetation is conserved, especially those types which are found in areas inappropriate for agricultural or grazing use.

* Flora de Veracruz. Contribución núm. 3. Proyecto conjunto del Instituto de Biología de la UNAM, y el Arnold Arboretum y el Gray Herbarium de la Universidad de Harvard para llevar al cabo un estudio ecológico-florístico del Estado de Veracruz, México. Una información detallada del proyecto puede verse en: Anal. Inst. Biol. 41. (1) Ser. Bot.: 1-2. Este trabajo fue premiado en el cuarto certamen de tesis profesionales sobre temas botánicos en septiembre de 1969.

** Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM. Este trabajo fue presentado como tesis profesional para obtener el título de Biólogo en la Facultad de Ciencias de la UNAM, y fue llevado a cabo bajo la dirección del doctor Arturo Gómez-Pompa del Instituto de Biología de la UNAM.

The vegetation types are correlated with the lagoon system and the dunes and may be divided into the following types: *a*) pioneer coastal vegetation, *b*) vegetation of the sand dunes (matorral and low deciduous selva), *c*) halophytic grassland, *d*) low sub-evergreen selva, *e*) swamp vegetation (low evergreen selva of *Pachira aquatica*), *f*) mangrove swamps, *g*) aquatic vegetation, *h*) halophytic communities, *i*) palm stands. Each one of these types is characterized by specific floristic components.

The zonation of the vegetation of these areas is influenced by the lagoon system and is caused by transient factors such as water level, humidity, salinity, oxygen content of the soil, illumination, etcétera.

One can find three variants in the zonation on the border of the lagoon, these are: zonation within the mangrove, zonation between mangrove, low sub-evergreen selva and halophytic grassland and zonation between mangrove and the swamp vegetation.

Some anatomical and physiological characteristics of *Rhizophora* differ notably from the analogs in *Avicennia* and *Laguncularia*; this permits one to explain why *Rhizophora* is predominant on the edge of the mangrove and the other two genera are confined to the interior of it.

The zonation between the mangrove, the halophytic grassland and the low sub-evergreen selva can be explained on the basis of differences in the salinity and humidity of the soil and the zonation between the mangrove and the swamp vegetation is explained on the basis of differences in the salinity only.

INTRODUCCIÓN

Las costas mexicanas contienen extensas zonas de vegetación cuyo desarrollo recibe una fuerte influencia marina, que determina en gran parte su composición y estructura. Esta vegetación ha despertado recientemente gran interés pues es muy importante tanto por su extensión como por su valor científico y económico.

En este estudio se pretende dar a conocer la composición y disposición de los diversos tipos de vegetación de la zona de la Laguna de Mandinga en Veracruz y, definir los factores ambientales que determinan la zonación de la vegetación de manglar con respecto a otros tipos de vegetación con los que tiene estrecha relación.

Se escogió a la Laguna de Mandinga para esta investigación porque contiene en una superficie reducida, diversos tipos de vegetación costera, lo que facilitó su mejor conocimiento y por su ubicación, puede ser representativa de áreas similares en el Estado de Veracruz.

El trabajo de campo se realizó durante el año de 1967, efectuándose múltiples visitas al área de estudio, con el objeto de hacer un reconocimiento completo de la zona, así como de tomar datos ambientales y coleccionar ejemplares botánicos que se depositaron en el Herbario Nacional, Instituto de Biología de la UNAM. (MÉXU.)

ANTECEDENTES

Los manglares son el tipo de vegetación tropical terrestre en que la influencia marina se manifiesta en forma más significativa. Su amplia distribución mundial, así como sus características botánicas y ecológicas, han despertado el

interés de muchos investigadores, por lo cual existe abundante bibliografía sobre el tema, que contiene información enfocada a temas muy diversos.

Este capítulo contiene una revisión parcial de la bibliografía sobre manglares

y sus componentes, que puede ser de utilidad para futuros estudios; aunque debe recalcar el hecho de que frecuentemente lo observado en unas regiones, no es rigurosamente aplicable a otras, pues los factores ambientales o de otra índole, pueden variar en tal forma, que se imposibilitan las generalizaciones.

A continuación se enumeran algunos autores cuyas publicaciones y libros, aportan información acerca de los manglares.

Trabajos descriptivos de la vegetación de manglar y sus componentes: Karsten (1891), en el Archipiélago Malayo; Schimper (1903), Brown y Fisher (1918), en Filipinas; Watson (1928), en la Península Malaya; Silveira (1937), en Brasil; Holdridge (1940), en Puerto Rico; Egler (1952), en Florida; West (1956), en Colombia; Steenis (1962), en Malasia; Lamb (1959), en Colombia; Acosta (1959), en Ecuador; Bascope *et al.* (1959), en Venezuela y Jackson (1964), en Nigeria.

Trabajos sobre la ecología de los manglares: Walter y Steiner (1936), en el oeste de África; Chapman (1939), en Jamaica; Davis (1940), en Florida; Dansereau (1947), en Brasil; Richards (1952), Chapman y Ronaldson (1958), en Nueva Zelandia; Savory (1953), en Nigeria; Sidhu (1963), en India; Gledhill (1963), en Sierra Leona y Kassas y Zahran (1967), en Egipto.

Trabajos sobre ecología de manglares con especial atención a sus suelos: Giglioli y Thomson (1965), Thomson y Giglioli (1965) y Giglioli y King (1966), en Gambia y Lesley *et al.* (1967), en Australia. Otros estudios edafológicos en manglares son Hart (1959), Hesse (1961), y Jordan (1964), en Sierra Leona.

Estudios sobre salinidad en suelos de manglares: Mogg (1963), en Suráfrica y Scholl (1965), en Florida.

Estudios de la actividad geomorfoló-

gica y sedimentológica de los manglares: Vaughan (1909), en Florida; Freyberg (1950), en Brasil; Davis (1940), en Florida; Carter (1959), en el Suroeste de Malaya; Craighead (1964), y Scholl (1964), en Florida.

Trabajos sobre crecimiento y regeneración de diversas especies de mangle: La Rue y Muzik (1954); Noakes (1955), en Malaya y Wadsworth (1959), en Puerto Rico.

Estudios de productividad: Golley *et al.* (1962), en Puerto Rico.

Estudios acerca del establecimiento de manglares: Egler (1948), en Florida.

Trabajos sobre la relación entre la zonación florística y faunística en manglares; Macnae (1962, 1963 y 1966), en la Isla de Ithaca, en Suráfrica y en Australia.

Estudios de la fisiología de algunas especies de manglares: Harris (1917); Bowman (1917); Lawrence (1949); Scholander *et al.* (1955); Stern y Voigh (1959); Scholander *et al.* (1955); Chapman (1962); Scholander *et al.* (1965).

Estudios de paleogeografía: Steenis (1962).

Determinaciones de carbono catorce en restos de mangles: Bonghey (1963), en África.

Trabajos de taxonomía de las especies de manglares: Salvoza (1936); Hou (1966); Moldenke (1960); Graham (1964) y Compere (1963). Estudios acerca de *Rhizophora* en diversas localidades: Keay (1953), en África; Jonker (1959), en Surinam. Claves para reconocer especies de manglares: Stearn (1958), en Las Antillas y Norte de Suramérica. Cuatrecasas (1958) publica un trabajo de divulgación científica sobre los manglares. En México se han realizado bastantes trabajos dignos de ser mencionados. Al principio de siglo las supuestas cualidades curativas de la lepra y la elefantiasis del mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.), dieron lugar a una

serie de publicaciones entre las que se encuentran las de Alcocer (1900), anónimo (1901), Altamirano (1903) y Comisión de Colombia (1908). Esta última fue realizada en Cuba pero se publicó en México.

Trabajos de otra índole son el de Morales (1895) sobre gomas vegetales entre las que incluye la de *R. mangle*. Cordero (1905) describe el método usado en algunas poblaciones del Pacífico para teñir cuerdas de artes de pesca, con taninos de *R. mangle*. Armendáriz (1905) estudia el efecto tóxico de fragmentos de mangle rojo sobre peces. Entre los trabajos enfocados hacia los taninos de *R. mangle* se encuentran los de Moreno Robles (1954) y González López (1958). Una publicación anónima (1938) indica algunos posibles aprovechamientos forestales e industriales de los mangles y recomienda su cultivo.

Algunos estudios de vegetación contienen información sobre los mangles y las especies que los integran. Entre otros deben mencionarse los de Miranda (1953 y 1957), Bonet y Rzedowsky (1962), León-Cázares (1965), Sánchez Martínez (1965), Gómez-Pompa (1966), Rzedowsky y McVaugh (1966), Vázquez

Soto (1966). Miranda (1958) aporta valiosos datos sobre los mangles de la Península de Yucatán.

En un estudio sobre los foraminíferos recientes de la Laguna de Términos, Campeche, Ayala-Castañares (1963) incluye un mapa sobre la distribución de los mangles. Sánchez (1963) reúne datos de fuentes muy diversas sobre la distribución y características de los mangles de México, por lo que su trabajo resulta de gran valor informativo.

Thom (1967) publica el estudio más importante realizado en México sobre los mangles, en el que aporta mucha información sobre la estructura y acción geomorfológica de esa vegetación en Tabasco. Finalmente se menciona el trabajo de Langenheim y Hackner (1967) que reportan polen fósil de *Rhizophora* incluido en ámbar del Oligo-Mioceno, de Chiapas.

En la Laguna de Mandinga se han realizado sólo dos estudios biológicos de índole zoológica, el de Rioja (1959), que encontró en esta laguna, por primera vez en México, el hidrozoario *Cordilophora caspiae*, típico de aguas salobres y recientemente, el de Aladro *et al* (1967), sobre protozoarios ciliados.

METODOLOGÍA

El primer paso para la realización de este trabajo consistió en la elaboración de un mapa, ya que no se contaba con uno lo suficientemente detallado de la zona. El mapa se elaboró a partir de fotografías aéreas escala 1:55000, calculándose los puntos geodésicos por medio del mapa correspondiente de la Secretaría de la Defensa Nacional. La escala resultante fue aproximadamente 1:38000. El mapa contenía tentativamente los límites de las diversas zonas de vegetación, que fueron posteriormente identificados en el campo.

El trabajo de campo consistió de tres partes: 1) Obtención de datos ecológicos del sistema lagunar; 2) Identificación de los diversos tipos de vegetación y colecta de sus componentes, y 3) Elección de áreas con el fin de determinar las causas de la zonación de la vegetación.

Para la obtención de datos ecológicos del sistema lagunar se midieron niveles de marea y niveles del agua durante la época de lluvias, observando la fluctuación del nivel del agua durante el día y a lo largo del año; se realizaron travesías con el fin de tomar muestras de

agua destinadas a la determinación de salinidades, por el método tradicional de titulación con nitrato de plata y además, se realizaron sondeos para conocer las profundidades en los diversos componentes del sistema.

Las colectas botánicas se hicieron sistemáticamente mediante el trazo de cuadros y transectos. Los primeros se emplearon en los médanos y los segundos se utilizaron para la colecta en la vegetación relacionada con el sistema lagunar, ya que de esta forma se facilitó la relación de los resultados con la zonación y los factores que la determinan. Independientemente se realizaron recorridos con el fin de coleccionar otras especies que no estuvieron presentes en las áreas de cuadros o de transectos.

La identificación del material se llevó a cabo en el Herbario Nacional, Instituto de Biología de la UNAM.

La elección de las áreas o estaciones representativas de la zonación se hizo después de recorrer totalmente las lagu-

nas, con el fin de elegir puntos que contuvieran las diversas variantes de la zonación. Se escogieron cinco lugares donde se realizaron colectas y determinaciones de diversos factores, como niveles de agua, topografía, salinidad y oxígeno en el suelo, textura y materia orgánica. La salinidad se determinó por el método de titulación con nitrato de plata; el oxígeno por el sencillo método de determinación del grado de oxidación del hierro del suelo; la materia orgánica siguiendo el proceso de Walkey y Black. Todos ellos según los describe Jackson (1958).

En algunos lugares se determinó también la profundidad aproximada de la tabla de agua, realizando para ello perforaciones en el suelo.

Los resultados se representaron gráficamente relacionándolos con la vegetación, con el fin de ilustrar la interrelación existente entre la zonación y los factores estudiados.

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA

1) *Ubicación*

La zona de Mandinga se encuentra en la Provincia Fisiográfica conocida como Planicie Costera de Sotavento (Tamayo 1962) "que comprende 250 Km. de litoral entre la Punta de Villa Rica y la Sierra de San Martín Tuxtla. Es una superficie plana, con leve inclinación, que contiene los cursos inferiores de los ríos Jamapa, Blanco y Papaloapan. La costa se caracteriza por ser baja, arenosa, con playa angosta y casi toda bordeada de médanos y dunas móviles".

Mandinga se encuentra en la parte norte de dicha llanura costera, en conexión con el Río Jamapa, a 18 km. al S del Puerto de Veracruz. Sus límites son los paralelos 19° 00' y 19° 06' de latitud N y los meridianos 96° 02' y 96° 06' de longitud W.

El sistema lagunar tiene una orientación Norte-Sur, en tanto que la costa cercana adopta una dirección Noreste-Sureste constituyendo la Punta de Antón Lizardo. Las lagunas están separadas del mar hacia el NE por una barrera de médanos.

2) *Comunicaciones*

Al sistema lagunar puede llegarse fácilmente a través de las carreteras Veracruz-Antón Lizardo y Veracruz-Alvarado. En la primera existe una desviación hacia el poblado de Mandinga, situado a la orilla del estero del mismo nombre; esta carretera recorre la cadena de médanos que separan a las lagunas del mar. La carretera Veracruz-Alvarado atraviesa el poblado de Laguna, que está situado en la orilla sur de la Lagu-

na de Mandinga Grande. Puede llegarse hasta la orilla de esta laguna a través de una brecha.

La parte norte del sistema está próxima a ambas carreteras.

3) Geología

Desde el punto de vista geológico la zona estudiada queda dentro de la provincia del Papaloapan, que forma parte de la Cuenca Sedimentaria de Veracruz; dicha provincia está cubierta en gran parte por sedimentos recientes (Benavides 1955).

El origen de la Laguna de Mandinga se desconoce; sin embargo, por tratarse de una laguna costera, es de suponer que se adapte al esquema general sobre la formación de lagunas costeras planteado por Phleger (1967), siendo por lo tanto de origen reciente.

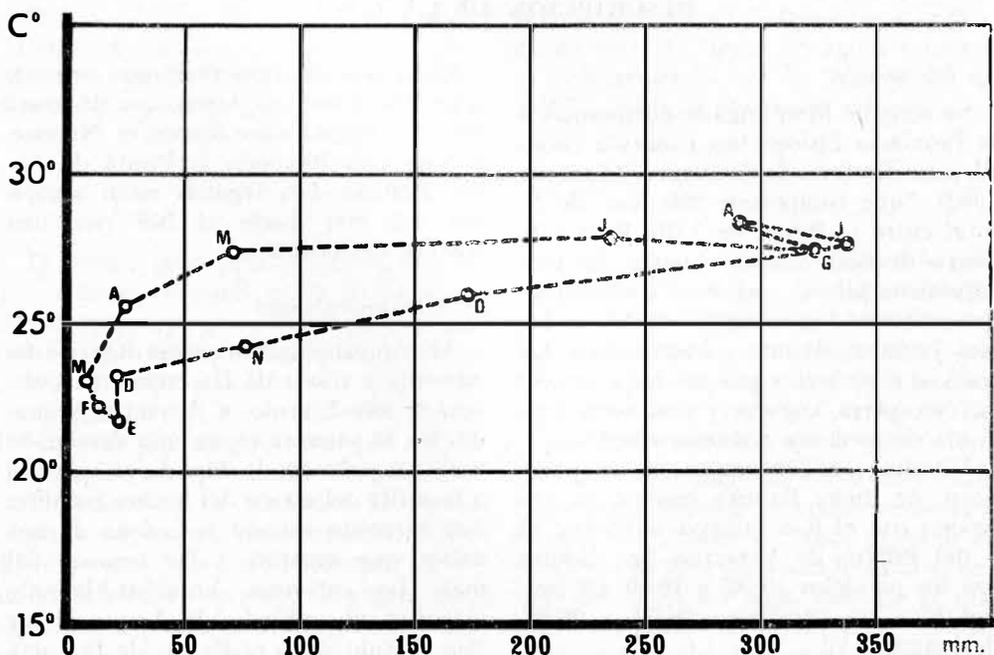
La barrera arenosa de la Laguna de

Mandinga está cubierta de dunas de elevación bastante considerable. Según Zenkovich (1967) el viento puede tener dos efectos en las costas. En algunos casos puede producir erosión cólica, en otros, cuando existe arena abundante en la playa, aportada por el mar, el viento es un elemento constructivo, formando dunas cuya elevación y amplitud depende de su intensidad y de la cantidad de arena disponible. La vegetación juega un papel muy importante pues fija la arena estabilizando las dunas.

En la zona de Mandinga, los médanos tienen una anchura máxima de 6.270 Km. y una altura máxima de más o menos 40 m.

Un estudio geológico de la Laguna de Mandinga puede aportar datos importantes, tanto sobre su origen, como sobre sus posibles relaciones con otras formaciones lagunares de la llanura costera de Sotavento.

CLIMOGRAMA



4) *Clima*

El clima de la zona de Mandinga es del tipo A (w2'') (w) (i) según la clasificación de García (1964), es decir, cálido y húmedo con época seca larga y lluvias en verano.

La estación meteorológica más próxima es el Instituto de Meteorología Náutica del Puerto de Veracruz; recientemente ha publicado una recopilación titulada "Medio Siglo de Datos Climáticos en Veracruz, Ver. (1967)" a partir de la cual se han tomado los datos del climograma.

Los "nortes" tienen una fuerte influencia en la vegetación. Dominan durante los meses de septiembre a marzo. Se originan por grandes masas de aire polar que se desplazan en invierno del centro de alta presión atmosférica que se forma en el Norte de Estados Unidos de América y Canadá, hacia el mar de las Antillas y el Golfo de México.

5) *Hidrografía*

El sistema de lagunas está conectado por intermedio del Estero Conchal al estuario del Río Jamapa; "corriente que nace en el Estado de Puebla en las faldas del Pico de Orizaba, recibe cerca de su desembocadura al Río Cotaxtla o Atoyac, que drena Huatusco y parte del Valle de Orizaba. La cuenca en total es de 3,350 Km.² y tanto por su amplitud como por tener una importante alimentación de deshielos y lluvias de verano e invierno, conserva un caudal de estiaje bastante importante. Su escurrimiento anual se ha valuado en 1.895 millones de metros cúbicos" (Tamayo, 1962).

En el sistema de lagunas no desemboca ninguna corriente de consideración, aunque existe un aporte de agua dulce de cierta importancia, proveniente de la infiltración de agua a través de los médanos y las pequeñas corrientes de verano que desembocan en

el sistema, principalmente en la orilla sur de la Laguna de Mandinga Grande.

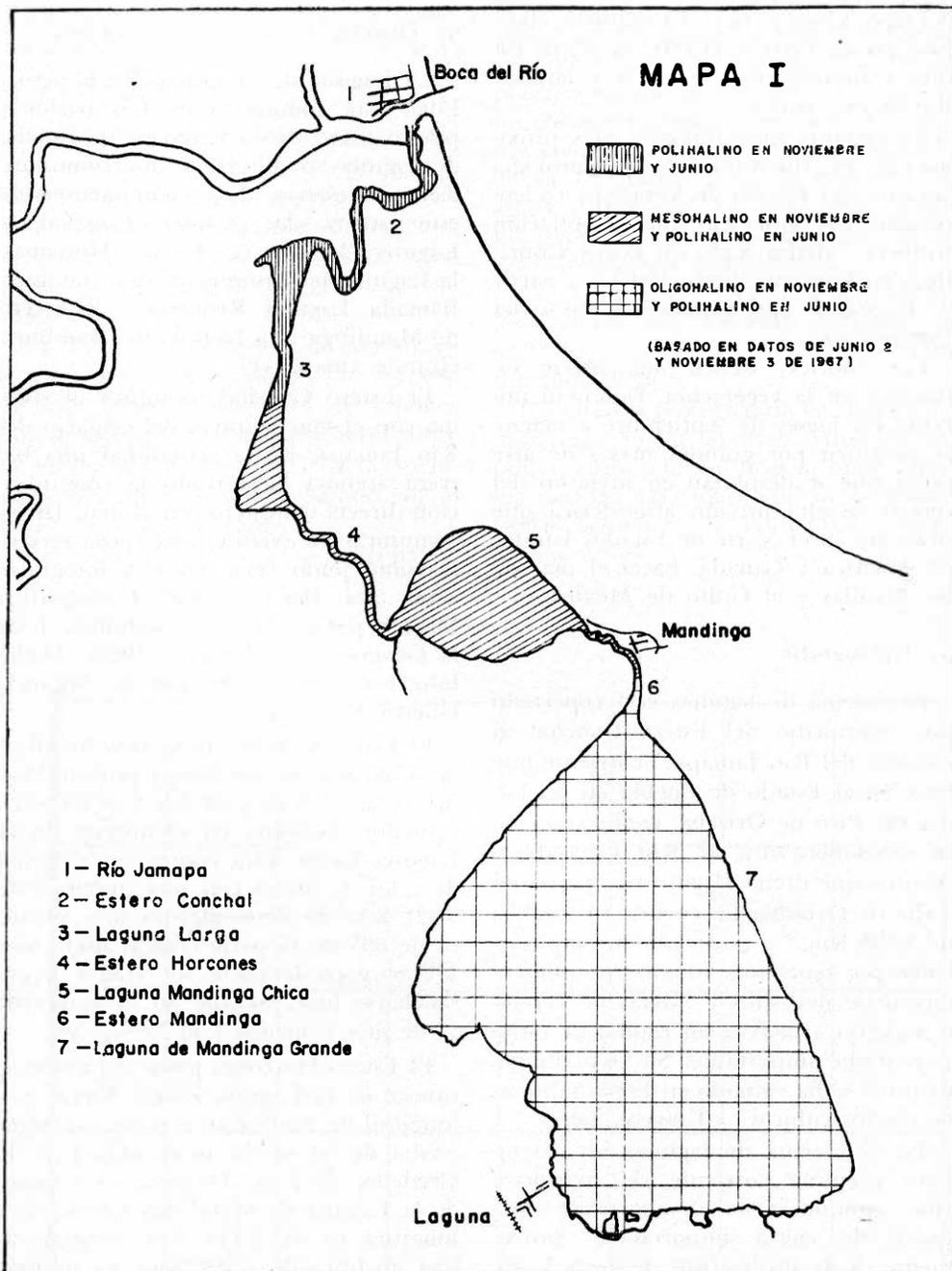
6) *Descripción del sistema lagunar*

La Laguna de Mandinga en la actualidad está compuesta de seis partes y por lo tanto es en realidad un sistema de lagunas o albuferas intercomunicadas por esteros. Los componentes de este sistema son: el Estero Conchal, la Laguna Larga, el Estero Horcones, la Laguna de Mandinga Chica (también llamada Laguna Redonda), el Estero de Mandinga y la Laguna de Mandinga Grande (mapa 1).

El Estero Conchal comunica al sistema con el mar a través del estuario del Río Jamapa. En la actualidad una barrera arenosa ha cerrado la comunicación directa del estero con el mar. Dicha comunicación existió hasta época reciente como pudo verse en una fotografía aérea del Departamento Cartográfico Militar publicada en el volumen I de la Geografía de Tamayo (1962). Dicha foto fue tomada durante la Segunda Guerra Mundial.

El Estero Conchal tiene una longitud de 3.536 Km. Su anchura y profundidad media son 100 m y de 2 a 3 m respectivamente. Termina en el noreste de la Laguna Larga. Esta laguna tiene forma de reloj de arena con una longitud de 3.421 Km. Al norte alcanza una anchura de 605 m, la parte central mide sólo 110 m y en la parte sur vuelve a ensancharse hasta 577 m. Su profundidad es de más o menos 1 m.

El Estero Horcones parte del extremo sureste de la Laguna Larga. Tiene una longitud de 2.695 Km. con una anchura media de 50 m. Su profundidad es de alrededor de 3 m. Termina en el oeste de la Laguna de Mandinga Chica, cuya longitud es de 2.134 Km, alcanzando una anchura de 1.584 Km. Su profundidad media es de 0.80 m. Tiene extensos bajos que en algunos lugares, en



ocasiones sobresalen del agua, principalmente en el extremo occidental. En este extremo se inicia el Estero de Mandinga. Su longitud es de 1.650 Km. Su anchura media es de 30 m y alrededor de 1 m de profundidad. Termina al norte de la Laguna de Mandinga Grande, que tiene forma más o menos triangular ensanchándose hacia el sur hasta alcanzar una anchura de 5.775 Km, en una longitud de 6.490 Km, con una profundidad uniforme en casi toda su extensión de aproximadamente 1.60 m y grandes bajos de 50 cm cercanos a las orillas.

7) Nivel del agua

La fluctuación del nivel del agua, dentro del sistema lagunar no se conoce bien; sin embargo, puede decirse que varía por la acción de las mareas y principalmente en el transcurso del año, por la alternación de las estaciones de lluvias y seca.

"Las mareas son de muy poca consideración en esta zona del Golfo de México" (Marmer, 1954). Según las tablas publicadas por el Instituto de Geofísica de la UNAM (1967), la pleamar máxima registrada en Veracruz en siete años fue de 0.716 m, la pleamar media tiene un valor de 0.189 m y la bajamar media de 0.212 m.

Dentro del sistema lagunar la fluctuación causada por las mareas va perdiendo importancia al aumentar la distancia con respecto al mar. En la boca occidental de la Laguna de Mandinga Chica, la fluctuación de mareas se presenta cinco horas después que en el mar y tiene un valor aproximadamente 40% menor. En el Estero de Mandinga la fluctuación de mareas sólo produce cambios en la dirección de la corriente, sin una variación significativa de nivel. En la Laguna de Mandinga Grande no existe prácticamente fluctuación de mareas, ya que este gran volumen de agua

no puede realizar un intercambio suficientemente rápido por el angosto y somero Estero de Mandinga.

El cambio de nivel más significativo en el sistema lo producen las lluvias, pues existe en algunos lugares hasta 1.20 m de diferencia entre la estación seca y de lluvias. Durante el mes de septiembre las aguas alcanzan su máximo nivel, inundando los espartales y algunas áreas de vegetación adyacente, descendiendo rápidamente al terminar la temporada de lluvias; pero debido a los sobreniveles marinos causados por los nortes fuertes de invierno, el nivel más bajo en el sistema se alcanza solamente hasta los meses de mayo y junio, coincidiendo con el ascenso de salinidad.

Los sobreniveles causados por los nortes son de bastante consideración. Según Thom (1967), en Tabasco, dichos sobreniveles pueden llegar hasta 1 m durante nortes muy fuertes.

8) Salinidad del agua

El agua del sistema puede considerarse como mixohalina, de amplia variación estacional y de salinidad decreciente al aumentar la distancia con respecto al mar. La salinidad mayor se localiza en las aguas profundas del Estero Conchal y la menor en el sur de la Laguna de Mandinga Grande.

Las mediciones de salinidad en diversos puntos del sistema lagunar se realizaron en junio y noviembre, por lo que los resultados pueden dar idea de la variación anual; desgraciadamente no existen datos de la época de mayor precipitación pluvial, en la que seguramente la salinidad será menor.

En la figura 1 se ha empleado el sistema de clasificación de aguas marinas, de acuerdo con su salinidad; adoptado en el Simposio de Venecia de 1958 (Ringuet, 1962).

Zona	Salinidad ‰/100
Euhalina	40 - 30
Polihalina	30 - 18
Mesohalina	18 - 5
Oligohalina	5 - 0.5
Limnética	menos de 0.5

En la Laguna de Mandinga Grande, Estero de Mandinga y Laguna de Mandinga Chica no se detectó una clara estratificación del agua con respecto a la salinidad. En el resto del sistema, la estratificación es más marcada.

VEGETACIÓN

En la zona de Mandinga pueden distinguirse varios tipos de vegetación de los cuales se dio más importancia a aquellos que están condicionados por el sistema lagunar y el ambiente que este origina, y a la vegetación de los médanos.

Esta parte del Estado de Veracruz soporta una densidad de población bastante grande y ha estado sometida a disturbio humano durante mucho tiempo; sin embargo, aún se conservan sin mucha alteración los tipos de vegetación que se desarrollan en ambientes edáficos, cuyas características impiden una explotación adecuada con fines agrícolas o ganaderos y que son precisamente los que fueron motivo de este estudio. El resto del área se ha destinado al pastoreo, mediante la introducción de pastizales y, en menor escala, a algunos cultivos tropicales como la piña.

Las zonas de vegetación han sido divididas según la clasificación de Miranda y Hernández (1963) en:

- 1) Vegetación pionera de la costa.
- 2) Matorral y selva baja subcaducifolia de los médanos.
- 3) Espartales.
- 4) Selva baja subperennifolia.

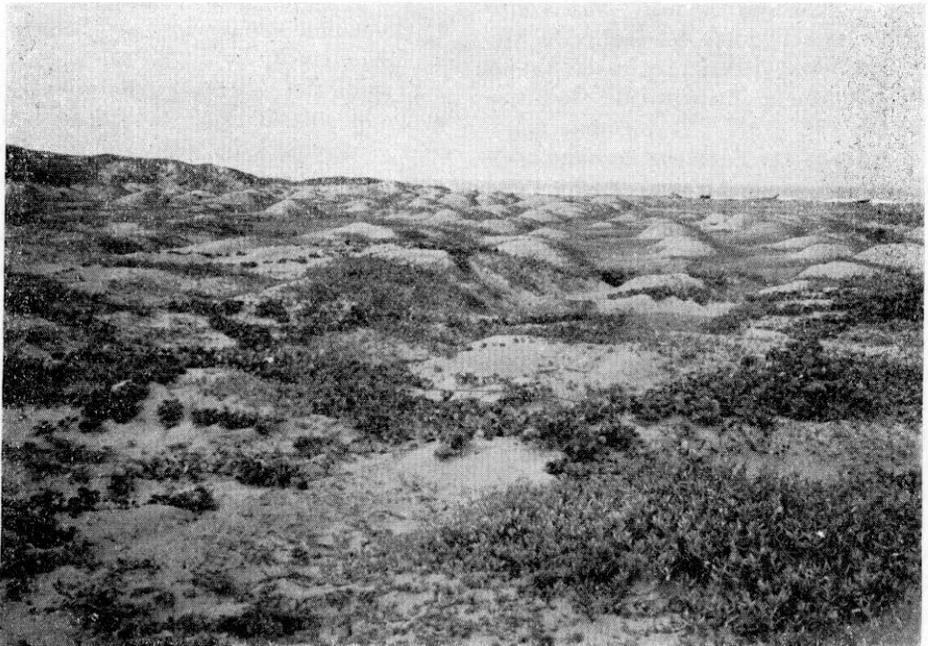


Fig. 1. Zona de pioneras cerca de Antón Lizardo. Los montículos son causados por la retención de la arena por las plantas de *Sesuvium*.

- 5) Selva baja perennifolia de *Pachira aquatica*.
- 6) Manglares.
- 7) Vegetación acuática.
- 8) Asociaciones de halófitas.
- 9) Palmares.

1) Vegetación pionera de la costa

Esta franja de vegetación característica de las playas está bien representada sólo en la parte noroeste de la playa, cerca de la desembocadura del Río Jamapa, ya que en el resto de la costa, frente a las lagunas, sólo existen fragmentos aislados en lugares protegidos. Según Poggie (1962) el desarrollo y la amplitud de la franja de pioneros depende del grado de protección de la costa y de la actividad geomorfológica en el área. En la mayor parte de la playa, la protección de la acción de los "nortes" es nula; se presentan grandes acarreo de arena durante estas perturbaciones y por lo tanto la franja usualmente ocupada por pioneros es muy inestable y la arena invade las áreas con vegetación arbustiva y arbórea, bien establecida en los médanos.

El mejor desarrollo de la franja de pioneros en la parte noroeste se debe a que ahí, la orientación de la costa disminuye la acción directa del viento que atraviesa oblicuamente la zona de pioneros. Además, existe una cierta protección por la cercanía de la desembocadura del Río Jamapa y las casuarinas que pueblan la Isla del Amor (Fig. 1).

Muchos de los géneros o especies que constituyen la zona de pioneros son característicos de este tipo de vegetación, y algunas como *Ipomoea*, *Sesuvium*, *Canavalia*, etcétera, tienen una amplia distribución mundial. Existen también plantas de hábitos ruderales y gran adaptabilidad como *Ambrosia*, *Ricinus*,

Phaseolus, etcétera, que pueden indicar, como de hecho sucede, una gran perturbación humana, ya que en esta zona suele pastar el ganado.

Entre las plantas pioneras se encuentran:

Acacia sphaerocephala
Andropogon glomeratus
Amaranthus greggii
Canavalia maritima
Cassia cinerea
Commelina erecta
Croton punctatus
Cyperus articulatus
Eragrostis dominguensis
Euphorbia buxifolia
Finbristylis spathaceae
Ipomoea pes-caprae
Iresine celosioides
Iva asperifolia
Phyla nodiflora
Merremia discoidesperma
Mimosa pudica
Okenia hypogaea
Palafoxia texana
Panicum repens
Paspalum vaginatum
Passiflora foetida
Phaseolus atropurpureus
Randia laetevirens
Sesuvium portulacastrum
Sporobolus virginicus

Pueden encontrarse también aisladamente:

Ambrosia cumanensis
Cenchrus pauciflorus
Cnidioscolus herbaceus
Datura discolor
Scaevola plumieri
Cyperus ligularis
Hydrocotyle sp.
Stemodia tomentosa
Ricinus communis

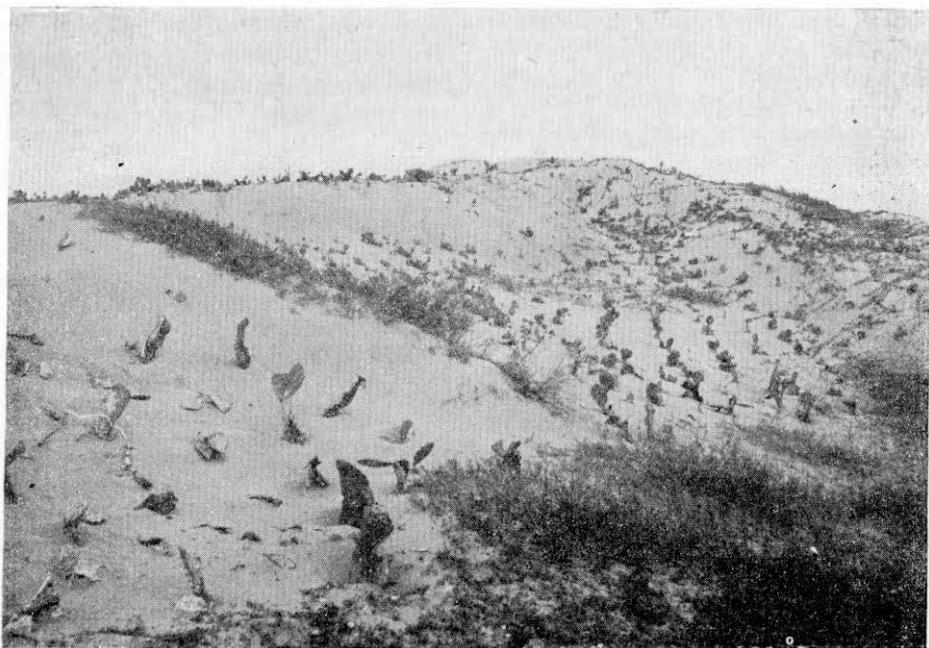


Fig. 2. Médanos en proceso de inmovilización por *Opuntia dillenii*

En los médanos sin vegetación, o dunas activas, se cultiva *Opuntia dillenii* y *Bromelia pinguin*, con el objeto de fijar la arena (Fig. 2). Menos ampliamente se ha cultivado también *Casuarina equisetifolia*, principalmente en la zona llamada Isla del Anor.

2) Matorral y selva baja subcaducifolia de los médanos

Inmediatamente después de la franja de pioneros, existe un matorral denso e impenetrable de 1 a 2 m de altura formado por especies achaparradas, caducifolias, capaces de soportar la violenta acción del viento y de la arena durante los nortes, que son indudablemente un factor de selección muy fuerte sobre las especies de este matorral. Este tipo de vegetación no es continuo y en algunos lugares está muy alterado y, en partes, destruido por la invasión de arena (Figs. 3 y 4).

Las especies más importantes son:

Acacia sphaerocephala
Bursera simaruba
Cestrum demetorum
Citharexylum ellipticum
Coccoloba humboldtii
Cordia sp.
Eugenia axillaris
Nectandra looeseneri
Randia lactevirens

En el substrato pueden encontrarse *Lantana camara*, *Eupatorium conyzoides* y algunas plantas de la zona de pioneros. La arena, en algunos lugares, invade y cubre este tipo de vegetación que se va reduciendo a causa de dicha invasión.

En la parte posterior de este matorral, las plantas adquieren un tamaño mayor y coexistiendo con muchas otras especies forman una selva baja. Otras especies frecuentes en los médanos son:

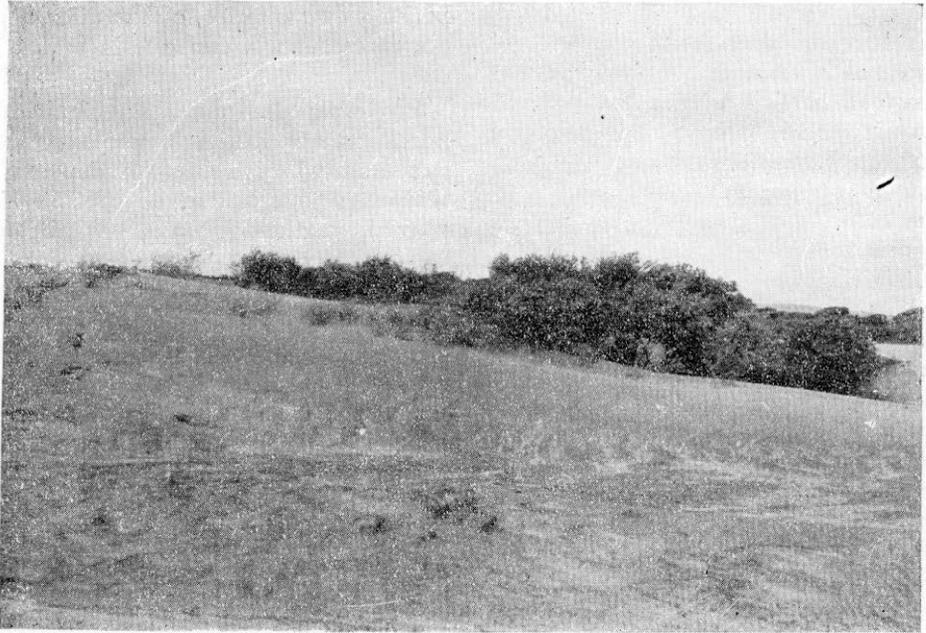


Fig. 3. Matorral subcaducifolio casi cubierto por la arena.

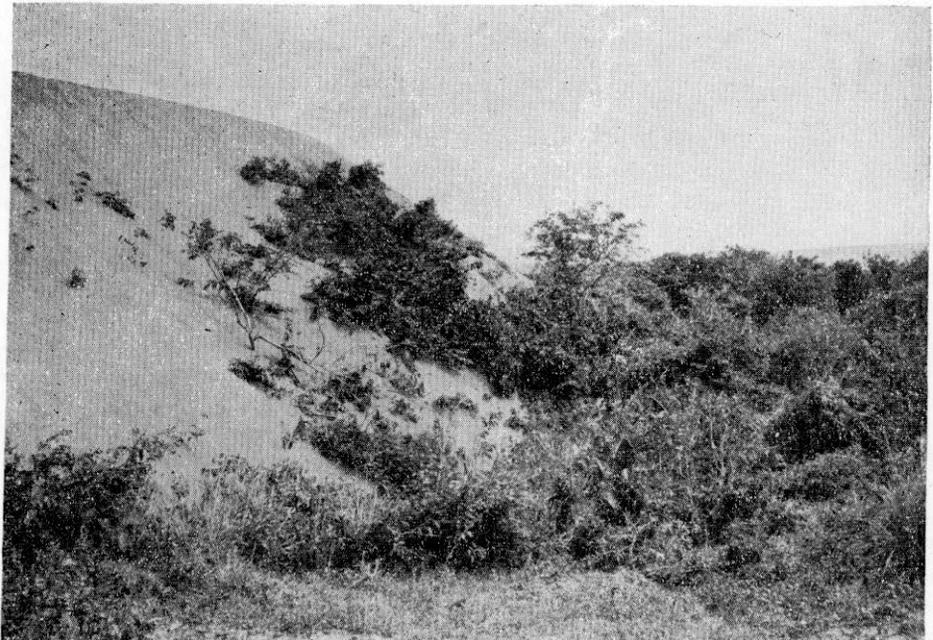


Fig. 4. Avance de las dunas activas sobre la vegetación de los médanos inmovilizados.

Acacia cornigera
Acanthocereus pentagonus
Callicarpa acuminata
Coccoloba barbadensis
Cupania macrophylla
Daphnopsis americana
Diphysa robinoides
Ficus cotinifolia
Eugenia capuli
Gliricidia sepium
Guazuma ulmifolia
Jacquinia aurantiaca
Jatropha curcas
Leucaena leucocephala
Picramnia antidesma
Pithecellobium arboreum
Piper amalago
Tecoma stans
Trichilia havanensis
Tabernaemontana citrifolia
Waltheria americana

Aisladamente pueden encontrarse individuos de *Brosimum alicastrum*, *Bunchosia lanceolata*, *Carica papaya*, *Castilla elastica*, *Ceiba pentandra*, *Cnidocolus liebmanii*, *Erythrina herbacea*, etcétera.

Los médanos están siendo fuertemente alterados por medio de quemas, con el objeto de introducir pastizales para el ganado.

3) *Espartales*

El tipo de vegetación denominado espartal, corresponde a un pastizal halófito que cubre, en Mandinga, extensas áreas de suelos salinos limosos, estacionalmente inundables y sometidos al pastoreo y a incendios durante la época de la sequía.

Los espartales de Mandinga son esencialmente diferentes a los pantanos salinos o marismas que define Chapman (1960) como áreas de tierra cercana al mar, más o menos cubiertas de vegetación y sujetas a inundaciones periódicas por las mareas. En los pantanos salinos pueden distinguirse dos zonas, una su-

perior y otra inferior, que se diferencian por la frecuencia con que la marea las cubre.

Los espartales nunca son inundados por la marea existiendo sólo una inundación anual, cuya duración depende de la zona y la cantidad de precipitación pluvial, pudiendo durar en ocasiones varios meses. En la estación seca la superficie del suelo se vuelve considerablemente seca.

Las especies que constituyen el espartal son: *Fimbristylis castanea* y *Spartina spartinae*; pero en extensas áreas del espartal más grande de la zona, que se encuentra al oeste de las lagunas y precisamente en las cercanías de éstas (Fig. 6), se desarrollan *Salicornia perennis* y *Batis maritima*, que en ocasiones se vuelven dominantes; también es frecuente encontrar *Borrichia frutescens*. En los suelos más arenosos de los espartales pequeños situados al norte del Estero Conchal, suelen encontrarse *Andropogon glomeratus* y *Fimbristylis spathaceae* (Fig. 5).

La mayoría de las plantas de los espartales son halófitas estrictas. Los siguientes datos obtenidos por Penfound y Hathaway (1938, tomado de Chapman, 1960), indican los límites de salinidad entre los que pueden desarrollarse algunas de las plantas mencionadas y otras especies afines.

Porcentaje de salinidad en agua del suelo:

	Mínimo %	Máximo %
<i>Fimbristylis castanea</i>	0.25	1.93
<i>Batis maritima</i>	1.33	4.97
<i>Borrichia frutescens</i>	0.87	4.43
<i>Salicornia stricta</i> *	0.41	4.25
<i>Spartina spartinae</i> var. <i>glabra</i>	0.55	4.97
<i>Spartina patens</i>	0.12	3.91

* (Sin datos para la especie de Mandinga).

El pastoreo en los espartales es de poca importancia, ya que éstos sólo son apetecidos por el ganado al principio de la época de lluvias, después de las quemas, al aparecer los retoños de zacate.

Los espartales se desarrollan en estrecha relación con los manglares y la selva baja subperennifolia y, como se verá más adelante, existen una serie de factores ecológicos que determinan la aparición de uno u otro tipo de vegetación.

Al sur de la Laguna Larga se presenta una condición única en la zona, en la que una agrupación de *Spartina*, posiblemente *S. alterniflora*, se desarrolla al frente del manglar en suelos permanentemente inundados, asociada con *Ruppia maritima* (Fig. 7).

4) Selva baja subperennifolia

Este tipo de vegetación está actualmente bien representado, en forma de islotes de vegetación arbórea y arbustiva entre los espartales; sin embargo, es de suponer que anteriormente fue más extenso hacia el oeste del espartal mayor.

Está situada a un nivel ligeramente más alto que los espartales, lo que la salva de la inundación anual. Sus componentes son muy diversos y la dominancia de alguno de ellos varía, dependiendo de la zona; sin embargo, puede decirse que las especies de *Coccoloba* son bastante características, en la mayor parte de las áreas que contienen este tipo de vegetación.

Sus componentes florísticos principales son:

Acrocomia mexicana
Amerimnon brownii
Bumelia celastrina
Bursera simaruba
Capparis flexuosa

Casearia aculeata
Casearia guianensis
Coccoloba barbadensis
Coccoloba humboldtii
Condalia hookeri
Crataeva tapia
Elaeodendron xylocarpon
Enallagma latifolia
Entada polystachya
Erythroxylon areolatum
Gliricidia sepium
Guazuma ulmifolia
Jacquinia aurantiaca
Lonchocarpus luteomaculatus
Malva viscus arboreus
Pisonia aculeata
Pithecellobium lanceolatum
Randia laetevirens
Randia sp.
Sabal mexicana
Tournefortia bicolor
Tournefortia hirsutissima

Bromelia pinguin suele cubrir el suelo bajo esta vegetación, que con frecuencia es impenetrable por su densidad.

Su disposición con respecto a otros tipos de vegetación, indica una relación notable con espartales y manglares; ésta será tratada con detalle en páginas siguientes.

En pequeñas áreas al sur de la Laguna de Mandinga Grande, existen manchas de vegetación selvática baja, no relacionada con espartales, en las que además de algunas de las especies mencionadas, existen: *Daphnopsis americana*, *Enterolobium cyclocarpon*, *Cordia stenoclada*, *Erythrina herbacea*, *Acacia macracantha*, etcétera.

5) Selva baja perennifolia de *Pachira aquatica*

Según Miranda (1958) en el sureste

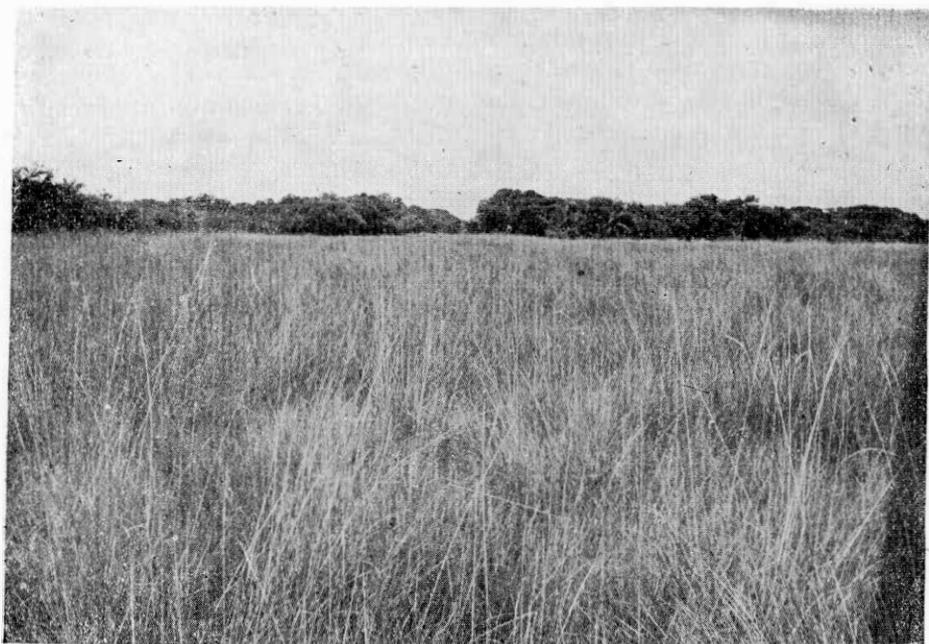


Fig. 5. Espartal al norte del Estero Couchal. Al fondo, manchas de selva baja subperennifolia.

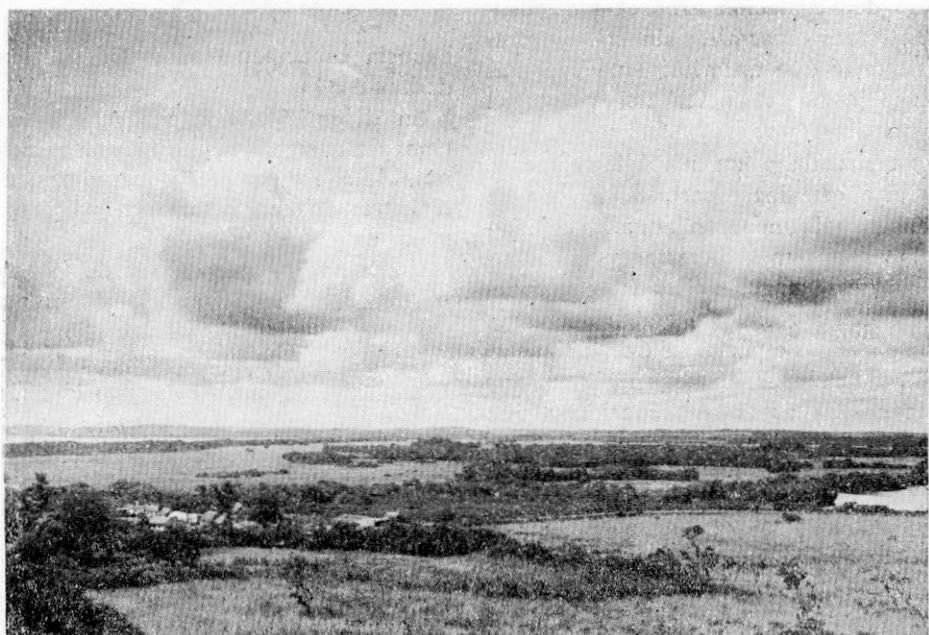


Fig. 6. Espartal situado al oeste del Estero de Mandinga; atrás del poblado de Mandinga en la fotografía. Las manchas de vegetación arbórea corresponden a manglares o selva baja subperennifolia.

de México son frecuentes las asociaciones de *Pachira aquatica*, en las orillas de pantanos, lagunas y ríos de corriente lenta, sobre suelos profundos, arcillosos de origen casi siempre aluvial en los que la parte inferior del tronco queda sumergida por temporadas largas. Lamb (1959) describe en Colombia una asociación en la que uno de sus integrantes principales es *Pachira aquatica*, que se desarrolla en relación con manglares, pero sólo en aquellas áreas inundables por agua fluvial y muy rara vez, por agua salobre.

En Mandinga la asociación que se ha llamado selva de *Pachira aquatica*, existe solamente en suelos inundables situados al oeste del sistema lagunar y en pequeñas zonas al sur de la Laguna de Mandinga Grande, frecuentemente asociada con manglares. Alcanza su máximo desarrollo al norte de la Laguna de Mandinga Chica (Fig. 8), en la que ha sido parcialmente talada. Su altura media es de 8 a 10 m; en ella pueden encontrarse individuos aislados de *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* de más de 15 m de altura.

Sus componentes florísticos principales son:

Acacia cornigera
Acrostichum aureum
Amerimnon brownii
Annona glabra
Avicennia germinans
Clerodendrum ligustrinum
Dalbergia ecastophila
Diospyros digyna
Ficus insipida
Hibiscus tiliaceus
Laguncularia racemosa
Machaerium sp.
Pachira aquatica
Piper nitidum
Pithecellobium erythrocarpum
Pithecellobium disciferum
Randia aculeata

Rhabdaenia biflora
Rhizophora mangle
Sapium nitidum

La distribución de estas especies no es homogénea; al norte de la Laguna de Mandinga Chica predomina *Pachira aquatica*, *Annona glabra* y especies de manglares; en el Estero de Mandinga existe un borde *P. aquatica*, *Clerodendrum ligustrinum* y *Amerimnon brownii* como especies principales; *Diospyros digyna* se encuentra sólo ocasionalmente e *Hibiscus tiliaceus* es más abundante en el Estero Conchal.

En los bordes de esta vegetación y como transición hacia la vegetación de los médanos existen plantas como *Enallagma latifolia*, *Flampea rovirosae*, *Bambusa sp.*, *Aphetandra deppeana*, *Ardisia compressa*, *Faramca occidentalis*, *Sabal mexicana* y otras.

Como se verá más adelante, la aparición de la selva de *Pachira aquatica* parece estar determinada por un fenómeno de infiltración de agua a través de los médanos.

6) Manglares

La vegetación de manglar es característica de las áreas costeras de las zonas tropicales y subtropicales. Ocupa los bajos inundables por la marea de playas, lagunas costeras y estuarios. Sin embargo, en ocasiones, pueden encontrarse especies constituyentes de manglares a considerable distancia del mar, como sucede en la Laguna de Chichancanab, Yuc., de la que Miranda (1958), ha reportado *Avicennia germinans* y *Conocarpus erecta*.

Los manglares, según Steers (1958) (en Zenkovich, 1967), son análogos a los pantanos de marea de las zonas templadas, en lo que se refiere al hábitat que ocupan.



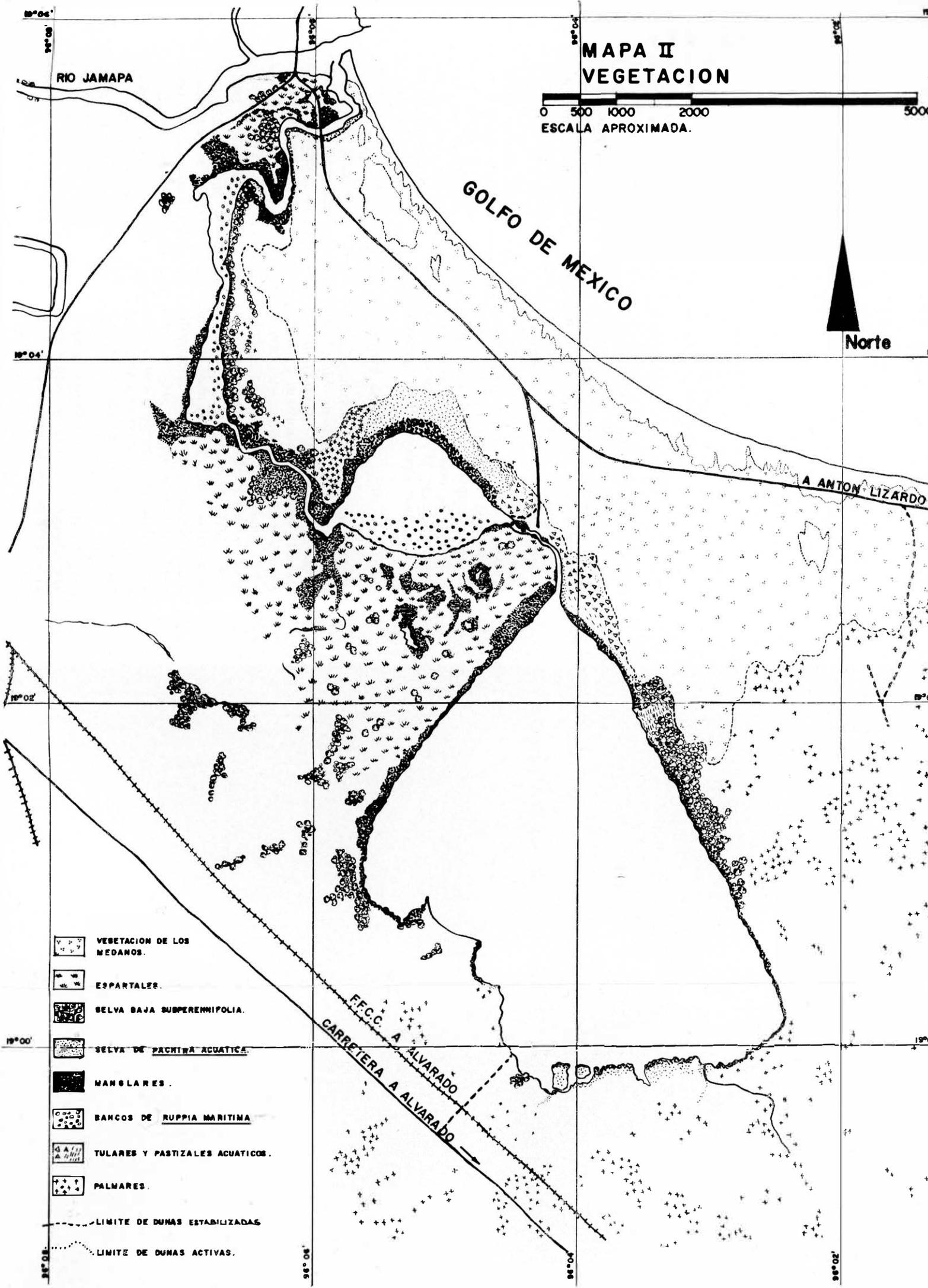
Fig. 7. Agrupación de *Spartina* frente a un manglar al sur de la Laguna Larga.



Fig. 8. Selva de *Pachira aquatica* situada al norte de la Laguna de Mandinga Chica, vista desde los médanos.

MAPA II VEGETACION

0 500 1000 2000 5000
ESCALA APROXIMADA.



-  VEGETACION DE LOS MEDANOS.
-  ESPARTALES.
-  SELVA BAJA SUBPERENNIFOLIA.
-  SELVA DE PACHIRA ACUATICA.
-  MANGLARES.
-  BANCOS DE RUPPIA MARITIMA.
-  TULARES Y PASTIZALES ACUATICOS.
-  PALMARES.
-  LIMITE DE DUNAS ESTABILIZADAS
-  LIMITE DE DUNAS ACTIVAS.

La distribución mundial de los manglares es de gran interés fitogeográfico. En India, el sureste de Asia y el Archipiélago Malayo se encuentran los manglares más complejos y ricos en especies. Según Schimper (1898), los manglares en esta zona llegan a tener más de 25 integrantes primarios. Hou (1960) basándose en su estudio de la distribución de *Rhizophora*, considera a las costas del Pacífico Oriental, como el centro de origen y dispersión de los integrantes de este género; posiblemente esto pueda generalizarse a la familia Rhizophoraceae, ya que de los 17 géneros que contiene, 14 solamente existen en el viejo mundo, principalmente en el sur y sureste de Asia y lo mismo puede decirse de su familia afín, Sonneratiaceae, de la que no existen representantes en América.

En la costa occidental de África el número de especies constituyentes de manglares se reduce a 4, según Savory (1953); éstas son *Rhizophora racemosa*, *Rhizophora harrisonii*, *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*.

En América, el noreste de Sudamérica y las Antillas son las áreas con manglares más ricos en especies. Stearn (1958) menciona a *Rhizophora mangle*, *R. harrisonii*, *R. racemosa*, *Avicennia germinans*, *A. shaverana*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erecta*.

De acuerdo con la información recopilada por Graham (1964), en el sureste de Estados Unidos de América sólo existen cuatro especies de *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erecta* que al parecer, también son las únicas que existen en México, pues según los datos reunidos por Sánchez (1963) y otros trabajos mencionados anteriormente, sólo estas cuatro especies han sido reportadas.

En Mandinga se desconoce *Conocarpus erecta*, a pesar de que la especie ha

sido observada y colectada en muchas otras zonas del Estado de Veracruz.

Troll y Dragendorff (1931) consideran que tres factores importantes operan en el hábitat del manglar: contenido de agua, de sales y de oxígeno en el suelo. Estos factores limitan el número de especies que pueblan los manglares, existiendo sólo aquellas adaptadas a ellos y, son condicionantes de la aparición de las características fisiológicas especiales de los mangles.

Contenido de agua en el suelo

Este factor es de mucha importancia; los estudios de Walter y Steiner (1936) en África y Chapman (1939) en Jamaica, indican que el porcentaje mínimo de humedad en el suelo de los manglares es alrededor del 80%. Sin embargo, el último autor indica que los mangles pueden sobrevivir en zonas situadas sobre el nivel más alto de la marea, en condiciones de cierta sequedad. La especie que resiste mayor sequedad es *Conocarpus erecta* y la que resiste menos sequedad es *Rhizophora mangle*.

Salinidad del suelo

La condición halofítica de los manglares ha sido recalcada por muchos autores; sin embargo, Davis (1910), Winkler (1931) y muchos otros autores han informado de casos de manglares desarrollándose en agua completamente dulce. Los experimentos de Stern y Voigt (1959), con plántulas de *Rhizophora mangle* indican que el desarrollo es posible desde concentraciones salinas similares al agua de mar, o mayores, hasta condiciones completamente dulceacuícolas, aunque el punto óptimo se encuentre en concentraciones de sal más bien altas.

En la siguiente tabla tomada de Chapman (1939), se indica aproximadamente la tolerancia a la salinidad de algunos manglares.

Tolerancia Estrecha		Tolerancia Amplia	
Concentración óptima baja:	Concentración óptima alta:	Concentración óptima baja:	Concentración óptima alta:
<i>Rhizophora conjugata</i>	<i>Rhizophora mucronata</i>	<i>Laguncularia racemosa</i>	<i>Rhizophora mangle</i>
		<i>Conocarpus erecta</i>	<i>Avicennia officinalis</i>
			<i>Avicennia germinans</i>

Los estudios de balance salino en mangles realizados por Scholander *et al.* (1962), demostraron que algunas especies de mangles capacitadas para eliminar grandes cantidades de NaCl por las hojas, como *Avicennia*, tienen una concentración salina de hasta de 0.5% en la savia xilémica, valor que excede 10 veces al de las especies incapaces de secretar sal, como *Rhizophora* y en 100 veces a las no halófitas.

De todo esto se deduce que los mangles americanos pueden considerarse como euhalófitos, o sea, que obtienen su óptimo desarrollo en suelos con más de 0.5% de NaCl.

Contenido de oxígeno en el suelo

El contenido de oxígeno en el suelo de los manglares varía de acuerdo con su porosidad y esta característica varía en función directa con la textura: sin embargo, la concentración tiende a ser baja, debido a la elevada humedad.

Los experimentos de Scholander *et al.* (1955) demostraron la importancia que tienen para la respiración del sistema radical, las raíces aéreas de *Rhizophora* y los pneumatóforos de *Avicennia*. Chapman (1939) al estudiar estos pneumatóforos encontró que existe una estrecha relación entre el aspecto del pneumatóforo y la cantidad de oxígeno disponible en el suelo. Los pneumatóforos rugosos son característicos de los mangles que viven en suelos muy pobres en oxígeno (Fig. 9).

En la siguiente tabla se muestra la relación entre el grado de exposición del pneumatóforo a la atmósfera y la textura del suelo, en *Avicennia germinans*. (Según Chapman, 1939.)

	Piedras sueltas de coral	Turba	Fango	Arena
Porción expuesta	100%	75%	50%	25%
Porción en tierra	0%	25%	50%	75%

La escasez de oxígeno en el suelo se acentúa en los fangos fibrosos que se forman en las comunidades de *Rhizophora*, debido a la intensa oxidación sulfurosa que en ellos se produce. Las observaciones de Hart (1959), en África, indican concentraciones de azufre oxidable hasta de 17 mg/gr en suelos de manglar.

Cuando alguno de los tres factores mencionados deja de actuar en forma significativa, o sea, que pierde su carácter de factor limitante para otras especies de plantas, éstas llegan a invadir el manglar y pueden suscitarse cambios importantes en la estructura de la vegetación.

En Mandinga los manglares más típicos bordean la orilla occidental de todo el sistema lagunar; están compuestos por tres especies de mangles; un borde de *Rhizophora mangle* y una plataforma más o menos amplia cubierta por



Fig. 9. Pneumatóforos de *Avicennia germinans*.

Avicennia germinans y *Laguncularia racemosa*, esta última mucho menos abundante. Su altura varía por lo general, entre 3 y 8 m aunque existen áreas en las que el desarrollo es menor.

La cantidad de especies asociadas va aumentando en relación a la distancia del mar, pues en los manglares del Estero Conchal sólo se encuentran los tres tipos de mangles, en el Estero Horcones aparece en abundancia *Rhabdaenia biflora*, como trepadora y en el estrato herbáceo, *Batis maritima*. A lo largo de los manglares de la Laguna de Mandinga Grande pueden encontrarse también *Lycium carolinianum*, *Spartina spartinae* y *Nymphaea ampla* en el interior de los manglares (Fig. 10).

Los manglares de la orilla oriental del sistema están compuestos por las mismas especies, pero con frecuencia se asocian con *Pachira aquatica* y otras especies constituyendo la ya descrita selva de *P. aquatica*.

La fructificación de los mangles en

Mandinga es simultánea y se presenta entre los meses de agosto y octubre. *Rizophora mangle* continúa fructificando en menor escala durante todo el año. La época de fructificación coincide con el nivel más alto del agua, que es la época más favorable para la diseminación.

7) Vegetación acuática

De acuerdo con Fasset (1940), una planta acuática puede definirse como aquella que en condiciones normales germina y crece por lo menos con su base, dentro del agua y es lo suficientemente grande para verse a simple vista. Como esta definición puede prestarse a confusión, puede completarse con la de Muenscher (1944), que las define como aquellas especies que normalmente se encuentran en agua y deben crecer, por lo menos durante una parte de su ciclo vital en agua, completamente sumergidas o emergentes.

Según su forma de vida y siguiendo la clasificación adoptada por Sculthorpe (1967), las plantas acuáticas vasculares de Mandinga pueden agruparse como sigue:

A) Hidrófitas unidas al substrato

1. Hidrófitas emergentes: *Crinum erubescens*, *Echinochloa polystachya*, *Eleocharis elegans*, *Eleocharis mutata*, *Limnocharis flava*, *Pontederia sagittata*, *Sagittaria lancifolia*, *Typha domingensis*.

2. Hidrófitas de hojas flotantes: *Nymphaea ampla*, *Nymphaea blanda*, *Nymphaea sp.*

3. Hidrófitas sumergidas: *Cabomba sp.*, *Ceratophyllum demersum*, *Najas guadalupensis*, *Ruppia maritima*.

B) Hidrófitas Libres Flotantes: *Pistia stratiotes*

Se colectó también *Bacopa monieri*, tanto sobre suelos húmedos como sumergida.

Estas plantas acuáticas pueden encontrarse en diversos ambientes dentro de las lagunas. En el suelo inundado de las selvas de *Pachira aquatica* y en manglares al norte de la Laguna de Mandinga Chica existen *Ceratophyllum demersum*, *Crinum erubescens*, *Cabomba sp.*, *Limnocharis flava*, *Sagittaria lancifolia* y sobre todo *Pontederia sagittata* que es muy abundante y alcanza un gran desarrollo. En las áreas taladas de esta misma zona se cultiva *Echinochloa polystachya* (Fig. 11). Entre estos pastizales pueden encontrarse todas las especies ya mencionadas y además *Eleocharis mutata*, *Eleocharis elegans*, *Nymphaea ampla*, *Pistia stratiotes* y *Typha domingensis*.

En los manglares de la Laguna de Mandinga Grande existe *Nymphaea ampla*.

En la orilla colindante con los médanos del Estero Conchal pueden encontrarse bancos cubiertos por *Crinum erubescens*.



Fig. 10. Raíces aéreas de *Rhizophora mangle* con múltiples bromeliáceas epifitas,



Fig. 11. Pastizal de *Echinochloa polystachya* creciendo en terrenos de selva de *Pachira aquatica*. Los árboles aislados son de *Avicennia germinans*.



Fig. 12. Tular situado al este de Laguna de Mandinga Grande

Typha dominguensis forma tulares de extensión reducida en la orilla sur y oriente de la Laguna de Mandinga Grande y al norte de la Laguna de Mandinga Chica (Fig. 12).

En las aguas más claras y poco profundas de la Laguna de Mandinga Chica y la Laguna Larga se desarrolla *Ruppia maritima*, formando bancos muy amplios conocidos como "ceibadales". Esta planta es característica de las aguas salobres y tiene una amplia distribución.

Indudablemente la salinidad ejerce una influencia notable en la distribución de las especies acuáticas dentro del sistema lagunar; existiendo una relación directa entre el número de especies y la salinidad; a menor salinidad corresponden un mayor número de especies.

La mayoría de las especies colectadas son características de agua dulce, como *Pontederia sagittata*, *Pistia stratiotes*, *Typha dominguensis*, *Limnocharis flava*, *Ceratophyllum demersum*, etcétera. Otras toleran cierta salinidad como *Nymphaea ampla*.

En las lagunetas permanentes que existen entre los médanos, se desarrollan *Bacopa monieri*, *Najas guadalupensis*, *Nymphaea sp.* y *Typha dominguensis* (Fig. 13).

8) Asociaciones de halófitas

Éstas cubren extensiones muy reducidas, situadas en áreas perturbadas de manglares de *Avicennia germinans*, localizadas principalmente al norte del Esteró Conchal. Los suelos de estas zonas son arenosos (Fig. 14).

Las especies principales son *Batis maritima*, *Salicornia perennis*, *Sesuvium portulacastrum* y en ocasiones existe también *Lycium carolinianum* y más raramente *Borrchia frutescens*.

9) Palmares

Al sur y al este de la Laguna de Mandinga Grande, fuera de la zona de médanos, existen amplios palmares de *Sabal mexicana* que en algunos lugares bordean la laguna por la parte sur.

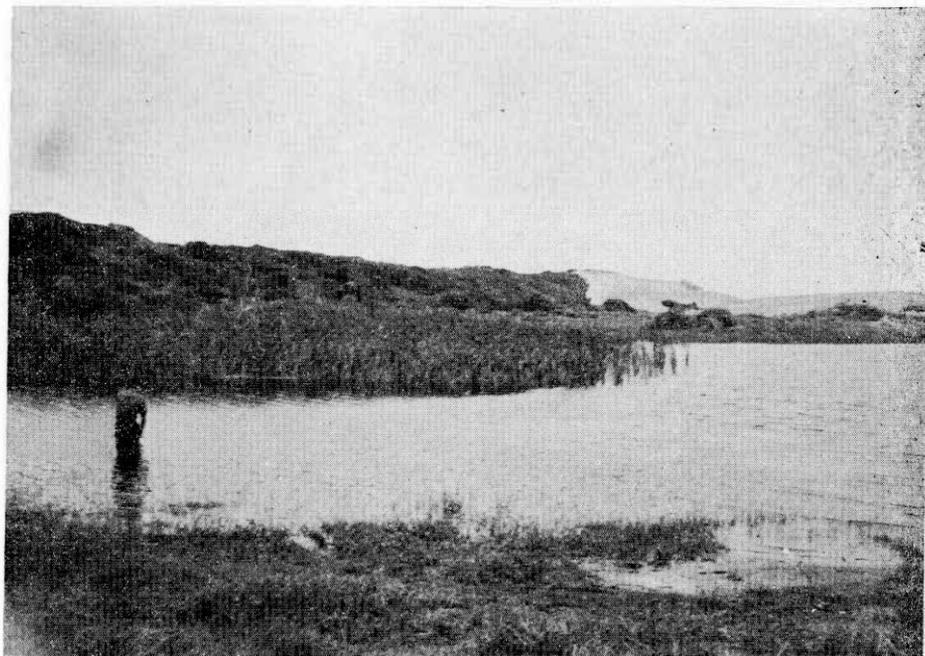


Fig. 13. Laguneta de los médanos, cerca de Anton Lizaraso.

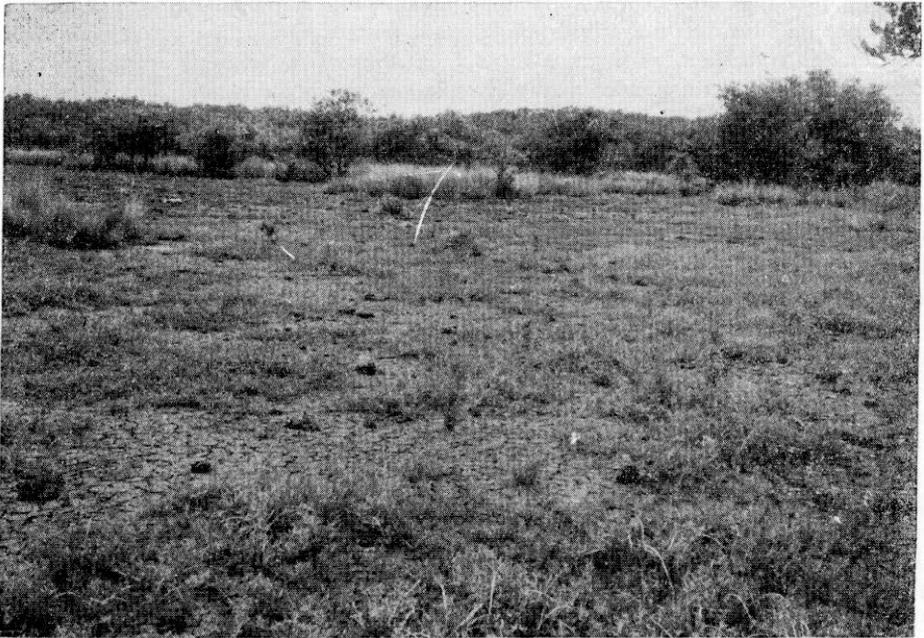


Fig. 14. Área cubierta de plantas holófitas, rodeada de un manglar de *Avicennia*.

Estos palmares en su mayor parte constituyen zonas de pastoreo, lo que hace pensar que su existencia haya sido favorecida por el hombre, pues según

Miranda y Hernández (1963) "Con frecuencia la dominancia de *Sabal mexicana* indica perturbación humana y uso de fuego."

DISCUSIÓN SOBRE LOS FACTORES ECOLÓGICOS QUE DETERMINAN LA ZONACIÓN

La zonación o disposición de los componentes de la vegetación asociada al sistema lagunar en Mandinga, parece estar determinada principalmente por factores ambientales tales como nivel de agua, humedad, salinidad e indirectamente por el contenido de oxígeno en el suelo y la iluminación. Esto se deduce de las observaciones y mediciones realizadas en estaciones escogidas del sistema lagunar, datos que fueron completados con observaciones en otros sitios.

Para su mejor comprensión se han dividido las diversas formas de zonación en: zonación dentro del manglar, zona-

ción entre manglares —espartales— selva baja subperennifolia y zonación entre manglares — selva de *Pachira aquatica*.

1. Zonación dentro del manglar

Los manglares de Mandinga son muy homogéneos en lo que se refiere a la posición que ocupan sus integrantes. *Rhizophora* ocupa el borde exterior, *Avicennia* y *Laguncularia* crecen en el interior del manglar, aunque también existen individuos aislados de *Rhizophora* en esta zona.

El borde del manglar de *Rhizophora* suele ser más angosto en los esteros que

en las lagunas. En los esteros tiene generalmente de uno a tres individuos de ancho, en tanto que en las lagunas llega a tener hasta seis. Esto se debe a que en los manglares de las lagunas el desnivel de las orillas es más gradual que en los esteros, por lo que el área del hábitat principal de *Rhizophora* es mayor (Fig. 15).

Las diferencias entre el área en que domina *Rhizophora* y en la que domina *Avicennia* estriban en que la profundidad del agua es mayor en la primera. Además el suelo es más blando y el efecto del oleaje o de otros factores relacionados con el cuerpo acuático vecino al manglar, se manifiestan con más intensidad en el borde de *Rhizophora* que en la plataforma poblada por *Avicennia* (Fig. 16).

En la siguiente tabla tomada de Davis (1940) se señala la altura que alcanza el agua en las diversas zonas del manglar en Florida.

Comunidad	Altura de la superficie del agua (en pulgadas) sobre el suelo del manglar	Promedio de profundidad de la tabla de agua
<i>Rhizophora pionera</i>	16	—
Agrupación natural de <i>Rhizophora</i>	10	—
Asociación de <i>Avicennia</i>	6	—
Zona de transición de <i>Conocarpus</i>	—	4

En Mandinga el borde de *Rhizophora* puede encontrarse desde suelos permanentemente inundados hasta de 50 cm de profundidad, hasta suelos periódicamente inundables en los que se establecen *Avicennia* y *Laguncularia*, siendo dominante la primera en las áreas poco perturbadas.

Rhizophora ocupa el borde exterior del manglar por tener adaptaciones más

adecuadas que *Avicennia* y *Laguncularia* para desarrollarse en las condiciones predominantes en esta zona. Estas adaptaciones consisten en: a) su sistema de respiración radical; b) su forma de crecimiento y c) las características de sus plántulas, con respecto a las otras especies.

Los trabajos de Scholander *et al.* (1955) probaron que al cubrir los pneumatóforos y las raíces aéreas de *Avicennia* y *Rhizophora* con grasa, el contenido de oxígeno en las raíces disminuye gradualmente hasta desaparecer en tanto que el bióxido de carbono aumenta, lo que significa que estos órganos son esenciales para la respiración de las raíces. Las raíces aéreas de *Rhizophora* son esencialmente diferentes de los pneumatóforos de *Avicennia*, ya que son de origen adventicio y toman el lugar de la raíz primaria que se desarrolla poco. En cambio, los pneumatóforos son formaciones de las raíces, originadas a partir de la raíz primaria y no miden más de 25 cm. Los pneumatóforos de *Laguncularia* son bastante más pequeños. Las raíces aéreas de *Rhizophora* por ser mucho más largas tienen una superficie de captación de aire considerablemente mayor. Esta diferencia hace que cuando el nivel del agua es superior a 25 cm los pneumatóforos quedan totalmente cubiertos impidiéndose el intercambio gaseoso, no así las raíces de *Rhizophora* que pueden mantener intercambio gaseoso aun cuando el nivel del agua sea mucho más alto.

La forma de crecimiento de *Rhizophora* es muy característica, pues al formar raíces adventicias cubre una superficie mayor y puede crecer hacia lugares más profundos. Esto es considerado por Davis (1940) como un factor muy importante que "le permite su posición de pionera".

En Mandinga, *Rhizophora* se desarrolla frecuentemente sobre suelos extraordinariamente blandos, principalmente

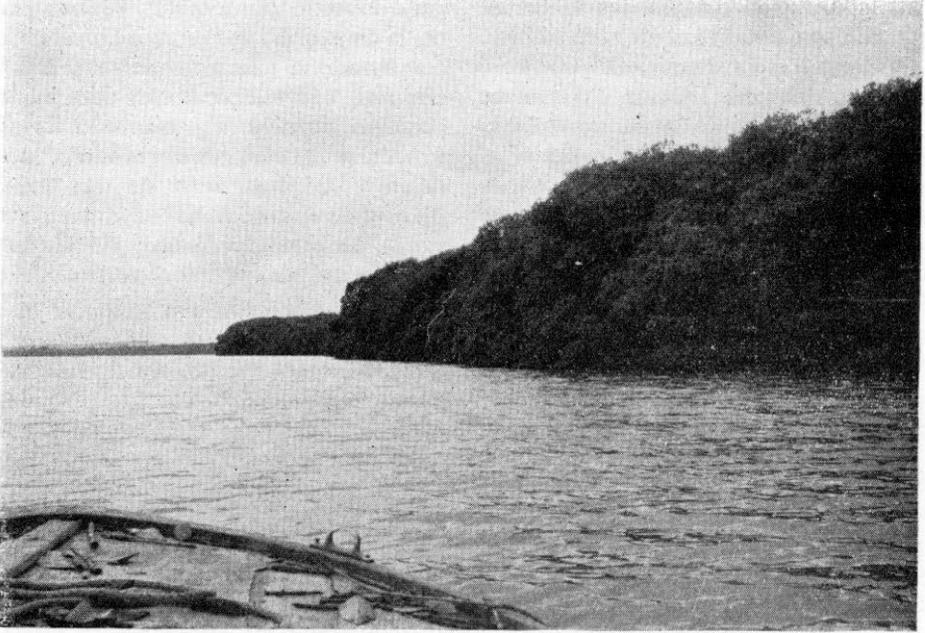


Fig. 15. Borde de *Rhizophora mangle* en la Laguna de Mandinga Grande

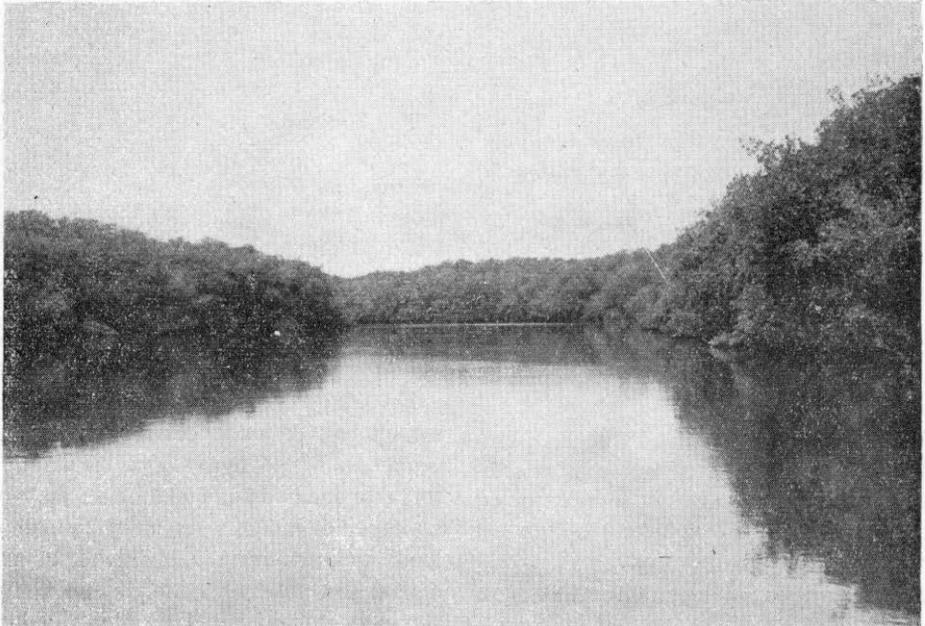


Fig. 16. Manglares en el Estero Horcones.

en las lagunas; en cambio, los suelos de *Avicennia* son notablemente más sólidos. La forma de crecimiento de *Rhizophora* puede permitir una fijación más fuerte en suelos muy blandos en tanto que la forma de crecimiento de las otras especies es menos favorable en esas condiciones, sobre todo si se tiene en cuenta que el sistema radical de los mangles se desarrolla muy superficialmente.

La fisiología de las plántulas de los mangles difiere notablemente de unas especies a otras, variando, en consecuencia, su capacidad de desarrollo en las condiciones que pueden presentarse en un manglar. Las observaciones y experimentos de Davis (1940) en Florida aclararon algunas de las limitaciones que las plántulas pueden encontrar para su desarrollo. De sus observaciones concluye: 1° Las plántulas de *Rhizophora* nunca se establecen en suelos con un promedio de sumersión de más de 60 cm, sin embargo, pueden tolerar sumersión constante durante un año a poca profundidad, pero no sobreviven a sumersiones de más de 15 cm sobre la plántula. 2° Las plántulas de *Avicennia* de 5 cm de altura resisten una pequeña sumersión continua, pero las plántulas que tienen ya de cuatro a seis hojas, dejan de desarrollarse si se les somete a sumersiones muy frecuentes; las plántulas de *Laguncularia* resisten frecuentemente una pequeña sumersión. Debe tenerse en cuenta que las plántulas de *Rhizophora* pueden tener hasta más de 30 cm de largo al desprenderse del fruto; las de *Avicennia* miden alrededor de 5 cm y las de *Laguncularia* son aún más pequeñas.

De lo anterior se deduce que las plántulas de *Rhizophora* tienen más posibilidades de desarrollarse exitosamente en las condiciones predominantes en el borde exterior del manglar.

En Mandinga es frecuente una gran cantidad de plántulas de *Rhizophora* en desarrollo alrededor de individuos adul-

tos del borde del manglar. Probablemente la mayoría de estas plántulas han comenzado su crecimiento en forma horizontal, curvándose hasta adoptar una posición vertical, tal como lo describe Lawrence (1949). Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que muchas plántulas pudieran haber quedado clavadas al caer del árbol, iniciando su crecimiento en posición vertical.

Hacia el interior del manglar el número de plántulas de *Rhizophora* disminuye notablemente, sin duda a causa de los obstáculos físicos que impiden a las plántulas el ser transportadas por el agua al interior.

Como ha sido destacado por diversos autores, entre otros Carter (1959) y Thom (1967) un cambio en el comportamiento de la masa de agua vecino al manglar puede alterar la fisonomía original de éste. En caso de iniciarse un proceso de erosión de las orillas, puede desaparecer gradualmente el borde original de *Rhizophora* y si este proceso es demasiado intenso puede llegar incluso a destruir el resto del manglar. Cuando cesa el proceso erosionante, *Rhizophora* puede volver a establecerse normalmente.

En Mandinga puede observarse un inicio de proceso erosivo en algunos puntos de la orilla norte del Estero Conchal. El borde de *Rhizophora* ha sufrido ya algunos daños que consisten en la destrucción o desenraizamiento de las raíces aéreas frontales de las plantas. De continuar este proceso el borde de *Rhizophora* puede desaparecer totalmente.

En algunas orillas no pobladas por manglares, como la orilla sur de la Laguna de Mandinga Chica, pueden observarse individuos aislados de las diversas especies de mangles, entre las que con frecuencia domina *Laguncularia*. Estas orillas son generalmente de suelo firme, están al mismo nivel medio que la superficie del agua y en muchos casos pue-

den acusar efectos de oleaje causado por el viento.

Las diversas actividades humanas pueden alterar considerablemente, la fisonomía de un manglar. En las proximidades del poblado de Mandinga existen algunas áreas muy perturbadas, en proceso de repoblación, casi exclusivamente por individuos de *Laguncularia* lo que permite suponer que esta especie en ciertas condiciones puede ser favorecida secundariamente (Fig. 17).

cia de pocas pulgadas en el nivel medio de la tabla de agua bajo la superficie, tiene un marcado efecto sobre la vegetación adyacente al manglar". Algo similar se observa en Mandinga.

La diferencia fundamental entre manglares y espatales parece ser un pequeño desnivel topográfico, aunque también difiere la textura del suelo, probablemente a causa de la notable acumulación de materia orgánica dentro del manglar.

La tabla de agua en el espartal se en-



Fig. 17. Manglar de *Laguncularia* cercano al poblado de Mandinga.

2) Zonación entre manglares —espatales— selva baja subperennifolia

La zonación entre estas tres comunidades puede explicarse en función de humedad y salinidad. El factor humedad depende de la topografía, o sea, de la altura del suelo con respecto al nivel medio del agua. Esto a su vez determina la profundidad media de la tabla de agua. Davis (1940) afirma "una diferen-

cuenta a más de 40 cm de profundidad, por lo que el fenómeno de capilaridad a través del mismo no es suficientemente fuerte como para mantener húmeda su superficie y en consecuencia, durante la época de sequía, la superficie del suelo en el espartal es notablemente seca, lo que es un factor limitante para el desarrollo de manglares; más aún, si se tiene en cuenta que la especie más resistente a la sequedad, *Conocarpus erecta*, no existe en Mandinga.

Algunas de las especies que pueblan el espartal se secan en la época de sequía, reverdeciendo durante la temporada de lluvias; esto es índice de las condiciones que privan en estas áreas.

Los factores limitantes que impiden la invasión de las especies del espartal al manglar pueden ser: iluminación (que es muy pobre en los manglares densos), excesiva humedad y escaso contenido de oxígeno en el suelo. Sin embargo, deben realizarse estudios más profundos al respecto, ya que existen áreas al norte del Estero Conchal en las que el manglar de *Avicennia* es muy bajo y esparcido, y el suelo no acusa excesiva escasez de oxígeno, a pesar de lo cual, no existen individuos propios del espartal dentro del manglar; en tanto que en un manglar algo más denso y pobre en oxígeno en el suelo, situado al oeste de la Laguna de Mandinga Grande, es abundante *Spartina spartinae*.

La salinidad en los suelos de manglares y espartales es superior al 0.5%; en cambio en las áreas de la selva baja subperennifolia es muy inferior a esa cifra. Por lo tanto la salinidad parece ser el factor que determina la aparición de esta selva, que, por lo general, se encuentra en suelos situados a un nivel ligeramente superior al espartal. Esto facilita el lavado de las sales del suelo, permitiendo el crecimiento de especies no halófitas.

3) Zonación entre manglares-selva de *Pachira aquatica*

Esta zonación parece determinada exclusivamente por la salinidad, pues sólo se presenta en las orillas orientadas hacia los médanos, a través de los cuales se produce una considerable infiltración de agua dulce, que al aflorar en las áreas colindantes con el sistema lagunar, lava las sales del suelo, permitiendo al

establecimiento de las especies no halófitas que forman la selva de *Pachira*.

En la zona situada al norte de la Laguna de Mandinga Chica, se desarrolla un manglar denso y alto frente a la selva de *Pachira*, ocupando la franja en que la marea tiene influencia; hacia el interior de este manglar se observa una fuerte invasión de plantas jóvenes de *Pachira*, lo que es probable conduzca a su ulterior substitución. En esta misma área pueden encontrarse individuos muy viejos de *Avicennia* y *Laguncularia* dentro de la selva de *Pachira*; esto puede indicar una pérdida gradual de sales bastante reciente en esos suelos, que antes estaban poblados por manglares.

La humedad de los suelos de la selva de *Pachira* es muy elevada todo el año y considerable la cantidad de materia orgánica, pues la capa superficial está formada casi exclusivamente por detritos vegetales.

En algunas zonas del Estero Conchal los médanos llegan hasta la orilla del agua y, con frecuencia, existen apompos (*Pachira aquatica*) o especies propias de la selva de *Pachira* que se desarrollan ligeramente sobre el nivel del agua, en la ladera o base de los médanos. Estas situaciones pueden interpretarse como que la infiltración de agua dulce a través de los médanos contrarresta la infiltración de agua salada proveniente del estero, lo que permite el desarrollo de estas plantas.

En la parte sureste del Estero de Mandinga la selva de *Pachira* crece hasta la orilla del agua. En este estero no se producen cambios de marea y el agua proveniente de la infiltración desplaza al agua salada del estero.

4) Descripción de las estaciones

Las cinco estaciones seleccionadas como puntos de estudio de las causas de la zonación de la vegetación relacionada con el sistema lagunar, se encuentran en

áreas cuya vegetación se ha conservado sin mucha alteración.

La estación I (Lám. 1) está situada al norte del Estero Conchal; puede considerarse representativa de las características de esa zona.

Las causas del reducido tamaño de los mangles en esa área no han sido determinadas con precisión; sin embargo, se supone que está relacionado con la textura arenosa del suelo y la salinidad elevada de la época de sequía (Fig. 18).

glar en cuyo borde es dominante *Rhizophora*.

La estación III (Lám. 3), se encuentra al norte de la Laguna de Mandinga Chica, donde la zonación entre el mangle y la selva de *Pachira* se manifiesta en forma más clara y el segundo tipo de vegetación se desarrolla con más exuberancia.

La estación IV (Lám. 4), es representativa de una pequeña porción de la vegetación que domina la orilla orien-

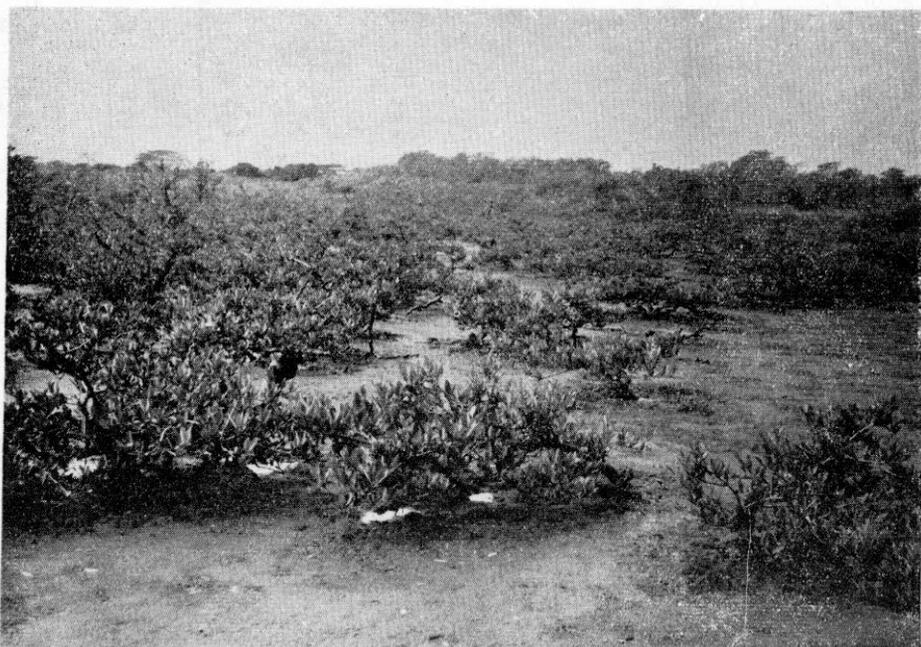


Fig. 18. Manglar de *Avicennia* extraordinariamente achaparrado al norte del Estero Conchal.

La estación II (Lám. 2), está situada en la orilla y al sur del Estero Horcones, precisamente en el punto donde se une a la Laguna de Mandinga Chica. Uno de sus rasgos más interesantes es la pequeña corriente que atraviesa el man-

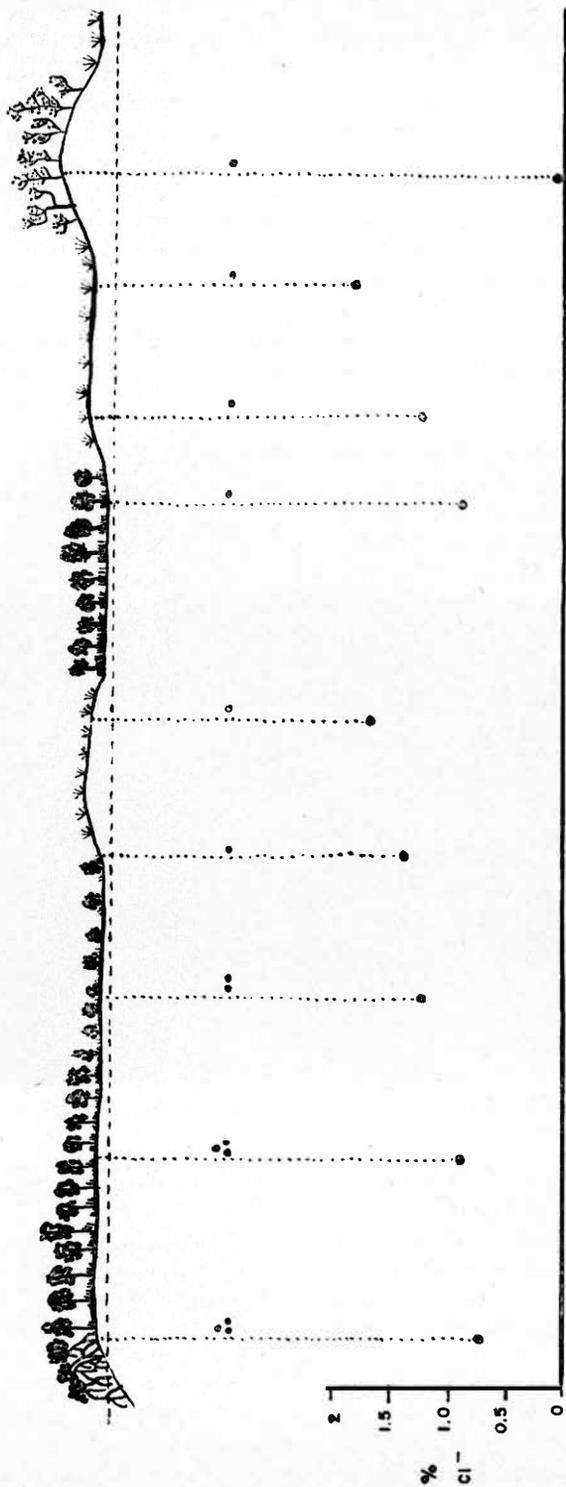
tal de la parte sur del Estero de Mandinga.

La estación V (Lám. 5), está situada en la orilla occidental de la Laguna de Mandinga Grande y representa a los manglares de esa parte del sistema.

ESTACION I

CONTENIDO DE OXIGENO EN EL SUELO

- MUY ESCASO
- ESCASO
- NORMAL



E S C A L A S

8 MTS.

VERTICAL

HORIZONTAL

20 MTS.

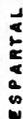
DE LA VEGETACION



RHIZOPHORA MANGLE SELVA B. SUBPERENNIFOLIA

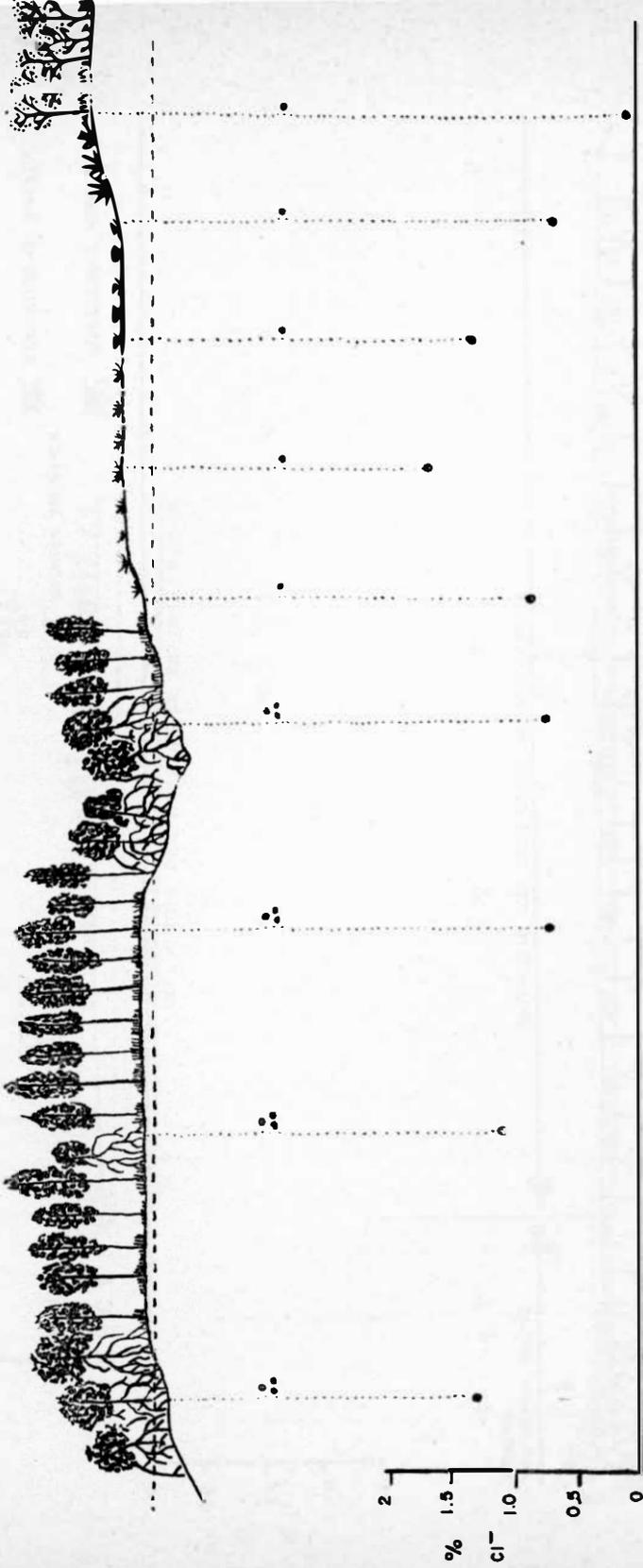


AVICENNIA GERMINANS



ESPARTAL

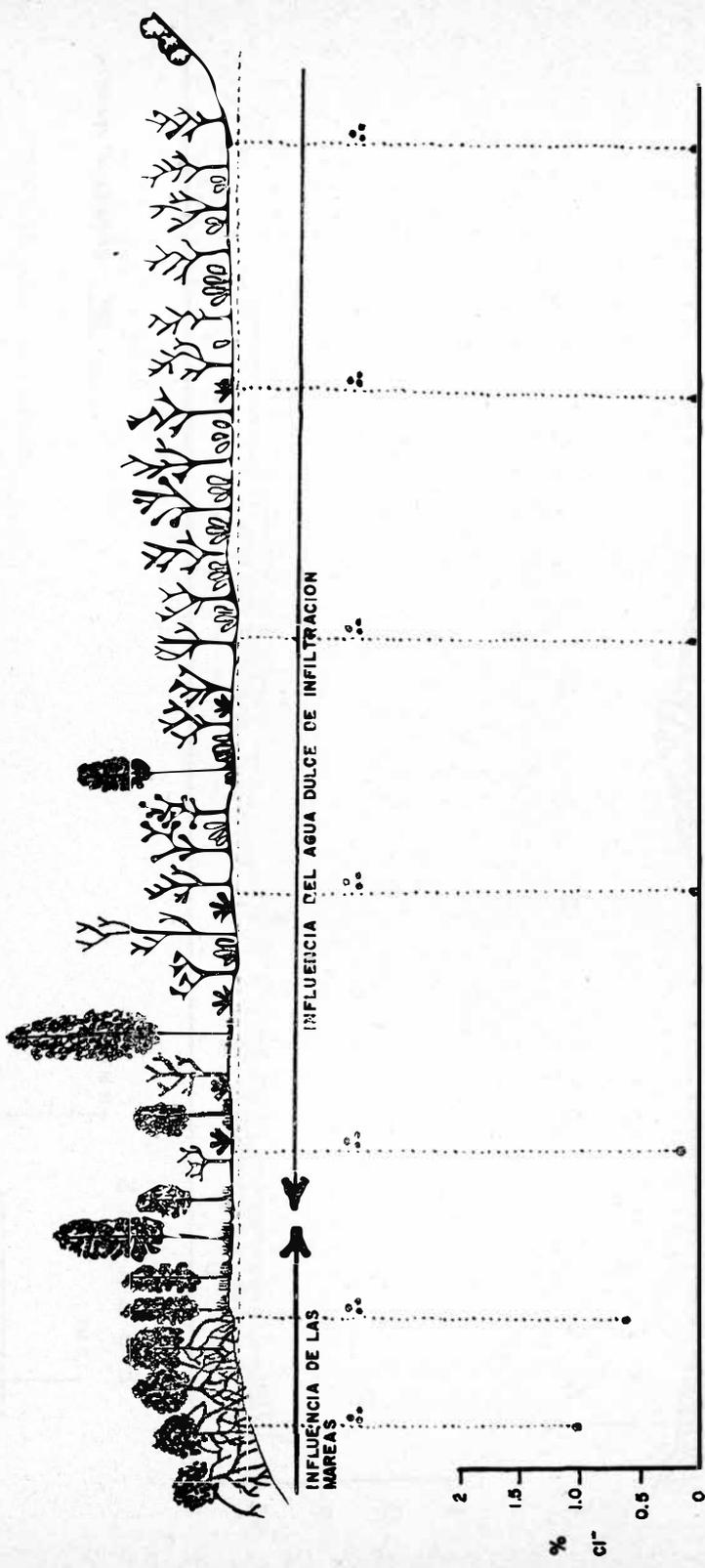
ESTACION II



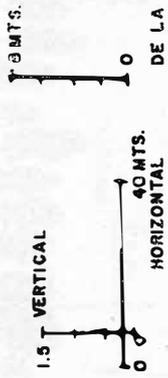
ESCALAS
1.5 MT.
40 MT.
6 MT.
0

BROMELIA PINGUIN

ESTACION III

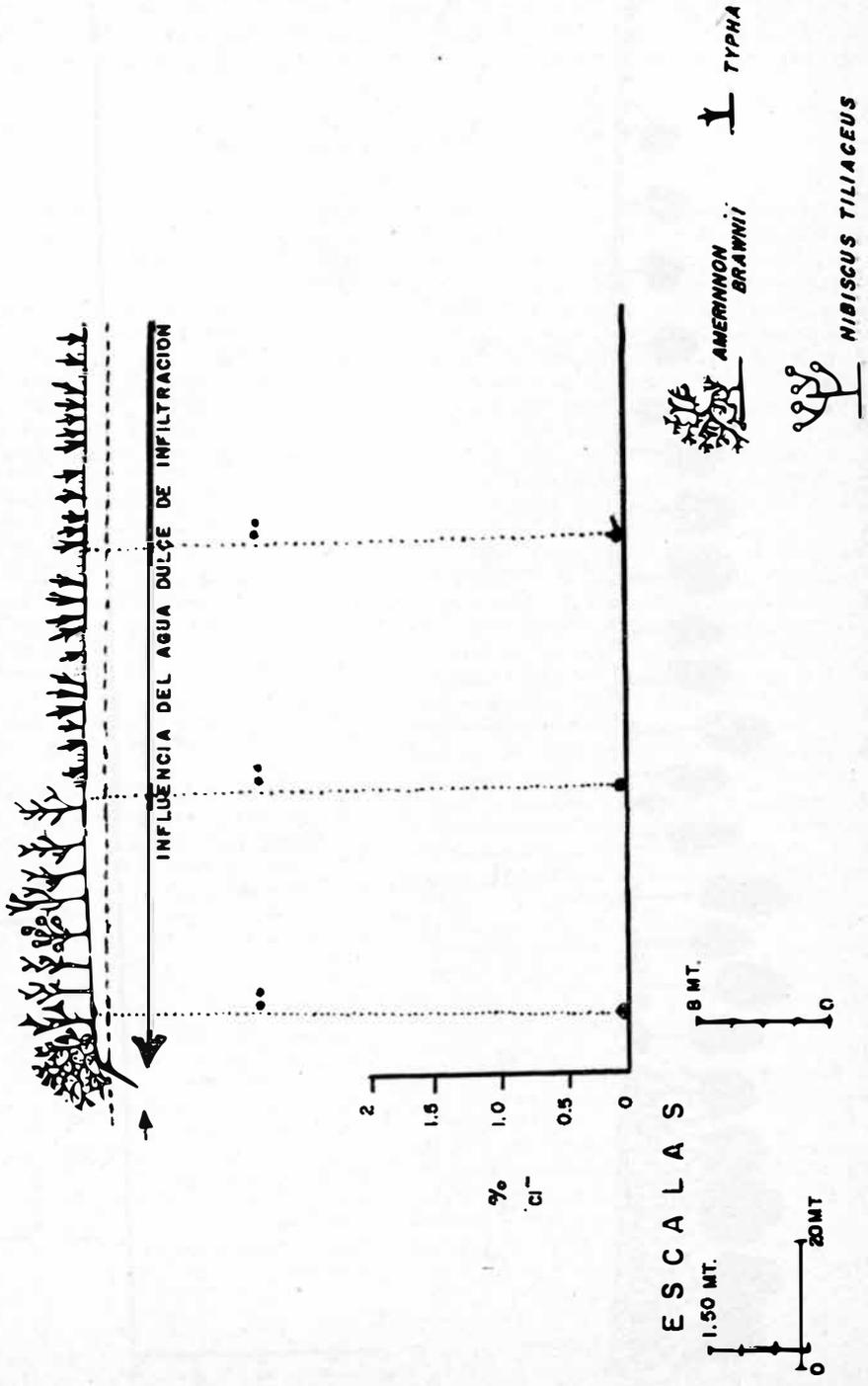


ESCALAS

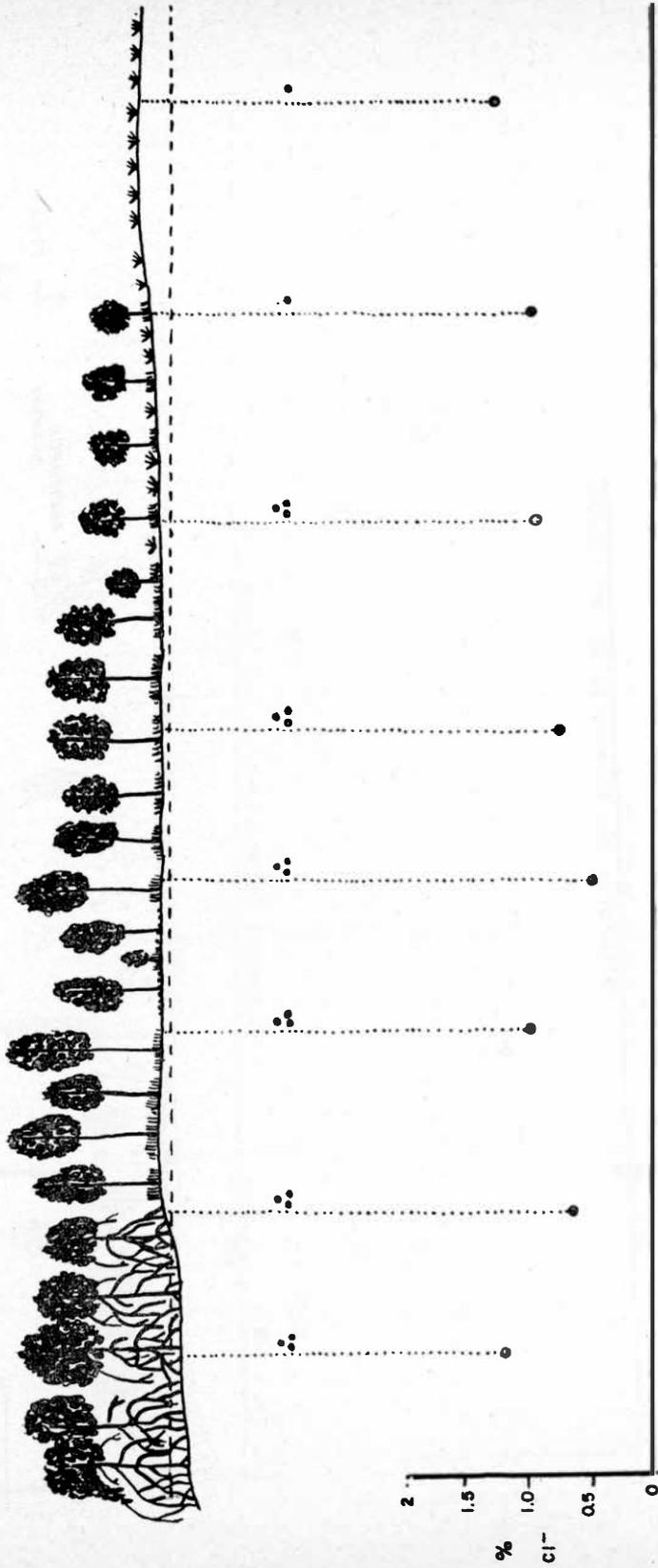


-  *PACHIRA AQUATICA*
-  *PONTEDERIA SAGITTATA*
-  *ACROSTICHUM AUREUM*
-  *ANNONA GLABRA*
-  VEGETACION DE LOS MEDANOS.

ESTACION IV



ESTACION V



E S C A L A S



AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al doctor Lorin I. Nevling su revisión crítica del manuscrito y al señor Armando Butanda su

ayuda en la corrección y revisión de la bibliografía, así como a todas las personas que contribuyeron en este trabajo.

LITERATURA *

- ACOSTA, S. A., 1959. Los manglares del Ecuador. *Inst. Ecuat. Ci. Nat. Contr.* 29: 1-82.
- ALADRO, L. y E. LÓPEZ-UCHOTERENA, 1967. Protozoarios ciliados de México XIV. Algunos aspectos biológicos de quince especies colectadas en la Laguna de Mandinga, Ver. *Rev. Soc. Méx. Hist. Nat.* 28: 55-71.
- ALCOCER, G. V., 1900. El mangle. *Anales Inst. Méd. Nac. México* 4: 323-332.
- ALTAMIRANO, F., 1903. Informe de los trabajos (mangle rojo). *Anales Inst. Méd. Nac. México* 5: 54-60.
- ANÓNIMO, 1901. El mangle. *Bol. Soc. Agric. Mex.* 25: 927-929.
- ANÓNIMO, 1938. El mangle. *Prot. Nat.* 2 (5): 11-12.
- ARMENDÁRIZ, E., 1905. El mangle rojo (estudio fisiológico de la corteza). *Anales Inst. Méd. Nac. México* 7: 15-18.
- AVALA-CASTAÑARES, A., 1963. Sistemática y distribución de los foraminíferos recientes de la Laguna de Términos, Camp. México. *Univ. Nac. Autón. México. Inst. Geol. Bol.* 67 (3): 1-130.
- + BASCOPE, F. A., I. BERNARDI, R. N. JORGENSEN, K. HUECK, H. LAIMPRECHT y P. MARTÍNEZ, 1959. Los manglares en América. Descripción de árboles forestales 5. *Bol. Inf. Div. Inst. Forest. Latinoamer. Invest. Mérida, Venezuela*, 62 p.
- BENAVIDES, L., 1956. *Notas sobre la geología petrolera de México*. Cong. Geol. Intern. XX Ses. México. Yac. Petróleo y Gas. T. 3. América del Norte: 35-562.
- BONET, F. y J. RZEDOWSKY, 1962. La vegetación de las islas del Arrecife Alacranes. México. *Anales Esc. Nac. Ci. Biol.* 11 (1-4): 15-59.
- BOUGHEY, A. S., 1963. Dating of tropical coastal regression based on roots of *Rhizophora mucronata*. *Nature* 200: 600.
- BOWMAN, H. M., 1917. Ecology and physiology of the red mangrove. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 56: 589-672.
- + BROWN, W. H. y A. F. FISHER, 1918. *Philippine mangrove swamps*. Philip. Bureau of Forestry, Manila. 57 p.
- + CARTER, J., 1959. Mangrove succession and coastal change in south west Malaya. *Trans. Inst. Br. Geogr.* 26: 78-88.
- CHAPMAN, V. J., 1939. Cambridge University expedition to Jamaica, part I. A study of the botanical processes in the development of the Jamaica shore-line. Part II. A study of the environment of *Avicennia nitida* in Jamaica. Part III. The morphology of *Avicennia nitida*. *J. Linn. Soc. Bot.* 52: 407-533.
- , 1960. *Salt Marshes and salt deserts of the world*. Plant Science Monographs. London. Leonard Hill (books) Limited. Interscience Pub. Inc. N. Y., 391 p.
- , 1962. Respiration studies of mangrove seedlings. I. Material and some preliminary experiments. II. Respiration in air. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*. 12: 137-167, 245-263.
- CHAPMAN, V. J. y J. W. RONALSON, 1958. The mangrove and salt march flats of the Auckland Isthmus. *New Zealand Dept. Sci. Indust. Res. Bull.* 125: 1-79.
- COMISIÓN DE COLOMBIA, 1908. Tratamiento de la lepra. *Cron. Méd. México* 11: 182-188.
- COMPÈRE, P., 1963. The correct name of the Afro-American black mangrove (*Avicennia germinans* L.) *Taxon* 13: 150-152.
- CORDERO, M., 1905. La candelilla. *Anales Inst. Méd. Nac. México* 7: 165-171.
- CUATRECASAS, J., 1958. Introducción al estudio de los manglares. *Bol. Soc. Bot. México* 23: 84-99.
- CRAIGHEAD, F. C., 1964. Land mangroves and hurricanes. *Fairchild Trop. Gar. Bull.* 19: 5-32.
- DANSEREAU, P., 1947. Zonation et succession sur la restinga do Rio de Janeiro. *Rev. Canad. Biol.* 6: 448-477.
- DAVIS, J. H., 1940. The ecologic and geologic role of mangroves in Florida. *Pap. Tortugas Lab. Carnegie Inst. Wash. Publ.* 517: 303-412.
- EGLER, F. E., 1948. The dispersal and establishment of red mangrove, *Rhizophora* in Florida. *Caribbean Forest.* 9: 299-310.

* Las publicaciones marcadas (+) no fueron vistas por el autor.

- + EGLER, F. E., 1952. Southeast saline Everglades vegetation, Florida and its management sepatatum. *Vegetatio* 3: 213-265.
- FASSETT, N. C., 1940. *A manual of aquatic plants*. McGraw Hill Book Co. Inc. N. Y. and London, 382 p.
- FREYBERG, B., 1930. Zerstörung und sedimentation an der mangroveküste brasiliens. *Leopoldina* 6: 69-117.
- GARCÍA-AMARO, E., 1964. *Modificaciones al sistema climático de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Offset Larios S. A., México, D. F. 71 p.
- GIGLIOLI, M. E. y I. THORNTON, 1965. The mangrove swamps of Keneba, Lower Gambia river basin. I. Descriptive notes on the climate, the mangrove swamp and the physical composition of their soils. *J. Appl. Ecol.* 2: 81-103.
- GIGLIOLI, M. E. y D. F. KING, 1966. The mangrove swamps of Keneba, Lower Gambia river basin. III. Seasonal variations in the chlorine and water content of swamps soil. With observations on the water levels and chlorine concentration of free soil water, under a barren mud flat during dry season. *J. Appl. Ecol.* 3: 1-19.
- GLEDHILL, F., 1963. The ecology of the Aberdeen Creek mangrove swamp. *J. Ecol.* 51: 693-703.
- GOLLEV, F., H. T. ODUM y R. F. WILSON, 1962. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology* 43: 9-19.
- GÓMEZ-POMPA, A., 1966. *Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz*. Publ. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. México 173 p.
- GONZÁLEZ, L. C., 1958. *Evaluación del extracto único del mangle rojo para su uso en lodos de perforación*. Tesis Univ. Ibero-americana, México.
- GRAHAM, S. A., 1964. The genera of Rhizophoraceae and Combretaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 285-301.
- HARRIS, J. A. y J. V. LAWRENCE, 1917. The osmotic concentration of the sap of the leaves of mangrove trees. *Biol. Bull.* 32: 202-211.
- HART, M. G., 1959. Sulphur oxidation in tidal mangrove soils of Sierra Leone. *Pl. & Soil* 11: 215-236.
- HESSE, P. R., 1961. Some differences between the soils of *Rhizophora* and *Avicennia* mangrove swamp on Sierra Leone. *Pl. & Soil* 14: 335-346.
- , 1961. The decomposition of organic matter in a mangrove swamp soil. *Pl. & Soil* 14: 249-265.
- HOLDRIDGE, L. R., 1940. Some notes on the mangrove swamps of Puerto Rico. *Caribbean Forest.* 1: 19-29.
- HOU, D. A., 1960. A review of the genus *Rhizophora* with special reference to the Pacific species. *Blumea* 10: 625-634.
- INSTITUTO DE GEOFÍSICA, 1966. Tablas de predicción de mareas, 1967. (Puertos del Golfo de México). *Anales Inst. Geofís. UNAM.* 12 apéndice 1. 127 p.
- INSTITUTO DE METEOROLOGÍA NÁUTICA, 1967. *Medio siglo de datos climáticos 1917-1966 en Veracruz, Ver. México*. Centro de Previsión del Golfo de México, Veracruz.
- JACKSON, G., 1964. Notes on West Africa vegetation: I. Mangrove at Ikorudu, Western Nigeria. *J. W. African Sci. Assoc.* 9: 98-111.
- JACKSON, M. L., 1958. *Soil chemical analysis*. Prentice-Hall Inc. N. J. 498 p.
- + JONKER, F. P., 1959. The genus *Rhizophora* in Surinam. *Acta Bot. Neerl.* 8: 58-60.
- JORDAN, H. D., 1964. The relationship of vegetation and soil to development of mangrove swamp for rice growing in Sierra Leone. *J. Appl. Ecol.* 1: 209-212.
- + KARSTEN, G., 1891. Ueber mangrove-vegetation in Malayischen Archipel. *Biblioth. Bot.* 22: 1-71.
- KASSAS, M. y M. A. ZAHIRAN, 1967. On the ecology of the Red Sea littoral salt marsh. *Egypt. Ecol. Monogr.* 37: 297-316.
- KEAY, R. W., 1953. *Rhizophora* in West Africa. *Kew Bull.* 8: 121-127.
- LA RUE, C. D. y T. J. MUZIK, 1954. Growth, regeneration and precocious rooting in *Rhizophora mangle*. *Pap. Michigan Acad. Sci.* 39: 9-29.
- LAMB, F. B., 1959. The coastal swamp forest of Nariño, Colombia. *Caribbean Forest.* 20: 79-89.
- LANGENHEIM, J. M., J. HACKNER y A. BARTLETT, 1967. Mangrove pollen at the depositional site of oligo-miocene amber from Chiapas. *Bot. Mus. Leaflet.* 21: 289-324.
- LAWRENCE, D. B., 1949. Self-erecting habit of seedling red mangroves. *Amer. J. Bot.* 36: 426-427.
- LEÓN-CÁZARES, J. M., 1965. *Plano de vegetación del Suroeste del Estado de Veracruz*. Tesis Fac. Ciencias Univ. Nac. Autónoma, México, 40 p.
- LESLEY, D. y N. J. HANNOM, 1967. The mangroves and salt marsh communities of the Sydney district. I. Vegetation, soils and climate. *J. Ecol.* 55: 753-771.
- MACNAE, W., 1963. Mangrove swamps in South Africa. *J. Ecol.* 51: 1-25.
- , 1966. Mangroves in eastern and southern Australia. *Austral. J. Ecol.* 50: 19-34.

- MACNAE, W. y M. KALK, 1962. The mangrove swamps of Inhaca Island. *J. Ecol.* 50: 19-34.
- MARMER, H. A., 1954. Tides and sea level in the Gulf of Mexico. In: Gulf of Mexico, its origin, waters and marine life. U. S. Fish. Wild. Serv. Fish. Bull. 89: 101-118.
- MIRANDA, F., 1953. *La vegetación de Chiapas*. Sección Autográfica Depto. de Prensa y Turismo, Tuxtla Gutiérrez, México 2 v.
- , 1957. La vegetación de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas y sus relaciones florísticas. *Proc. Eight Pacific Sci. Congr.* 4: 438-453.
- , 1958. *Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento. Estudios acerca de la vegetación*. Publ. Inst. Méx. Rec. Nat. Renov., México. 2: 215-271.
- MIRANDA, F. y E. HERNÁNDEZ X., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 28: 29-179.
- MOGG, A. O., 1963. A preliminary investigation of the significance of salinity in the zonation of species in salt marsh and mangrove swamp associations. *S. African J. Sci.* 59: 81-86.
- MOLDENKE, H., 1960. Materials toward a monograph of the genus *Avicennia*. *Phytologia* 7: 123-168, 179-232, 259-293.
- MORALES, A., 1895. Estudio comparativo de algunas gomas indígenas con la arábica verdadera. *Anales Inst. Med. Nac. México* 1: 116-124.
- MORENO-ROBLES, A., 1954. *Estudio químico de la corteza de Rhizophora mangle*. Tesis Inst. Politécnico Nac., México.
- MORTON, J. F., 1965. Can red mangrove provide food, feed and fertilizer? *Econ. Bot.* 19: 113-123.
- MUENSCHER, W. C., 1944. *Aquatic plants of the United States*. Comstock Publ. Co., Ithaca New York. 374 p.
- +NOAKES, P. S., 1955. Methods of increasing growth and obtaining natural regeneration of the mangrove type in Malaya. *Malayan Forest.* 18: 23-30.
- PHILEGER, F. B., 1969. Some general features of coastal lagoons. In: *Lagunas costeras*. III Simposio. *Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras*. UNAM-UNESCO. Nov. 28-30. 1967. México, D. F.: 5-26.
- POGGE, J. JR., 1962. *Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico*. Tech. Rep. 17 A. Coastal Stud. Inst. La. State Univ. Baton Rouge, 62 p.
- RICHARDS, P. W., 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, 450 p.
- RINGUELET, R. A., 1962. *Ecología acuática continental*. Ed. Universitaria, Buenos Aires. 137 p.
- RTOJA, E., 1959. Hallazgo de *Cordilophora caspia* Pallas. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 30: 151-157.
- RZEDOWSKY, J. y R. McVAUGH, 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 9: 123 p.
- SALVOZA, F. M., 1936. *Rhizophora*. *Nat. Appl. Sci. Bull. Univ. Philipp.* 55: 179-237.
- SÁNCHEZ, M. F., 1965. *Estudio preliminar de la vegetación litoral de la Laguna de Tamiahua, Veracruz*. Segundo Congreso Nacional de Oceanografía. Ensenada. B. C. (mimeogr.) 9 p.
- SÁNCHEZ, R. M., 1963. Datos relativos a los manglares de México. *Anales Esc. Nac. Ci. Biol. México* 12: 61-72.
- SAVORY, H. J., 1953. A note on the ecology of *Rhizophora* in Nigeria. *Kew Bull.* 8: 127-128.
- SCHIMPER, A. F. W., 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford. 839 p.
- SCHOLANDER, P. F., H. T. HAMMEL, E. HEMMINGSEN y W. GAREY, 1962. Salt balance in mangroves. *Pl. Physiol. Lancaster* 37: 722-729.
- SCHOLANDER, P. F., L. VAN DAM y S. I. SCHOLANDER, 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *Amer. J. Bot.* 42: 92-98.
- SCHOLANDER, P. F., H. D. HAMMEL, E. D. BRADSTREET y E. A. HEMMINGSEN, 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- SCHOLL, D. W., 1964. Recent sedimentary record in mangrove swamp and rise in sea level. *Mar. Geol.* 1: 344-366, 2: 343-364.
- , 1965. High interstitial water chlorinity in estuarine mangrove swamps. *Nature* 207: 284-285.
- SCHULTHORPE, C. D., 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold Pub. Ltd. London, 610 p.
- SIDHU, S., 1963. Studies on mangroves. In: Symposium on ecological problems in the tropics. *Proc. Nat. Acad. Sci. India Sect B*, 33: 129-136.
- SILVEIRA, F., 1937. Mangrove. *Rodriguesia* 3: 131-154.
- +SINGH, T. C. y A. T. NATARAJAN, 1954. Morphology of the pollen grains of the constituents of the mangrove vegetation. *Proc. Indian Sci. Congr.* 40: 99-100.
- STEARNS, W. T., 1958. A key to West Indian mangroves. *Kew Bull.* 13: 33-37.
- STEENIS, C. G. VAN, 1962. The distribution of mangrove plant genera and its significance for paleogeography. *Proc. Ser. C. Biol. Med. Sci. K. Ned. Acad. Wet.* 65: 164-169.
- STERN, W. L. y G. K. VOISER, 1959. Effect of salt concentration on growth of red mangrove in culture. *Bot. Gaz.* 121: 36-39.

- TAMAYO, J. L., 1962. *Geografía general de México*, 2a. ed. Inst. Mex. Invest. Econ., México. 5v.
- THOM, B. G., 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology, Tabasco, México. *J. Ecol.* 55: 301-343.
- THORNE, R. F., 1954. Flowering plants of the waters and shores of the Gulf of Mexico. In: Gulf of Mexico, its origin, waters and marine life. U. S. Fish. Wild. Serv. Fish. Bull. 89: 193-202.
- THORNTON, I. y M. E. GIGLIOLI, 1965. The mangrove swamps of Keneba, Lower Gambia river basin. II. Sulphur and pH in the profiles of swamps soils. *J. Appl. Ecol.* 2: 257-269.
- TROLL, W. y J. O. DRAGENDORF, 1931. Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* L. und ihre biologische bedeutung. *Pflanzl.* 13: 31-473.
- VAUGHAN, T. H., 1909. The geologic work of mangroves in southern Florida. *Smithsonian Misc. Collect.* 52: 461-464.
- VÁZQUEZ-SOTO, J., 1963. Clasificación de las masas forestales de Campeche. *Bol. Inst. Nac. Invest. Forest. México.* 10: 3-30.
- WADSWORTH, F. H., 1959. Growth and regeneration of the white mangrove in Puerto Rico. *Caribbean Forest.* 20: 59-71.
- WALTER, H. y M. STEINER, 1936. Die ökologie der ost-afrikanischen mangrove. *Z. Bot.* 30: 65-193.
- +WATSON, J. G., 1928. *Mangrove forest of the Malay Peninsula, Singapore* Fraser and Neave Ltd. London, 237 p.
- WEST, H., 1956. Mangrove swamps of the Pacific coast of Colombia. *Assoc. Amer. Geog.* 64: 89-121.
- ZENKOVICH, V. P., 1967. *Processes of coastal development*. Oliver & Boyd. London, 738 p.

APÉNDICE

ACANTHACEAE

Aphelandra deppeana Schlecht. & Cham.

AIZOACEAE

Sesuvium portulacastrum L.

ALISMATACEAE

Sagittaria lancifolia L.

AMARANTHACEAE

Amaranthus greggii S. Wats

Iresine celosioides L.

AMARYLLIDACEAE

Crinum crubescens Ait.

ANNONACEAE

Annona glabra L.

APOCYNACEAE

Rhabdadenia biflora (Jacq.) Muell. Arg.

Tabernaemontana citrifolia L.

ARACEAE

Pistia stratiotes L.

BATIDACEAE

Batis maritima L.

BIGNONIACEAE

Enallagma latifolia (Mill.) Small

Tecoma stans (L.) HBK.

BOMBACACEAE

Ceiba pentandra (L.) Gaertn.

Hampea rovirosae Standl.

Pachira aquatica Aubl.

BORAGINACEAE

Cordia sp

Cordia stenoclada I. M. Johnst.

Tournefortia bicolor Sw.

Tournefortia hirsutissima L.

BROMELIACEAE

Bromelia pinguin L.

BURSERACEAE

Bursera simaruba (Sw.) Sarg.

BUTOMACEAE

Limnocharis flava (L.) Buchenau

CACTACEAE

Acanthocereus pentagonus (L.) Britton & Rose

CAPPARIDACEAE

Capparis flexuosa L.

Crataeva tapia L.

CARICACEAE

Carica papaya L.

CELASTRACEAE

Elaeodendron xylocarpum (Vent.) DC.

CERATOPHYLLACEAE

Ceratophyllum demersum L.

CHENOPODIACEAE

Salicornia perennis Mill.

COMBRETACEAE

Laguncularia racemosa (L.) Gaertn. F.

COMMELINACEAE

Commelina erecta L.

COMPOSITAE

Ambrosia cumanensis HBK.

Borrhchia frutescens (L.) DC.

Eupatorium conizoides Vahl.

Iva asperifolia Less.

Palafoxia texana DC.

CONVOLVULACEAE

Ipomoea pes-caprae (L.) Sweet

Merremia discoidesperma Donn. Sm.

CYPERACEAE

Cyperus articulatus L.

Cyperus ligularis (L.) HBK.

Eleocharis elegans Roem. & Schult.
Eleocharis mutata (L.) Roem. & Schult.
Fimbristylis castanea (Michx.) Vahl
Fimbristylis spathacea Roth.

EBENACEAE

Diospyros digyna Jacq.

ERYTHROXYLACEAE

Erythroxyton areolatum L.

EUPHORBIACEAE

Cnidoscolus liebmanii (Muell. Arg.) Lundell
Cnidoscolus herbaceus (L.) I. M. Johnston
Croton punctatus Jacq.
Euphorbia buxifolia (Lam.) Small
Jatropha curcas L.
Ricinus communis L.
Sapium nitidum (Monach.) Lundell

FLACOURTIACEAE

Casearia aculeata Jacq.
Casearia guianensis (Aubl.) Urb.

GOODENIACEAE

Scaevola plumieri (L.) Vahl

GRAMINEAE

Andropogon glomeratus (Walt.) B. S. P.
Bambusa sp
Cenchrus pauciflorus Benth.
Echinochloa polystachya (HBK.) Hitch.
Eragrostis dominguensis (Pers.) Steud.
Panicum repens L.
Paspalum vaginatum Sw.
Spartina sp
Spartina spartinae (Trin.) Merr.
Sporobolus virginicus (L.) Kunth

LAURACEAE

Nectandra Loesenerii Mez.

LEGUMINOSAE

Acacia cornigera (L.) Willd.
Acacia macracantha Humb. & Bonpl.
Acacia sphaerocephala Schlecht. & Cham.
Amerimnon bowenii Jacq.
Canavalia maritima (Aubl.) Thou.
Cassia cinerea Cham. & Schlecht.

Dalbergia ecastophila (L.) Taub.
Diphysa robinoides Benth.
Entada polystachya (L.) DC.
Enterolobium cyclocarpon (Jacq.) Griseb.
Eythrina herbacea L.
Gliricidia sepium (Jacq.) Steud.
Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit
Lonchocarpus luteomaculatus Pitt.
Machaerium sp
Mimosa pudica L.
Phaseolus atropurpurens DC.
Pithecellobium arboreum (L.) Urb.
Pithecellobium disciferum Lundell
Pithecellobium erythrocarpum Standl.
Pithecellobium lanceolatum (H. & B.) Benth.

MALPIGHIACEAE

Bunchosia lanceolata Turcz.

MALVACEAE

Hibiscus tiliaceus L.
Malva viscus arboreus Cav.

MELIACEAE

Trichilia havanensis Jacq.

MORACEAE

Brosimum alicastrum Sw.
Castilla elastica Cerv.
Ficus cotinifolia HBK.
Ficus insipida Willd.

MYRSINACEAE

Ardisia compressa HBK.

MYRTACEAE

Eugenia axillaris (Sw.) Willd.
Eugenia capuli (Schlecht. & Cham.) Berg.

NAJADACEAE

Najas guadalupensis (Spreng.) Morong

NYCTAGINACEAE

Pisonia aculeata L.
Okenia hypogaea Schlecht. & Cham.

NYMPHAEACEAE

Cabomba sp
Nymphaea ampla (Salisb.) DC.

Nymphaca blanda G. Meyer

Nymphaca sp

PALMACEAE

Acrocomia mexicana Karw. ex Mart.

Sabal mexicana Mart.

PASSIFLORACEAE

Passiflora foetida L.

PIPERACEAE

Piper amalago L.

Piper nitidum Vahl

POLYGONACEAE

Coccoloba barbadensis Jacq.

Coccoloba Humboldtii Meisn.

PONTEDERIACEAE

Pontederia sagittata Presl.

RHAMNACEAE

Condalia hookeri M. Johnston

RHIZOPHORACEAE

Rhizophora mangle L.

RUBIACEAE

Faramea occidentalis (L.) A. Rich.

Randia lactevirens Standl.

Randia sp

RUPPIACEAE

Ruppia maritima L.

SAPINDACEAE

Cupania macrophyla A. Rich.

SAPOTACEAE

Bumelia celastrina HBK.

SCROPHULARIACEAE

Bacopa monieri (L.) Wettst.

Stemodia tomentosa (Willd.) Gray & Torrey

SIMAROUBACEAE

Picramnia antidesma Swartz.

SOLANACEAE

Cestrum dumetorum Schlecht.

Datura discolor Bernh.

Lycium carolinianum Walt.

STERCULIACEAE

Guazuma ulmifolia Lam.

Waltheria americana L.

THEOPHRASTACEAE

Jacquinia aurantiaca Ait.

THYMELAEACEAE

Daphnopsis americana (Mill.) Johnston

TYPHACEAE

Typha domingensis Pers.

UMBELLIFERAE

Hydrocotyle sp

VERBENACEAE

Avicennia germinans L.

Callicarpa acuminata HBK.

Citharexylum ellipticum Sesse & Moc.

Clerodendrum ligustrinum (Jacq.) R. Br.

Lantana camara L.

Phyla nodiflora (L.) Greene