

PATRONES ESTRUCTURALES DE LOS MANGLARES EN GEOFORMAS Y REGIONES DEL PACÍFICO SUR MEXICANO

EMILIO I. ROMERO-BERNY¹, CRISTIAN TOVILLA-HERNÁNDEZ², SARAHI S. CARBAJAL-EVARISTO³,
 YESSICA N. VELÁZQUEZ-LÓPEZ¹, FRANCISCO JAVIER TOLEDO-SOLÍS¹, JESÚS M. LÓPEZ-VILA^{1*}

¹ Centro de Investigaciones Costeras, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tonalá, Chiapas, México.

² Departamento de Ciencias de la Sustentabilidad, Unidad Tapachula, El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas, México.

³ Pro Manglares: Proyecto de Asesores para la Sustentabilidad Costera A.C., Chilpancingo, Guerrero, México.

*Autor de correspondencia: jesus.lopez@unicach.mx

Resumen

Antecedentes: Los manglares son comunidades cuya estructura expresa patrones de acuerdo a las geoformas costeras en las que se desarrollan.

Preguntas: ¿Existe una variación estructural de los manglares entre geoformas y regiones del Pacífico sur? ¿Cuál es el efecto del factor geomórfico-regional sobre la estructura de los manglares? ¿Cuál es el nivel de consistencia de la estructura de los manglares entre cada geoforma y región analizada?

Descripción de datos: Área basal, altura, densidad, índice de complejidad y valor de importancia.

Sitio de estudio: Manglares de 39 sistemas de cinco regiones hidrológicas en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas, México.

Métodos: La clasificación estructural de los manglares se realizó considerando la geoforma (bocana, estero, estuario, laguna) y la región hidrológica. Se emplearon correlaciones para evaluar su relación con la salinidad y la recarga hídrica; y técnicas multivariadas para identificar diferencias entre los factores y patrones de agrupación.

Resultados: La densidad y el área basal se correlacionaron positivamente con la recarga hídrica, y se encontró que la densidad y la complejidad del manglar variaron significativamente entre geoformas y regiones; mientras que el área basal y la altura fueron afectadas por geoforma y región. Los grupos discretos de las variables en las ordenaciones no resultó evidente, encontrándose mayor variabilidad estructural de los manglares por región hidrológica que por geoforma.

Conclusiones: Existe variación estructural en los manglares entre geoformas y regiones del Pacífico sur, sin embargo, la variación del área basal, altura y densidad es baja, resultando consistente al compararse entre regiones hidrológicas.

Palabras clave: complejidad estructural del manglar, dominancia de especies, geomorfología costera, gradiente geográfico, región hidrológica, salinidad.

Abstract

Background: Mangroves are communities whose structure expresses patterns according to the coastal landforms in which they develop.

Questions: Is there a structural variation of mangroves among landforms and regions of the South Pacific? What is the effect of the geomorphological-regional factor on the structure of mangroves? What is the level of consistency of mangrove structure within each analyzed landform and region?

Data description: Basal area, height, density, complexity index, and importance value.

Study site: Mangroves from 39 systems in five hydrological regions in the states of Guerrero, Oaxaca, and Chiapas, Mexico.

Methods: The structural classification of mangroves was carried out considering the landform (inlet, estuary, lagoon) and the hydrological region. Correlations were used to assess their relationship with salinity and water recharge, and multivariate techniques were employed to identify differences between factors and clustering patterns.

Results: Density and basal area correlated positively with water recharge, and it was found that mangrove density and complexity varied significantly among landforms and regions, while basal area and height were affected by landform and region. Discrete groups of variables in ordinations were not evident, with greater structural variability of mangroves found by hydrological region rather than landform.

Conclusions: There is structural variation in mangroves among landforms and regions of the South Pacific; however, the variation in basal area, height, and density is low, resulting in consistency when compared across hydrological regions.

Keywords: coastal geomorphology, geographic gradient, hydrological region, mangrove structural complexity, salinity, species dominance.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



México cuenta con 905,086 ha de manglares, y es el cuarto país a nivel mundial con mayor extensión de estas comunidades vegetales, las cuales se presentan asociadas a diferentes sistemas costeros de 17 estados (Velázquez-Salazar *et al.* 2021). De acuerdo con la regionalización para el monitoreo de manglares mexicanos propuesta por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la región Pacífico sur comprende a los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013) que, en conjunto y de acuerdo con la estimación más reciente, presentan unas 77,021 ha de manglar, lo que representaría el 9 % del total nacional (Velázquez-Salazar *et al.* 2021). En el Pacífico sur se distribuyen las cuatro especies de mangles de amplia distribución nacional: *Avicennia germinans* (L.) Stearn., *Conocarpus erectus* L., *Laguncularia racemosa* C.F.Gaertn., *Rhizophora mangle* L.; además de *Avicennia bicolor* Standl. y *Rhizophora harrisonii* Leechm., estas dos últimas con presencia en México únicamente en la costa del estado de Chiapas (Rico-Gray 1981, López-Portillo & Ezcurra 2002, Santamaría-Damián *et al.* 2019).

Los entornos costeros tropicales, terrígenos o carbonatados, propician la formación de geoformas tales como deltas, estuarios, lagunas y costas abiertas en las que pueden distribuirse los manglares (Whorthington *et al.* 2020). Los manglares, a pesar de integrar a un grupo con un relativo bajo número de especies, representan a una comunidad heterogénea que expresa variabilidad en sus atributos estructurales a partir de la configuración geomorfológica de las geoformas en las cuales se desarrollan (Camargo Maia & Coutinho 2012, González-Zamorano *et al.* 2013). Particularmente, las costas de barrera, que separan al mar de las aguas continentales, favorecen la presencia de geoformas estuarinas de oleaje moderado, en donde los manglares se desarrollan en un estrecho intervalo de elevación dentro del marco de amplitud mareal (McKee *et al.* 2012, De la Lanza-Espino *et al.* 2013). A diferencia de lo que ocurre en las costas de barrera, en las áreas de mayor dinámica hidrológica, como los deltas de ríos, canales de marea y bocanas, los manglares suelen formar un mosaico estructuralmente complejo. Desde un enfoque ecomorfodinámico, cada accidente geomorfológico presenta condiciones hidrológicas particulares, de acuerdo con las características geoquímicas específicas del sustrato y los patrones de sedimentación de cada geoforma, lo que define el desarrollo y funcionalidad de los rodales de manglar (Twilley *et al.* 2019).

La interdependencia entre las geoformas y la estructura vegetal ha sido analizada en ambientes acuáticos, explicándose cómo pueden influir los patrones hidrológicos en la estructura de la vegetación y cómo, a su vez, esta influiría en la configuración física del sistema (Merritt 2013). En el caso particular de los sistemas costeros, la modelación teórica acerca de la relación entre geoformas y manglares aún requiere de investigaciones para comprender cómo los entornos hidrodinámicos y geomorfológicos pueden afectar a la regeneración, estructura y diversidad genética de los mangles, así como su respuesta ante perturbaciones (Adams & Rajkaran 2020, Triest & Van der Stocken 2021). Además de la caracterización estructural de los manglares, el desarrollo de tipologías de geoformas costeras con enfoque local y regional puede facilitar la integración de parámetros biofísicos y biogeográficos para determinar la sensibilidad de estos ambientes frente a diversos impactos naturales o antropogénicos (van Niekerk *et al.* 2020).

Algunos estudios como los realizados por Woodroffe *et al.* (2016) y Whorthington *et al.* (2020) han aportado elementos para responder preguntas relativas a la relación de la estructura de los manglares con el entorno geomorfológico y geográfico en el que se desarrollan. Recientemente, Rovai *et al.* (2021) encontraron consistencia en la identificación de patrones estructurales de los manglares dentro de unidades biogeográficas y en distintas geomorfologías costeras, demostrando la importancia de los controles locales en la conformación de esos patrones a una escala macroecológica. En el presente estudio se buscó probar el efecto de los factores local y regional sobre algunos atributos estructurales de los manglares dentro de una unidad mesoescalar del Pacífico mexicano. Para llevarlo a cabo, se plantearon las siguientes preguntas: ¿Existe una variación de atributos estructurales de los manglares entre distintas geoformas costeras y regiones del Pacífico sur? ¿Cuál es el efecto del factor geomórfico-regional sobre la variación estructural de los manglares? ¿Cuál es el nivel de consistencia de los patrones estructurales de los manglares entre cada geoforma y región analizada?

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio consideró el análisis estructural de los manglares en 39 sistemas distribuidos a lo largo de la franja intermareal de cinco regiones hidrológicas en el Pacífico sur (CONAGUA 2023): seis en la región no. 19-Costa Grande (Guerrero), seis en la región no. 20-Costa Chica-Río Verde (Guerrero y Oaxaca), 12 en la región no. 21-Costa de Oaxaca (Oaxaca), tres en la región no. 22-Tehuantepec (Oaxaca) y 12 en la región no. 23-Costa de Chiapas (Oaxaca y Chiapas) (Figura 1).

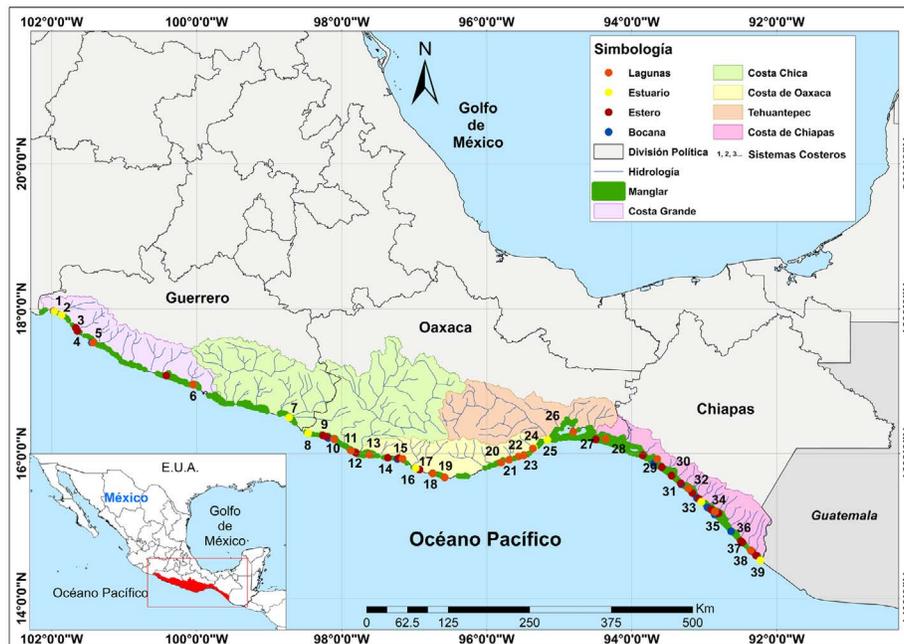


Figura 1. Distribución de las geformas asociadas a 39 sistemas de manglar en cinco regiones hidrológicas del Pacífico sur mexicano, en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas. Números arábigos indican la localización de cada sistema de manglar analizado, cuyo nombre se encuentra en la [Tabla 1](#).

A lo largo de las cinco regiones hidrológicas asociadas al Pacífico sur existen 108 cuencas, presentándose los mayores escurrimientos anuales en Costa Chica-Río Verde (18,170.20 millones m³) y Costa de Chiapas (13,589.99 millones m³). La precipitación media anual aumenta gradualmente de norte a sur: de 1,169 mm en la costa de Guerrero a 2,439 mm en la costa de Chiapas (CONAGUA 2023).

De acuerdo con las clasificaciones realizadas para sistemas costeros mexicanos, la costa del Pacífico sur, bajo un criterio geomorfológico, pertenece a la región D propuesta por Lankford (1977), que va desde Mazatlán hasta el río Suchiate. El Pacífico sur se caracteriza por tener una planicie costera estrecha (algo más ancha hacia el noreste y sureste), debido a la cercanía de las sierras Madre del Sur y Madre de Chiapas; presenta varios ríos perennes y estacionales en cuencas de drenaje relativamente pequeñas, en donde muchas corrientes pierden completamente su caudal durante el estiaje. Bajo el criterio morfotectónico propuesto por Carranza-Edwards *et al.* (1975), el Pacífico sur correspondería a las unidades VIII, que incluye a las costas de Guerrero y Oaxaca hasta el río Tehuantepec; y la IX que va desde los sistemas lagunares del istmo de Tehuantepec hasta la desembocadura del río Suchiate en la costa de Chiapas.

Información estructural de los manglares y clasificación de geformas. Se obtuvo la información sobre estructura de los 39 sistemas de manglar del Pacífico sur (Figura 1; Tabla 1) a partir de las bases de datos de los inventarios realizados en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas por Carbajal-Evaristo & López-Santos (2018) y Tovilla-Hernández *et al.* (2020), en 181 unidades de muestreo. De estos inventarios también se recopilaron los datos de salinidad

Estructura del manglar en geoformas y regiones en México

Tabla 1. Sistemas de manglar de cinco regiones hidrológicas del Pacífico sur mexicano. RHI: recarga hídrica ($\text{hm}^3 \text{año}^{-1}$), SAL: salinidad intersticial (%), GEO: geoformas, DOM: Ponderación de la dominancia específica basada en el valor de importancia sin considerar la frecuencia relativa de las especies, AB: área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), ALT: altura total (m), DEN: densidad (individuos ha^{-1}), ICH: Índice de Complejidad, D. E.: Desviación estándar. B: bocana, E: estero, Eu: estuario, L: Laguna. *Ab: Avicennia bicolor, Ag: Avicennia germinans, Ce: Conocarpus erectus, Lr: Laguncularia racemosa, Pa: Pachira aquatica, Rh: Rhizophora harrisonii, Rm: Rhizophora mangle, Va: Vegetación asociada.* Entre paréntesis se indica el número de unidades de muestreo inventariadas en cada sistema, de acuerdo con Carbajal-Evaristo & López-Santos (2018) y Tovilla-Hernández *et al.* (2020).

Estado, Región	ID-Sistema de manglar	RHI	SAL ±D.E	GEO	DOM	AB ±D.E	ALT ±D.E	DEN ±D.E	ICH ±D.E	
Guerrero	Costa Grande	1. Chantecuan (4)	65.6	20.9±2.2	E, Eu	<i>Lr>Ce>Ag</i>	13.9±1.9	7.8±1.2	1,895±1,786	2.9±0.7
		2. Río La Unión (3)	65.6	25.1±0	Eu	<i>Lr>Ce>Ag</i>	24±20.4	10.6±3	968±1,078	7.3±2.3
		3. Río Pantla (2)	12.1	18.7±0	E	<i>Rm>Lr</i>	18±10.7	12.8±0.4	809±579	3.5±0.1
		4. Río Ixtapa (2)	23.9	11.8±0	E	<i>Lr>Rm</i>	18.2±13	14.7±2.8	2,515±1,354	2.5±1.9
		5. Laguna Barra de Potosí (6)	20.2	32.5±3.5	B, L	<i>Lr>Ag>Ce>Rm</i>	14.3±9.4	10.9±1.3	1,125±1,048	8.5±6.3
		6. Coyuca-Mitla (3)	27.9	10.9±1.8	E, L	<i>Lr>Rm</i>	28.5±15	15.1±4.3	847±562	2±2.4
		7. Barra de Tecoaapa (4)	180	33.8±0	Eu, E	<i>Lr>Rm>Ag>Ce</i>	9.5±8.2	11.2±4.2	510±547	7.7±1.7
		8. Llano Grande (3)	37	14.8±0	Eu	<i>Lr>Rm>Ce</i>	25.6±21	11.5±7.7	2,030±2,457	29.6±1
		9. El Ciruelo (3)	37	16.6±1.5	E	<i>Lr>Ag>Ce</i>	19.3±13	9.1±0.7	2,411±1,161	26.6±1.1
		10. Laguna Corralero (11)	37	13.9±6.7	B, E, L	<i>Lr>Rm>Ce>Ag</i>	9.5±9.2	9.2±2.1	2,066±1,417	20.3±7
		11. La Tuza de Monroy (4)	61.5	16.4±1.2	L	<i>Lr> Ce>Ag>Rm</i>	23.2±18	17.3±4.4	2,184±1,881	40.8±17
	Costa de Oaxaca		12. Miniyua (5)	61.5	14±1.8	E	<i>Lr>Rm>Ag>Ce>Va</i>	6.8±7.6	10.9±8.1	664±964
		13. Chacahua-Pastoria (4)	77.1	31±4.9	L	<i>Rm>Lr>Ag>>Ce</i>	13.7±3.5	11.3±0.8	2,128±353	36.3±1.1
		14. Cacalotepec (4)	77.1	30.3±1.5	E	<i>Lr>Rm>Ce>Ag</i>	13.4±8.8	13.8±3.3	1,194±1,081	40.7±6
		15. Laguna Manialtepec (7)	37.9	15.8±2.7	B, E, L	<i>Lr>Rm>Ce</i>	26.4±17	13.8±5.7	1,408±702	30.6±4.2
		16. Los Naranjos-Palma Sola (2)	61	15.5±6.9	Eu	<i>Lr>Ag</i>	32.2±30	12.7±5.3	2,843±2,709	61.4±31
		17. El Tomatal (4)	61	14.5±1.1	E	<i>Lr>Ag>Ce>Rm</i>	22.2±16	12.7±2.6	1,372±879	32.9±2.3
		18. Laguna La Salina (3)	61	17.2±1.1	L	<i>Rm>Lr>Ag</i>	20.8±2.4	13.3±1	456±1,668	36.5±3.8
		19. Laguna Ventanilla (2)	61	21±10.7	L	<i>Lr>Rm</i>	40.6±24	14.9±8.5	3,828±1,613	39±18.2
		20. Laguna El Rosario (3)	7.6	26.5±1	L	<i>Lr>Ag>Ce</i>	16.4±6.5	11.7±1.7	2,299±1,011	38.6±4
		21. Laguna La Grande (2)	7.6	27±13.8	L	<i>Ce>Ag</i>	13.8±12	12.1±6	2,283±2,084	18.4±7.4
		22. Laguna La Colorada (3)	7.6	16.5±1.3	L	<i>Ce>Lr>Ag</i>	18.8±14	10.9±1	1,416±929	35.6±3.2
Oaxaca			23. Garrapatero (3)	5.7	25±2.5	L	<i>Ce>Lr>Ag</i>	13.4±2.2	10±1	1,550±1,165
		24. Canoa-Guelaguichi (6)	5.7	12.3±2.6	Eu, L	<i>Lr>Ce>Ag>Rm</i>	32.3±31	11.2±3.4	1,567±760	26.3±4
		25. Estero La Ventosa (6)	103	21.6±2.6	E, Eu	<i>Ag>Ce>Lr>Rm</i>	15.1±9.7	10.5±3.4	940±669	24.9±5.9
		26. Laguna Superior-Inferior (4)	103	40.1±6.1	L	<i>Lr> Ce>Ag>Va</i>	8.5±3.4	5.2±2.8	2,435±2,551	15±3.9
		27. Oriental-Occidental (4)	87.1	32±3	E	<i>Ce> Lr>Ce>Va</i>	15±10.2	5±1.2	3,117±2,495	11.7±4
Chiapas	Costa de Chiapas	28. Mar Muerto-El Capulín (8)	87.1	35.5±19	E, L	<i>Ag>Ce>Rm>Ab>Lr</i>	21.1±15	6.8±2	3,000±1,342	11.2±1.4
		29. La Joya-Buenavista (9)	496	18.6±9.9	B, E, L	<i>Ag>Rm>Lr>Ce>Ab</i>	25.2±14	12.4±2.2	1,719±317	9.6±0.3
		30. Los Patos-Solo Dios (4)	496	19±1.5	E	<i>Rm>Lr>Ag>Ab</i>	24.2±2	17.6±1.7	1,663±45	22.5±1.8
		31. Barra de Chocohuitl (5)	496	30.6±2.2	B, E	<i>Rm>Ag>Lr</i>	23.4±3.9	14.1±2.9	3,000±311	28±6.4
		32. Carretas-Pereyra (6)	496	19.2±1.9	E, L	<i>Rm>Lr>Ag>Va</i>	28±0.7	19.2±1.2	1,377±100	12±2.4
		33. Barrita de Pajón (5)	861	17.4±8	B, E, Eu	<i>Lr>Ce>Ag>Rm</i>	27.3±6.1	13.1±1.1	2,556±445	16.3±10
		34. El Castaño-Chantuto (8)	861	21±9.5	B, E	<i>Rm>Lr> Ag>Ce>Pa>Rh</i>	61.6±34	20.1±5.3	2,032±111	53.6±31
		35. El Hueyate-Panzacola (8)	861	19.8±9.9	B, E, L	<i>Rm>Lr>Ag>Pa>Rh</i>	38.6±6.7	16.5±3.4	1,380±74	28.4±11
	36. Barra San José-San Simón (6)	938	17±12.4	B, E	<i>Rm>Lr> Ag>Pa</i>	30.6±7.3	20±3.7	1,945±177	38.1±0.5	
	37. El Cabildo-Amatal (3)	938	10.5±3.3	E	<i>Rm>Ag>Pa>Va</i>	36.2±7.4	14±2.5	1,958±229	35.3±7.6	
	38. Laguna Pozuelos-Murillo (6)	938	9.3±3.8	E, L	<i>Ag>Rm>Lr>Ce</i>	29.3±9.9	13.3±2.7	2,391±292	32.2±8.8	
	39. El Gancho-Suchiate (6)	938	9.4±3.2	E, Eu	<i>Lr>Rm>Ag>Ce</i>	35.7±3	15.3±0.8	1,907±202	41.2±2.3	

intersticial (%), correspondientes a cuatro mediciones por sistema en Guerrero y hasta cinco mediciones en Oaxaca y Chiapas. Para los análisis sobre la variación espacial de los manglares se consideraron tres atributos estructurales y un índice: área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), altura total (m), densidad (individuos ha^{-1}) y el índice de Complejidad de Holdridge (ICH). El ICH se integra considerando el producto del valor medio de altura, y área basal total del arbolado, número de individuos y número de especies en una superficie estándar de 0.1 ha (Holdridge *et al.* 1971, Blanco *et al.* 2001). En el caso de los valores de volumen de recarga hídrica ($\text{hm}^3 \text{año}^{-1}$) de los acuíferos asociados a las cuencas de cada sitio, estos se obtuvieron del portal del Sistema de Información del Agua (CONAGUA 2023).

Para el Pacífico sur se identificaron cuatro geformas costeras principales, de acuerdo a la siguiente clasificación desarrollada para este estudio con base en rasgos geomorfológicos generales:

Bocana.- Referida parcialmente como Tidal Inlet en Flemming & Hansom (2011); y como Boca, Bocana en Lugo-Hubp (2011): De dominancia mareal y alta dinámica, es la sección transversal que conecta a un cuerpo acuático continental (lagunas y esteros, de esta misma clasificación) con el mar, y es una vía de intercambio directo de las masas de agua oceánica y dulceacuícola. Esta geforma no es completamente estable, pues las bocanas pueden migrar a lo largo de la barra que separa al cuerpo acuático continental del mar. En sistemas micro y meso mareales, las bocanas son de ancho variable y pueden ser efímeras o intermitentes, las cuales están bien representadas en el Pacífico sur mexicano, pudiendo cerrarse, debido a la acumulación sedimentaria, y abrirse estacionalmente por la acción de tormentas e inundaciones o de forma artificial ([Figura 2](#)).

Estero.- Referido parcialmente como Estuarine lagoon/lake en Whitfield & Elliott (2011); como Estero en De la Lanza-Espino *et al.* (2013); como Estuaries en Woodroffe *et al.* (2016); como Tidal Creek en Healy (2018); como Tidal Course en Perillo (2019); y como Estuarine Lake, Estuarine Bay, Micro-system Estuarine Types en van Niekerk *et al.* (2020): Es un sistema acuático intermareal, usualmente más largo que ancho, que puede conformarse por uno o más canales naturales o bahías deltaicas ciegas. Generalmente son de baja dinámica y con un alto tiempo de residencia hídrica, en función de la complejidad de sus meandros y la distancia a la bocana. En su curso, los canales pueden interconectar a cuerpos acuáticos de diferente profundidad, tamaño y forma (redonda, alargada, irregular). En esta clasificación se consideró a los canales de dragado, de origen antrópico, como esteros funcionales ([Figura 2](#)).

Estuario.- Referido parcialmente como River Mouth en Whitfield (1992); como Estuary en Kjerfve (1994); como Estuario en Lugo-Hubp (2011); como Valley Estuary, River Mouth Ecosystems en Whitfield & Elliott (2011); como Estuario en De la Lanza-Espino *et al.* 2013); como Deltas en Woodroffe *et al.* (2016); como Predominantly Open Estuaries, Large and Small Temporarily Closed Estuaries, Small and Large Fluvially Dominated Estuaries, Arid Predominantly Closed Estuaries y Micro-system Estuarine Types en van Niekerk *et al.* (2020): De dominancia fluvial/mareal, es la sección baja del curso de un río que desemboca directamente en el mar. En esta zona de contacto, presenta forma lineal o de embudo, con o sin una barrera o delta. Algunos ríos en el Pacífico sur mexicano, no desembocan perpendicularmente, sino que desarrollan un estero en forma de gancho, poco extenso y paralelo a la línea de costa, que comunica al cauce fluvial con el mar a través de una bocana. Los niveles de agua son determinados por las características de la desembocadura (temporal o permanentemente abierta) ([Figura 2](#)).

Laguna.- Referida parcialmente como Coastal lagoon (Lankford 1977, Kjerfve 1994); como Estuarine lagoon/lake en Whitfield & Elliott (2011), y como Lagoonal Environments en Woodroffe *et al.* (2016): Es un sistema acuático intermareal semicerrado, cuyo eje mayor es paralelo a la línea de costa, con una barrera predominantemente arenosa que la separa del mar, con el cual tiene conexión de manera efímera o permanente mediante una bocana. Pueden presentar marcada influencia fluvial o mareal con variaciones a lo largo del ciclo anual; un número variable de ríos o arroyos, permanentes o intermitentes, disuelven su caudal en el cuerpo lagunar. Es una de las geformas costeras más comunes en el Pacífico tropical mexicano ([Figura 2](#)).

Estructura del manglar en geoformas y regiones en México

Cada unidad de muestreo inventariada se categorizó de acuerdo con la geoforma en la que se encontró, a partir de observaciones hechas en campo y mediante el análisis de imágenes satelitales, a diferente escala y registradas por varios sensores, en la plataforma Google Earth Pro v. 7.3.6. Del total de unidades de muestreo, 24 correspondieron a bocanas, 73 a esteros, 24 a estuarios y 60 a lagunas. En la [Figura 1](#) se presenta la distribución de los 39 sistemas de manglar analizados y la ubicación de las geoformas en las cinco regiones hidrológicas presentes en la costa de los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas. En la [Tabla 1](#) se presentan la dominancia de las especies por sistema de manglar, geoformas y regiones asociadas, así como los valores estructurales medios, salinidad intersticial media y recarga hídrica.

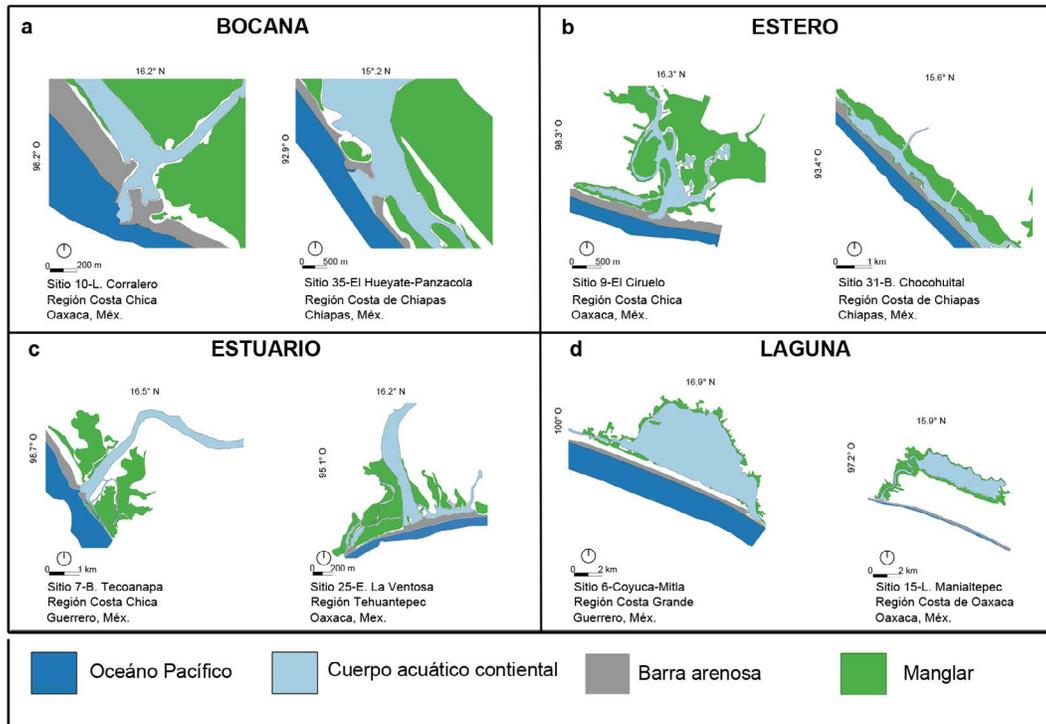


Figura 2. Geoformas costeras de los sistemas de manglar y tipos representativos del Pacífico sur mexicano.

Análisis de los datos. Para realizar una caracterización general de la dominancia global taxonómica, se calcularon los Índices de Valor de Importancia (IVI) por sistema, geoforma y región hidrológica, con base en la sumatoria de los valores relativos de densidad y dominancia basal de cada especie de mangle, incluyendo también a *Pachira aquatica* Aubl. y otras especies vegetales asociadas al manglar. Para esto, la densidad relativa se calculó mediante la división del número de individuos de la especie $i \times 100$, entre el total de individuos de todas las especies, y para calcular la dominancia relativa se dividió el área basal de la especie i entre el área basal de todas las especies, expresando el valor de importancia de cada especie de forma porcentual. Aunque la fórmula original para calcular el IVI contempla la adición de los valores de frecuencia relativa (Ramos-Durón *et al.* 2004), se optó por excluirlos de este análisis, a fin de evitar el efecto de doble ponderación de la densidad asociado a este índice (Netto *et al.* 2015, Villeda Chávez *et al.* 2018), que puede conducir a sesgos por sobreestimación de la importancia de un taxón en la comunidad.

También, el grado de asociación lineal entre la salinidad intersticial y la recarga hídrica con el área basal, altura, densidad e ICH, se determinó calculando coeficientes de Pearson y su nivel de significancia estadística ($\alpha = 0.05$).

Para evaluar el efecto espacial sobre las variables estructurales de las especies de mangle, se aplicaron análisis multivariados permutacionales de varianza con 999 permutaciones y suma de cuadrados tipo I (Permanova, por sus siglas en inglés) (Anderson 2001), a un nivel de significancia de 0.05. Para los datos de área basal y densidad se

construyeron matrices de Bray-Curtis, ya que esta medida de disimilitud resulta robusta para comparar proporcionalmente variables continuas relacionadas con biomasa y abundancia. Para los datos de altura e ICH, se utilizaron matrices de distancia euclidiana debido a la homogeneidad de escala en la altura y a la capacidad de medir diferencias absolutas del índice, sin asumir colinealidad entre las variables empleadas en su cálculo (Borcard *et al.* 2018). En todos los casos se consideró a la geoforma, región hidrológica y su interacción como factores. Se asumió a la región hidrológica como un factor ecorregional, al delinarse un gradiente ambiental con un aumento de la precipitación de Guerrero hacia Chiapas (norte a sur) (CONAGUA 2023).

Para explorar las clinas de los datos estructurales en espacios bidimensionales, se construyeron diagramas de ordenación por escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS, por sus siglas en inglés), para cada variable estructural. La formación natural de grupos jerárquicos fue analizada mediante la construcción de dendrogramas (algoritmo UPGMA) y su significancia con perfiles de similitud (SIMPROF, por sus siglas en inglés). Las diferencias de los grupos categorizados por geoforma y región hidrológica se determinaron mediante análisis multivariados de similitud (ANOSIM, por sus siglas en inglés) de una vía.

Finalmente, se exploró la consistencia de los patrones de área basal, altura, densidad e ICH de las unidades de muestreo y su potencial predictivo entre geoformas y regiones hidrológicas, a través de análisis canónicos de coordenadas principales (CAP, por sus siglas en inglés) (Anderson & Willis 2003) con pruebas de validación cruzada (LOOCV, por sus siglas en inglés). Los ejes de las ordenaciones construidas fueron correlacionados (Coeficientes de Pearson > 0.5) con los valores de importancia de las especies de mangle, transformados logarítmicamente ($\log X + 1$). Todos los análisis estadísticos multivariados se realizaron siguiendo rutinas del programa PRIMER v. 6 + PERMANOVA (Anderson *et al.* 2008).

Resultados

Dominancia global y relación de la estructura del manglar con variables ambientales. La composición y dominancia de los mangles y de algunas especies asociadas, con base en el IVI, variaron entre las geoformas: en las bocanas y esteros se encontró que las especies *L. racemosa* y *R. mangle* presentan las mayores dominancias, alcanzando en conjunto una proporción de entre un 57 y un 71 %, mientras que, en el caso de los estuarios y lagunas, fueron *L. racemosa* y *C. erectus* las especies que alcanzaron en conjunto una dominancia en IVI de entre 63 y 75 % (Figura 3A-D). Así mismo, la exploración de la dominancia de especies por regiones hidrológicas muestra que *L. racemosa* y *C. erectus* se presentan como dominantes en conjunto, en un intervalo de entre un 69 y un 80 %, para las regiones Costa Grande, Costa de Oaxaca y Tehuantepec. Por otro lado, *L. racemosa* y *R. mangle* fueron dominantes en un 59 y 64 %, respectivamente, en las regiones Costa Chica y Costa de Chiapas (Figura 4A-E). La dominancia, composición específica y valores de importancia para cada sistema de manglar se presentan en la Tabla S1.

Respecto a los análisis de correlación, las relaciones lineales entre variables ambientales y estructurales de los manglares se interpretaron como moderadas y bajas (considerando el intervalo -1 a 1 del coeficiente de Pearson), de acuerdo a las asociaciones positivas o negativas que resultaron significativas con valores absolutos de $r_{Pearson} \geq 0.2$: recarga hídrica-altura ($r_{Pearson} = 0.5$, $P = 0.0001$), recarga hídrica-área basal ($r_{Pearson} = 0.47$, $P = 0.0001$), salinidad-altura ($r_{Pearson} = -0.32$, $P = 0.0001$), recarga hídrica-ICH ($r_{Pearson} = 0.25$, $P = 0.0005$), salinidad-área basal ($r_{Pearson} = -0.2$, $P = 0.01$).

Variación geomórfica y regional de la estructura de los manglares. Los análisis PERMANOVA detectaron diferencias significativas ($P < 0.05$) de área basal entre Regiones hidrológicas y de altura entre geoformas; así como diferencias de densidad y de ICH entre ambos factores espaciales (Tabla 2). En ningún caso se detectó una interacción significativa entre los factores analizados.

Los diagramas de ordenación por nMDS, categorizados por geoforma y región, se presentan en la figura 5A-H. Los valores de estrés de los diagramas variaron entre 0.14 y 0.18, lo cual indica que las ordenaciones muestran una estructura interna aceptable, considerando el valor crítico de estrés (> 0.25) indicado para estudios ecológicos

(Clarke & Gorley 2006), en la formación de grupos a través de gradientes longitudinales. La exploración visual de las ordenaciones muestra un macrogrupo con clinas poco evidentes en todas las variables: sin embargo, se derivan particiones discretas de algunos grupos relativamente más homogéneos. Los dendrogramas indicaron la formación de grupos con estructura interna significativa, de acuerdo a sus perfiles de similitud, para el área basal (Figura S1), altura (Figura S2) e ICH (Figura S4). Los valores globales de r en las pruebas de ANOSIM fueron bajos ($r < 0.1$) (Clarke 1993) entre los grupos de variables estructurales categorizados por geoformas, corroborando su baja variabilidad. Estos resultan ligeramente más altos ($r \geq 0.2$) entre los grupos por región hidrológica, indicando la existencia de una mayor variabilidad en los atributos estructurales (Figura 5B, D, F, H). Los resultados de las comparaciones pareadas de los ANOSIM con significancia estadística se presentan en la Tabla 3.

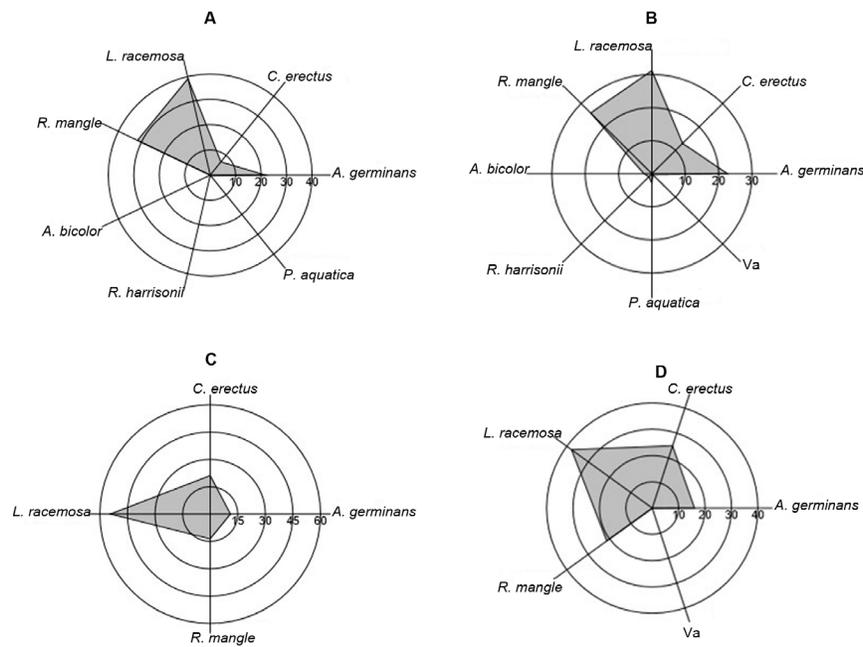


Figura 3. Gráficos de la dominancia global basada en el valor de importancia de las especies de manglar presentes por geoforma en el Pacífico sur mexicano. Bocana (A), Estero (B), Estuario (C), Laguna (D); Ab: *Avicennia bicolor*, Ag: *Avicennia germinans*, Ce: *Conocarpus erectus*, Lr: *Laguncularia racemosa*, Pa: *Pachira aquatica*, Rh: *Rhizophora harrisonii*, Rm: *Rhizophora mangle*, Va: *Vegetación asociada*.

Consistencia de patrones en la estructura de los manglares para geoformas y regiones. Los análisis CAP mostraron correlaciones significativas ($P < 0.05$) en la ordenación de geoformas para el primero de los ejes únicamente en altura ($\delta^2 = 0.283$, $P = 0.002$) e ICH ($\delta^2 = 0.187$, $P = 0.028$), siendo *R. mangle* y *C. erectus*, las especies mejor correlacionadas, en valor de importancia, con las ordenaciones de las variables estructurales, altura: *R. mangle* ($r_{Pearson} = 0.701$), *C. erectus* ($r_{Pearson} = 0.712$); ICH: *R. mangle* ($r_{Pearson} = -0.808$), *C. erectus* ($r_{Pearson} = 0.652$), (Figura 6A, D).

Para altura, se alcanzó un 33.9 % de éxito en la asignación de las geoformas categorizando de forma *a priori* los valores de esta variable estructural; y en la prueba de validación individual, las geoformas Estuario y Bocana resultaron ambas consistentes en un 78 %, seguidas de Laguna (26 %) y Estero (8 %). Para el ICH, se alcanzó un 29 % de éxito en la asignación de geoformas, siendo también las más consistentes la Bocana (67 %) y Estuario (56 %), seguidas de Laguna (26 %) y Estero (8 %).

En el caso de las ordenaciones de las regiones hidrológicas, estas resultaron significativas ($P < 0.05$) para el primer eje en las cuatro variables estructurales: área basal ($\delta^2 = 0.327$, $P = 0.003$), altura ($\delta^2 = 0.233$, $P = 0.014$), densidad ($\delta^2 = 0.404$, $P = 0.001$) e ICH ($\delta^2 = 0.338$, $P = 0.001$). La especie *R. mangle* se encontró altamente correlacionada en valor de importancia con tres variables: área basal ($r_{Pearson} = 0.719$), altura ($r_{Pearson} = 0.672$) e ICH ($r_{Pearson} = -0.624$);

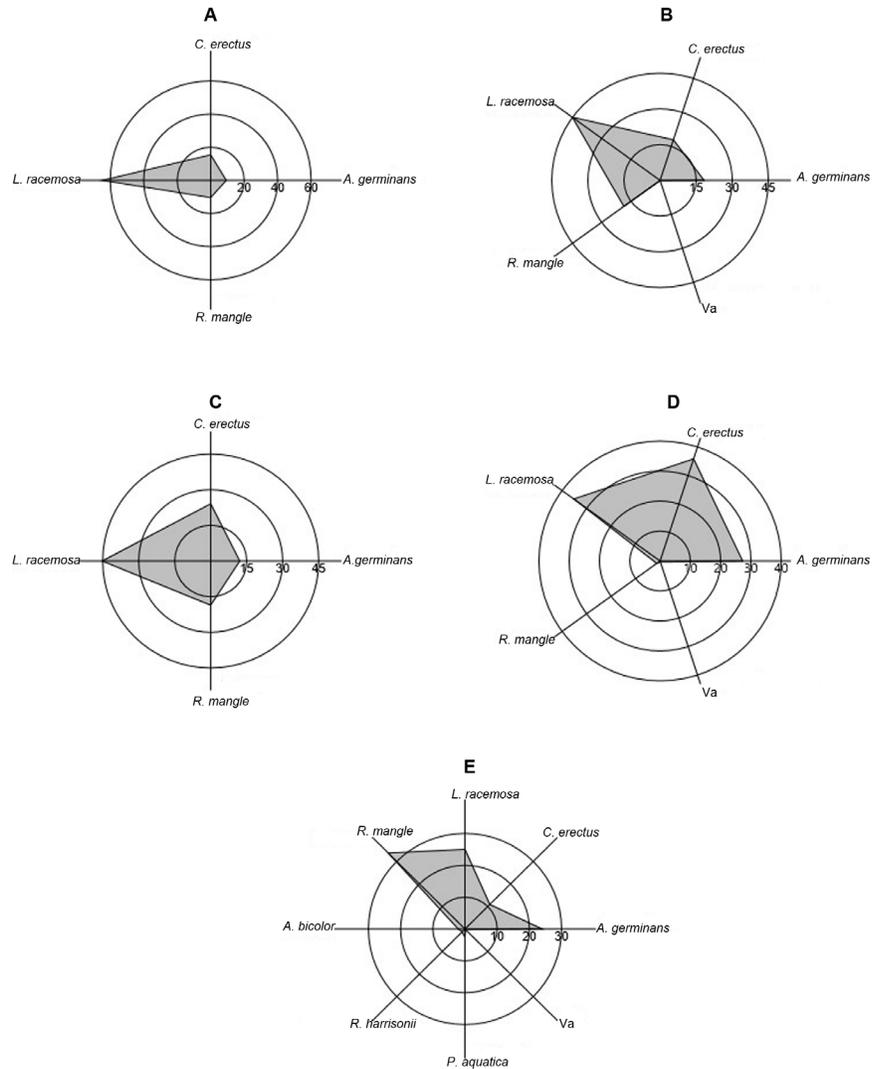


Figura 4. Gráficos de la dominancia global basada en el valor de importancia de las especies de manglar presentes por región hidrológica en el Pacífico sur mexicano. Costa Grande (A), Costa Chica (B), Costa de Oaxaca (C), Tehuantepec (D), Costa de Chiapas (E); *Ab*: *Avicennia bicolor*, *Ag*: *Avicennia germinans*, *Ce*: *Conocarpus erectus*, *Lr*: *Laguncularia racemosa*, *Pa*: *Pachira aquatica*, *Rh*: *Rhizophora harrisonii*, *Rm*: *Rhizophora mangle*, *Va*: *Vegetación asociada*.

encontrándose correlación alta de *C. erectus* con altura ($r_{\text{Pearson}} = -0.672$) y densidad ($r_{\text{Pearson}} = 0.647$), y de *L. racemosa* con área basal ($r_{\text{Pearson}} = 0.592$) e ICH ($r_{\text{Pearson}} = 0.665$) (Figura 7A-D).

En las pruebas LOOCV, la mayor consistencia o éxito de clasificación se alcanzó en la densidad, con un 51.6 %, siendo las regiones Costa Grande y Costa de Chiapas, las más predecibles con un 77 y un 68 %, respectivamente, seguidas de las regiones Tehuantepec (50 %) y Costa de Oaxaca (40 %). El área basal presentó un 48.4 % de consistencia, resultando más predecibles en la validación individual las regiones Costa de Chiapas (80 %) y Tehuantepec (75 %), seguidas de Costa Grande y Costa Chica (ambas con 33 %). El ICH alcanzó 41.9 % de consistencia en su clasificación *a priori*, siendo más predecible en la Costa de Chiapas (68 %), Costa Grande (56 %), seguidas de Tehuantepec (25 %), Costa Chica (22 %) y Costa de Oaxaca (7 %). El menor éxito de clasificación se obtuvo en altura, con un 33.9 %, siendo la Costa de Chiapas (68 %) y Tehuantepec (50 %), las más predecibles en su validación individual, seguidas de Costa Grande (22 %).

Discusión

En este estudio se aportó evidencia para detectar patrones en la estructura de los manglares de acuerdo con la región hidrológica en la que se encuentran, así como a la geoforma a la cual se asocian en el Pacífico sur de México. En términos generales, estudios realizados en otras partes del mundo a meso escalas regionales y escalas locales, han demostrado que un conjunto de factores, entre los que destacan la configuración geomorfológica, el clima, el hidroperíodo y el régimen de salinidad, influyen directamente en atributos tales como la composición, distribución, área basal, altura, biomasa, densidad y complejidad en los manglares (Barik *et al.* 2018, Njiru *et al.* 2022).

La salinidad es una variable química que afecta las propiedades del agua y el suelo, por lo que resulta altamente explicativa a distintas escalas para comprender los patrones de composición, distribución y estructura del manglar, altura e incremento diamétrico de los árboles (Ahmed *et al.* 2023). Estudios como el de Torres *et al.* (2018), han demostrado la alta correlación, positiva y negativa, que existe entre los atributos estructurales y funcionales del manglar con la salinidad del agua intersticial, la cual se encuentra afectando directamente el sistema de raíces. Para el caso del efecto de la salinidad intersticial sobre un indicador de la complejidad ecológica, este ha sido pocas veces evaluado. Perera *et al.* (2013) encontraron una correlación negativa directa entre la salinidad intersticial y el ICH de un manglar, la cual también se documentó en este estudio, aunque con un valor de r bajo (< 0.1) no significativo. Conviene señalar que los datos de salinidad intersticial reportados en este estudio para el Pacífico sur, corresponden a mediciones hechas anualmente por periodos de 3 a 5 años durante los mismos meses; ver Carbajal-Evaristo & López-Santos (2018) y Tovilla-Hernández *et al.* (2020); lo cual podría sesgar la variabilidad temporal de este parámetro, por lo que se recomienda precaución al considerar las correlaciones.

Tabla 2. Resultados de los análisis multivariados permutacionales de varianza basados en matrices de distancia de las variables estructurales de las especies de mangles del Pacífico sur mexicano, en respuesta a los factores Geoforma y Región. *Denota valores de P significativos (< 0.05)

VARIABLES ESTRUCTURALES	FACTORES DE VARIACIÓN	GRADOS DE LIBERTAD	CUADRADO MEDIO	F	P
Área basal	Geoforma	3	1335.7	1.226	0.281
	Región	4	3548.7	3.258	0.003*
	Geoforma × Región	11	892.3	0.819	0.699
Altura	Geoforma	3	31.07	2.945	0.002*
	Región	4	15.23	1.444	0.11
	Geoforma × Región	11	10.95	1.038	0.41
Densidad	Geoforma	3	53.97	2.093	0.015*
	Región	4	84.11	3.262	0.001*
	Geoforma × Región	11	20.59	0.799	0.804
ICH	Geoforma	3	2742.7	2.656	0.021*
	Región	4	3633.8	3.519	0.001*
	Geoforma × Región	11	917.1	0.888	0.59

En el caso de la recarga hídrica, considerada como la relación entre las aguas superficiales y subterráneas en una cuenca, se sabe que esta influirá directamente en los patrones hidrológicos y la vegetación asociada a los humedales costeros. El flujo de agua dulce, tanto subterránea como superficial que corre hacia la zona intermareal, puede explicar en más de un 90 % el área que cubre un manglar (Gnanappazham & Selvam 2014), así como su crecimiento y producción de biomasa (Hayes *et al.* 2019), existiendo impactos en la vegetación costera debido al exceso de demanda de agua en los sectores altos de una cuenca. En el Pacífico sur también se determinó una correlación positiva y significativa entre la recarga hídrica de las cuencas y la altura y el área basal de los manglares. La reducción de los valores locales de salinidad relacionada con el aporte de agua dulce fue documentada por Montes Cartas *et al.* (1999), para un gradiente norte-sur en la región costa de Chiapas, encontrándose también cambios en la composición y fisonomía de los manglares. Cabe mencionar que el hidroperíodo, comprendido como la frecuencia, duración y profundidad de la inundación, destaca por ser una variable esencial que define los procesos funcionales de los manglares (Twilley & Rivera-Monroy 2005) y usualmente evaluado a escalas locales, por lo que es recomendable evaluar su correlación, a meso escalas, con la variación estructural.

En términos generales, se han asumido cambios en los atributos ecológicos de los manglares entre distintas unidades geomorfológicas a través de un paisaje costero (Twilley *et al.* 1996). Sin embargo, en algunos casos, estos

Tabla 3. Resultados significativos ($P < 0.05$) de los coeficientes r en las comparaciones pareadas de los análisis multivariados de similitud de las geoformas y regiones hidrológicas para las variables estructurales de los manglares Pacífico sur mexicano.

Variables estructurales	Factor	Prueba pareada	r	P
Área basal	Geoforma	Estuario, Laguna	0.2	0.02
		Bocana, Laguna	0.2	0.03
	Región	Costa Grande, Costa de Chiapas	0.2	0.02
		Costa Chica, Costa de Chiapas	0.2	0.04
		Costa Grande, Costa de Chiapas	0.2	0.02
		Costa de Oaxaca, Costa de Chiapas	0.2	0.05
Tehuantepec, Costa de Chiapas	0.4	0.01		
Altura	Región	Costa de Oaxaca, Tehuantepec	0.3	0.04
		Tehuantepec, Costa de Chiapas	0.3	0.03
Densidad	Geoforma	Estuario, Laguna	0.1	0.05
	Región	Costa Grande, Costa de Oaxaca	0.2	0.04
		Costa Grande, Tehuantepec	0.3	0.05
		Costa Grande, Costa de Chiapas	0.5	0.0001
		Costa Chica, Costa de Chiapas	0.3	0.003
		Costa de Oaxaca, Costa de Chiapas	0.2	0.007
Tehuantepec, Costa de Chiapas	0.6	0.002		
ICH	Geoforma	Estuario, Bocana	0.2	0.02
		Estuario, Laguna	0.2	0.05
	Región	Costa Grande, Costa Chica	0.6	0.004
		Costa Grande, Costa de Oaxaca	0.8	0.001
		Costa Grande, Tehuantepec	0.6	0.006
Costa Grande, Costa de Chiapas	0.6	0.0002		

Estructura del manglar en geoformas y regiones en México

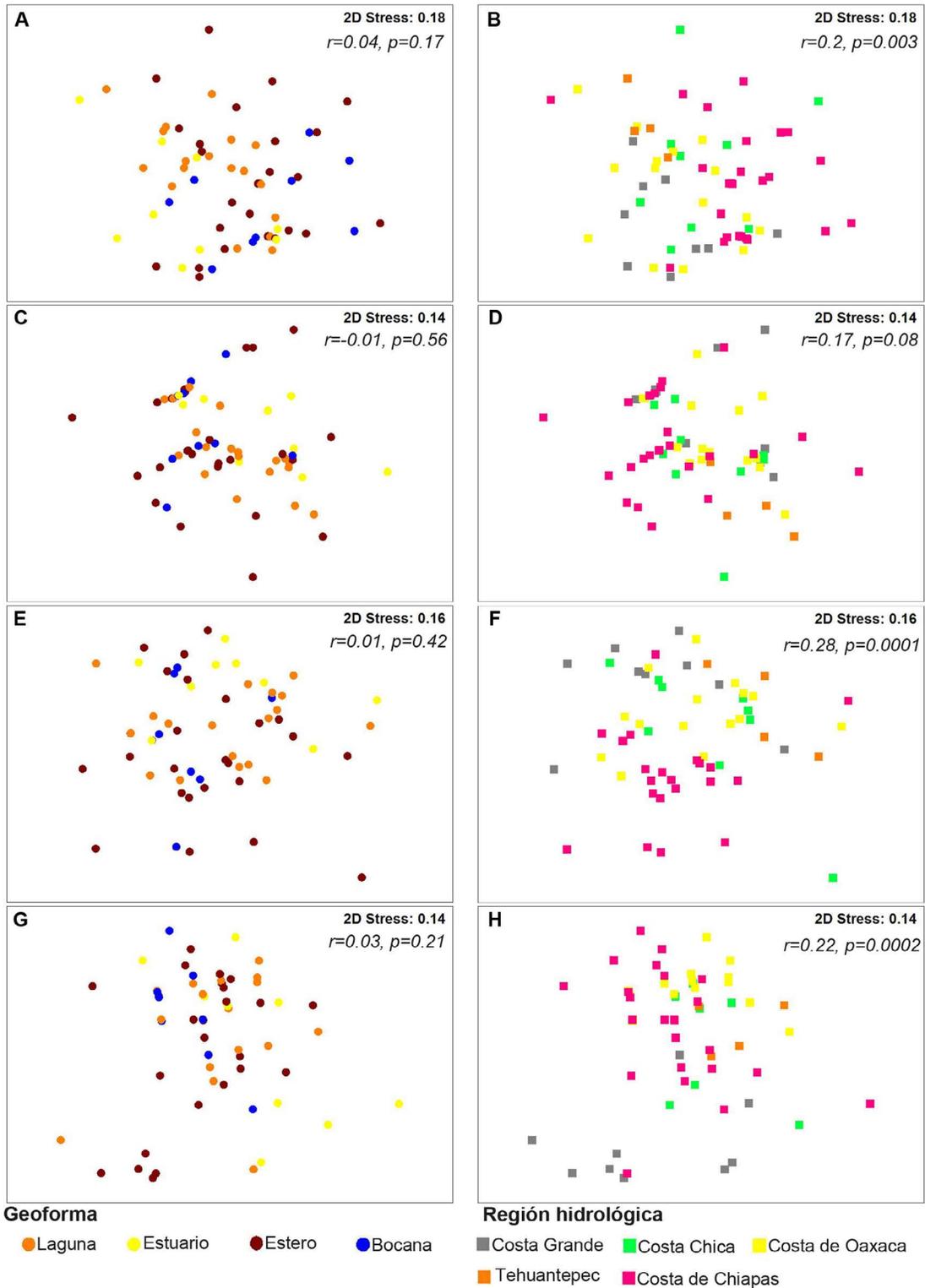


Figura 5. Diagramas de escalamiento multidimensional no paramétrico del área basal (A-B), altura (C-D), densidad (E-F) e ICH (G-H) de las especies de mangles del Pacífico sur mexicano, basados en matrices de distancia. Cada punto representa observaciones categorizadas por geoforma y región hidrológica. Se muestra el valor del coeficiente global r y su significancia estadística ($\alpha = 0.05$) de acuerdo a los análisis multivariados de similitud.

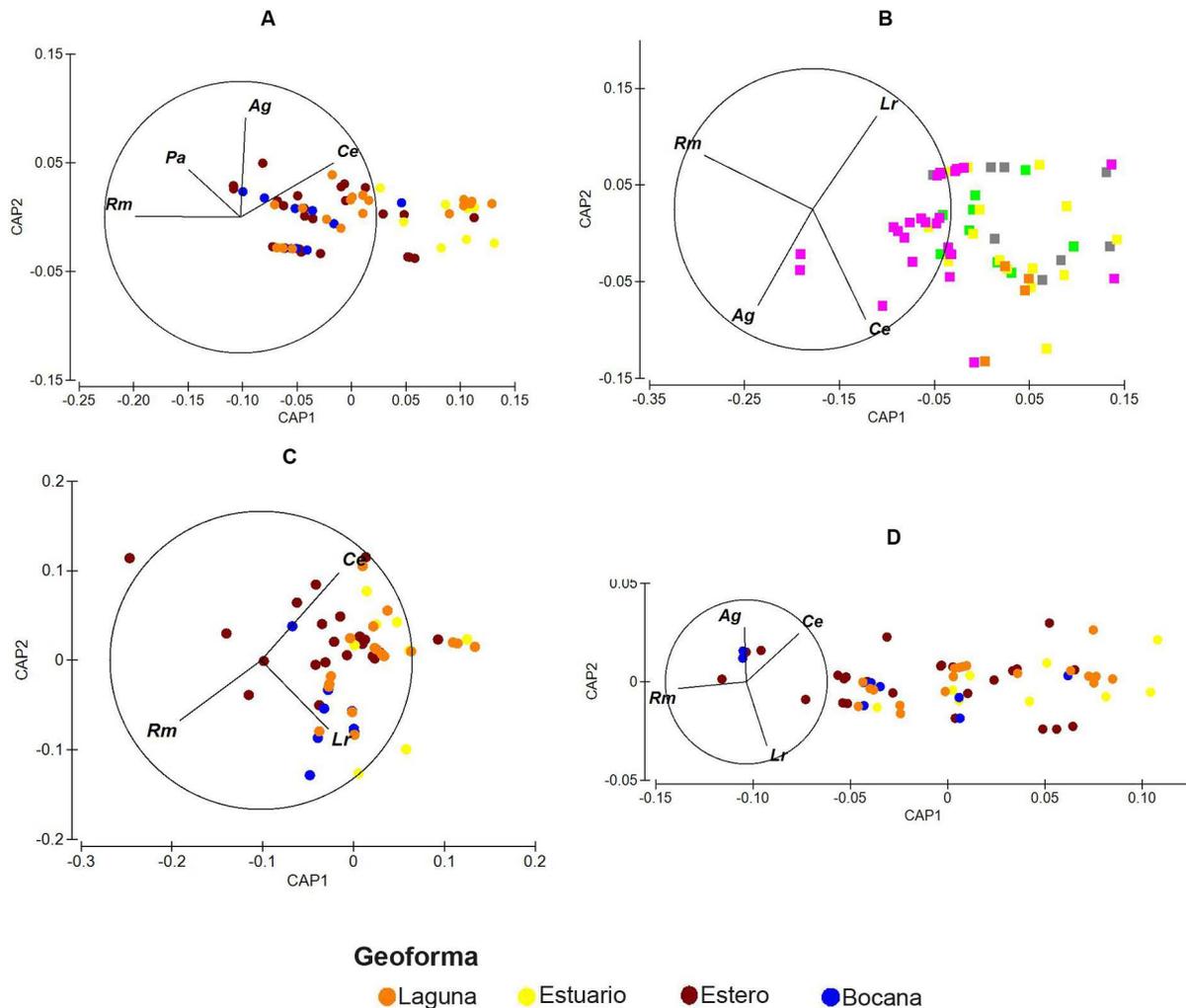


Figura 6. Diagramas de análisis canónicos de coordenadas principales del área basal (A), altura (B), densidad (C) e ICH (D) categorizados basados en matrices de distancia. Cada punto representa observaciones categorizadas por geoforma. Vectores indican correlaciones de Pearson entre el valor de importancia de las especies y los ejes de la ordenación.

cambios no resultan evidentes respecto al patrón de composición y dominancia a nivel local, debido en parte a la plasticidad intrínseca que exhiben algunas especies frente a la variación ambiental (Feller *et al.* 2010). Por ejemplo, se espera que, de forma natural, *L. racemosa* sea menos dominante en geoformas de alta influencia mareal, como las bocanas o los cursos bajos de estuarios (Benfield *et al.* 2005). Sin embargo, en el Pacífico sur encontramos a *L. racemosa* como dominante en las cuatro geoformas analizadas, aunque con un cambio notable en el porcentaje de asociación con otras especies. *Rhizophora mangle* fue la especie asociada a *L. racemosa* con mayor dominancia en bocanas y esteros, coincidentes con las geoformas más afectadas por cambios de salinidad, lo cual resulta esperado considerando el intervalo 0-30 ‰ en el cual suele desarrollarse esta especie (Snedaker 1995). Por otro lado, de acuerdo con este estudio, *C. erectus* es la especie dominante asociada a *L. racemosa* en estuarios y lagunas, lo cual también podría explicarse por su tendencia a desarrollarse en sitios con salinidades de 0 a 10 ‰ (Lonard *et al.* 2021).

En este estudio reportamos que la geoforma resulta un factor de variación para la altura, densidad e ICH de los manglares en el Pacífico sur (Tabla 2). Como ocurre con la dominancia de especies, los atributos estructurales de los manglares suelen variar en geoformas influenciadas por entornos hidrológicos contrastantes (p. ej. Bocana y Estuario), lo cual ha sido observado en otros estudios a escala regional (Njiru *et al.* 2022). De acuerdo con lo en-

contrado, la altura y el ICH están más correlacionados con *R. mangle* y *C. erectus*, cuyos atributos muestran una mayor variación para sus valores de importancia en bocanás, estuarios y lagunas del Pacífico sur. Para el caso de la altura, es evidente una mayor dispersión de las observaciones correspondientes a la geoforma Laguna en ambos ejes de la ordenación (Figura 5), indicando una mayor variabilidad de las condiciones estructurales de los manglares en el Pacífico sur. Las lagunas costeras con barras arenosas, Tipo III-A en la clasificación de Lankford (1977), son los entornos geomorfológicos intermareales más comunes en el Pacífico mexicano y cuyos manglares exhiben patrones estructurales diversos en función de los patrones hidrológicos y de sedimentación prevalecientes, por lo que pueden reflejar fisonomía vegetal que pueden resultar más consistentes en otras geoformas (González-Zamorano *et al.* 2013, Chacón Abarca *et al.* 2021).

Para esta investigación, las clinas encontradas son poco evidentes en los diagramas de ordenación (Figura 5), independientemente de la geoforma. Por otro lado, se logró detectar una mayor variabilidad estructural de los manglares entre regiones hidrológicas que entre las geoformas, ocurriendo cambios de dominancia específica. Aunque *L. racemosa* es una especie presente en las cinco regiones evaluadas, sus valores de importancia elevados resultan característicos en cuatro de estas: Costa Grande, Costa Chica, Costa de Oaxaca y Tehuantepec. Los estresores

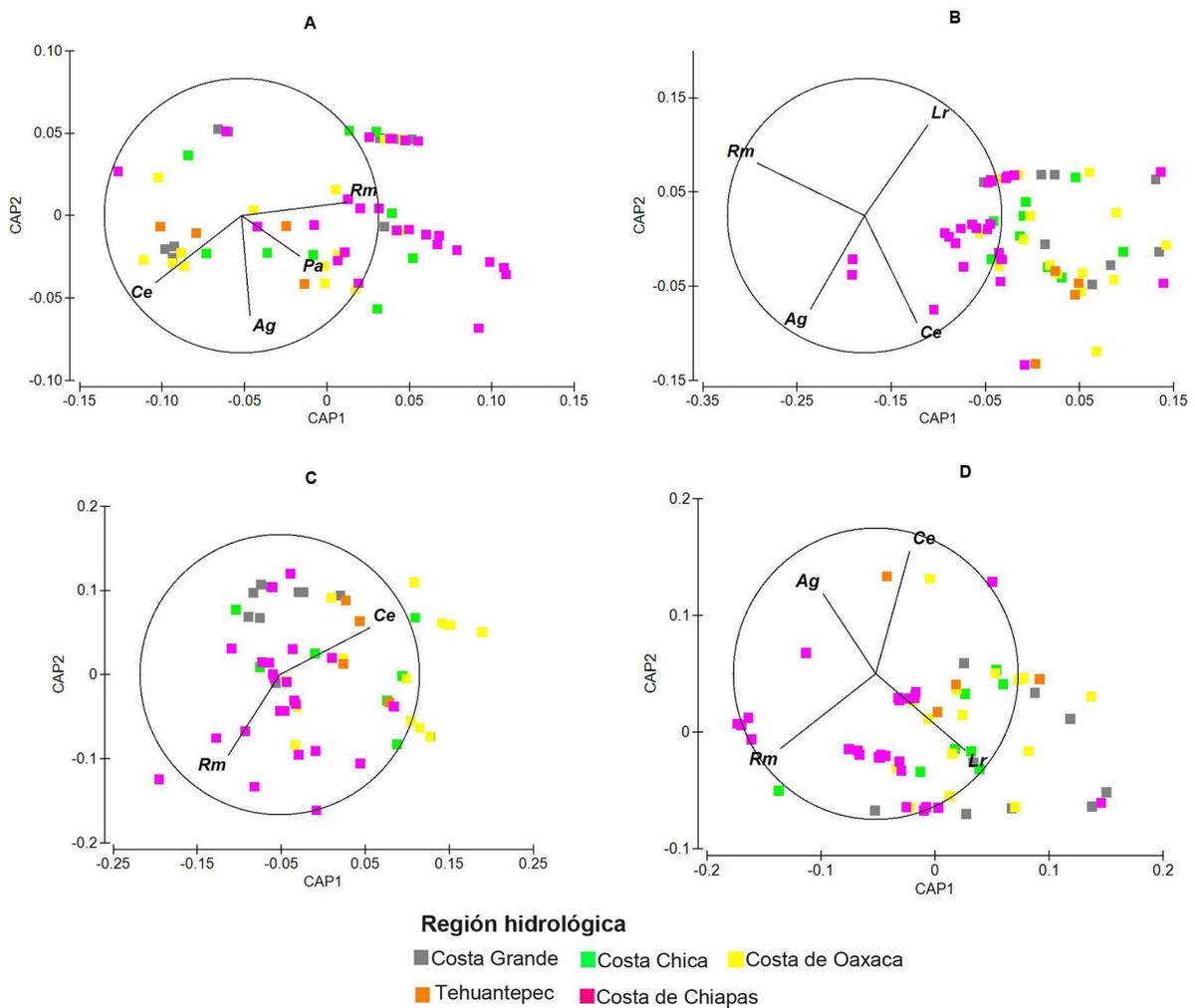


Figura 7. Diagramas de análisis canónicos de coordenadas principales del área basal (A), altura (B), densidad (C) e ICH (D) categorizados basados en matrices de distancia. Cada punto representa observaciones categorizadas por región hidrológica. Vectores indican correlaciones de Pearson entre el valor de importancia las especies y los ejes de la ordenación.

naturales en esta parte del Pacífico sur son distintos a los de las demás regiones, por ejemplo, una mayor incidencia de huracanes o impactos de origen antropogénico específicos, ante los cuales esta especie presenta mayor resiliencia (Ruíz Taylor *et al.* 2013, Castillo-Eliás *et al.* 2021). Hacia la región Tehuantepec ocurre un notable cambio de composición específica y estructura, con un aumento en el valor de importancia de *A. germinans* y *C. erectus*, con menor área basal y altura, probablemente como consecuencia de la disminución de la humedad y un aumento en la salinidad media de sus sistemas; mientras que un mayor desarrollo estructural de los manglares en la Costa de Chiapas, dominados por *R. mangle*, esté influenciado principalmente por un aumento en la disponibilidad de agua dulce y un relativo buen estado de conservación de los manglares (Flores-Verdugo *et al.* 1992, Tovilla-Hernández & Romero-Berny 2012).

El índice de valor de importancia es una aproximación cuantitativa ampliamente utilizada en manglares como indicador de la competencia entre los individuos. Sin embargo, se debe considerar que la medición de procesos ecológicos, como la competencia, deberían evaluarse en series de tiempo que capten la dinámica de cambios a nivel individual, poblacional o de comunidad. Por ejemplo, los mangles que suelen exhibir altas dominancias, como *L. racemosa*, fluctúan en sus valores de importancia aún en escalas temporales relativamente cortas (Cheng *et al.* 2023). Por lo tanto, es recomendable analizar los valores de importancia presentados en este estudio para los manglares del Pacífico sur bajo este contexto, considerando que los modelos basados en variables de crecimiento vegetativo (p. ej. tasa de incremento de área basal y/o de altura) y demográfico (Freckleton *et al.* 2009), pueden resultar indicadores más precisos de la importancia ecológica de las especies en un manglar.

En esta investigación se analizó información ecológica para comprender mejor la relación entre categorías geomórficas de unidades espaciales y la estructura de la vegetación de manglar. Si bien, la evidencia actual indica que los manglares siguen reglas alométricas universales que permiten su generalización estructural a escalas macro ecológicas (Rovai *et al.* 2021), hay patrones de vegetación característicos de ciertas regiones geográficas que requieren de más investigación en sus entornos geomorfológicos locales. Así mismo, es necesario considerar que el tipo de manejo, estado de conservación e impactos naturales o antropogénicos pueden ser variables que afectan a la estructura del manglar y esta puede evidenciar cambios a escalas temporales. Algunas geoformas o sitios particulares, por su naturaleza sedimentaria o accesibilidad para la explotación de recursos pueden verse sujetas a una mayor dinámica de cambio ecológico en sus manglares (Lee *et al.* 2022, Aziz *et al.* 2023).

En el Pacífico sur de México, como unidad meso escalar, se encontró que sí existe variación en los atributos estructurales de los manglares entre distintas geoformas y regiones. Sin embargo, el gradiente de variación del área basal, altura y densidad es relativamente bajo, resultando más consistente al compararse solo entre regiones hidrológicas, dependiente de la dominancia de especies e independientemente del factor geomórfico. Es importante resaltar que aún se requiere el desarrollo una clasificación cuantitativa más precisa de las geoformas regionales, por ejemplo, basada en la dimensión fractal y valores hidrológicos de las unidades, a fin de generar un factor de variación más robusto para separar los patrones estructurales de los manglares a meso escala. Esta información podría considerarse como base para la delineación de unidades ecorregionales de manglar a lo largo del Pacífico mexicano a fin de contribuir, por una parte, al conocimiento de factores espaciales que definen aspectos funcionales de este ecosistema y, por otra, al desarrollo de directrices de manejo regional.

Agradecimientos

Los autores agradecen los valiosos comentarios de los revisores anónimos y el editor de sección, que contribuyeron sustancialmente a mejorar este manuscrito.

Material suplementario

El material suplementario puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3560>

Literatura citada

- Adams JB, Rajkaran A. 2020. Changes in mangroves at their southernmost African distribution limit. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* **247**: 106862. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106862>
- Ahmed S, Sarker SK, Friess DA, Kamruzzaman M, Jacobs M, Sillanpää M, Naabeh CSS, Pretzsch H. 2023. Mangrove tree growth is size-dependent across a large-scale salinity gradient. *Forest Ecology and Management* **537**: 120954. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120954>
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Australian Journal of Ecology* **26**: 32-46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods*. Plymouth: PRIMER-E.
- Anderson MJ, Willis TJ. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* **84**: 511-525. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2)
- Aziz KNA, Hashim SS, Tajam J, Mohd FA, Roslani MA, Kamaruddin SA, Latif ZA, Maulud KNA. 2023. Robust mangrove channel assessment for mangrove channel vulnerability valuation: A concept. *International Journal of Innovation and Industrial Revolution* **5**: 208-224.
- Barik J, Mukhopadhyay A, Ghosh T, Mukhopadhyay SK, Chowdhury SM, Hazra S. 2018. Mangrove species distribution and water salinity: an indicator species approach to Sundarban. *Journal of Coastal Conservation* **22**: 361-368. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11852-017-0584-7>
- Benfield SL, Guzman HM, Mair JM. 2005. Temporal mangrove dynamics in relation to coastal development in Pacific Panama. *Journal of Environmental Management* **76**: 263-276. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.02.004>
- Blanco JF, Bejarano AC, Lasso J, Cantera JR. 2001. A new look at computation of the complexity index in mangroves: do disturbed forests have clues to analyze canopy height patchiness? *Wetlands Ecology and Management* **9**: 91-101. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1011115220126>
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2018. *Numerical Ecology with R*. Nueva York: Springer. ISBN: 978144197975-9
- Camargo Maia R, Coutinho R. 2012. Structural characteristics of mangrove forests in Brazilian estuaries: A comparative study. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **47**: 87-98. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572012000100008>
- Carbajal-Evaristo SS, López-Santos A. 2018. *Inventario y monitoreo del estado actual de los bosques de manglar de Guerrero. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. LM006*. Ciudad de México: Pro Manglares: Proyecto de Asesores para la Sustentabilidad Costera A. C.-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Carranza-Edwards A, Gutiérrez M, Rodríguez-Torres R. 1975. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología* **2**: 82-88.
- Castillo-Elías B, Gervacio-Jiménez H, Vences-Martínez JA. 2021. Diagnóstico de áreas degradadas de manglar y propuestas de restauración ecológica en el estado de Guerrero, México. *Revista Iberoamericana de las Ciencias Biológicas y Agropecuarias* **10**. DOI: <https://doi.org/10.23913/ciba.v10i20.108>
- Chacón Abarca S, Chávez V, Silva R, Martínez ML, Anfuso G. 2021. Understanding the dynamics of a coastal lagoon: Drivers, exchanges, state of the environment, consequences and responses. *Geosciences* **11**: 301. <https://doi.org/10.3390/geosciences11080301>
- Cheng C, Ke X, Lang T, Zhong C, Lv X, Zhang M, Chen Y, Fang Z, Zhou H, Chen Y. 2023. Current status and potential invasiveness evaluation of an exotic mangrove species, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn, on Hainan Island, China. *Forests* **14**: 2036. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14102036>
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**: 117-143. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. *PRIMER 6: user manual-tutorial*. Plymouth: PRIMER-E.

- CONAGUA [Comisión Nacional del Agua]. 2023. *Sistema Nacional de Información del Agua*. Ciudad de México, México: Comisión Nacional del Agua. <https://sina.conagua.gob.mx/sina/> (accessed July 20, 2023).
- De la Lanza-Espino G, Ortiz-Pérez MA, Carbajal-Pérez JL. 2013. Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas* **81**: 33-50. DOI: <https://doi.org/10.14350/rig.33375>
- Feller IC, Lovelock CE, Berger U, McKee KL, Joye SB, Ball MC. 2010. Biocomplexity in mangrove ecosystems. *Annual Review of Marine Science* **2**: 395-417. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163809>
- Flemming BW, Hansom JD. 2011. Estuarine and coastal geology and geomorphology. *Treatise on Estuarine and Coastal Science* **3**: 1-5. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374711-2.00301-6>
- Flores-Verdugo F, González-Farías F, Segura-Zamorano D, Ramírez-García P. 1992. Mangrove ecosystem of the Pacific coast of Mexico: distribution, structure, litterfall and detritus dynamics. In: Seeliger E, ed. *Coastal Plant Communities of Latin America*. New York: Academic Press, pp. 269-288. DOI: <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02633-6>
- Freckleton RP, Watkinson AR, Rees M. 2009. Measuring the importance of competition in plant communities. *Journal of Ecology* **97**: 379-384. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01497.x>
- Gnanappazham L, Selvam V. 2014. Response of mangroves to the change in tidal and freshwater flow-A case study in Pichavaram, South India. *Ocean & Coastal Management* **102**: 131-138. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2014.09.004>
- González-Zamorano P, Lluch-Cota S, Nava-Sánchez EH. 2013. Relation between the structure of mangrove forests and geomorphic types of lagoons of the Baja California Peninsula. *Journal of Coastal Research* **29**: 173-181. DOI: <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-12-00044.1>
- Hayes MA, Jesse A, Welti N, Tabet B, Lockington D, Lovelock C. 2019. Groundwater enhances above-ground growth in mangroves. *Journal of Ecology* **107**: 1120-1128. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13105>
- Healy TR. 2018. Tidal Creeks. In: Finkl C, Makowski C, eds. *Encyclopedia of Coastal Science, Encyclopedia of Earth Science Series*. Dordrecht: Springer, pp.1694-1695. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-48657-4_313-2
- Holdridge LR, Grenke W, Hatheway WH, Liang T, Tosi JA. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones. A Pilot Study*. New York: Pergamon Press. ISBN: 9780080163406
- Kjerfve B. 1994. Coastal Lagoons. In: Kjerfve B, ed. *Coastal Lagoon Processes*. Amsterdam: Elsevier, pp. 1-8. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(08\)70006-0](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70006-0)
- Lankford RR. 1977. Coastal lagoons of Mexico. Their origin and classification. *Elsevier Oceanography Series* **60**: 1-8 DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751802-2.50022-9>
- Lee K-Y, Shih S-S, Huang Z-Z. 2022. Mangrove colonization on tidal flats causes straightened tidal channels and consequent changes in the hydrodynamic gradient and siltation potential. *Journal of Environmental Management* **314**: 115058. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115058>
- Lonard RI, Judd FW, De Yoe HR, Stalter R. 2021. Biology of the mangal halophyte *Conocarpus erectus* L.: A review. In: Grigore MN, ed. *Handbook of Halophytes*. Springer Cham. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-57635-6_72
- López-Portillo J, Ezcurra E. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques* **8**: 27-51. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2002.801290>
- Lugo-Hubp J. 2011. *Diccionario geomorfológico*. Ciudad de México: Instituto de Geografía-Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 9703229654.
- McKee K, Rogers K, Saintilan N. 2012. Response of Salt Marsh and Mangrove Wetlands to Changes in Atmospheric CO₂, Climate, and Sea Level. In: Middleton B. eds. *Global Change and the Function and Distribution of Wetlands. Global Change Ecology and Wetlands*, vol 1. Dordrecht: Springer. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-007-4494-3_2
- Merritt DM. 2013. Reciprocal relations between riparian vegetation, fluvial landforms and channel processes. In: Schroder JF, ed. *Treatise on Geomorphology*. San Diego: Academic Press, pp. 219-243. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374739-6.00239-6>

- Montes Cartas CG, Castillo Argüero S, López-Portillo J. 1999. Distribución del manglar en cuatro sistemas lagunares de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **64**: 25-34. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1579>
- Netto SP, Amaral MK, Coraiola M. 2015. A new index for assessing the value of importance of species-VIS. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **87**:2265-2279. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201520140351>
- Njiru DM, Githaiga MN, Nyaga JM, Lang'at KS, Kairo JG. 2022. Geomorphic and climatic drivers are key determinants of structural variability of mangrove forests along the Kenyan coast. *Forests* **13**: 870. DOI: <https://doi.org/10.3390/f13060870>
- Perera KARS, Amarasinghe MD, Somaratna S. 2013. Vegetation structure and species distribution of mangroves along a soil salinity gradient in a micro tidal estuary on the north-western coast of Sri Lanka. *American Journal of Marine Sciences* **1**: 7-15.
- Perillo GME. 2019. Geomorphology of tidal courses and depressions. In: Perillo GME, Wolanski E, Cahoon DR, Hopkinson CS, eds. *Coastal Wetlands. An Integrated Ecosystem Approach*. Amsterdam: Elsevier, pp. 221-261. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63893-9.00006-X>
- Ramos-Durón FJ, Quiroz-Flores AJ, Ramírez-García Armora JP, Lot-Helgueras A. 2004. *Manual de Hidrobotánica. Muestreo y Análisis de la Vegetación Acuática*. DF, México: AGT. ISBN: 9684631235
- Rico-Gray V. 1981. *Rhizophora harrisonii* (Rhizophoraceae), un nuevo registro para las costas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **41**: 163-165. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1253>
- Rodríguez-Zúñiga MT, Troche-Souza C, Vázquez-Lule AD, Márquez-Mendoza JD, Vázquez-Balderas B, Valderrama-Landeros L, Velázquez-Salazar S, Cruz-López MI, Ressler R, Uribe-Martínez A, Cerdeira-Estrada S, Acosta-Velázquez J, Díaz-Gallegos J, Jiménez-Rosenberg R, Fueyo-Mac Donald I, Galindo-Leal C. 2013. *Manglares de México, Extensión, Distribución y Monitoreo*. DF, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978607832802-4
- Rovai AS, Twilley RR, Castañeda-Moya E, Midway SR, Friess DA, Trettin CC, Bukoski JJ, Stovall AEL, Pagliosa PR, Fonseca AL, Mackenzie RA, Aslan A, Sasmito SD, Sillanpää M, Cole TG, Purbopuspito J, Warren MW, Murdiyarso MD, Mofu W, Sharma S, Tinh PH, Riu P. 2021. Macroecological patterns of forest structure and allometric scaling in mangrove forests. *Global Ecology and Biogeography* **30**: 1000-1013. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13268>
- Ruiz Taylor MDM, Rangel-Salazar JL, Cortés Hernández B. 2013. Resilience in a Mexican Pacific mangrove after hurricanes: Implications for conservation restoration. *Journal of Environmental Protection* **4**: 1383-1391. DOI: <https://doi.org/10.4236/jep.2013.412159>
- Santamaría-Damián S, Romero-Berny EI, Tovilla-Hernández C, Gallegos-Martínez ME. 2019. Recent records of *Avicennia bicolor* (Acanthaceae) on the Mexican Pacific coast with notes on its distribution and conservation status. *Hidrobiológica* **29**: 197-202. DOI: <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2020v29n3/Santamaria>
- Snedaker SC. 1995. Mangroves and climate change in the Florida and Caribbean region: scenarios and hypotheses. *Hydrobiologia* **295**: 43-49. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00029109>
- Torres J, Barba E, Choix FJ. 2018. Mangrove productivity and phenology in relation to hydroperiod and physical-chemistry properties of water and sediment in biosphere reserve, Centla wetland, Mexico. *Tropical Conservation Science* **11**: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082918805188>
- Tovilla-Hernández C, Romero-Berny EI. 2012. Diagnóstico estructural de los manglares de Chiapas y Oaxaca. In: Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito Pérez R, eds. *Recursos acuáticos costeros del sureste, volumen I*. Mérida: Fondo Mixto CONACYT-Gobierno del Estado de Yucatán-Red para el Conocimiento de los Recursos Costeros del Sureste-Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 257-279. ISBN: 978607906007-7
- Tovilla-Hernández C, De la Presa-Pérez JC, Ovalle-Estrada F, Salas-Roblero LR, De la Cruz-Montes G, Lan-Ramírez A. 2020. *Inventario y monitoreo del estado actual de los bosques de manglar de Chiapas y Oaxaca. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. FN005*. Ciudad de México: El Colegio de la Frontera Sur-Consejo Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Triest L, Van der Stocken T. 2021. Coastal landform constrains dispersal in mangroves. *Frontiers in Marine Science* **8**: 617855. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.617855>
- Twilley RR, Rivera-Monroy V. 2005. Developing performance measures of mangrove wetlands using simulation models of hydrology, nutrient biogeochemistry, and community dynamics. *Journal of Coastal Research* **21**, 79-93.
- Twilley RR, Rivera-Monroy V, Rovai AS, Castañeda-Moya E, Davis S. 2019. Mangrove Biogeochemistry at local to global scales using ecogeomorphic approaches. In: Perillo GME, Wolanski E, Cahoon DR, Hopkinson CS, eds. *Coastal Wetlands. An Integrated Ecosystem Approach*. Amsterdam: Elsevier, pp. 717-785. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63893-9.00021-6>
- Twilley RR, Snedaker SC, Yañez-Arancibia, Medina E. 1996. Biodiversity and ecosystem processes in tropical estuaries: Perspectives of mangrove ecosystems. In: Mooney HA, Cushman JH, Medina E, Sala OE, Schulze DE, eds. *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*. Chichester: Wiley, pp. 327-370. ISBN: 9780471956013
- van Niekerk L, Adams JB, James NC, Lamberth SJ, MacKay CF, Turpie JK, Rajkaran A, Weerts SP, Whitfield AK. 2020. An estuarine ecosystem classification that encompasses biogeography and a high diversity of types in support of protection and management. *African Journal of Aquatic Sciences* **45**: 199-216. DOI: <https://doi.org/10.2989/16085914.2019.1685934>
- Velázquez-Salazar S, Rodríguez-Zúñiga MT, Alcántara-Maya JA, Villeda-Chávez E, Valderrama-Landeros L, Troche-Souza C, Vázquez-Balderas B, Pérez-Espinosa I, Cruz-López MI, Ressler R, De la Borbolla DVG, Paz O, Aguilar-Sierra V, Hruba F, Muñoz-Coutiño JH. 2021. *Manglares de México. Actualización y análisis de los datos 2020*. Ciudad de México, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 9786078570508
- Villeda Chávez E, Lara AL, González Zamorano P, Rubio EA, Valderrama L, Ramírez García P, García Calva L, Arguello Velázquez J, Cruz López MI. 2018. Muestreo de variables estructurales. In: Rodríguez Zúñiga MT, Villeda Chávez E, Vázquez-Lule AD, Bejarano M, Cruz López MI, Olguín M, Villela Gaytan SA, Flores R, coords. *Métodos para la caracterización de los manglares mexicanos: un enfoque espacial multiescala*. Ciudad de México, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 9786078570034
- Whitfield AK. 1992. A characterization of southern African estuarine systems. *Southern African Journal of Aquatic Sciences* **18**: 89-103. DOI: <https://doi.org/10.1080/10183469.1992.9631327>
- Whitfield AK, Elliott M. 2011. Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts. *Treatise on Estuarine and Coastal Science* **1**: 99-124. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374711-2.00108-X>
- Whorthington TA, zu Ermgassen PSE, Friess DA, Krauss KW, Lovelock CE, Thorley J, Tingey R, Woodroffe CD, Bunting P, Cormier N, Lagomasino D, Lucas R, Murray NJ, Sutherland W. J, Spalding M. 2020. A global biophysical typology of mangroves and its relevance for ecosystem structure and deforestation. *Scientific Reports* **10**: 14652. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71194-5>
- Woodroffe CD, Rogers K, McKee KL, Lovelock CE, Mendelssohn IA, Saintilan N. 2016. Mangrove sedimentation and response to relative sea-level rise. *Annual Review of Marine Science* **8**: 243-266. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034025>

Editor de sección: Pablo Cuevas Reyes

Contribuciones de los autores: EIRB, diseñó la investigación, compiló las bases de datos, clasificó las geoformas, analizó los datos y redactó el primer borrador del manuscrito. CTH y SSCE, compilaron y revisaron las bases de datos, validaron la clasificación de geoformas, analizaron parte de los datos y revisaron el manuscrito. YNVL, analizó parte de los datos, preparó figuras y revisó el manuscrito. JMLV y FJTS, discutieron el diseño y resultados y revisaron el manuscrito. Todos los autores aprobaron el manuscrito final.

Agencias de financiamiento: CT-H y SSC-H integraron las bases de datos utilizadas en esta investigación, gracias al financiamiento de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (proyectos FN005 y LM006). EIR-B agradece el apoyo a este estudio por parte de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, a través del proyecto 063-05-2023-UNICACH.

Conflictos de interés: Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de intereses financieros, personales ni en cuanto a la presentación de la información y resultados de este artículo.