

## Biogeografía de manglares: perspectiva histórica

Nancy Morales-Vásquez\*

### Resumen

Los manglares son un grupo ecológico tropical y subtropical que se han visto afectados por eventos tectónicos y climáticos en una escala de tiempo geológico. Estos cambios han forzado la redistribución de este grupo definiéndose dos puntos de diversidad a nivel mundial: la región oriental y occidental. La comprensión de los factores históricos que dieron origen a los grupos modernos de manglares resulta uno de los objetivos centrales dentro de la Biología evolutiva y la Conservación. Se tienen dos hipótesis sobre la dispersión de los géneros modernos de mangle (*Brugiera*, *Ceriops*, *Kandelia* y *Rhizophora*): "centro de origen" y "vicarianza". Las evidencias se basan en descripciones referentes al tipo de ambiente durante esos periodos geológicos, el cual consideran extenso pero con oscilaciones del nivel mar y su ubicación en la costa. Además infieren un cambio floral drástico, debido a un enfriamiento súbito e intenso característica de una época glacial en los océanos siendo la causa más aceptada los eventos de deriva continental. Se propone otra ruta alternativa denominada como dispersión transoceánica, pero esta resulta difícil de sustentar debido a factores oceanográficos y de autoecología de los organismos como por ejemplo: la dirección hipotética de

las corrientes oceánicas en el pasado y la viabilidad de los propágulos. Con el limitado registro fósil, se ve en la necesidad de investigaciones más extensas que permitan descubrir más registros, además de realizar estudios con respecto a caracteres morfológicos, anatómicos y reproductivos de las especies actuales a fin de establecer relaciones con el material histórico para que nos ayude a explicar los mecanismos de migración ancestral.

**Palabras clave:** *Deriva continental, Dispersión, Fósil, Manglar, Origen, Vicarianza*

### Introducción

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que se enfoca en el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos en el espacio y tiempo (Espinosa et al. 2002, Contreras-Medina 2006). En el caso del manglar, tanto el número como el rango de distribución y extensión de las especies se han visto afectados por barreras geográficas y oceanográficas. Un ejemplo han sido los cambios cíclicos en la temperatura y el nivel del mar, lo que ha originado diferentes eventos de

\* Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). Carretera al sur KM 5.5, Apartado postal 19-B, C.P.23080, La Paz Baja California Sur, México. Correo electrónico: estrella\_marina129@hotmail.com

colonización y re-colonización durante períodos de glaciación (Sandoval-Castro 2012).

De acuerdo a *World Mangrove Atlas* la distribución de los bosques de manglar se encuentran en el norte alrededor de los 30°, con notables extensiones en Bermuda (32°20' N) y Japón (31°22' N). En el hemisferio sur, el límite se encuentra en Australia (38°45' S), Nueva Zelanda (38°03' S) y la costa Este del sur de África (32°59' S). El área total de los manglares en el mundo es de 181.077 km<sup>2</sup> distribuidos en: Sur y sureste de Asia 75.173 km<sup>2</sup> (41.5%), América 49.096 km<sup>2</sup> (27.1 %), oeste de África 27.995 km<sup>2</sup> (15.5%), Australasia 18.789 km<sup>2</sup> (10.4%) y este de África y Medio este 10.024 km<sup>2</sup> (5.5%) (Villalba 2005, Anónimo 2009, Sandoval-Castro 2012).

En lo que respecta a su diversidad, Tomlinson (1986) propuso dos regiones importantes a nivel mundial: la región oriental y la occidental. La región oriental corresponde al este de África, India, sureste de Asia, Australia y pacífico occidental. La región occidental la forman el oeste de África, Atlántico sur de América, mar Caribe, Florida, América central así como el Pacífico norte y sur de América. La región oriental tiene aproximadamente 40 especies de mangle, mientras que la región occidental solamente cuenta con ocho especies de mangles, por lo que se considera a la primera como la región más diversa (Jiménez 1999, Villalba 2005, Moreno-Casasola & Infante 2009, Sandoval-Castro 2012).

Las principales especies de mangle pertenecen a cinco familias: Combretaceae con una especie de *Laguncularia* y dos de *Lumnitzera*; Palmae con una especie del género *Nypa*; Rhizophoraceae con los géneros de *Bruguiera* (seis spp.), *Ceriops* (dos spp.), *Kandelia* (una spp.), *Rhizophora* (ocho especies); Sonneratiaceae con el género *Sonneratia* (cinco spp.) y la familia Verbenaceae con nueve especies del género *Avicennia* (Rico-Gray 1993, Jiménez 1999, Villalba 2005, Moreno-Casasola & Infante 2009).

En México existen cuatro especies de árboles de mangle: *Avicennia germinans* Linneo, 1764 (mangle negro o mangle prieto),

*Conocarpus erectus* Linneo, 1753 (mangle botoncillo), *Laguncularia racemosa* (L.)C.F. Gaertn, 1807 (mangle blanco) y *Rhizophora mangle* Linneo, 1753 (mangle rojo). Cabe mencionar que se han registrado *Avicennia bicolor* Standl. 1923 y *Rhizophora harrisonii* Leechm. 1918 (Anónimo 2009, Moreno-Casasola & Infante 2009). En lo que respecta a la distribución del manglar, se reconocen cinco regiones biogeográficas. Las regiones están delimitadas en función de las condiciones climáticas dominantes, los escurrimientos, la orografía y el despliegue de la plataforma continental. Debido a estas características las regiones en las que se distribuye el manglar en México son: región Pacífico norte (Baja California Sur, Sinaloa, Sonora, Nayarit), Pacífico centro (Colima, Jalisco, Michoacán), Pacífico sur (Chiapas, Guerrero y Oaxaca), Golfo de México (Tabasco, Tamaulipas, Veracruz,) y Península de Yucatán (Campeche, Yucatán y Quintana Roo) (Anónimo 2009).

### Biogeografía histórica

Los manglares provienen de las angiospermas, las cuales se caracterizan por la presencia de flores y por la producción de frutos. Las principales sinapomorfías que presentan son: la doble fecundación, producción de un tejido triploide de reserva denominado endosperma, óvulos y semillas en el interior de un carpelo (hoja modificada), flores, frutos, xilema con elementos de vasos y fibras y floema con células acompañantes (Sadava *et al.* 2009).

Se plantea que las angiospermas se originaron en el Cretácico inferior (hace 140 millones de años) y prosperaron de manera explosiva, por lo que en 60 millones de años, se convirtieron en el grupo vegetal dominante del planeta (Axerold 1952). En un principio se propuso como centro de origen de las angiospermas a la región Indo-Malaya. Después concluyen que el oeste de Gondwana, en los actuales continentes de Sudamérica y África, pudo haber sido el escenario para el origen de las mismas, debido a que en esta región existían distintos hábitats áridos a subhúmedos, los cuales favorecieron la evolución temprana

del grupo (Axerold 1952 In: Rico-Gray 1993, Raven & Axelrod 1974 In: Rico-Gray 1993).

En lo que respecta al registro fósil, el género más antiguo del cual se tiene registro es *Nypa*, la cual es un tipo de palma que proviene del sureste de Asia y data del Cretácico tardío (Rico-Gray 1993). Plaziat *et al.* (2001) suponen que durante el Paleoceno, la distribución del polen y los frutos de *Nypa* se encontraban en el cinturón tropical hasta los 60° de latitud en Australia. Sin embargo, para finales del Eoceno, *Nypa* desaparece de América del sur, África y Australia debido a un evento asociado al aumento de aridez y estacionalidad (Rull 1998, Ellison *et al.* 1999). Los fósiles correspondientes a los géneros de la familia Rhizophoraceae (*Brugiera*, *Ceriops*, *Kandelia* y *Rizophora*) considerados como los bosques de manglares modernos, se registraron a partir del Eoceno medio. Los frutos fósiles de *Brugiera* y *Ceriops* se localizaron en Londres; para *Kandelia* se encontraron propágulos en Alaska mientras que *Rizophora* registró polen en Borneo, Panamá, Senegal y Surinam. Debido a su abundancia y morfología, se reconoce a este como un fósil indicativo de tierras bajas húmedas tropicales húmedas. Por su parte, y de acuerdo a sus registros fósiles, el género *Pelliciera* se encontraba distribuido durante el periodo Eoceno en el Caribe, desde Jamaica hasta Panamá, mientras que *Sonneratia* fue encontrada en la India y proveniente del periodo Terciario inferior (Woodroffe & Grindrod 1991, Rico-Gray 1993, Ellison *et al.* 1999).

Acerca de la dispersión de los géneros modernos de mangle, se tienen dos hipótesis propuestas: "centro de origen" y "vicarianza". La hipótesis del centro de origen sugiere que los géneros modernos surgieron en la costa oriental del mar de Tethys y se diversificaron en lo que es la región oriental y se dispersaron hacia el este a través del océano Pacífico, antes del cierre del Istmo de Panamá hace tres millones de años (Van steenis 1962 In: Ellison *et al.* 1999). De igual forma, la hipótesis de vicarianza explica el surgimiento de éstos géneros en el mar de Tethys pero que por movimientos de deriva continental, se dio la

distribución disyunta de las especies de tales géneros (McCoy & Heck 1976 In: Ellison *et al.* 1999).

Para la hipótesis del centro de origen se tiene como evidencia la distribución actual de los géneros *Avicennia* y *Rizophora* quienes presentan un alto rango de distribución, por lo que suponen que éstas se originaron primero y pudieron migrar por el mar de Tethys mientras que los géneros que se originaron posteriormente vieron afectada su dispersión al cerrarse el paso entre el Océano Índico y el Mar Mediterráneo (Chapman 1975 In: Rico-Gray 1993). Sin embargo, para los otros géneros encontrados en América tales como *Conocarpus*, *Laguncularia* y *Pelliciera* suponen un punto de origen diferente y tomando en cuenta su distribución actual (América tropical y oeste de África) se considera pudo ser en el oeste de Gondwana (Exell & Stace 1972, Raven & Axelrod, 1974 In: Rico-Gray 1993).

Las descripciones referentes al tipo de ambiente durante esos periodos geológicos, se tiene a Woodroffe & Grindrod (1991), quienes de acuerdo a la evidencia fósil para el periodo Terciario, describen a la biota de este periodo como extensa, la cual sin embargo, debido a eventos tectónicos, presenta una extinción y una especiación a nivel local. Mientras que para el periodo Cuaternario mencionan que el polen fósil de los géneros *Avicennia* y *Rizophora* evidencia, una serie de alteraciones en su distribución, que para América del sur, se explica que fue por una serie de oscilaciones del nivel del mar y su ubicación en la costa. Ante esta observación llegaron a la conclusión de que este comportamiento indicaba climas húmedos y que el desarrollo de los manglares en diversas ubicaciones de la costa, sugiere que fue un resultado de estabilización del nivel del mar y los sedimentos sumergidos por intensas lluvias.

Un acontecimiento geológico importante que podría apoyar la hipótesis de vicarianza es el límite del periodo Eoceno, que de acuerdo a Rull (1998) fue en este periodo donde dio el último cambio floral drástico, debido a un enfriamiento súbito e intenso que determinó temperaturas muy frías, y

característica de una época glacial en los océanos y de mayor acumulación de hielo en zonas polares. La causa más aceptada que proponía para explicar estos eventos es la deriva continental. La migración de Australia y su separación de la Antártida, determinó la abertura de una vía para el paso de corrientes marinas polares hacia la región de Tethys, y esto no sólo provocó el enfriamiento climático de las regiones tropicales, sino que afectó al clima global, al crear un nuevo sistema de circulación oceánica y el desarrollo de una capa de agua fría en los fondos marinos (psicrosfera), así como glaciaciones y caídas del nivel del mar, que también contribuyeron en gran medida a una serie de extinciones. Ante tales características, se hipotetiza una biota adaptada a condiciones de temperatura y humedad elevada, y la cual desapareció cuando el ambiente es sustituido repentinamente por uno frío y seco.

Esto se apoya con Jiménez (1999) quien menciona que tanto *Avicennia*, *Laguncularia*, *Pellicera* y *Rizophora* ya se encontraban distribuidas en el Caribe y en el Pacífico cuando Centroamérica se consolidó como istmo hace 3.5 millones de años. En donde las diferencias en la composición florística entre el Caribe y el Pacífico se manifestaron después de los procesos climáticos del Mioceno, ocurriendo un cambio progresivo hacia climas secos estacionales y culminando con las glaciaciones del pleistoceno.

Dados estos acontecimientos, se considera que los refugios pleistocénicos pudieron favorecer la diversificación del mangle. Lo anterior debido a que hubo cambios climáticos fuertes, con una marcada disminución de la precipitación durante tiempos fríos y secos, lo que causó que regiones selváticas y con otro tipo de vegetación se fragmentaran, provocando diferenciación de poblaciones. Para cuando los glaciares se retiraron y el clima se mostró benigno, un subsecuente aumento en la precipitación permitió una expansión sin embargo, para ese entonces, las poblaciones ya se habían diferenciado. Los ciclos glaciares e interglaciares implicaban una expansión de capa de hielo seguido por periodos cortos de calentamiento y desglaciación, por lo que

estas oscilaciones causaron extinciones de poblaciones y cambios en la distribución de especies. Cabe mencionar que estos procesos solo se limitaban a regiones en donde el clima permitía la sobrevivencia de las especies. Para la última fase fría, que se calcula entre 22 y 18 mil años atrás, se había registrado para todos los taxa en general una ampliación de los mismos, incluso habían recolonizado hábitats de acuerdo a pruebas fósiles y genéticas encontradas en América y Europa (Woodroffe & Grindrod 1991, Rull 1998, Nettel & Dodd 2007).

Otra ruta alternativa de acuerdo a Rico-Gray (1993) es la migración de las especies de mangle por el océano Pacífico, conocida como dispersión transoceánica, sin embargo esta aseveración se considera muy difícil de sustentar debido que no se tiene registro fósil en América de *Brugiera*, *Ceriops*, *Kandelia*, *Lumnitzera*, *Sonneratia* y *Xylocarpus* característicos de la región Indo-Malaya. Además menciona que se tienen que tomar en cuenta factores como: la dirección hipotética de las corrientes oceánicas en el pasado, la relación de la distancia de migración y la viabilidad de los propágulos, la probabilidad de que alcanzaran un hábitat favorable dentro de su tiempo de viabilidad, la presencia de corrientes marinas favorables y finalmente el tamaño de los océanos Pacífico y Atlántico a través del tiempo. Con respecto a la viabilidad de los propágulos un estudio demostró que las plántulas de *Avicennia germinans* Lineo, 1764 pueden sobrevivir hasta 110 días en alta mar, lo cual implica una potencial dispersión. Sin embargo, no se cuenta con evidencia de propagación vegetativa de dicha especie (Rabinowitz 1978 *In*: Nettel & Dodd 2007).

Tomando en cuenta los planteamientos descritos anteriormente, se resumen que los procesos que favorecieron la dispersión de los géneros modernos de manglar fueron:

- Diversificación de las especies a través del proto-Atlántico y el Pacífico
- La deriva continental

- El cierre del mar de Tethys
- Los periodos glaciares
- La formación del Istmo de Panamá

Sin embargo, con el limitado registro fósil, resulta difícil inferir con certeza el origen de los géneros de mangle. Puesto que se han encontrado dentro de los restos fósiles hojas, flores, madera y frutos; se ve en la necesidad de investigaciones más extensas que nos permitan descubrir más registros, además de realizar estudios con respecto a sus caracteres morfológicos, anatómicos y reproductivos de las especies actuales a fin de establecer relaciones con el material histórico para que nos ayude a explicar los mecanismos de migración ancestral.

### Agradecimientos

Doctor Gerardo González Barba por proporcionar material de referencia y al Doctor Edgar Francisco Rosas Alquicira por los comentarios a la primera versión del manuscrito.

### Referencias

- Anónimo. 2009. Manglares de México: Extensión y Distribución. 2a ed. CONABIO. México. 99 pp.
- Axelrod, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 6:29-60. In: Rico-Gray, V. 1993. Origen y dispersión de los manglares: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Botánica Mexicana* 25(1):1-13.
- Contreras-Medina, R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de gimnospermas en México. Consultado el 21 de Enero de 2015: [http://www.scielo.org/ve/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S037818442006000300006&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org/ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S037818442006000300006&lng=es&nrm=iso). ISSN 0378-1844.
- Chapman, V. J. 1975. Mangrove biogeography. In: *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*. Hawaii. 1:3-22. In: Rico-Gray, V. 1993. Origen y dispersión de los manglares: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Botánica Mexicana* 25 (1):1-13.
- Espinosa, O. D., J. Morrone, J. Llorente & O. Flores. 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. 2a ed. UNAM. México. 133 pp.
- Ellison, A. M., E. J. Farnsworth & R. E. Merkt. 1999. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography* 8 (2): 95-115. DOI: 10.1046/j.1466-822X.1999.00126.x
- Exell, A. W. & C. A. Stace. 1972. Patterns of distribution in the Combretaceae. *Taxonomy, phytogeography and evolution* (307-323 p). In: Rico-Gray, V. 1993. Origen y dispersión de los manglares: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Botánica Mexicana* 25 (1):1-13.
- Jiménez, J. A. 1999. Capítulo seis. Ambiente, distribución y características estructurales en los Manglares del Pacífico de Centro América: Contrastes climáticos. Pp: 51-70. In: A. Yáñez-Arancibia & A. L. Lara-Domínguez (eds.). *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. México. 380 pp.
- McCoy, E.D. & K.L. Heck. 1976. Biogeography of corals, seagrasses, and mangroves: an alternative to the center of origin concept. *Systematic Zoology* 25 (3): 201-210. In: Ellison, A. M., E. J. Farnsworth & R. E. Merkt. 1999. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography* 8 (2): 95-115. DOI: 10.1046/j.1466-822X.1999.00126.x
- Moreno-Casasola, P. & D. M. Infante. 2009. Manglares y selvas inundables. Instituto de Ecología A. C. CONAFOR y OIMT. México. 150 pp.
- Nettel, A. & R. S. Dodd. 2007. Drifting propagules and receding swamps: genetic footprints of mangrove recolonization and dispersal along tropical coasts. *Journal compilation. Society for the study of evolution. Evolution* 61(4): 958-971. DOI:10.1111/j.1558-5646.2007.00070.x
- Plaziat, J.C., C. Cavagnetto, J. C. Koeniguer & F. Baltzer. 2001. History and biogeography of the mangrove ecosystem, based on a critical reassessment of the paleontological record. *Wetlands Ecology and Management* 9 (3): 161-180. DOI: 10.1023/A:1011118204434
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10 (1): 47-57. In: Nettel, A. & R. S. Dodd. 2007. Drifting propagules and receding swamps: genetic footprints of mangrove recolonization and dispersal along tropical coasts. *Journal compilation. Society for the study of evolution. Evolution* 61(4): 958-971. DOI:10.1111/j.1558-5646.2007.00070.x
- Raven, P. H. & D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 61 (3): 539-673. In: Rico-Gray, V. 1993. Origen y dispersión de los manglares: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Botánica Mexicana* 25 (1):1-13.
- Ricklefs, R., A. E. Schwarzbach & S. S. Renner. 2006. Rate of lineage origins explain the diversity anomaly in the world's mangrove vegetation. *The American naturalist*. 168 (6):805-810. DOI: 10.1086/508711
- Rico-Gray, V. 1993. Origen y dispersión de los manglares: una revisión con énfasis en las especies de América.

- Acta Botánica Mexicana 25 (1):1-13.
- Rull, V. 1998. Evolución de los manglares neotropicales: la crisis del Eoceno. *Interciencia* 23 (6): 355-362. DOI: 0378-1844/98/06/355-08
- Sadava, D., G. Heller, G. Orians, W. Purves & D. Hillis. 2009. *Vida, la ciencia de la biología*. 8a ed. Médica Panamericana. Argentina. 1376 pp.
- Sandoval-Castro, E. 2012. Diversidad y estructura genética de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*, en los ecosistemas de manglar de México. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.
- Tomlinson, P.B. 1986. *The botany of mangroves*. 1era ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 419 pp.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1962. The distribution of mangrove plant genera and its significance for palaeogeography. *Proc. Kon. Net. Amsterdam, Ser. C.* 65:164-169. In: Ellison, A. M., E. J. Farnsworth & R. E. Merkt. 1999. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography*. 8 (2): 95-115. DOI: 10.1046/j.1466-822X.1999.00126.x
- Villalba, J. 2005. Los manglares en el mundo y en Colombia: Estudio descriptivo básico. Consultado el 20 de Enero de 2015: <http://www.sogeocol.edu.co/documentos/Manglares.pdf>
- Woodroffe, C. D. & J. Grindrod. 1991. Mangroove biogeography: the role of cuaternary environmental and sea-level change. *Journal of Biogeography* 18 (5): 479-492.

**Recibido:** 26 de enero de 2015

**Aceptado:** 04 de febrero de 2015