

Nota de Investigación/Research Note

Producción primaria de los mangles del Estero El Conchalito en Bahía de La Paz (Baja California Sur, México)

Mangrove primary production at El Conchalito Estuary in La Paz Bay (Baja California Sur, Mexico)

EF Félix-Pico^{1*}, OE Holguín-Quiñones¹, A Hernández-Herrera¹, F Flores-Verdugo²

¹ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, Apartado postal 592, La Paz 23000, Baja California Sur, México.

* E-mail: efelix@ipn.mx

² Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-Unidad Mazatlán, UNAM. Apartado postal 811, Mazatlán 82000 Sinaloa, México.

Resumen

Se determinó la estructura, producción de hojarasca y productividad primaria del manglar del Estero El Conchalito (24°08'34" N, 110°2'59" W), compuesto por mangle blanco *Laguncularia racemosa* (L.), mangle rojo *Rhizophora mangle* L. y mangle negro *Avicennia germinans* (L.). La fisionomía dominante en el manglar correspondió al tipo de franja o borde, caracterizado por presentar un promedio de 2960 ind ha⁻¹, altura de 3.1 m, área basal de 10.2 m² ha⁻¹, 2 especies en 0.1 ha e índice de complejidad 2.9. La producción anual estimada de hojarasca fue de 805 g peso seco m⁻² para *L. racemosa*, 509 g peso seco m⁻² para *R. mangle* y 444 g peso seco m⁻² para *A. germinans*. Se estimó la productividad primaria máxima para las dos primeras especies y resultó entre 1.8 y 3.5 t C ha⁻¹ año⁻¹. El patrón de producción de hojarasca mostró una tasa máxima a fines de la temporada de lluvias, durante septiembre y octubre.

Palabras clave: producción primaria, hojarasca, manglar, Estero El Conchalito.

Abstract

The structure, litterfall production, and primary production of the mangrove stand at El Conchalito Estuary in La Paz Bay (Baja California Sur, Mexico) were studied during two annual cycles (1998–2000). The mangrove stand is composed of white mangrove *Laguncularia racemosa* (L.), red mangrove *Rhizophora mangle* L., and black mangrove *Avicennia germinans* (L.). The dominant physiognomy of the stand corresponded to fringe mangrove, characterized by a mean density of 2960 ind ha⁻¹, height of 3.1 m, basal area of 10.2 m² ha⁻¹, 2 species in 0.1 ha, and complexity index of 2.9. Annual estimated litterfall production was 805 g dry wt m⁻² for *L. racemosa*, 509 g dry wt m⁻² for *R. mangle*, and 444 g dry wt m⁻² for *A. germinans*. Maximum primary productivity for the first two species was estimated between 1.8 and 3.5 t C ha⁻¹ yr⁻¹. The pattern of litterfall production showed a maximum rate at the end of the rainy season, during September and October.

Key words: primary production, litterfall, mangrove, El Conchalito Estuary.

Introducción

Los manglares son formaciones vegetales que presentan su más alto grado de expresión en la zona costera tropical y subtropical, alcanzando su máximo desarrollo estructural en la región ecuatorial, en donde pueden encontrarse árboles hasta de 40 a 50 m de altura y más de 1 m de diámetro (Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez 1999). En la costa oriental de Baja California Sur (BCS), México, los bosques de manglar se presentan como rodales aislados de franja, tipo matorral y de escasa cobertura (Rollet 1974, Mendoza *et al.* 1984).

En las costas de la Península de Baja California están presentes tres especies de mangles: rojo *Rhizophora mangle* L. 1753, negro *Avicennia germinans* (L.) Stearn 1958, y blanco *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertner *f.* 1805 (Rollet 1974), especies que están consideradas bajo protección especial por la legislación mexicana (NOM-059-ECOL-1994, *Diario Oficial de la Nación*, 16 de mayo de 1994) y para cuya conservación y restauración existe una reglamentación (NOM-EM-001-

Introduction

Mangroves are plant formations that achieve full development in tropical and subtropical coastal areas, reaching their maximum structural development in the equatorial region where trees of 40–50 m in height and 1 m in diameter can be found (Yáñez-Arancibia and Lara-Domínguez 1999). On the eastern coast of Baja California Sur, Mexico, mangrove forests are found in isolated strips, bush-like, with limited coverage (Rollet 1974, Mendoza *et al.* 1984).

Three mangrove species occur on the coasts of the Baja California peninsula: red *Rhizophora mangle* L. 1753, black *Avicennia germinans* (L.) Stearn 1958, and white *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertner *f.* 1805 (Rollet 1974). These species are subject to special protection under Mexican law (NOM-059-ECOL-1994, *Diario Oficial de la Nación*, 16 May 1994), and regulations exist for their conservation and restoration (NOM-EM-001-RECNAT-1999, *Diario Oficial de la Nación*, 16 August 1999).

RECENAT-1999, *Diario Oficial de la Nación*, 16 de agosto de 1999).

Los manglares como ecosistema presentan una tasa de productividad primaria bruta muy alta y constituyen la base del continuo flujo de exportación e importación de material orgánico y nutrientes hacia y desde ecosistemas vecinos, lo que ha valido para considerarlos ecosistemas abiertos (Lugo y Snedaker 1974). Entre 20% y 40% de su productividad se convierte en hojarasca (hojas, flores, semillas, ramas y estípulas) que cae al medio. Las principales vías del flujo de energía pueden influir en la estructura de las comunidades de invertebrados y peces que habitan los manglares, siendo la hojarasca del manglar la principal fuente de energía para los consumidores de la trama trófica, vía detrito, siempre que la biomasa de las algas y del plancton sea baja (Twilley *et al.* 1986, Wafar *et al.* 1997).

Estudios realizados en regiones húmedas y semihúmedas de las costas de Nayarit y Sinaloa, México, acerca de la estructura y dinámica del manglar (Flores-Verdugo *et al.* 1987, 1990; Flores-Verdugo 1989) muestran que las tasas de defoliación van desde 652 hasta 1417 g m⁻² año⁻¹ (hojarasca en peso seco). Contribuciones en la región semi-árida del Golfo de California han mostrado que la estructura y producción de hojarasca de *A. germinans* en la costa de Sonora (México) fue de 175 g m⁻² año⁻¹ (Arreola-Lizárraga *et al.* 2004); la producción de hojarasca en zonas de manglar de la Bahía de La Paz, BCS, fue de 948 g m⁻² año⁻¹ y el valor energético de los detritos se estimó entre 2.5 y 4.5 g C m⁻² d⁻¹ (Espinosa-Garduño *et al.* 1981). Los manglares de la Ensenada de La Paz, representados por tres especies, tuvieron índice de complejidad de 0.169, densidades de más de 3720 ind ha⁻¹ y aportes de 1 a 2 g m⁻² d⁻¹ de hojarasca en peso seco (Jiménez-Quiroz 1991).

El presente estudio tuvo como objetivo conocer la estructura y estimar la producción de hojarasca y productividad primaria de tres especies de mangle durante dos ciclos anuales en el Estero El Conchalito, Bahía de La Paz, México.

Materiales y métodos

El Estero El Conchalito, ubicado en la porción centro-sur de la Ensenada de la Paz (24°08'34"–24°07'40" N y 110°21'04"–110°20'35" W, fig. 1), cubre una superficie de 18.5 ha (González-Acosta *et al.* 1999). La región tiene clima seco desértico cálido con lluvias en verano, con una temperatura media anual mayor de 22°C y una oscilación térmica diaria entre 7°C y 14°C (García 1988). La precipitación media anual es de 184.8 mm, con una precipitación máxima en septiembre (60 mm). De marzo a junio la precipitación es mínima. La temperatura media anual es de 24°C. La velocidad media histórica mensual de los vientos dominantes durante los meses de invierno es de 2–3 m s⁻¹, con dirección noroeste, y los vientos dominantes de verano son de 2–3 m s⁻¹ con dirección norte (Robles-Gil-Mestre 1998).

De acuerdo con González-Acosta *et al.* (1999) en El Conchalito la temperatura media anual registrada en las aguas de la

The mangrove ecosystem shows a very high rate of gross primary productivity and constitutes the base for the continual flow of exportation and importation of organic material and nutrients. It can therefore be considered an open ecosystem (Lugo and Snedaker 1974). Between 20% and 40% of its productivity is converted into litterfall (leaves, flowers, seeds, branches, and stipules) that enters the environment. The main paths of energy flow can influence the structure of invertebrate and fish communities that inhabit the mangroves. Mangrove litterfall via detritus is the principal source of energy for consumers of the trophic food chain, since algal and plankton biomass are low (Twilley *et al.* 1986, Wafar *et al.* 1997).

In Mexico, studies regarding the structure and dynamics of mangroves in the humid and semi-humid regions of the coasts of Nayarit and Sinaloa (Flores-Verdugo *et al.* 1987, 1990; Flores-Verdugo 1989) show a rate of defoliation ranging from 652 to 1417 g m⁻² yr⁻¹ (litterfall in dry weight). Studies done in the semi-arid regions of the Gulf of California have shown that the structure and litterfall production of *A. germinans* on the coast of Sonora was 175 g m⁻² yr⁻¹ (Arreola-Lizárraga *et al.* 2004). Litterfall production in mangrove zones of La Paz Bay, Baja California Sur, was 948 g m⁻² yr⁻¹ and the detritus energy value was estimated between 2.5 and 4.5 g C m⁻² d⁻¹ (Espinosa-Garduño *et al.* 1981). The mangroves of La Paz Bay, represented by three species, had a complexity index of 0.169, densities greater than 3720 ind ha⁻¹, and litterfall (in dry weight) of 1–2 g m⁻² d⁻¹ (Jiménez-Quiroz 1991).

The objectives of the present study were to research the structure of three species of mangroves, and to estimate their primary litterfall productivity during two annual cycles at El Conchalito Estuary in La Paz Bay, Mexico.

Material and methods

El Conchalito Estuary, located in the south-central portion of La Paz Bay (24°08'34"–24°07'40" N, 110°21'04"–110°20'35" W; fig. 1), covers an area of 18.5 ha (González-Acosta *et al.* 1999). The region is dry, hot and arid, with rains in summer, a mean annual temperature greater than 22°C and a daily temperature oscillation of 7–14°C (García 1988). Mean annual precipitation is 184.8 mm, with maximum rainfall in September (60 mm) and minimum from March to June. Mean annual temperature is 24°C. The historical monthly average for dominant winds during the winter months is 2–3 m s⁻¹ from the northwest. The dominant summer wind average is 2–3 m s⁻¹ from the north (Robles Gil-Mestre 1998).

According to González-Acosta *et al.* (1999), the mean annual water temperature recorded for the mouth of El Conchalito Estuary is 25.9°C, mean annual salinity is 39‰, and dissolved oxygen is 4.12 mg L⁻¹. Jiménez-Illescas *et al.* (1997) mention that the tidal regimen at the estuary is semi-diurnal, with a range of 1.94 m, and that the average annual current velocity is 21 cm s⁻¹.

Sampling to determine the structural parameters of the mangrove was conducted using the point-centered quarter

boca del estero fue de 25.9°C, la salinidad media anual fue de 39‰ y el oxígeno disuelto fue de 4.12 mg L⁻¹. Jiménez-Illescas *et al.* (1997) mencionan que la marea en el Estero El Conchalito tiene un comportamiento semidiurno y una amplitud media de 1.94 m y la velocidad de la corriente tiene un promedio anual de 21 cm s⁻¹.

El muestreo para determinar los parámetros estructurales del manglar se realizó mediante el método de “punto central por cuadrantes” propuesto por Cottam y Curtis (1956), (tomado de Cintrón y Schaeffer-Novelli 1984), y se hicieron cinco transectos perpendiculares a la línea de costa, de 20 a 50 m. Para cada transecto se estimó el promedio de densidad, la altura media, el área basal y el índice de complejidad (Holdridge *et al.* 1971). La estimación de la producción de hojarasca se realizó colocando tres canastillas recolectoras de hojarasca con área de 0.25 m² para cada especie y en árboles distintos para estimar la producción de hojarasca de acuerdo al método de Heald (1971).

Se realizaron recolecciones mensuales durante un periodo de dos años, entre julio de 1998 y septiembre de 2000. El material recolectado fue separado en los siguientes componentes para un mejor análisis: hojas, estípulas, trozos de ramas, flores y frutos o semillas. Cada uno de los componentes fue deshidratado en un horno a 70°C durante tres días hasta lograr sequedad absoluta. Las muestras fueron pesadas en seco en una balanza de precisión de 0.001 g. Los datos se expresaron en g m⁻² d⁻¹, teniendo en cuenta el peso seco, el número de días transcurridos entre cada recolección y el área de cada trampa. Con la siguiente expresión se calculó:

$$\text{Producción de hojarasca (L)} = \frac{\text{Peso seco de los componentes g}}{0.25 \text{ m}^2 \text{ mes}^{-1}}$$

Estos valores de producción primaria neta (PPN) transformados a unidades de carbono son equivalentes, con base a la siguiente expresión (Clough y Attiwill 1982, Dawes 1998):

$$\text{Hojarasca como carbono (PPN)} = \frac{\text{Peso seco de los componentes g}}{2.4^{-1}}$$

En relación con los factores ambientales, a la par del muestreo de la hojarasca, se registraron *in situ* la temperatura y humedad del aire, y la temperatura y salinidad del agua, además de factores edafológicos como temperatura, salinidad, pH y materia orgánica del suelo. Se recopiló información complementaria del clima de los registros diarios de la estación meteorológica de CONAGUA en La Paz (1998–2000). Para estimar los ciclos de inundación por mareas, se utilizaron los calendarios de mareas proporcionados por el CICESE (1991–2000).

Para comparar la producción de hojarasca de cada especie entre años se aplicó un análisis de variancia. Adicionalmente, con el fin de conocer cuál es la influencia de la evaporación (mm), precipitación (mm) y temperatura del aire (T°C) en la producción de cada especie se aplicó un análisis de regresión múltiple.

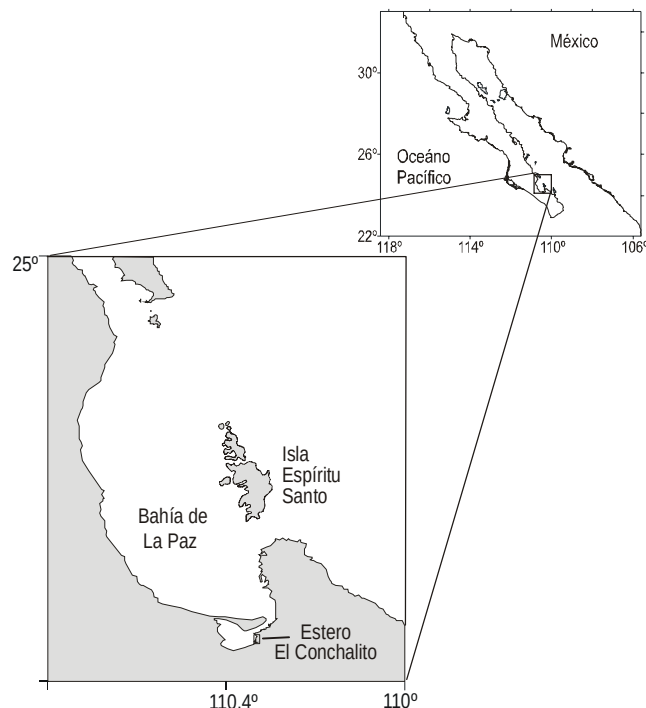


Figura 1. Área de estudio en el Estero El Conchalito, ensenada de La Paz, Baja California Sur, México.

Figure 1. Study area at El Conchalito Estuary in La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico.

method proposed by Cottam and Curtis (1956, taken from Cintrón and Schaeffer-Novelli 1984). Five transects were made perpendicular to the coastline from 20 to 50 m. Mean density, mean height, basal area, and complexity index were estimated for each transect (Holdridge *et al.* 1971). Litterfall production was estimated by placing three 0.25-m² litter baskets in specific trees, according to the method of Heald (1971).

Collections were made monthly over a two-year period between July 1998 and September 2000. The material collected was separated into the following components for better analysis: leaves, stipules, branch parts, flowers, and fruit or seeds. Each one of the components was dehydrated in an oven at 70°C for three days until absolute dryness was achieved. The dry samples were weighed on a 0.001-g precision balance.

The data were expressed in grams per square meter per day, taking into account the dry weight, the number of days between each collection, and the area of each trap. The following expression was calculated as:

$$\text{Litterfall production (L)} = \frac{\text{dry weight of the components g}}{0.25 \text{ m}^2 \text{ month}^{-1}}$$

These values of net primary production (NPP) converted to carbon units are equivalent, based on the following expression (Clough and Attiwill 1982, Dawes 1998):

$$\text{Litterfall as carbon (NPP)} = \frac{\text{dry weight of the components g}}{2.4^{-1}}$$

Resultados

Marco ambiental

La temperatura media anual registrada en la ciudad de La Paz durante el periodo de estudio (1998–2000) fue de 22°C (histórica 24°C) y en 1998 la precipitación pluvial fue de 260 mm (histórica 184.8 mm), la máxima de los tres años. Los años 1999 y 2000 fueron atípicos con 50 y 68 mm anuales, respectivamente. La evaporación máxima fue de 295 mm y se registró en mayo de 1999, y la mínima fue de 114 mm en diciembre, con un valor anual máximo de 2645 mm durante 1999 (fig. 2).

Entre 1998 y 2000 se registraron vientos dominantes del noreste (NE) en los meses de invierno con intensidades de 1.3 a 2.5 m s⁻¹. En el verano los vientos dominantes fueron del sureste (SE), con intensidades de 0.6 a 1.3 m s⁻¹, notablemente menos intensos que las medias históricas, presentando rachas fuertes en los inviernos de 1998 y 1999 (8.8 y 7.6 m s⁻¹, respectivamente) y rachas fuertes en los veranos de 1998 y 2000 (6.9 y 7.9 m s⁻¹, respectivamente) (tabla 1).

Los ciclos de mareas, en promedio, se consideraron todos aquellos que estuvieron por arriba de 0.8 m de la bajamar media inferior. Para el Estero El Conchalito, la amplitud de marea observada fue de 1.4 m, los ciclos de inundación mensuales en invierno son entre 19 y 25 y en verano entre 27 y 42 (tabla 1).

Estructura

Las especies que aparecieron, en orden de mayor dominancia relativa, fueron *L. racemosa*, *R. mangle* y *A. germinans*. La densidad media para las tres especies fue 2960 ± 2345 ind ha⁻¹, la altura media fue 3.1 ± 0.25 m, el área basal en promedio fue

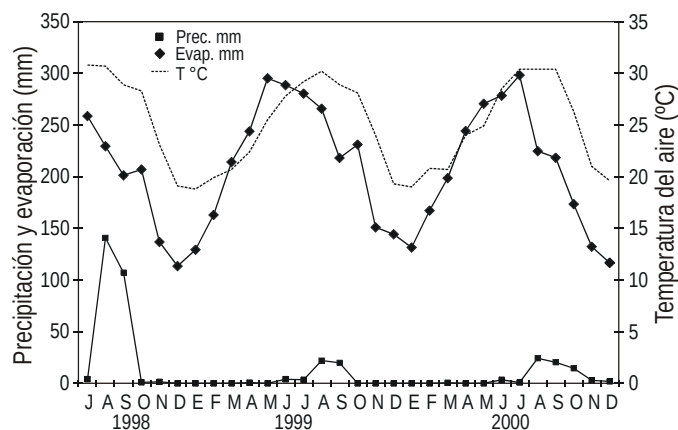


Figura 2. Factores climáticos durante dos ciclos anuales (1998–1999 y 1999–2000), tomados del observatorio de la ciudad de La Paz, Baja California Sur, México.

Figure 2. Climatic factors for two annual cycles (1998–1999 and 1999–2000), taken from the meteorological station at La Paz, Baja California Sur, Mexico.

At the same time as the litterfall sampling, other related environmental factors were registered *in situ*: air temperature and humidity, water temperature and salinity, and other edaphological factors such as temperature, salinity, pH, and organic material of the soil. Complementary climate information was compiled from the daily records of the meteorological station in the city of La Paz (1998–2000). Tide charts published by CICESE (1991–2000) were used to estimate the cycles of tidal inundation.

An analysis of variance was applied to compare litterfall production between years for each species. Additionally, in order to determine the influence of evaporation (mm), precipitation (mm), and air temperature (T°C), a multiple regression analysis was applied to the production of each species.

Results

Physical environment

The mean annual temperature recorded for the city of La Paz during the study period (1998–2000) was 22°C (historical 24°C). In 1998, rainfall was 260 mm (historical 184.8 mm), the maximum level of the three years; 1999 and 2000 were atypical, with 50 and 68 mm annual precipitation, respectively. Maximum evaporation was 295 mm in May 1999 and minimum evaporation was 114 mm in December, with a maximum annual value of 2645 mm during 1999 (fig. 2).

Between 1998 and 2000, northeasterly winds were dominant in the winter months, with an intensity of 1.3–2.5 m s⁻¹, and southeasterly winds were dominant during the summer months, with an intensity of 0.6–1.3 m s⁻¹, notably less intense than the historic averages. Strong gusts of 8.8 and 7.6 m s⁻¹ were recorded in the winters of 1998 and 1999, respectively, and of 6.9 and 7.9 m s⁻¹ in the summers of 1998 and 2000, respectively (table 1).

Mean tidal cycles are all those above 0.8 m MLLW. For El Conchalito Estuary, the observed tidal range was 1.4 m. The inundation cycles were from 19 to 25 for each winter month, and from 27 to 42 for the summer months (table 1).

Structure

The species found, in order of predominance, were *L. racemosa*, *R. mangle* and *A. germinans*. The mean density for these three species was 2960 ± 2345 ind ha⁻¹, the mean height was 3.1 ± 0.25 m, the mean basal area was 10.2 ± 8.1 m² ha⁻¹, the number of species in 0.1 ha was 2, and the complexity index was 2.9.

Primary production

The analysis of variance showed that the monthly samples were not significantly different. For this reason the collection basket data that corresponded to each species were averaged. Taking into account that the baskets contained material from

Tabla 1. Promedios estacionales de los principales factores ambientales en el periodo de febrero de 1999 a septiembre de 2000 en el Estero El Conchalito. Los datos de la temperatura y precipitación fueron proporcionados por la estación meteorológica de La Paz.
Table 1. Mean seasonal values of the principal environmental factors for the period from February 1999 to September 2000 at El Conchalito Estuary. Temperature and rainfall data were obtained from the meteorological station at La Paz (Mexico).

Factores	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Promedio
Aire					
Temperatura (°C)	23.17	29.82	26.55	19.50	24.76
Precipitación (mm)	0.12	30.58	24.50	0.93	14.03
Viento máximo (m s ⁻¹)	9.67	10.83	8.10	9.76	9.59
Agua de mar					
Temperatura (°C)	25.80	31.40	23.20	23.30	25.90
Salinidad (‰)	39.70	37.50	38.90	40.20	39.08
Marea (m)	1.91	2.36	1.83	1.66	1.94
Ciclos de mareas	21.38	29.76	33.24	23.00	26.85
Suelo					
Temperatura (°C)	20.24	23.76	25.88	18.18	22.02
Salinidad (‰)	57.80	64.11	57.80	63.00	60.68
Mat. orgánica (%)	9.63	6.59	8.17	7.55	7.98
Ph	6.40	6.27	6.30	6.40	6.34

de $10.2 \pm 8.1 \text{ m}^{-2} \text{ ha}^{-1}$, número de especies en 0.1 ha fueron 2 y el índice de complejidad fue 2.9.

Producción primaria

Los análisis de variancia mostraron que las muestras mensuales no fueron significativamente diferentes, por lo tanto, se promediaron los datos de las canastillas correspondientes a cada especie. Considerando que las canastillas contenían principalmente material de una especie y ocasionalmente de otras, el total del material producido por determinada especie en un sitio resultó de la suma de cada componente (hojas, ramas, flores y semillas) de dicha especie en todas las canastillas colocadas en el sitio.

Avicennia germinans

Esta especie se encontró en la zona interna del manglar de forma monoespecífica o mezclada con *L. racemosa*, y en el margen de la barra arenosa, donde los árboles de la zona externa tuvieron mayor altura y diámetro.

Las hojas aportaron 84% de la producción, y fueron recolectadas en su mayor parte recolectadas durante junio a septiembre; las flores y frutos 5% en su mayoría de agosto a septiembre y las ramas 11% a lo largo de casi todo el año. Esta especie tuvo una producción de $1.15 \pm 0.46 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, en promedio. La menor producción de hojas se registró de noviembre a junio, con la mínima en enero de 1999 ($0.37 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La mayor producción de hojas se presentó en junio de 1999 ($2.26 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La mayor parte del año se registró una baja producción de componentes reproductivos (flores y

one species and occasionally from others, the total material produced by a specific species was the result of the sum of each component (leaves, branches, flowers, and seeds) of that species in all the baskets placed on the site.

Avicennia germinans

This species was found in the internal zone of the mangrove, in monospecific form or mixed with *L. racemosa*, and on the side of the sand bar, where the trees of the external zone reach their greatest height and diameter.

Leaves accounted for 84% of litterfall, the majority collected during the period from June to September. Flowers and fruit constituted 5% from August to September, and branches 11% during most of the year. This species had an annual production of $1.15 \pm 0.46 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. The lowest leaf production was registered from November to June, with a minimum of $0.37 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in January 1999. Maximum leaf production ($2.26 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) occurred in June 1999. The low production of reproductive components (flowers and seeds) was recorded throughout most of the year, especially in the dry season, with a minimum of $0.001 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in November 1998 and a maximum of $0.75 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in August 1998. Production was also scarce during most of 2000. The presence of flowers and seeds increased significantly in September 2000 ($0.21 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), but their production was scarce during 1999 (fig. 3a). The multiple regression analysis showed that the most influential variable able to explain the observed production was evaporation; however, the adjusted regression model was not significant ($R = 0.491$).

semillas), sobre todo en la época de secas, con la mínima en noviembre de 1998 ($0.001 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la máxima en agosto de 1998 ($0.75 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). En la mayor parte de 2000 la producción fue también escasa. La presencia de flores y semillas tuvo un incremento importante durante septiembre de 2000 ($0.21 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y su producción fue escasa durante 1999 (fig. 3a). El análisis de regresión múltiple mostró que la variable que tuvo mayor influencia para explicar la producción observada fue la evaporación; sin embargo, el modelo de regresión ajustado no mostró una correlación significativa ($R = 0.491$).

En la escala temporal, el patrón de variación de la producción de hojarasca de los dos ciclos estudiados representó un rendimiento de $404.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, con el mínimo durante el ciclo de julio de 1998 a junio de 1999. En el ciclo 1999–2000 la producción fue más elevada, con $442.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Al comparar la producción de hojarasca entre años, no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$).

El aporte de hojarasca al manglar alcanzó un promedio de $423.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Este valor de PPN transformado a unidades de carbono es equivalente a $176.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; es decir, $4.2 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y una PPN de $1.8 \text{ t C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Rhizophora mangle

Esta especie se encontró en la zona externa del manglar de manera monoespecífica y en la parte interna del manglar mezclada con *L. racemosa*; su mejor desarrollo se observó en los márgenes del canal. La altura de la copa y el diámetro de los árboles aumenta en los bordes de los canales interiores.

Rhizophora mangle presentó una producción, en promedio, de $1.84 \pm 0.61 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Las hojas aportaron 83% principalmente de mayo a septiembre; las flores y frutos 10% de agosto a octubre y las ramas 7% de junio a diciembre. La menor producción de hojas se registró entre octubre de 1998 y febrero de 1999, con mínimas en diciembre de 1999 ($0.48 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La máxima producción se obtuvo en septiembre de 2000, con $3.02 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. La producción baja de los componentes reproductivos se registró durante la época de menor precipitación pluvial, entre noviembre y junio, con la mínima en junio de 1999 ($0.03 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la máxima en septiembre de 1998 ($0.64 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; fig. 3b). En el caso de *R. mangle*, el modelo ajustado por medio del análisis de regresión múltiple no presentó una correlación significativa ($R = 0.5183$).

En la escala temporal el patrón de variación de la producción de hojarasca de los dos ciclos estudiados representó un rendimiento de $691.7 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ con el máximo de julio de 1998 a junio de 1999. En el ciclo 1999–2000 la producción fue de $621.3 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Al comparar la producción de hojarasca entre años no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$).

El aporte de hojarasca al manglar (PPN) promedió $656.5 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Este valor, transformado a unidades de carbono, es equivalente a $273.5 \text{ g de C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; es decir, $6.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y una PPN de $2.7 \text{ t de C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

On the temporal scale, the pattern of variation in litterfall production for the two cycles studied showed a yield of $404.9 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, with the minimum during the July 1998 to June 1999 cycle. During the 1999–2000 cycle, production was higher at $442.9 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. The comparison of litterfall production between years did not reveal significant differences ($P > 0.05$).

Mangrove litterfall reached an average of $423.9 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. This NPP value converted to carbon units is equivalent to $176.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$; that is, $4.2 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ and a NPP of $1.8 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

Rhizophora mangle

This species was found in the external zone of the mangrove in monospecific form and in the internal zone of the mangrove mixed with *L. racemosa*. Its greatest development was observed on the channel margins. The height of the canopy and tree diameter increase on the margins of the inner channel.

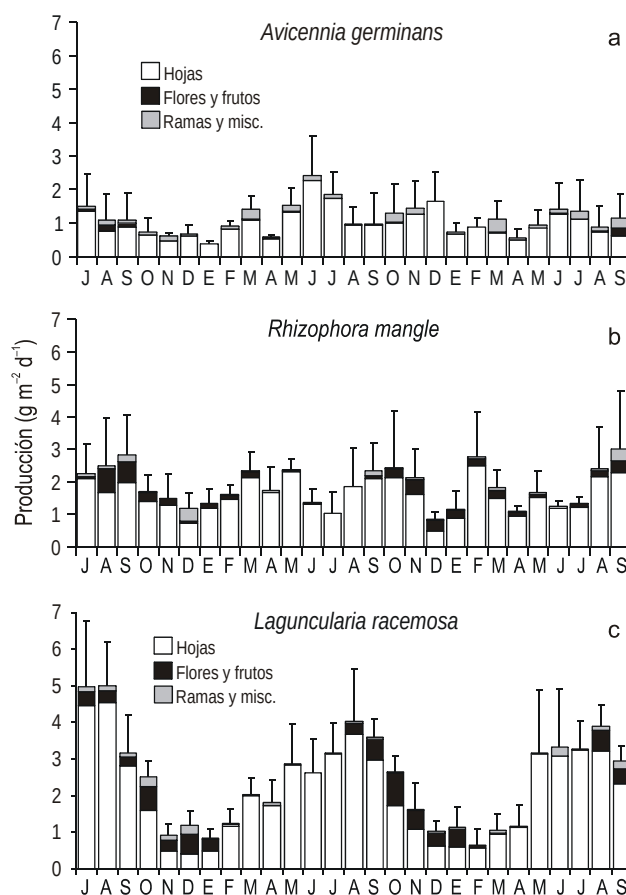


Figura 3. Producción de hojarasca (peso seco en $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) por los árboles de: (a) *Avicennia germinans*, (b) *Rhizophora mangle* y (c) *Laguncularia racemosa* en el Estero El Conchalito, ensenada de La Paz, Baja California Sur, México.

Figure 3. Mangrove litterfall production (dry weight in $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) at El Conchalito Estuary in La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico: (a) *Avicennia germinans*, (b) *Rhizophora mangle* and (c) *Laguncularia racemosa*.

Laguncularia racemosa

Esta especie se encontró en la zona interna del manglar de forma monoespecífica o mezclada con *R. mangle* o *A. germinans*, y en una parte del margen de la barra arenosa, donde muestra mejor desarrollo.

Laguncularia racemosa presentó una producción media de $2.43 \pm 1.27 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Sus hojas aportaron 82% en su mayor parte de junio a septiembre, las flores y frutos 13% de julio a enero, y las ramas 5% de octubre a diciembre. La producción baja de hojas se registró de noviembre a mayo, con la mínima en diciembre de 1998 ($0.40 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la máxima en temporada de lluvias, en agosto de 1998 ($4.54 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La producción baja de componentes reproductivos se registró durante la época de menor precipitación pluvial (enero a julio) con la mínima en mayo de 2000 ($0.001 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la máxima en octubre de 1999 ($0.87 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (fig. 3c). En el caso de *L. racemosa* el análisis de regresión múltiple mostró que las tres variables consideradas juegan un papel importante para explicar su producción, por lo que el modelo ajustado presentó una correlación significativa ($R = 0.9187$; fig. 4) y tiene la siguiente expresión:

$$\text{Producción } L. \text{ racemosa } (\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}) = -3.1915 + 0.1095 T(^{\circ}\text{C}) + 0.011 \text{ Evap (mm)} + 0.1097 \text{ Prec (mm)}$$

En la escala temporal, la producción de hojarasca de los dos ciclos estudiados tuvo un máximo durante el ciclo de julio de 1998 a junio de 1999 de $890.7 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. En el ciclo 1999–2000 el rendimiento fue de $813.2 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. No obstante, al comparar la producción de hojarasca entre años no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$).

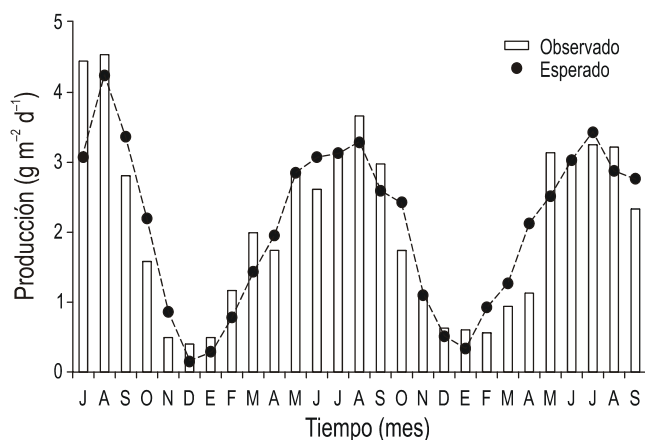


Figura 4. Ajuste del modelo de regresión a los datos observados de producción de *Laguncularia racemosa* en el Estero El Conchalito, ensenada de La Paz, Baja California Sur, México.

Figure 4. Adjustment of the regression model to the observed production data of *Laguncularia racemosa* at El Conchalito Estuary in La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico.

Rhizophora mangle exhibited an average production of $1.84 \pm 0.61 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Leaves accounted for 83% of litterfall, with the greater part collected during the period from May to September. Flowers and fruit constituted 10% from August to October, and branches 7% from June to December. The lowest production of leaves was registered between October 1998 and February 1999, with a minimum of $0.48 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in December 1999. Maximum production of $3.02 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ was obtained in September 2000. The low production of reproductive components was recorded during the season of scant rainfall, between November and June, with a minimum of $0.03 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in June 1999. The maximum was registered in September 1998 at $0.64 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (fig. 3b). In the case of *R. mangle*, the model adjusted by the multiple regression analysis was not significant ($R = 0.5183$).

On the temporal scale, the pattern of variation in litterfall production for the two cycles studied showed a yield of $691.7 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, with the maximum during the cycle from July 1998 to June 1999. In the 1999–2000 cycle, production was $621.3 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. On comparing litterfall production between years, significant differences were not found ($P > 0.05$).

Mangrove litterfall reached an average of $656.5 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. This NPP value converted to carbon units is equivalent to $273.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$; that is, $6.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ and a NPP of $2.7 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

Laguncularia racemosa

This species is found in the inner zone of the mangrove in monospecific form or mixed with *R. mangle* or *A. germinans*. It is also found on the edge of the sand bar, where it reaches its greatest development.

Laguncularia racemosa shows an average production of $2.43 \pm 1.27 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Leaves accounted for 82% of litterfall, with the greater part collected during the period from June to September. Flowers and fruit constituted 13% from July to January, and branches 5% from October to December. The lowest production of leaves was recorded from November to May, with a minimum of $0.40 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in December 1998, and the highest ($4.54 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) during the rainy season, in August 1998. The low production of reproductive components was registered during the period of least rainfall, from January to July, with a minimum of $0.001 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in May 2000 and a maximum of $0.87 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in October 1999 (fig. 3c). In the case of *L. racemosa*, the multiple regression analysis showed that the three variables considered played an important role in explaining its production. Hence, the adjusted model was significant ($R = 0.9187$; fig. 4) and has the following expression:

$$\text{Production } L. \text{ racemosa } (\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}) = -3.1915 + 0.1095 T(^{\circ}\text{C}) + 0.011 \text{ Evap (mm)} + 0.1097 \text{ Prec (mm)}$$

On the temporal scale, litterfall production for the two cycles studied showed a maximum during the cycle from July 1998 to June 1999 of $890.7 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. In the 1999–2000 cycle, the yield was $813.2 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Nevertheless, on comparing

El aporte de hojarasca al manglar alcanzó un promedio de $851.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Este valor de PPN, transformado a unidades de carbono, es equivalente a $354.9 \text{ g de C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; es decir, $8.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y una PPN de $3.5 \text{ t de C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Discusión

La elevada productividad de los manglares, con valores entre 8 y $16 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, se estima por medio de la caída al suelo de las hojas, ramas y componentes reproductivos, que generalmente se presenta durante la temporada de lluvias (Clough y Attiwill 1982, Dawes 1998, Twilley y Day 1999). La variación a lo largo del año dependerá de factores ambientales como la temperatura y precipitación o bien del grado de estrés ya sea por causas naturales o antropogénicas (Twilley 1985, Day *et al.* 1996, Wafar *et al.* 1997).

Según Flores-Verdugo *et al.* (1992) y Agraz-Hernández (1999), las variaciones en la producción de hojarasca de *A. germinans* y *L. racemosa* en las costas mexicanas están ligadas a los aportes de agua dulce e inundación por mareas, a la composición del suelo y a los nutrientes. En el Caribe colombiano, según García-Hansen *et al.* (2002) la producción total de biomasa por *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa* es mayor en los mangles de la zona interna (mayor salinidad) que en los del margen exterior, en los que la presencia de agua dulce es casi constante y las salinidades son bajas (tabla 2). Según Lugo *et al.* (1980) en Puerto Rico, Flores-Verdugo *et al.* (1987) en Sinaloa, Twilley (1985) y Twilley *et al.* (1986) en Florida, y Day *et al.* (1987, 1996) en Campeche, estos factores contribuyen al aumento de la productividad. Analizando los valores encontrados en otras localidades del Pacífico mexicano y la Bahía de La Paz, se observa que la producción de biomasa fue también mayor en los manglares de ribera que en los manglares de franja (tabla 2). En nuestra área de estudio la producción de *L. racemosa* estuvo altamente correlacionada con la

litterfall production between years, no significant differences were found ($P > 0.05$).

Mangrove litterfall reached an average of $851.9 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. This value (NPP) converted to carbon units is equivalent to $354.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$; that is, $8.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ and a NPP of $3.5 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

Discussion

The elevated productivity of mangroves, with values from 8 to $16 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, is estimated by the litterfall (leaves, branches, reproductive parts) that can generally be observed during the rainy season (Clough and Attiwill 1982, Dawes 1998, Twilley and Day 1999). Variation throughout the year will depend on environmental changes such as temperature, precipitation, or the degree of stress due to natural or anthropogenic causes (Twilley 1985, Day *et al.* 1996, Wafar *et al.* 1997).

According to Flores-Verdugo *et al.* (1992) and Agraz-Hernández (1999), the variations in litterfall production of *A. germinans* and *L. racemosa* on the coast of Mexico are linked to the presence of fresh water and tidal inundation, as well as to soil composition and nutrients. According to García-Hansen *et al.* (2002), the total biomass production for *R. mangle*, *A. germinans*, and *L. racemosa* in the Colombian region of the Caribbean Sea is greater for mangroves in the interior zone (greater salinity) than in the exterior zone where the presence of fresh water is constant and salinity is low (table 2). These factors, according to Lugo *et al.* (1980) in Puerto Rico, Flores-Verdugo *et al.* (1987) in Sinaloa, Twilley (1985) and Twilley *et al.* (1986) in Florida, and Day *et al.* (1987, 1996) in Campeche, contribute to the increase in productivity. On analyzing the values found at other locations of the Mexican Pacific and La Paz Bay, it was observed that biomass production was also greater for riverine mangroves than for fringe mangroves

Tabla 2. Producción de hojarasca, expresada en peso seco, de los manglares ubicados en diversas partes de la costa del Pacífico mexicano. R: *Rhizophora mangle*, L: *Laguncularia racemosa* y A: *Avicennia germinans*.

Table 2. Litterfall production expressed in dry weight for mangroves located in several parts of the Mexican Pacific coast. R: *Rhizophora mangle*, L: *Laguncularia racemosa*, and A: *Avicennia germinans*.

Lugar	Tipo	Especies	$\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	Referencia
Costa del Golfo de California, Baja California Sur				
El Mogote	Franja	R, L, A	740.2	Jiménez-Quiroz (1991)
Balandra	Franja	R	948.0	Espinosa-Garduño <i>et al.</i> (1981)
El Conchalito	Franja	R, L, A	590.2	Este estudio
Costa del Pacífico, Sinaloa, Nayarit, Jalisco				
Estero de Urías	Franja	A	651.7	Agraz-Hernández (1999)
Estero de Urías	Franja	R	1010.0	Flores-Verdugo (1989)
El Verde	Ribera	L	1100.0	Flores-Verdugo <i>et al.</i> (1987)
P. Tigra, A. Brava	Franja	R, L, A	1015.0	Flores-Verdugo y Ramírez (1987) en Flores-Verdugo <i>et al.</i> (1992)
Barra de Navidad	Ribera	R L, A	1287.0	Segura-Zamora y Ramírez (1990) en Flores-Verdugo <i>et al.</i> (1992)

temperatura del aire, la evaporación y la precipitación, por lo que el modelo generado permite tener estimaciones confiables de su producción; sin embargo, esto se debe calibrar conforme cambien las condiciones.

El recambio total de las hojas en *A. germinans* sucede en aproximadamente 330 ± 20 días y en *R. mangle* en 165 días (Tovilla-Hernández 1994), siendo más dinámico por casi más del doble en este último (el mangle rojo). Para *L. racemosa* este recambio sucede en aproximadamente 310 ± 14 días, más parecido a *A. germinans*. La producción de hojarasca de *L. racemosa* y *R. mangle* es mucho mayor que la del mangle que se encuentra en la zona interna del bosque. En *L. racemosa*, especie típica de franja, la producción de hojarasca es de casi 50% de la de los mangles de la zona interna.

Las pruebas estadísticas para varianza ($P > 0.05$) del análisis de producción nos confirman que no existe una variación significativa entre los dos años de muestreo. *Laguncularia racemosa* y *R. mangle* fueron susceptibles a las variaciones climáticas, lo que se refleja sobretodo en la producción de hojas y componentes reproductivos. *Avicennia germinans*, por otro lado, fue más sensible a estos cambios sobretodo porque en 1999 no hubo producción de semillas.

Es importante mencionar que el proceso reproductivo, por lo general en mangles internos culmina más rápidamente en épocas con lluvias moderadas o fuertes, empleando tan sólo la mitad del tiempo empleado durante la época seca (García-Hansen *et al.* 2002). No obstante, el elevado aporte de hojarasca de *L. racemosa* en los mangles internos puede obedecer también a que éstos permanecen inundados la mayor parte del tiempo. Según Cintrón y Shaeffer-Novelli (1984), al encontrarse los neumatóforos mucho tiempo bajo el agua se disminuye la concentración de oxígeno en el árbol por taponamiento de su sistema radicular. Esto produce una degeneración en los cloroplastos y un aumento en cierre de los estomas, lo que determina una disminución en el contenido de agua de la hoja, y por consiguiente mayor desprendimiento de éstas.

La mayor producción de hojarasca en El Conchalito ocurre en la época de lluvias, no obstante influyen factores tales como la elevada temperatura en el verano, una mayor irradiación solar, el efecto del viento reinante del noroeste y mayor transporte de nutrientes de origen terrígeno. En los estudios realizados en la Bahía de La Paz, Espinosa-Garduño *et al.* (1981) y Jiménez-Quiroz (1991) observaron el mismo patrón de producción para *A. germinans*, *L. racemosa* y *R. mangle*. La producción de *A. germinans* en la costa árida de Sonora registrada por Arreola-Lizárraga *et al.* (2004), y la alta producción a partir de junio de *L. racemosa* en el Estero El Verde, Sinaloa (Flores-Verdugo *et al.* 1990), son semejantes a la obtenida en nuestro sitio de estudio. En el Estero de Urías, Sinaloa, la producción alta de *R. mangle* inicia en el mes de abril, mientras que *A. germinans* tiene su mayor producción a partir del mes de junio (Agraz-Hernández 1999). En los manglares del Caribe y las costas de Florida se ha observado un patrón similar, en el que la mayor producción ocurre entre julio y octubre (Pool *et al.* 1975, López-Portillo y Ezcurra 1985, Twilley *et al.* 1986).

(table 2). In our study area, the production of *L. racemosa* was highly correlated to air temperature, evaporation, and precipitation. Hence, the model generated permits reliable estimates of its production, though this should be calibrated according to the change in conditions.

The total leaf replacement of *A. germinans* is approximately 330 ± 20 days. As *R. mangle* is more dynamic, it replaces its leaves at almost twice the rate, 165 days (Tovilla-Hernández 1994). Leaf replacement for *L. racemosa* occurs in 310 ± 14 days, more similar to *A. germinans*. The litterfall production for *L. racemosa* and *R. mangle* is much more significant for mangroves found in the internal zone of the forest. Litterfall production for *L. racemosa*, a species typical of the fringe, is almost 50% that found in mangroves of the internal zone.

The statistical test for variance ($P > 0.05$) in the analysis of production confirms that there is no significant variation between the two sampling years. *Laguncularia racemosa* and *R. mangle* were susceptible to climatic variations; this is primarily reflected in the production of leaves and reproductive components. *Avicennia germinans*, on the other hand, was more sensitive to these changes, particularly in 1999, when there was no production of seeds.

It is important to mention that the reproductive process, generally for internal mangroves, culminates more rapidly during periods of moderate to heavy rainfall, requiring only half the time needed during the dry season (García-Hansen *et al.* 2002). Nevertheless, the elevated litterfall production of *L. racemosa* in the internal mangroves can also be a response to the fact that they remain inundated most of the time. According to Cintrón and Shaeffer-Novelli (1984), when the pneumatophores remain underwater much of the time, oxygen concentration is reduced in the tree through the closure of its radicular system, producing a degeneration of the chloroplasts and an increase in the closing of stomata. This results in a decrease in the water content of the leaves and their subsequent fall from the tree.

Litterfall production at El Conchalito is greater during the rainy season. It is also influenced by factors such as elevated summer temperatures, higher solar radiation, the effect of prevailing northwesterly winds, and the greater transport of soil nutrients. In studies conducted at La Paz Bay, Espinosa-Garduño *et al.* (1981) and Jiménez-Quiroz (1991) observed the same production pattern for *A. germinans*, *L. racemosa*, and *R. mangle*. The production of *A. germinans* on the arid coast of Sonora (Arreola-Lizárraga *et al.* 2004) and the high production of *L. racemosa* beginning in June at El Verde Estuary, Sinaloa (Flores-Verdugo *et al.* 1990), are similar to the production obtained at our study site. In Urías Estuary, Sinaloa, high production of *R. mangle* begins in April, while *A. germinans* shows greater production beginning in June (Agraz-Hernández 1999). Similarly, this pattern has been observed in mangroves found in the Caribbean and on the coast of Florida, where greater production occurs between July and October (Pool *et*

El aporte de los componentes orgánicos de la comunidad de manglar fue elevado (1.1 a 2.4 g peso seco m⁻² d⁻¹) y presentó variaciones estacionales. *Laguncularia racemosa* contribuyó con la mayor cantidad de hojarasca producida (2.4 g peso seco m⁻² d⁻¹); sin embargo, dentro de la comunidad, *A. germinans* fue el que mayor cobertura presentó en el manglar. El patrón de producción estuvo determinado principalmente por la temperatura ambiental y la evaporación.

Agradecimientos

Se agradece a la Coordinación General de Posgrado e Investigación, Instituto Politécnico Nacional el financiamiento (proyecto CGPI: 20031573) y los apoyos recibidos a través de becas del IPN, EDI y COFAA, así como al CONACYT.

Referencias

- Agraz-Hernández CM. 1999. Reforestación experimental de manglares en ecosistemas lagunares estuarinos de la costa noroccidental de México. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 130 pp.
- Arreola-Lizárraga JA, Flores-Verdugo FJ, Ortega-Rubio A. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand of the Gulf of California, Mexico. *Aquat. Bot.* 79: 134–143.
- Cintrón G, Schaeffer-Novelli Y. 1984. Características y desarrollo estructural de los manglares de Norte y Sur América. *Cienc. Interam.* 25: 4–15.
- Clough BF, Attiwill PM. 1982. Primary productivity of mangroves. In: Clough BF (ed.), *Mangrove Ecosystems in Australia*. Australia Institute of Marine Sciences and Australia National Univ. Press, Canberra, pp. 213–222.
- Dawes CJ. 1998. *Marine Botany*. 2nd ed. John Wiley and Sons, New York, 480 pp.
- Day JW, Conner WH, Ley-Lou F, Day RH, Machado AN. 1987. The productivity and composition of mangrove forests, Laguna de Términos, Mexico. *Aquat. Bot.* 27: 267–284.
- Day JW, Coronados-Martínez C, Vera-Herrera FR, Twilley R, Rivera-Monroy VH, Alvarez-Guillen H, Day RH, Conner WH. 1996. A seven-year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquat. Bot.* 55: 39–60.
- Espinosa-Garduño M, Sánchez P, Muñoz E. 1981. Valor energético de los detritus y algunos aspectos sobre la productividad y degradación de *Rhizophora mangle* entre zonas de manglar de la bahía de La Paz, Baja California Sur. *Inf. Gral. de Lab. Centro de Investigaciones Biológicas de La Paz, BCS, México*, pp. 137–179.
- Flores-Verdugo F. 1989. Algunos aspectos sobre la ecología, uso e importancia de los ecosistemas de manglar. En: De la Rosa J, González-Farías F. (eds.), *Temas de Oceanografía Biológica en México*. Universidad Autónoma de Baja California, México, pp. 21–56.
- Flores-Verdugo F, Day JW, Briseño-Dueñas R. 1987. Structure, litterfall, decomposition and detritus dynamics of mangroves in a Mexican lagoon with an ephemeral inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35: 83–90.
- Flores-Verdugo F, González-Farías F, Amezcua-Linares F, Yáñez-Arancibia A, Alvarez-Rubio M, Ramírez-Flores OM, Day JW. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity and fish community dynamics in the Teacan-Agua Brava lagoon estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* 13: 219–230.
- al. 1975, López-Portillo and Ezcurra 1985, Twilley *et al.* 1986).
- The contribution of organic components to the mangrove community was elevated (1.1–2.4 g dry wt m⁻² d⁻¹) and showed seasonal variations. *Laguncularia racemosa* contributed the highest amount of litterfall (2.4 g dry wt m⁻² d⁻¹). Within the community, however, *A. germinans* had the greatest coverage. The production pattern was mainly determined by ambient temperature and evaporation.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the financial support provided by the Coordinación General de Posgrado e Investigación, Instituto Politécnico Nacional (project CGPI: 20031573), and the support received through grants from IPN, EDI, COFAA, and CONACYT.

- Flores-Verdugo F, González-Farías F, Zamorano DS, Ramírez-García P. 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific coast of Mexico: Distribution, structure, litterfall, and detritus dynamics. In: Seeliger U (ed.), *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press, pp. 269–288.
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. OFFSET Larios, México, DF, 217 pp.
- García-Hansen I, Gaviria-Chiquazuque JF, Prada-Triana MC, Alvarez-León R. 2002. Producción de hojarasca de los manglares de la Isla de San Andrés, Caribe Colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 50: 273–291.
- González-Acosta AF, de la Cruz-Agüero G, de la Cruz-Agüero J, Ruiz-Campos G. 1999. Ictiofauna asociada al manglar del Estero El Conchalito, Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. *Océanides* 14: 121–131.
- Heald EJ. 1971. The production of organic detritus in a South Florida estuary. *Sea Grant Tech. Bull. Miami Univ.* 6: 110 p.
- Holdridge LR, Grenke WC, Hatheway WH, Liang T, Tosi, Jr JA. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones*. Pergamon Press, New York, 747 pp.
- Jiménez-Illescas A, González-Acosta AF, Obeso-Nieblas M, de la Cruz-Agüero G, de la Cruz-Agüero J. 1997. Comportamiento de la marea, corrientes, temperatura y salinidad, en la boca del Estero El Conchalito, La Paz, BCS. En: *Resúmenes de GEOS, Boletín Informativo de la UGM, Epoca II, Reunión anual de la Unión Geofísica Mexicana*, 1997, 17: 22.
- Jiménez-Quiroz MC. 1991. Contribución al conocimiento de los productores primarios de la ensenada de La Paz: Análisis de la comunidad de manglar. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, La Paz, México, 223 pp.
- López-Portillo J, Ezcurra E. 1985. Litterfall of *Avicennia germinans* L in a one year cycle in a mudflat at the Laguna de Mecoaacán, Tabasco, Mexico. *Biotropica* 17: 186–190.
- Lugo AE, Snedaker AC. 1974. The ecology of mangroves. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 39–64.
- Lugo AE, Cintrón G, Goenaga C. (1980). El ecosistema del manglar bajo tensión. En: *Memorias del Seminario sobre el Estudio Científico e Impacto Humano en el Ecosistema de Manglares*. Oficina de UNESCO para America Latina y el Caribe, Montevideo, Uruguay, pp. 261–285.
- Mendoza R, Amador E, Llinas J, Bustillos J. 1984. Inventario de las áreas de manglar en la Ensenada de Aripes, BCS. En: *Memorias*

- de la Primera Reunión Sobre Ciencia y Sociedad: Presente y Futuro de La Paz, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz.
- Pool DJ, Lugo AE, Snedaker SC. 1975. Litter production in mangrove forests of southern Florida and Puerto Rico. In: Walsh GE, Snedaker SC, Teas HJ. (eds.), Proc. Int. Symp. of Biology and Management of Mangroves, Vol. I, University of Florida, Gainesville, pp. 213–237.
- Robles Gil-Mestre SMG. 1998. El Clima en la Ciudad de La Paz, Baja California Sur. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 229 pp.
- Rollet B. 1974. Ecología y reforestación de los manglares de México. FAO, Programa de Investigaciones y Fomento Pesqueros, FI:SF/MEX 15, Inf. Téc. No. 6, 126 pp.
- Tovilla-Hernández C. 1994. Manglares. En: de la Lanza-Espino G, Cáceres C. (eds.), Lagunas Costeras del Litoral Mexicano. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, pp. 371–423.
- Twilley RR. 1985. The exchange of organic carbon in basin forests in a southwest Florida estuary. Estuar. Coast. Shelf Sci. 20: 543–557.
- Twilley RR, Day JW. 1999. The productivity and nutrient cycling of mangrove ecosystem. In: Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez, AL (eds.), Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, México, UICN/HORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring, MD, USA, pp. 127–152.
- Twilley RR, Lugo AL, Patterson-Zucca C. 1986. Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. Ecology, 67: 670–683.
- Wafar S, Untawale AG, Wafar M. 1997. Litterfall and energy flux in a mangrove ecosystem. Estuar. Coast. Shelf Sci. 44: 111–124.
- Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL. 1999. Los manglares de América Latina en la encrucijada. In: Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL (eds.), Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, México, UICN/HORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring.

*Recibido en septiembre de 2003;
recibido en su forma actual en septiembre de 2004;
aceptado en julio de 2005.*