

ORIGEN Y RUTAS DE DISPERSION DE LOS MANGLES: UNA REVISION CON ENFASIS EN LAS ESPECIES DE AMERICA

VICTOR RICO-GRAY

Instituto de Ecología, A.C.
Apdo. Postal 63
Xalapa, Veracruz 91000 México

RESUMEN

El objetivo de esta revisión es resumir la información disponible referente al registro fósil de las especies de mangle, así como presentar y discutir las teorías acerca de su origen y rutas de dispersión, haciendo énfasis en las especies americanas. Se sugiere que los géneros *Rhizophora* y *Avicennia* se originaron durante el Eoceno en la región Indo-Malaya, dispersándose posteriormente hacia América a través del antiguo Mar de Tetis. Al cerrarse éste durante el Oligoceno, otros géneros no tuvieron acceso al Océano Atlántico. La llegada a las costas americanas del Océano Pacífico se realizó cuando Norte y Sudamérica eran continentes separados. Los géneros *Conocarpus*, *Laguncularia* y *Pelliciera* se originaron en el oeste de Gondwana y no han salido significativamente de su área de distribución original.

ABSTRACT

The objective of the present review is to summarize the available information on the fossil records of mangrove species, and to present and discuss the theories considering their origin and dispersal routes, emphasizing the American species. It is suggested that the genera *Rhizophora* and *Avicennia* originated during the Eocene in the Indo-Malayan region, and migrated to America through the ancient Tethys Sea. When this route was closed in the Oligocene, new mangrove genera were unable to reach the Atlantic coast. Mangrove species reached the Pacific shores of America when North and South America were separate continents. The genera *Conocarpus*, *Laguncularia* and *Pelliciera* originated in west Gondwanaland, and have not been dispersed significantly outside their original distribution area.

INTRODUCCION

El manglar es la vegetación dominante en los estuarios, deltas de ríos, lagunas costeras y bahías de los trópicos y subtropicos del mundo (Chapman, 1974; Wiley, 1985; Tomlinson 1986). Es un sistema altamente productivo, protege la costa de la abrasión marina y constituye áreas de desove, apareamiento y protección de estadios juveniles de numerosas especies marinas económicamente importantes (Rico-Gray & Lot, 1983), sin embargo, ha sido muy alterado como resultado del incremento de las actividades humanas.

A continuación se describen los principales factores que afectan el establecimiento y sobrevivencia de los mangles (modificado de Chapman, 1974): i) temperatura del aire (extensos manglares existen en áreas donde la temperatura promedio del mes más frío es superior a los 20°C y la variación estacional no excede de 5°C); ii) corrientes oceánicas

(al analizar las corrientes oceánicas puede verse que no hay manglares donde las corrientes frías se acercan a tierra); iii) protección (los manglares se desarrollan mejor en costas donde hay protección contra la acción del oleaje fuerte, el cual puede barrer los propágulos antes de establecerse); iv) litorales someros (manglares extensos se desarrollan mejor en litorales someros y con poca pendiente en donde la marea penetra con mayor facilidad); v) agua salina (no es requisito pero ayuda a disminuir la competencia con otras especies); vi) ámbito de mareas (parece ser que las mareas controlan la zonación vertical de algunas especies de mangle, un amplio ámbito de mareas asociado a una costa con poca pendiente promueve el desarrollo de una amplia franja de manglar); y vii) sustrato lodoso (los mangles crecen en arena, lodo, turba y roca coralina, los manglares más extensos están asociados invariablemente a suelos lodosos).

En el Continente Americano, los manglares se distribuyen desde Baja California Sur y Florida en el norte, hasta Perú y Brasil en el sur; están presentes en una gran variedad de hábitats y el número de especies en cada lugar varía dependiendo de sus preferencias ecológicas (Wiley, 1985; Tomlinson, 1986). Los manglares presentan una mayor riqueza de especies en el área Indo-Malaya y en el este de Africa, que en América (Cuadro 1). Poco se ha escrito acerca de la biogeografía histórica (origen y rutas de dispersión) de los mangles y sobre las posibles rutas que siguieron desde su área de origen hacia el Continente Americano, causando la distribución disyunta de los diferentes géneros (van Steenis, 1962a, 1962b; Chapman, 1974). El objetivo de esta revisión es resumir la información disponible referente al registro fósil de las especies de mangle, así como presentar y discutir las teorías acerca de su origen y rutas de dispersión, haciendo énfasis en las especies americanas.

Cuadro 1. Distribución de los principales géneros de mangles y número de especies por región (modificado de Chapman, 1974).

Géneros	Total de Indo-Pacífico especies		América	W. Africa
	E. Africa			
<i>Aegialitis</i> (Plumbaginaceae)	2	2	-	-
<i>Avicennia</i> (Verbenaceae)	9	6	2	1
<i>Brugiera</i> (Rhizophoraceae)	6	6	-	-
<i>Campostemon</i> (Bombacaceae)	2	2	-	-
<i>Ceriops</i> (Rhizophoraceae)	2	2	-	-
<i>Conocarpus</i> (Combretaceae)	1	-	1	1
<i>Kandelia</i> (Rhizophoraceae)	1	1	-	-
<i>Laguncularia</i> (Combretaceae)	1	-	1	1
<i>Lumnitzera</i> (Combretaceae)	2	2	-	-
<i>Nypa</i> (Palmae)	1	1	-	-
<i>Osbornia</i> (Myrtaceae)	1	1	-	-
<i>Pelluciera</i> (Theaceae)	1	-	1	-
<i>Rhizophora</i> (Rhizophoraceae)	7	4	3	3
<i>Scyphiphora</i> (Rubiaceae)	1	1	-	-
<i>Sonneratia</i> (Sonneratiaceae)	5	5	-	-
<i>Xylocarpus</i> (Meliaceae)	7	7	-	-

ORIGEN Y DISPERSION

Las angiospermas fueron en sus inicios plantas leñosas, micrófilas, parecidas a pequeños arbustos que ocupaban una modesta e insignificante posición en la vegetación del Cretácico Inferior y, con seguridad, la mayor diversificación del grupo ocurrió durante este periodo (Beck, 1976; Hughes, 1976; Retallack & Dilcher, 1981; Anónimo, 1984; Taylor et al., 1990; Takhtajan, 1991). El origen de las angiospermas es un tema que ha atraído un sinnúmero de especulaciones. Por ejemplo, algunos autores proponen a la región Indo-Malaya como su centro de origen (Axelrod, 1952; Takhtajan, 1969); Stebbins (1974) argumenta que la evolución temprana de estas plantas fue más activa en zonas climáticamente intermedias, comparables a aquellas partes del mundo que actualmente tienen clima mediterráneo; Raven & Axelrod (1974) concluyen que el oeste de Gondwana podría ser el lugar de origen de las mismas; Retallack & Dilcher (1981) proponen que las primeras plantas con flores estaban evidentemente adaptadas a ambientes costeros y que se originaron en el valle formado por la falla que durante el Cretácico Inferior unía a África con Sudamérica. El problema del origen, patrones de distribución, diversificación y dispersión de las floras del mundo, incluyendo a los mangles, son parte de un amplio proceso influenciado por eventos geográficos y climáticos que ocurrieron durante el Cretácico Superior y el Cenozoico (Cracraft, 1973; Wolfe, 1975; Wolfe et al., 1975; Taylor, 1990).

Con respecto a los géneros modernos de mangle (ver Retallack & Dilcher, 1982 para una descripción de la distribución de especies de pre-angiospermas consideradas como mangles), algunos autores sugieren que se originaron en el sureste asiático, con dispersión posterior al Continente Americano a través del Océano Pacífico (van Steenis, 1962a, 1962b; Germeraad et al., 1968; Müller & Caratini, 1977). Chapman (1975) opina que se originaron en los trópicos del sureste asiático durante el Cretácico Superior, migrando posteriormente hacia el oeste a lo largo de las costas del Mar de Tetis, el cual estuvo abierto desde el Cretácico hasta el Oligoceno, aproximadamente. Indica también que *Rhizophora* y *Avicennia* tienen la mayor distribución actual, pues se originaron primero y pudieron cruzar el antiguo Mar de Tetis, mientras que los géneros originados posteriormente detuvieron su avance al cerrarse la comunicación entre el Océano Índico y el Mar Mediterráneo. Lo anterior explica también las disyunciones en la distribución actual de los géneros de mangle. Estos autores limitan su discusión a la distribución de los géneros *Rhizophora* y *Avicennia*, y prácticamente no consideran a los otros géneros de mangle encontrados en América: *Conocarpus*, *Laguncularia* y *Pelliciera*. De acuerdo con su distribución actual (América tropical y W de África) y a la falta de documentación en el registro fósil proveniente de otras áreas, éstos géneros debieron tener un lugar de origen diferente, que bien podría estar localizado en el oeste de Gondwana (Exell & Stace, 1972; Raven & Axelrod, 1974). Si tales hipótesis son correctas, la adaptación a un ambiente costero debió evolucionar en diferentes lugares más o menos al mismo tiempo.

REGISTRO FOSIL

El registro fósil de las especies de mangle, o de formaciones de manglar, no es muy extenso (ver Apéndice). En general (salvo el hallazgo de *Nypa* del Cretácico Superior)

no se han encontrado pruebas de la existencia de ningún género moderno de mangle anterior al Eoceno (Tralau, 1964; Müller, 1970; Churchill, 1973; Müller & Caratini, 1977). Los registros fósiles más antiguos provienen del sureste de Asia, el Cretácico Superior (*Nypa*) y el Paleoceno (*Brownlowia*) del noreste de Borneo (Krausel, 1923; Müller, 1971), Eoceno (*Rhizophora*) de Borneo (Müller & Caratini, 1977) y el Eoceno Inferior de la India (Rhizophoraceae) (Lakhanpal, 1970). La aparición de mangles en América debió ser muy temprana. Hay evidencia de *Nypa* en el Paleoceno de Brasil (Dolianiti, 1955) y de *Nypa* y otras especies asociadas al manglar (*Acrostichum*, *Brownlowia*) del Eoceno Medio de Norte América (Berry, 1924; Westgate & Gee, 1990). El registro más antiguo de *Rhizophora* para Norteamérica es del Eoceno (Berry, 1924, 1930) y para el norte de Sudamérica del Oligoceno (van der Hammen, 1972), aunque Müller & Caratini (1977) consideran que la aparición de *Rhizophora* en Sudamérica podría datar de mediados del Eoceno. En África (Nigeria y Senegal) *Rhizophora* se ha fechado desde principios del Mioceno (Germeraad et al., 1968; Müller, 1981). Los fósiles de *Brugiera* del Eoceno del sur de Inglaterra (Chandler, 1964), *Sonneratia* del Terciario Inferior de la India (Lakhanpal, 1970) y *Nypa* del Eoceno Medio de Norteamérica (Berry, 1924; Westgate & Gee, 1990) y Paleoceno de Brasil (Dolianiti, 1955), sugieren que varias especies de mangle evolucionaron simultáneamente en los trópicos del sureste de Asia y que algunas alcanzaron el Atlántico pero no tuvieron éxito en su intento por establecerse. Es posible que parte de la respuesta a este dilema deba buscarse en los requerimientos y preferencias ecológicas de las especies, en lugar de las fechas de aparición, que parecen bastante cercanas para varios géneros. La presencia al oeste del Mar de Tetis de géneros como *Nypa* y *Brugiera* puede deberse a material transportado por las corrientes, sin que se hayan establecido poblaciones antes del cierre de esa ruta de dispersión. La presencia de granos de polen en el registro fósil también puede ser el resultado de transporte a grandes distancias; Peck (1973) ha probado que las corrientes marinas pueden llevar polen hasta a 1,500-2,000 km del lugar en que se produce. Es interesante notar que *Avicennia*, aunque ha sido propuesto como uno de los géneros más antiguos, no es común en el registro fósil, debido quizá a la baja producción de polen y a la poca dispersión que éste tiene (van de Hammen, 1974). En contraste, las especies del género *Rhizophora* son en su mayoría anemófilas con una alta producción de microesporas y se ha sugerido su utilidad como fósil guía (Müller & Caratini, 1977).

La ruta de migración de los mangles hacia América a través del Mar de Tetis tiene buen respaldo paleobotánico. Existen diferentes muestras fósiles provenientes de Europa y de la región en donde antiguamente se encontraba el Mar de Tetis que sugieren que esta zona pudo haber sido un pasaje de dispersión muy importante (Seward & Arber, 1903; Kuzniar, 1910; Krystofovich; 1927; Reid & Chandler, 1933; Rasky, 1948; Pitot, 1951, 1958; Andreanszky, 1954; Siem, 1961; Chandler, 1964; Kedves, 1969; Takhtajan, 1969; Montford, 1970; Plaziat, 1970; Makulvekov, 1977; Vakhrameer et al., 1978). De igual manera, existen registros fósiles de mangle del norte de África (Bonnet, 1904), así como la descripción de Boureau (1958) de las floras del Terciario de la misma área. Con base en estudios paleoclimáticos (Addicot, 1966), parece razonable asumir que durante la época de la dispersión inicial de los mangles, existió algún tipo de vegetación tropical en el litoral sur del Mar de Tetis, así como en otras partes de la Tierra. Las poblaciones de las diferentes especies de mangle debieron avanzar y desarrollarse a lo largo de las costas del Mar de Tetis, cruzando el Océano Atlántico entre lo que actualmente es España y Estados

Unidos, o entre Africa y Sudamérica. Esta visión general se ve reforzada por la presencia de casi las mismas especies en América y el oeste de Africa (Cuadro 2).

Se considera que los otros géneros de mangle presentes en el Continente Americano, *Laguncularia*, *Conocarpus* y *Pelliciera*, tuvieron su origen en el oeste de Gondwana (Exell & Stace, 1972; Raven & Axelrod, 1974). *Laguncularia* y *Pelliciera* son monotípicos y no existe registro fósil de ellos fuera de América y el oeste de Africa. *Conocarpus* tiene dos especies, *C. erecta* L. en los manglares de ambos lados del Atlántico, y *C. lancifolius* Engl. en los valles de los rios de las regiones altas del norte de Somalia en el este africano (Graham, 1964). No se conocen registros fósiles de *C. erecta* fuera de su área de distribución actual.

Las especies de mangle en América tuvieron una distribución más amplia en el pasado, pero su reducción parece estar relacionada con la influencia del clima sobre la salinidad del suelo de los manglares entre el Mioceno y el Plioceno (Jiménez, 1984). Por ejemplo, *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. se extendía más al norte en el Eoceno (México, Jamaica), pero más tarde quedó restringida al oeste de Costa Rica, Panamá, noroeste de Colombia y costas del Caribe centroamericano (Collins et al., 1977; Graham, 1977; Jiménez, 1984). *Rhizophora* estaba representado en Chiapas por varias especies entre el Oligoceno y el Mioceno (Langenheim et al., 1967) y sólo existen ahí *R. mangle* L. y, escasamente, *R. harrisonii* Leech. (Rico-Gray, 1981; Ludlow-Wiechers & Alvarado, 1983).

Cuadro 2. Especies de mangle registradas para América y el oeste de Africa (Bretteler, 1969, 1977; Chapman, 1974-1975).

Especie	Pacífico	Atlántico	W. de Africa
<i>Avicennia bicolor</i> Standl.	SI	NO	NO
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	SI	SI	NO
<i>Conocarpus erecta</i> L.	SI	SI	SI
<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) Gaertn.	SI	SI	SI
<i>Rhizophora harrisonii</i> Leech.	SI	SI	SI
<i>Rhizophora mangle</i> L.	SI	SI	SI
<i>Rhizophora racemosa</i> G.F.W. Meyer	NO	SI	SI
<i>Pelliciera rhizophorae</i> Tr. & Pl.	SI	NO	NO

DISCUSION

La localización y el fechado del registro fósil sugieren que las poblaciones de las diferentes especies de mangles avanzaron y se desarrollaron a lo largo del Mar de Tetis, cruzando el Atlántico cuando éste era más angosto y se establecieron posteriormente en América (Chapman 1975; Specht, 1981). La ruta alternativa de migración es a través del

Océano Pacífico (van Steenis, 1962a, 1962b; Germeraad et al., 1968), la cual es más difícil de sustentar, ya que están ausentes y aparentemente nunca existieron en las costas de América *Brugiera*, *Ceriops*, *Kandelia*, *Lumnitzera*, *Sonneratia*, *Xylocarpus*, característicos de la región Indo-Malaya, mientras que los dos géneros comunes entre América y el sureste de Asia (*Rhizophora* y *Avicennia*) también se encuentran en el oeste de África. Para ahondar en esta interrogante, y simultáneamente apoyar la primera teoría, deben de considerarse diversos factores: (i) las características ambientales que afectan la distribución y establecimiento de los mangles; (ii) la dirección hipotética de las corrientes oceánicas superficiales en el pasado (Luyendyk et al., 1972; Grigg & Hey, 1992); (iii) la relación entre la distancia de migración y la viabilidad de los propágulos; (iv) la probabilidad de que los propágulos alcancen un hábitat favorable dentro del lapso de su viabilidad, de manera que puedan establecer una población venturosa; (v) la probabilidad de que un propágulo alcance una corriente marina favorable (dirección y temperatura); y (vi) el tamaño de los Océanos Pacífico y Atlántico a través del tiempo (ver Grigg & Hey, 1992).

Al igual que en el caso de otras plantas adaptadas a ambientes costeros, las corrientes oceánicas llevan a cabo la dispersión de los mangles, siempre y cuando se presenten condiciones favorables para su sobrevivencia (v.gr., temperaturas elevadas). Si consideramos a los continentes en su posición actual, puede verse claramente porqué es difícil para los propágulos de mangles dispersarse de Asia al oeste de América. Las principales corrientes en el Pacífico con dirección al este son frías, lo que no permite su sobrevivencia (Fosberg, 1963, 1975; Chapman, 1975). La dispersión entre América y el este de África presenta el mismo problema, las corrientes con dirección este en el extremo sur del Continente Africano son frías, lo que impide que llegue material viable de Asia a América y de América al oeste de África. La posición de los continentes ha variado a lo largo del tiempo y la influencia de su deriva sobre las corrientes es materia para la especulación (Gordon & Stein, 1992; Grigg & Hey, 1992). Sin embargo, Luyendyk et al. (1972) han realizado una aproximación experimental de la paleocirculación de las corrientes oceánicas superficiales, mostrando que la dirección de la corriente superficial principal en el Mar de Tetis debió ser de este a oeste, favoreciendo la hipótesis de que esta vía pudo servir en el pasado como ruta de dispersión para los mangles.

Otro factor que debe considerarse es la variación en la anchura de los océanos en el tiempo y la barrera del Pacífico este ("East Pacific Barrier") (Gordon & Stein, 1992; Grigg & Hey, 1992). El Océano Pacífico era más ancho en el pasado, por lo que resulta más difícil concebir la migración de los mangles por esta ruta, tomando en consideración que en el presente, siendo esta distancia más corta, no hay noticias acerca de la llegada de especies asiáticas al oeste de América y viceversa. En cambio el Océano Atlántico fue mucho más angosto en el pasado, lo que pudo ser de gran ayuda para la dispersión de los mangles, debiendo existir intenso intercambio entre el este de América y el oeste de África.

Los mangles están bien equipados para la dispersión por corrientes oceánicas. Sin embargo, este poder de dispersión no es efectivo, si: (a) las corrientes son frías; (b) el propágulo no alcanza un hábitat adecuado; (c) se falla en establecer poblaciones venturosas; o (d) la viabilidad de los propágulos es más corta que el tiempo necesario para cruzar la barrera. La dispersión es un proceso relativamente lento, que en general se verifica a pequeños pasos (Melville, 1973). La facilidad de dispersión por sí sola no es suficiente para realizar con éxito el cruce de una barrera, pues debe ser suplementada

con la habilidad para encontrar y colonizar hábitats adecuados (Mayr, 1976). Si los mangles tuvieron que establecer poblaciones en su ruta de dispersión hacia América, debieron haber encontrado para ello clima y hábitat apropiados. Si las indicaciones de la existencia de un clima tropical en el Eoceno de algunas partes de Europa son correctas, entonces por ahí puede haber pasado la ruta; asimismo, el norte de África, para donde se ha propuesto la existencia de bosque tropical lluvioso (Axelrod & Raven, 1978), podría ser la respuesta paralela o alternativa.

Otra alternativa podría ser la dispersión a larga distancia, requiriéndose que los propágulos sobrevivan todo el trayecto. Es bastante escaso el conocimiento acerca de la longevidad de los propágulos de las diferentes especies de mangles. Rabinowitz (1978) experimentó sobre varios aspectos de los propágulos de mangles en Panamá, sus resultados sobre viabilidad en agua marina, son: *Laguncularia* 35 días, *Pelluciera* 70 días, *Avicennia* 110 días y *Rhizophora* hasta un año. Como consecuencia, resulta importante conocer el tiempo que tardaría un propágulo en cruzar el océano, esto es, la velocidad de su dispersión.

CONCLUSION

Dado lo limitado del registro fósil es difícil precisar cuando se originaron los géneros típicos de mangle (Cuadro 1). Es muy probable que algunas de sus características, tales como neumatóforos, raíces aéreas y semillas vivíparas, sean de evolución posterior y no temprana en las diferentes especies. Esta idea se ve apoyada en el hecho de que el material más viejo de plantas que presentan tales rasgos procede del Paleoceno y Eoceno y no del Cretácico, como propuso Chapman (1974, 1975). La biogeografía marina y terrestre ha sido profundamente influenciada por la deriva continental, el involucramiento de la corteza terrestre y los cambios climáticos a largo plazo (Pielou, 1979). Después del análisis del material presentado, es muy probable que la dispersión de los mangles fue de los trópicos del este asiático hacia América a través del Mar de Tetis, y que las especies generadas en el oeste de Gondwana no se han dispersado fuera de su ámbito original (América y oeste de África). Ambos grupos de especies usaron la abertura entre Norte y Sudamérica para alcanzar las costas americanas del Pacífico. Para resolver muchas de las preguntas que quedan sin contestar, se necesita un registro fósil más extenso y el estudio de algunas características autoecológicas y genecológicas de las especies actuales, que bien podrían ayudarnos en nuestros estudios de las migraciones pasadas de las plantas (Baker, 1959).

AGRADECIMIENTOS

A P. H. Raven por proporcionar la mayor parte del material de referencia, a A. Gómez-Pompa, D. I. Axelrod, J. V. Müller, por los comentarios a la primera versión del manuscrito y a M. Palacios-Rios, J. Rzedowski y dos revisores anónimos por sus sugerencias a la versión final.

LITERATURA CITADA

- Addicot, W. O. 1966. Tertiary climatic change in the marginal north eastern Pacific Ocean. *Science* 165: 586.
- Anderson, J. A. R. & J. Müller. 1975. Palynological study of a Holocene peat and a Miocene coal deposit from NW Borneo. *Rev. Paleobot. Palynol.* 19: 291-351.
- Andreansky, G. 1954. Mangrove páfrany a hazai oligocélból (Mangrove fern in Hungary from the Oligocene). *Botanikai Kozl.* 44: 135-139.
- Arnold, C. A. 1952. Tertiary plants from North America, 1: A *Nypa* fruit from the Eocene of Texas. *Paleobotanist* 1: 73-74.
- Anónimo. 1984. Historical Perspectives of Angiosperm Evolution (Symposium). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 348-630.
- Axelrod, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 6: 29-60.
- Axelrod, D. I. & P. H. Raven. 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In: M. J. A. Werger (ed.). *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Dr W. Junk Publishers. The Hague. Vol. 1.
- Baker, H. G. 1959. The contribution of autoecological and genecological studies to our knowledge of the past migration of plants. *Am. Nat.* 93: 255-272.
- Bartlett, A. S. & E. S. Barghoorn. 1973. Phytogeographic history of the Isthmus of Panama during the past 12,000 years. In: A. Graham (ed.). *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing. Amsterdam. pp. 203-299.
- Beck, C. B. (ed.) 1976. *Origin and early evolution of Angiosperms*. Columbia University Press. New York. 341 pp.
- Berry, E. W. 1914. A *Nypa* palm in the North American Eocene. *Am. J. Sci. (New Haven)* 37: 57-60.
- Berry, E. W. 1923. Miocene plants from Southern Mexico. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 62: 1-27.
- Berry, E. W. 1924. The middle and upper Eocene floras of southern North America. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 92: 1-206.
- Berry, E. W. 1930. Revision of the lower Eocene Wilcox Flora of the southern United States. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 156: 1-196.
- Berry, E. W. 1934. Pleistocene plants of Cuba. *Bull. Torrey Bot. Club* 61: 237-240.
- Berry, E. W. 1939a. A Miocene flora from the gorge of the Yumari river, Matanzas, Cuba. *John Hopkins Univ. Stud. Geol.* 13: 95-135.
- Berry, E. W. 1939b. Contribution to the paleobotany of Middle and South America. *John Hopkins Univ. Stud. Geol.* 13: 1-164.
- Bonnet, E. 1904. Sur un *Nipadites* de l'Eocene d'Egypte. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 10: 499-502.
- Boureau, E. 1958. Paléobotanique Africaine. Evolution des flores disparées de l'Afrique Nord-Equatoriale. *Bull. Scient. Com. Trav. Hist. Scient.* 2: 1-64.
- Breteler, F. J. 1969. The Atlantic species of *Rhizophora*. *Acta Bot. Neerl.* 18: 434-441.
- Breteler, F. J. 1977. America's Pacific species of *Rhizophora*. *Acta Bot. Neerl.* 26: 225-230.
- Chandler, M. E. J. 1951. Note on the occurrence of mangroves in the London Clay. *Proc. Geol. Ass. London* 62: 217-272.
- Chandler, M. E. J. 1964. The lower Tertiary floras of southern England. IV. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 12: 1-151.
- Chapman, V. J. 1974. *Mangrove vegetation*. Cramer-Verlag. Berlin. 444 pp.
- Chapman, V. J. 1975. Mangrove biogeography. In: G. Walsh (ed.). *Proc. Int. Symp. on Biology and Management of Mangroves*. Hawaii. I: 3-22.
- Churchill, D. M. 1973. The ecological significance of tropical mangroves in early Tertiary floras of southern Australia. *Geol. Soc. Austral. Sp. Publ.* 4: 79-86.
- Collins, J. P., R. C. Belkhamer & M. Mesler. 1977. Notes on the natural history of the mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. (Theaceae). *Brenesia* 10/11: 17-29.

- Cracraft, J. 1973. Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. *J. Zool.* (London) 169: 455-545.
- Crawford, A. R. 1974. A greater Gondwanaland. *Science* 184: 1179-1181.
- Dilcher, D. L. 1973. A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southern North America. In: A. Graham (ed.). *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing. Amsterdam. pp. 39-59.
- Dolianiti, E. 1955. Frutos de *Nypa* no Paleocene du Pernambuco, Brazil. *Div. Geol. Mineral Brazil Bol.* 158: 1-36.
- Exell, A. W. & C. A. Stace. 1972. Patterns of distribution in the Combretaceae. In: D. H. Valentine (ed.). *Taxonomy, phytogeography and evolution*. Academic Press. New York. pp. 307-323.
- Floret, J. J. 1976. A propos de *Comphyton gabonese* (Rhizophoraceae-Macarisiae). *Adansonia sér.* 216: 39-49.
- Fosberg, F. R. 1963. Plant dispersal in the Pacific. In: J. L. Gressitt (ed.). *Pacific basin biogeography*. Bishop Museum Press, Honolulu. pp. 273-281.
- Fosberg, F. R. 1975. Phytogeography of Micronesian mangroves. In: G. Walsh (ed.). *Proc. Int. Symp. on Biology and Management of Mangroves*. Honolulu, Hawaii. I: 23-42.
- Fuchs, H. P. 1970. Ecological and palynological notes on *Pelliceria rhizophorae*. *Acta. Bot. Neerl.* 19: 884-894.
- Geermerad, J. H., C. A. Hopping & J. Müller. 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Paleobotan. Palynol.* 6: 189-348.
- Gordon, R. G. & S. Stein. 1992. Global tectonics and space geodesy. *Science* 256: 333-342.
- Graham, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical inland vegetation in Veracruz, Mexico. *Evolution* 29: 723-735.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 787-842.
- Graham, A. 1977. New records of *Pelliceria* (Theaceae/Pelliceriaceae) in the Tertiary of the Caribbean. *Biotropica* 9: 48-52.
- Graham, A. & D. Jarzen. 1969. Studies in the neotropical paleobotany. I. The Oligocene communities of Puerto Rico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56: 308-357.
- Graham, S. A. 1964. The genera of Rhizophoraceae and Combretaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 285-301.
- Gray, J. 1960. Temperate pollen genera in Eocene (Claiborne) flora, Alabama. *Science* 132: 808-810.
- Grigg, R. W. & R. Hey. 1992. Paleooceanography of the tropical eastern Pacific Ocean. *Science* 255: 172-178.
- Grindrod, J. 1985. The palynology of mangroves on a prograded shore, Princess Charlotte Bay, North Queensland, Australia. *J. Biogeogr.* 12: 323-348.
- Hekel, H. 1972. Pollen and spore assemblages from Queensland Tertiary sediments. *Publ. Geol. Surv. Queensl.* 355 (Paleont. Cap. 30): 1-33.
- Hughes, N. F. 1976. *Palaeobiology of Angiosperm origins*. Cambridge University Press. Cambridge. 242 pp.
- Jiménez, J. A. 1984. A hypothesis to explain the reduced distribution of the mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. *Biotropica* 16: 304-308.
- Kedves, M. 1969. Palynological studies on Hungarian early Tertiary deposits. *Akadémiadi Kiadó*. Budapest.
- Krausel, R. 1923. *Nypadites borneensis* n. sp., eine fossile Palmenfrucht aus Borneo. *Senckenbergiana* 5: 77-81.
- Krystofovich, A. N. 1927. *Nypadites burtinii* Brong. from the Eocene of southwestern Ukraina. *Bull. Com. Geol. St. Petersburg* 45: 639-642.
- Kuzniar, W. 1910. Eocen Tatr i Podhala, I. *Spraw. Akad. Um.* (Cracow) 44: 26-76.
- Lakhanpal, R. N. 1952. *Nypa sahnii*, a palm fruit in the Tertiary of Assam. *Paleobotanist*, Lucknow 1: 289-294.

- Lakhanpal, R. N. 1970. Tertiary floras of India and their bearing on the historical geology of the region. *Taxon* 19: 675-694.
- Langenheim, J. B., B. L. Hackner & A. Bartlett. 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Bot. Mus. Leafl., Harv. Uni.* 21: 289-324.
- Leopold, E. B. 1969. Miocene pollen and spore flora of Eniwetok atoll, Marshall Islands. *Geol. Surv. Prof. Paper* 260-II: 1133-1185.
- Ludlow-Wiechers, B. & J. L. Alvarado. 1983. Catálogo palinológico para la flora de Veracruz No. 11. Familia Rhizophoraceae. *Biotica* 8: 7-14.
- Luyendyk, B. P., D. Forsyth & J. D. Phillips. 1972. Experimental approach to the palaeocirculation of the oceanic surface waters. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 83: 2649-2664.
- Makulvekov, N. 1977. Paleogene floras of the Western Kazakhstan and the lower reaches of the Volga River. *Acad. Sci. Kazakh S.S.R. Alma-ata.* 235 pp.
- Mayr, E. 1976. Populations, species and evolution. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 453 pp.
- Melville, R. 1973. Continental drift and plant distribution. In: D. N. Tarling y S. K. Rucon (eds.). *Implications of continental drift to the earth sciences.* Academic Press. New York. I: 439-446.
- Montford, H. M. 1970. The terrestrial environment during upper Cretaceous and Tertiary times. *Proc. Geol. Ass.* 81: 181-204.
- Müller, J. V. 1970. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. *Biol. Rev.* 45: 417-450.
- Müller, J. V. 1971. Palynological evidence for change in geomorphology, climate, and vegetation in the Mio-Pliocene of Malesia. In: P. M. Ashton (ed.). *The Quaternary era in Malesia.* Trans. Second Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology. Aberdeen, Scotland. pp. 6-16.
- Müller, J. V. 1978. New observations on pollen morphology and fossil distribution of the genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 26: 277-300.
- Müller, J. V. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot. Rev.* 47: 1-142.
- Müller, J. & C. Caratini. 1977. Pollen of *Rhizophora* as a guide fossil. *Pollen et Spores* 19: 361-389.
- Pares-Regali, M. D. S., N. Uesungli & R. D. S. Santos. 1974a. Palinología dos sedimentos meso-cenozoicas do Brasil (I). *Bol. Tec. Petrobras (Rio de Janeiro)* 17: 177-191.
- Pares-Regali, M. D. S., N. Uesungli & R. D. S. Santos. 1974b. Palinología dos sedimentos mezo-cenozoicas do Brasil (II). *Bol. Tec. Petrobras (Rio de Janeiro)* 17: 263-301.
- Peck, R. M. 1973. Pollen budget studies in a small Yorkshire catchment. In: H. J. B. Biks y R. G. Wast (eds.). *Quaternary plant ecology.* Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp. 43-60.
- Pielou, E. C. 1979. *Biogeography.* John Wiley & Sons. New York. 351 pp.
- Pitot, A. 1951. Les 'racines échassées' de *Rhizophora racemosa*. *Bull. Inst. Fond. d'Afri. Noire* 13: 978-1010.
- Pitot, A. 1958. Rhizophores et racines chez *Rhizophora* sp. *Bull. Inst. Fond. d'Afri. Noire* 20: 1103-1138.
- Plaziat, J. C. 1970. Huitres de mangrove et peuplements littoraux de l'Eocene Inferieur des Corbières. *Geobios* 3, fasc. 1.
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10: 47-57.
- Rasky, K. 1948. *Nypadites burtinii* Brong. *Termése Dudarról. Földt. Közl. (Budapest)* 80: 193-194.
- Raven, P. H. & D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Reid, E. M. & M. E. J. Chandler. 1933. The flora of the London Clay. *Brit. Mus. Nat. Hist. London.* 561 pp.
- Retallack, G. & D. L. Dilcher. 1981. A coastal hypothesis for the dispersal and rise to dominance of flowering plants. En: K. J. Niklas (ed.), *Paleobotany, paleoecology, and evolution.* Praeger. New York. pp. 27-77.
- Rico-Gray, V. 1981. *Rhizophora harrisonii* (Rhizophoraceae), un nuevo registro para las costas de México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 7: 163-165.
- Rico-Gray, V. & A. Lot-Helgueras. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de la Mancha, Veracruz, México. *Biotica* 8: 295-301.

- Seward, A. C. & E. A. N. Arber. 1903. Les *Nypadites* éocènes de la Belgique. Mém. Mus. Hist. Nat. Belg. (Bruxelles) 2: 1-16.
- Siem, M. K. 1961. Fossil Spores of the London Clay. Ph. D. Thesis, University of London. London.
- Specht, R. L. 1981. Biogeography of halophytic angiosperms (saltmarsh, mangrove and sea-grass). In: A. Keast (ed.). Ecological biogeography of Australia. Dr W. Junk Publishers. The Hague. pp. 555-589.
- Steenis, C. G. G. J., van. 1962a. The distribution of mangrove plant genera and its significance for paleogeography. K. Ned. Akad. Wet. Proc. Ser. C 65: 164-169.
- Steenis, C. G. G. J., van. 1962b. The land-bridge theory in botany. Blumea 11: 235-272.
- Stebbins, G. L. 1974. Flowering plants. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 399 pp.
- Takhtajan, A. 1969. Flowering plants. Oliver & Boyd. Edinburgh. 310 pp.
- Takhtajan, A. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press. New York. 241 pp.
- Taylor, D. W. 1990. Paleobiogeographic relationships of angiosperms from the Cretaceous and early Tertiary of the North American area. Bot. Rev. 56: 279-417.
- Taylor, D. W. & L. J. Hickey. 1990. An Aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin. Science 247: 702-704.
- Tomlinson, P. B. 1986. The botany of mangroves. Cambridge University Press. Cambridge. 413 pp.
- Tralau, H. 1964. The genus *Nypa* van Wurmb. K. Svenska Vetensk Akad. Handl. 10: 29.
- Vakhramer, V. A. I. A. Dobruskina, S. V. Meyen & E. D. Zaklinskaya. 1978. Paläozoische und Mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Gustav Fischer Verlag. Jena. 300 pp.
- Van der Hammen, T. 1972. Historia de la vegetación y el medio ambiente del norte Sudamericano. Mem. Simp. I Congr. Latinoamericano de Botánica, México. pp. 119-134.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeogr. 1: 3-26.
- Venkatachala, B. S. & M. S. Rawat. 1972. Palynology of the Tertiary sediments in the Cauvery basin. I. Palaeocene-Eocene palynoflora from the subsurface. In: A.K. Ghosh (ed.). Proc. Seminar Paleopalynol. Indian Stratigr.(Calcutta). Pp. 229-335.
- Venkatachala, B. S. & M. S. Rawat. 1973. Palynological zonation of the Tertiary sub-crop sequence in the Cauvery basin, South India. En: The palynology of the cenophyte. Proc. III International Palynological Conference. pp. 73-78.
- Westgate, J. W. & C. T. Gee. 1990. Paleocology of a middle Eocene mangrove biota (vertebrates, plants, and invertebrates) from southwest Texas. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 78: 163-177.
- Wiley Jr., J. P. 1985. A tree that likes to keep its feet wet. Smithsonian 15: 123-135.
- Wolfe, J. A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 264-279.
- Wolfe, J. A., J. A. Doyle & V. M. Page. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Paleobotany. Amer. J. Bot. 62: 801-824.
- Woodroffe, C. D., B. G. Thom & J. Chappell. 1985. Development of widespread mangrove swamps in mid-Holocene times in northern Australia. Nature 317: 711-713.
- Wymstra, A. 1971. The palynology of the Guiana Coastal Basin. Thesis. Amsterdam. De Kempenaer, Oegstgeest.

APENDICE

Lista del registro fósil en donde se hace referencia a mangles. S = superior; M = medio; I = inferior.

Periodo	Localidad	Género o Familia	Fuente Bibliográfica
Cretácico S	NW Borneo	<i>Nypa</i>	Müller, 1971
Paleoceno	Brasil	<i>Nypa</i>	Dolianiti, 1955
Paleoceno	Urales	<i>Avicennia, Acrostichum</i>	Vakhrameer et al., 1978
Paleoceno	NW Borneo	<i>Brownlowia</i>	Müller, 1971
Paleoceno	W Kazakhstan	<i>Nypa</i>	Makulvekov, 1977
Terciario I	Assam, India	Rhizophoraceae	Lakhanpal, 1970
Terciario I	Mar de Tetis	<i>Nypa</i>	Takhtajan, 1969
Terciario	Assam, India	India	Lakhanpal, 1952
Eoceno I	London Clay	<i>Nypa</i>	Reid & Chandler, 1933
Eoceno I	Kutch, India	<i>Rhizophora, Sonneratia</i>	Lakhanpal, 1970
Eoceno I	SE USA	<i>Acrostichum, Avicennia, Conocarpus, Laguncularia, Nypa, Rhizophora</i>	Berry, 1930
Eoceno I-M	Jamaica	<i>Pelliciera</i>	Graham, 1975
Eoceno M	Hungría	<i>Nypa, Rhizophoraceae</i>	Kedves, 1969
Eoceno M	SE USA	<i>Conocarpus, Laguncularia Rhizophora</i>	Berry, 1924
Eoceno M	SW Texas, USA	<i>Nypa, Acrostichum, Brownlowia</i>	Westgate & Gee, 1990
Eoceno M-S	India	<i>Rhizophora</i>	Venkatachala & Rawat, 1972/73
Eoceno M-S	SW Australia	<i>Avicennia, Barringtonia, Ceriops, Nypa, Rhizophora, Sonneratia</i>	Churchill, 1973
Eoc M-Mioc	Brasil	<i>Pelliciera</i>	Pares Regali et al., 1974a,b
Eoceno S	N Sudamérica	<i>Pelliciera</i>	Fuchs, 1970
Eoceno S	Caribe	<i>Rhizophora</i>	Germeraad et al., 1969
Eoceno S	Brasil	<i>Rhizophora</i>	Pares Regali et al., 1974a,b
Eoceno S	Borneo	<i>Rhizophora, Sonneratia</i>	Germeraad et al., 1968
Eoceno	USA	<i>Nypa</i>	Berry, 1914
Eoceno	Alabama, USA	formaciones de mangle	Gray, 1960
Eoceno	Europa	implantaciones de raices	Pitot, 1951, 1958
Eoceno	NW Borneo	Rhizophoraceae	Müller, 1971
Eoceno	Egipto	<i>Nypa</i>	Bonnet, 1904
Eoceno	Panamá	<i>Pelliciera</i>	Graham, 1977
Eoceno	Texas, USA	<i>Nypa</i>	Arnold, 1952
Eoceno	London Clay	<i>Rhizophora</i>	Chandler, 1951
Eoceno	S Inglaterra	<i>Brugiera</i>	Chandler, 1964
Eoceno	Hungría	<i>Nypa</i>	Rasky, 1948
Eoceno	Polonia	<i>Nypa</i>	Kuzniar, 1910

Periodo	Localidad	Género o Familia	Fuente Bibliográfica
Eoceno	London Clay	<i>Avicennia</i>	Siem, 1961
Eoceno	SW Ucrania	<i>Nypadites</i>	Krystofovich, 1927
Eoceno	Bélgica	<i>Nypadites</i>	Seward & Arber, 1903
Terciario	Inglaterra	<i>Acrostichum, Avicennia, Nypa</i>	Montford, 1970
Oligoceno	Hungría	Helecho de manglar	Andreanszky, 1954
Oligoceno	N Sudamérica	<i>Rhizophora</i>	van der Hammen, 1972
Oligoceno	Puerto Rico	<i>Pelliciera</i>	Graham & Jarzen, 1969
Oligoceno	NW Borneo	<i>Sonneratia</i>	Müller, 1971
Oligoceno S	NW Borneo	tipo <i>Rhizophora</i>	Germeraad et al., 1968
Oligoceno S	Australia	<i>Rhizophora</i>	Hekel, 1972
Oligo-Mioceno	Panamá	<i>Pelliciera, Rhizophora</i>	Graham, 1976
Oligo-Mioceno	Chiapas, México	<i>Pelliciera, Rhizophora</i>	Langenheim et al., 1967
Mioceno M	NW Borneo	<i>Sonneratia alba</i>	Müller, 1978, 1981
Mioceno I	Islas Marshall	<i>Avicennia, Lumnitzera, Scyphiphora</i>	Leopold, 1969
Mioceno S	NW Borneo	<i>Avicennia</i>	Anderson & Müller, 1975
Mioceno S	Veracruz, Méx.	<i>Laguncularia, Rhizophora</i>	Graham, 1975
Mioceno	Firi, Eniwetok	Brugiera, <i>Ceriops</i>	Leopold, 1969
Mioceno	Veracruz, Méx.	<i>Laguncularia, Rhizophora</i>	Graham, 1976
Mioceno	E O. Pacífico	<i>Rhizophora</i>	Müller, 1981
Mioceno	Nigeria	<i>Rhizophora</i>	Germeraad et al., 1968
Mioceno	Senegal	<i>Rhizophora</i>	Müller, 1981
Mioceno	Trinidad	<i>Conocarpus, Rhizophora</i>	Berry, 1939b
Mioceno	Oaxaca, Méx.	<i>Acrostichum</i>	Berry, 1923
Mioceno	Cuba	<i>Laguncularia</i>	Berry, 1939a
Mioceno	NW Borneo	<i>Aegialites, Avicennia, Camptostemon</i>	Müller, 1971
Plioceno	Sudamérica	<i>Avicennia</i>	Wymstra, 1971
Pleistoceno	Cuba	<i>Conocarpus</i>	Berry, 1934
Holoceno I	NE Australia	<i>Rhizophora, Ceriops, Brugiera, Nypa, Avicennia, Excoecaria, Lumnitzera, Osbornia, Aegialitis, Acanthus, Xylocarpus, Sonneratia</i>	Grindrod, 1985
Holoceno M	N Australia	Rhizophoraceae, <i>Sonneratia, Avicennia</i>	Woodroffe et al., 1985
Reciente	Panamá	<i>Acrostichum, Avicennia, Conocarpus, Rhizophora</i>	Bartlett & Barghoorn, 1973