



**Factores naturales y antropogénicos que afectan la ocurrencia de *Pelliciera* spp. (Tr&PI) (Ericales: Tetrameristaceae), un mangle endémico y vulnerable, en el paisaje costero de Colombia.**

**Karla C. Ramírez Ruiz**

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:  
**Bióloga**

**Asesor:**

Ph.D. Juan Felipe Blanco Libreros

Universidad de Antioquia  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Instituto de Biología  
Medellín, Colombia  
2020

# Contenido

	Pág.
<b>1. Capítulo 1:</b> .....	<b>5</b>
1.1 Introducción.....	5
1.2 Métodos .....	7
1.2.1 Datos .....	7
1.2.2 Construcción y evaluación de los modelos .....	9
1.2.3 Variables importantes y modelos de distribución de <i>Pelliciera</i> spp.....	10
1.3 Resultados .....	10
1.4 Discusión .....	15
1.4.1 Disponibilidad de la información y restricciones de los modelos .....	15
1.4.2 Variables ambientales del nicho de <i>Pelliciera</i> spp.....	16
1.4.3 Implicaciones ante cambios globales y direcciones futuras .....	17
<b>2. Capítulo 2</b> .....	<b>20</b>
2.1 Introducción.....	20
2.2 Métodos .....	22
2.2.1 Área de estudio y registros de ocurrencia .....	22
2.2.2 Composición del paisaje .....	23
2.2.3 Configuración del hábitat .....	23
2.3 Resultados .....	24
2.3.1 Composición del paisaje de <i>Pelliciera</i> spp. ....	24
2.3.2 Configuración del hábitat .....	27
2.4 Discusión .....	29
<b>3. Conclusiones y recomendaciones</b> .....	<b>33</b>
3.1 Conclusiones.....	33
3.2 Recomendaciones para la conservación de <i>Pelliciera</i> spp. y otras especies de mangle en Colombia. ....	33

# Introducción

La pérdida de hábitat, particularmente por deforestación, y la degradación del hábitat son las amenazas más importantes para la especies de plantas endémicas del Trópico (Bissessur et al., 2017; Brook et al., 2003; Hobohm, 2014). Estas especies, en virtud de sus rangos geográficos estrechos y de que generalmente tienen una diversidad genética baja, son inusualmente vulnerables a la extinción (Myers 2003;Hobohm 2014). En el Trópico las especies endémicas son particularmente abundantes y las amenazas también, tanto que sólo en el Neotrópico hay siete *hotspots* de biodiversidad (Myers et al., 2000). Chocó-Darién, uno de estos *hotspots* ubicados en la costa este suramericana, se caracteriza por la mayor diversidad florística del mundo, al menos en la escala espacial de 0,1 ha (Gentry, 1986).

En este *hotspot* ocurre el único género de mangle endémico del Neotrópico, *Pelliciera* (Tr&PI) (Ericales: Tetrameristaceae), también llamado mangle piñuelo. Este género tiene un ámbito estrecho, ocurriendo principalmente en la costa pacífica americana, y con poblaciones pequeñas en la costa caribe (Ellison et al., 2010; Jimenez, 1984). Sin embargo, se cree que al menos hasta el inicio del Mioceno tuvo una amplia distribución en el Caribe, desde México hasta Brasil, cuando es probable que se haya restringido, durante períodos secos, a áreas donde abundan las lluvias y/o la escorrentía, como la costa del Chocó colombiano. Por tanto, se ha planteado que la influencia climática, dada su baja tolerancia a la salinidad, puede ser el factor determinante en la ámbito estrecho actual de *Pelliciera* spp., que va desde Honduras hasta el norte de Ecuador (Ellison et al., 2010; Jimenez, 1984; Nelson & Pérez, 2018).

Hasta hace poco, se consideraba que *Pelliciera* (Tr&PI), era un género monotípico, que comprendía una única especie, *Pelliciera rhizophorae* (Tr&PI). Catalogada como Vulnerable B2ab(iii) según los criterios de la UICN, debido a que sus poblaciones están alejadas entre sí, a que tiene un declive estimado de cerca del 27% del área de manglar en su rango de ocurrencia desde 1980, a la disminución en la calidad del hábitat y, particularmente, debido a su ámbito de distribución estrecho (A. Ellison et al., 2010). Sin embargo, recientemente, se ha propuesto que el género *Pelliciera* (Tr&PI) incluye dos especies: *Pelliciera rhizophorae* (Tr&PI) y *Pelliciera benthamii* (Tr&PI) (Cornejo & Bonifaz, 2020; Duke, 2020), por lo que podrían estar más amenazadas que lo que se pensaba antes.

*Pelliciera* tiene una distribución limitada, no solo geográficamente, sino en la zona intermareal, pues sólo ocupa la posición intermedia y aguas arriba del sistema

estuarino y la posición media y alta del perfil intermareal (Duke et al., 1998). Por su posición en el estuario, es particularmente vulnerable porque puede estar sujeto a "compresión costera", es decir, mientras el aumento del nivel del mar, a causa del cambio climático, ocasiona erosión de los sedimentos, estrés por inundación y aumento de la salinidad, la migración hacia tierra está restringida por la topografía o las actividades humanas (Elder et al., 1994). Además, los mangles que se encuentran aguas arriba de las zonas estuarinas, suelen ser los primeros afectados por el cambio de uso de suelo, y el 44% de estas especies se encuentran en categorías amenazadas o casi amenazadas (Polidoro et al., 2010). Por su parte, el cambio climático global, no solo aumenta el nivel del mar, sino que también afecta las precipitaciones regionales, la descarga de ríos y el transporte de sedimentos, afectando la reproducción, dispersión y reclutamiento de los mangles (Riascos et al., 2018).

Hasta el momento, no existe conocimiento cuantitativo sobre cuáles son los factores climáticos, oceánicos, edáficos y geomorfológicos que influyen sobre la ocurrencia del género *Pelliciera* en su ámbito de distribución, incluyendo Colombia. A nivel global se conoce que las variables climáticas (principalmente temperatura de invierno y precipitación) son factores importantes que explican la distribución de las especies de mangles a escala regional y global, al igual que las variables geomorfológicas y antropogénicas (Duke et al., 1998; Osland et al., 2017; Record et al., 2013). Por lo tanto, es importante entender cómo los factores externos como el clima, la geomorfología, la salinidad oceánica y el tipo de uso del suelo afectan la distribución de *Pelliciera* spp., en el paisaje costero neotropical y cuál ha sido la efectividad de las medidas de conservación adoptadas para la protección de este mangle endémico y amenazado, con el fin de prever posibles amenazas para su conservación y establecer medidas de manejo adaptativo en una era de cambios globales.

En este sentido, los objetivos del presente trabajo fueron: (1) establecer cuáles variables climáticas, oceánicas, edáficas y geomorfológicas explican mejor la ocurrencia *Pelliciera* spp. en su rango de ocurrencia, y (2) comparar la estructura del paisaje de *Pelliciera* spp. dentro y fuera del sistema nacional de áreas protegidas de Colombia, como un proxy de la efectividad de este y del potencial efecto antropogénico sobre la distribución del grupo. Particularmente, se sometieron a prueba dos hipótesis:

(1) Si, *Pelliciera* se encuentra en un delta y la temperatura y precipitación aumentan y la salinidad marina disminuye entonces, la probabilidad de ocurrencia de *Pelliciera* aumenta porque estos factores influyen en el reclutamiento y sobrevivencia de individuos del grupo.

(2) Si, el paisaje de *Pelliciera* se encuentra dentro de un área protegida, entonces, la composición del mismo es relativamente estable en el tiempo y la fragmentación es menor que afuera de áreas protegidas *porque* las áreas protegidas evitan la destrucción y degradación del hábitat. Este trabajo se encuentra organizado como dos capítulos que abordan de manera independiente cada uno de los objetivos y sus respectivas hipótesis, y están escritos en formato de manuscrito para artículo de revista científica.

# 1. Capítulo 1:

## **Factores climáticos, oceánicos y geomorfológicos que afectan la ocurrencia de *Pelliciera* spp. (Tr & PI), un género de mangle neotropical amenazado**

### **1.1 Introducción**

La información detallada y confiable sobre la distribución espacial de las especies y ecosistemas proporciona información crítica para planificar su conservación. Esta información suele ser escasa, pero más escasa aún es la información de cómo podría cambiar la distribución de las especies en respuesta a los cambios globales (Werkowska et al., 2017; Zurell et al., 2012). Sin embargo, la aparición de bases de datos a escala global y el amplio desarrollo de algoritmos para estimar la distribución de especies ha brindado nuevas oportunidades de tener información espacialmente explícita sobre la distribución de la biodiversidad en el planeta (Franklin, 2010).

Los modelos de nicho y de distribución de especies extrapolan los datos de distribución en el espacio y en el tiempo, generalmente basados en un modelo estadístico, permitiendo hacer predicciones (Franklin, 2010). Así, permiten entender cómo los factores ambientales influyen en la distribución y/o abundancia de las especies, cómo han cambiado o podrían cambiar, y han permitido informar ejercicios de planeación sistemática para la conservación, manejo de especies invasoras, entre otros (Domisch et al., 2019; Guillera-Aroita et al., 2015; Guisan & Zimmermann, 2000).

A pesar de la utilidad de estos modelos y de la relativa disponibilidad de información biológica para los manglares, los modelos de distribución de especies (MDE en adelante) han sido poco usados para investigar las distribuciones de manglares (Cruse et al., 2013, 2015; Harishma et al., 2018; Rodríguez-Medina et al., 2020). Generar esta información puede ayudar a predecir los impactos de cambios globales (aumento del nivel del mar, cambio en temperatura y precipitación, cambios en el uso del suelo, etc.) sobre los ecosistemas de manglares y los servicios ecosistémicos que estos proveen (Cruse et al., 2013; Osland et al., 2016, 2018).

Los modelos de distribución de manglares que se han realizado, han sugerido que no es suficiente usar variables climáticas basadas en el promedio, sino que también es importante incluir los extremos (Osland et al., 2017; Record et al., 2013). También se ha planteado que, a escala global y regional, la relación entre las condiciones climáticas y la ocurrencia, abundancia y desarrollo de los manglares no es lineal sino que puede tener otras formas como ecuaciones sigmoidales con umbrales ecológicos abruptos a través de gradientes climáticos (Osland et al., 2016).

A escala macroecológica, históricamente se ha reconocido que los regímenes de temperatura y precipitación controlan la distribución global, la abundancia y la riqueza de especies de los manglares. Esta relación fue cuantificada en un estudio de Osland et al. en 2017, donde postulan que la temperatura mínima del aire y los regímenes de precipitación anual promedio son variables directas y relevantes para explicar la distribución global de manglares. Esto coincide con otros estudios que afirman que las bajas temperaturas y la aridez imponen fuertes límites al crecimiento de los manglares, porque la falta de precipitación y de agua dulce puede conducir a la acumulación y precipitación de sales marinas y al desarrollo de condiciones hipersalinas en el suelo, que son fisiológicamente estresantes para los manglares (Lovelock et al., 2016).

Osland et al. en 2017 sugirieron que la temperatura mínima es el conductor climático principal en la distribución de manglares del Este de Suramérica, y que las restricciones de dispersión y/o la falta de hábitat potencial podrían influir en la distribución de manglares en esta zona. El Este de Suramérica es hábitat del único género de mangle endémico del Neotrópico, *Pelliciera* (Tr&PI) (Ericales: Tetrameristaceae), que hasta hace poco era conocido por una única especie: *Pelliciera rhizophorae* (Tr&PI) (Ericales: Tetrameristaceae), también llamado mangle piñuelo (Cornejo & Bonifaz, 2020; Duke, 2020).

Este género tiene un ámbito estrecho y se ha planteado que la influencia climática, dada su baja tolerancia a la salinidad, puede ser el factor determinante de su ámbito estrecho actual, que va desde Honduras hasta el norte de Ecuador (A. Ellison et al., 2010; Jimenez, 1984; Nelson & Pérez, 2018). Además, se ha reportado que el mangle piñuelo es una especie sensible a los estresores ambientales. En un estudio realizado por Dangremond, Feller, and Sousa en 2015, se encontró que *Pelliciera*, es particularmente sensible, sufriendo alta mortalidad y crecimiento reducido en condiciones de alta luz y salinidad media-alta. Igualmente, se ha sugerido que la depredación por cangrejos, limita su establecimiento (Dangremond, 2015). Aunque estos estudios han brindado información valiosa, hasta el momento no existe conocimiento cuantitativo sobre cuáles son los factores climáticos, oceánicos, edáficos y geomorfológicos que influyen sobre la distribución de

*Pelliciera* en su ámbito de distribución, incluyendo a Colombia. Entender la relación de este género y diferentes variables ambientales puede ayudarnos a prever amenazas, tanto para el mangle piñuelo como para los manglares en general, en una era de cambios globales (Franklin, 2013; Guillera-Aroita et al., 2015; Mcshea, 2014).

Por lo tanto, el objetivo fue establecer cuáles variables climáticas, edáficas, oceánicas y geomorfológicas explican mejor la ocurrencia de *Pelliciera* (Tr&Pl) en su rango de distribución. Para ello, se generaron y seleccionaron los mejores modelos a partir de diferentes conjuntos de variables predictoras ambientales. Luego, se identificaron las variables más importantes para explicar la distribución del mangle piñuelo en su rango de ocurrencia y, finalmente, se mapeó la probabilidad de ocurrencia para las hipótesis del área de accesibilidad para el género (ecorregiones costeras *sensu* Spalding et al., 2007).

## 1.2 Métodos

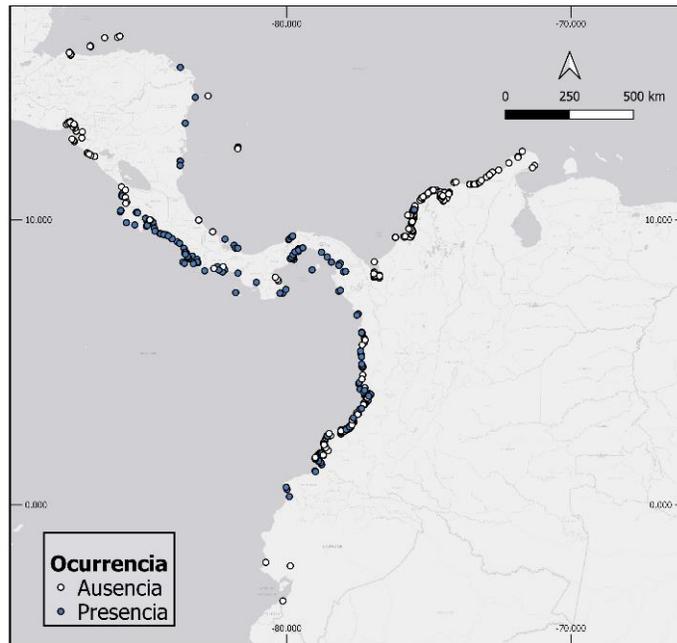
### 1.2.1 Datos

#### 1.2.1.1 Datos de biodiversidad

Se recopilaron datos de presencia-ausencia, entre 1980 y 2020, de la especie de mangle *Pelliciera rhizophorae* (Triana & Planchon) (Tetrameristaceae) en su rango de ocurrencia (desde Honduras hasta Ecuador) (Figura 1-1). Recientemente se ha sugerido que el género *Pelliciera* Planch. & Triana comprende dos especies *P. rhizophorae* (Tr&Pl) y *P. benthamii* (Tri&Pl.) Cornejo & Duke (Cornejo & Bonifaz, 2020; N. C. Duke, 2020). Sin embargo, dada la imposibilidad de conocer la identidad específica de registros históricos, se realizó el modelo de distribución para todo el género *Pelliciera* Planch. & Triana.

Los datos incluyeron especímenes de museo, datos de inventarios forestales y de estructura de los manglares (ver Anexo 1), y registros reportados en HELIO\_SP.CO v.1 (J. Blanco-Libreros & Álvarez-León, 2018) y gbif.org (2020). Se eliminaron los registros evidentemente erróneos (i.e. fuera de las áreas costeras, registros duplicados, etc.). Además, cuando había más de un registro en una cuadrícula de 1kmx1km, se eligió uno aleatoriamente, para disminuir el sesgo de muestreo. La base de datos final incluyó 521 registros, correspondientes a 280 de ausencias y 241 de presencias.

**Figura 1-1:** Registros de presencia-ausencia de *Pelliciera* spp. (Tr&PI) usados para calibrar y evaluar los modelos.



Por último, se dividió la base de datos en dos grupos, para calibrar y evaluar el modelo, usando el método *checkerboard1* del paquete ENMEval (Muscarella et al., 2014) en R 4.0.2 (R Core Team, 2020). Este método de partición divide los datos en dos grupos con una muestra aproximadamente igual de espacio geográfico (y probablemente ambiental) y lo hace de acuerdo con un patrón de juego de ajedrez; en este caso, el tamaño de grano de los cuadrantes fue de  $\sim 4 \text{ km}^2$  (Muscarella et al., 2014).

### 1.2.1.2 Datos Ambientales

Fueron seleccionadas diecisiete variables ambientales que son potencialmente importantes para delimitar la distribución del mangle piñuelo en su rango de ocurrencia (Tabla 1). Todas las capas ambientales se usaron con una resolución espacial de 30" ( $\sim 1 \text{ km}^2$ ) y se cortaron para que coincidieran con nuestra hipótesis del área de accesibilidad (i.e. ecorregiones marinas *sensu* Spalding et al., 2007). Las variables climáticas fueron derivadas de CHELSA v1.2 (Karger et al., 2017); las oceánicas provienen de la base de datos MARSPEC (Sbrocco & Barber, 2013); las edáficas provienen del promedio para los cinco primeros centímetros del suelo, derivadas de SoilGrids (Hengl et al., 2017) y la geomorfología proviene de la tipología biofísica global de manglares propuesta por Worthington et al. en 2020. Para evitar problemas de multicolinealidad, se estimó una matriz de correlación de Spearman y, de los pares de predictores con una correlación por encima de  $|r| >$

0.7 , se eliminó la variable menos importante de acuerdo a criterios biológicos y de acuerdo con el AIC obtenido en modelos univariados (Dormann et al., 2013).

**Tabla 1:** Abreviación, nombre y unidades de los predictores ambientales usados en la construcción de los modelos de nicho de *Pelliciera* spp. (Tr&Pl).

<b>Abreviación</b>	<b>Variable</b>
<i>Variables Climáticas (CHELSA v1.2)</i>	
<i>Bio1</i>	Temperatura media anual (° C * 10)
<i>Bio3</i>	Isotermalidad
<i>Bio4</i>	Estacionalidad de la temperatura (Desviación estándar)
<i>Bio7</i>	Rango anual de temperatura (° C * 10)
<i>Bio12</i>	Precipitación anual (mm / año)
<i>Bio15</i>	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
<i>Bio16</i>	Precipitación del trimestre más húmedo (mm/cuarto)
<i>Bio17</i>	Precipitación del trimestre más seco (mm/cuarto)
<i>Variables oceánicas (MARSPEC)</i>	
<i>Biogeo8</i>	Promedio anual de la salinidad superficial (psu)
<i>Biogeo10</i>	Salinidad superficial del mes más salado (psu)
<i>Biogeo11</i>	Rango anual en la salinidad superficial (psu)
<i>Variables edáficas (Hengl et al., 2017)</i>	
<i>pH</i>	pH H <sub>2</sub> O (pH*10)
<i>C</i>	Contenido de carbono orgánico en el suelo (dg/kg)
<i>CIC</i>	Capacidad de intercambio catiónico (a pH 7) (mmol(c)/kg)
<i>Arena</i>	Arena (g/kg)
<i>Limo</i>	Contenido de Limo (g/kg)
<i>Geomorfología (Worthington et al., 2020)</i>	
<i>Geomorfo.</i>	Tipología biofísica de manglares (Costas abiertas/Lagunales/Estuarinos/Deltaicos)

### 1.2.2 Construcción y evaluación de los modelos

Se ajustaron modelos logísticos (GLM), usando la función *glm* en R, para estimar las variables predictoras que mejor explican la ocurrencia de *Pelliciera* spp. y estimar su distribución geográfica potencial. Fueron desarrollados modelos globales con términos lineales (Tabla 1) de diferentes conjuntos de variables ambientales: (a) todas las variables. (b) sólo las capas climáticas. (c) sólo variables oceánicas. (d) sólo las variables edáficas + geomorfología. (e) Climáticas + Oceánicas. (f) Climáticas + edáficas y geomorfología. (g) Oceánicas + edáficas y geomorfología. (h) Climáticas + geomorfología. (i) Oceánicas + geomorfología.

Posteriormente, se simplificaron los modelos globales, usando la función *dredge* del paquete MuMIn (Barton, 2020) en R. Esta función genera una tabla de selección de modelos con subconjuntos del modelo global y los compara de acuerdo criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974). Así, se obtuvo el mejor modelo, de acuerdo con el AIC, para cada set de variables predictoras. Para estos nueve modelos, se calculó la capacidad de discriminación (AUC: área bajo la curva) y la proporción de variación explicada por el modelo ( $D^2$ , pseudo  $R^2$ ), usando el paquete *modEvA* (Márcia Barbosa et al., 2013) en R. Siguiendo a Araújo et al. (2005) y Swets (1988), se consideró que los  $AUC > 0,7$  indican predicciones justas.

### **1.2.3 Variables importantes y modelos de distribución de *Pelliciera* spp.**

Para los mejores modelos, de acuerdo a su significancia estadística, su poder predictivo y su complejidad, se calcularon las curvas de respuesta infladas para cada predictor ambiental en el modelo (Zurell et al., 2012), se grafica el modelo logístico y las áreas bajo la curva (AUC).

Para hacer los modelos de distribución del mangle piñuelo, se definió un área de accesibilidad de 30km tierra adentro para las biorregiones costeras (Spalding et al., 2007) donde se tenía algún registro. Estos polígonos fueron generados en QGIS 3.10.7, y usando la función *predict* del paquete *car* v.3.0 (Fox & Weisberg, 2011) en R 4.0.2 (R Core Team, 2020), se proyectaron los modelos de nicho a la hipótesis del área de accesibilidad.

## **1.3 Resultados**

Debido a valores faltantes en las capas ambientales, el número de registros fue diferente para cada conjunto de variables predictoras (Tabla 1-2). Entre todos los modelos probados, tres cumplieron los tres criterios de selección (significancia estadística, desempeño predictivo y complejidad del modelo). Estos fueron los construidos con (a) todas las variables predictoras, (b) la interacción entre variables climáticas y (c) las variables climáticas + oceánicas (Tabla 1-2).

En la figura 1-2 podemos ver, para los tres mejores modelos, la probabilidad de ocurrencia predicha para la combinación de las variables predictoras usadas. El modelo climático (Temperatura media anual\*Precipitación del trimestre más húmedo) es el que tiene mayor significancia estadística y poder predictivo. Sin embargo, este modelo parece ser el menos plausible cuando examinamos la predicción espacial del modelo (Figura 1-4). Esto puede deberse a que clasifica toda el área a 30 kilómetros de la costa en la hipótesis de accesibilidad, lo que lleva

a sobreestimar los lugares que son aptos para la especie, haciendo predicciones de alta probabilidad de ocurrencia incluso fuera de las áreas de manglar. Aún así, este modelo es útil para entender las relaciones entre las variables ambientales y el mangle piñuelo.

**Tabla 1-2:** Descripción de los mejores modelos (de acuerdo con AIC) por cada set de variables predictoras. Se proporciona el número de registros usados para la calibración y la evaluación del modelo, la significancia estadística y el poder predictivo. En negrita se resaltan los tres mejores modelos.

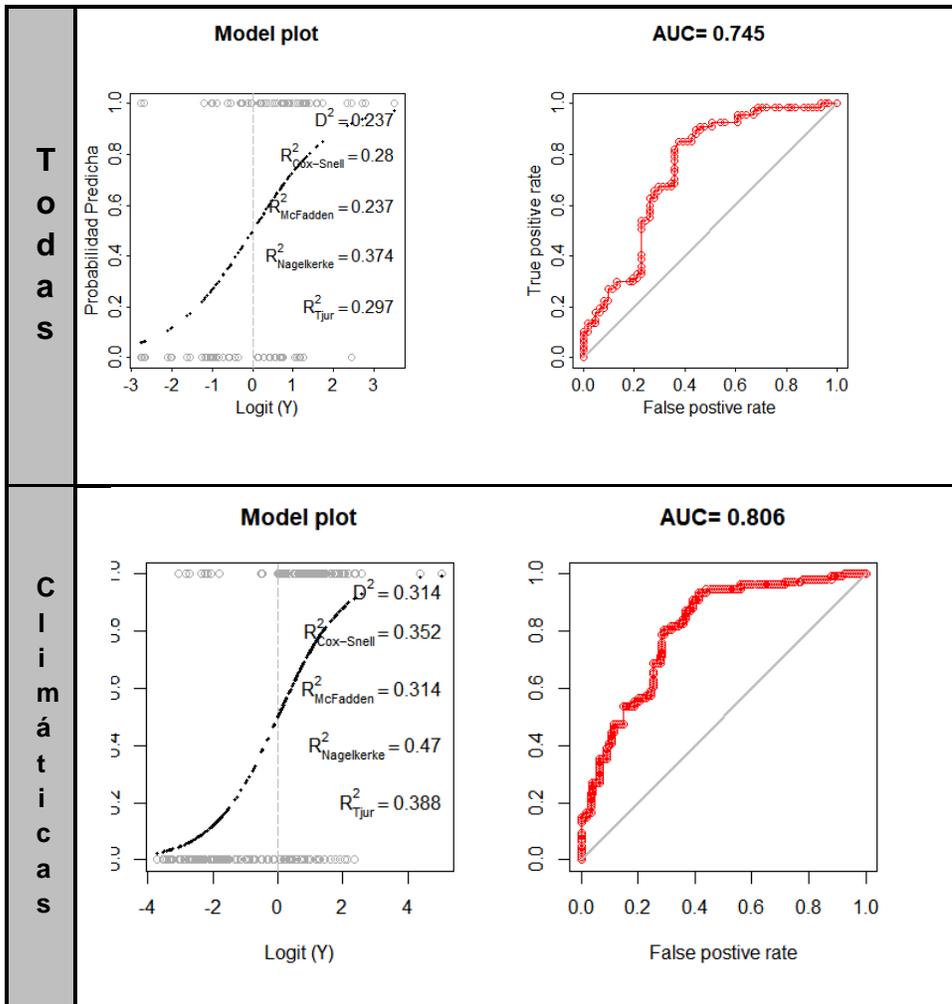
<b>Set de predictores</b>	<b>Reg. entrenamiento</b>	<b>Reg. prueba</b>	<b>Mejor modelo (AIC)</b>	<b>AUC</b>	<b>D<sup>2</sup></b>
<b>Todas</b>	72 A y 68 P	61 A y 67 P	$PA \sim 41,09 - 0,005 Biogeo8 - 0,59 geomorfo - 0,0811 Bio1$	<b>0,74</b>	<b>0,23</b>
<b>Climáticos</b>	134A y 119P	123 A y 108 P	$PA \sim 34,75 + 0,003 Bio4 - 0,13 Bio1 - 0,038 Bio7$	0,69	0,23
			$PA \sim 135,12 - 0,102 Bio16 - 0,51 Bio1 + 3,93e^{-4} Bio16 * Bio1$	<b>0,86</b>	<b>0,31</b>
Oceánicos	90A y 86 P	77 A y 91 P	$PA \sim 24,27 - 0,007 Biogeo10$	0,696	0,14
Edáficos y geomorfológicos	125A y 103P	108 A y 97 P	$PA \sim 0,39 + 0,002 CEC - 0,35 geomorfo$	0,57	0,037
<b>Climáticos + Oceánicos</b>	79 A y 81P	68 A y 82 P	$PA \sim 25,39 - 0,007 Biogeo8 + 0,002 Bio4 - 0,047 Bio7$	<b>0,74</b>	<b>0,22</b>
Climáticos + edáficos y geomorfológicos	115A y 99 P	99 A y 89 P	$PA \sim - 0,74 - 3,44e^{-5} Bio4 - 0,44 geomorfo + 1,393852e^{-3} Bio 16$	0,711	0,121
Oceánicos + edáficos y geomorfológicos	82 A y 72 P	70 A y 75 P	$PA \sim 27,36 - 0,007 Biogeo10 - 0,52 geomorfo$	0,72	0,16
Climáticos + geomorfológicos	115 A y 99 P	99 A y 89 P	$PA \sim 25,14 - 0,472 geomorfo + 0,00067 Bio16 - 0,09 Bio1$	0,693	0,17
Oceánicos + geomorfología	82 A y 72 P	70 A y 75P	$PA \sim 27,36 - 0,007 Biogeo10 - 0,52 geomorfo$	0,72	0,16

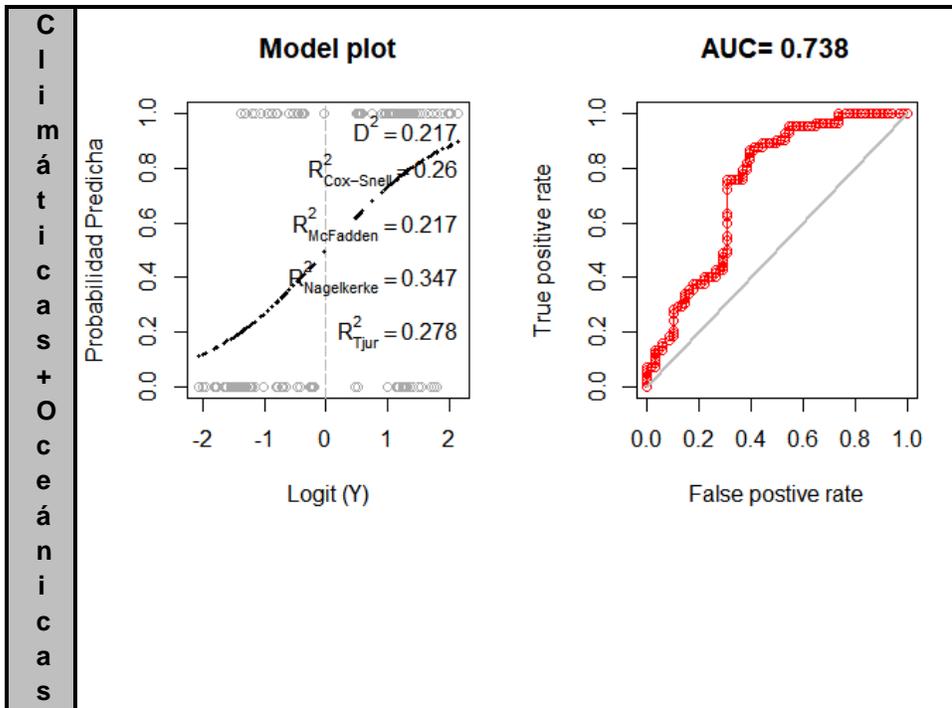
Las relaciones entre el mangle piñuelo y las variables ambientales se ponen de manifiesto más claramente en las curvas de respuesta inflada y las superficies de respuesta (Figura 1-3). Estas curvas ilustran la probabilidad de ocurrencia a lo largo del gradiente ambiental mientras mantenemos los otros gradientes en su media, mediana y otros cuantiles (Zurell et al., 2012). No se incluyó la curva de respuesta de la geomorfología pues esta fue tratada como una variable categórica. Las superficies de respuesta de nuestros modelos indican que: a medida que aumenta la temperatura media anual, la salinidad media superficial anual y el rango anual en la temperatura disminuye la probabilidad de ocurrencia del mangle piñuelo; a

medida que disminuye la precipitación del trimestre más húmedo también disminuye la probabilidad de ocurrencia de este taxón (Figura 1-3).

La plausibilidad ecológica de los modelos fue inspeccionada tanto con las curvas de respuesta como con la predicción espacial de los modelos (Figura 1-4). Todos los modelos propuestos predicen baja probabilidad de ocurrencia más allá del golfo de Fonseca en el Pacífico centroamericano, lo que sugiere que en el Pacífico es poco probable encontrar *Pelliciera* spp. más al norte de Nicaragua. Los modelos también predicen una baja probabilidad de ocurrencia en la costa Caribe suramericana y una alta probabilidad de ocurrencia en el Pacífico colombiano.

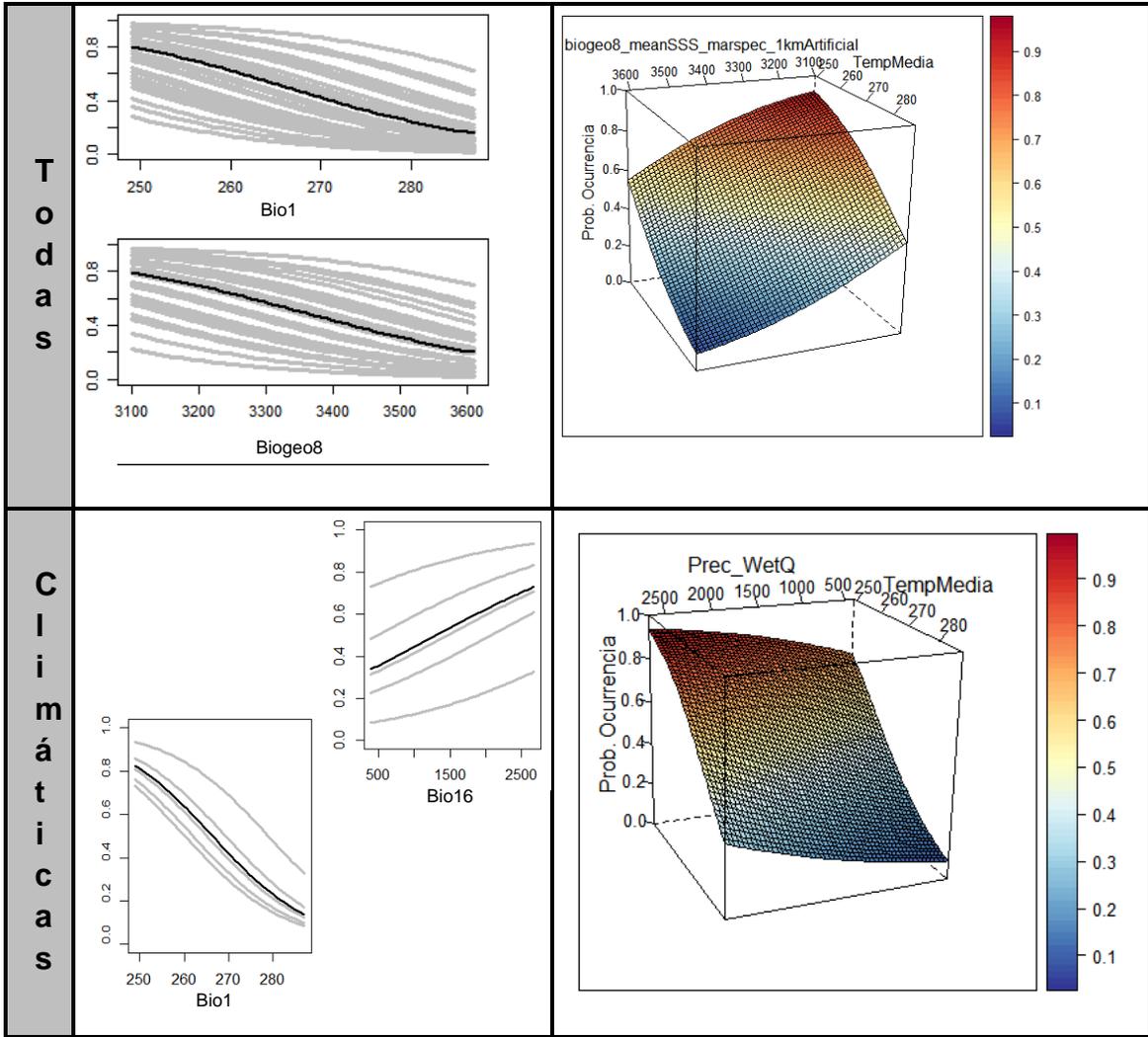
**Figura 1-2:** Modelo logístico y curva ROC (Característica Operativa del Receptor) para los tres mejores modelos de nicho de *Pelliciera* spp. (Tr&PI) en su rango de ocurrencia. En la primera columna se especifican los sets de variables predictoras usados para construir el modelo.

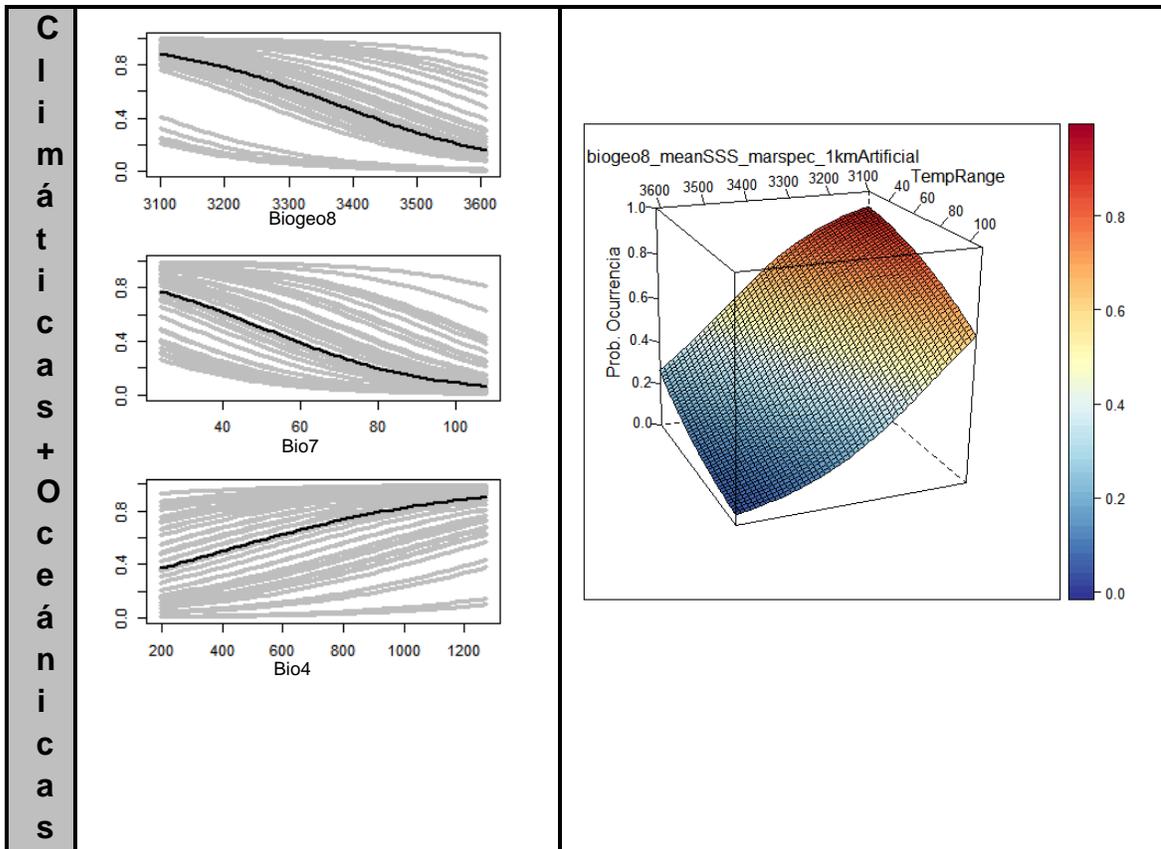




Tanto el modelo completo como el modelo climático + oceánico predicen una baja probabilidad de ocurrencia en el caribe centroamericano, mientras que el modelo climático predice una probabilidad media-alta para esta región. Al cruzar las predicciones del modelo climático con las áreas de manglar (Giri et al., 2011) en esta región, es de notar que las predicciones son consistentes con registros del mangle piñuelo para el caribe centroamericano, incluido el reciente descubrimiento del mangle piñuelo en la costa caribe de Honduras (Nelson & Pérez, 2018). Esto sugiere que se podría mejorar la plausibilidad ecológica del modelo climático si se restringe el área de accesibilidad a las áreas de manglar. Este problema no es relevante en los otros modelos porque incluyen geomorfología como una variable predictora y esta capa se construyó tomando como base la capa global de manglares propuesta por Giri y colaboradores en (2011).

**Figura 1-3:** Curvas de respuesta infladas (Partial plots) y superficies de respuesta para los mejores tres modelos de nicho de *Pelliciera* spp. Cuando el modelo incluía más de dos variables, se graficaron las dos más importantes, excluyendo la geomorfología por ser una variable categórica.





## 1.4 Discusión

### 1.4.1 Disponibilidad de la información y restricciones de los modelos

Se encontró una cantidad importante de datos abiertos sobre composición de la comunidad de manglar y sobre la ocurrencia de especies particulares en el Neotrópico. Estos datos abiertos y espacialmente explícitos proveen una fuente de información invaluable que, al combinarse con otras bases de datos, pueden aportar a la toma de decisiones en conservación y se presentan como una herramienta de inferencia ecológica y/o biogeográfica.

Contrario a la disponibilidad de registros biológicos, se encontró un reto importante en la disponibilidad de capas ambientales para la zona costera. La mayoría de bases de datos probadas (Assis et al., 2018; Fick & Hijmans, 2017) y utilizadas (Hengl et al., 2017; Karger et al., 2017; Sbrocco & Barber, 2013) tienen vacíos importantes en la zona costera. Esto puede deberse a que utilizan diferentes líneas de costa y/o al carácter anfíbio de los manglares. Por un lado, las capas terrestres pueden fallar en dar un estimado en las zonas de progresión (progradación) de los

deltas y de los manglares y, por otro lado, las capas marinas pueden fallar en dar estimados para las zonas que se encuentran aguas arriba del ecosistema estuarino. Esto supone retos importantes para el modelado de especies costeras como los mangles, ya que puede reducir drásticamente el número de registros biológicos y/o llevar a la omisión de patrones importantes en la distribución o en la afinidad climática de las especies. Por ejemplo, al usar la salinidad marina superficial, como una variable predictora del nicho, se omiten los registros que están aguas arriba del sistema estuarino y esto puede enmascarar la preferencia de una especie por sitios de menor salinidad.

En cuanto a la geomorfología, se esperaba que la mayoría de las ocurrencias se encontraran en deltas pero, de acuerdo a la capa utilizada (Worthington et al., 2020), la mayoría están en costas abiertas, esto supone una desviación de la predicción. Se sugiere que la capa de geomorfología utilizada es inexacta para la escala del estudio y presenta incompatibilidades cuando se compara con capas geomorfológicas nacionales (como la de Posada & Henao, 2008 para Colombia). Por ejemplo, el golfo de Urabá, al sur de la costa Caribe colombiana, está clasificado como estuarino, pero para la escala regional de este estudio conviene tratarlo como deltaico por la influencia del río Atrato sobre toda la geoforma (Blanco-Liberos, 2016). El río Atrato es el segundo mayor caudal en el mar Caribe, después del río Magdalena y es el único delta digitado en el Caribe sur (Montoya et al., 2017; Restrepo & Kjerfve, 2004; Vernet, 2002). Por otra parte, las capas nacionales tampoco ofrecen alternativas viables para elaborar estos modelos. Para Colombia, por ejemplo, encontramos que la capa nacional de geomorfología costera (Correa et al., 2007; Posada & Henao, 2008) está clasificada únicamente para la línea de costa y las categorías utilizadas para la costa Caribe son ligeramente diferentes a las de la costa Pacífica. De esta manera, se apunta la importancia de generar capas geomorfológicas para la región y para Colombia en particular.

#### **1.4.2 Variables ambientales del nicho de *Pelliciera* spp.**

A pesar de estas y otras limitaciones, los modelos de nicho aquí generados son útiles para entender la relación entre la ocurrencia del mangle piñuelo y las variables ambientales. Los modelos indican que *Pelliciera* tiene baja afinidad por sitios con baja precipitación y alta salinidad en la superficie marina; ambas variables tienen influencia en la salinidad del agua intersticial, y este es un factor usado recurrentemente en la literatura para explicar la distribución restringida de *Pelliciera* spp. (Dangremond et al., 2015; A. Ellison et al., 2010; Jimenez, 1984).

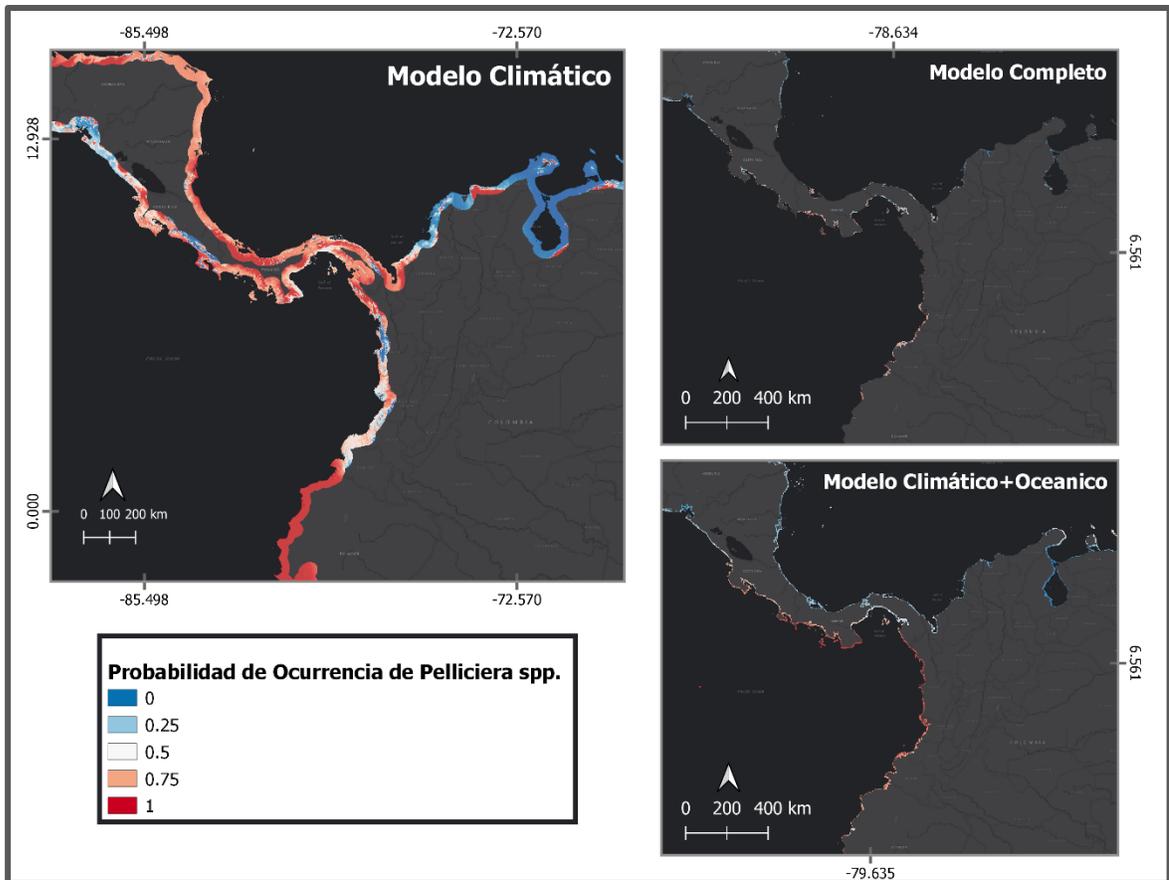
Los modelos también indican que el mangle piñuelo tiene menor afinidad por sitios con alto rango anual en la temperatura y alta temperatura media anual. Esto es contrario a lo que se esperaba porque, con base en patrones globales, se esperaba que las bajas y altas temperaturas tuvieran un efecto negativo sobre la probabilidad de ocurrencia del mangle piñuelo (Osland et al., 2017; Saenger, 2002). No obstante, en el conjunto de datos, la temperatura media anual fue superior a 20°C en todos los casos, una temperatura superior a 16°C, el límite de temperatura mínima para mangles (Ellison, 2000), y probablemente también superior a la temperatura mínima límite para *Pelliciera* spp.

Por otro lado, la geomorfología resultó ser un predictor importante de la ocurrencia de *Pelliciera*, lo que es consistente con el conocimiento general de manglares (Ewel et al., 1998; Twilley et al., 2018; Worthington et al., 2020). Sin embargo, es necesario refinar los modelos basado en estas variables, porque según esta capa, cerca del 45,5% de las ocurrencias de *Pelliciera* están en costas abiertas, y solo el 18% en zonas deltaicas, que se relacionan con mayor aporte de agua dulce y, por tanto, menor salinidad. Esto es contrario a la predicción que se hizo.

### 1.4.3 Implicaciones ante cambios globales y direcciones futuras

La relación del mangle piñuelo con la temperatura es particularmente preocupante porque se espera que las temperaturas globales aumenten hasta 4,8°C a 2081-2100 (IPCC, 2013; RCP8.5), lo que pondrá en particular riesgo a este género, dada su baja capacidad dispersiva, que limita sus posibilidades de migrar latitudinalmente a sitios más aptos climáticamente (Rabinowitz, 1978; Friess et al., 2019; Gilman et al., 2008). Además, el aumento en la temperatura también puede aumentar las tasas de evaporación, lo que puede provocar aumentos en la salinidad (Field, 1995; Gilman et al., 2008). El IPCC (2013) también predice cambios en la precipitación, lo que puede alterar la salinidad promedio en algunos sistemas de manglares, lo que a su vez, puede resultar en menor supervivencia de plántulas, menor productividad y tasa de crecimiento y en la consiguiente pérdida de áreas de manglar y especies de mangle, particularmente de taxones sensibles como *Pelliciera* spp. (Ward et al., 2016).

**Figura 1-4:** Modelos de distribución de *Pelliciera* spp. en su rango de distribución. Estos modelos de distribución son la predicción espacial de los mejores modelos de nicho seleccionados de acuerdo con nuestros criterios de selección.



Por último, se encontró que todos los modelos considerados predicen una baja probabilidad de ocurrencia para el mangle piñuelo en el Caribe colombiano, particularmente en la bahía de Cartagena y en el golfo de Morrosquillo, que coinciden con la distribución de *P. benthamii* en el Caribe, de acuerdo con lo propuesto por Duke (2020). Se hacen necesarios estudios futuros que nos permitan saber si las dos especies del género *Pelliciera* están ocupando nichos diferentes o si esto se debe a las características particulares de las poblaciones del Caribe. La mayoría de poblaciones reportadas en el Caribe son muy pequeñas y aisladas (Blanco-Libreros et al., 2015; Calderon-Saenz, 1982; Nelson & Pérez, 2018) y se ha sugerido que, o bien son un relictos de la distribución histórica de *Pelliciera* o bien que provienen de una colonización reciente, desde el océano Pacífico, a través del istmo de Panamá (Castillo-Cárdenas et al., 2015), lo que podría explicar su baja afinidad por estos ambientes novedosos y/o relictuales.

Este trabajo provee información valiosa para entender, a una escala espacial gruesa, la ecología del único género de manglar endémico del Neotrópico, *Pelliciera* spp. en una era de cambios globales. Además, pretende llamar la atención sobre la importancia de los modelos de distribución para informar la toma

de decisiones en conservación y planeación regional, particularmente en ausencia de programas internacionales (y a menudo nacionales) de monitoreo de manglares.

Se recomienda monitorear las poblaciones de *Pelliciera* spp. en el Caribe, particularmente en el Caribe colombiano, donde los modelos fallan en predecir la ocurrencia de este taxón, lo que sugiere que las poblaciones son sostenidas por condiciones locales benéficas muy frágiles. Finalmente, resultaría útil incluir variables antropogénicas en los modelos, acompañadas de muestreos más actualizados y sistemáticos, que permitan dilucidar los efectos de las actividades humanas sobre la distribución de plantas de ámbito reducido, como *Pelliciera* spp., teniendo en cuenta que las actividades humanas tienden a reducir el rango de las especies de plantas de rango estrecho; y que, además, son un impulsor importante de cambio en los ecosistemas de manglar y de los patrones del uso de la tierra dentro de estos (Hayashi et al., 2019; Xu et al., 2019)

## 2. Capítulo 2

# **Estructura del paisaje de *Pelliciera* spp. (Tr&PI) dentro y fuera del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia**

### **2.1 Introducción**

Las políticas de conservación influyen tanto en la cantidad de hábitat perdido como en los patrones de fragmentación, los cuales son factores clave de la pérdida global de especies (Andam et al., 2008; Geldmann et al., 2019; Sims, 2014). Los principales efectos de la fragmentación son la creación de parches más pequeños y el aumento del aislamiento entre parches (Fischer & Lindenmayer, 2007; Hobbs & Yates, 2003), al igual que la reducción de tamaños poblacionales y el cambio en los procesos ecosistémicos y del paisaje (Laurance & Williamson, 2001).

Estos efectos directos afectan negativamente a casi todos los grupos taxonómicos, incluidas las plantas, que pueden sufrir cambios en la disponibilidad de nichos para la regeneración, alteraciones en las tasas de fecundidad y mortalidad y/o mayor susceptibilidad a estocasticidad demográfica y ambiental (Hobbs & Yates, 2003). Además, se ha reportado que la fragmentación puede aumentar el umbral de extinción (Fahrig, 2002; Fischer & Lindenmayer, 2007) y disminuir la resiliencia de ecosistemas, comunidades y poblaciones, porque las áreas más pequeñas son menos resistentes a climas severos, a especies invasoras, entre otros (Hobbs & Yates, 2003; Opdam & Wascher, 2004). Por tanto, el diseño y evaluación de políticas de conservación efectivas deben considerar tanto las cantidades totales de hábitat conservadas como la configuración espacial de ese hábitat (Resasco et al., 2017).

Estudios anteriores han simulado los impactos de políticas de conservación particulares sobre la fragmentación del hábitat (Horan et al., 2008; Lewis & Plantinga, 2007; Ramirez-Reyes et al., 2018). Sin embargo, pocos han evaluado los impactos de políticas de conservación después de ser implementadas (Sims, 2014) y la efectividad de las redes de áreas protegidas en reducir el cambio de la cobertura de la tierra (Andam et al., 2008; López-Angarita et al., 2018). Estos estudios han sido aún más escasos en ecosistemas intrínsecamente fragmentados, como los manglares; aunque recientemente se ha resaltado la importancia de considerar la calidad y disposición del hábitat remanente, como

complemento fundamental a la información sobre pérdida total de manglares, para priorizar las acciones de conservación (Friess et al., 2019).

Informar sobre esta configuración del paisaje costero requiere un enfoque de ecología del paisaje que, hasta hace poco, no era muy usual en el estudio de manglares a nivel global (Blanco-Libreros & Estrada-Urrea, 2015; Bryan-Brown et al., 2020). En Colombia se han realizado algunos estudios donde se relacionan los cambios de uso de suelo con diferentes variables en el paisaje. Así, en la ecorregión del Chocó-Darién, se ha reportado que los puntos de deforestación y reforestación de selvas tropicales están agrupados alrededor de los municipios que proporcionan impulsores de cambios de uso y cobertura del suelo (CUCS). Además, se ha mostrado que el crecimiento de la población y la densidad de las carreteras son los principales impulsores indirectos de deforestación; mientras que la topografía, la pendiente y variables climáticas se relacionaron negativamente (Fagua et al., 2019).

Adicionalmente, se conoce que la costa caribeña contiene un pequeño y fragmentado bosque de manglar, comparado con los bosques del pacífico; allí se han reportado pérdidas de más del 30% en Ciénaga Grande de Santa Marta y el Golfo de Urabá (Blanco, Estrada, Ortiz, & Urrego, 2012; Mejía-Rentería, Castellanos-Galindo, Cantera-Kintz, & Hamilton, 2018). Además, para el golfo de Urabá, Blanco et al. en 2012 encontraron que los manglares de cuenca estaban más amenazados que los manglares de borde debido a su proximidad a la expansión de pastos, centros poblados y a la ciudad de Turbo.

Para la costa Pacífica, López-Angarita y colaboradores (2016) mostraron evidencia de que los manglares fueron explotados durante miles de años por las sociedades precolombinas y que, posterior a la conquista, la deforestación continuó por más de 400 años. También López-Angarita y colaboradores en 2018 informaron con base en la base de datos, para la costa pacífica colombiana, que el porcentaje de área perdida por año, entre 2000 y 2012 fue de tan solo 0,01%, por lo que la deforestación ya parece no ser una de las principales amenazas a los manglares en esta zona. Aun así, identificaron posibles impulsores de CUCS adyacente a los manglares, siendo la agricultura el más importante, estando en el 26% de las celdas adyacentes a los manglares. López-Angarita y colaboradores también demostraron que las áreas protegidas han sido útiles para la conservación de los manglares, pues allí se presenta una deforestación mucho menor que fuera de estas.

Sin embargo, aún desconocemos la influencia de las áreas protegidas de Colombia sobre la fragmentación de los manglares y su potencial efecto eco-evolutivo sobre las especies vulnerables y raras. Por esto, uno de los objetivos de este trabajo fue comparar la composición y configuración del hábitat de manglar en los paisajes de

*Pelliciera spp.* (Tr&PI), dentro y fuera del sistema nacional de áreas protegidas de Colombia.

El mangle piñuelo se presenta como un modelo ideal para entender la fragmentación de manglares porque tiene una distribución limitada geográficamente y en la zona intermareal, pues sólo ocupa la posición intermedia y aguas arriba del sistema estuarino y la posición media y alta del perfil intermareal (Duke et al., 1998). Por su posición en el estuario, esta especie es particularmente vulnerable porque puede estar sujeta a "compresión costera" y son los primeros afectados por el cambio del uso del suelo (Elder et al., 1994; Polidoro et al., 2010). Este es el caso de *Pelliciera rhizophorae* (Tr&PI), que se encuentra catalogado como Vulnerable B2ab(iii) según los criterios de la UICN (Ellison et al., 2010) y que podría encontrarse aún más amenazado si se trata de dos especies, como sugieren Cornejo & Bonifaz (2020) y Duke (2020).

El análisis del paisaje de *Pelliciera spp.* se presenta como base para una evaluación retrospectiva de los impactos del sistema nacional áreas protegidas sobre la estructura del paisaje costero en Colombia. Así, los objetivos fueron: (1) comparar la dinámica entre 2000-2002 y 2010-2012 en la composición de coberturas naturales y antropogénicas en los paisajes de *Pelliciera spp.* dentro y fuera del sistema nacional de áreas protegidas en Colombia (SINAP), y (2) comparar la configuración de los parches de manglar, a través de métricas de fragmentación del paisaje, en los paisajes de *Pelliciera spp.* dentro y fuera de dicho sistema.

## 2.2 Métodos

### 2.2.1 Área de estudio y registros de ocurrencia

El área de estudio cubrió la costa del Pacífico y el Caribe de Colombia (1 ° 23'29.4 "N - 12 ° 27'30.2" N, 71 ° 07'18.6 "W - 79 ° 00'31.8" W). Se compilaron registros de presencia de *Pelliciera spp.* (Triana & Planchon), entre los años 1980 y 2020, del GBIF (gbif.org, 2020), la base de datos HELIO\_SP.CO v1 (Blanco-Libreros et al., 2019), reportes técnicos y la literatura científica (Ver Anexo 1).

Los registros de presencia fueron georreferenciados usando QGIS Desktop 3.10.7 y fue aleatoriamente solo un registro dentro de una celda de 1x1 km<sup>2</sup>. Para conocer cuáles registros se encuentran fuera o dentro de áreas protegidas, fueron cruzados con los límites del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia (SINAP de aquí en adelante). Se obtuvo la información cartográfica del SINAP, de la página

web de Parques Nacionales Naturales de Colombia. (*Datos Abiertos PNN de Colombia, 2020*).

### **2.2.2 Composición del paisaje**

Para calcular la composición de los paisajes costeros de *Pelliciera spp.* y su cambio en una década, se utilizaron los mapas de Cobertura de la tierra para Colombia (Escala 1: 100.000), para los períodos 2000-2002 y 2010-2012 (IDEAM, 2010, 2014). Los mapas son capas vectoriales basadas en la Metodología de Corine Land Cover adaptada para Colombia y fue reclasificada para incluir cinco clases de cobertura de la tierra: (1) Territorios artificializados (incluyendo estanques para acuicultura marina y continental), (2) Territorios agrícolas, (3) Bosques y áreas seminaturales. (4) Humedales y (5) Superficies de agua.

Estas capas de cobertura de la tierra fueron rasterizadas en QGIS Desktop 3.10.7 con un tamaño de píxel de 60x60m. Se definió el paisaje del mangle piñuelo como buffers circulares de 1 km de radio, centrados en los puntos de presencia y utilizando el paquete *landscapemetrics* (Hesselbarth et al., 2019) en R 4.0.2 (R Core Team, 2020), se calculó la extensión absoluta y relativa (CA y PLAND) de bosques y áreas seminaturales, como proxy del hábitat potencial para *Pelliciera spp.*, y de territorios artificializados y territorios agrícolas como indicadores de los impulsores antropogénicos de pérdida y degradación del hábitat.

Fue usada PERMANOVA + para PRIMER v7 (Anderson et al., 2008; Clarke & Gorley, 2015), para probar las diferencias en la composición de los paisajes costeros entre años (2000 vs 2010) y dentro y fuera de áreas protegidas. Se hizo un análisis de varianza multivariado, con base en permutaciones (PERMANOVA; Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001) y posteriormente, se realizaron análisis permutacionales de dispersión multivariada (PERMDISP) para detectar diferencias en las dispersiones multivariadas entre grupos. Se usaron las distancias de Bray-Curtis y la correlación de rango de Spearman como medidas de semejanza entre paisajes (Borcard et al., 2011).

### **2.2.3 Configuración del hábitat**

Para evaluar la configuración del hábitat de *Pelliciera spp.*, se definieron paisajes circulares de 500m, 1 km y 5 km de radio. En QGIS 3.10.7, se rasterizó la capa nacional de manglares, usando un tamaño de píxel de 35x35m. Esta capa fue mapeada de 2005 a 2009 y con escalas entre 1: 10,000 y 1: 50,000 (INVEMAR, 2009).

Para calcular métricas de fragmentación de la clase manglar, fue usado R versión 4.0.2 (R Core Team, 2020) y los paquetes *rgeos*, *rgdal*, *raster* y *landscapemetrics* (Bivand & Rundel, 2020; Hesselbarth et al., 2019; Hijmans, 2020). Se calculó PAFRAC, ENN\_MN y AREA\_MN, siguiendo a Bryan-Brown y colaboradores (2020) utilizando la adyacencia de tipo reina cuando fue necesario (Ver anexo 2 para una descripción detallada de las métricas usadas). Además, se calculó CA, COHESION y CPLAND (con bordes de 100 m y 500 m). Las diferencias en la configuración entre paisajes dentro y fuera de áreas protegidas se identificaron mediante la prueba U de Mann-Whitney usando la función *wilcox.test* en R.

## 2.3 Resultados

Se compiló un total de 94 registros de *Pelliciera* spp. (72 en el Pacífico y 21 en el Caribe), de los cuales 21 (22,34%) están en alguna categoría de protección del SINAP. Cuatro registros en distritos nacionales de manejo integrado del Pacífico. Diez en distritos regionales de manejo integrado, ocho en el Pacífico y dos en el Caribe. Tres registros en Parques Nacionales Naturales del Pacífico y uno del Caribe. Uno en un parque natural regional del Pacífico y uno en un Santuario de flora y fauna del Caribe.

### 2.3.1 Composición del paisaje de *Pelliciera* spp.

Los resultados de PERMANOVA mostraron que la composición de los paisajes es marginalmente diferente para paisajes del mangle piñuelo dentro y fuera de áreas protegidas en Colombia ( $P = 0,053$ ). No se encontraron diferencias significativas en la composición de los paisajes entre años (Tabla 2-1), lo que sugiere que la composición se ha mantenido relativamente estable en la década considerada tanto dentro como fuera de áreas protegidas.

Al considerar la dispersión multivariada desde el centroide dentro y fuera de áreas protegidas (Bray-Curtis:  $F = 0,32544$  ;  $df1 = 1$  ;  $df2 = 220$  ;  $P(\text{perm}) = 0,694$  ; Spearman rank-correlation:  $F = 15,419$  ;  $df1 = 1$  ;  $df2 = 220$  ;  $P(\text{perm}) = 0,0016^*$ ) se encontró una diferencia significativa de la dispersión entre grupos con la correlación de rango de Spearman. Por tanto, las diferencias marginales detectadas en la PERMANOVA pueden deberse a diferencias en la dispersión entre grupos y no necesariamente a diferencias en la locación.

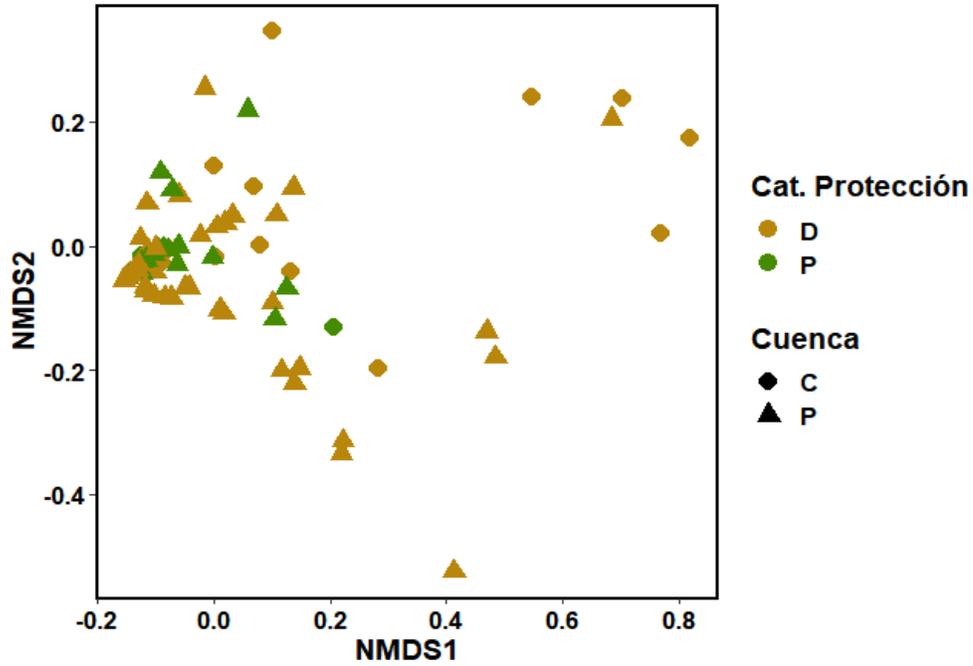
Estas tendencias fueron evidentes en el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (Fig. 2-1) También se hicieron evidentes en los boxplots de porcentaje de cobertura en el paisaje (Fig. 2-2). Donde los paisajes dentro de áreas protegidas tienen, en general, menos del 20% de su área como territorios artificializados y

menos del 40% como territorios agrícolas, comparado con los paisajes fuera de áreas protegidas que pueden tener más del 80% como territorios artificializados o territorios agrícolas. También se nota que los paisajes dentro de áreas protegidas no tenían menos del 50% cubierto por bosque y áreas seminaturales, mientras que los que están fuera de áreas protegidas, pueden casi carecer de este tipo de cobertura. Los paisajes con mayor porcentaje de territorios artificializados se encuentran principalmente cerca de la ciudad de Cartagena y los paisajes con mayor porcentaje de territorios agrícolas se ubican principalmente cerca a Guapi en el Pacífico y en la costa oriental del golfo de Urabá (Fig.2-4).

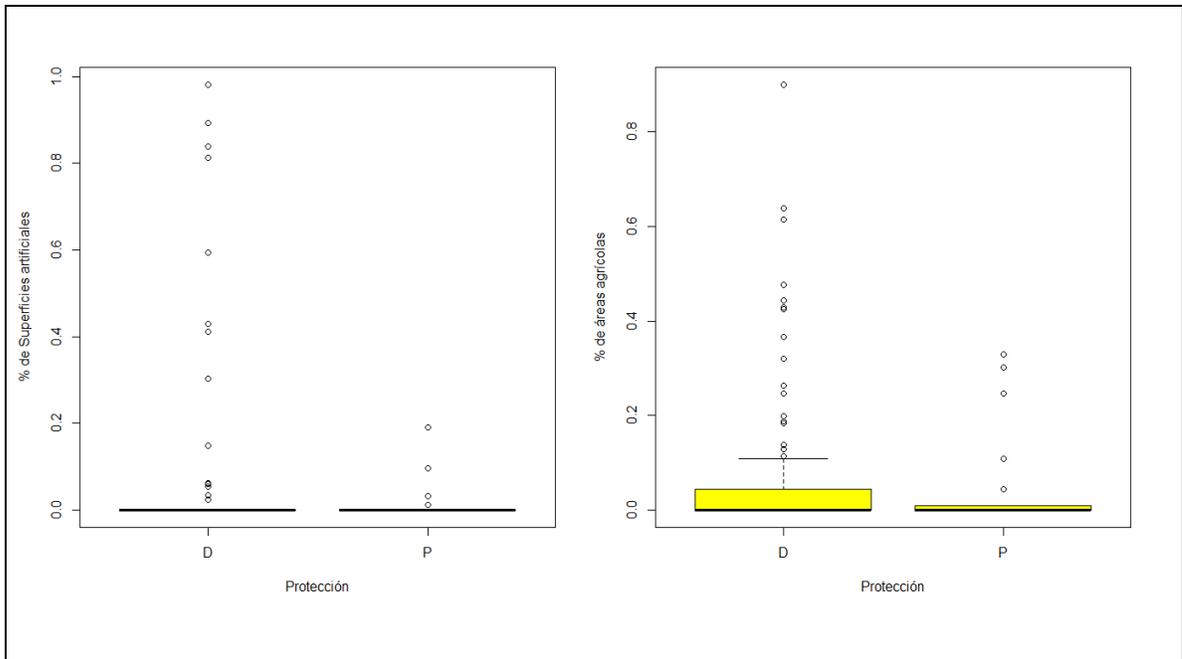
**Tabla 2-1:** Resultados de la PERMANOVA usando las distancias de similitud de Bray-Curtis y la correlación de Spearman para comparar la composición de coberturas de la tierra en los paisajes costeros de *Pelliciera spp.* dentro y fuera de áreas protegidas en Colombia y entre años (2000-2002 y 2010-2012).

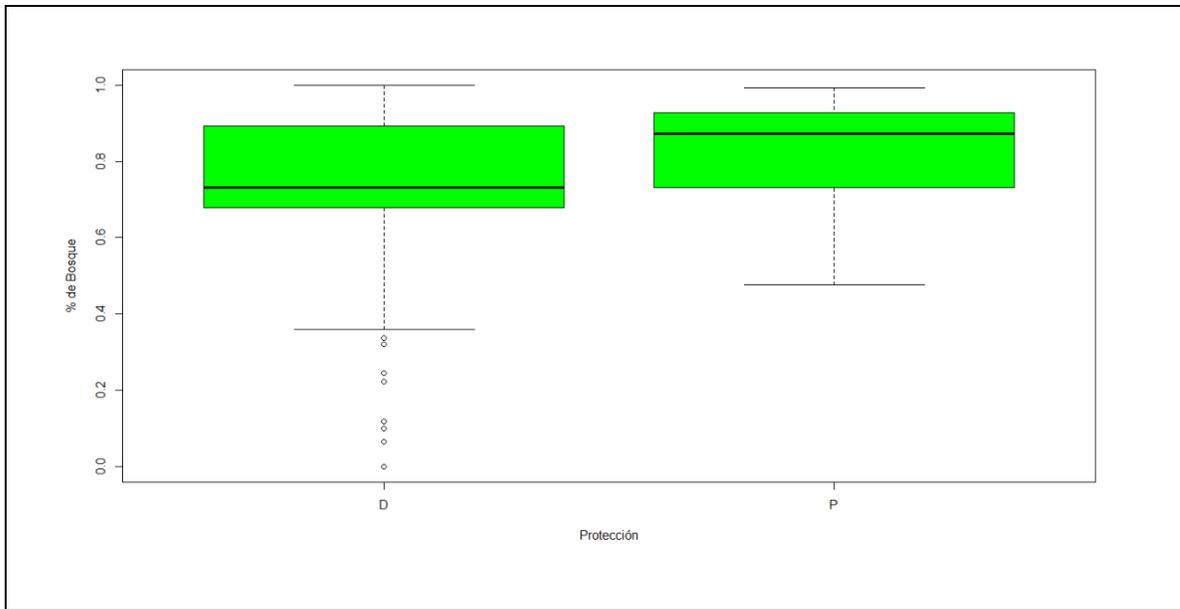
Medidas de similitud	Bray-Curtis					Correlación de Spearman				
	Fuente var.	d.f	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	d.f	SS	MS	Pseudo-F
<b>Protección</b>	1	2049,8	2049,8	1,3509	0,2212	1	0,616	0,616	3,471	<b>0,053</b>
<b>Año (Protec.)</b>	2	3770,6	1885,3	1,2425	0,2509	2	0,589	0,294	1,659	0,206
<b>Residual</b>	218	330770	1517,3			218	38,687	0,177		
<b>Total</b>	221	336590				221	39,892			

**Figura 2-1:** Ordenación (nMDS), basada en la medida de disimilitud de Bray-Curtis para los paisajes del mangle piñuelo en 2010-2012. La ordenación ilustra los efectos de la categoría de protección (P: dentro de área protegida y D: Fuera de áreas protegidas) de los paisajes sobre la composición de coberturas de la tierra. *Stress: 0,093.*



**Figura 2-2:** Diagramas de cajas y bigotes que muestran el porcentaje de territorios artificializados, territorios agrícolas y bosques y áreas seminaturales para los paisajes de *Pelliciera* spp. entre 2010-2012 en Colombia, dentro (P) y fuera (D) de áreas protegidas.





### 2.3.2 Configuración del hábitat

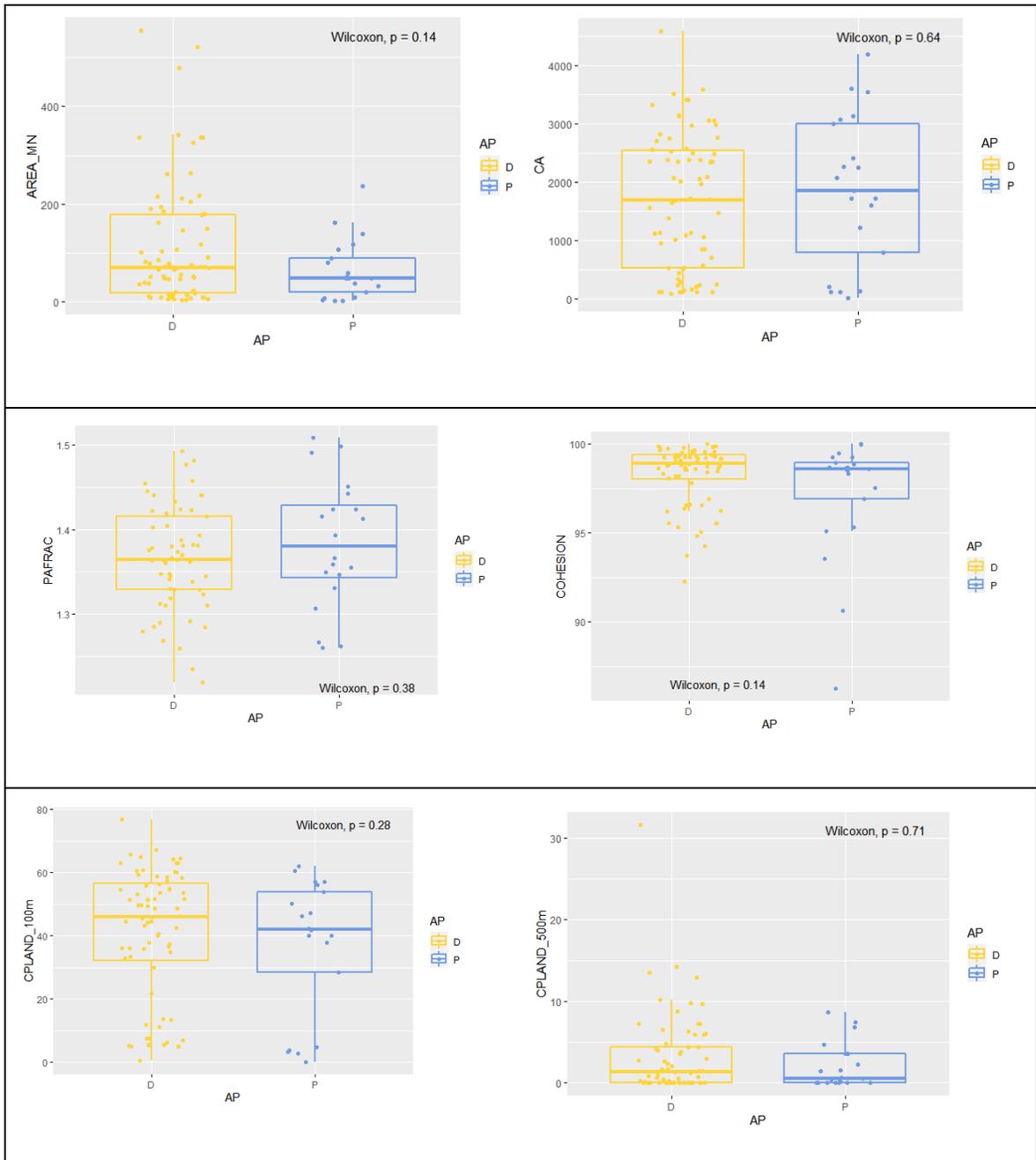
Para los paisajes costeros de 500 m y 1 km de radio, la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon indicó que no hay diferencias significativas entre paisajes dentro y fuera de áreas protegidas para ninguna de las métricas consideradas. Para los paisajes costeros de 5 km de radio, la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon indicó que sólo hay diferencias significativas dentro y fuera de áreas protegidas para ENN\_MN, siendo mayor fuera de áreas protegidas (mediana = 123 metros), que dentro de áreas protegidas (mediana = 101 metros) ( $W = 1141$ , valor de  $p = 0.00041$ . Ver Tabla 2-3 y Fig. 2-3). Una diferencia significa en ENN\_MN implica diferencias en la agregación, lo que significa que dentro de áreas protegidas hay, en promedio, una distancia más corta entre los parches de manglar, es decir, están menos aislados cuando se compara con los paisajes fuera de áreas protegidas (McGarigal & Cushman, 2012).

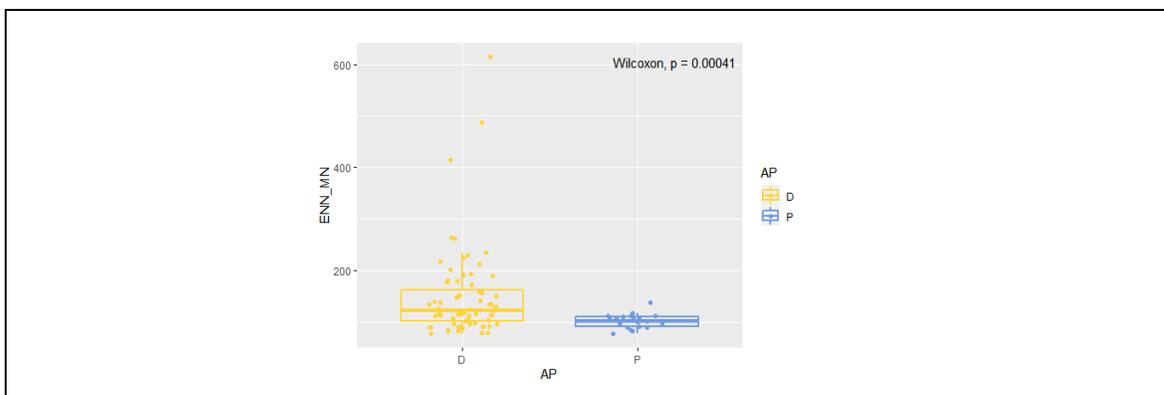
**Tabla 2-2:** Resultados de la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon en la que se probaron las diferencias entre paisajes dentro y fuera de áreas protegidas para diferentes variables de configuración del paisaje costero. El estadístico de prueba  $W$  y el valor  $p$  se incluyen para las tres escalas evaluadas.

<b>Tamaño del paisaje</b>	<b>Radio de 500m</b>		<b>Radio de 1km</b>		<b>Radio de 5km</b>	
	<b>W</b>	<b>Valor p</b>	<b>W</b>	<b>Valor p</b>	<b>W</b>	<b>Valor p</b>
<b>AREA_MN</b>	792	0,454	643	0,389	916	0,143
<b>CA</b>	735	0,843	683	0,627	705	0,643
<b>COHESION</b>	780	0,443	642	0,381	916	0,143

<b>CPLAND_100m</b>	746	0,764	768	0,759	874	0,28
<b>CPLAND_500m</b>	-	-	783	0,388	796	0,712
<b>ENN_MN</b>	294	1	306	0,156	1141	<b>0,000411*</b>
<b>PAFRAC</b>	-	-	-	-	494	0,38

**Figura 2-3:** Diagramas de cajas y bigotes para diferentes métricas de configuración de los paisajes del mangle piñuelo en Colombia. Los paisajes están definidos como buffers circulares de 5km de radio en Colombia.





## 2.4 Discusión

La mayoría de los registros de *Pelliciera* spp., dentro de áreas protegidas, corresponden al Pacífico y, aunque la mayoría de los registros de esta especie también son en esta cuenca, es evidente que hay vacíos de conservación importantes en el Caribe. En el Caribe, hay registros de esta especie en la bahía de Cartagena, el golfo de Urabá y el golfo de Morrosquillo. Las ocurrencias del golfo de Morrosquillo se encuentran en áreas protegidas, mientras que la mayoría de los registros en la bahía de Cartagena y el golfo de Urabá se encuentran en paisajes desprotegidos.

En cuanto a la efectividad de medidas de conservación implementadas, concluimos que el SINAP colombiano comprende paisajes del mangle piñuelo con una composición diferente a los paisajes fuera del sistema. Los paisajes protegidos tienen, en promedio, un menor porcentaje de coberturas antrópicas y una mayor cantidad de bosque. Este patrón es consistente con estudios previos que afirman que el 75% de la deforestación de manglares en el Pacífico colombiano, entre 2000 y 2012, ocurrió fuera de áreas protegidas (López-Angarita et al., 2018).

Además, no encontramos diferencias significativas en la composición de los paisajes entre años anidados en categoría de protección (Protegido/Desprotegido), lo que sugiere que los paisajes se mantuvieron relativamente estables en su composición entre 2000-2002 y 2010-2012, tanto fuera como dentro de áreas protegidas. Esto es consistente con patrones globales que sugieren que la mayoría de la pérdida de manglares ocurrió previa al 2000, siendo las tasas de pérdida del siglo XXI casi un orden de magnitud más bajas que las reportadas para el siglo XX (Friess et al., 2019). Sabemos que entre 2000 y 2016, la tasa de pérdida de manglares debido a factores antrópicos ha disminuido en cerca de 73%; esto se atribuye a mayores esfuerzos de conservación y a la falta de manglares viables para la conversión (Goldberg et al., 2020). Este también es el caso para Colombia, Mejía-Rentería et al. (2018) sugieren que la cobertura de los manglares del Pacífico

colombiano, se ha mantenido relativamente estable, al menos durante la última década.

En cuanto a la configuración del hábitat de *Pelliciera* spp., la mayoría de las métricas de fragmentación indican que no hay diferencias significativas entre paisajes dentro y fuera de áreas protegidas. Esto puede deberse a que los motores naturales de pérdida (erosión y eventos climáticos extremos) empiezan a cobrar mayor importancia. Estos conductores aumentaron su contribución relativa a la pérdida de manglares en un 10% a nivel global, desde 2000 (Goldberg et al., 2020). De hecho, el conductor de pérdida más importante en el siglo XXI para Colombia ha sido la erosión (Goldberg et al., 2020). Los efectos de la erosión sobre la pérdida y fragmentación del manglar se reflejan indistintamente en todos los manglares colombianos, dentro y fuera de áreas protegidas, y tal vez por esto no encontramos diferencias significativas en las métricas de fragmentación en paisajes protegidos y desprotegidos.

Otro factor que puede estar evitando la fragmentación diferencial en los paisajes de *Pelliciera* spp. dentro y fuera de áreas protegidas, es la reciente conciencia pública de la importancia y belleza de los manglares (Dahdouh-Guebas et al., 2020); sumado a su lugar destacado en la agenda política internacional (Herr & Landis, 2016). Colombia aprobó el convenio Ramsar en 1997 y ratificó el convenio de diversidad biológica en 1992. Además, ha incentivado políticas y leyes encaminadas a regular la explotación y uso de manglares, desde la ley que prohíbe la comercialización de postes de madera de manglar instaurada en 1982, hasta la Política nacional ambiental para el Desarrollo Sostenible de los Espacios Oceánicos y las Zonas Costeras e Insulares de Colombia formulada en el año 2000 (López-Angarita et al., 2016). Esto podría ayudar a explicar por qué hay paisaje con gran porcentaje de coberturas antropogénicas sin mucho cambio en el tiempo y con métricas de fragmentación promedio (como los presentados en la figura 2-4). Otra explicación, es que las áreas transformadas a usos antrópicos tienen a estabilizarse en el tiempo, por lo que no se detectarían cambios en la composición en los dos puntos del tiempo considerados (Bitterman & Bennett, 2016; Martinuzzi et al., 2009).

Los resultados de este estudio presentan un reto y una oportunidad para la conservación de *Pelliciera* spp. en el delta del río Atrato y, particularmente, en las cercanías de Cartagena y del casco urbano de Turbo, porque aunque la urbanización es un proceso complejo que resulta en la remoción y reemplazo del hábitat natural por estructuras impermeables, en la fragmentación y aislamiento de los hábitats restantes y en pérdida de biodiversidad (Aronson et al., 2014; Grimm et al., 2008); el mosaico urbano de vegetación remanente podría mitigar los efectos

negativos de la urbanización y ofrecer oportunidades para la conservación y la educación ambiental.

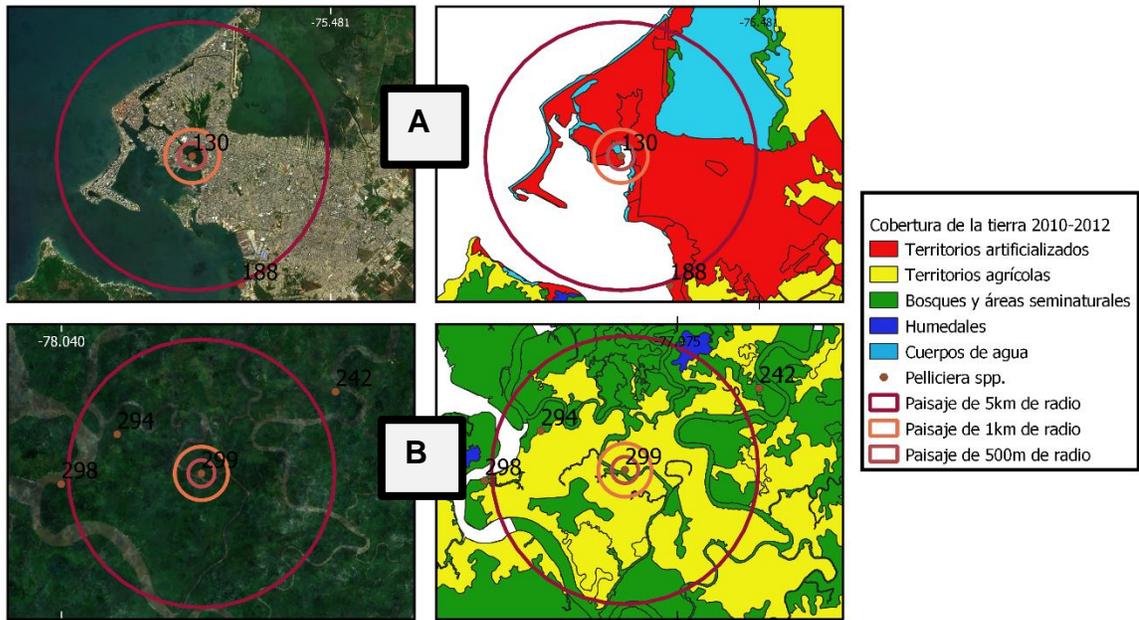
Explorar el potencial de los fragmentos de bosques urbanos como refugios para especies amenazadas, como *Pelliciera* spp., es más crítico si consideramos que se pronostica un aumento en la urbanización de hasta cuatro veces en los *hotspots* de biodiversidad para 2030, y que la mayor expansión urbana será en Suramérica (Güneralp & Seto, 2013). Así, se hace evidente que necesitamos datos sobre las dinámicas poblacionales en los remanentes de bosques de manglar urbanos y periurbanos, para comprender mejor cómo la urbanización está afectando y afectará los ecosistemas de manglar, particularmente las especies en peligro de extinción.

En este estudio, se calcularon métricas de fragmentación dentro y fuera de áreas protegidas, en dos puntos en el tiempo, por lo que las inferencias sobre las dinámicas de fragmentación en áreas protegidas son limitadas, pero esto es necesario si queremos entender y mejorar la efectividad de estas políticas de conservación. Este trabajo demuestra la utilidad de la ecología del paisaje para informar la toma de decisiones en conservación y planeación costera. Sin embargo, es necesario instalar programas de monitoreo de manglares: (1) *con sensores remotos*, que tengan en cuenta tanto la composición como la configuración del paisaje y su cambio en el tiempo, para ello es necesario actualizar periódicamente la capa nacional de manglares y las capas nacionales de cobertura de la tierra, e (2) Trabajos de campo *in situ* que puedan dar cuenta de los cambios en la composición de la comunidad de manglar, las dinámicas poblacionales, la degradación ecológica críptica (*sensu* Dahdouh-Guebas et al., 2005), entre otros.

Es importante que nuestras políticas de conservación tomen en cuenta las amenazas naturales, que probablemente se verán intensificadas a causa del cambio climático y a causa del efecto interactivo con motores de pérdida antropogénicos. En una era de expansión urbana global y rápidos cambios ambientales, es indispensable comprender cómo los motores de cambio novedosos afectan las especies con el fin de planear para su conservación, particularmente en Colombia y en las grandes urbes costeras (Buenaventura, Tumaco, Cartagena y Turbo). Estos hallazgos abogan por la importancia de establecer planes de monitoreo de manglares a gran escala usando información abierta, resaltan la importancia de considerar la fragmentación para informar el estado de los ecosistemas e indican la efectividad de las áreas protegidas para la protección del paisaje costero. También urgen por la actualización de la cartografía de manglares a escala departamental para una cuantificación actualizada de la deforestación y fragmentación de los manglares y establecer motores de cambio mediante matrices de transición. Se recomienda generar políticas de conservación

informadas en ambientes urbanos y planear la conservación de manglares teniendo en cuenta la efectividad de las medidas ya implementadas y las amenazas emergentes más importantes.

**Figura 2-4:** En el panel A se observa el paisaje del mangle piñuelo con más porcentaje de territorios artificializados en Colombia (Cartagena). En el panel B se observa el paisaje con mayor porcentaje de territorios agrícolas (Guapi). En el panel izquierdo están capturas de Sentinel-2 en 2019 y en el derecho está la capa de cobertura de la tierra reclasificada 2010-2012, usada en el análisis.



## 3. Conclusiones y recomendaciones

### 3.1 Conclusiones

- *Pelliciera* spp. tiene baja afinidad por sitios con baja precipitación y alta salinidad en la superficie marina. Aunque la literatura menciona que su distribución es dependiente de la geoforma costera, pero no parece estar relacionada con los factores edáficos probados (pH, contenido de carbono orgánico en el suelo, capacidad de intercambio catiónico, contenido de limo y arena). Esto puede ser producto de la baja resolución espacial de las capas utilizadas para la geomorfología y las variables edáficas, por lo cual se recomienda utilizar bases de datos tomados en el campo o a escala nacional.
- La composición de los paisajes de *Pelliciera* spp. es marginalmente diferente entre las áreas protegidas y no protegidas en Colombia. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la composición de los paisajes entre años, lo que sugiere que la composición se ha mantenido relativamente estable en la década considerada, tanto dentro como fuera de áreas protegidas.
- No se encontraron diferencias significativas en la fragmentación de los paisajes de *Pelliciera* spp. dentro y fuera de áreas protegidas. Se hipotetiza que se debe al reciente lugar destacado de los manglares en la agenda política de conservación nacional e internacional, y a que los efectos de la erosión sobre la pérdida y fragmentación del manglar se reflejan indistintamente en todos los manglares colombianos, dentro y fuera de áreas protegidas.

### 3.2 Recomendaciones para la conservación de *Pelliciera* spp. y otras especies de mangle en Colombia.

- Se sugiere hacer un inventario nacional de manglares, que complemente el inventario realizado en la década de los noventa, que permita saber cómo ha cambiado la composición y la diversidad de las comunidades de manglar e inferir el efecto de cambios globales sobre taxones amenazados de manglares como *Pelliciera*.
- Es necesario establecer planes de monitoreo de manglares *in situ*, por lo menos en las áreas pertenecientes al SINAP, que permitan informar sobre las dinámicas de la comunidad de manglar en general y de especies amenazadas

como *Pelliciera* spp en particular. Se sugiere priorizar el SFF Corchal del Mono Hernández, PNN Sanquianga, PNN Uramba Bahía Málaga, dada la escasa información existente para estas áreas.

- Se sugiere priorizar la evaluación del estado de conservación y el monitoreo de los paisajes de *Pelliciera* spp. cerca de Buenaventura, Tumaco y Guapi por ser sitios de alta idoneidad ambiental para el grupo y puntos calientes de ampliación de la frontera antrópica, donde el monitoreo del paisaje mediante sensores remotos es particularmente difícil por la persistente nubosidad.

- Se sugiere la declaratoria de áreas protegidas urbanas, dada la condición antropizada de los paisajes del Caribe colombiano, en las ciudades de Cartagena y Turbo. Estas áreas protegidas podrían ser una oportunidad de mitigar los impactos negativos de la urbanización sobre el manglar, de hacer educación ambiental en ambientes urbanos y podrían configurarse como “santuarios” del mangle piñuelo, particularmente de *P. benthamii*, una especie altamente amenazada. También se sugiere la creación de un área protegida que cubija los paisajes de *Pelliciera* en el relativamente bien conservado delta del río Atrato.

- El monitoreo de la composición y configuración de paisajes de especies y ecosistemas costeros amenazados son una herramienta importante para informar la efectividad de medidas de conservación puestas en marcha, y la identificación de amenazas potenciales en el paisaje. Para el caso de los manglares en Colombia se sugiere actualizar, usando una metodología consistente para todo el territorio nacional, la capa geográfica de ecosistemas de manglar; de esta manera se podría informar sobre las dinámicas de fragmentación en estos ecosistemas.

- Es necesario incorporar la mirada a la escala del paisaje para la conservación y planeación ecoregional. No es suficiente conservar el ecosistema de manglar, es necesario conservar y restaurar el paisaje en el que se encuentra inmerso este ecosistema, con el fin de evitar procesos tales como el efecto borde y la degradación ecológica críptica.

## A. Anexo 1: Registros de presencia-ausencia de *Pelliciera* spp. (Tr&PI) en su rango de distribución.

**Tabla A-1:** Registros de presencia-ausencia de *Pelliciera* spp. en su rango de distribución. Se enlista el país, la cuenca, las coordenadas geográficas (WGS 84 - EPSG 4326) y la fuente. La bibliografía completa sólo se incluye una vez en la tabla, luego sólo se incluye la cita.

id	Cuenca	País	Latitud	Longitud	Cita	Fuente
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						

**Nota:** Dada la extensión de la tabla, se incluyó el anexo A como un archivo csv (Ramírez\_Karla\_Anexo-A\_2020). Sin embargo, acá se incluyen los campos de la tabla, como referencia.

## B. Anexo 2: Descripción de métricas de fragmentación.

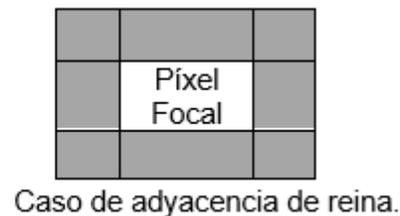
**Tabla B-1:** Descripción de las métricas de fragmentación calculadas para la clase manglar en los paisajes del mangle piñuelo en Colombia. Esta información proviene de McGarigal & Cushman (2012).

Abrev.	Nombre	Tipo de métrica	Unidades	Rango	Descripción	Comportamiento
AREA_MN*	Tamaño medio de parche	Métrica de área y borde	Hectáreas	AREA_MN > 0	Esta métrica resume la clase de cobertura $i$ como la media del tamaño de todos los parches que pertenecen a la cobertura $i$ .	Se aproxima a 0 cuando todos los parches son pequeños y aumenta, sin límite, a medida que aumenta el área de los parches de la cobertura $i$ .
CA*	Área total de la clase	Métrica de área y borde	Hectáreas	CA > 0	Es una medida de composición. Suma el área absoluta total de todos los parches que pertenecen a la clase $i$ .	Se acerca a 0 a medida que el área de la clase $i$ es más pequeña y aumenta, sin límite, a medida que el área de la clase $i$ se hace mayor.
COHESION	Índice de cohesión de parche	Métrica de agregación	Porcentaje	$0 < \text{COHESION} < 100$	Se puede utilizar para Es una medida de configuración del paisaje porque permite evaluar si los parches de una misma clase están más agregados o aislados. Caracteriza la conectividad de los parches pertenecientes a la clase $i$ .	Se acerca a 0 si los parches de la clase $i$ están más aislados y aumenta si están más agregados.

CPLAND*	Porcentaje del área central en el paisaje	Métrica de área central	Porcentaje	$0 \leq \text{CPLAND} < 100$	Es el porcentaje del área central de la clase <i>i</i> en relación con el área total del paisaje. Debido a que CPLAND es una medida relativa, es comparable entre paisajes con diferentes áreas totales.	Disminuye con el tamaño del borde. Aumenta a medida que aumenta la cantidad de área central, es decir, cuando los parches son más grandes y tienen formas más simples.
ENN_MN*	Media de la distancia euclidiana del vecino más cercano	Métrica de agregación	Metros	$\text{ENN\_MN} > 0$	Resume cada clase como la media de cada parche perteneciente a la clase <i>i</i> . ENN mide la distancia, de borde a borde, al parche vecino más cercano de la misma clase <i>i</i> .	Se acerca a 0 a medida que la distancia al vecino más cercano disminuye, es decir, los parches de la misma clase <i>i</i> están más agregados. Aumenta, sin límite, a medida que aumenta el aislamiento entre parches.
PAFRAC	Dimensión fractal del perímetro-área	Métrica de forma	Ninguna	$1 \leq \text{PAFRAC} \leq 2$	Describe la complejidad de los parches de la clase <i>i</i> y es independiente de la escala. Cuando hay menos de 10 parches en la clase <i>i</i> , la métrica devuelve NA debido al problema de la muestra pequeña	Se aproxima a 1 cuando los parches son irregulares y a 2 para formas irregulares.

\*Se utilizó el caso de adyacencia de reina, es decir, que se consideró el mismo parche tanto a los píxeles de los lados, como a los píxeles de los vértices (Ver Figura B-1).

**Figura B-1:** Adyacencia de reina y adyacencia de peón. En gris se representan los píxeles que se consideran del mismo parche en cada caso.



# Bibliografía

- Akaike, H. (1974). *A New Look at the Statistical Model Identification* (pp. 215–222).  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0\\_16](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_16)
- Andam, K. S., Ferraro, P. J., Pfaff, A., Sanchez-Azofeifa, G. A., & Robalino, J. A. (2008). Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(42), 16089–16094. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800437105>
- Anderson, M.J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E: Plymouth. <http://www.primer-e.com>
- Anderson, Marti J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Araújo, M. B., Pearson, R. G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2005). Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11(9), 1504–1513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x>
- Aronson, M. F. J., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S. G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J. L., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., ... Winter, M. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1780), 20133330. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E. A., & De Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 277–284. <https://doi.org/10.1111/geb.12693>
- Barton, K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference*. <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>
- Bissessur, P., Baider, C., & Florens, F. B. V. (2017). Rapid Population Decline of an Endemic Oceanic Island Plant despite Resilience to Extensive Habitat Destruction and Occurrence within Protected Areas. *Plant Ecology and Diversity*, 10(4), 293–302. <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1402382>
- Bivand, R., & Rundel, C. (2020). *rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS')*. <https://cran.r-project.org/package=rgeos>
- Blanco Liberos, J. F. (2016). *Expedición Caribe sur. Antioquia y Chocó costeros* (Número December 2016).
- Blanco-Libreros, J. F., Álvarez-León, R., Blanco-Libreros, J. F., & Álvarez-León, R. (2019). Mangroves of Colombia revisited in an era of open data, global changes, and

- socio-political transition: Homage to Heliodoro Sánchez-Páez. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 43(166), 84. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.780>
- Blanco-Libreros, J. F., Estrada-Urrea, E. A., Pérez-Montalvo, R. J., Taborda-Marín, A., & Álvarez-León, R. (2015). Influencia antrópica en el paisaje de las poblaciones de *Pelliciera rhizophorae* (Ericales: Tetrameristaceae) más sureñas del Caribe (Turbo, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 79–94.
- Blanco-Libreros, J., & Álvarez-León, R. (2018). *HELIO\_SP.CO v.1: Hierarchical, Entity-based and Landscape-level Information Observatory for mangrove SPecies in Colombia, version 1*. (V1 ed.). Harvard Dataverse. <https://doi.org/doi:10.7910/DVN/GGLRXW>
- Blanco-Libreros, J., & Estrada-Urrea, E. (2015). Mangroves on the Edge: Anthrome-Dependent Fragmentation Influences Ecological Condition (Turbo, Colombia, Southern Caribbean). *Diversity*, 7(3), 206–228. <https://doi.org/10.3390/d7030206>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). Association Measures and Matrices. En *Numerical Ecology with R* (pp. 31–51). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6_3)
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., & Ng, P. K. L. (2003). Catastrophic Extinctions Follow Deforestation in Singapore. *Nature*, 424(6947), 420–423. <https://doi.org/10.1038/nature01795>
- Bryan-Brown, D. N., Connolly, R. M., Richards, D. R., Adame, F., Friess, D. A., & Brown, C. J. (2020). Global trends in mangrove forest fragmentation. *Scientific Reports*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63880-1>
- Calderon-Saenz, E. (1982). Hallazgo de *Pelliciera rhizophorae* Triana & Planchon (Theaceae) en la costa del Atlántico, con observaciones taxonómicas y biogeográficas preliminares. *Acta biológica colombiana*, 1(1), 99–110. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Castillo-Cárdenas, M. F., Díaz-Gonzales, F., Cerón-Souza, I., Sanjur, O., & Toro-Perea, N. (2015). Jumping a Geographic Barrier: Diversification of the Mangrove Species *Pelliciera rhizophorae* (Tetrameristaceae) Across the Central American Isthmus. *Tree Genetics and Genomes*, 11(822). <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0822-1>
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2015). *PRIMER v7: User Manual/Tutorial* (Núm. 7). PRIMER-E: Plymouth.
- Cornejo, X., & Bonifaz, C. (2020). *Pelliciera benthamii* (Tetrameristaceae): A New Status and Lectotypification of an Overlooked Neotropical Mangrove. *Harvard Papers in Botany*, 25(1), 47. <https://doi.org/10.3100/hpib.v25iss1.2020.n5>
- Correa, Iván D., Ríos, A., González, D., Toro, M., Ojeda, G., & Restrepo, I. C. (2007). Erosión litoral entre Arboletes y punta San Bernardo, Costa Caribe Colombiana.

*Boletín de Geología*, 29(2), 115–129.

- Crase, B., Liedloff, A., Vesk, P. A., Burgman, M. A., & Wintle, B. A. (2013). Hydroperiod is the Main Driver of the Spatial Pattern of Dominance in Mangrove Communities. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 806–817. <https://doi.org/10.1111/geb.12063>
- Crase, B., Vesk, P. A., Liedloff, A., & Wintle, B. A. (2015). Modelling Both Dominance and Species Distribution Provides a More Complete Picture of Changes to Mangrove Ecosystems Under Climate Change. *Global Change Biology*, 21(8), 3005–3020. <https://doi.org/10.1111/gcb.12930>
- Dahdouh-Guebas, F., Hettiarachchi, S., Lo Seen, D., Batelaan, O., Sooriyarachchi, S., Jayatissa, L. P., & Koedam, N. (2005). Transitions in ancient inland freshwater resource management in Sri Lanka affect biota and human populations in and around coastal lagoons. *Current Biology*, 15(6), 579–586. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.01.053>
- Dahdouh-Guebas, Farid, Ajonina, G. N., Amir, A. A., Andradi-Brown, D. A., Aziz, I., Balke, T., Barbier, E. B., Cannicci, S., Cragg, S. M., Cunha-Lignon, M., Curnick, D. J., Duarte, C. M., Duke, N. C., Endors, C., Fratini, S., Feller, I. C., Fromard, F., Hugé, J., Huxham, M., ... Friess, D. A. (2020). Public Perceptions of Mangrove Forests Matter for Their Conservation. *Frontiers in Marine Science*, 7, 603651. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.603651>
- Dangremond, E. M. (2015). Propagule Predation by Crabs Limits Establishment of an Endemic Mangrove. *Hydrobiologia*, 755(1), 257–266. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2238-9>
- Dangremond, E. M., Feller, I. C., & Sousa, W. P. (2015). Environmental Tolerances of Rare and Common Mangroves Along Light and Salinity Gradients. *Oecologia*, 179(4), 1187–1198. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3408-1>
- Datos abiertos | Parques Nacionales Naturales de Colombia*. (2020). <http://www.parquesnacionales.gov.co/portal/es/servicio-al-ciudadano/datos-abiertos/>
- Domisch, S., Friedrichs, M., Hein, T., Borgwardt, F., Wetzig, A., Jähnig, S. C., & Langhans, S. D. (2019). Spatially explicit species distribution models: A missed opportunity in conservation planning? *Diversity and Distributions*, 25(5), 758–769. <https://doi.org/10.1111/ddi.12891>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Duke, N. C. (2020). A systematic revision of the vulnerable mangrove genus *Pelliciera* (Tetrameristaceae) in equatorial America. *Blumea - Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*. <https://doi.org/10.3767/blumea.2020.65.02.04>
- Duke, N., Ball, M., & Ellison, J. (1998). Factors Influencing Biodiversity and Distributional

- Gradients in Mangroves. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 7(1), 27–47.  
<https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.1998.00269.X>
- Elder, D., Humphrey, S., Leemans, R., & Pernetta, J. (1994). *Impacts of Climatic Change on Ecosystems and Species: Marine and Coastal Ecosystems*. IUCN, in collaboration with WWF, US-EPA, SIDA, and RIVM.
- Ellison, A., Farnsworth, E., & Moore, G. (2010). *Pelliciera rhizophorae*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2010*, 8235.
- Ellison, J. C. (2000). *How South Pacific Mangroves May Respond to Predicted Climate Change and Sea-level Rise* (pp. 289–300). Springer, Dordrecht.  
[https://doi.org/10.1007/0-306-47981-8\\_16](https://doi.org/10.1007/0-306-47981-8_16)
- Ewel, K., Twilley, R., & Ong, J. (1998). Different Kinds of Mangrove Forests Provide Different Goods and Services. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 7(1), 83–94.  
<https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.1998.00275.X>
- Fagua, J. C., Baggio, J. A., & Ramsey, R. D. (2019). Drivers of Forest Cover Changes in the Chocó-Darien Global Ecoregion of South America. *Ecosphere*, 10(March).  
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2648>
- Fahrig, L. (2002). Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. En *Ecological Applications* (Vol. 12, Número 2, pp. 346–353). Ecological Society of America. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0346:eohfot\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0346:eohfot]2.0.co;2)
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Field, C. D. (1995). Impact of expected climate change on mangroves. *Hydrobiologia*, 295(1–3), 75–81. <https://doi.org/10.1007/BF00029113>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. En *Global Ecology and Biogeography* (Vol. 16, Número 3, pp. 265–280). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. En *Global Ecology and Biogeography* (Vol. 16, Número 3, pp. 265–280). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An {R} Companion to Applied Regression* (Second). Sage. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Franklin, J. (2010). *Mapping Species Distributions*. Cambridge University Press.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511810602>
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217–1223.  
<https://doi.org/10.1111/ddi.12125>
- Friess, D. A., Rogers, K., Lovelock, C. E., Krauss, K. W., Hamilton, S. E., Lee, S. Y.,

- Lucas, R., Primavera, J., Rajkaran, A., & Shi, S. (2019). The State of the World's Mangrove Forests: Past, Present, and Future. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1), 89–115. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033302>
- gbif.org. (2020). *Descarga de Registros de GBIF*. <https://doi.org/https://doi.org/10.15468/dl.hhgdjs>
- Geldmann, J., Manica, A., Burgess, N. D., Coad, L., & Balmford, A. (2019). A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(46), 23209–23215. <https://doi.org/10.1073/pnas.1908221116>
- Gentry, A. H. (1986). Species Richness and Floristic Composition of Choco Region Plant Communities. *Caldasia*, 15, 71–91.
- Gilman, E. L., Ellison, J., Duke, N. C., & Field, C. (2008). Threats to mangroves from climate change and adaptation options: A review. En *Aquatic Botany* (Vol. 89, Número 2, pp. 237–250). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.009>
- Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L. L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, J., & Duke, N. (2011). Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 154–159. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00584.x>
- Goldberg, L., Lagomasino, D., Thomas, N., & Fatoyinbo, T. (2020). Global declines in human-driven mangrove loss. *Global Change Biology, March*, 1–12. <https://doi.org/10.1111/gcb.15275>
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. En *Science* (Vol. 319, Número 5864, pp. 756–760). American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P. E., McCarthy, M. A., Tingley, R., & Wintle, B. A. (2015). Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), 276–292. <https://doi.org/10.1111/geb.12268>
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive Habitat Distribution Models in Ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186. [www.elsevier.com/locate/ecolmodel](http://www.elsevier.com/locate/ecolmodel)
- Güneralp, B., & Seto, K. C. (2013). Futures of global urban expansion: Uncertainties and implications for biodiversity conservation. *Environmental Research Letters*, 8(1), 014025. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/1/014025>
- Harishma, K. ., Sasi, R., Sreekumar, V. ., & Sandeep, S. (2018). Distribution, Mapping and Conservation of *Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir, Kerala, India. *International Journal of Life Sciences Research*, 6(4), 142–146.
- Hengl, T., Mendes de Jesus, J., Heuvelink, G. B. M., Ruiperez Gonzalez, M., Kilibarda, M., Blagotić, A., Shangguan, W., Wright, M. N., Geng, X., Bauer-Marschallinger, B., Guevara, M. A., Vargas, R., MacMillan, R. A., Batjes, N. H., Leenaars, J. G. B., Ribeiro, E., Wheeler, I., Mantel, S., & Kempen, B. (2017). SoilGrids250m: Global

- gridded soil information based on machine learning. *PLOS ONE*, 12(2), e0169748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>
- Herr, D., & Landis, E. (2016). *Coastal blue carbon ecosystems Opportunities for Nationally Determined Contributions. Policy brief*. [www.bluecsolutions.org](http://www.bluecsolutions.org)
- Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42, 1648–1657.
- Hijmans, R. J. (2020). *raster: Geographic Data Analysis and Modeling*. <https://cran.r-project.org/package=raster>
- Hobbs, R. J., & Yates, C. J. (2003). Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: Generalising the idiosyncratic. En *Australian Journal of Botany* (Vol. 51, Número 5, pp. 471–488). CSIRO PUBLISHING. <https://doi.org/10.1071/BT03037>
- Horan, R. D., Shogren, J. F., & Gramig, B. M. (2008). Wildlife conservation payments to address habitat fragmentation and disease risks. *Environment and Development Economics*, 13(3), 415–439. <https://doi.org/10.1017/S1355770X08004269>
- IDEAM. (2010). *Mapa de Cobertura de la Tierra de Colombia 2000-2002*. Scale 1:100.000. <http://geoservicios.ideam.gov.co/geonetwork/srv/spa/catalog.search#/metadata/10674865-a54d-4c02-81fa-cb50c024d459>
- IDEAM. (2014). *Mapa de Cobertura de la Tierra de Colombia 2010-2012*. 1:100.000. <http://geoservicios.ideam.gov.co/geonetwork/srv/spa/catalog.search#/metadata/506e6ae8-19f7-4588-b643-58746046e753>
- IPCC. (2013). *Climate change 2013: the physical science basis*. Cambridge University Press.
- Jimenez, J. A. (1984). A Hypothesis to Explain the Reduced Distribution of the Mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. *Biotropica*, 16(4), 304. <https://doi.org/10.2307/2387939>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhrner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 1–20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Laurance, W. F., & Bruce Williamson, G. (2001). Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology*, 15(6), 1529–1535. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.01093.x>
- Lewis, D. J., & Plantinga, A. J. (2007). Policies for habitat fragmentation: Combining econometrics with GIS-based landscape simulations. *Land Economics*, 83(2), 109–127. <https://doi.org/10.3368/le.83.2.109>
- López-Angarita, J., Roberts, C. M., Tilley, A., Hawkins, J. P., & Cooke, R. G. (2016). Mangroves and people: Lessons from a history of use and abuse in four Latin American countries. *Forest Ecology and Management*, 368, 151–162.

- <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.020>
- López-Angarita, J., Tilley, A., Hawkins, J. P., Pedraza, C., & Roberts, C. M. (2018). Land Use Patterns and Influences of Protected Areas on Mangroves of the Eastern Tropical Pacific. *Biological Conservation*, 227(October 2017), 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.020>
- Lovelock, C. E., Krauss, K. W., Osland, M. J., Reef, R., & Ball, M. C. (2016). *The Physiology of Mangrove Trees with Changing Climate* (pp. 149–179). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_7)
- Márcia Barbosa, A., Real, R., Muñoz, A.-R., & Brown, J. A. (2013). New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1333–1338. <https://doi.org/10.1111/ddi.12100>
- McArdle, B. H., & Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82(1), 290–297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0290:FMMTCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2)
- McGarigal, K., & Cushman, S. (2012). *FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps*. Software producido por los autores en la Universidad de Massachusetts, Amherst. <https://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Mcshea, W. J. (2014). What are the roles of species distribution models in conservation planning? En *Environmental Conservation* (Vol. 41, Número 2, pp. 93–96). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/S0376892913000581>
- Montoya, L. J., Toro-Botero, F. M., & Gomez-Giraldo, A. (2017). Estudio de la pluma del río Atrato en un estuario en el trópico: Efectos del viento y del régimen de mareas en el Golfo de Urabá, Colombia. *DYNA (Colombia)*, 84(200), 367–375. <https://doi.org/10.15446/dyna.v84n200.55040>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>
- Myers, N. (2003). Biodiversity Hotspots Revisited. *BioScience*, 53(10), 916. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0916:bhrj\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0916:bhrj]2.0.co;2)
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nelson, C. H., & Pérez, H. I. (2018). Descubrimiento de la Familia Tetrameristaceae en Honduras. *CEIBA*, 55(1), 69–70. <https://doi.org/10.5377/ceiba.v55i1.5454>
- Opdam, P., & Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 117(3), 285–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.008>

- Osland, M. J., Enwright, N. M., Day, R. H., Gabler, C. A., Stagg, C. L., & Grace, J. B. (2016). Beyond Just Sea-level Rise: Considering Macroclimatic Drivers Within Coastal Wetland Vulnerability Assessments to Climate Change. *Global Change Biology*, 22(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/gcb.13084>
- Osland, M. J., Feher, L. C., Griffith, K. T., Cavanaugh, K. C., Enwright, N. M., Day, R. H., Stagg, C. L., Krauss, K. W., Howard, R. J., Grace, J. B., & Rogers, K. (2017). Climatic Controls on the Global Distribution, Abundance, and Species Richness of Mangrove Forests. *Ecological Monographs*, 87(2), 341–359. <https://doi.org/10.1002/ecm.1248>
- Osland, M. J., Feher, L. C., López-Portillo, J., Day, R. H., Suman, D. O., Guzmán Menéndez, J. M., & Rivera-Monroy, V. H. (2018). Mangrove forests in a rapidly changing world: Global change impacts and conservation opportunities along the Gulf of Mexico coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214(September), 120–140. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.006>
- Polidoro, B. A., Carpenter, K. E., Collins, L., Duke, N. C., Ellison, A. M., Joanna, C., Farnsworth, E. J., Fernando, E. S., Kathiresan, K., Koedam, N. E., Livingstone, S. R., Miyagi, T., Moore, G. E., Nam, V. N., & Ong, J. E. (2010). The Loss of Species : Mangrove Extinction Risk and Geographic Areas of Global Concern. *PLoS ONE*, 5(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010095>
- Posada, B., & Henao, W. (2008). *Diagnóstico de la erosión en la zona costera del Caribe colombiano*. [http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/605220080501\\_AErosionCaribeContinentalColombia.pdf](http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/605220080501_AErosionCaribeContinentalColombia.pdf)
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <https://www.r-project.org/>
- Rabinowitz, D. (1978). Dispersal Properties of Mangrove Propagules. *Biotropica*, 10(1), 47. <https://doi.org/10.2307/2388105>
- Ramirez-Reyes, C., Sims, K. R. E., Potapov, P., & Radeloff, V. C. (2018). Payments for ecosystem services in Mexico reduce forest fragmentation. *Ecological Applications*, 28(8), 1982–1997. <https://doi.org/10.1002/eap.1753>
- Record, S., Charney, N. D., Zakaria, R. M., & Ellison, A. M. (2013). Projecting Global Mangrove Species and Community Distributions Under Climate Change. *Ecosphere*, 4(3), 1–23. <https://doi.org/10.1890/ES12-00296.1>
- Resasco, J., Bruna, E. M., Haddad, N. M., Banks-Leite, C., & Margules, C. R. (2017). The contribution of theory and experiments to conservation in fragmented landscapes. *Ecography*, 40(1), 109–118. <https://doi.org/10.1111/ecog.02546>
- Restrepo, J. D., & Kjerfve, B. (2004). The Pacific and Caribbean Rivers of Colombia: Water Discharge, Sediment Transport and Dissolved Loads. En *Environmental Geochemistry in Tropical and Subtropical Environments* (pp. 169–187). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-07060-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-662-07060-4_14)
- Riascos, J. M., Cantera, J. R., & Blanco-Libreros, J. F. (2018). Growth and Mortality of Mangrove Seedlings in the Wettest Neotropical Mangrove Forests During ENSO:

- Implications for Vulnerability to Climate Change. *Aquatic Botany*, 147(March), 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.03.002>
- Rodríguez-Medina, K., Yañez-Arenas, C., Peterson, A. T., Euán Ávila, J., & Herrera-Silveira, J. (2020). Evaluating the capacity of species distribution modeling to predict the geographic distribution of the mangrove community in Mexico. *PLOS ONE*, 15(8), e0237701. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237701>
- Saenger, P. (2002). Mangrove Ecology, Silviculture and Conservation. En *Mangrove Ecology, Silviculture and Conservation*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-9962-7>
- Sbrocco, E. J., & Barber, P. H. (2013). MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology*, 94(4), 979–979. <https://doi.org/10.1890/12-1358.1>
- Sims, K. R. E. (2014). Do Protected Areas Reduce Forest Fragmentation? A Microlandscapes Approach. *Environmental and Resource Economics*, 58(2), 303–333. <https://doi.org/10.1007/s10640-013-9707-2>
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., & Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7), 573–583. <https://doi.org/10.1641/B570707>
- Swets, J. A. (1988). Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240(4857), 1285–1293. <https://doi.org/10.1126/science.3287615>
- Twilley, R. R., Rovai, A. S., & Riul, P. (2018). Coastal Morphology Explains Global Blue Carbon Distributions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(9), 503–508. <https://doi.org/10.1002/fee.1937>
- Vernette, G. (2002). Introducción a los ambientes deltaicos: morfología y sedimentación. En I.D. Correa & J. Restrepo (Eds.), *Geología y oceanografía del delta del río San Juan, litoral Pacífico de Colombia*. (pp. 23–56). Fondo Editorial Universidad EAFIT.
- Ward, R. D., Friess, D. A., Day, R. H., & Mackenzie, R. A. (2016). Impacts of climate change on mangrove ecosystems: a region by region overview. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2(4), e01211. <https://doi.org/10.1002/ehs2.1211>
- Werkowska, W., Márquez, A. L., Real, R., & Acevedo, P. (2017). A practical overview of transferability in species distribution modeling. En *Environmental Reviews* (Vol. 25, Número 1, pp. 127–133). Canadian Science Publishing. <https://doi.org/10.1139/er-2016-0045>
- Worthington, T. A., zu Ermgassen, P. S. E., Friess, D. A., Krauss, K. W., Lovelock, C. E., Thorley, J., Tingey, R., Woodroffe, C. D., Bunting, P., Cormier, N., Lagomasino, D., Lucas, R., Murray, N. J., Sutherland, W. J., & Spalding, M. (2020). A global biophysical typology of mangroves and its relevance for ecosystem structure and deforestation. *Scientific Reports*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71194-5>
- Zurell, D., Elith, J., & Schröder, B. (2012). Predicting to new environments: tools for

visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions*, 18(6), 628–634. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x>