

LECCIONES ECOLÓGICAS DE UNA ISLA QUE LO HA VISTO TODO

ECOLOGICAL LESSONS FROM AN ISLAND THAT HAS EXPERIENCED IT ALL

Ariel E. Lugo

Instituto Internacional de Dasonomía Tropical

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América

1201 Calle Ceiba, Jardín Botánico sur, Río Piedras, PR 00926-1119.

FAX: 787-766-6263; E-mail: alugo@fs.fed.us

RESUMEN

Puerto Rico ha sufrido cambios significativos en el uso de la tierra, transformándose de una isla boscosa a una agrícola y finalmente a una urbana. Los humedales costeros experimentaron cambios dramáticos a medida que cambiaba el uso de la tierra y el análisis eco-sistémico de estos cambios nos lleva a proponer las siguientes lecciones ecológicas de esta experiencia: 1. El paisaje costanero es dinámico y cambia continuamente debido a cambios en el nivel del mar, perturbaciones naturales y la actividad humana. Como consecuencia, los cambios en la cobertura y estado de los ecosistemas costeros son temporales y a veces, reversibles. 2. Los humedales costeros tienen resiliencia local y a nivel de paisaje, y perduran en una variedad de estados y escalas espaciales en las costas de Puerto Rico. 3. La estructura y el funcionamiento de los humedales costeros cambian al adaptarse en respuesta a disturbios antropogénicos agudos o crónicos. 4. La composición de especies de los humedales costeros cambia con los cambios ambientales crónicos introducidos por el ser humano. 5. En ocasiones el ser humano crea condiciones de humedales donde antes no existían o crea condiciones limitantes al crecimiento del humedal. En estas situaciones, se crean nuevos humedales o configuraciones estructurales y funcionales con combinaciones de especies nuevas e incluso especies exóticas. 6. Los humedales costeros deben caracterizarse por su función y no exclusivamente por su estructura o composición de especies.

Palabras clave: humedales costeros, conservación, manglares, estuarios, costas tropicales

ABSTRACT

Puerto Rico has gone through significant land cover change, going from an island that was forested to one that was agrarian and then finally becoming an urban island. Coastal wetlands experienced dramatic changes as alterations occurred in land cover and an eco-systematic analysis of these changes leads to the proposal of the following five ecological lessons learned from this experience: 1. Coastal landscapes are dynamic and continually changing due to changes in sea level, natural disturbance, and human activity. As a result, changes in cover and the condition of coastal ecosystems are temporary and, at times, apparently reversible. 2. Coastal wetlands are resilient at the local and landscape level and survive a variety of conditions and spatial scales in Puerto Rico's coasts. 3. The structure and function of coastal wetlands change by adapting in response to acute or chronic anthropogenic disturbances. 4. Coastal wetland species composition change with chronic environmental changes introduced by people. 5. Occasionally, people will create wetland conditions where they did not exist or create conditions that limit wetland development. In situations such as these, new wetlands or structural and functional configurations are created with a combination of new species and even alien species. 6. Coastal wetlands should be defined by their function and not exclusively by their structure or species composition.

Keywords: coastal wetlands, conservation, mangroves, estuaries, tropical coastal systems

INTRODUCCIÓN

Puerto Rico ha sufrido cambios dramáticos en el uso de la tierra (Figura 1). En milenios pasados, antes de la llegada de los seres humanos, la Isla era completamente boscosa. Para principios del siglo pasado, la Isla se había transformado a un casi 100 por ciento a la actividad agrícola. Cien años más tarde, a principios del siglo XXI, la cobertura de bosques era de cerca del 45 por ciento mientras que la cobertura urbana ascendió a casi el 20 por ciento convirtiendo a Puerto Rico en una isla urbana (Lugo 2002). La transformación de Puerto Rico de una isla boscosa a una agraria y ahora una urbana, en combinación con la alta densidad poblacional, alto nivel de consumo energético y recurrencia de eventos naturales catastróficos, es la base para decir que Puerto Rico lo ha visto todo desde el punto de vista ecológico (Lugo y Brandeis 2005). Más aún, los cambios en cobertura que ya ocurrieron en Puerto Rico son cambios que se auguran para el futuro en otras zonas tropicales, aun en la etapa de deforestación.

El objetivo de este ensayo es presentar las

lecciones ecológicas aprendidas en Puerto Rico en torno a la conservación de los humedales costeros a la luz de los cambios en uso de la tierra durante el último siglo. El ensayo está organizado en cuatro secciones. Primero presento un trasfondo conceptual sobre la ecología de los humedales costeros tropicales. Luego resumo brevemente los cambios históricos observados en los humedales costeros de Puerto Rico. En la tercera sección presento las lecciones ecológicas aprendidas en Puerto Rico, las cuales tienen relevancia para otros países tropicales. Finalmente incluyo una reflexión sobre el significado de la experiencia en Puerto Rico.

Trasfondo Conceptual

Los humedales costeros tropicales representan una alta diversidad de sistemas ecológicos dominados por pocas especies vegetales pero alta diversidad estructural, funcional y animal. Estos sistemas pueden estar influenciados por ríos o descargas de aguas superficiales y/o subterráneas y se encuentran en lagunas, franjas, deltas, planicies aluviales o en depresiones topográficas. Además,

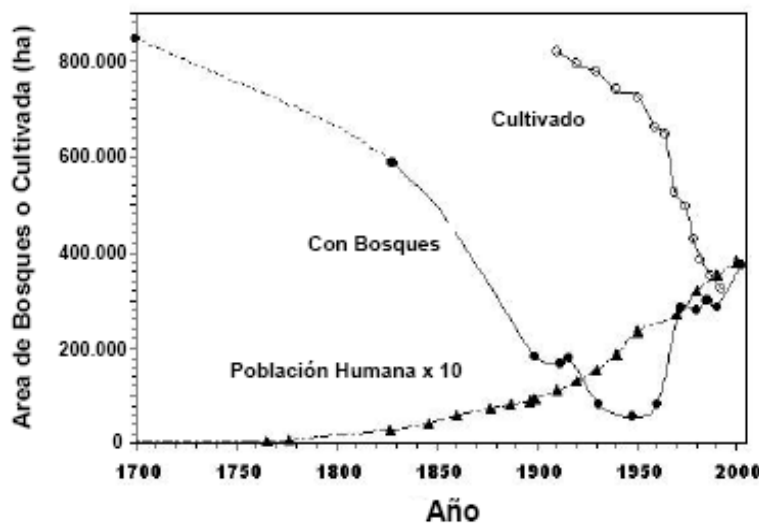


Figura 1. Cambios en cobertura y población en Puerto Rico durante tres siglos con detalles para el siglo XX (Lugo 2004).

los humedales costeros son impactados periódicamente por eventos naturales agudos (de corta duración) tales como huracanes, inundaciones, incursiones marinas (grandes olas, mareas de tormenta o tsunamis) o movimientos masivos de rocas y sedimentos. Por lo anterior, para entender el funcionamiento de los humedales costeros es necesario considerar todo el paisaje, incluso los lugares donde se originan los eventos de perturbación que los impactan. También es necesario analizar los impactos y respuestas de los humedales a estos disturbios a través de décadas. Los estudios a corto plazo, aunque útiles, no son suficientes para entender fenómenos con ciclos de recurrencia de largo plazo. Por ejemplo, para entender las respuestas de los humedales costeros a huracanes o sequías se requiere el estudio de por lo menos un ciclo en el patrón de recurrencia del huracán o la sequía. Los sistemas intermareales a su vez están sometidos al ciclo Metónico de 19 años después del cual las fases de la luna recurren en el mismo orden que en el ciclo anterior. Ciclos de décadas están asociados a oscilaciones en procesos meteorológicos que controlan el clima. En Puerto Rico, dependiendo de la magnitud del evento, el tiempo de recurrencia de huracanes y sequías varía entre 20 y 100 años.

Las actividades del ser humano complican la interpretación de la ecología de humedales costeros al introducir en estos sistemas perturbaciones adicionales que generalmente son menos predecibles por ser consecuencias no intencionales de diversas actividades aparentemente no relacionadas. Algunos ejemplos de disturbios antropogénicos son: tala de vegetación; represamiento de ríos; relleno de humedales; dragados; fragmentación del paisaje por alteraciones en las escorrentías, (por estructuras, carreteras y caminos); vertido de desperdicios y sustancias tóxicas; eutroficación e introducción de especies exóticas. Estos disturbios antropogénicos, al igual que los naturales, también requieren estudios a largo plazo y en el contexto amplio del paisaje en el cual ocurren. Más aún, algunos de los disturbios antropogénicos adquieren naturaleza crónica, lo que extiende sus impactos a largo plazo. La interacción entre disturbios naturales (más regulares y predecibles) y antropogénicos (generalmente impredecibles) complica aún más la situación ecológica de los humedales costeros aumentando también el grado de incertidumbre para su conservación.

Dada la complejidad del entorno natural que rige el funcionamiento de los humedales costeros, recomiendo un enfoque de análisis y estudio a nivel de conjunto de ecosistemas a varias escalas de espacio y tiempo, o sea, enfocado en el funcionamiento y las propiedades de sistemas *sensu* Odum (1983). Elementos de este enfoque funcional incluyen la descripción cuantitativa de las condiciones ambientales que regulan el funcionamiento de los humedales costeros, la identificación de las fuerzas que perturban los sistemas costeros, lo que incluye la frecuencia, intensidad y distribución espacial de los eventos de perturbación y las respuestas de los distintos ecosistemas a estos eventos. Al considerar las respuestas de los humedales costeros a disturbios, el enfoque debe apuntar a las características de resistencia, resiliencia, productividad, reciclaje de materiales, composición de especies y desarrollo estructural; todo esto a escalas de tiempo y espacio apropiadas para dilucidar respuestas a corto y largo plazo (Lugo *et al.* 1999).

El desarrollo de modelos heurísticos nos ha facilitado el enfoque eco-sistémico al estudio y conservación de los humedales costeros en Puerto Rico. Por ejemplo, Cintrón *et al.* (1978) utilizaron un modelo para explicar la respuesta a largo plazo de manglares a cambios en salinidad. Más tarde, en colaboración con varios colegas desarrollamos un modelo general del efecto de una variedad de disturbios sobre humedales (Lugo *et al.* 1981, Figura 4.9 en Lugo *et al.* 1990) basado en la revisión de Lugo (1978). En todos los ejemplos dados, los modelos nos ayudaron a conceptualizar los efectos de las perturbaciones naturales y antropogénicas sobre los humedales costeros y sobre ecosistemas en general.

Al desarrollar el modelo, primero diferenciamos entre perturbaciones naturales, antropogénicas y las interacciones entre éstas (Tabla 1). Los eventos de perturbación luego se subdividen por su duración en agudos y crónicos. Tal clasificación de fuerzas perturbadoras permite contrastar primero, aquellas perturbaciones que alteran en forma temporal y de manera aparentemente reversible el estado del ecosistema sin transformarlo a otro tipo de ecosistema. Segundo, aquellas perturbaciones que transforman o reconfiguran (*flip sensu* Carpenter *et al.* 2001) los humedales a ecosistemas distintos pero estables y que funcionan normalmente bajo las nuevas condiciones. Por ejemplo, la diferencia entre un oleaje que cause mortalidad en un manglar vs. un

Tabla 1. Clasificación de perturbaciones con ejemplos relevantes a humedales costeros.

Tipo de Perturbación		Duración
		Agudo
		Crónico
Natural	Huracán	Sequía
Antropogénica	Tala	Alteración geomorfológica
Interacción	Tsunami en costa ocupada	Sedimentación de la costa

oleaje que sedimente el manglar y lo transforme a un bosque de *Casuarina equisetifolia*, como ocurrió en la costa de Piñones en el norte de Puerto Rico.

Entre las posibles respuestas de los humedales a las perturbaciones se encuentran pulsos en los procesos del ecosistema, reajuste a nuevos estados de sucesión, cambios en la composición de especies, cambios en el tipo de sistema ecológico y la formación de nuevos humedales costeros o reconfiguración del paisaje y sus unidades. Estas posibilidades están contempladas en el modelo en la Figura 2.

El modelo ilustra los efectos y consecuencias a corto y largo plazo de la interacción entre fuerzas naturales y la biota que compone los humedales costeros. Si tomamos como ejemplo el oleaje como fuerza natural actuando sobre un manglar, la secuencia de interacciones incluye cinco etapas:

1. La modificación de la intensidad de la fuerza incidente; en este caso modificación de la fuerza del oleaje por la estructura biótica del manglar (raíces fúlcreas y tallos) y/o la topografía o alguna barrera costera que disipa energía, ya sea por estructura física, topografía o sustrato.
2. La disipación de la energía del oleaje sobre raíces y el sustrato del manglar. En este caso, las raíces y el sustrato del manglar constituyen interfase biótica sobre la cual las olas y marejadas disipan su energía.
3. Los efectos del oleaje son obviamente proporcionales a la intensidad del oleaje que en magnitud extrema ilustrada aquí, por ej., un tsunami, incluyen la erosión, el volteo de árboles y la sedimentación.
4. Las consecuencias a corto plazo del efecto del oleaje fuerte incluyen la formación de nuevos

sustratos, cambios en la geomorfología y cambios en el hidropériodo.

5. Las consecuencias a largo plazo de un oleaje fuerte incluyen cambios en la sucesión ecológica tales como el establecimiento y crecimiento rápido de organismos en sustratos expuestos, potenciales cambios en la composición de especies y potenciales cambios en la naturaleza del ecosistema. Por ejemplo, si el cambio geomorfológico del oleaje cambia la hidrología significativamente, es posible que se restablezcan ecosistemas, mosaicos de ecosistemas o paisajes distintos al que fue impactado por el oleaje. Alternativamente, si las condiciones originales se restablecen, el manglar se restablece nominalmente como era anteriormente, o modificado de acuerdo a las nuevas condiciones.

El modelo en la Figura 2 aplica a cada fuerza natural que pueda impactar a los sistemas costeros (viento, escorrentía, mareas, etc.). El modelo separa las etapas de efecto y respuesta atribuibles a cada fuerza natural y relaciona estas fuerzas o disturbios con todo el ecosistema por medio de la respuesta de sucesión a largo plazo. Con este tipo de análisis aprendimos a diferenciar entre los efectos atribuibles a cambios en salinidad, derrames de aceite, vientos, marejadas, etc. (Lugo *et al.* 1981). Sin embargo, la realidad es que, por lo general, un ecosistema costero puede ser impactado por más de una fuerza simultáneamente (e.g., viento y marejada) y los eventos de disturbio son recurrentes, por lo que un evento puede interrumpir las respuestas a eventos anteriores. Además, debido a que los impactos de los disturbios varían según la intensidad de éstos, se dejan efectos residuales diferentes que influyen las trayectorias de restauración de forma diferente.

Modelo de cómo una perturbación en particular afecta un ecosistema

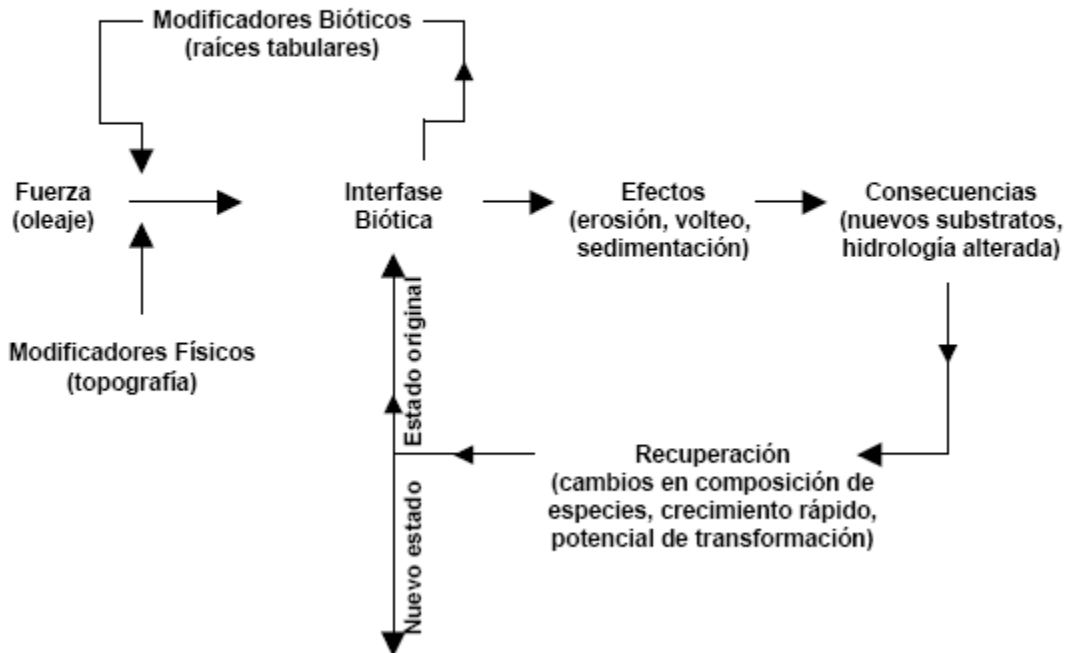


Figura 2. Modelo de la interacción entre la fuerza de un disturbio (oleaje durante un tsunami) y un ecosistema de manglar (basado en Lugo *et al.* 1999). El modelo se explica en el texto.

Es decir, el punto de partida de los procesos de restauración es difícil, sino imposible, de determinar. Lo que contribuye a crear estados maduros similares en manglares es la “equifinalidad” o sea, el común fin de la sucesión, ya que diferentes trayectorias de desarrollo llevan a estados similares de madurez. En otras palabras, aunque el modelo en la Figura 2 es útil para el análisis, la organización de ideas y la investigación, la realidad es que es una simplificación de la realidad en la que se desarrollan los sistemas costeros. Más aun, la sinergia entre fuerzas diversas es un asunto de crítica importancia que no se incluye en este modelo.

Además de su valor heurístico y analítico, el modelo de la Figura 2 tiene utilidad para la conservación. Aquí quiero rescatar dos conceptos fundamentales. El primero es la idea de hacer

explícita la relación entre las fuerzas de disturbio y los componentes particulares del ecosistema donde se disipa la energía del disturbio. En el ejemplo ilustrado en la Figura 2 el disturbio es un oleaje y la interfase biótica es el sustrato, las raíces fúlcreas o los pneumatóforos del manglar. Si el disturbio fuese el viento, la interfase sería el dosel del bosque. Cuando el disturbio es la salinidad, la interfase es el funcionamiento de las raíces. Identificar qué interfase es afectada por cuál fuerza natural es de crítica importancia para el manejo ya que las acciones de mitigación pueden ser encaminadas con más efectividad.

En segundo término, es preciso identificar y entender las consecuencias a corto plazo que las fuerzas del disturbio causan al ecosistema para luego poder conocer las consecuencias a largo plazo atribuibles a ese disturbio. Generalmente, luego de

un disturbio tenemos la expectativa de restaurar el sistema afectado a las condiciones originales en que se encontraba. Sin embargo, el modelo deja ver claramente la posibilidad de divergencia en el tipo de ecosistema que eventualmente se restablecerá en un lugar particular. En muchas ocasiones las consecuencias a corto plazo de un disturbio impiden la restauración de los ecosistemas originales y es necesario aceptar la substitución de ecosistemas o la reconfiguración del paisaje y sus elementos. Esta es una de las lecciones ecológicas más importantes que hemos aprendido en Puerto Rico. Estos nuevos sistemas (*sensu* Lugo y Helmer 2004), o reconfiguraciones no son de menor valor ecológico ni pueden necesariamente ser considerados como sistemas “degradados” sino que pueden representar un relevo acoplado a nuevas circunstancias ambientales (Margalef 1977).

¿Qué elementos están en juego en la transformación de un tipo de ecosistema a otro? Son tres principales: (1) la intensidad o fuerza del disturbio, (2) el tipo de variable afectado por la fuerza perturbadora y (3) los cambios efectuados a las condiciones ecológicas que controlan el tipo de regeneración posible luego del disturbio. A continuación elaboro cada una en orden.

La intensidad de un disturbio se mide en unidades de energía disipada por unidad de área en la interfase donde se disipa la energía. Como se aprecia en la Tabla 2, distintas fuerzas naturales están asociadas a un amplio espectro energético. Por eso una fuerza como el viento o el oleaje puede funcionar como energía positiva al funcionamiento del ecosistema cuando sus intensidades son bajas, o pueden causar enorme daño estructural cuando sus intensidades son altas. Es por esto también que el efecto de disturbios (naturales o antropogénicos) está en función en primer lugar de sus intensidades y en segundo lugar de la naturaleza y condición de las interfaces bióticas con las que interactúan. Obviamente la energía disipada por oleajes sobre el arrecife (Tabla 2) requiere interfaces más resistentes que las interfaces que reciben los embates del viento. De hecho, el talud externo del arrecife desciende con muy fuerte declive y está recortado por profundas ranuras que canalizan la energía del oleaje aumentando el área de disipación. Más arriba, una topografía altamente esculpida disipa aun más la energía residual. Más atrás, el manglar aparece ofreciendo otra etapa de disipación. Es decir, la disipación de energía se lleva a cabo de forma escalonada y secuencial, dando

origen a cadenas de sistemas donde la participación biológica, en términos de especies y grado de cobertura, varía según la energía del oleaje disminuye.

El segundo elemento a considerar en la transformación de un ecosistema a otro es el tipo de variable afectado por la fuerza perturbadora. Carpenter *et al.* (2001) reconocieron la diferencia en respuesta a disturbios en las variables rápidas vs. las variables lentas. Las variables correspondientes a las tasas de recambio (de estructuras o almacenajes) de los ecosistemas se consideran rápidas si exhiben altas tasas de recambio y lentas cuando las tasas de recambio son bajas. La tasa de recambio se calcula dividiendo la tasa de flujo entre la biomasa (o materiales) de la variable de interés. Por ejemplo, el crecimiento de la madera, dividido entre su biomasa o la caída de hojarasca, dividida entre la biomasa de hojarasca, serían las tasas de recambio de la madera y la hojarasca respectivamente. En estos dos ejemplos, la madera sería la variable lenta con tasas de recambio de décadas y la hojarasca la rápida con tasas de recambio de meses a años. La materia orgánica o los nutrientes en el suelo serían otros ejemplos de variables lentas y las hojas en el dosel un ejemplo de una variable rápida.

Los disturbios que impactan variables rápidas generalmente no transforman o reconfiguran significativamente los ecosistemas. Cuando se han consumido los recursos que constituyen las variables lentas (e.g., materia orgánica del suelo), es que surge la posibilidad de transformar el estado del ecosistema. Por ejemplo, una ventolera que cause defoliación a un manglar no va a transformar el manglar a otro estado. Dado un tiempo razonable, el manglar se recupera y continúa funcionando. Sin embargo, una marejada que sedimente el manglar y evite la entrada de la marea, cambia el sustrato (un compartimiento lento) y produce condiciones conducentes a la transformación a otro tipo de ecosistema. El razonamiento se basa en que los compartimientos rápidos, por sus altas tasas de recambio, tienen la capacidad de recuperarse rápidamente después de un disturbio. Todo lo contrario sucede con una variable o compartimiento lento. Si un disturbio consume recursos identificados como variable lenta, es poco probable que después del disturbio el sistema se recupere rápidamente. En forma análoga, es como si el ecosistema se hubiese quebrado debido a la pérdida de su capital de nutrientes y materia orgánica,

Tabla 2. Disipación de energía por dos fuerzas naturales asociadas a disturbios costeros (Lugo *et al.* 2000). La incidencia de energía solar se presenta como referencia.

Fuerza	Energía (julios m²s⁻¹)
Viento	
Viento promedio anual global	0,014
Viento sobre el lago Mendota	0,003-0,015
Viento de tormenta invernal sobre el Long Island Sound	2
Vientos del huracán Daisy	
0 a 37 km (radio en el centro)	1,6
37 a 74 km (radio en banda)	72
74 a 111 km (radio en banda)	38
111 a 148 km (radio en banda)	27
Promedio ponderado por área	47
Oleaje	
Promedio anual del oleaje en los arrecifes del Grand Cayman Island	20-25
Zona de mayor oleaje por los vientos alíceos, Bikini Atoll	200-300
Oleaje de costa rocosa expuesta, Pacífico NE	3,000
Máximo oleaje por el huracán Allen en los arrecifes de Jamaica	550,000-750,000
Energía solar (insumo promedio por 24 h)	185

capital que tardó décadas o siglos en acumular. Por ejemplo, algunas turberas en manglares tienen edades de miles de años y son esenciales para mantener el manglar nivelado con el mar. La pérdida súbita de tal legado, sin duda, transformaría el manglar a una laguna.

Un corolario de la discusión anterior es que en términos generales los disturbios naturales tienden, con excepciones, a impactar variables

rápidas (por ej., compartimientos de rápida renovación como la biomasa foliar), mientras que el ser humano tiende a impactar variables lentas (e.g., el suelo y su fertilidad). Las excepciones se deben a la intensidad del disturbio, o sea, que un disturbio que normalmente impacte variables rápidas puede impactar variables lentas cuando ocurre a intensidades altas, las cuales son menos frecuentes. Un deslizamiento de terreno es un ejemplo de un

disturbio natural agudo que en ciertas magnitudes afecta variables lentas y transforma el ecosistema como ocurrió en la costa norte de Venezuela en el 1999 (Larsen *et al.* 2001, Wieczorek *et al.* 2001).

El tercer elemento a considerar en la transformación de un tipo de ecosistema a otro es el cambio en las condiciones ecológicas que controlan el tipo de regeneración después del disturbio. Las oportunidades de regeneración del sistema original disminuyen si las variables lentas terminan degradadas (por ej., el suelo de un bosque, las turberas de los manglares) e incapaces de suplir los nutrientes y condiciones necesarias para restablecer el sistema anterior. Los compartimientos lentos constituyen una memoria de largo plazo del sistema. La resiliencia local se encuentra determinada en gran medida por la presencia de los compartimientos de lenta renovación. Si después del disturbio no quedan suficientes legados históricos del sistema anterior (por ej., después de una deforestación y limpieza de un sitio) y si el microclima cambia radicalmente, también se dificulta el restablecimiento de las especies allí presentes antes del disturbio. Finalmente, si en las inmediaciones no hay suficientes propágulos de las especies originales o si hay presencia de propágulos de especies exóticas agresivas, también se dificultará el restablecimiento del ecosistema original. Estas condiciones en conjunto casi aseguran que las especies que se restablezcan después de un evento perturbador serán distintas a las originales y es muy posible que el tipo de ecosistema también cambie.

Trasfondo Histórico

Dada la topografía accidentada de Puerto Rico, la mayor parte de la actividad humana se ha llevado a cabo en las llanuras costaneras. Esto ha causado que la vegetación costera haya sufrido una reducción neta en su cobertura y cambios en su estructura y composición de especies. Los bosques aluviales fueron los primeros en ser deforestados y convertidos a cultivos agrícolas y aun actualmente son los bosques menos extensos y con la menor protección (Helmer 2004). La vegetación de las dunas de arena y las zonas arenosas en las costas fue desmontada para dar paso a plantaciones comerciales de palmas de coco (*Cocos nucifera*). Los manglares y humedales de *Pterocarpus officinalis* también fueron transformados o degradados en algunos casos para uso agrícola, se talaron para producir carbón, o

registraron mortalidad masiva como resultado de cambios hidrológicos regionales, incluyendo el drenaje. Durante el apogeo de la era agrícola a principios del siglo XX, los humedales y la vegetación costera llegaron a su cobertura mínima. Los sistemas acuáticos, como ríos y estuarios, sufrieron los impactos de altas tasas de sedimentación (Larsen y Santiago Román 2001). Además, muchos cuerpos de agua fueron canalizados, drenados o desviados para mantener los cultivos agrícolas y expandir el área bajo cultivo.

Durante la era urbana ocurrieron tres cambios importantes en la cobertura de terrenos en Puerto Rico (Figura 1). Éstos fueron el aumento en la cobertura urbana, la disminución en la cobertura agrícola y el aumento en la cobertura de vegetación (Lugo 2002). La sorpresa en estos cambios fue la disminución de la cobertura agrícola que permitió que aumentase también la cobertura vegetal, a pesar de altas tasas de urbanización. Como consecuencia de estos cambios regionales, los humedales costeros experimentaron dos patrones de cambio contrastantes. Por un lado, los humedales costeros aumentaron en cobertura debido al abandono y deterioro de las obras de drenaje que obstruían sus aportes de agua (Figura 3). Al reducirse o abandonarse la actividad agrícola aumentaron las escorrentías de aguas superficiales y subterráneas a los humedales, los cuales se expandieron considerablemente. Por otro lado, la expansión urbana causó cambios adicionales en los humedales costeros.

La urbanización de la costa impactó los humedales costeros en las siguientes formas (Lugo 1988):

- Convirtió algunos humedales en áreas críticas para las zonas urbanas (aeropuertos, puertos, urbanizaciones) o los desarrollos turísticos.
- Canalizó ríos y estableció obras de control de inundaciones.
- Represó los ríos de mayor caudal.
- Erosionó las laderas en las áreas de captación de agua para los humedales.
- Drenó los humedales por bombeo y control de salinidad con diques y otras obras hidráulicas.
- Eliminó o degradó las defensas naturales contra el embate del oleaje, por eliminación o degradación de las dunas de arena y los arrecifes de coral.
- Contaminó las aguas con sustancias químicas exóticas de alta toxicidad.
- Aumentó el volumen de aguas usadas (tratadas y sin tratar) que llega a los humedales.

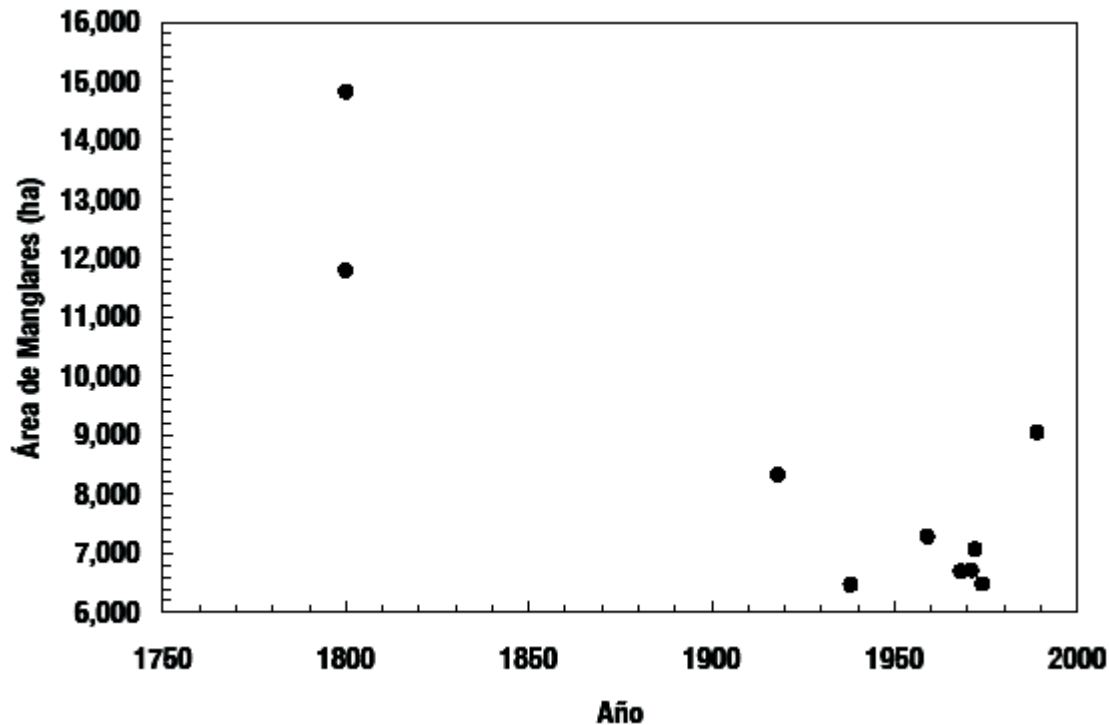


Figura 3. Cambios históricos en la cobertura de manglares en Puerto Rico. Aunque los datos no son estrictamente comparables por originarse de distintos estudios con definiciones distintas del manglar, las tendencias coinciden con la experiencia.

- Aumentó el volúmen de las lagunas y los estuarios a causa de dragados y extracción de arena.
- Fragmentó hábitats a causa de la expansión urbana.
- Aisló los sistemas costeros de hábitats naturales adyacentes y complementarios.

El abandono de la agricultura y la expansión urbana en Puerto Rico crearon condiciones paradójicas en el contexto ecológico de los humedales costeros. Ya discutí el aumento en la cobertura de humedales (Figura 3) al restablecerse sus aportes de agua y su hidrología y que dio como resultado humedales normales y saludables. Sin embargo, algunos cambios causados por la urbanización son responsables de cambios en el funcionamiento de algunos humedales costeros. Por ejemplo, el dragado de lagunas y estuarios aumenta la profundidad y el volumen de agua de estos sistemas (Figura 4) sin afectar los intercambios de agua por marea o escorrentía. Esto, acoplado a la descarga de efluentes ricos en materia orgánica,

causa que la calidad del agua se deteriore debido a la reducción en la tasa de intercambio de agua en las lagunas y que como consecuencia los sistemas pierdan su capacidad de aeración y se transformen en sistemas anaeróbicos. Este es un ejemplo donde las lagunas se perciben como normales en su aspecto pero su funcionamiento ha cambiado radicalmente, lo que se aprecia por la incidencia de eventos periódicos de mortandad masiva de peces. Cuando las aguas de escorrentía están contaminadas con sustancias químicas tóxicas, éstas se acumulan en los sedimentos. Por eso, los dragados de bahías y lagos artificiales en Puerto Rico crean problemas con la disposición de sedimentos tóxicos. La eutroficación de aguas costeras tiene un impacto negativo en los arrecifes (Hernández Delgado 2005) debido a la limitación en la transparencia y deposición de sedimentos finos sobre los pólipos.

En resumen, durante los últimos 100 años los humedales costeros en Puerto Rico han variado

significativamente en cobertura, la cual disminuyó durante la época agrícola y aumentó durante la época urbana, debido al abandono de actividades agrícolas incompatibles con los humedales. En el presente, la cobertura de humedales costeros está en su nivel histórico más alta, pero todavía es probablemente mucho menor a la que existía al momento del descubrimiento. La mayor parte de los humedales costeros de Puerto Rico lucen y funcionan normalmente, pero los cambios introducidos por la urbanización de la isla han causado cambios en el funcionamiento de algunos de ellos. La introducción de sustancias tóxicas, reducciones en la capacidad de aeración y la eutroficación de las aguas son algunos de los cambios crónicos a estos sistemas. Los efectos de la fragmentación de hábitats aún no se entienden, pero se sabe que afectan el movimiento de la avifauna o las migraciones aguas arriba de camarones y otros organismos acuáticos que migran entre el estuario y la montaña (March *et al.* 2003).

Lecciones Ecológicas

A continuación presento seis lecciones ecológicas derivadas de la experiencia con los humedales costeros en Puerto Rico. Bajo cada lección presento corolarios o ejemplos. El Apéndice resume casos específicos.

1. El paisaje costero es dinámico y cambia continuamente. Este cambio continuo no solamente se debe a cambios naturales en el nivel del mar o la periodicidad de las perturbaciones naturales, sino que depende también de la actividad humana que evoluciona a través de distintas épocas caracterizadas por distintas clases de actividades y distintos niveles de intensidad. Como consecuencia, los cambios en los estados de los ecosistemas costaneros y de la cobertura de terrenos generalmente son temporales y reversibles.
2. Los humedales costeros tienen resiliencia a varias escalas de organización y perduran en una variedad de estados estructurales y funcionales en las costas de Puerto Rico.

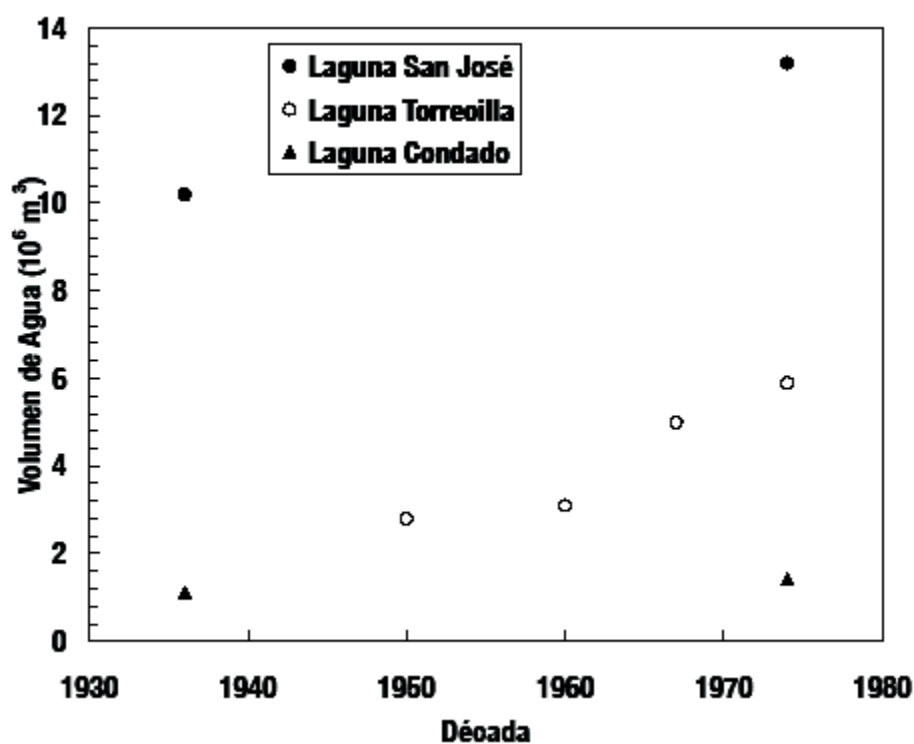


Figura 4. Cambio en el volumen de agua de tres lagunas en la zona metropolitana de San Juan, PR.

- La cobertura y el estado de los humedales costeros varían con el tipo de actividad humana prevaleciente en la región. En el caso de Puerto Rico, los humedales costeros fueron afectados en forma distinta por la actividad agraria y por la actividad urbana.
 - La actividad agraria reduce la cobertura de humedales costeros convirtiéndolos en otros tipos de sistemas ecológicos, pero esas conversiones resultaron generalmente reversibles cuando se abandonó la actividad agrícola, particularmente en aquellos lugares en donde las condiciones hidrológicas, topográficas y geomorfológicas se mantuvieron favorables o los cambios a éstas fueron mínimos.
 - La actividad urbana, por el contrario, tiende a producir cambios fundamentales en la topografía, geomorfología e hidrología de los humedales costeros causando cambios que son mucho más difíciles de revertir.
 - Cuando las condiciones topográficas, hidrológicas y geomorfológicas favorables a los humedales permanecen viables, los humedales costeros pueden funcionar y mantenerse a largo plazo dentro o adyacentes al ámbito urbano.
 - En climas estacionales los manglares sufren eventos crónicos de mortalidad (décadas), pero tales mortalidades son ajustes naturales reversibles y eventualmente el manglar manifiesta periodos de regeneración y crecimiento donde previamente el manglar casi había desaparecido o había sido substituido por otro tipo de humedal.
3. Los disturbios antropogénicos crónicos (Lugo *et al.* 1981), también pueden cambiar la estructura y el funcionamiento de los humedales costeros.
- En sitios impactados por derrames de petróleo o alteraciones hidrológicas resalta que los manglares pierden estatura y vigor.
 - Las lagunas costeras cambian su metabolismo como resultado de las reducciones en aeración a causa de dragados, rellenos o cambios en la calidad de las aguas.
 - Los humedales costeros de agua dulce se convierten en humedales salinos cuando el deterioro de las obras de ingeniería permite nuevamente la intrusión salina.
 - Los humedales costeros adaptados a pulsaciones hidrológicas pueden convertirse en humedales costeros bajo inundación crónica cuando las obras de ingeniería aíslan el sistema y estabilizan el hidropériodo eliminando los pulsos hidrológicos naturales.

4. La composición y la abundancia relativa de las especies (flora y fauna) de los humedales costeros cambia en proporción a los cambios ambientales crónicos introducidos por el ser humano.

- Cuando los humedales cambian de condiciones salinas a condiciones de agua dulce o viceversa siempre hay un cambio dramático en la composición de especies.

- Cuando el humedal cambia de un humedal con pulsos hidrológicos a uno con niveles de agua estables, también cambian las especies.

- Cuando cambia la salinidad del manglar, cambia también la zonificación de especies que migran de acuerdo a su tolerancia a la sal.

5. En ocasiones, el ser humano crea condiciones de humedales donde antes no existían o crea condiciones limitantes al desarrollo de humedales. En estas situaciones, se crean nuevos humedales con combinaciones de especies nuevas que pueden incluir especies exóticas.

- El establecimiento de humedales de *Melaleuca quinquinervia* en la costa norte de Puerto Rico está asociado a la introducción del fuego o alteración del hidropériodo a causa de las actividades urbanas en lugares donde los humedales nativos ya habían sido convertidos a pastizales.

- En las ciudades las tuberías averiadas o los sistemas de drenaje pueden crear condiciones hidrológicas favorables para el establecimiento de micro-humedales herbáceos con nuevas combinaciones de especies.

6. El dinamismo funcional y estructural y la capacidad de los humedales intermareales de agregarse y desagregarse confiere un alto potencial para adaptación a la amplia gama de energía que caracteriza el ambiente costero. Esta característica implica que es necesario considerar estos mosaicos y sus elementos individuales como unidades funcionales. Por esta razón se hace imprescindible considerar estos sistemas de forma integrada y no como un mosaico de agregados aislados.

Reflexión

La experiencia en Puerto Rico demuestra la resiliencia y adaptabilidad de los humedales costeros. A pesar de siglos de impacto humano y la recurrencia de perturbaciones naturales, los humedales costeros no solo prevalecen en las costas de Puerto Rico sino que han aumentado en cobertura. Estos sistemas resisten o se recobran de los impactos de tormentas de viento, oleajes,

marejadas, inundaciones o cualquier otra fuerza natural aguda que les impacte sin cambiar fundamentalmente las condiciones hidrológicas y geomorfológicas necesarias para sostenerlos. Factores crónicos, ya sean antropogénicos o naturales pueden transformar los humedales costeros a ecosistemas distintos e incluso pueden suprimir la presencia del humedal por décadas. Pero en el momento en que las condiciones propicias para los humedales retornan al lugar, el humedal se restablece rápidamente. Según y conforme a las condiciones ambientales, estos humedales rehabilitados naturalmente pueden desarrollarse estructural y funcionalmente a niveles similares, superiores o inferiores a los de los humedales que allí ocurrían antes de la transformación. Aún cuando pueda variar el nivel estructural y funcional de los humedales restablecidos, no queda duda al observador que los sistemas que prevalecen son humedales saludables. En casos extremos surgen nuevos humedales con combinaciones de especies nuevas que incluyen especies exóticas. Estos nuevos humedales funcionan igual a los humedales nativos y no aparentan representar ningún sistema aberrante.

¿Qué significa esta experiencia para la conservación de los humedales costeros tropicales? Yo percibo por lo menos tres significados importantes. Primero, la importancia imperativa de establecer o mantener las condiciones ambientales que sostienen a los humedales costeros. El desarrollo estructural y el funcionamiento de los humedales dependen de condiciones que se originan fuera de éstos, o sea el contexto hidrológico y geomorfológico de las cuencas que suplen de agua, nutrientes y organismos a los humedales. Mientras se den las condiciones apropiadas, los humedales funcionarán, pero en la medida en que estas condiciones cambien, se observarán cambios rápidos en la biota del humedal.

La conservación de los humedales costeros requiere un enfoque de gran escala espacial y a largo plazo para incluir los disturbios y eventos naturales periódicos asociados a la supervivencia del humedal. La ciencia que apoya la conservación de humedales también tiene que tener una visión amplia en cuanto a escala espacial y temporal. La futura actividad científica en los países tropicales será cada vez más amplia en el tiempo y el espacio, más interactiva entre las diversas especialidades y escalas de estudio, y se acercará más a las aplicaciones prácticas para la conservación de

ecosistemas.

Segundo, la resiliencia de los humedales costeros y su capacidad de surgir dondequiera que prevalezcan las condiciones ambientales apropiadas implica que el futuro de estos sistemas depende de que tengan suficiente espacio en las costas para su establecimiento, rehabilitación o para la creación de nuevos humedales. Tal planificación en el uso del espacio costero mitigaría la fragmentación de humedales que hemos observado en Puerto Rico a causa del crecimiento urbano. No tenemos evidencia que indique que los microhumedales aislados funcionan anormalmente o que no tengan importancia ecológica. Sin embargo, hay mayor valor ecológico en sistemas no fragmentados y por esa razón el éxito de la conservación de humedales costeros depende de nuestra voluntad para permitirle la ocupación de espacios contiguos considerables en la zona costanera.

Finalmente, la experiencia en Puerto Rico nos ilustra los mecanismos que juegan un papel importante en los ajustes de los sistemas naturales ante los cambios globales que siempre han caracterizado a nuestro Planeta. La dominancia de especies exóticas en tantos ecosistemas nuevos (Lugo y Helmer 2004, Hobbs *et al.* 2006) no es un accidente ni indicio de que algo anda mal con la ecología del Planeta. Por el contrario, esos organismos que prevalecen bajo condiciones naturales en condiciones extremas creadas por el ser humano y por la naturaleza misma son los indicadores de cambio. Indican también que los ecosistemas son capaces de cambiar su composición de especies y su estructura mientras mantengan su funcionamiento y servicios en respuesta a cambios ecológicos.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se llevó a cabo en colaboración con la Universidad de Puerto Rico. Mildred Alayón y Lía Sánchez colaboraron en la elaboración del manuscrito. Agradezco a los siguientes colegas sus comentarios al manuscrito: Blanca Ruiz, Gilberto Cintrón, Frank Wadsworth, Ernesto Medina y revisores anónimos.

LITERATURA CITADA

ALVAREZ LÓPEZ, M. 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. Pp. 251-265, in A. E. Lugo, M. Brinson y S. Brown (eds.):

- Forested wetlands of the world. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- CARPENTER, S., B. WALKER, J. M. ANDERIES y N. ABEL. 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4:765-781.
- CINTRÓN, B. B. 1983. Coastal freshwater swamp forests: Puerto Rico's most endangered ecosystem? Pp. 249-282, *in* A. E. Lugo (ed.): *Los bosques de Puerto Rico*. USDA Forest Service and Department of Natural Resources, Río Piedras, PR.
- CINTRÓN, G., A. E. LUGO, D. J. POOL y G. MORRIS. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica* 10:110-121.
- HELMER, E. 2004. Forest conservation and land development in Puerto Rico. *Landscape Ecology* 19:29-40.
- HERNÁNDEZ DELGADO, E. A. 2005. Arrecifes de coral. Pp. 281-355, *in* L. Joglar (ed.): *Biodiversidad de Puerto Rico: vertebrados terrestres y ecosistemas*. Editorial del Instituto de Cultura Puertorriqueña. San Juan, Puerto Rico.
- HOBBS, R. J., S. ARICO, J. ARONSON, J. S. BARON, P. BRIDGEWATER, V. A. CRAMER, P. R. EPSTEIN, J. J. EWEL, C. A. KLINK, A. E. LUGO, D. NORTON, D. OJIMA, D. M. RICHARDSON, E. W. SANDERSON, F. VALLADARES, M. VILÀ, R. ZAMORA y M. ZOBEL. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1-7.
- LARSEN, M. C. y A. SANTIAGO ROMÁN. 2001. Mass wasting and sediment storage in a small montane watershed: an extreme case of anthropogenic disturbance in the humid tropics. Pp. 119-138, *in* J. M. Dorova, B. B. Palcsak, F. Fitzpatrick y D. Montgomery (ed.): *Geomorphic Processes and Riverine Habitat*: American Geophysical Union, Water Science and Application Series Volume 4. Washington, DC.
- LARSEN, M.C., G.F. WIECZOREK, L.S. EATON, B.A. MORGAN, y H. TORRES SIERRA. 2001. Natural hazards on alluvial fans: the Venezuela debris-flow and flash-flood disaster. U.S. Geological Survey Fact Sheet, FS 103-01 4 p. <http://pubs.usgs.gov/fs/fs-0103-01/fs-0103-01.pdf>.
- LARSEN, M.C., G.F. WIECZOREK, L.S. EATON, B.A. MORGAN, y H. TORRES SIERRA. 2001. Venezuela debris-flow and flash-flood disaster of 1999 studied: EOS, Transactions: American Geophysical Union 82 (47): 572-573.
- LUGO, A. E. 1978. Stress and ecosystems. Pp 62-101, *in* J. H. Thorp y J. W. Gibbons (eds.): *Energy and environmental stress in aquatic systems*. National Technical Information Services, Springfield, VA.
- LUGO, A. E. 1988. The mangroves of Puerto Rico are in trouble. *Bulletin of the American Littoral Society* 17:11-12.
- LUGO, A. E. 2002. Can we manage tropical landscapes? – an answer from the Caribbean perspective. *Landscape Ecology* 17:601-615.
- LUGO, A. E. 2004. The outcome of alien tree invasions in Puerto Rico. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:265-273.
- LUGO, A. E., y E. HELMER. 2004. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management* 190:145-161.
- LUGO, A. E., G. CINTRÓN y C. GOENAGA. 1981. Mangrove ecosystems under stress. Pp. 129-153, *in* G. W. Barret y R. Rosenberg, (eds.): *Stress effects on natural ecosystems*. John Wiley and Sons Limited, Sussex, England.
- LUGO, A. E., C. S. ROGERS, y S. W. NIXON. 2000. Hurricanes, coral reefs and rainforests: resistance, ruin, and recovery in the Caribbean. *Ambio* 29:106-114.
- LUGO, A. E., J. S. BARON, T. P. FROST, T. W. CUNDY y P. DITTBERNER. 1999. Ecosystem processes and functioning. Pp. 219-254, *in* R. C. Szaro, N. C. Johnson, W. T. Sexton y A. J. Malk (eds.): *Ecological stewardship: A common reference for ecosystem management*. Elsevier Science, Oxford, UK.
- LUGO, A. E., S. BROWN, y M. M. BRINSON. 1990. Concepts in wetland ecology. Pp. 53-85, *in* A. E. Lugo, M. M. Brinson, y S. Brown (ed.): *Forested wetlands*. Elsevier, New York, NY.
- LUGO, A. E. y T. J. BRANDEIS. 2005. A new mix of alien and native species coexist in Puerto Rico's landscapes. Pp. 484-509, *in* D. F. R. P. Burslem, M. A. Pinar, y S. E. Hartley (ed.): *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE y F. N. SCATENA. 2003. Damming tropical island streams: problems, solutions, and alternatives. *BioScience* 53:1069-1078.
- MARGALEF, R. 1977. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- ODUM, H. T. 1983. *Systems ecology*. Wiley, New York, NY.
- RUIZ JAÉN, M. C. y T. M. AIDE. 2005. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* 218:159-173.
- WIECZOREK, G. F., M.C. LARSEN, L.S. EATON, B.A. MORGAN, y J.L. BLAIR. 2001. Debris-flow and flooding hazards associated with the December 1999 storm in coastal Venezuela and strategies for mitigation: U.S. Geological Survey Open File Report 01-144. <http://pubs.usgs.gov/of/2001/ofr-01-0144>.

Recibido 24 de Abril de 2006; revisado 10 de Julio de 2006; aceptado 9 de Septiembre de 2006.

LECCIONES ECOLÓGICAS DE UNA ISLA QUE LO HA VISTO TODO

Apéndice. Algunos ejemplos del historial ecológico de humedales costeros en Puerto Rico. Lecciones se refiere a lecciones ecológicas ejemplificadas en ese lugar y el número de la lección corresponde a los números en el texto. El orden de los humedales corresponde al grado de intervención humana comenzando por los menos intervenidos. Todos los ejemplos son de áreas protegidas o públicas basados en la experiencia del autor.

Humedal	Historial	Lecciones
Manglar enano de Ceiba	Bosque prístino con turberas de 4,000 años. Los huracanes Hugo y Georges no le causaron impacto alguno. Sensible a la tala.	1, 2
Laguna Piñones	Laguna prístina, rodeada por manglares y sin impacto a su batimetría.	2
Estuario del río Mameyes	Alta calidad de agua a pesar de extracciones de agua e insumos de aguas usadas. Sostiene migraciones de alta diversidad de moluscos, decápodos y peces. Cambios al cause se han reparado naturalmente por la intensidad de las escorrentías. Plantas acuáticas flotantes y sumergidas crecen estacionalmente.	1, 2
Manglar de Jobos	Exhibe oscilaciones decadales entre mortalidades masivas y crecimiento rápido en respuesta a oscilaciones en la lluvia y disponibilidad de las aguas subterráneas debido a cambios en el sector agrícola. El ecotono del manglar con sistemas terrestres migra de acuerdo a los cambios hidrológicos.	1, 2, 3, 4
Bosques de <i>Pterocarpus</i>	En una ocasión considerados ecosistemas en peligro de extinción debido a la expansión agrícola (Cintrón 1983) pero en el presente se han recobrado, funcionan normalmente (Alvarez López 1990) y han sido rehabilitados en lugares donde habían desaparecido (Ruiz Jaén y Aide 2005).	1, 2, 3, 4, 5
Laguna San José	Sujeta a cambios en área y profundidad y aumentos en escorrentías con aguas de baja calidad, inicialmente debido a la actividad agrícola y más recientemente al crecimiento de la ciudad en todo su perímetro. Perdió áreas importantes de manglar. Recientemente el mangle se ha expandido y se proponen rellenar los hoyos creados por los dragados para rehabilitar su batimetría, las comunidades del fondo y su funcionamiento. Las aguas usadas han sido desviadas para mejorar la calidad del agua.	1, 2, 3, 4, 5
Manglar de Boquerón	Perdió cobertura durante la era agrícola y por el establecimiento de un vertedero dentro del manglar y otras construcciones. Luego el hidroperido cambió con la construcción de un dique para convertir el manglar en un humedal herbáceo para actividades de caza. La eutroficación y el hidroperiodo favorecieron crecimientos tupidos de <i>Typha</i> , pero no se lograron los objetivos de caza, y los manglares sobrevivientes desarrollaron aberrantes raíces adventicias como respuesta al aumento en la profundidad del agua.	1, 2, 3, 4, 5

LUGO

Continuación **Apéndice.**

Caño Tiburones	Originalmente el humedal de agua dulce más extenso de Puerto Rico, beneficiado por la descarga del acuífero del norte. Se trató de drenar con la construcción de canales desembocando en el mar. Luego se instalaron enormes bombas de agua para reducir el volumen de agua y permitir la actividad agrícola (cultivos y pastizales). Ocurrió intrusión salina lo cual favoreció la migración y establecimiento de manglares cerca del mar. Eventualmente fracasó la actividad agrícola, cambiando también la composición de especies en el Caño. A pesar del abandono de la actividad agrícola, continúa el bombeo de agua y se han estabilizado los niveles de agua para mantener áreas de humedal y pastizales. Los humedales contienen nuevas combinaciones de especies acuáticas y la región ha sido invadida por especies forasteras. Sin embargo, el humedal herbáceo (el más grande de su clase en Puerto Rico) continúa teniendo un alto valor para la vida silvestre y la actividad recreativa.	1, 2, 3, 4, 5
Manglar de Martín Peña	Originalmente este caño era una franja de mangle que comunicaba la Laguna San José a la Bahía de San Juan. Durante la era de urbanización la mayor parte del manglar se rellenó y convirtió en barrios para las poblaciones que se trasladaban a San Juan en busca de mejores oportunidades económicas. El mangle desapareció, pero no los lodos sobre los cuales se construyeron las casas. Al moverse la población a residenciales públicos, el manglar se restableció rápidamente y hoy es parte de un parque linear recreativo para los ciudadanos de San Juan.	1, 2, 3
Manglar de Bahía Sucia	Manglar típico de zonas áridas fue víctima de un derrame de petróleo hace 30 años. Inicialmente se observó una mortalidad masiva de árboles. Luego el manglar continuó creciendo, pero nunca ha llegado a los niveles estructurales y de vigor del manglar previo al derrame de petróleo.	1, 2, 3
Bosque de <i>Casuarina</i>	Este bosque terrestre no inundable dominado por una especie forastera, se estableció sobre el suelo de un manglar que fue víctima de una marejada que depositó varios metros de arena sobre el manglar, cambiando así la hidrología y salinidad del lugar. El humedal desapareció. La marejada llegó al manglar al destruirse la duna de arena que normalmente lo protegía. La duna se destruyó para rellenar otro humedal costero donde se ubicó el aeropuerto Internacional de San Juan.	1, 2, 3, 4, 5
Bosque de <i>Melaleuca</i>	Este humedal arbóreo dominado por una especie forastera se estableció detrás de un manglar donde históricamente crecía el humedal arbóreo nativo de <i>Pterocarpus</i> . La actividad agrícola transformó el bosque de <i>Pterocarpus</i> a un pastizal de especies forasteras sometidas al fuego y drenaje. Con la urbanización del sitio, cambió la hidrología y el árbol de <i>Melaleuca</i> ha dominado la sucesión.	1, 2, 3, 4, 5
Laguna de Guánica	Originalmente la laguna costera más grande de Puerto Rico. El gobierno la drenó para utilizarla como área de cultivo. Sin embargo, nunca se logró el drenaje total ni la exclusión de salinidad. La actividad agrícola se abandonó y la laguna se mantiene seca en espera de restauración lo cual ha demostrado ser factible si se restablece la hidrología inundando la región. El gobierno ha sido más cauteloso con la restauración que con la transformación inicial y como consecuencia la laguna continúa siendo un humedal herbáceo en una depresión propensa a inundaciones pero desconectado del mar.	1, 2, 3, 4, 5