

DESARROLLO ESTRUCTURAL Y RELACIONES NUTRICIONALES DE UN MANGLAR RIBEREÑO BAJO CLIMA SEMI-ÁRIDO

STRUCTURE DEVELOPMENT AND NUTRIENT RELATIONS OF A RIVERINE MANGROVE UNDER SEMIARID CLIMATE

*Flora Barboza*¹, *Maria B. Barreto*², *Víctor Figueroa*³, *Marta Francisco*⁴, *Arelis González*¹, *Lilliangel Lucena*², *Kerlim Y. Mata*², *Enrique Narváez*⁵, *Enrique Ochoa*⁵, *Lenin Parra*¹, *Dionisio Romero*⁶, *Jacinto Sánchez*¹, *Maria Nelly Soto*⁵, *Antonio J. Vera*⁷, *Angel L. Villarreal*¹, *Suher C. Yabroudi*⁸ y *Ernesto Medina*^{4,9}

¹Depto. de Biología, Facultad Experimental de Ciencias; ³Facultad de Agronomía; ⁷Facultad de Humanidades; ⁸Facultad de Ingeniería; Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela.

²Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

⁴Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela.

⁵Universidad Nacional Experimental Rafael María Baralt, Caracas, Venezuela.

⁶Instituto para la Conservación del Lago de Maracaibo (ICLAM), Maracaibo, Venezuela.

⁹Dirección para correspondencia: Ernesto Medina, E-mail: emedina@ivic.ve

Fax: 58-212-5041088

RESUMEN

El estuario de Maracaibo al oeste de Venezuela recibe en su extremo norte aportes de ríos provenientes del ramal oriental de la Cordillera de los Andes, que desembocan en una zona de clima semi-árido, con precipitación promedio < 500 mm. Este trabajo describe un manglar de 27 ha dominado por *Rhizophora mangle* con un desarrollo estructural superior al esperado para climas semi-áridos (diámetro promedio de 41,9 cm y área basal de 31,5 m² ha⁻¹), en estado sobremaduro, con escasa regeneración. El manglar está aislado de comunidades más extensas en la desembocadura del río Limón y en la ciénaga de Los Olivitos. Los vientos alisios causan caída de árboles principalmente durante la época de sequía. La salinidad intersticial durante la sequía alcanza 12-20 ‰, con osmolalidades foliares de 1100-1300 mmol kg⁻¹. En el borde terrestre *Avicennia germinans* alcanza hasta 2000 mmol kg⁻¹. *Avicennia* y *Conocarpus erectus* localizadas en áreas con menor frecuencia de inundación por marea acumulan Mg (Mg/Ca aprox. 17), y su relación Na/K fue mayor que las de *Rhizophora* y *Laguncularia racemosa*. Este manglar se encuentra en buen estado de conservación; no se observaron árboles cortados de *Rhizophora*, posiblemente porque el tamaño de los árboles exige implementos especializados para su manejo. Se observó extracción de madera en las fajas externas dominadas por *Laguncularia* y *Avicennia*.

Palabras clave: manglares, costas semiáridas, salinidad, osmolalidad, *Rhizophora*, acumulación de Mg

ABSTRACT

The Maracaibo estuary in western Venezuela receives on its northern extreme rivers from the northeastern branch of the Andean range, discharging in a region characterized by semi-arid climate, with rainfall below 500 mm. We describe a 27 ha mangrove dominated by *Rhizophora mangle* with a structural development beyond that expected for semi-arid climates (average diameter 41.9 cm, basal area 31.5 m² ha⁻¹), overmature, with scarce regeneration. The forest is isolated from larger mangrove areas at the lower mouth of the Limon River and in Los Olivitos swamp. The trade winds occasionally upturn large trees during the dry season. Interstitial water salinity during the dry season was moderate (12-20 ‰), associated with leaf sap osmolalities from 1100-1300 mmol kg⁻¹. *Avicennia germinans* individuals at the terrestrial border had osmolalities above 2000 mmo kg⁻¹. *Avicennia* and *Conocarpus erectus* accumulated Mg (Mg/Ca molar ratios aprox. 17), and had higher Na/K ratios than those of *Rhizophora* and *Laguncularia racemosa*, because they grow on the outermost belt of the forest with lower frequency

MANGLAR RIBEREÑO BAJO CLIMA SEMIÁRIDO

of tidal flooding. The mangrove of Punta de Palmas is in a late sucesional stage, remarkably well preserved, as no cut *Rhizophora* trees were observed. The large tree size prevents felling because of the need of specialized machinery. Wood extraction was observed within the belts dominated by smaller *Laguncularia* and *Avicennia* trees.

Key Words: mangroves, semiarid coasts, salinity, osmolality, *Rhizophora*, Mg, accumulation

INTRODUCCION

Los manglares son ecosistemas costeros cuyo desarrollo estructural, producción de materia orgánica y ciclaje de nutrientes son regulados por el régimen de mareas, la disponibilidad de agua dulce, y sedimentos arrastrados por escorrentía superficial. Estos factores condicionan los niveles de salinidad, hipoxia y disponibilidad de nutrientes (Lugo y Snedaker 1974, Cintrón *et al.* 1985, Twilley 1995, Medina 1998). Costas húmedas tropicales con elevado nivel de precipitación, frecuentemente asociadas con la desembocadura de ríos caudalosos, presentan sistemas de manglar con los mayores valores de área basal, altura y biomasa aérea. En costas semi-áridas, donde la evaporación potencial es mayor que la precipitación, la escorrentía superficial terrestre es reducida y se presentan frecuentemente condiciones de salinidad de agua intersticial superiores a las del agua de mar (35 ‰, > 1000 mmol/kg) (Cintrón *et al.* 1978, Medina y Francisco 1997). Walter (1977) diferencia los manglares de costas húmedas y secas mediante los potenciales osmóticos del agua intersticial y las plantas a lo largo de ejes perpendiculares a la línea de costa. El agua de mar inunda áreas costeras durante marea alta, y penetra hacia el interior en una extensión máxima durante las mareas de sicigia y mínima durante las mareas de cuadratura. En costas húmedas la sal transportada por la marea es lavada por efecto de lluvias o escorrentía superficial, mientras que en costas secas el agua de inundación se evapora rápidamente durante el período de marea baja, lo que resulta en una acumulación de sales, mayor hacia la zona de máximo alcance de marea. El exceso de sales es controlado sólo por la frecuencia y extensión de la marea. Por lo tanto, en costas húmedas el estrés osmótico disminuye hacia el interior, mientras que en costas secas sucede lo contrario. La acumulación de sales en costas secas conduce a la formación de saladares, o planicies salinas, donde sólo crecen plantas halófilas extremas, o que están totalmente desprovistas de vegetación (Cintrón *et*

al. 1985, Medina y Francisco 1997).

En costas semi-áridas en las que desembocan ríos caudalosos se presentan situaciones mixtas. En las áreas bajo influencia directa del río los manglares alcanzan un desarrollo estructural similar a los de costas bajo clima húmedo, mientras que en las costas no directamente influenciadas por el río, se encuentran manglares de desarrollo reducido, y frecuentemente planicies costeras hipersalinas. El primer tipo de ambiente se encuentra en la ensenada de Calabozo a la entrada del lago de Maracaibo (Figura 1). En este sector el fuerte déficit de precipitación está compensado parcialmente por el aporte fluvial de los ríos Limón (al oeste) y Palmar (al este). Varios estudios han reportado las características estructurales y ecofisiológicas de los sistemas estuarinos dependientes del río Limón en el área occidental de la ensenada de Calabozo (Barboza 1994, Narváez 1998, Medina *et al.* 2001a).

El manglar de Punta de Palmas constituye el límite sur-oriental del Sector II de manglares del Sistema de Maracaibo descrito por Medina y Barboza (2000). Se trata de un área de manglar aislada del cuerpo principal de manglares de la Ciénaga de Los Olivitos de la costa oriental de la Bahía de El Tablazo, alimentada originalmente por el río Palmar (Pannier 1986, MARNR 1992). El suministro de agua dulce para este manglar depende exclusivamente de la marea que trae aguas cuya salinidad está fuertemente influenciada por el caudal del río Limón, el cual desemboca al noroeste de la Ensenada de Calabozo. Este manglar constituye la punta de una faja de tierra fuertemente modificada por actividades humanas de la cual no fluyen corrientes de agua pues los niveles de precipitación del área son menores de 500 mm (Medina y Barboza 2000). La vegetación terrestre que colinda con este manglar es de tipo xerofítico (Arbustales xerofitos espinosos, Huber y Alarcón 1988). A pesar de su aislamiento y el clima semi-árido, este manglar tiene un desarrollo estructural considerable. El presente estudio describe las características estructurales y nutricionales del manglar de Punta

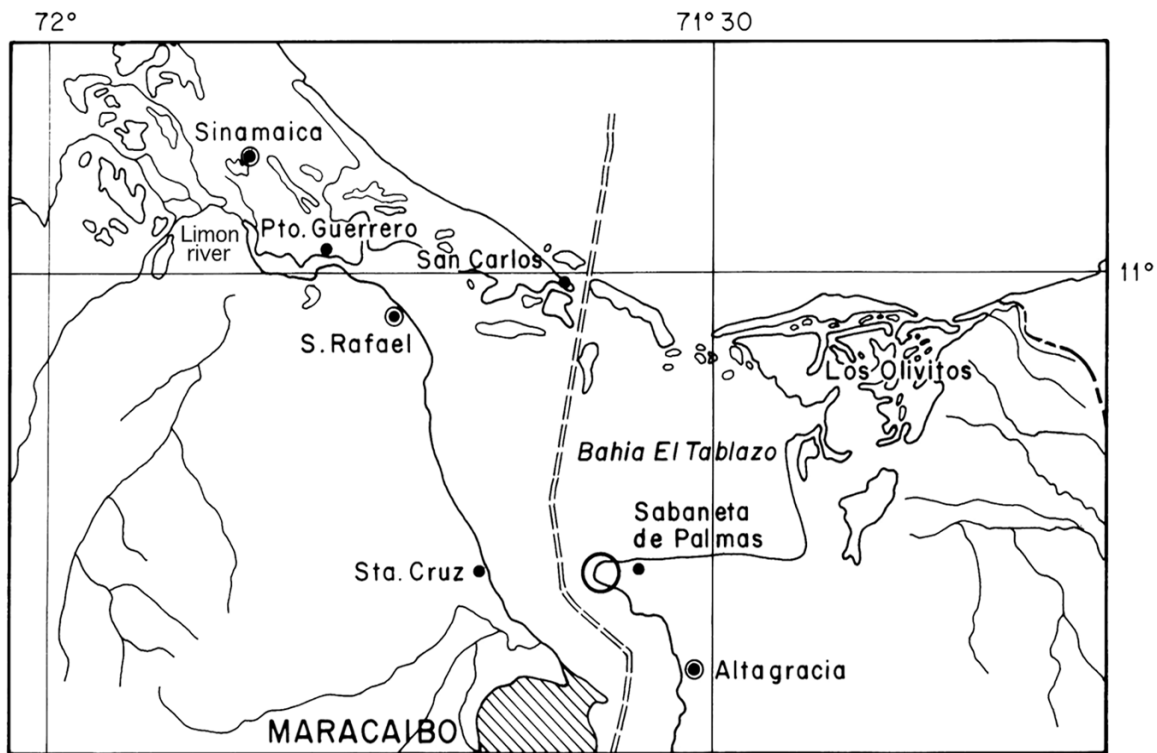


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la Ensenada de Calabozo. La doble línea puntada indica el canal de navegación que comunica el Golfo de Venezuela con el estrecho de Maracaibo. El río Limón desemboca al noroeste (Puerto Guerrero) y reduce la salinidad de las aguas de la Bahía El Tablazo.

de Palmas, con el objeto de dilucidar los factores ecológicos que han llevado a su desarrollo y mantenimiento y compararlo con manglares bajo climas similares en el área del Caribe.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La punta de Sabaneta de Palmas constituye el límite sur-oriental de la Ensenada de Calabozo. El manglar que cubre esa punta tiene una extensión de 27 ha estimada mediante ortofotomapa de escala 1:25000 (Figura 2). Se trata de una comunidad de manglar constituida esencialmente por árboles de *Rhizophora* de gran porte. El borde de manglar que dá hacia la bahía de El Tablazo se puede describir como un manglar de franja, con una berma arenosa que separa la ensenada de la depresión en la cual se encuentra localizada la comunidad de *Rhizophora*. La berma arenosa está ocupada principalmente por individuos aislados de *Thespesia*

populnea Sol ex Correa, *Dalbergia ecastophyllum* (L.) Taub., y *Laguncularia*. El bosque de manglar está orientado en dirección NE-SW, y la fotografía aérea revela la presencia de un área de anidación de cotúas (*Phalacrocorax olivaceus*), caracterizada por densa acumulación de guano sobre las hojas de los árboles adultos, juveniles y plántulas.

La foto aérea revela también la presencia de claros redondeados, causados por la caída localizada de uno o más árboles. También se observaron claros con una dimensión mayor en dirección NE-SW, debido a la caída de árboles por vientos fuertes en esa dirección.

Hacia el lado de tierra este bosque colinda con una vegetación semi-árida de espinar costero (Huber y Alarcón 1988), propia del régimen de precipitación pluvial fuertemente estacional y de baja magnitud que predomina en la zona nor-occidental del país. El bosque puro de *Rhizophora*

MANGLAR RIBEREÑO BAJO CLIMA SEMIÁRIDO

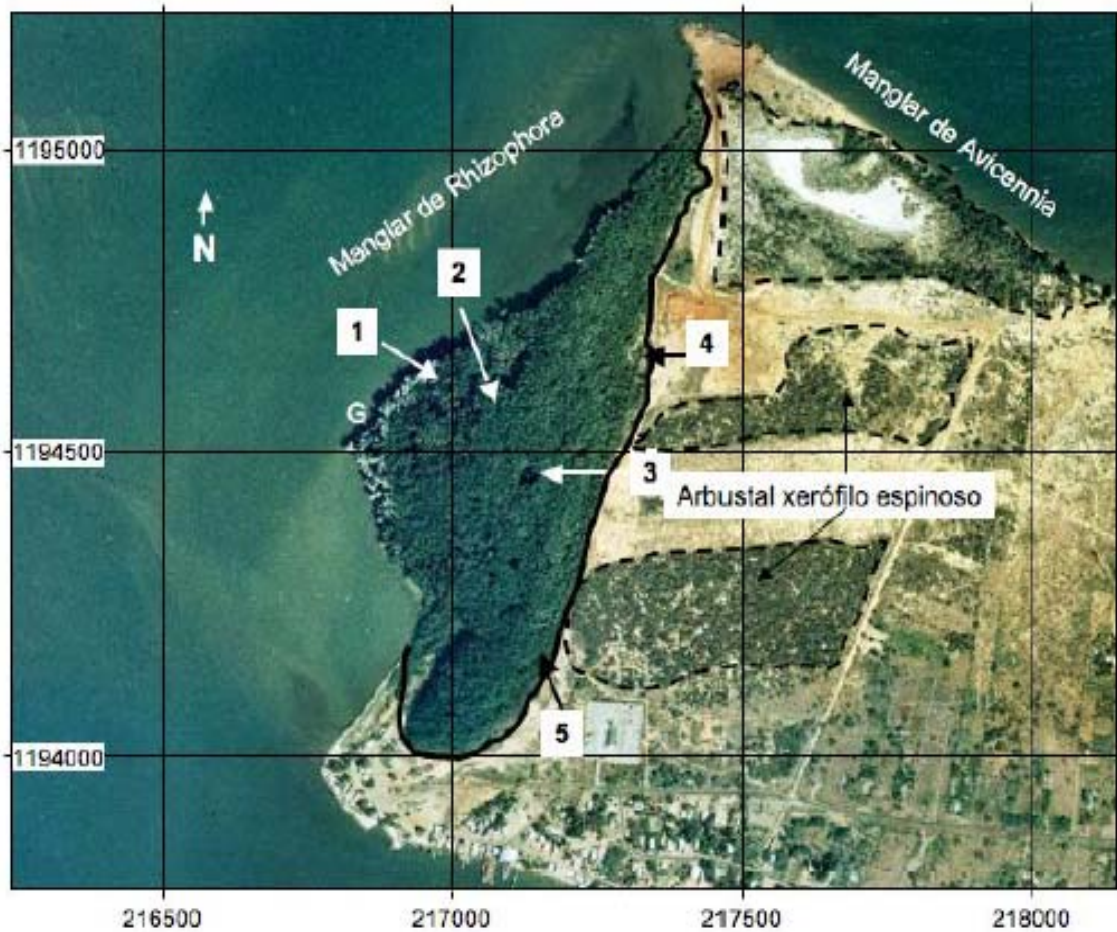


Figura 2. Detalle del bosque de manglar en Punta de Palmas. Se distinguen el manglar de *R. mangle*, el manglar de *A. germinans* con planicie salina interior, fuertemente impactado, y el arbustal xerófilo espinoso alterado por la construcción de dos torres de transmisión eléctrica. Los números indican los sitios muestreados citados en el texto. Obsérvese la banda blanquecina de guano de cotúas en el borde superior del manglar. La figura ha sido extraída de una imagen Ikonos del año 2000.

da paso a una faja de espesor variable (5-20 m) de *Laguncularia*, cuya estatura decrece desde el área de influencia de marea hasta la colindancia con terrenos más elevados (0,25-0,5 m) y más secos. En estos sitios la faja de *Laguncularia* es seguida por una comunidad de gramíneas, algunas de ellas halofíticas (*Sporobolus virginicus* (L.) Kunth) intercaladas con halofitas suculentas como *Sesuvium portulacastrum* L. En áreas intermedias se encuentran densos arbustales de *Conocarpus*. En aquellas zonas donde el declive es más suave y la influencia de la marea alcanza más extensamente hacia tierra, se forman saladares dominados por comunidades densas de *Avicennia*.

El suelo de esta comunidad de manglar puede

caracterizarse como una turba rica en materia orgánica, con una alta densidad de raíces finas. En la capa superficial del suelo (0-40 cm) no se encuentra material mineral en cantidad apreciable a simple vista. La alta densidad de raíces finas se encuentra entre el entramado de raíces de zancos. En las zonas entre raíces de zancos el substrato es una matriz orgánica líquida que alcanza hasta poco más de 1 m de profundidad. En las áreas entre raíces es donde se observa claramente el efecto de marea con desplazamiento de la masa de agua. La bahía de El Tablazo tiene una salinidad inferior al agua de mar, la cual disminuye desde la boca de la ensenada limitada por la punta de la Isla San Carlos, Zapara y Cañonera, hasta la boca del

estrecho de Maracaibo (Figura 1). La salinidad en la bahía de El Tablazo disminuye por efecto del aporte de agua dulce del río Limón. En la bahía de Uruba se obtuvo una variación diaria promedio de salinidad de 1,1 ‰ en la época de lluvia, evidenciando el dominio del río, mientras que en la época de sequía la variación diaria promedio de salinidad fue de 10,1 ‰ con un valor máximo de 28 ‰ coincidente con la hora de marea alta que trae agua del Golfo de Venezuela (Barboza 1999).

Designación de áreas muestreadas y evaluación de los atributos estructurales del manglar

Se seleccionaron tres sitios (1, 2 y 3, Figura 2) en el interior del manglar, dominados exclusivamente por *Rhizophora mangle* L., y en cada uno ellos se delimitaron en secuencia 4 parcelas de 20 x 20 m en dirección paralela al eje mayor del bosque (Figura 2). El área total muestreada en cada sitio fue de 1600 m². Además se seleccionó un área en el borde terrestre del bosque donde se observaron fajas bien diferenciadas dominadas por *Laguncularia racemosa* (L.) Gaert. y *Avicennia germinans* (L.) L. (Sitio 4). En el resto del texto se denominan las especies de mangle por su nombre genérico. En la faja de *Laguncularia* se caracterizó la estructura en una parcela de 20 x 5 m, y en la de *Avicennia* en una parcela de 20 x 5 m y en un área aproximadamente trapezoidal de 10 x 20 x 11 x 8 m (129 m²). Finalmente se muestreó un área dominada por una comunidad arbustiva de *Conocarpus erectus* L. (Sitio 5).

Colección de muestras de suelo y agua intersticial

Se tomaron muestras de suelo con barreno a profundidades de 0-15 cm, 15-30 cm y 100 cm; se codificaron secuencialmente por parcela, subparcela y profundidad (S= superficial, 0-15 cm; M= medio, 15-30 cm; y P= profundo, 100-120 cm). Las muestras se colocaron en bolsas plásticas para su traslado al laboratorio.

En el laboratorio las muestras de suelo se extendieron en láminas de aluminio y se secaron al sol. Una vez seca la muestra se trituró en un mortero de porcelana. La mayoría de las muestras de suelo estaban constituidas esencialmente por raíces finas (< 3 mm diámetro) muertas.

La toma de muestras de agua intersticial y

superficial se realizó en los mismos puntos de toma de muestras de suelo. Para la muestra de agua intersticial se introdujo rápidamente un tubo de PVC perforado, de 5 cm de diámetro, hasta una profundidad de 40 cm y el agua que se acumuló en el interior, se extrajo con una manguera de 0,3 cm diámetro conectada a una jeringa de 60 ml.

Colección de material foliar

Se colectó material de hojas adultas a plena exposición de las especies de mangle presentes en el área y alcanzables desde los bordes del bosque. Las hojas de los árboles dominantes en el centro de la comunidad no pudieron muestrearse debido a su altura (> 20 m). En cada caso se muestrearon tres individuos, de los cuales se seleccionaron hojas maduras, en buen estado fisiológico (sin evidencias de clorosis o herbivoría). En el campo se separaron las hojas en dos submuestras. La primera se limpió cuidadosamente con papel absorbente e introdujo en inyectadoras plásticas de 10 ml, que se conservaron en hielo seco. La segunda se guardó en bolsas plásticas y se conservaron en frío para su transporte al laboratorio.

Las especies colectadas se distribuyeron de la siguiente manera:

A. Plantas localizadas cerca del borde del lago a unos 20 metros de la Parcela 1 (Sitio 1). Se colectaron arbustos de *Laguncularia* localizados sobre la berma arenosa que separa el manglar de la costa del lago. Además se colectaron juveniles (hasta de 4 m de altura) de *Rhizophora* creciendo en los alrededores del claro costero mayor (Figura 2).

B. Juveniles de *Rhizophora* cerca de un claro en la Parcela 2 (Sitio 2).

C. Plantas localizadas en el borde terrestre, colindante con la vegetación xerofítica (Sitios 3 y 4).

Las especies colectadas se localizaron en una secuencia con *Rhizophora* en el manglar interior, *Laguncularia* en una banda de espesor variable, y finalmente, comunidades dominadas por *Avicennia*, en áreas de menor declive inundadas durante mareas de sicigia donde se forman saladares.

D. Arbustos de *Conocarpus* en una faja de alrededor de 5 m de espesor dominada por esta especie en el Sitio 5 (Figura 2).

Procesamiento de muestras foliares en el laboratorio

Las hojas conservadas en frío se limpiaron con papel absorbente húmedo y se les cortó el pecíolo. Inmediatamente se procedió a pesarlas (peso fresco) con una balanza de 10 mg de precisión. Seguidamente se les midió el área (3100 Area Meter Li-Cor, USA) y se secaron en estufa ventilada a 65° C durante 48 horas, para la determinación del peso seco.

Las inyectoras congeladas se descongelaron y seguidamente se extrajo el líquido foliar mediante un dispositivo de presión. El líquido obtenido se utilizó para la medición de osmolalidad con un osmómetro de punto de rocío calibrado con soluciones de NaCl (5500 Vapor Pressure Osmometer Wescor, USA) y la concentración de cationes por absorción atómica (SpectraA 55B Varian, Australia).

Conductividad de agua intersticial y extractos de suelo

A las muestras de agua intersticial se les midió directamente su conductividad específica (Cole Parmer Instruments, USA) y se congelaron para el análisis posterior del contenido de cationes.

Determinación de N, P y cationes

Para la determinación de N orgánico total las muestras de suelos y hojas se digirieron con ácido sulfúrico concentrado utilizando una mezcla de $K_2SO_4/CuSO_4$ (Kjeltabs Foss Tecator, Suecia) como catalizador, a 350 °C durante aproximadamente 2 horas, según el método de Kjeldahl. Los digeridos se destilaron y el NH_3 se recogió en ácido bórico diluido (2%) y finalmente se tituló con HCl 0,01 N (Jackson 1964).

Para la determinación de P y cationes, las muestras fueron digeridas en mezcla ácida $HClO_3-H_2SO_4$ por 45 min a 180°C. Los digeridos se diluyeron convenientemente y una alícuota de 5 ml se utilizó para medir la concentración de P mediante el método modificado de Murphy y Riley (1962), y otra se utilizó para medir la concentración de Na, K, Mg, y Na mediante absorción atómica (SpectraA 55B Varian, Australia).

A las muestras de hojas se les determinó el contenido de cenizas mediante quemado en horno a 550°C durante 8 horas.

Análisis estadístico

Se hizo un análisis de varianza de una vía y

un test *a posteriori* (Tukey-Kramer HSD test) para comparar las medias de las propiedades foliares (tamaño, succulencia, osmolalidad y concentración de iones) (JMP 2002).

RESULTADOS

Condiciones climáticas

Las condiciones climáticas promedio registradas en la estación de Santa Cruz de Mara, localizada a unos 10 km en la costa occidental de la Ensenada de Calabozo corresponde a un clima semi-árido, donde la evaporación anual potencial supera por un factor de 7 a la precipitación anual (Figura 3A). La precipitación mensual es bastante variable, con coeficientes de variación superiores al 100%, como lo indican las desviaciones patrón. La curva de precipitación presenta en promedio un pico de lluvia en Mayo y otro en Octubre. La evaporación potencial supera el nivel de 230 mm/mes desde Marzo hasta Agosto. Los valores mínimos, debajo de 210 mm/mes se registran entre Noviembre y Febrero. La temperatura promedio es de 28,5 °C, registrándose entre Noviembre y Febrero los menores promedios mensuales. Los datos meteorológicos colectados por una estación automática en Los Olivitos (PRODUSAL-Cargill) desde 1997 dan idénticos patrones de precipitación con 372 mm anuales y dos picos de precipitación (Figura 3B). La radiación solar promedio muestra una fuerte estacionalidad con mínimo de 360 en diciembre y un máximo de 530 $cal\ cm^{-2}\ día^{-1}$ en julio (Figura 3B). La velocidad del viento promedio también varía estacionalmente, los máximos se registran entre enero y marzo (aprox. 30 $km\ h^{-1}$) y los mínimos en septiembre y octubre (16 $km\ h^{-1}$) (Figura 3C). La dirección del viento es permanentemente noreste (diciembre-mayo) y este (agosto-octubre) (Figura 3C).

Estructura del bosque

El bosque de *Rhizophora* tiene una densidad de 266 individuos por ha, de los cuales 235 corresponden a árboles vivos con un diámetro promedio de 41,9 cm y una altura promedio de 23 m (Tabla 1). Esto representa un área basal total de árboles vivos de 31,5 m^2/ha .

La faja de *Avicennia* tiene una densidad mucho mayor, de 4409 individuos por ha de los cuales 3359 correspondieron a árboles vivos con un diámetro promedio de 6,7 cm y una altura media de 7 m, y un área basal total de árboles vivos de 12 m^2/ha .

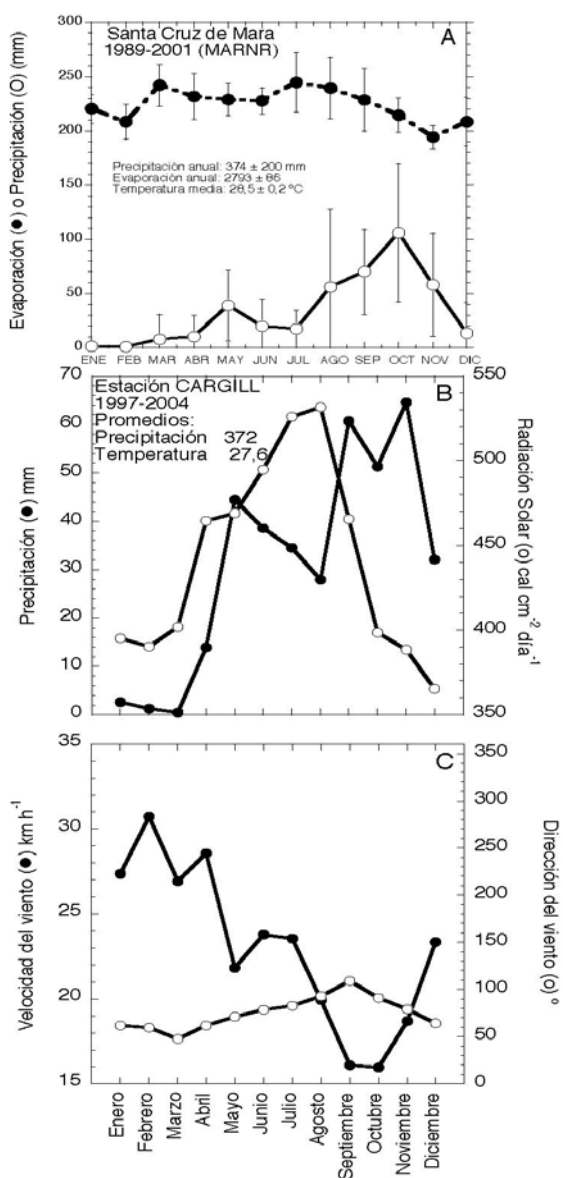


Figura 3. A. Promedios de precipitación y evaporación (Tanque A) (1988-2000) de la estación de Santa Cruz de Mara, localizada en la costa oeste de la ensenada de Calabozo. Las barras representan la desviación estándar para cada mes. B. Promedios (1997-2004) de precipitación, radiación solar y viento de la estación de Cargill (Ancón de Iturre, Ciénaga de Los Olivitos).

Finalmente, la faja de *Laguncularia* presentó el menor desarrollo estructural con 1500 individuos por ha, de los cuales 950 correspondieron a árboles vivos, con una diámetro promedio de 8,5 cm y una altura media de 5 m. El área basal total de árboles vivos fue de 9,7 m²/ha.

En el bosque de *Rhizophora* se encontró un 13% de árboles muertos en pie con un diámetro promedio de 22,5 cm. A pesar de las dimensiones potencialmente aprovechables de estos árboles no se encontraron troncos cortados.

En las parcelas de *Avicennia* se encontraron 20% de árboles muertos con un diámetro menor al de los árboles vivos, 3,4 cm. En estas parcelas se encontraron troncos cortados equivalentes a unos 150 árboles por ha con un diámetro promedio 5,3 cm. Estas proporciones permiten suponer que los árboles muertos corresponden a individuos juveniles que perecieron por sequía, mientras que los árboles cortados parecen corresponder a la misma cohorte de árboles adultos.

En el caso de la faja de *Laguncularia*, el porcentaje de árboles muertos fue de 17% y su diámetro promedio fue mayor que el de los vivos (11,2 cm). Esto podría indicar que hay mortalidad por estrés en la cohorte de individuos adultos. El número de árboles cortados alcanza a unos 300 individuos por ha, con un diámetro promedio algo superior que los árboles vivos, indicando que han sido cortados con fines utilitarios.

Composición del agua intersticial

La salinidad, conductividad y osmolalidad de las muestras de aguas obtenidas se relacionan linealmente (Figura 4). La concentración de cationes aumenta también linealmente con la osmolalidad, pero el ión determinante de esta última es el Na (Figura 5). El agua intersticial de la berma arenosa que separa el lago del manglar mostró concentraciones de cationes y salinidad menores que los del agua del lago. El agua intersticial y superficial de las parcelas mostró una clara tendencia a incrementar en salinidad y concentración de cationes desde la orilla del lago hacia el límite de tierra. Las parcelas *Rhizophora* III, *Laguncularia* y *Avicennia* mostraron osmolalidades promedio mucho más altas que *Rhizophora* I y II y el agua del lago. Es notable que las concentraciones de P soluble son mucho mayores en el agua intersticial del manglar que en el agua del lago (Tabla 2).

Composición del sustrato

Los suelos muestreados en las parcelas de *Rhizophora* eran esencialmente orgánicos, como lo indican las pérdidas de peso por ignición (PPI %) con valores que oscilan entre 40-60% en las muestras de 0 a 30 cm de profundidad (Tabla 3).

MANGLAR RIBEREÑO BAJO CLIMA SEMIÁRIDO

Tabla 1. Características estructurales de los bosques de manglar en Punta de Palmas, N° de individuos, diámetro medio (D) y Área Basal (AB) total. Bajo muestra se indica la superficie total medida en cada tipo de vegetación. Entre paréntesis la desviación patrón de la media.

Bosque		Arboles individuos ha ⁻¹	D promedio cm	AB total m ² ha ⁻¹	Altura m
<i>Rhizophora</i> Muestra: 4800 m ² (3 parcelas, 4 subparcelas 400 m ² c/u)	Vivos	235	41,9 (3,8)	31,5 (10)	22,7 (2)
	Muertos	31	22,2 (7,2)	2,22 (3)	
<i>Avicennia</i> Muestra: 229 m ² (1 parcela 100 m ²) (1 parcela 129 m ²)	Vivos	3359	6,7 (5,8)	12,37	7,2 (2,5)
	Cortados	150	5,3 (1,1)	0,30	
	Muertos	900	3,4 (1,1)	0,99	
<i>Laguncularia</i> Muestra: 200 m ² (1 parcela 200 m ²)	Vivos	950	8,5 (3,1)	9,65	5,4 (1,5)
	Cortados	300	9,8 (3,2)	2,44	
	Muertos	250	11,2 (4,4)	2,78	

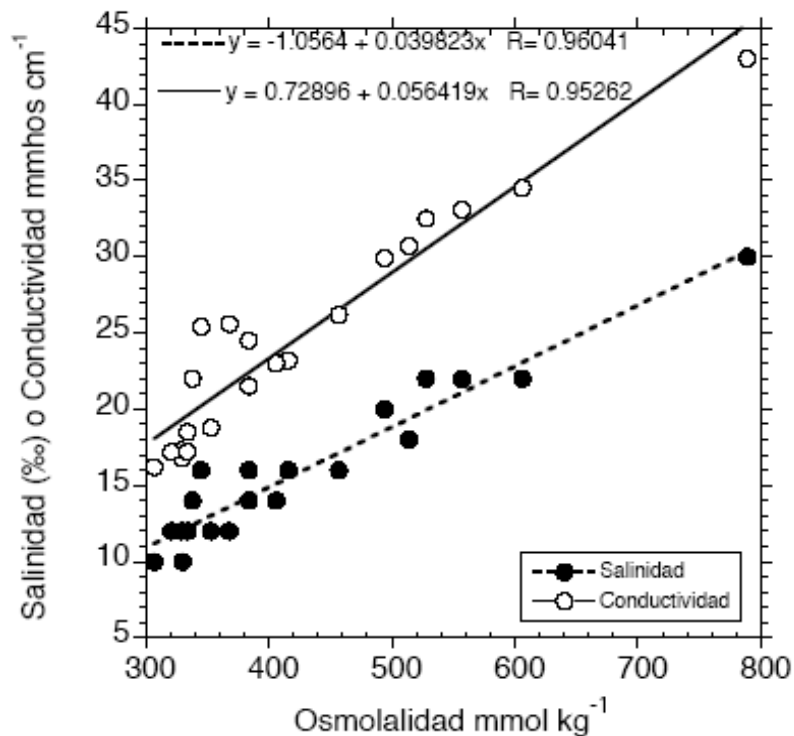


Figura 4. Correlación entre los valores de conductividad, salinidad y osmolalidad de aguas intersticiales.

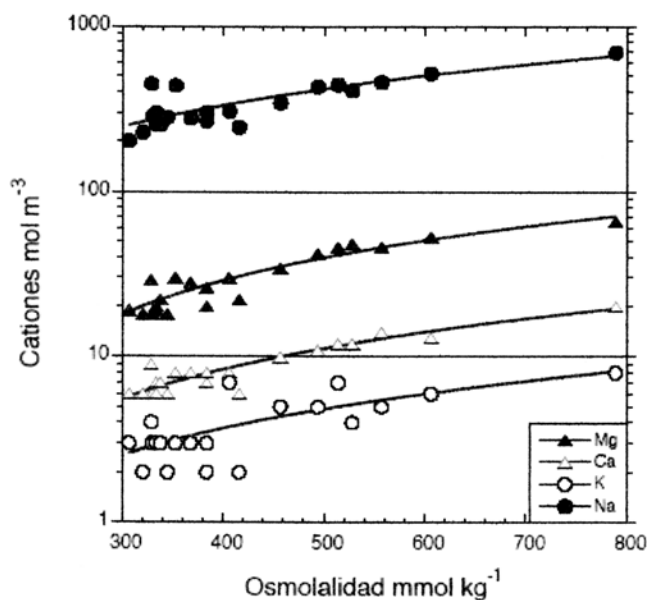


Figura 5. Correlación entre osmolalidad y la concentración de cationes en aguas intersticiales del manglar de Punta de Palmas.

Tabla 2. Propiedades osmóticas de aguas intersticiales y superficiales (AS) del manglar de Punta de Palmas y su concentración de cationes y Fósforo. Entre paréntesis desviación patrón de la media (n= n° de muestras).

Parcela	Salin. ‰	Conduct mmhos cm ⁻¹	Osmolal mmol kg ⁻¹	Mg	Ca	K mol m ⁻³	Na	P	Na/K	Mg/Ca
BORDE LAGO (n= 1)	16	25	345	18	6	2	278	3	139	3,0
BERMA LAGO (n=1)	12	17	329	29	9	4	444	28	111	3,2
RHIZOPHORA I (n=4)	12 (2)	19 (2)	350 (25)	22 (5)	7 (1)	3 (1)	319 (77)	36 (20)	106	3,1
RHIZOPHORA II (n=4)	14 (2)	21 (4)	363 (44)	21 (4)	6 (1)	3 (1)	254 (32)	16 (6)	85	3,5
RHIZOPHORA III AS (n=1)	12	26	368	28	8	3	274	13	91	3,5
RHIZOPHORA IV (n=4)	19 (4)	31 (3)	502 (86)	44 (9)	11 (2)	5 (1)	413 (89)	16 (17)	83	4,0
LAGUNCULARIA AS (n=1)	16	26	457	34	10	5	341	12	68	3,4
LAGUNCULARIA (n=2)	22 (11)	33 (14)	597 (271)	48 (25)	14 (8)	8 (0)	497 (275)	35 (12)	62	3,4
AVICENNIA AS (n=1)	22	33	557	46	14	5	454	19	91	3,3
AVICENNIA (n=2)	12 (3)	19 (4)	322 (22)	21 (2)	6 (1)	3 (0)	225 (35)	7 (2)	75	3,5

MANGLAR RIBEREÑO BAJO CLIMA SEMIÁRIDO

Tabla 3. Concentraciones de N y P y pérdidas por ignición (PPI %) de las muestras de suelo del manglar de Punta de Palmas. S: superficial; M: medio; P: profundo; N: número de muestras. Entre paréntesis desviación patrón de la media.

Parcela	N mmol kg ⁻¹			PPI %			P mmol kg ⁻¹		
	S 0-15	M 15-30	P 1 m	S 0-15	M 15-30	P 1 m	S 0-15	M 15-30	P 1 m
BORDE LAGO	447	488		37	56		20	16	
RHIZOPHORA 1 (n=4)	526 (76)	470 (79)	246	42 (8)	36 (4)	24	19 (6)	15 (3)	6
RHIZOPHORA 2 (n=4)	544 (232)	518 (225)	46	44 (8)	43 (10)	29	15 (8)	13 (7)	7
RHIZOPHORA 3 (n=4)	707 (137)	657 (110)	544 (139)	62 (2)	53 (9)	42 (10)	18 (4)	14 (4)	11 (5)
LAGUNCULARIA (n=2)	334 (296)	299 (257)	153 (88)	35 (21)	31 (18)	24 (12)	8 (6)	9 (8)	2 (2)
AVICENNIA (n=2)	61 (0)	68 (2)		15 (7)	13 (1)		4 (1)	4 (3)	

Las muestras profundas dentro de las parcelas de *Rhizophora* presentaron valores bastante más bajos pues en varias de ellas se alcanzó el sustrato mineral. La parcela de *Laguncularia* muestreada hacia el límite terrestre presentó pérdidas menores por ignición, y estas se redujeron aún más en las muestras de las parcelas de *Avicennia*. Las concentraciones de N y P siguieron un patrón similar, lo que indica que estos elementos están asociados a la materia orgánica acumulada en el sustrato del manglar. Una característica notable

de este manglar es la carencia de aporte sedimentario desde el límite terrestre, y muy poca sedimentación proveniente del lago.

En todas las muestras analizadas el Na resultó ser el ión dominante (Tabla 4). Los suelos orgánicos de las parcelas de *Rhizophora* se caracterizaron por concentraciones de Na muy superiores a la berma arenosa del Lago y las parcelas 5 y 6 localizadas hacia el límite terrestre. En contraposición a lo observado en las aguas intersticiales la concentración de K fue superior

Tabla 4. Concentración de cationes de las muestras de suelo del manglar de Punta de Palmas. Entre paréntesis desviación patrón de la media. S: superficial; M: Medio; P: profundo. Número de muestras como en Tabla 3.

Parcela	Mg mmol kg ⁻¹			Ca mmol kg ⁻¹			K mmol kg ⁻¹			Na mmol kg ⁻¹		
	S 0-15	M 15-30	P 1 m	S 0-15	M 15-30	P 1 m	S 0-15	M 15-30	P 1 m	S 0-15	M 15-30	P 1 m
BORDE LAGO	151	145		169	132		205	182		784	748	
RHIZOPHORA I	160 (40)	143 (13)	77	127 (14)	128 (14)	59	224 (20)	222 (48)	112	802 (297)	674 (119)	280
RHIZOPHORA II	159 (70)	152 (60)	27	119 (65)	129 (58)	22	184 (101)	189 (93)	38	800 (422)	707 (332)	67
RHIZOPHORA III	349 (50)	259 (57)	222 (11)	140 (35)	148 (19)	98	201 (20)	213 (33)	226	1422 (484)	1514 (88)	1280
LAGUNCULARIA	132 (70)	127 (83)	73 (68)	108 (78)	103 (82)	51 (43)	125 (115)	117 (104)	72 (52)	508 (412)	531 (473)	231 (261)
AVICENNIA	62 (16)	47 (24)		32 (3)	24 (5)		51 (24)	61 (29)		181 (39)	122 (62)	

a la de Ca en todos los casos, y en algunos también superior a la de Mg. Parece que el K permanece ligado a la materia orgánica de manera que su concentración en el material sólido no se refleja de igual manera en la fracción soluble.

Dimensiones foliares de las especies de manglar

Las dimensiones de área, peso, y área/peso difirieron significativamente entre muestras dentro de una misma especie y entre especies (Tabla 5). Las hojas de mayor peso y área correspondieron a *Rhizophora*, seguidas de las de *Laguncularia*, *Avicennia* y *Conocarpus*. Las diferencias son más marcadas en términos de peso que de área. La relación área/peso compensa parcialmente las diferencias de tamaño. Las hojas de *Avicennia* fueron las más densas (menor cociente área/peso) y con el menor grado de succulencia (cociente agua/área). En *Rhizophora* las hojas completamente expuestas tuvieron valores de succulencia que oscilaron entre 26 y 28 mg cm⁻² (Tabla 5), mientras que en *Laguncularia* los valores fueron mayores y variaron entre 27 y 34 mg cm⁻².

Concentración de nutrientes foliares

Las concentraciones de nutrientes foliares medidas permitieron separar a *Avicennia* y *Conocarpus* como las especies con mayores concentraciones de N y P, a *Conocarpus* como acumuladora relativa de Mg, y a *Laguncularia* como acumuladora relativa de Ca (Tabla 6). *Avicennia* se caracterizó por presentar las menores concentraciones de Ca y las mayores concentraciones de Na. Las relaciones Na/K fueron mayores que 1 en todos los casos pero los valores más altos se registraron en *Conocarpus* y *Avicennia*. Estas especies también presentaron cocientes Mg/Ca más de dos veces mayores que *Laguncularia* y *Rhizophora*, debido a la mayor concentración de Mg en *Conocarpus* y a la menor concentración de Ca en *Avicennia*. El contenido de cenizas, que incluye la suma de sales más el contenido de sílice, es mayor de 10% en todas las especies.

Concentración osmótica del jugo foliar de las especies de manglar

La concentración de cationes en el jugo foliar representa la fracción soluble de los cationes foliares totales. La osmolalidad de los jugos foliares

mostró el comportamiento esperado para las especies y su distribución dentro del manglar (Tabla 7). *Avicennia* presentó los valores más altos de osmolalidad y de concentración de Na. Las muestras de hojas expuestas tomadas del borde seco del manglar tuvieron valores mayores de osmolalidad y concentración de Na que aquellas colectadas en el borde del lago y dentro del manglar mismo. Las concentraciones de Mg soluble fueron bastante mayores en *Avicennia* y *Conocarpus*, pero sus concentraciones de Ca fueron las menores del conjunto muestreado. Estas especies presentaron los mayores valores de la relación Na/K y Mg/Ca.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Estructura del manglar de Punta de Palmas comparada con manglares del Caribe y de la costa Atlántica de América del Sur

El área de manglar dominada exclusivamente por *Rhizophora* es muy homogénea, los árboles vivos promedian 41,9 cm de diámetro con un coeficiente de variación cercano al 20%. El área basal total de 31,5 m² ha⁻¹.

En el estudio de manglares de Venezuela realizado por el MARNR (Pannier 1986) se describen comunidades de *Rhizophora* en la Ciénaga de los Olivitos, localizada al noreste de nuestra área de estudio (Figura 1). Estas comunidades son muy similares a las de Punta de Palmas, y se caracterizaron por una condición predominante de sobre madurez con numerosos claros invadidos por el helecho *Acrostichumaureum*. Un rodal de *Rhizophora* puro, localizado en la Bahía El Tablazo (franja paralela a la costa), presentó una densidad variable de 400 a 700 individuos /ha, con un área basal entre 26 y 36 m² ha⁻¹, con un dosel uniforme y altura media entre 18 y 23 m.

En su revisión sobre las propiedades estructurales de comunidades de manglar Cintrón *et al.* (1985) caracterizaron los manglares de acuerdo a los tipos ribereño, de franja y de cuenca. Los datos de diámetro promedio y densidad de árboles >2,5 cm de diámetro se ajustan significativamente a una ecuación exponencial decreciente. La ecuación que calculamos con esos datos para los manglares ribereños permitió predecir el diámetro de árboles del manglar de *Rhizophora*:

MANGLAR RIBEREÑO BAJO CLIMA SEMIÁRIDO

Tabla 5. Características foliares de las especies colectadas. Análisis de varianza de una vía, T-K es el Tukey-Kramer test (HSD, con $P=0.05$)

Especie	Sitio	N	Peso Seco g		Area cm ²		Area/Peso		Agua/area	
			media	T-K	media	T-K	media	T-K	Media	T-K
<i>Avicennia germinans</i>	Borde Seco 2	61	0,241	AB	14,29	AB	59,7	F	23,0	C
<i>Conocarpus erectus</i>	Borde Seco 3	55	0,183	A	14,24	A	78,5	AB	27,7	B
<i>Laguncularia racemosa</i>	Borde Seco 1	38	0,444	B	27,31	B	62,2	EF	28,7	B
<i>Laguncularia racemosa</i>	Borde Seco 2	46	0,473	C	33,86	CD	73,7	BCD	34,5	A
<i>Laguncularia racemosa</i>	Borde Lago	17	0,525	C	42,92	C	83,9	A	27,2	B
<i>Rhizophora mangle</i>	Parcela 1 Adulta	6	1,150	E	77,02	F	66,7	BCDEF	29,4	AB
<i>Rhizophora mangle</i>	Parcela 1 Joven	9	0,762	DE	55,75	EF	73,4	ABCDE	30,9	AB
<i>Rhizophora mangle</i>	Borde Seco 1	35	0,796	E	54,35	DE	68,1	DE	28,3	B
<i>Rhizophora mangle</i>	Borde Seco 2	30	0,693	CD	51,69	CD	77,3	ABC	26,0	BC
<i>R. mangle</i> Regeneración	Parcela 1 Adulta	15	1,491	F	98,35	G	66,6	DEF	26,3	BC
<i>R. mangle</i> Regeneración	Parcela 1 Joven	10	1,319	F	88,13	G	67,0	CDEF	26,9	BC
F			127<0.0001		138<0.0001		18<0.0001		21<0.0001	

Tabla 6. Concentración de nutrientes totales (mmol kg⁻¹ peso seco) en hojas de especies de mangle de Punta de Palmas. Entre paréntesis desviación patrón de la media (N=3). En una columna números seguidos por la misma letra no son estadísticamente distintos (T-K test, $P=0.05$)

Especie	Sitio	N	P	Mg	Ca	K	Na	Ceniza %	Na/K	Mg/Ca
<i>Avicennia</i>	Borde Seco 1	1446 (164)a	42 (6)	477 (129)b	179 (18)c	347 (80)a	1509 (861)	13,7 (0,9)	4,3	2,7
<i>Conocarpus</i>	Borde Seco 3	1243 (31)ab	62 (25)	738 (44)a	347 (86)bc	278 (28)a	1040 (45)	14,7 (1,2)	3,7	2,1
<i>Laguncularia</i>	Borde Seco 1	893 (54)b	35 (9)	388 (88)b	509 (30)ab	381 (16)a	621 (227)	12,2 (0,8)	1,6	0,8
<i>Laguncularia</i>	Borde Seco 2	836 (80)b	27 (5)	443 (21)b	608 (145)a	430 (100)a	1050 (129)	18,3 (4,1)	2,4	0,7
<i>Rhizophora</i>	Borde Seco 1	1058 (86)ab	27 (0)	435 (83)b	422 (71)ab	271 (20)a	955 (57)	12,5 (1,4)	3,5	1,0
<i>Rhizophora</i>	Borde Seco 2	1091 (326)ab	32 (2)	365 (44)b	380 (102)abc	360 (77)a	755 (113)	11,5 (1,2)	2,1	1,0
F=		6,1		9,2	8,6	2,8	2,0			
P=		<0,001		<0,001	0,001	0,065	0,145			

Tabla 7. Osmolalidad (mmol kg^{-1}) y concentración de cationes (mmol L^{-1}) en jugos foliares de mangles de Punta de Palmas. Entre paréntesis desviación patrón de la media ($N=3$).

Especie	Sitio	Osmolalidad	Mg	Ca	K	Na	Na/K	Mg/Ca
<i>Avicennia</i>	Borde seco	2349 (6)	218 (0)	12,9 (2,8)	56 (11)	1195 (136)	22	17
<i>Conocarpus</i>	Borde Seco	1271 (73)	265 (19)	15,3 (8,2)	29 (4)	372 (48)	13	17
<i>Laguncularia</i>	Borde Lago	987	154	50,5	124	164	1	3
<i>Laguncularia</i>	Borde Seco	1163 (43)	153 (51)	78,7 (16,6)	57 (12)	304 (126)	5	2
<i>Laguncularia</i>	Borde Seco	1222 (176)	115 (8)	62,8 (16,0)	67 (27)	437 (67)	7	2
<i>Rhizophora</i>	h.jov, plántulas Rm	1126	94	29,8	82	248	3	3
<i>Rhizophora</i>	h.adu,plántulas Rm	959	134	57,3	83	213	3	2
<i>Rhizophora</i>	Regeneración	929	108	36,2	120	305	3	3
<i>Rhizophora</i>	Borde Seco	1238 (94)	138 (19)	79,8 (27,0)	40 (16)	393 (50)	10	2
<i>Rhizophora</i>	Borde Seco	1185 (25)	122 (15)	53,6 (7,1)	79 (23)	323 (33)	4	2

diámetro promedio (cm)=
 $941,35 * (\text{densidad})^{(-0,55769)}$ ($r= 0,9143$)

Según esta ecuación una densidad de árboles de 235/ha debe corresponder a un diámetro promedio de 45 cm, lo cual se corresponde bien con nuestro promedio de $41,9 \pm 3,8$. Las ecuaciones calculadas para mangles de tipo franja y de cuenca no son aplicables pues los bosques incluidos para la regresión presentaron diámetros promedios menores de 30 cm. El manglar de Punta de Palmas se comporta desde el punto de vista estructural como un manglar ribereño, a pesar de crecer en un área de clima semi-árido con menos de 500 mm de precipitación anual. Debe destacarse que la altura promedio de los manglares ribereños revisados por Cintrón *et al.* (1985) y por Pool *et al.* (1977) es bastante menor que la encontrada por nosotros en Punta de Palmas. Eso significa que a pesar de tener densidades y diámetros similares el manglar de Punta de Palmas debe tener una biomasa considerablemente mayor.

En Guayana Francesa Fromard *et al.* (1998) describieron áreas de manglar dominadas por

Rhizophora con una altura promedio de 22,7 m y área basal total de $33,6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. La diferencia más notable es que la densidad media en Guayana Francesa fue tres veces mayor a la del presente estudio ($235 \text{ vs } 780 \text{ árboles ha}^{-1}$), mientras que su diámetro medio alcanzó a la mitad ($18,5 \text{ vs } 41,9 \text{ cm}$). Manglares naturales maduros de *Rhizophora* medidos en Costa Rica (Pool *et al.* 1977) y Florida (McKee y Faulkner 2000) se caracterizaron por densidades mayores a $1000 \text{ tallos ha}^{-1}$ mientras que su altura media no sobrepasó los 10 m con un área basal total menor de $30 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

Sherman *et al.* (2000) estudiaron manglares al noreste de Republica Dominicana, Parque Nacional Los Haitises (precipitación promedio anual de 2065 mm, todos los meses mayor a 100 mm) y reportan rodales dominados por *Rhizophora*, con altura promedio del dosel variable de 18 a 30 m, con un área basal promedio de $23,8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. El área basal es un 25% menor, pero la densidad fue de $1098 \text{ tallos ha}^{-1}$, casi 5 veces mayor que la del bosque de Punta de Palmas. En el bosque dominado por *Rhizophora* estudiado por Sherman *et al.* (2001) están representadas categorías

diamétricas desde 5 a 40 cm. En nuestro caso el rango de diámetros varió de 18 a 60 cm, la densidad de plántulas y la densidad de juveniles fue muy baja, solo se registraron algunos individuos juveniles con alturas de 1 a 3 m en claros de dos subparcelas del transecto 1.

En el bosque de *Rhizophora* los árboles muertos en pie corresponden al 12% con un diámetro promedio mucho menor al de los árboles vivos (22,2 cm). Es notable que el bosque no parece haber sido objeto de extracción de madera. La curva de distribución de frecuencias del diámetro de los árboles, los cuales varían entre 20 y 60 cm, así como la relativa poca variación en la densidad (206 a 269), y altura de los árboles (21 a 27 m) entre las 12 parcelas evaluadas, nos indica que se trata de un bosque maduro, probablemente con más de 50 años de edad.

Las parcelas de *Avicennia* presentaron la mayor densidad total (aprox. 4500 ha⁻¹) y diámetros promedio correspondientemente menores (aprox. 5 cm). Las parcelas tenían aproximadamente 20% de árboles muertos, cuyo diámetro era aproximadamente la mitad de los vivos, indicando probablemente muerte por estrés de sequía durante años muy secos. Cerca del 3% de los tallos registrados habían sido cortados, y su diámetro era similar al de los árboles vivos. Estas proporciones indican posiblemente que los cortes son recientes y que los diámetros representan el máximo desarrollo alcanzado en el momento de corte.

En la parcela de *Laguncularia* la fracción de árboles muertos (17%) presentó diámetros superiores al promedio de árboles vivos. Interpretamos este resultado como una indicación de muerte por estrés ambiental en los árboles adultos de mayor tamaño. Los árboles cortados (20%) tenían un diámetro promedio también mayor que el promedio de árboles vivos, hecho que explicamos como un corte selectivo de los árboles de mayor diámetro en la población. Aparentemente la extracción de tallos se realiza preferentemente en los rodales de *Laguncularia*.

Salinidad y nutrientes en aguas y suelo

Las concentraciones salinas medidas son mucho menores a las de agua de mar patrón (1000 mmol kg⁻¹ y 35 ‰). La tendencia general es que el agua intersticial en el bosque es más concentrada en Mg, Ca y Na que el agua del lago, y la concentración incrementa hacia el borde de tierra. Las diferencias en el caso del K son muy pequeñas

(Tabla 2). La concentración de P fue 5-10 veces mayor dentro del manglar de *Rhizophora* y disminuye marcadamente en la parcela de *Avicennia* hacia el borde de tierra. Estas diferencias de concentración son atribuibles al efecto concentrador de la transpiración del manglar, y a la retención interna de los cationes. Aunque las diferencias en la salinidad no son importantes, la localización de la franja de *Laguncularia* y *Avicennia* en zonas topográficamente más elevadas, puede condicionar mayor estrés de sequía durante el año, ya que los aportes de agua dulce por escorrentía terrestre son prácticamente nulos y la precipitación promedio anual es menor a 500 mm.

El suelo del manglar de *Rhizophora* es predominantemente orgánico hasta alrededor de 1 m de profundidad. Por debajo de 1 m se encuentra un sedimento de textura arcillosa, altamente reducido con evidencias de presencia de azufre reducido (olor a H₂S). Hasta 30 cm de profundidad el contenido de materia orgánica (%PPI) varía entre 30 y 60 % en las parcelas del manglar de *Rhizophora*. Este valor se reduce fuertemente en las parcelas externas, hacia el borde de tierra. Las concentraciones de N presentan un patrón similar al de %PPI y varían entre 300 y 700 mmol kg⁻¹ en los primeros 30 cm y <70 mmol kg⁻¹ en la parcela de *Avicennia* hacia el borde de tierra. Nitrógeno y %PPI disminuyen marcadamente a 1 m de profundidad (< 250 mmol kg⁻¹ y <30% respectivamente), excepto en la parcela T3, revelando allí la presencia del sedimento arcilloso. El P mantiene un nivel >15 mmol kg⁻¹ hasta 30 cm de profundidad en las parcelas de *Rhizophora*, y disminuye por debajo de 10 mmol kg⁻¹ a 1 m de profundidad y en las parcelas hacia el borde de tierra. Los patrones de N y P indican que estos nutrientes están fuertemente asociados a la materia orgánica, producto de la actividad fotosintética del manglar y la recirculación interna de nutrientes.

Los cationes mostraron un patrón similar en cuanto a la menor concentración de los primeros 30 cm en las muestras localizadas hacia el límite de tierra (Tabla 4). La parcela T3 (RHIZOPHORA III) mostró mayores concentraciones de Mg y Na tanto en las capas superficiales como a 1 m de profundidad. El K mostró concentraciones similares en las parcelas del manglar de *Rhizophora* y disminuyó marcadamente en las parcelas hacia el borde tierra, de forma similar al P. La parcela de RHIZOPHORA III es claramente la que presenta una mayor concentración de nutrientes. Es posible

que esto se deba a su situación relativa respecto al flujo de agua en comparación con las parcelas de RHIZOPHORA I y RHIZOPHORA II.

Las concentraciones de N del sustrato en el manglar de Punta de Palmas son elevadas en comparación con valores reportados por Lacerda *et al.* (1985, 1986) en Brasil, pero son similares a las reportadas por Cardona y Botero (1998) para Colombia. En el caso del P el manglar de Punta de Palmas es relativamente más pobre. Por el contrario, los manglares sobre turberas en Belice (McKee *et al.* 2002) tienen valores de N mucho más elevados, y contenidos de carbono similares o menores a los medidos en Punta de Palmas.

Dimensiones foliares y concentración de nutrientes

Las dimensiones foliares de las especies medidas son comparables con las reportadas para las mismas especies en otros sitios, excepto el caso de *Laguncularia* que tiene hojas más grandes en Punta de Palmas (comparar con Tabla 3.4 de Saenger 2002). Comparadas con las mismas especies de manglares más húmedos en Brasil (Medina *et al.* 2001b), en Punta de Palmas las hojas de *Avicennia* son de menor tamaño, las de *Laguncularia* son similares mientras que las de *Rhizophora* son mucho más grandes. Estas diferencias indican que el manglar de *Rhizophora* de Punta de Palmas no tiene restricciones ambientales para la expansión foliar (salinidad, sequía), mientras que los árboles de *Avicennia* localizados hacia el borde del manglar deben tener mayores restricciones en el suministro de agua.

El contenido de agua por unidad de área, que se considera un índice de succulencia, es similar en *Avicennia* a otras especies del mismo género reportadas en la literatura (Saenger 2002). Los árboles de *Laguncularia* y *Rhizophora* muestreados en Punta de Palmas tienen menores índices de succulencia que las mismas especies reportadas para otros hábitats (Saenger 2002), lo cual es otra indicación del menor estrés salino en el manglar estudiado.

Las concentraciones de N de *Avicennia* se corresponden con los reportes de la literatura que indican que especies de este género tienen altos niveles de N, probablemente asociados a la acumulación de glicinbetaína como soluto compatible (Medina *et al.* 1995, Medina y Francisco 1997). El rango de variación de la concentración foliar de N reportados para *Laguncularia* y

Rhizophora es muy variable, pero en general, en Punta de Palmas los valores de estas especies están dentro de los niveles mayores (aprox. 900 mmol/kg en *Laguncularia* y >1000 mmol/kg en *Rhizophora*). Es interesante destacar que *Conocarpus* se caracterizó por niveles elevados de N y las concentraciones más altas de P. Sobre esta especie encontramos poca información en la literatura.

La concentración de cationes foliares en las especies medidas muestra que el Na es el ión predominante en todos los casos, especialmente en *Avicennia*. La dominancia de cationes en *Avicennia* sigue la secuencia Na>Mg>K>Ca como se ha reportado anteriormente en la literatura. Es notable que en este caso no solo se reduce la concentración de Ca soluble, sino que en la hoja se incorpora menor cantidad absoluta de Ca. Esto significa que hay restricciones en la incorporación de Ca desde las raíces. En *Laguncularia* el Ca es el segundo elemento en importancia, y en contraste con otros reportes de la literatura (Tabla 3.2 en Saenger 2002) bastante mayor que el Mg. *Rhizophora* presenta concentraciones similares de Mg y Ca. No tenemos valores de comparación para *Conocarpus*.

Concentración de nutrientes y osmolalidad de jugo foliar: comparación de hojas y aguas intersticial

En el agua intersticial y el líquido foliar Na es el elemento predominante, pero la relación Na/K disminuye desde un rango de 63-106 en el agua intersticial del manglar, hasta un rango de 1-22 en el líquido foliar. Las relaciones Mg/Ca muestran un comportamiento distinto. En el agua intersticial del manglar esta relación varía de 2-3, idéntica a los cocientes registrados para *Laguncularia* y *Rhizophora*, pero mucho menor a los valores del líquido foliar de *Avicennia* y *Conocarpus*. Esta diferencia en el comportamiento de estas especies frente a la incorporación de cationes divalentes merece ser investigada experimentalmente.

Consideraciones finales

El manglar de Punta de Palmas presenta un conjunto de características peculiares que hace difícil encuadrarlo dentro de los sistemas usuales de clasificación. Se trata de un manglar cuya fuente de agua dulce depende de la marea, que arrastra agua con salinidad muy por debajo de la de agua de mar por el aporte del río Limón. El manglar no

recibe aportaciones por escorrentía desde la franja de tierra colindante, y el aporte de la precipitación es reducido por la baja precipitación y la fuerte evaporación potencial. De acuerdo a la propuesta de Ewel *et al.* (1998), desde el punto de vista geomorfológico éste ocupa una posición intermedia entre manglares dominados por río y por mareas, y desde el punto de vista fisionómico constituye un intermedio entre manglar ribereño y manglar de franja.

El bosque dominado por *Rhizophora* no tiene restricciones de suministro de agua dulce ni de los nutrientes N y P. Por ello alcanzan un desarrollo estructural comparable con ecosistemas de manglar ribereños en costas más húmedas. Por otra parte, el bosque de Punta Palmas en su conjunto puede describirse como maduro a sobre maduro, por su diámetro promedio y los niveles de mortalidad natural que determinan la apertura de claros en los que apenas comienza a observarse una vigorosa regeneración.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ariel Lugo (Director, International Institute of Tropical Forestry, USDA-Forest Service), y dos revisores de Ecotropicos, quienes hicieron numerosas observaciones y sugerencias a versiones previas de este manuscrito. El Ing. Lenin Herrera y su grupo de trabajo en INESPA nos proveyeron de información básica del área que facilitaron el desarrollo del trabajo.

LITERATURA CITADA

- BARBOZA, F. 1994. Diagnóstico de los manglares del sector Río Limón-Isla San Carlos: Alternativa de solución. Instituto para el Control y Conservación de la Cuenca del Lago de Maracaibo. Informe Interno. Maracaibo. Edo. Zulia.
- BARBOZA, F. 1999. Influencia de los intercambios de agua en el ecosistema de manglar del río limón Isla San Carlos. Tesis de Magíster Scientiarum de Ciencias Ambientales. Facultad de Ingeniería, División de Post Grado. Universidad del Zulia. Venezuela.
- CARDONA, P. y L. BOTERO. 1998. Soil characteristics and vegetation structure in a heavily deteriorated mangrove forest in Colombia. *Biotropica* 30:24-34.
- CINTRÓN, G., A.E. LUGO y R. MARTÍNEZ. 1985. Structural and functional properties of mangrove forests. Pp. 53-66, *in* W.G. D'Arcy y M.D. Correa (eds.): La Botánica e Historia Natural de Panamá. Missouri Botanical Garden, Saint Louis. USA.
- 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.
- EWEL, K.C., R. R. TWILLEY y J. E. ONG. 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:83-94.
- FROMARD, F., H. PUIG, E. MOUGIN, G. MARTY, J.L. BETOULLE y L. CADAMURO. 1998. Structure, above-ground biomass and dynamics of mangrove ecosystems: new data from French Guiana. *Oecologia* 115: 39-53.
- HUBER, O. y C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. División de Vegetación. Caracas.
- JACKSON, M. L. 1964. Análisis químico de suelos. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- JMP 2002. Statistical Discovery Software. Version 5. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- LACERDA, L. D., C.E. DE REZENDE, D.V. JOSE y M.C.F. FRANCISCO. 1985. Mineral concentrations in leaves of mangrove trees. *Biotropica* 17: 260-262
- LACERDA L. D., C.E. DE REZENDE, D.V. JOSE y M.C.F. FRANCISCO. 1986. Metallic composition of mangrove leaves from the southeastern Brazilian coast. *Revista Brasileira de Biologia* 46: 395-399.
- LUGO, A.E. y S.C. SNEDAKER. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Sytematics* 5: 39-64
- MARNR. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. 1992. Diagnóstico de los manglares venezolanos. Región Zuliana. Serie de Informes Científicos Zona 5/IC/44. Maracaibo.
- MCKEE K.L. y P.L. FAULKNER. 2000. Restoration of biogeochemical function in mangrove 27 forests. *Restoration Ecology* 8: 247-259.
- MCKEE, K. L., I. C. FELLER, M. POPP y W. WANKE. 2002. Mangrove isotopic ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) fractionation across Nitrogen vs. Phosphorus limitation gradient. *Ecology* 83: 1065-1075.
- MEDINA, E. 1998. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding. Pp. 25-56, *in* Anais do IV Simpósio de Ecosistemas Brasileiros. Vol. V, . Publicação No. 104 de Academia de Ciencias do Estado de São Paulo.
- MEDINA, E. y F. BARBOZA. 2000. Los manglares del sistema de Maracaibo: Biología y Ambiente. Pp. 175-182, *in* G. Rodríguez (ed.): .El Sistema de Maracaibo. 2a. Edición. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas.
- MEDINA, E. y M. FRANCISCO. 1997. Osmolality and $\delta^{13}\text{C}$ of leaf tissues of mangrove species from environments of contrasting rainfall and salinity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45: 337-344.
- MEDINA, E., A. E. LUGO y A. NOVELO. 1995. Contenido

- mineral del tejido foliar de especies de manglar de la laguna de Sontecomapan (Veracruz, México) y su relación con la salinidad. *Biotropica* 27: 317-323.
- MEDINA, E., H. FONSECA, F. BARBOZA y M. FRANCISCO. 2001a. Natural and man induced changes in a tidal channel; mangrove systems under tropical semiarid climate at the entrance of the Maracaibo lake (Western Venezuela). *Wetlands Ecology and Management* 9: 233-243.
- MEDINA, E., T. GIARRIZZO, M. MENEZES, M. CARVALHO LIRA, E. A. CARVALHO, A. PERES, A. SILVA B., R. VILHENA, A. REISE y F.C. BRAGA. 2001b. Mangal communities of the «Salgado Paraense»: ecological heterogeneity along the Bragança peninsula assessed through soil and leaf analyses. *Amazoniana* 16 (3/4): 397-416.
- MURPHY, J. y J.P. RILEY. 1962. A modified single method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27: 31-36.
- NARVÁEZ, E. 1998. Características estructurales del manglar de Caño Pajana, Bahía de Uruba y en su extremo cerrado al Golfo de Venezuela. Tesis de Grado. Universidad del Zulia, Maracaibo.
- PANNIER, F. 1986. Las costas Venezolanas: un reto y una oportunidad para la investigación, conservación y gestión ambiental. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales* 46: 53-155.
- POOL, D. J. , S. C. SNEDAKER y A.E. LUGO. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, México and Costa Rica. *Biotropica* 9: 195-212.
- SAENGER, P. 2002. Mangrove ecology, silviculture and conservation. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holanda.
- SHERMAN, R., T. FAHEY y J. BATTLES. 2000. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology* 88: 165-178.
- SHERMAN, R., T. FAHEY y P. MARTINEZ. 2001. Hurricane impacts on a mangrove forest in the Dominican Republic: Damage patterns and early recovery. *Biotropica* 33: 393-408.
- TWILLEY, R. R. 1995. Properties of mangrove ecosystems in relation to the energy signature of coastal environments, Pp. 43-62, in C.A.S. Hall (ed.): *Maximum Power*. University Press of Colorado, Niwot.
- WALTER, H. 1977. Climate. Pp. 61-67, in V.J. Chapman (ed.): *Wet coastal ecosystems of the world*. Cap. 3 . Elsevier Pub. Co. Amsterdam.

Recibido 25 de Noviembre de 2005; revisado 13 de Abril de 2006; aceptado 18 de Mayo de 2006.