

DISPERSIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE LAS ESPECIES DE MANGLE DEL RÍO RANCHERÍA EN EL PERÍODO DE MÁXIMA FRUCTIFICACIÓN

por

Luisa Fernanda Lema Vélez¹, Jaime Polanía², Ligia Estela Urrego Giraldo³

Resumen

Lema LF., J. Polanía & LE. Urrego: Dispersión y establecimiento de las especies de mangle del río Ranchería en el período de máxima fructificación. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(102): 93-103. 2003. ISSN 0370-3908.

A partir de propágulos marcados se estudiaron los patrones de dispersión y establecimiento de las tres especies dominantes en los manglares del delta del río Ranchería, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*. Estos manglares son bosques de porte bajo inmersos en una matriz de Bosque Seco Subtropical, Bosque Espinoso Subtropical y el casco urbano del municipio de Riohacha. Se encontraron relaciones significativas entre el número de propágulos anclados por especie, el tiempo, la distancia al sitio de liberación y los sitios de anclaje finales. Los propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* salieron del ecosistema antes de transcurridas dos semanas, mientras que una proporción de *R. mangle* permaneció y logró establecerse durante los dos meses del estudio. El pastoreo de ganado caprino afectó la germinación de los propágulos, especialmente de *A. germinans* y *L. racemosa*. Los procesos de predación contradijeron el modelo dominancia-predación. El 30% de los propágulos de *A. germinans* fueron consumidos en el árbol por larvas de la familia Pyralidae. Las plantas de *Batis maritima* son estructuras efectivas para retener propágulos y los de *R. mangle* permanecieron en mayor número y durante más tiempo en el ecosistema.

Palabras clave: *Batis maritima*, *Pyralidae*, dispersión, germinación, establecimiento, depredación, mangle.

¹ Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín.

² Universidad Nacional de Colombia Sede San Andrés. Carretera Circunvalar de San Luis Free Town 52-44, San Andrés Isla, Colombia. jhpolanv@dnic.unal.edu.co Tel. & fax: 57-8-5133310.

³ Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Apartado 568.

Abstract

Dispersion and establishment patterns of *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, and *Laguncularia racemosa*, at the Ranchería river were studied using marked propagules. These mangroves are small, and surrounded by subtropical dry forest, subtropical thorn forest and the city of Riohacha. Significant relationships were found between the number of propagules retained and species, time, distance to release site, and retention structure. *Avicennia germinans* and *L. racemosa* propagules left the ecosystem within two weeks while a portion of *R. mangle* propagules remained during the two months study and were able to settle. Goat predation affected mainly the propagules, especially of *A. germinans* and *L. racemosa*. Predation did not follow the current dominance-predation model. A pre-dispersion consumption of 30% of *A. germinans* propagules by Pyralidae larvae was also documented. *Batis maritima* plants were the most effective structures that retain propagules of the three species and *R. mangle* propagules remained in greater quantities and for longer periods in the ecosystem.

Key words: *Batis maritima*, Pyralidae, dispersion, germination, recruitment, predation, mangrove.

Introducción

Los manglares representan el borde marítimo entre las comunidades terrestres y las praderas de pastos marinos y los arrecifes coralinos, motivo por el cual estarán entre los primeros ecosistemas en experimentar el cambio en el nivel del mar predicho bajo escenarios de cambio climático global (Davis *et al.* 1994). La comprensión de la ecología de las especies que conforman el ecosistema de manglar, además de proporcionar información útil para eventuales acciones de restauración, como las que han sido propuestas en años recientes (Ensminger 1997; Elster 1998) puede ser un aporte fundamental para hacer pronósticos relacionados con el incremento en el nivel del mar. Numerosos trabajos han abordado el tema de la dispersión y la regeneración de las especies de mangle y los factores que las afectan en Australia (Clarke 1993; McGuinness 1997), Nueva Zelanda (Osunkoya y Creese 1997), Kenya (Dahdouh-Guebas *et al.* 1998), Belice (Farnsworth y Ellison 1993; McKee 1995a, 1995b) y otros lugares del mundo (Smith, 1987; Smith *et al.* 1989; Robertson *et al.* 1990; Patterson *et al.* 1997). Todos ellos, de alguna manera, han seguido el marco de los resultados clásicos de Rabinowitz (1978a, 1978b, 1978c) en Panamá sobre propiedades de dispersión, mortalidad y crecimiento temprano de propágulos y plántulas de mangle y la comunidad ha llegado a un cierto consenso en cuanto a que se requieren estudios detallados para explicar cómo interaccionan los factores abióticos y bióticos para estructurar las comunidades del manglar.

En Colombia, las necesidades de recuperación de la Ciénaga Grande de Santa Marta han motivado las investigaciones de Ensminger (1997) y Elster (1998) sobre po-

sibilidades de regeneración y de Schubert (1998), que incluyó la dispersión de propágulos y su importancia para el proceso de rehabilitación del sistema. En la península de La Guajira se considera urgente determinar la calidad del ambiente y proponer medidas de gestión para los recursos naturales donde las condiciones climáticas son extremas (Contraloría, 1997; Sánchez-Páez *et al.* 1997), particularmente en su capital, Riohacha, donde el manglar representa un auténtico patrimonio paisajístico y biológico (Contraloría, 1997). Por ello Lema (2000) efectuó el estudio de la dispersión de las especies de mangle en un sector del delta del río Ranchería y encontró que hay mayor fructificación en época de lluvias, pero la mayoría de los propágulos se pierden después de su liberación, mientras que Díaz (2001) halló que la insolación y las lluvias son factores importantes para la regeneración y que las densidades de las plántulas son mayores bajo los árboles más desarrollados y en mejor estado fitosanitario.

En este estudio se reproducen los patrones y mecanismos de dispersión y establecimiento de *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* y de los factores que pueden influir sobre ellos en el Valle de los Cangrejos, delta del río Ranchería; se establecen relaciones entre la morfología de los propágulos, los sitios de anclaje, el tiempo requerido para el mismo, así como la influencia del nivel del agua y la dirección de la corriente sobre el lugar de anclaje, como aporte para el conocimiento del ecosistema y posibles actividades de recuperación.

Área de estudio

El delta del río Ranchería se ubica a 72°50' long. Oeste y 11°30' lat. Norte (fig. 1). La planicie deltaica se en-

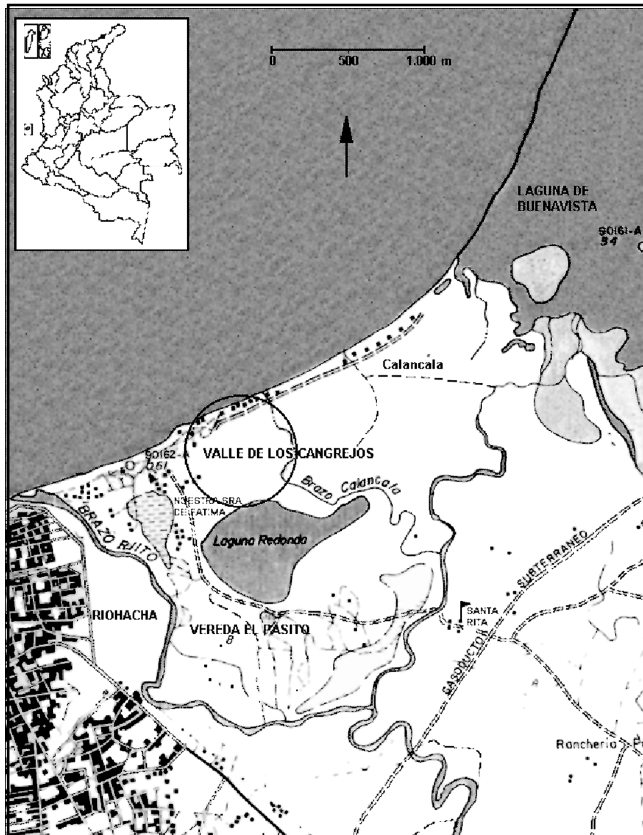


Figura 1. Delta del río Ranchería. El círculo señala el sitio donde se realizaron los ensayos (tomado de la Cartas IGAC 83-A y 83-B, 1994, escala aproximada 1:28700).

cuenta en una transición entre las zonas de vida bs-ST y me-ST, según la clasificación de Holdridge, posee una precipitación media anual de 554 mm con distribución bimodal y un pico máximo entre septiembre y octubre; la temperatura media anual es 27°C, con el período más cálido entre junio y agosto; la humedad relativa media anual es del 73% y la evaporación media de 2.293 mm a⁻¹ (HIMAT, 1994).

La descripción del bosque aparece detallada en Vásquez (2000), mientras que en el área inundable externa al manglar se encuentran abundantemente *Elaeocalis acutangula* (Cyperaceae) y *Leptochloa cf. uninervia* (Poaceae).

Métodos

Prueba de viabilidad - Antes de las pruebas de campo definitivas, para determinar el posible efecto de la pintura sobre la flotabilidad y viabilidad natural de los propágulos, se emplearon 60 propágulos de cada especie,

30 pintados y 30 sin pintar, que fueron inmersos o irrigados, según fuese el caso, con solución salina a 10%. Para *A. germinans* la prueba se realizó con propágulos pintados sobre los cotiledones, cuyo pericarpio había sido removido, contra un control con pericarpio y sin pintar.

Dispersión - Las pruebas de campo se realizaron entre octubre y noviembre de 1999, cuando la precipitación y fructificación en el área son máximas (Ángel 2001). En el área de inundación periódica del delta se liberaron en la corriente, sobre el límite continental del manglar, 400 propágulos de cada una de las tres especies, marcados con pintura aerosol fosforescente, en dos pruebas con 200 propágulos cada una. La posición de los propágulos liberados fue registrada diariamente durante diez días y luego semanalmente, hasta que el número permaneció constante durante cuatro semanas consecutivas. Los sitios de anclaje, la dirección de la corriente, la salinidad, el nivel del agua, marcas de depredación y el establecimiento de plántulas fueron registrados, así como la germinación de propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* (la de *R. mangle* no fue registrada con el fin de no afectar su anclaje).

Establecimiento - Se sembraron 400 propágulos marcados con pintura aerosol fosforescente de cada especie bajo el dosel del manglar y otros 400 en un sitio desnudo, en dos pruebas con 200 propágulos cada una. Los propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* se colocaron sobre el suelo, mientras que los de *R. mangle* fueron sembrados enterrando sus hipocótilos aproximadamente 3 cm en el suelo. Diariamente se registró la germinación o pérdida de propágulos durante los primeros diez días y luego semanalmente hasta cuando todos germinaron o se perdieron por depredación o desplazamiento. En los sitios de siembra se determinó la textura del suelo y, semanalmente, el nivel y salinidad del agua y la temperatura y salinidad del suelo.

En total se emplearon 1.200 propágulos maduros de cada especie, que se tomaron directamente de los árboles; aquellos perforados o picoteados se separaron y contaron. Sólo los propágulos en buen estado se pintaron con aerosol fosforescente, con el fin de distinguir la muestra de los demás propágulos del área y facilitar su hallazgo. En el caso de *A. germinans* fue necesario remover el pericarpio antes de aplicar la pintura para que ésta se conservara el tiempo suficiente.

Se consideraron establecidos los propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa*, cuyos cotiledones y primordios foliares estuvieran erguidos, soportados sobre las raíces emergidas. Se contabilizaron como plántulas las que pre-

sentaban expansión cotiledonar. En el caso de *R. mangle* los propágulos establecidos y con expansión foliar fueron rotulados como plántulas.

Correlaciones - Las diferencias en el comportamiento de los propágulos pintados y sin pintar se corrigieron empleando regresión simple. Las interdependencias entre la distancia recorrida, el día a partir del lanzamiento y la especie se determinaron a partir de un análisis de varianza de tres vías. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con Statgraphics Plus para Windows 3.0™.

Resultados y discusión

Efecto de la pintura - La pintura aerosol fosforescente no alteró la flotabilidad de los propágulos de *Rhizophora mangle*, redujo la de los de *Avicennia germinans* y aumentó la de los de *Laguncularia racemosa*. El porcentaje de propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* que mantienen su flotación tras la aplicación de pintura y aquellos que no recibieron pintura resultaron significativamente diferentes (nivel de confianza del 95%) en pruebas pareadas para media, mediana y rango (fig. 2). Los propágulos de *R. mangle* con y sin pintura tuvieron un comportamiento idéntico durante los 30 días de la prueba.

Es posible que la pérdida de la flotabilidad de los propágulos de *A. germinans* se deba a la remoción del pericarpio y a la aplicación de pintura directamente sobre los cotiledones, al aumentar la densidad del conjunto. Un efecto inverso se observa en *L. racemosa*, que posee un pericarpio lignificado (inerte) esponjoso, al cual debe su flotabilidad,

por lo cual parece que la pintura impermeabiliza el propágulo y prolonga así su permanencia en superficie. La falta de diferencias en el comportamiento de los propágulos de *R. mangle* puede deberse a su prolongado período natural de flotabilidad, hasta de más de 100 días según **Rabinowitz** (1978a), o a que el tejido del hipocótilo, sobre el cual cae la pintura, es bastante lignificado.

La germinación fue ligeramente más rápida en propágulos pintados de *A. germinans* y *R. mangle* y más lenta en propágulos de *L. racemosa*, sin que se notaran diferencias significativas en el tiempo de máxima tasa de germinación (fig. 3).

Rabinowitz (1978a) hizo pruebas semejantes de flotabilidad, germinación y supervivencia con propágulos de *L. racemosa* y *A. germinans* en Panamá y encontró efectos significativos en el anclaje de la primera, pero no en la segunda. Sin embargo, se da a entender que la pintura fue aplicada sobre el pericarpio (el cual se pierde rápidamente) y no sobre los cotiledones. También observó que el 100% de propágulos de *A. germinans* permanecían flotando durante 82 días de prueba (**Rabinowitz** 1978a), mientras que en el presente estudio la flotabilidad nunca alcanzó tal valor, ni siquiera en los primeros días. La mediana de flotación de **Rabinowitz** (1978a) para *L. racemosa* fue de 31 días, mientras que aquí en 33 días de prueba no se alcanzó a obtener la mediana y en el día 31 la flotabilidad fue del 62% en propágulos pintados y de 76% en los no pintados. Los períodos de flotabilidad para *R. mangle* obtenidos en este estudio no difieren de los observados en Panamá.

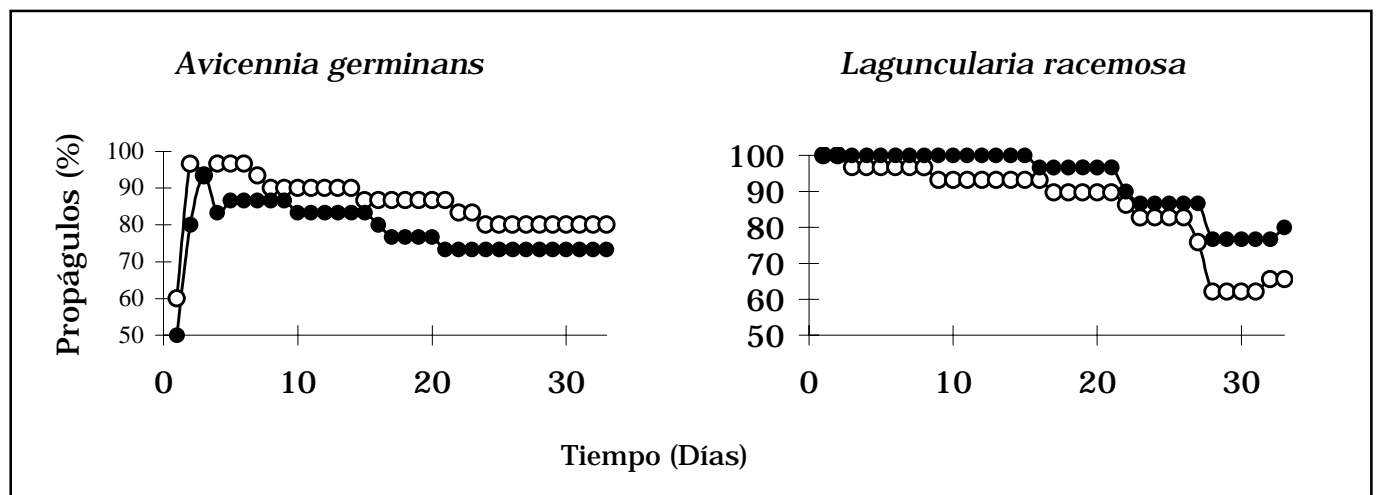


Figura 2. Porcentaje de propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* que flotaron en el tiempo (en días) en las pruebas de efecto de pintura. Los puntos llenos representan los propágulos pintados y los vacíos los propágulos sin pintar.

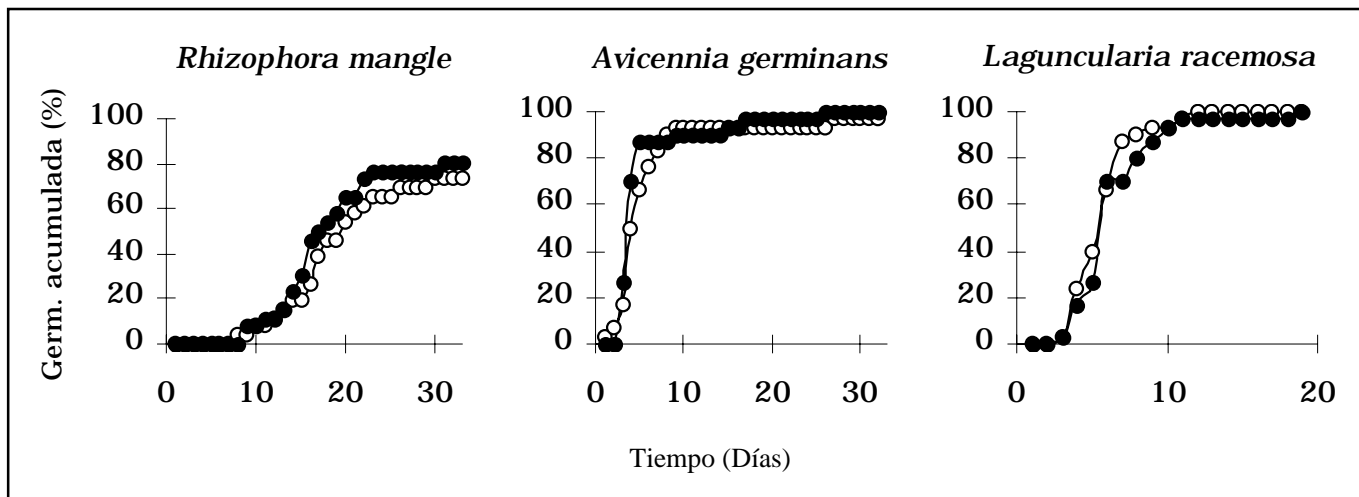


Figura 3. Porcentaje de germinación acumulada para tres especies de mangle vs. tiempo (en días) en las pruebas de efecto de pintura. Los puntos llenos representan los propágulos pintados y los vacíos los propágulos sin pintar.

Como estas pruebas se realizaron en condiciones controladas, debe advertirse que los valores aquí obtenidos no representan lo que sucede en campo. En consecuencia, la dispersión de *R. mangle* se procesó directamente, mientras que los datos de las demás especies fueron modificados de acuerdo con las regresiones lineales mostradas en la tabla 1.

Retención - El 92% de los propágulos fue retenido en masas de *Batis maritima*, que se constituyó en el principal sitio de anclaje, superando notoriamente a ramas y neumatóforos (fig. 4). Así mismo, *B. maritima* posee características que favorecen la permanencia por más tiempo de los propágulos y en dichas masas se establecieron los dos únicos propágulos que enraizaron (de *R. mangle*).

Se observó que los árboles pequeños del área siempre crecen en medio de praderas de *B. maritima*, lo cual sugiere un papel de especie nodriza (que protege del sol, pérdida de agua y alto calentamiento a los propágulos y plántulas en el proceso de establecimiento), sin descartar que la elevación del terreno juegue algún rol adicional, por sufrir menos inundaciones. Por lo demás, las plántulas que crecen en cursos de agua adyacentes pueden sufrir daño mecánico constante por el paso de canoas.

Schubert (1998) en la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) también describió asociaciones de *B. maritima* y *Sesuvium portulacastrum* para la dispersión y distribución de propágulos y se refiere a registros de crecimiento incremental de plántulas de *A. germinans* asociadas con

Tabla 1. Regresiones para corrección del efecto de la pintura empleada en las pruebas de campo sobre flotabilidad y germinación de los propágulos en tres especies de mangle entre octubre y noviembre de 1999 en el delta del río Ranchería.

FSP: Flotabilidad sin pintura
FCP: Flotabilidad con pintura

GSP: Germinación sin pintura
GCP: Germinación con pintura.

Factor	Función	Valor P	Coef. Correlac.	R ²	Error Estándar
Flotabilidad <i>A. germinans</i>	FSP = 17,8846 + 0,870726 FCP	0,0000	0,9109	82,9667	3,0813
Flotabilidad <i>L. racemosa</i>	FSP = -38,6001 + 1,34326 FCP	0,0000	0,9730	94,6688	2,8786
Germinación <i>A. germinans</i>	GSP = -0,16727 + 0,970384 GCP	0,0000	0,9799	96,0215	5,9654
Germinación <i>L. racemosa</i>	GSP = 3,25582 + 1,00622 GCP	0,0000	0,9927	98,5482	5,0730
Germinación <i>R. mangle</i>	GSP = -0,853382 + 0,880788 GCP	0,0000	0,9929	98,5832	3,6136

S. virginicus. Observó que *B. maritima* retuvo casi todos los propágulos de *R. mangle*, mientras que los más pequeños de *L. racemosa* no fueron sujetados (Schubert 1998) y registró mayores tasas de supervivencia de *R. mangle* en sitios dominados por *S. portulacastrum*, la cual forma conjuntos análogos a los de *B. maritima*.

Los neumatóforos y las ramas sirvieron como sitios de retención temporales, puesto que mantuvieron propágulos de *L. racemosa* y *A. germinans* hasta el día cinco y de *R. mangle* hasta el día diez (fig. 4). Estos propágulos sólo permanecieron en el sitio uno o dos días y luego continuaron su recorrido para ser retenidos más adelante por alguna otra estructura o salir del ecosistema. Para los propágulos retenidos por ramas fue especialmente crítico el nivel del agua, dado que cualquier descenso en él significó la pérdida del asimiento.

Cuando el nivel del agua permaneció estable varios días, se desarrollaron algas de los géneros *Lyngbya* (Cyanophyta) y *Spirogyra* (Chlorophyta), que envolvieron los propágulos más pequeños (*A. germinans* y *L. racemosa*), y los retuvieron sobre diversas estructuras (troncos, ramas de árboles, neumatóforos o plantas de *B. maritima*). A medida que el nivel del agua varió, las algas perdieron su capacidad de retener los propágulos. Clarke (1993) menciona resultados que indican que la presencia de algas en el sitio, favorece la retención de propágulos.

Dispersión. El número de propágulos anclados es función de la especie, el tiempo y la distancia al sitio de liberación. La retención de los propágulos de las especies difiere significativamente en el tiempo y a lo largo del cauce del río (tabla 2). Los resultados de Rabinowitz (1978c) en Panamá y McKee (1995b) en Belice coinciden con los del presente estudio en cuanto al papel de la morfología de los propágulos en su dispersión: mientras

que los de *A. germinans* y *L. racemosa*, de tamaño reducido y forma más o menos ovoide, se pierden del ecosistema antes de dos semanas, los de *R. mangle*, grandes y alargados, permanecieron en el lugar por un mes o más y un pequeño porcentaje (1%) se estableció al final.

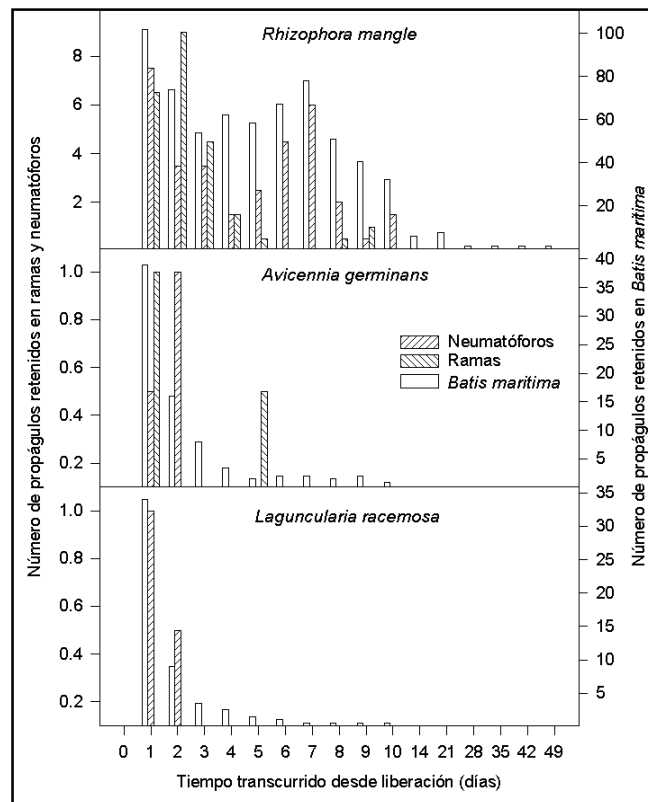


Figura 4. Número de propágulos retenidos de tres especies de mangle en diferentes estructuras entre octubre y noviembre de 1999 en el delta del río Ranchería.

Tabla 2. Análisis de varianza para Log (Cantidad de propágulos + 1).

Fuente	Suma de cuadrados	g.l.	Media cuadrada	Razón F	Valor P
Efectos principales					
Distancia	53,5917	10	5,35917	22,25	0,0000
Especie	97,9258	2	48,9629	203,30	0,0000
Día	107,116	15	7,14107	29,65	0,0000
Interacciones					
Distancia – Especie	90,4944	20	4,52472	18,79	0,0000
Especie – Día	47,6122	30	1,58707	6,59	0,0000
Residuales	219,651	912	0,240845		
Total (corregido)	632,522	989			

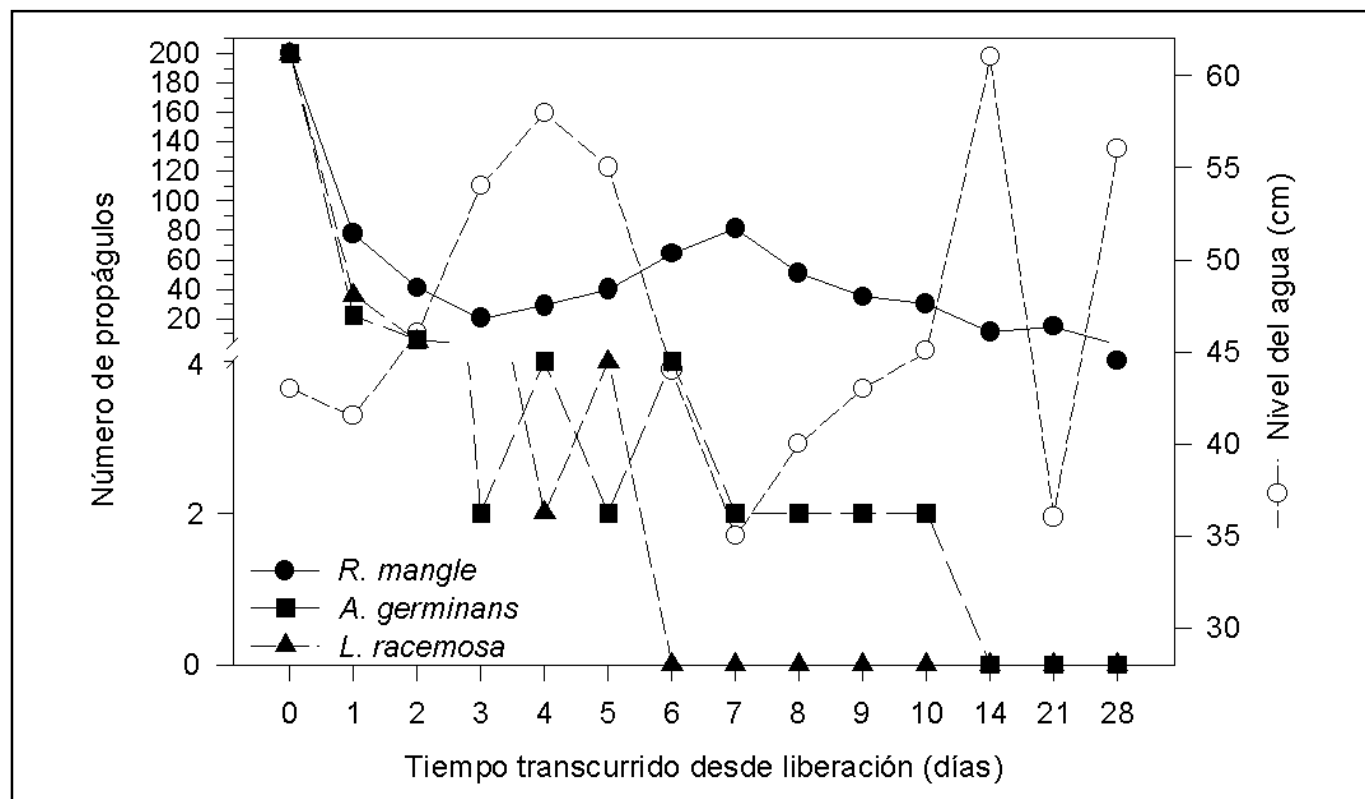


Figura 5. Propágulos de *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa* sobrevivientes entre octubre y noviembre de 1999 en el delta del río Ranchería, con respecto al tiempo de registro. Los mayores números de propágulos en los días 6 y 7 se deben a la reducción del nivel del agua y la posibilidad de contar los retenidos en plantas de *B. maritima*.

El número de propágulos acumulados en el tiempo de *A. germinans* y *L. racemosa* no fue significativamente diferente, pero sí el de los de *R. mangle* con respecto a las dos especies anteriores (tab. 3). La figura 5 muestra el número de propágulos encontrados y el nivel del agua durante el tiempo de registro. Para la segunda semana no se hallaron más propágulos de *A. germinans* ni de *L. racemosa* mientras que los de *R. mangle* permanecieron todo el tiempo de estudio. Dos propágulos de *R. mangle* presentaron expansión foliar y, por lo tanto, se consideraron establecidos en los días 28 y 35. El mayor número de propágulos en los días 6 y 7 (fig. 5) se debe a que el nivel del agua bajó y permitió observar aquellos retenidos en las partes bajas de los tallos de plantas de *B. maritima*.

No se hallaron diferencias significativas entre propágulos de *L. racemosa* y *A. germinans* con relación a las distancias recorridas, pero sí las hubo entre *R. mangle* y las dos anteriores (Tab. 4). Los propágulos de *R. mangle* son retenidos principalmente cerca del sitio de liberación, mientras que los de *L. racemosa* y *A. germinans* se disper-

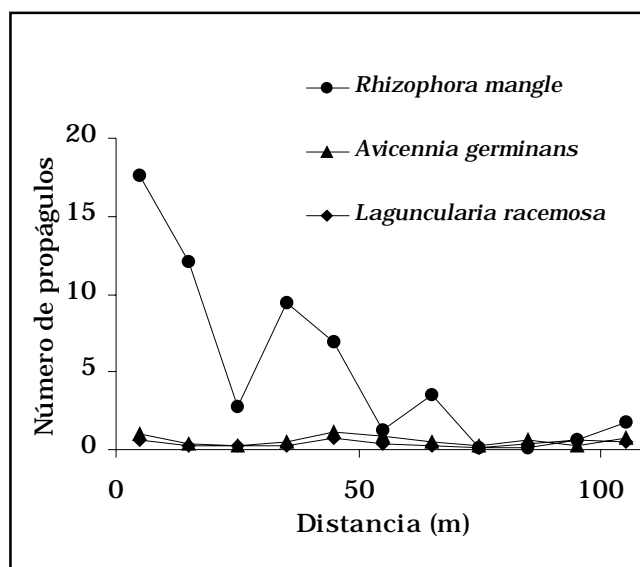


Figura 6. Promedio de propágulos de *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa* retenidos vs. distancia al sitio de lanzamiento entre octubre y noviembre de 1999 en el río Ranchería. El rango con marca de clase 105 incluye todos los propágulos retenidos más allá de los 100 m.

Tabla 3. Prueba de rangos múltiples para el número de propágulos retenidos de cada especie de mangle vs. tiempo (en días) en el delta del río Ranchería entre octubre y noviembre de 1999. Se empleó el método de mínima diferencia significativa de Fisher (nivel de confianza del 95,0%).

Especie	Observaciones	Media	Grupos homogéneos
<i>L. racemosa</i>	16	3,4375	X
<i>A. germinans</i>	16	4,9375	X
<i>R. mangle</i>	16	42,3125	X

Contraste	Diferencia	Límites +/-
<i>A. germinans</i> – <i>L. racemosa</i>	1,5	16,0731
<i>A. germinans</i> – <i>R. mangle</i>	*-37,375	16,0731
<i>L. racemosa</i> – <i>R. mangle</i>	*-38,875	16,0731

* Denota diferencias estadísticamente significativas con un nivel de confianza del 95,0%.

Tabla 4. Prueba de rangos múltiples para el número de propágulos retenidos de cada especie de mangle vs. distancia al sitio de lanzamiento en el delta del río Ranchería entre octubre y noviembre de 1999. Método de mínima diferencia significativa de Fisher (nivel de confianza de 95,00%).

Especie	Observaciones	Media	Grupos homogéneos
<i>L. racemosa</i>	330	0,330303	X
<i>A. germinans</i>	330	0,475758	X
<i>R. mangle</i>	330	4,09697	X

Contraste	Diferencia	Límites +/-
<i>A. germinans</i> – <i>L. racemosa</i>	-0,145455	0,750537
<i>A. germinans</i> – <i>R. mangle</i>	*-3,62121	0,750537
<i>L. racemosa</i> – <i>R. mangle</i>	*-3,76667	0,750537

* Denota diferencias estadísticamente significativas con un nivel de confianza del 95,0%.

saron a lo largo del cauce (fig. 6). **Elster** (1998) también encontró tasas de establecimiento de *R. mangle* superiores a las de *A. germinans* y *L. racemosa* en la CGSM y señaló que las últimas tenían dificultades para arraigar bajo condiciones de inundación, que no afectaban a la primera. Bajo esas mismas condiciones, los propágulos de *A. germinans* como de *L. racemosa* presentaron tasas de supervivencia mayores que las de los de *R. mangle*.

Todos los propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* que permanecieron retenidos por más de una semana y algunos de *R. mangle* quedaron atrapados en ramas de *B. maritima*. La desecación por insolación y la reducción del nivel del agua de los propágulos redujo la viabilidad, especialmente en las dos primeras especies, como ya lo había señalado **Elster** (1998) para la CGSM.

Las observaciones en el delta del Ranchería contradicen las de **Rabinowitz** (1978b, 1978c) con respecto a la zonación del manglar como resultado de la dispersión de los propágulos más pequeños hacia zonas más altas o, al menos, indican que no es aplicable a bosques de ribera, en los cuales los más grandes no son arrastrados por la corriente fuera del ecosistema y se establecen en partes altas. La figura muestra la distribución homogénea a lo largo del curso de agua de los propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa*, mientras la mayoría de los de *R. mangle* son retenidos cerca del sitio de lanzamiento. En consecuencia, los propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa* se dispersarán lejos del parental, mientras que los de *R. mangle* permanecerán cerca de él.

Predación y germinación. Los propágulos de *R. mangle* alcanzaron máxima germinación entre los días 5 y 10.

Rabinowitz (1978a) obtuvo tasas máximas de germinación de propágulos de *R. harisonii* inmersos en agua entre los días 30 y 40. El pico máximo para *L. racemosa* fue el día 8, coincidiendo con los resultados antes señalados (**Rabinowitz** 1978a). Aunque la depredación de propágulos de *A. germinans* impidió un análisis estadístico de tasas de germinación, se observaron propágulos germinados desde el día 1.

La depredación causó la pérdida del 100% de los propágulos de *A. germinans*, del 74% de los de *L. racemosa* y del 70% de los de *R. mangle*, hasta cuando un mar de leva (17 de noviembre de 1999, día 27 para los propágulos sembrados en la prueba 1 y 13 para los de la 2) removió los restantes. El principal consumidor fue el ganado caprino, seguido por cangrejos y hormigas, principalmente en el sitio de la primera siembra sin dosel. Aparte del pastoreo el tránsito afectó especialmente los propágulos de *R. mangle*. Se observó la germinación de propágulos con hipocótilos muy dañados, pero en estas condiciones son más susceptibles a ser depredados (**Dahdouh-Guebas et al.** 1998), el proceso toma más tiempo y su supervivencia a largo plazo es menor (**McKee**, 1995b).

En la mayoría de las asociaciones de manglar estudiadas en el mundo, los principales depredadores de propágulos son cangrejos, especialmente de la familia Grapsidae (**Smith**; 1987; **Smith et al.** 1989; **McKee**; 1995a; **Dahdouh-Guebas et al.** 1998; **Sousa y Mitchell** 1999), aunque **Ellison y Farnsworth** (2001) mencionan también que en Borneo los monos proboscídeos se alimentan de hojas de mangle, los venados los usan como forraje en los Sundarbans y en las islas Andamán y que los hipopótamos frecuentan los manglares sudafricanos. Estos estudios han hallado niveles de predación altos, pero mucho menores a los encontrados aquí, donde los mayores depredadores son introducidos por el hombre. **McGuinness** (1997), en Australia, encontró que entre el 78–100% de los propágulos de *A. marina* era atacado por depredadores naturales uno o dos días después de caer al suelo y que *R. stylosa* era el menos depredado. En Belice, **McKee** (1995a) encontró en el cuarto día de registro pérdidas acumuladas por depredación de 13% para *L. racemosa*, 45% para *A. germinans* y 4% para *R. mangle*, mientras que en el día 4 en el delta del Ranchería se perdió 36% de los propágulos de *L. racemosa*, 97% de *A. germinans* y 24% de *R. mangle* (**Lema** 2000).

Durante este estudio se observaron hormigas consumiendo propágulos de *A. germinans* y *L. racemosa*, **Robertson et al.** (1990) las habían observado en Australia y encontraron que no parecen ser importantes en la depredación y dispersión del mangle. Durante el muestreo de dispersión también

se observaron señales de depredación por cangrejos. Hubo incluso restos de la pintura empleada para la marcación de los mismos en partes elevadas de troncos de árboles y propágulos completos transportados hasta ramas.

Smith (1987) y **McKee** (1995a) atribuyen la mayor depredación de *Avicennia* spp. a un menor contenido de taninos y mayor valor nutritivo, comparados con los propágulos de las demás especies de manglar. *R. mangle* posee, en cambio, una mayor relación C:N (**McKee**, 1995a), ofreciendo una menor palatabilidad a sus consumidores potenciales.

Los resultados aquí presentados contradicen la hipótesis de depredación-dominancia propuesta por **Smith** (1987) como explicación de la zonación de los bosques de manglar. En el delta del Ranchería, la especie más abundante (*A. germinans*) fue la más depredada y la menos abundante (*R. mangle*) la menos consumida. Resultados similares fueron obtenidos por **McKee** (1995a) en Belice, **McGuinness** (1997) en Australia, **Dahdouh-Guebas et al.** (1998) en Kenia, y **Sousa y Mitchell** (1999) en el Caribe de Panamá.

Predación en el árbol - El 30% de los propágulos de *A. germinans* recolectados estaba siendo consumido por larvas de la familia Pyralidae. Este consumo fue menor en el caso de *L. racemosa*, para la cual se encontraron larvas en menos del 1% de los frutos. **Elster** (1998) registró larvas de la misma familia en un porcentaje inferior (16%) de propágulos de *A. germinans* en la CGSM. Entre los representantes de la familia Pyralidae se encuentran perforadores de tallos, copas y raíces de pastos, caña de azúcar, cactus, coníferas y semillas de leguminosas (**Borrer et al.** 1989). **Robertson et al.** (1990) también encontraron larvas de polillas atacando los propágulos de *A. marina*, mientras que **Farnsworth & Ellison** (1993) en Belice y **Elster et al.** (1999) en Colombia registraron orugas de otros lepidópteros consumiendo propágulos, hojas y otras partes de plántulas de *Avicennia* spp.

En Riohacha también se observaron ataques esporádicos de *Quiscalus mexicanus* sobre propágulos de *R. mangle*, cuya viabilidad quedó seriamente comprometida. La “maría-mulata” (*Q. mexicanus*) es común en manglares y estuarios de ambas costas colombianas y es de hábito omnívoro (**Hilty & Brown**, 1986).

El porcentaje de establecimiento al final del ensayo fue 0% para todas las especies en todas las condiciones, excepto para *R. mangle* que en siembra sin dosel tuvo una germinación acumulada del 3%, equivalente al 1.8% con la corrección por el efecto de la pintura.

Díaz (2001) encontró plántulas establecidas en el área en época seca, lo cual permite pensar que los propágulos establecidos son los que corresponden al final de la época de lluvias, cuando la disponibilidad de agua aún es alta pero una menor fuerza en la corriente permite su retención. Esta época coincidiría además con un período de menor depredación en el árbol (**Elster et al.** 1999) y durante la dispersión (**McKee**, 1995a).

Conclusiones

La época de lluvias es también la de mayor fructificación, pero la mayoría de los propágulos de las tres especies se perdieron, pocos días después de su liberación. Pocos propágulos de *R. mangle*, cuya morfología les permite anclarse más fácilmente, permanecieron.

Durante la época de lluvias los parches de *B. maritima* favorecieron el anclaje de los propágulos, y actuaron como principales estructuras de retención reduciendo los ataques de predadores previas a la dispersión. En dichos parches se encontró el mayor número de propágulos de las tres especies. Los neumatóforos y ramas bajas de árboles también retuvieron algunos propágulos, pero en menor proporción y de manera estacional hasta cuando cambió el nivel del agua.

Los propágulos sobrevivientes se establecieron al final de la temporada de lluvias, cuando hubo inundación pero poca corriente, condiciones que facilitaron la retención.

Los propágulos de *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa* crecieron (*v.gr.* germinaron) rápidamente, mientras que una alta proporción de propágulos de la segunda fue consumida o dañada completamente en el parental por larvas de polillas. En el suelo se perdieron muchos propágulos de las tres especies por consumo de ganado caprino, aunque no se pudo cuantificar el efecto sobre el balance final de los procesos de establecimiento en el bosque.

Queda por establecer el patrón fenológico de las tres especies en esta zona; falta además realizar estudios complementarios de dispersión y establecimiento durante un año completo, incluyendo todas las épocas climáticas para determinar los tiempos de establecimiento de las plántulas.

Se recomienda estudiar el papel que desempeña *Batis maritima* en el establecimiento de los propágulos, particularmente con niveles diferenciales de inundación y sus posibles efectos sobre el posterior crecimiento de las plántulas de mangle establecidas.

Dado que el principal factor que afecta la supervivencia de propágulos y plántulas en la zona de estudio es la

presencia de ganado, las medidas para regular el pastoreo dentro del manglar determinarán la preservación del bosque. Quedan por determinar los niveles de pérdida de propágulos por pastoreo de ganado en aquellas épocas secas, cuando la vegetación se marchita y el mangle queda como único recurso vegetal fresco.

Agradecimientos

Esta investigación hizo parte del proyecto "Estructura, fenología y demografía del manglar del Riíto y el Valle de los Cangrejos, delta del río Ranchería", Código COLCIENCIAS 1145-09-648-98; desarrollado conjuntamente por la Universidad Nacional de Colombia Sedes San Andrés y Medellín, la Universidad de La Guajira y CORPOGUAJIRA, con apoyo de IDEAM.

Bibliografía

- Ángel, I. F.** 2001. Fenología reproductiva de *A. germinans*, *R. mangle* y *L. racemosa* en un bosque semiárido del caribe colombiano. En: Resúmenes expandidos IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. San Andrés Isla.
- Borrór, D. J., Triplehorn, C. A. & N. F. Johnson.** 1989. An introduction to the study of insects, 6th edition. Saunders College Publishing. 875 p.
- Clarke, P. J.** 1993. Dispersal of grey mangrove (*Avicennia marina* var. *australasica*) propagules in southeastern Australia. Aquatic Botany 45:195-204.
- Contraloría General del Departamento de La Guajira.** 1997. Estados de los recursos naturales y de medio ambiente en La Guajira. F. M. Impresores Barranquilla. 187 p.
- Dahdouh-Guebas, F., Verneirt, M., Tack, J. F., Van Speybroeck, D. & M. Koedam.** 1998. Propagule predation in Kenian mangroves and thier possible effect on regeneration. Marine and Freshwater Research 49: 345-350.
- Davis, W. P., K. W. Thornton & B. Levinson.** 1994. Framework for assessing effects of global climate change on mangrove ecosystems. Bull. Mar. Sci., 54: 1045-1058.
- Díaz, K.** 2001. Regeneración natural del manglar en el Riíto y el Valle de los Cangrejos, delta del río Ranchería. Trabajo de grado, Ingeniería Ambiental. Universidad de La Guajira. Riohacha. 41 p.
- Ellison, A.M. & E.J. Farnsworth.** 2001. Mangrove communities. p. 423-442. In: Bertness, M.D., S.D. Gaines & M.E. Hays (eds) Marine Community Ecology. Sinauer Associates. Sunderland.
- Elster, C.** 1998. Posibilidades de regeneración del manglar en la zona de la ciénaga Grande de Santa Marta (*Colombia*). Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH. Eschborn. 68 p.
- Elster, C., Perdomo, L., Polanía, J. & M-L. Schmetter.** 1999. Control of *Avicennia germinans* recruitment and survival by *Junonia evarete* larvae in a disturbed mangrove forest in Colombia. J. Trop. Ecol., 15: 791-805.

- Ensminger, I.** 1997. Förderung der natürlichen Regeneration einer geschädigten Mangrovevegetation. Auswirkungen wasserbau-licher Massnahmen am Canal Clarín, Ciénaga Grande de Santa Marta, Kolumbien. *Ökologie Tropischer Waldsysteme*. TÖB F-II/4. GTZ. 45 p.
- Farnsworth, E. J. & A. M. Ellison.** 1993. Dynamics of herbivory in Belizean mangal. *Journal of Tropical Ecology* 9: 435-453.
- Hilty S. L. & W. L. Brown.** 1986. A guide to the birds of Colombia. Pinceton University Press. 836 p.
- HIMAT.** 1994. Calendario meteorológico, 1994. Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras. Bogotá. 169 p.
- Lema V., L.F.** 2000. Dispersión y reclutamiento de especies de mangle en el delta del río Ranchería. Trabajo de grado, Ingeniería Forestal. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 53 p.
- McGuinness, K. A.** 1997. Seed predation in a tropical mangrove forest: a test of the dominance-predation model in northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 293-302.
- McKee, K. L.** 1995a. Mangrove species distribution and propagule predation in Belize: an exception to the dominance-predation hypothesis. *Biotropica* 27(3): 334-345.
- . 1995b. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101: 448-460.
- Osunkoya, O. O. & R. G. Creese.** 1997. Population structure, spatial pattern and seedling establishment of the grey mangrove, *Avicennia marina* var. *australasica*, in New Zealand. *Aust. J. Bot.*, 45:707-725.
- Patterson, S., K. L. McKee & I. A. Mendelssohn.** 1997. Effect of tidal inundation and predation on *Avicennia germinans* seedling establishment and survival in a sub-tropical mangal/salt marsh community. *Mangroves and Salt Marshes* 1:103-111.
- Rabinowitz, D.** 1978a. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10(1): 47-57.
- . 1978b. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings en Panamá. *Journal of Ecology*. 66(1): 45-51.
- . 1978c. Early growth of mangrove seedlings in Panamá, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography*. 5: 113-133.
- Robertson, A. I., R. Giddins & T. J. Smith.** 1990. Seed predation by insects in tropical mangrove forests: extent and effects on seed viability and the growth of seedlings. *Oecologia* 83: 213-219.
- Sánchez-Páez, H., R. Álvarez-León, F. Pinto-Nolla, A. S. Sánchez-Alfárez, J. C. Pinto-Renjifo, I. García-Hansen & M. T. Acosta-Peñaloza.** 1997. Diagnóstico y zonificación preliminar de los manglares del Caribe de Colombia. Ministerio del Medio Ambiente/OIMT. Bogotá. 511 p.
- Schubert, P.** 1998. Verbreitung von Diasporen verschiedener Mangrovearten und deren Bedeutung für die Regeneration geschädigter Wälder. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie. Justus Liebig-Universität Giessen. 143 p.
- Smith, T. J., III.** 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* 68(2): 266-273.
- Smith, T. J., III, H. T. Chan, C. C. McIvor & M. C. Robblee.** 1989. Comparisons on seed predation in tropical tidal forests from three continents. *Ecology* 70: 146-151.
- Sousa, W. P. & B. J. Mitchell.** 1999. The effects of seed predators on plant distributions: is there a general pattern in mangroves? *Oikos* 86: 55-66.
- Vásquez, J. L.** 2000. Estructura de dos bosques de mangle en el Valle de los Cangrejos y el Riíto, delta del río Ranchería, caribe colombiano. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.

