

**PATRONES DE FLORACIÓN, POLINIZACIÓN Y PRODUCCION DE FRUTOS DE
TRES ESPECIES NEOTROPICALES DE MANGLE PRESENTES EN HUMEDALES
DE SAN ANDRÉS ISLA, CARIBE COLOMBIANO.**

DAVID ALEJANDRO SÁNCHEZ NÚÑEZ

Documento de tesis para optar al título de:

MASTER EN BIOLOGÍA LÍNEA ECOLOGÍA

Director

PhD. JOSÉ ERNESTO MANCERA PÍNEDA

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

BOGOTÁ, D. C.

2009

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a mi director José Ernesto Mancera por su valioso apoyo, guía y amistad brindada, aún en sus ocupadas labores. A mis padres Martha Núñez y Cesar Sánchez y a mi novia Claudia Milena Figueroa por el soporte brindado en apoyo, amistad y amor incondicional. A la Dirección de Investigación de la sede Bogotá (DIB) de la Universidad Nacional de Colombia y a la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República por financiar la presente investigación. A la sede Caribe de la Universidad Nacional por facilitar el uso de sus instalaciones y equipos. De la misma forma, agradezco al biólogo M.Sc. Luis Alberto Núñez (UNITROPICO) por los comentarios y sugerencias realizadas al artículo relacionado con la polinización; y a los entomólogos Eduardo Amat, Germán Amat, Eliana Buendía, Fernando Fernández, Carlos Sarmiento, Danny Vélez (Instituto de Ciencias Naturales-ICN) y Nancy Carrejo (Universidad del Valle) por la colaboración prestada en la determinación taxonómica de los insectos. Por último, agradezco a algunos amigos, estudiantes y miembros de la comunidad Sanandresana que además de colaborar en trabajos de campo y laboratorio, hicieron de mi permanencia en su isla, una experiencia tanto provechosa como inolvidable.

INDICE

<u>CAPITULO I: INTRODUCCION.....</u>	<u>6</u>
<u>PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.....</u>	<u>7</u>
<u>OBJETIVOS.....</u>	<u>8</u>
<u>Objetivo general.....</u>	<u>8</u>
<u>Objetivos específicos.....</u>	<u>8</u>
<u>MARCO TEÓRICO.....</u>	<u>9</u>
<u>Polinización y especialización de la polinización en las</u> <u>especies de mangle.....</u>	<u>9</u>
<u>Intensidad de la polinización y producción de frutos.....</u>	<u>10</u>
<u>Fenología floral y régimen hídrico.....</u>	<u>10</u>
<u>Relación entre la fenología reproductiva de la especies de mangle</u> <u>y su capacidad reproductiva</u>	<u>11</u>
<u>El manglar.....</u>	<u>11</u>
<u>ÁREA DE ESTUDIO.....</u>	<u>12</u>
<u>LITERATURA CITADA.....</u>	<u>15</u>
<u>CAPITULO II. POLINIZACIÓN Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE TRES ESPECIES</u> <u>DE MANGLE DE DISTRIBUCIÓN NEOTROPICAL EN SAN ANDRÉS ISLA, CARIBE</u> <u>COLOMBIANO.....</u>	<u>18</u>
<u>RESUMEN.....</u>	<u>19</u>
<u>INTRODUCCIÓN.....</u>	<u>20</u>
<u>METODOLOGÍA.....</u>	<u>21</u>
<u>Identificación de los insectos polinizadores y de la especialización de la</u> <u>polinización entomófila</u>	<u>21</u>
<u>Estimación de la intensidad de la polinización entomófila y las tasas de</u> <u>producción de frutos para cada especies de mangle.....</u>	<u>24</u>
<u>RESULTADOS.....</u>	<u>25</u>
<u>Insectos polinizadores.....</u>	<u>25</u>

Especialización de la de polinización.....	28
Intensidad de la polinización entomófila y tasas de producción de frutos.....	28
<u>DISCUSIÓN.....</u>	<u>30</u>
Polinizadores y especialización de la polinización.....	30
Polinización y producción de frutos.....	35
Implicaciones ecológicas.....	33
<u>LITERATURA CITADA.....</u>	<u>37</u>

CAPITULO III. FENOLOGÍA FLORAL DE TRES ESPECIES NEOTROPICALES DE MANGLE Y SU RELACIÓN CON EL RÉGIMEN HÍDRICO Y EL CLIMA, EN LA ISLA DE SAN ANDRÉS, CARIBE COLOMBIANO.....

<u>RESUMEN.....</u>	<u>45</u>
<u>INTRODUCCIÓN.....</u>	<u>46</u>
<u>METODOLOGÍA.....</u>	<u>47</u>
<u>Estimación de la intensidad de la floración y la actividad meristemática foliar.....</u>	<u>47</u>
<u>Medición de variables climáticas y fisicoquímicas.....</u>	<u>48</u>
<u>Relación entre variables fisicoquímicas y el clima con la intensidad de la floración.....</u>	<u>49</u>
<u>Relación entre la actividad meristemática foliar y la intensidad de la floración.....</u>	<u>49</u>
<u>RESULTADOS.....</u>	<u>50</u>
<u>Intensidad de la floración y régimen hídrico.....</u>	<u>50</u>
<u>Intensidad de la floración y actividad meristemática foliar.....</u>	<u>58</u>
<u>Intensidad de la floración y clima.....</u>	<u>59</u>
<u>DISCUSIÓN.....</u>	<u>61</u>
<u>Intensidad de la floración en <i>R. mangle</i>.....</u>	<u>61</u>
<u>Intensidad de la floración en <i>L. racemosa</i>.....</u>	<u>64</u>
<u>Intensidad de la floración en <i>A. germinans</i>.....</u>	<u>68</u>
<u>LITERATURA CITADA.....</u>	<u>71</u>

<u>CAPITULO IV. SINTESIS.....</u>	<u>75</u>
<u>Ausencia o presencia de competencia entre las especies de mangle</u>	
<u>por la oferta de insectos polinizadores.....</u>	<u>76</u>
<u>Reproducción pre dispersión y cambio climático.....</u>	<u>77</u>
<u>LITERATURA CITADA.....</u>	<u>79</u>
<u>CONCLUSIONES E HIPÓTESIS DERIVADAS.....</u>	<u>81</u>
<u>RECOMENDACIONES.....</u>	<u>83</u>
<u>Recomendaciones de investigación.....</u>	<u>83</u>
<u>Elementos a tener en cuenta para rehabilitación o restauración.....</u>	<u>84</u>

I. INTRODUCCIÓN

PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

El nivel de especialización de la polinización, la fenología reproductiva (patrones temporales de las fenofases reproductivas) y sus relaciones de respuesta frente a distintos factores abióticos y bióticos, son aspectos que han sido poco estudiados en las especies que conforman la estructura de los ecosistemas neotropicales de manglar. Un mayor nivel de comprensión de cada uno de estos aspectos y la identificación de patrones locales y regionales relacionados con ellos, permitirá comprender mejor la relación de la reproducción pre-dispersión con el reclutamiento potencial y real, la estructura de la vegetación y la variabilidad genética poblacional de estas especies. De esta manera se podrá comprender mejor a su vez la dinámica ecosistémica de los manglares y su respuesta eventual frente a perturbaciones derivadas del cambio climático que afectarían en gran medida a San Andrés, y en relación a las cuales estos ecosistemas cumplen con funciones de mitigación, al formar y retener el suelo y de protección al operar como barreras frente a huracanes.

En ese contexto es pertinente responder: ¿Cuáles son los insectos polinizadores de las especies *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans*?; ¿qué tan especializada es la polinización de dichas especies de mangle?; ¿en qué grado afectan diferentes factores fisicoquímicos relacionados con el régimen hídrico la intensidad y periodicidad de la floración de *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans*?; en qué grado afecta la actividad meristemática foliar la intensidad y periodicidad de la floración de dichas especies de mangle?. Y por último ¿cuáles son las tasas de producción de frutos de estas especies?

OBJETIVOS

Objetivo general

Establecer el nivel de especialización de la polinización entomófila, la producción de frutos, la intensidad de la polinización; y evaluar el grado en que diferentes factores abióticos y bióticos afectan la periodicidad e intensidad de la floración en tres especies de mangle presentes en la isla de San Andrés.

Objetivos específicos

1. Identificar los principales insectos polinizadores y el nivel de especialización de la polinización entomófila en las especies *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans* en la isla de San Andrés.
2. Establecer la intensidad de la polinización entomófila y la producción de frutos en las especies *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans* en la isla de San Andrés.
3. Evaluar la relación que en condiciones macro y microambientales tiene: la humedad relativa, la temperatura y la precipitación sobre la intensidad de la floración de *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans*, en tres tipos fisiográficos de condiciones hídricas contrastantes.
4. Determinar el grado de influencia del régimen hídrico y la actividad meristemática foliar sobre la intensidad y periodicidad de la floración de *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans* en tres tipos fisiográficos de condiciones hídricas contrastantes.

MARCO TEÓRICO

Polinización y especialización de la polinización en las especies de mangle

Las especies de mangle que conforman la estructura de los ecosistemas neotropicales de manglar: *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* y *Avicennia germinans* aseguran su reproducción por medio de la polinización, que produce la fecundación de la flor, favorece el desarrollo del fruto y la producción de propágulos. Dicha polinización es mediada o facilitada por un vector o agente polinizador, que además da el nombre al síndrome de polinización (Faegri & Van der Pijl 1971). *A. germinans* y *L. racemosa* tienen como vector polinizador a los insectos, por lo que el síndrome de polinización es la entomofilia (Jiménez 1985; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003). *R. mangle* aunque puede ser visitado por insectos es polinizado por el viento principalmente (Tomlinson 1994).

Los sistemas de polinización establecidos por Faegri & Van der Pijl (1971), indican el nivel de especialización de la polinización y por ende pueden llegar a señalar la susceptibilidad de las plantas frente a la pérdida de un polinizador. Con base en el número de insectos visitantes florales relacionados con una planta, estudios como los de Waser *et al.* (1996) y Gómez *et al.* (2007) han establecido otro enfoque para evaluar la especialización de la polinización entomófila. En este caso entre mayor número de insectos visitantes florales visite una planta menor será su nivel de especialización. La especialización de la polinización puede también evaluarse en relación con los grupos o clases de insectos polinizadores que comparten características similares. Este último enfoque amplía las categorías taxonómicas de Faegri y Van der Pijl (1971) incorporando elementos relacionados con la morfología de los aparatos bucales y el tamaño corporal. En general, las especies de plantas que sean generalistas en su polinización, tendrán una menor probabilidad de extinción y una mejor adaptación reproductiva frente a las perturbaciones (Bond 1994, Lemus-Jiménez & Ramírez 2003).

Intensidad de la polinización y producción de frutos.

La intensidad de la polinización es el número de granos de polen depositados en el estigma de una flor (Lee 1988). La intensidad de la polinización ejecutada por los insectos está relacionada principalmente con su capacidad específica para transportar polen y por el grado de constancia de sus visitas. En algunas ocasiones entre mayor es la intensidad de polinización también lo es la producción de frutos o la fracción de flores que se transforma en frutos; en otras, la producción de frutos alcanza un punto máximo a partir del cual intensidades altas de polinización no incrementan la producción de frutos (Young & Young 1992). Como en las especies de mangle *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* un propágulo es a su vez un fruto, una semilla y una plántula (Tomlinson 1994), la fracción de flores que se transforman en propágulos representan también la producción de semillas.

Fenología floral y régimen hídrico

Los ecosistemas de manglar responden a factores externos, de acuerdo con controles internos (Ricklefs 2001) y con adaptaciones de las especies que los conforman. El recambio hidrológico por ejemplo, condiciona la magnitud de la productividad de un manglar (Mitsch & Gosselink 1993). El régimen salino llega favorece unas especies sobre otras, e incide a su vez sobre la estructura y función de estos ecosistemas. La fenología reproductiva y sus fenofases también están relacionados con factores ambientales, desarrollándose de acuerdo con estrategias que están sincronizadas con condiciones ambientales reguladoras del sistema (Fernandes 1999). En algunas especies de mangle se ha encontrado por ejemplo, asociación entre la floración y la producción de propágulos con el nivel de agua y la salinidad (Castañeda 1998). La respuesta de la floración y de otras fenofases frente a factores abióticos, es propia de cada especie de mangle (Fernandes 1999).

Relación entre la fenología reproductiva de las especies de mangle y su capacidad reproductiva

A partir del estudio de estos aspectos y de la fenología reproductiva entendida como los patrones temporales de las fenofases reproductivas, se puede comprender mejor la dinámica ecológica del manglar (Castañeda 1998). De dichas fenofases se puede estimar por ejemplo, la capacidad reproductiva de una especie de mangle en un tipo fisiográfico. La magnitud de la floración, representa la capacidad reproductiva potencial de una especie, mientras que de la fracción de dichas flores que se transforman en frutos y propágulos es la capacidad reproductiva real (Stephenson 1981). Por ello, en las especies y poblaciones de mangle que tengan sistemas de polinización menos específicos y una sincronización adecuada con sus polinizadores, se favorecería la fecundación de un mayor número de flores y por lo tanto, la generación de un mayor número de frutos y propágulos, lo que constituiría un potencial reproductivo real alto.

Los polinizadores potenciales también juegan un papel importante en la capacidad reproductiva, teniendo en cuenta que existen polinizadores más efectivos que otros, así como insectos ladrones de polen que toman recompensas florales pero no polinizan (Inouye 1980). Cabe anotar por último, que dicha capacidad reproductiva también está relacionada con la dinámica ecosistémica, puesto que entre mayor capacidad reproductiva tengan las especies de mangle mayor y más rápida será la producción de propágulos o de potenciales reclutas. En condiciones de disturbio y considerando que los manglares no presentan bancos de semilla permanentes, las especies de mangle que generen propágulos con mayor intensidad podrán copar más rápido los espacios generados si encuentran las condiciones adecuadas para su establecimiento. La resiliencia en dichas especies será a su vez mayor.

El manglar

Los manglares son asociaciones de árboles, arbustos y otras plantas halófitas que crecen en aguas de marea salobres en regiones tropicales y subtropicales del mundo (Mitsch & Gosselink 1993). Estos ecosistemas se clasifican de acuerdo con su hidrodinámica y topografía en tipos

fisiográficos de manglar ribereños, de cuenca y de borde (Cintron *et al.* 1985). Estos dos últimos están presentes en la isla de San Andrés, junto con los poco comunes y mucho menos estudiados manglares interiores. Todos los tipos fisiográficos presentan una dinámica relativamente más simple en la isla en comparación con los manglares continentales, debido a la ausencia de ríos y afluentes que los alimenten (García-Hansen *et al.* 2002). Los manglares de borde están asociados a los procesos e influencia directa de la marea y el oleaje, mientras que los manglares de cuenca lo están de forma indirecta. Los manglares interiores por su parte, al encontrarse aislados del mar por la barra arenosa y la carretera circunvalar de San Andrés, no presentan ninguna incidencia de la marea. Por ello, sus aportes hídricos pasan a depender de la precipitación y/o del agua subterránea.

ÁREA DE ESTUDIO

La isla de San Andrés está ubicada en el mar Caribe, a 150 km de la costa de Nicaragua y a 800 km de la costa Colombiana, entre los 12° 28' 58" y 12° 35' 55" de latitud norte y los 72° 29' 47" y 81° 44' 19" de longitud oeste (IGAC 1986). Esta isla hace parte del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, declarado por la UNESCO como reserva internacional de la biosfera Sea Flower. El clima es cálido semihúmedo e influenciado por los vientos alisios del noroeste que refrescan la temperatura media de 27.4°C. La precipitación promedio en la isla es de 1900 mm y el régimen de precipitación es monomodal, con un periodo seco que va de enero a abril y una época lluviosa que va de junio a diciembre (IGAC 1986). Durante el año en estudio la temperatura promedio fue de 27.5°C y la precipitación total de 2148 mm, con mayo comportándose como un mes muy lluvioso (Fig. 1). El territorio que tiene una superficie de 25 km² es de origen coralino y tiene un relieve relativamente plano al presentar un sector montañoso interior. En el resto de su superficie las pendientes son suaves (IGAC 1996). Los manglares de la isla ocupan un área de 96.8 ha (García-Hansen *et al.* 2002) y se distribuyen en seis rodales aislados entre sí, de los cuales cinco están ubicados a sotavento.

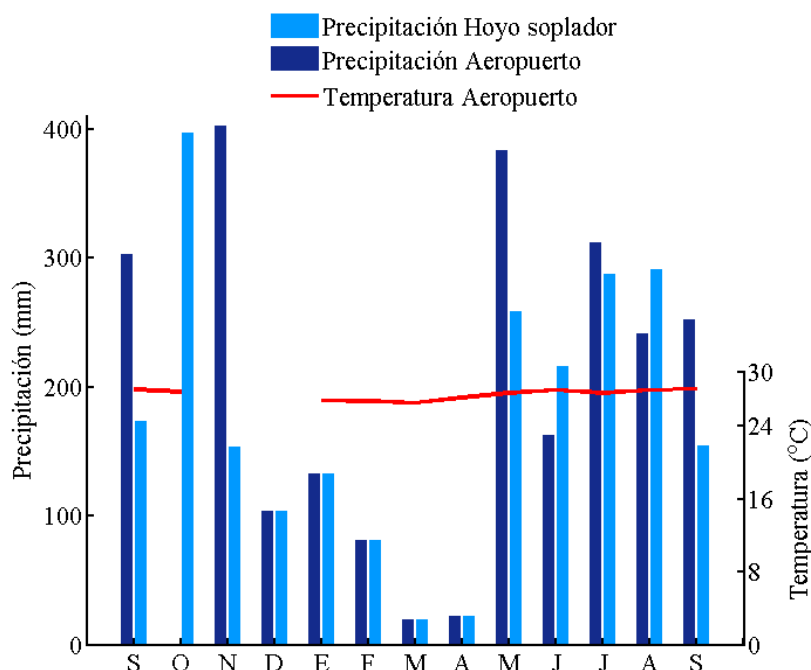


Figura 1. Precipitación total y temperatura promedio registradas en la isla de San Andrés por las estaciones climáticas del aeropuerto y del Hoyo soplador entre septiembre del 2007 y septiembre del 2008.

El estudio se realizó en dos manglares que hacen parte de la zona núcleo de la reserva de la biosfera: el parque regional de manglar Old Point ubicado al nororiente de la isla, a $12^{\circ} 33' 96''$ de latitud norte y a $81^{\circ} 42' 51''$ de longitud oeste y el bosque de manglar de Smith Channel ubicado al suroriente de la isla y a $12^{\circ} 30' 24''$ de latitud norte y a $81^{\circ} 43' 05''$ (Fig. 2). El parque regional de manglar Old Point tiene una cobertura de 34.4 ha de manglares (Sierra-R *et al.*, in press) y una composición mixta de especies de mangle con árboles de 7.9 m de altura promedio y diámetro a la altura del pecho (DAP) promedio de 7.5 cm. En directo contacto con la marea se encuentra el tipo fisiográfico de borde. Ubicado en áreas más interiores del parque se encuentra por su parte el manglar de cuenca caracterizado por un contacto no tan directo con la marea y por tanto con una influencia también fuerte del clima.

R. mangle se ubica principalmente en el tipo fisiográfico de borde (79.3% de árboles, 8.0 cm de DAP y 8.6 m de altura en promedio) mezclado con pocos árboles de *L. racemosa* (14.6%, 7.1 cm de DAP y 8.9 m de altura en promedio). En el tipo fisiográfico de cuenca *A. germinans* tiene un mayor predominio (57.5% de árboles, 6.9 cm de DAP y 7.2 m de altura en promedio) seguido

luego de *L. racemosa* (22.8%, 8.7 cm de DAP y 9.1 m de altura) y *R. mangle* (19.6%, 6.8 cm de DAP y 7.6 m de altura en promedio).

El manglar de Smith Channel que está ubicado al suroriente de la isla, tiene una extensión de 17.7 ha (García-Hansen *et al.* 2002) y está compuesto por *R. mangle* (75.4% de árboles, 28.6 cm de DAP y 14.7 m de altura en promedio) y *L. racemosa* (25.6% de árboles, DAP de 37.5 cm y 16.1 m de altura en promedio). Algunos árboles llegan a alcanzar 22 m y un DAP de 76.6 cm. Este manglar es de tipo fisiográfico interior, pues no tiene influencia directa de la marea y el oleaje al estar separado del mar por una barra arenosa y por la carretera circunvalar de San Andrés. En este bosque de manglar el balance hídrico que es la precipitación luego de la evaporación, determina por esto en una gran magnitud la altura de la columna de agua y la salinidad ($r^2 = 0.86$ según el modelo lineal).



Figura 2. Localización de los bosques de manglar de la isla de San Andrés. Modificado de Lasso (2003).

LITERATURA CITADA

BOND, W. J. 1994. Do mutualism matter? Assesing the impact of pollination and disperser disruption on plant extinction. *Philos. Trans. R. Soc. London. B.* 344: 83–90.

CASTAÑEDA, E. 1998. Fenología reproductiva de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* en el delta exterior del rio Magdalena-Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. Tesis de pregrado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá, Colombia.

CINTRON, G., A.E. LUGO., & R. MARTÍNEZ. 1985. Structural and functional properties of mangrove forests. In *The botany and Natural History of Panama*. W.G. Darcy and M.D. Correa, Eds., *Monogr. Syst. Bot.* 10: 53-66. Missouri Bot. Gard., St. Louis.

FAEGRI, K., & L. VAN DER PIJL. 1971. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, England.

FERNANDES, M. E. 1999. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. F. in Amazonian mangrove swamps. *Hydrobiologia* 413: 53 – 62.

GARCÍA-HANSEN, I., J. F. GAVIRIA-CHIQUAZUQUE., M. C. PRADA-TRIANA., & R. ALVAREZ-LEÓN. 2002. Producción de hojarasca de los manglares de la isla de San Andrés, Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 50: 207–291.

IGAC.1986. San Andrés y Providencia: Aspectos geográficos. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. IGAC. Bogotá. Colombia.

IGAC. 1996. *Diccionario Geográfico de Colombia*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. IGAC. Bogotá. Colombia.

INOUYE, D. W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251 – 1253

JIMÉNEZ, J. A. 1985. *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. f., white mangrove. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 64 p.

LASSO, J. 2003. Factores que afectan la regeneración natural en ecosistemas de manglar oceánicos, Isla de San Andrés, Caribe Colombiano. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. San Andrés Isla, Colombia.

LEE, T. D. 1988. Patterns of fruit and seed production. *En* J. L. Lesley & L. L. Doust (Eds.). pp. 179–202. *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies*. Oxford University Press, New York, USA.

LEMUS-JIMÉNEZ, L. J., & N. RAMÍREZ. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcon, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 54: 97–114.

MITSCH, W.J. & J.G. GOSSELINK. 1993. *Wetlands* (2nd ed.). Van Nostrand Reinhold, New York.

RICKLEFS, R. E. 2001. *Invitación a la ecología: la economía de la naturaleza: libro de texto sobre ecología básica* (4ª ed.). Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires.

SIERRA-ROZO, O., J. E. MANCERA., & A. S. MARTÍNEZ. In press. Velocidad de descomposición de la hojarasca en diferentes sustratos de manglar durante la época de lluvias en San Andrés isla, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*.

STEPHENSON, A. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12: 253-279.

TOMLINSON, P. B. 1994. *The botany of mangroves*. Cambridge University Press. New York, USA.

VIDAL, M., D. JONG., H. C. WIEN & R. A. MORSE. 2006. Nectar and pollen production in pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). *Revista Brasil. Bot.*, V.29, n.2, p.267-273

WADDINGTON, K. D. 1983. Foraging behavior of pollinators. En: Real, L. (Ed.) *Pollination Biology*. Págs. 213 - 239. Academic Press, Orlando.

YOUNG, H. J., & T. P. YOUNG. 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. *Ecology*. 73: 639–647.

**CAPITULO II. POLINIZACIÓN Y PRODUCCIÓN DE FRUTOS
DE TRES ESPECIES DE MANGLE DE DISTRIBUCIÓN
NEOTROPICAL EN SAN ANDRÉS ISLA, CARIBE
COLOMBIANO**

RESUMEN

Con base en el comportamiento polinizador y en estimaciones que integraron la capacidad de transporte de polen y la constancia de la polinización de cada especie de insecto visitante floral, se identificaron los polinizadores efectivos y la especialización de la polinización en tres especies de mangle neotropicales. También se estimó la producción de frutos, monitoreando la magnitud de las fenofases reproductivas por medio de trampas de hojarasca. *Rhizophora mangle* presentó polinización ambófila y un sistema de polinización entomófilo monofílico. Este mangle tuvo una producción de frutos del 7.3 por ciento y una fuerte asociación con un insecto polinizador (*Copestylum sp 1*), que podría explicar las diferencias reportadas en la variabilidad genética de sus poblaciones. *Laguncularia racemosa* con tres polinizadores que conforman una clase de vector, presentó un sistema de polinización entomófilo oligofílico y una producción de frutos del 8.4 por ciento. *Avicennia germinans* presentó la polinización menos especializada con cuatro insectos polinizadores, dos clases de vectores de características diferentes y un sistema de polinización entomófilo polifílico. La producción de frutos del 32 por ciento encontrada en este mangle, le confiere un potencial de reclutamiento superior al de las otras especies. Se encuentran relaciones que muestran una incidencia aparente de la biología de polinización sobre el reclutamiento y la estructura de la vegetación de los manglares. Por eso, un conocimiento apropiado de la reproducción pre y post dispersión es sin duda un insumo importante, para que los responsables del manejo tomen medidas que hagan frente, si se requiere, a las amenazas que tienen actualmente estos ecosistemas.

Palabras clave: isla caribeña, producción de frutos, intensidad de polinización, especialización de la polinización, manglares neotropicales.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de manglar han sido estudiados en muchos aspectos. En el área específica de la biología reproductiva ha recibido por ejemplo especial interés, la dispersión de propágulos, su establecimiento y el desarrollo de plántulas (Tomlinson 1994, Krauss *et al.* 2008). La reproducción pre dispersión en cambio ha recibido menos énfasis (Coupland *et al.* 2006). De aspectos como la polinización, los vectores bióticos y la producción de frutos relacionada se conoce todavía poco, especialmente en las especies de mangle de distribución neotropical. Los reportes que se tienen por ejemplo de los vectores de estas especies son en su mayoría anecdóticos y solo se remiten a la observación de visitantes florales (Tomlinson 1994). Estos tampoco discriminan las diferencias en la actividad polinizadora de los insectos, y se refieren a grupos con una determinación taxonómica muy general. Las tasas de producción de frutos solo se han reseñado en *R. mangle*.

En general un conocimiento más preciso de la biología reproductiva pre dispersión, permite comprender mejor la dinámica poblacional y ecosistémica, el esfuerzo reproductivo y la resiliencia de las especies de mangle frente a perturbaciones súbitas como huracanes o continuas como la elevación del nivel del mar. También permite entender mejor el proceso de establecimiento de nuevas poblaciones, y ayuda a formular estrategias efectivas de conservación (Shalini & Choudhury 2001) o rehabilitación de estos ecosistemas (Coupland *et al.* 2006). El objetivo de este trabajo fue identificar en una isla pequeña oceánica del Caribe, los insectos con función polinizadora, los sistemas de polinización entomófila existentes y la producción de frutos en las especies estructurales de los manglares neotropicales: *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa*.

METODOLOGÍA

Identificación de los insectos polinizadores y de la especialización de la polinización entomófila

El grado de efectividad polinizadora de las especies de insectos visitantes florales de *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans*, se identificó con base en su comportamiento polinizador y en la estimación de la intensidad de la polinización ejecutada por cada especie, que realiza el índice de intensidad de la polinización (IIP). El IIP se derivó y modificó del índice de valor de importancia de la polinización de Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles (2008), e integró la capacidad de transporte de polen de cada especie de insecto visitante floral (CTP) y su constancia de polinización (CP).

$$\text{IIP} = \text{CTP} * \text{CP}.$$

La CTP es el número de granos de polen de una especie de planta que es transportado por una especie visitante floral, mientras que la CP, es según Faegri & Van der Pijl (1971) la llegada continua y permanente de una especie de visitante a las flores de una planta en todo su periodo reproductivo. La CP se estimó con la ecuación:

$$CP_i = (\sum_{j=1}^n AP_{jit}) / n_t$$

AP es la abundancia de polinización de la especie de insecto visitante floral i , j es cada observación, t es la duración del periodo de floración de la respectiva especie de mangle y n es el número total de observaciones realizadas en dicho periodo. La AP de cada especie visitante se estimó mediante observaciones periódicas realizadas durante la fase de floración de cada mangle en relación al grupo de flores observado en cada muestreo. Para ello, se utilizaron algunas de las categorías de abundancia de polinización sugeridas por Núñez-Avellaneda & Rojas-Robles (2008). Dichas categorías fueron: abundante, esporádico, raro, muy raro y ausente. En estas mismas observaciones también se evaluó si el comportamiento polinizador de cada especie visitante era adecuado. Esto al determinar si el tórax, las patas o el aparato bucal de cada insecto

que son las estructuras corporales que mayor contenido polínico tienen (Beattie *et al.* 1973), hacían contacto con el estigma de las flores.

Para realizar dichas observaciones, se utilizaron diferentes herramientas que permitieron acceder a la copa externa de los árboles donde se encuentran las flores. En *A. germinans* se utilizó una escalera de aluminio en árboles de 11–13 m de altura, en *R. mangle* se realizaron recorridos perimetrales en kayak al borde del manglar y en *L. racemosa* se realizaron recorridos al perímetro de una laguna interna. Otras observaciones realizadas para *L. racemosa* y *A. germinans* al nororiente de la isla fueron incluidas (12° 54' 974" de latitud norte y 81° 70' 449" de longitud oeste). Las observaciones se realizaron durante varios días dentro del periodo de floración presentado por cada especie en la isla (Tabla 1) y entre 1030 h y 1330 h, por ser este el lapso de tiempo de mayor actividad de los insectos visitantes florales (Kearns & Inouye 1993, Yates & Ladd 2004).

TABLA 1. *Observación de la actividad polinizadora de las especies de insectos que visitan las flores de R. mangle, L. racemosa y A. germinans en la isla de San Andrés.*
*: Floración según observaciones y registro mensual en canastas de hojarasca,
OP: Parque regional de manglar Old Point, AI: Árboles aislados, d: días.

Especie	Lugar e intensidad de las observaciones	Periodo de Observación	Periodo de floración*
<i>R. mangle</i>	OP, 7 d	Noviembre 2007 - Junio 2008	Todo el año
<i>L. racemosa</i>	OP, 9 d	Octubre 2007 - Diciembre 2007 Julio 2008 - Septiembre 2008	Mayo - Diciembre
	AI, 3 d	Diciembre 2007	
<i>A. germinans</i>	OP, 10 d	Diciembre 2007 - Mayo 2008	Diciembre - Julio
	AI, 7 d	Diciembre 2007 - Mayo 2008	

Durante los periodos mencionados, se capturaron también individuos de las especies visitantes registradas en cada observación. Dichos insectos se inmovilizaron después de realizar actividades de forrajeo, por medio de una red entomológica y 0.1 ml de acetato de etilo. Luego se les tomaron sus cargas polínicas por medio de la técnica descrita por Beattie (1971), la cual fue ligeramente modificada, pues se utilizaron jeringas de insulina para contener la gelatina

preparada. El tórax, las patas y el aparato bucal de cada insecto, se frotaron varias veces con la gelatina preparada. Con estas cargas se elaboraron laminas semipermantes, que permitieron cuantificar para cada uno de los insectos capturados la CTP de cada especie de mangle transportado en su cuerpo.

Con base en dicha cuantificación, se estimó la CTP promedio en granos/insecto para cada especie y familia de insecto visitante floral. Se tuvieron en cuenta para ello, los insectos capturados en la respectiva especie de mangle, más aquellos observados y capturados en otra especie de mangle diferente. Para diferenciar el polen de cada especie en particular se siguió la clave palinología descrita en Tomlinson (1994). También se obtuvieron muestras directas de polen de las anteras de las flores para cada especie usando la técnica descrita anteriormente. En *R. mangle* estas muestras se tomaron de pelos en sus pétalos, al ser estas estructuras las que tienen el polen (Tomlinson *et al.* 1979). Los insectos capturados fueron colectados y posteriormente determinados taxonómicamente hasta familia con el uso de un estereoscopio Leica MZ75, en el laboratorio de microscopia de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe. Los especímenes fueron enviados adicionalmente a diferentes especialistas para una determinación taxonómica más detallada.

Los insectos visitantes florales que transportaron cargas polínicas de una especie de mangle determinada y presentaron un comportamiento polinizador adecuado en sus flores se designaron como sus polinizadores. Mientras que las especies de visitantes que ejecutaron intensidades de polinización altas (valores de IIP mayores a 10) y presentaron comportamiento polinizador adecuado se designaron como polinizadores efectivos. La especialización de la polinización entomófila se evaluó por medio de tres enfoques: (1) Los sistemas de polinización de Faegri & Van der Pijl (1971), que clasifican la especialización de la polinización en tres categorías (monofílicos, oligofílicos y polifílicos) con base en el número de especies polinizadoras y su determinación taxonómica; (2) el número de especies polinizadoras asociadas que corresponde al enfoque de Gómez *et al.* (2007); y (3) el número de clases de vectores que conforman las especies polinizadoras por su cercanía taxonómica y por similitudes en el tamaño corporal y los aparatos bucales. Estos enfoques se evaluaron únicamente con las especies polinizadoras efectivas encontradas.

Estimación de la intensidad de la polinización entomófila y las tasas de producción de frutos para cada especie de mangle

La cuantificación de los elementos reproductivos colectados en 55 trampas de caída de hojarasca de 0.25 m² y 1 mm² de ojo de malla, permitió estimar la producción de frutos para cada especie de mangle por parcela. Para ello se utilizó una ecuación similar a la de Duke (1990): Producción de frutos = (frutos + propágulos)/(flores + frutos + propágulos). El valor de cada uno de estos elementos correspondió al promedio anual por parcela. La intensidad de la polinización entomófila ejecutada en cada especie de mangle se estimó por su parte, por medio del cálculo del índice de intensidad de la polinización total (IIPT), que se deriva de la suma del IIP de todas las especies de insectos visitantes florales observados en sus respectivas flores. En este cálculo solo se tuvieron en cuenta los visitantes florales observados en el parque regional de manglar Old Point.

Las trampas de caída se ubicaron en grupos de cinco delimitando 11 parcelas de experimentación de 49 m² de área. Cinco parcelas fueron distribuidas en el tipo fisiográfico de borde y seis en el de cuenca. Las muestras de hojarasca se colectaron mensualmente entre octubre del 2007 y octubre del 2008. Posteriormente, se secaron y procesaron de acuerdo con la guía dada por el manual de métodos de CARICOMP (2001). La clasificación y el pesaje de cada uno de los elementos reproductivos permitieron estimar para cada parcela (réplica), la producción de frutos. Esta variable se comparó entre especies por medio de la prueba *U* no paramétrica de Mann Whitney. En las tres especies de mangle estudiadas se consideraron como propágulos los frutos germinados.

RESULTADOS

Insectos polinizadores

Se colectó un total de 83 insectos visitantes florales pertenecientes a 3 órdenes, 12 familias y 25 especies. Seis especies de estos insectos fueron visitantes florales de *R. mangle*, 13 de *L. racemosa* y 12 de *A. germinans*. De estas especies el 17, 70 y 42 por ciento fueron considerados polinizadores y el 17, 15 y 33 por ciento polinizadores efectivos (Fig. 1). Las especies de este último grupo presentaron un comportamiento de polinización adecuado y ejecutaron una intensidad de polinización alta, pues registraron un IIP alto, dado a su vez por una CTP y una CP alta (Tabla 2).

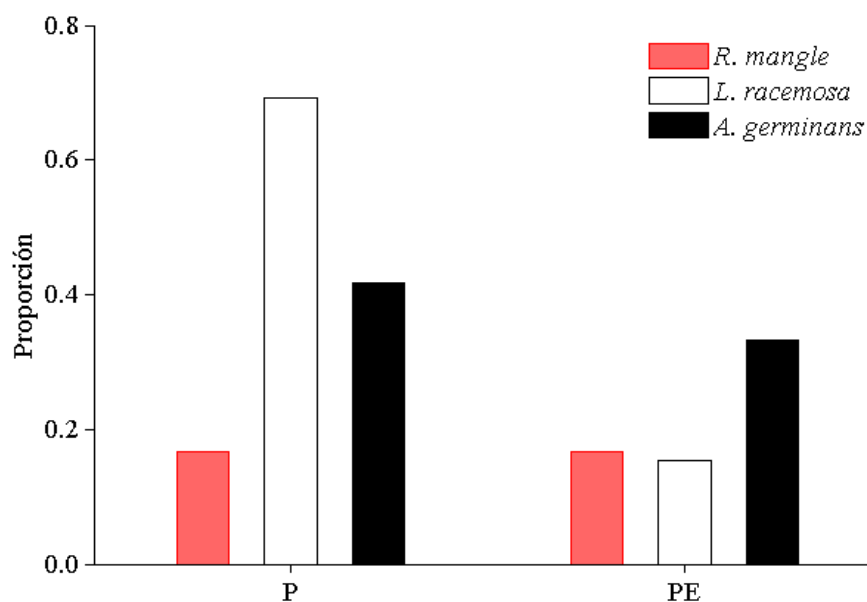


FIGURA 1. Proporción de especies visitantes florales consideradas polinizadoras y polinizadoras efectivas de las especies *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* en el parque regional de manglar Old Point y en algunos árboles aislados de la isla de San Andrés. P: insectos visitantes polinizadores, PE: polinizadores efectivos.

Las familias del orden Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae y Syrphidae presentaron un IIP alto para *L. racemosa* (con valores relativos de IIP de 50.8, 25.4 y 15.5% respectivamente), por consiguiente se considera que estas familias son las que ejecutan la mayor intensidad de polinización en esta planta (Tabla 2). De la misma forma, la familia Syrphidae es el grupo de insectos que transporta mayor cantidad de cargas polínicas de *R. mangle* (con un valor relativo de IIP de 94.6%), mientras que las familias Apidae y Crabronidae del orden Hymenoptera y la familia Syrphidae lo hacen en *A. germinans* (con valores relativos de IIP de 31.3, 49.1 y 19.1% respectivamente). A nivel de especie se destacaron como polinizadores efectivos: *Copestylum sp 1* para *R. mangle*; *C. macellaria* y *Copestylum sp 2* para *L. racemosa*; y *Copestylum sp 1*, *Xylocopa sp*, *A. mellifera* y *S. signata* para *A. germinans*.

La proporción de 4:1 encontrada en promedio para cada mangle, entre especies visitantes florales y especies polinizadoras efectivas (Fig. 1), muestra un predominio conjunto de los insectos no polinizadores y de los polinizadores poco efectivos. En la primera categoría se encuentran una especie de la familia Syrphidae (*Ocyptamus sp*) y otra de Vespidae (*Polistes sp*) en *L. racemosa*; y cinco especies visitantes de las familias Dolichopodidae, Ephydriidae, Tethinidae, Stratiomyidae y Vespidae (*Polistes sp*) con una especie cada una en *A. germinans*. También se encuentran cuatro especies de la familia Formicidae visitantes de diferentes mangles (Tabla 2). Con hábito polinizador poco efectivo se encontraron por su parte a las especies *J. evarete*, *Copestylum sp 1* y *Lucilia sp* en *L. racemosa*; a las abejas *C. decolorata* y una especie no identificada de la tribu Eucerini en *A. germinans*; y a *Xylocopa sp* en *R. mangle* y *L. racemosa* (Tabla 2).

Otras especies como *Copestylum sp 1*, *Xylocopa sp* y *S. signata* transportaron polen de las tres especies de mangle pero solo fueron polinizadores efectivos de una o dos (Tabla 2). De las especies pertenecientes a la familia Sarcophagidae no se pudo definir su función polinizadora o no polinizadora, ya que su CP no pudo ser estimada su difícil diferenciación a este nivel en campo. Además tres hembras de este grupo no se asignaron a alguna especie en particular, pues solo se pudieron determinar taxonómicamente a la categoría de familia

TABLA 2.

Índice de intensidad de la polinización (IIP) para los grupos de insectos visitantes florales con contenido polínico de *R. mangle* (RM), *L racemosa* (LR) y *A. germinans* (AG). CTP: capacidad de transporte de polen \pm error estándar, CP: constancia de polinización, NDT: No determinado, (D): Diptera, (H): Hymenoptera, (L): Lepidoptera, (Cal): Calliphoridae, (Sar): Sarcophagidae, (Syr): Syrphidae, (A): Apidae, (Cra): Crabronidae, (For): Formicidae, (Ves): Vespidae, (Nym): Nymphalidae. MC: manglar de cuenca, MB: manglar de borde, AI: árboles aislados, ND: insectos no diferenciados en campo a nivel de especie, * insectos polinizadores efectivos.

Grupo taxonómico	Tipo de manglar donde se observó	No. de insectos capturados	Comportamiento Polinizador Adecuado	Media de CTP (granos de polen/insecto)			CP			IIP		
				RM	LR	AG	RM	LR	AG	RM	LR	AG
Familia												
(D) Calliphoridae	MC	7	LR	-	118.0 \pm 40.3	-	-	0.30	-	-	35.4*	-
(D) Sarcophagidae	MB, AI	6	LR	-	37.0 \pm 16.7	-	-	0.47	-	-	17.4*	-
(D) Syrphidae	MB, MC, AI	21	LR, RM, AG	125.5 \pm 8.3	36.1 \pm 3.3	103.5 \pm 8.0	0.25	0.30	0.43	31.4*	10.8*	44.0*
(H) Apidae	MC	12	AG	17.3 \pm 4.6	19.4 \pm 8.7	151.0 \pm 25.0	-	0.03	0.48	-	0.6	72.1*
(H) Crabronidae	MC	11	AG	0.3 \pm 0.1	5.5 \pm 2.8	169.0 \pm 22.6	-	0.05	0.67	-	0.3	113.2*
(H) Vespidae	MC	3		-	3.0 \pm 3.0	49.3 \pm 49.3	-	0.18	0.02	-	0.5	1.0
(H) Formicidae	MB, MC, AI	11		6.1 \pm 1.4	1.2 \pm 0.6	-	0.29	0.31	0.25	1.8	0.4	0.0
(L) Nymphalidae	MC, AI	1	LR	-	83.0	-	-	0.05	-	-	4.2	-
Especie												
(Cal) <i>Cochliomyia macellaria</i>	MC	6	LR	-	159.7 \pm 65.1	-	-	0.30	-	-	47.7*	-
(Cal) <i>Lucilia sp</i>	MC	1	LR	-	5.0	-	-	0.03	-	-	0.1	-
(Sar) <i>Peckia praeceps</i>	AI	1	LR	-	3.0	-	-	ND	-	-	-	-
(Sar) <i>Oxysarcodexia peltata</i>	MC	1	LR	-	98.0	-	-	ND	-	-	-	-
(Sar) <i>Peckia sp</i>	MC	1	LR	-	8.0	-	-	ND	-	-	-	-
(Syr) <i>Copestylum sp 1</i>	MB, MC, AI	14	RM, LR, AG	125.5 \pm 54.2	6.9 \pm 4.2	88.7 \pm 54.1	0.25	0.17	0.43	31.4*	1.2	38.1*
(Syr) <i>Copestylum sp 2</i>	MC	5	LR	-	85.2 \pm 29.1	-	-	0.15	-	-	12.8*	-
(Syr) <i>Ocyptamus sp</i>	MC	2		-	1.5 \pm 1.5	-	-	0.06	-	-	0.1	0.0
(Api) <i>Xylocopa sp</i>	MC, AI	6	AG, LR	31.7 \pm 31.7	32.3 \pm 19.8	62.5 \pm 29.4	-	0.03	0.30	-	1.0	18.8*
(Api) <i>Centris decolorata</i>	MC, AI	1	AG	-	-	17.0	-	-	0.02	-	-	0.3
(Api) <i>Apis mellifera</i>	AI	3	AG	-	-	411.0 \pm 334.8	-	-	0.12	-	-	49.3*
(Api) NDT: tribu Eucerini	MC	2	AG	-	-	43.5 \pm 1.5	-	-	0.01	-	-	0.4
(Cra) <i>Stictia signata</i>	MC, AI	11	AG	0.3 \pm 0.3	5.5 \pm 0.7	185.7 \pm 80.6	-	-	0.66	-	-	122.6*
(For) <i>Camponotus sp</i>	MB, MC	5		3.0 \pm 1.48	-	-	ND	-	-	-	-	-
(For) <i>Crematogaster sp</i>	MC	2		10.0 \pm 5.0	-	-	ND	-	-	-	-	-
(For) <i>Dorymyrmex sp</i>	AI	3		-	1.7 \pm 1.7	-	-	ND	-	-	-	-
(For) <i>Pseudomyrmex sp</i>	MC	1		14.0	-	-	ND	-	-	-	-	-
(Ves) <i>Polistes sp</i>	MC, AI	3		-	3.0 \pm 3.0	49.3 \pm 49.3	-	0.18	0.02	-	0.5	1.0
(Nym) <i>Junonia evarete</i>	MC, AI	1	LR	-	83.0	-	-	0.04	-	-	3.3	-

Especialización de la polinización

De acuerdo con el número y la determinación taxonómica de las especies polinizadoras efectivas encontradas, los sistemas de polinización entomófila de acuerdo con Faegri & Van der Pijl (1971) fueron: monofílico para *R. mangle*, oligofílico para *L. racemosa* y polifílico para *A. germinans*. Este último mangle tuvo la polinización menos especializada, pues además de su sistema de polinización presentó cuatro polinizadores efectivos que se pueden agrupar en dos clases de vectores (Tabla 3). *R. mangle* mostró en cambio un nivel de especialización intermedio con un polinizador efectivo y dos clases de vectores (viento y dípteros de aparato bucal suctorial). *L. racemosa* presentó por su parte la polinización más especializada con tres polinizadores efectivos que se pueden agrupar en solo una clase de vector.

TABLA 3. *Especialización de la polinización en R. mangle, L. racemosa y A. germinans. (Dabs): díptero con aparato bucal suctorial, (Hlc): himenoptero de lengua corta, * polinizador incluido como familia polinizadora.*

Especie de Mangle	Polinizadores efectivos	Sistema de polinización entomófilo
<i>R. mangle</i>	Viento (Dabs) <i>Copestylum sp1</i>	Monofílico
<i>L. racemosa</i>	(Dabs) <i>C. macellaria</i> (Dabs) <i>Copestylum sp2</i> (Dabs) Sarcophagidae*	Oligofílico
<i>A. germinans</i>	(Dabs) <i>Copestylum sp1</i> (Hlc) <i>Xylocopa sp</i> (Hlc) <i>S. signata</i> (Hlc) <i>A. mellifera</i>	Polifílico

Intensidad de la polinización entomófila y tasas de producción de frutos

La intensidad de polinización entomófila estimada con el IIPT y la tasa de producción de frutos de cada especie de mangle en el parque regional de manglar Old Point, estarían asociadas (Fig. 2). *A. germinans* presentó una tasa de producción de frutos del 32.0 por ciento que fue significativamente más alta que la de *R. mangle* y *L. racemosa* (Mann Whitney test: $U = 42.0$, $P < 0.05$; $U = 36.0$, $P < 0.05$ respectivamente). Su IIPT de 191.6 también fue mucho más alto en

comparación con los otros mangles. Con niveles relativamente cercanos, la tasa de producción de frutos del 8.4 por ciento presentada por *L. racemosa* fue similar a la de *R. mangle* del 7.3 por ciento (Mann Whitney test: $U = 23.0$, $P > 0.05$). El IIPT de 76.0 de *L. racemosa* en cambio dobló el de *R. mangle* de 33.2.

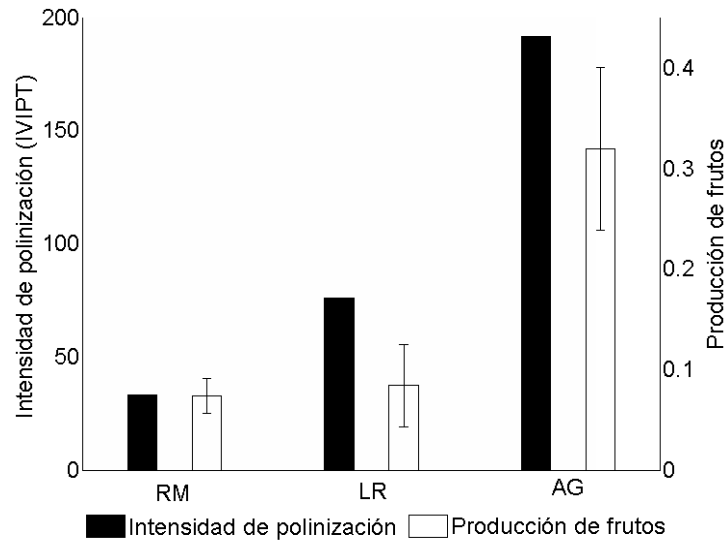


FIGURA 2. Intensidad de polinización entomófila y tasas de producción de frutos (\pm error estándar) para las especies *R. mangle* (RM), *L. racemosa* (LR) y *A. germinans* (AG) en el parque regional de manglar de Old Point de la isla de San Andrés. Tasas de producción de frutos: *R. mangle* (n = 8), *L. racemosa* (n = 7) y *A. germinans* (n = 6).

DISCUSIÓN

Polinización y especialización de la polinización

El comportamiento polinizador y la evaluación por medio del IIP de la intensidad de polinización ejecutada por 25 especies de insectos visitantes florales observados, permite de manera preliminar atribuirles a éstas especies un rol de no polinizadoras, polinizadoras poco efectivas o polinizadoras efectivas. Del total de especies, solo un cuarto mostró una intensidad y comportamiento polinizador relacionado con una polinización efectiva, el resto presentó características que se relacionan más con otros hábitos. Esto significa que de los insectos visitantes florales solo una proporción baja establece relaciones mutualistas con los mangles, ya que los insectos polinizadores poco efectivos estarían operando más como ladrones de polen. Proporciones similares e incluso mayores han sido observadas también por Sánchez-N & Amat-García (2005) en la fauna antófila de un humedal altoandino y por Núñez-Avellaneda (2007) en tres especies de palmas de un bosque andino. En general esto se debe a que muchos insectos que acuden a las flores pueden ser además depredadores, herbívoros, parasitoides, saprófagos (Kevan & Baker 1983) o ladrones de polen y/o néctar.

Las hormigas visitantes florales encontradas en *R. mangle* no son polinizadoras, pues no presentaron un comportamiento polinizador adecuado. Además estos insectos son generalmente considerados ladrones de néctar (Proctor *et al.* 1996). Las abejas de la especie *Xylocopa sp* aunque transportaron polen de *R. mangle* (uno de seis individuos) no son polinizadores efectivos pues no se observaron visitando sus flores y por lo tanto tendrían una baja CP. Tomlinson *et al.* (1979) indican que las visitas de abejas son ocasionales en la Florida, lo que muestra una consistencia geográfica en la baja frecuencia de estos insectos como visitantes florales de este mangle. *A. mellifera* es considerada polinizadora de este mangle por Lemus-Jiménez & Ramírez (2003), sin embargo, estos autores no tienen en cuenta la CP de los insectos en la visita de flores. Todo lo anterior indicaría que las abejas serían polinizadores con un grado de efectividad bajo en *R. mangle*.

A diferencia de dichos grupos, una especie de Syrphidae (*Copestylum sp1*) se destaca por su relevante actividad polinizadora. Trece de los catorce individuos capturados de este insecto presentaron contenido polínico de esta especie, pese a que diez se colectaron visitando otros mangles. Esto indica la constancia de este insecto en la polinización de *R. mangle*. Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) cualificaron también a Syrphidae como polinizador de este mangle en Paraguaná, Venezuela; lo que muestra también una constancia geográfica a nivel de familia en el uso de este insecto como polinizador. *Copestylum sp 1* además visitaba pocas flores por planta de *R. mangle* (1 – 2), por eso estaría transfiriendo polen entre diferentes individuos y promoviendo de esta manera el entrecruzamiento.

Existe sin embargo, evidencia encontrada respecto la relevancia que tiene la polinización entomófila en *R. mangle*. Tomlinson (1994) considera que la transferencia de polen por el viento es el principal mecanismo de polinización de esta especie, pues son muchas más las características del polen, de la flor y de su apertura floral relacionadas con este tipo de polinización. Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) señalan la presencia de polinización entomófila para este mangle, debido a las abundantes cargas polínicas encontradas en el cuerpo de abejas (*A. mellifera*) y syrphidos. En concordancia también con la polinización por insectos Menezes *et al.* (1997) encontraron que estos animales promovieron en 1.3 por ciento la producción de frutos de *R. mangle* en el norte de Brasil. Estos últimos antecedentes muestran la presencia de polinización por insectos. La importancia de este tipo de polinización sobre las poblaciones de *R. mangle* estaría por su parte, relacionada con el incremento de la variabilidad genética poblacional en su presencia, pues según Culley *et al.* (2002) la polinización anemófila tiene el potencial de incrementar la autofecundación.

Algunos estudios como los de Lowenfeld & Klekowski (1992) basados en tasas de mutación para la deficiencia de clorofila, indican un alto nivel de endogamia en poblaciones de *R. mangle* de las Bahamas y la Florida, que atribuyen a niveles generalizados de autopolinización para esta especie. Otra investigación con metodología similar de Proffitt *et al.* (2006), encuentra en cambio niveles de entrecruzamiento que pueden llegar a ser relativamente altos (de 0 a 41.1%) y que varían entre poblaciones de este mangle en la Florida, lo que indica a su vez una autopolinización variable. Dichos resultados hacen evidente la presencia de un mecanismo reproductivo que

promueve el entrecruzamiento y que puede ser paralelo a la anemofilia. Solo lo encontrado por Lowenfeld & Klekowski (2002) contradice dicho mecanismo.

Los Syrphidos podrían cumplir con dicho papel reproductivo que operaría de manera simultánea a la polinización anemófila y endogámica. Una polinización anemófila y entomófila simultánea, polinización ambófila según Culley *et al.* (2002), le conferiría ventajas evolutivas a esta especie, permitiéndole en ausencia de insectos la colonización de nuevas áreas y la reproducción. En presencia de insectos polinizadores adecuados, esta especie podría incrementar en cierto grado su variabilidad genética y alejarse en alguna medida de una depresión endogámica relacionada con su prevalente polinización por autofecundación. Este tipo de polinización ambófila que parece ser común entre las plantas (Culley *et al.* 2002) y la oferta diferencial de insectos polinizadores adecuados a lo largo del rango geográfico de esta especie y entre sus poblaciones, explicaría las variaciones en los niveles de endogamia y entrecruzamiento encontrados por diferentes autores en esta especie.

Las especies de insectos polinizadores poco efectivos encontradas en *L. racemosa*, pertenecen a grupos reportados como visitantes florales de este mangle por Landry & Rathcke (2007). Dichas especies presentaron una baja CP, de ahí su baja efectividad polinizadora. Además, el tamaño corporal de las especies visitantes encontradas de algunos de estos grupos (abejas y avispas) no es concordante con un manejo adecuado de las pequeñas flores de esta especie que favorezcan su polinización.

Es probable que al menos una especie de Sarcophagidae haya sido polinizadora efectiva de *L. racemosa* como se puede presumir de la notable constancia de polinización que presentó dicha familia. Sin embargo, Sarcophagidae no ha sido reportada como visitante floral o polinizador, ni tampoco la familia Calliphoridae a la que pertenece el polinizador efectivo *C. macellaria*. Solo la familia Syrphidae es calificada por Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) como polinizador de *L. racemosa*. Todos estos insectos se caracterizan por ser moscas con un tamaño entre 1.0 cm para (*C. macellaria*) y 1.2 cm para Syrphidae (*Copestylum sp 2*). Sus aparatos bucales de tipo suctorial les permiten según observaciones en campo, acoplarse de manera adecuada a la estructura

morfológica de las flores de *L. racemosa* y por ende a su polinización, pues su aparato bucal puede entrar en contacto tanto con los estambres como con el estigma.

Copestylum sp 2 ejecutó también una intensidad de polinización alta (Tabla 2) y presentó un comportamiento polinizador adecuado en este mangle como las otras especies polinizadoras efectivas. Sin embargo, este insecto visitaba numerosas flores consecutivamente dentro de la misma planta (entre cinco y diez). Dicho comportamiento estaría promoviendo una polinización geitonogama (Karron *et al.* 2009), dada la tolerancia de *L. racemosa* a dicho mecanismo (Landry & Rathcke 2007). La acción polinizadora de *Copestylum sp* afectaría el reclutamiento potencial de este mangle, puesto que los propágulos generados de flores fecundadas con polen geitonogamo presentan tasas de viabilidad mucho menores en comparación con las que son fecundadas con polen alógamo (Landry & Rathcke 2007). Otros insectos que llegasen a ejecutar también este tipo de comportamiento en *L. racemosa* generarían una respuesta similar.

El sistema de polinización entomófilo oligofílico y la especialización de la polinización que presentó *L. racemosa*, no se esperaría en una especie colonizadora y de amplia distribución geográfica. Aparentemente este nivel de especialización no cubre un gran espectro de insectos y por lo tanto no permitiría una flexibilidad notable en la polinización. Los grupos de dípteros a los que pertenecen las especies polinizadoras efectivas encontradas, son sin embargo, conspicuos y diversos en los humedales (Keiper *et al.* 2002, Sánchez-N & Amat-García 2005). Es probable que este mangle pueda por ello utilizar como polinizadores a las especies de insectos de estos grupos que habiten en un manglar dado. *L. racemosa* podría también llegar a asociarse con otras clases de polinizadores en otras localidades geográficas.

El sistema reproductivo androdioico que caracteriza algunas poblaciones de este mangle, consistente en la presencia de plantas con función macho y otras de función hermafrodita y las diferencias de tamaño y forma entre las flores de dichas plantas (Landry *et al.* 2009), hacen pensar que la acción polinizadora de los insectos podría ser diferencial en ambos tipos de planta. Algo que no fue discriminado en la presente investigación. En poblaciones androdioicas por otra parte el mantenimiento autóctono de machos al parecer implica que su polen fecunde las plantas

hermafroditas (Landry & Rathcke 2007). Estos aspectos que permanecen sin ser evaluados, no permiten analizar de una manera más completa la reproducción de este mangle.

A. germinans que tiene polinización entomófila y un sistema reproductivo hermafrodita (Tomlinson 1994), genera abundantes recompensas florales que atraen un gran espectro de insectos visitantes florales y polinizadores. Entre estos se observó incluso competencia por interferencia para la explotación de las recompensas florales, ya que según observaciones, usualmente los insectos de mayor tamaño y agresividad desplazaban a otros de las flores. Es probable que la condición de polinizadores poco efectivos encontrada para algunas abejas (*C. decolorata*; y una especie no identificada de la tribu eucerini) y avispas (*Polistes sp*) este influenciada por dicha competencia por interferencia. Thomson & Thomson (1992) señalan que cuando intervienen varios insectos visitantes, el valor como polinizador de cada uno de estos se vuelve interdependiente. Pese a dicha competencia, dos especies de abejas (*A. mellifera* y *Xylocopa sp*), una de avispa de la familia Crabronidae (*S. signata*) y moscas de la familia Syphidae (*Copestylum sp 1*) presentaron características y actividad polinizadora de relevancia que les permite ser considerados polinizadores efectivos.

La condición polinizadora de los syrphidos en *A. germinans* ha sido atribuida previamente por Lemus-Jiménez & Ramírez (2003), mientras que la polinización por parte de abejas es ampliamente sugerida por autores como Tomlinson (1994) para este mangle. No existen reportes en cambio de la visita ni de la polinización de avispas *S. signata* de la familia Crabronidae, a pesar de que este fue el polinizador dominante. Es probable que esta especie sea también un polinizador efectivo de *A. germinans* en otras localidades geográficas, pues de acuerdo con su distribución (Genaro 2006) ocupa y comparte las áreas costeras de la mayor parte del rango geográfico que presenta este mangle, incluyendo el Caribe insular.

A diferencia de los demás polinizadores efectivos encontrados en este mangle, *A. mellifera* tendía a visitar numerosas flores dentro de la misma planta (entre 5 y 10). Aunque se conoce que *A. germinans* tiene protandria para evitar la autopolinización (Tomlinson 1994), no se sabe si toleraría la fecundación con polen geitonogamo y si esto tendría un efecto deletéreo sobre la

maduración y la viabilidad de los propágulos. Por ello, no se puede aseverar que *A. mellifera* este promoviendo o no la geitonogamia.

Los resultados de esta investigación muestran por otra parte que ven *A. germinans* confluyen varios grupos taxonómicos de polinizadores efectivos (abejas, avispas y moscas). Las abejas y avispas polinizadoras de este mangle tienen un patrón corporal similar, al ser himenopteros de lengua corta, con tamaños entre 1.3 y 2.0 cm: 1.3 cm (*A. mellifera*), 1.7 cm (*Xylocopa sp*), y 2.0 cm (*S. signata*). Estos himenopteros en conjunto son los principales polinizadores de este mangle, pues son responsables en un 80 por ciento de la intensidad de polinización entomófila ejecutada. Las moscas Syrphidae con una especie (*Copestylum sp 1*) conforman otra clase de vector polinizador, que aunque en menor proporción que avispas y abejas también facilitan la reproducción de este mangle.

El sistema de polinización polifílico de *A. germinans* le permitiría seguramente aprovechar un gran espectro de especies polinizadoras en otras localidades geográficas pertenecientes tanto a las clases de polinizadores identificadas como a otros grupos. Este sistema también promueve la variabilidad genética de esta especie, puesto que el éxito de la polinización se incrementa hasta cierto punto con varios polinizadores (Gómez *et al.* 2007). Sus poblaciones tienen de hecho una alta variabilidad genética (Dodd *et al.* 2000, Cerón-Souza *et al.* 2005). Por eso la reproducción exitosa de este mangle dependería de la presencia y oferta de insectos polinizadores adecuados y efectivos.

Polinización y producción de frutos

La producción de frutos del 7.3 por ciento presentada en *R. mangle*, se diferencia del 2.4 por ciento encontrado por Menezes *et al.* (1997) en Brasil. Este resultado sin embargo, se encuentra cerca del rango de producción de propágulos (3.4–6.4%) encontrado por Tyagi (2003) en la isla de Fiji y dentro del rango encontrado por Mehlig (2006) en Brasil (0-13%). Dicha variación en la producción de frutos entre diferentes poblaciones de *R. mangle*, concuerda con la baja tasa de fertilización de flores (7%) estimada por Hogarth (1999) en condiciones naturales para este mangle. La producción de frutos estaría según esto principalmente limitada por los vectores

polinizadores, dando espacio a que la acción diferencial de estos induzca tasas de fertilización y de producción de frutos variables entre poblaciones.

Para *L. racemosa* y *A. germinans* no hay en cambio, reportes que permitan comparar la producción de frutos encontrada del 8.4 y 32 por ciento respectivamente. Sin embargo, *A. germinans* tiene una producción de frutos relativamente similar al 22 y 21 por ciento encontrado en Australia para *A. marina* por Coupland *et al.* (2006) y Clarke (1992) respectivamente. El potencial de reclutamiento de acuerdo con lo anterior, sería diferente y muchísimo mayor para *A. germinans* que para *R. mangle* y *L. racemosa*. Estas dos últimas especies tendrían por su parte potenciales de reclutamiento similares.

La asociación que aparentemente se presenta entre la intensidad de polinización entomófila estimada con el IIPT y la tasa de producción de frutos en las especies de mangle estudiadas, se ha encontrado y demostrado en muchas otras especies de plantas (Young & Young 1992, Calvo 1993, Németh & Smith-Huerta 2003). En un menor número de casos se ha documentado sin embargo, una disminución en la producción de frutos cuando la intensidad de la polinización es muy alta (Young & Young 1992). Como la diversidad esperada de insectos polinizadores en una isla pequeña es baja, la intensidad de la polinización ejecutada por estos en cada mangle correspondería también a un nivel bajo, dentro del espectro de variación que experimentan de acuerdo con Gómez *et al.* (2007) las plantas que presentan polinización generalista. En esos rangos bajos, se esperarían de acuerdo con Young & Young (1992) incrementos de la intensidad de la polinización coincidentes con incrementos en la producción de frutos tal como muestra la asociación aparente encontrada.

En *R. mangle* incluso se presenta la asociación descrita a pesar de que la intensidad de polinización ejecutada por el viento no fue considerada. El viento puede polinizar por si solo a *R. mangle*, sin embargo, los insectos podrían ser responsables de dos tercios de la producción de frutos cuando ambos vectores intervienen simultáneamente (Menezes *et al.* 1997). Todo lo anterior muestra que la polinización entomófila podría ser responsable de ejecutar una intensidad de polinización mayor que la del viento. Ello no obstante requerirá de demostración experimental en diferentes poblaciones de este mangle.

La generalización o no de los resultados encontrados respecto a los insectos polinizadores, a la producción de frutos y a la especialización de la polinización para cada una de las especies, requerirá establecer la variación temporal y espacial de dichos aspectos. Es muy posible, que las especies de mangle consideradas se asocien con un mayor número de polinizadores efectivos en áreas continentales con más diversidad de estos. Es también probable que dicho aumento no sea dramático y que por lo tanto, los resultados encontrados sean similares en cuanto a la especialización de la polinización. Esto, puesto que la variación en los sistemas de polinización no se han registrado a nivel de polinizadores efectivos sino de insectos visitantes florales (Waser *et al.* 1996, Gómez *et al.* 2007), y la relación entre estos roles en el caso de los mangles según los resultados es en promedio de 4:1.

Implicaciones ecológicas

La polinización más generalista de *A. germinans* le confiere ventajas sobre la de *L. racemosa* pues le permitiría ser menos vulnerable a la pérdida o ausencia de un polinizador (Bond 1994), o a de una clase de vector particular en un lugar dado. Si se presentase por otra parte, una desincronización temporal de la floración con la población particular de alguna especie polinizadora como consecuencia del cambio climático como sugiere Alongi (2008), *A. germinans* también se vería menos afectada. En todos estos casos sin embargo es *R. mangle* la especie con reproducción más resiliente, pues su polinización sería de todas maneras facilitada por el viento.

El grado de especialización de la polinización y la oferta de insectos polinizadores adecuados incidirían en gran medida en la intensidad de la polinización ejecutada en las flores de una población determinada. También incidirían incrementando las tasas de producción de frutos en *R. mangle* indistintamente de si el polen relacionado con los vectores polinizadores tiende a ser autogamo o alogamo. La polinización alogama podría mediar no obstante en el incremento de la variabilidad genética y por ende en la capacidad endógena de *R. mangle* para responder al ambiente y sus variaciones. La producción de frutos en *L. racemosa* y probablemente en *A. germinans* incrementaría también si los polinizadores tienden a promover la alogamia. La producción de frutos de cualquiera de las especies de mangle estudiadas sería no obstante más

compleja, pues la salinidad, la disponibilidad de agua y de nutrientes entre otros factores, influirían en la cantidad de energía que la planta puede utilizar en la producción de flores, recompensas florales y maduración de frutos.

Los aspectos reproductivos pre dispersión por esta y otras razones pueden cumplir un papel regulador en la dinámica ecosistémica de los manglares, y más aún en estos ecosistemas que no presentan bancos de semillas permanentes en el suelo (Sherman *et al.* 2000) y que dependen de la producción continua de propágulos que puedan establecerse bajo las condiciones adecuadas. El mayor potencial de reclutamiento de *A. germinans* le brindaría ventajas a las poblaciones de este mangle a nivel de colonización, reclutamiento real y recuperación frente a disturbios. De hecho se observó correspondencia entre el alto potencial de reclutamiento ya descrito para esta especie y la densidad relativa (57.5 por ciento de los árboles en el manglar de cuenca y de 42.6 por ciento en los manglares de borde y cuenca conjuntos pertenecen a *A. germinans*; supera a *R. mangle* y a *L. racemosa* en 34.7 y 37.9% en el primer caso y en 22.1 y 5.7% en el segundo).

Lo anterior muestra que la capacidad de producir frutos probablemente incide sobre el reclutamiento real, la dominancia, la estructura de la vegetación y la resiliencia. Dichas consideraciones deben ser evaluadas sin embargo, en conjunto con la reproducción post dispersión de propágulos, aspecto del que ya se cuenta con abundante información (Krauss *et al.* 2008). Esto permitiría determinar por ejemplo los puntos más críticos en la reproducción particular de cada especie y también los más susceptibles de ser intervenidos si así se requiriese, para potenciar la restauración de los ecosistemas de manglar.

Una de las principales amenazas de estos ecosistemas en islas oceánicas poco carbonatadas y de pequeño tamaño como San Andrés, tienen que ver con la elevación proyectada del nivel del mar. Esto es debido a que en este tipo de islas, las tasas de acreción al parecer no compensarán los niveles de elevación del mar previstos (Alongi 2008, Gilman *et al.* 2008). Por ello, la comprensión y utilización de un conocimiento integral de los aspectos reproductivos de los manglares es aun más urgente en estos lugares, donde estos ecosistemas presumiblemente tendrán que depender de su capacidad reproductiva para desplazarse tierra adentro si cuentan con el espacio necesario y las condiciones adecuadas. Será muy útil en dicha perspectiva, incorporar

elementos derivados de la reproducción pre dispersión en estrategias de manejo o restauración, para favorecer un monitoreo adecuado de la función reproductiva o una rehabilitación más completa y rápida de los manglares si así se requiere.

LITERATURA CITADA

ALONGI, D. M. 2008. Mangrove forest: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuar. Coast. and Shelf Sci.* 76: 1–13.

CARICOMP. 2001. CARICOMP, Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. CARICOMP Data Management Center, University of West Indies, Kingston, Jamaica.

BEATTIE, A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pac. Entomol.* 47: 82.

BEATTIE, A. J., D. E. BREEDLOVE., & P. R. EHRLICH. 1973. The ecology of the pollinators and predators of *Frasera speciosa*. *Ecology.* 54: 81–91.

BOND, W. J. 1994. Do mutualism matter? Assesing the impact of pollination and disperser disruption on plant extinction. *Philos. Trans. R. Soc. London. B.* 344: 83–90.

CALVO, R. N. 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology.* 74: 1033–1042.

CERÓN-SOUZA, I., N. TORO-PEREA., & H. CÁRDENAS-HENAO. 2005. Population genetic structure of Neotropical mangrove species on the Colombian Pacific Coast: *Avicennia germinans* (Avicenniaceae). *Biotropica* 37: 258–265.

CLARKE, P. J. 1992. Predispersal mortality and fecundity in the grey mangrove (*Avicennia marina*) in southeastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 17: 161–168.

COUPLAND, G. T., E. I. PALING., & K. A. MCGUINNESS. 2006. Floral abortion and pollination in four species of tropical mangroves from northern Australia. *Aquat. Bot.* 84: 151–157.

CULLEY, T. M., S. G. WELLER., & A. K. SAKAI. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17: 361–369.

DODD, R.S., Z. AFZAL-RAFI., & A. BOUSQUET-MÉLOU. 2000. Evolutionary divergence in the pan-Atlantic mangrove *Avicennia germinans* L. *New Phytol.* 145: 115–125.

DUKE, N. C. 1990. Phenological trends with latitude in the mangrove tree *Avicennia marina*. *J. Ecology.* 78: 113–133.

FAEGRI, K., & L. VAN DER PIJL. 1971. *The principles of pollination ecology.* Pergamon Press, Oxford, England.

GENARO, J. A. 2006. Checklist and distribution patterns of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae and Crabronidae) of Cuba. *Zootaxa* 1171: 47–68.

GILMAN, E. L., J. ELLISON., N. C. DUKE., & C. FIELD. 2008. Threats to mangrove from climate change and adaptations options: A review. *Aquat. Bot.* 89: 237–250.

GÓMEZ, J. M., J. BOSCH., F. PERFECTI., J. FERNÁNDEZ., & M. ABDELAZIZ. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the tradeoffs of generalization. *Oecologia* 153: 597–605.

HOGARTH, P. J. 1999. *The biology of mangroves.* Oxford University Press. New York, USA.

KARRON, J. D., K. G. HOLMQUIST., R. J. FLANAGAN., & R. J. MITCHELL. 2009. Pollinator visitation patterns strongly influence among flower variation in selfing rate. *Ann. Bot.* 103: 1379–1383.

KEARNS, C. A., & D. W. INOUE. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, Colorado.

KEIPER, J.B., W. E. WALTON., & B. A. FOOTE. 2002. Biology and ecology of higher diptera from freshwater wetlands. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 207–232.

KEVAN, P. G., & H. G. BAKER. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 407–453.

KRAUSS, K. W., E. L. LOVELOCK., K. L. MCKEE., L. LÓPEZ-HOFFMAN., S. M. L. EWE., & W. P. SOUSA. 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquat. Bot.* 89: 105–127.

LANDRY, C., & B. J. RATHCKE. 2007. Do inbreeding depression and relative male fitness explain the maintenance of androdioecy in white mangrove, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae)?. *New Phytol.* 176: 891–901.

LANDRY, C. L., B. J. RATHCKE., & L. B. KASS. 2009. Distribution of androdioecious and hermaphroditic populations of the mangrove *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) in Florida and the Bahamas. *J. Trop. Ecol.* 209: 75–83.

LEMUS-JIMÉNEZ, L. J., & N. RAMÍREZ. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcon, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 54: 97–114.

LOWENFELD, R., & E. J. KLEKOWSKI. 1992. Mangrove genetics. I. Mating system and mutation rates of *Rhizophora mangle* in Florida and San Salvador Island, Bahamas. *Int. J. Plant Sci.* 153: 394–399.

MEHLIG, U. 2006. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquat. Bot.* 84: 158–164.

MENEZES, M. P., D. OLIVEIRA., & C. F. MELLO. 1997. Pollination of red Mangrove *Rhizophora mangle* in the Northern Brazil. *Acta Horticulturae*. 437: 431–434.

NÉMETH, M. B., & N. L. SMITH-HUERTA. 2003. Pollen deposition, pollen tube growth, seed production, and seedling performance in natural populations of *Clarkia Unguiculata* (Onagraceae). *Int. J. Plant. Sci.*164: 153–164.

NÚÑEZ-AVELLANEDA, L. A. 2007. Evaluación del aislamiento reproductivo entre tres especies simpátricas *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus mapora* y *Euterpe precatoria* (Palmae: Arecoideae: Euterpeae) en un bosque de los andes en Colombia. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

NÚÑEZ-AVELLANEDA, L. A., & R. ROJAS-ROBLES. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los andes Colombianos. *Caldasia* 30: 101–125.

PROCTOR, M., P. YEO., & A. LACK. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins. London, UK.

PROFFITT, C. E., E. C MILBRANDT., & S. E. TRAVIS. 2006. Red mangrove (*Rhizophora mangle*) reproduction and seedling colonization after hurricane Charley: comparisons of Charlotte Harbor and Tampa Bay. *Estuaries and Coasts* 29: 972–978.

SÁNCHEZ-N, D. A., & G. D. AMAT-GARCÍA. 2005. Diversidad de la fauna de artrópodos terrestres en el humedal Jaboque, Bogotá Colombia. *Caldasia* 27: 311–329.

SHALINI, P., & B. C. CHOUDHURY. 2001. Factors affecting pollinator visitation and reproductive success in *Sonneratia caseolaris* and *Aegiceras corniculatum* in a mangrove forest in India. *J. Trop. Ecol.* 17: 431–447.

SHERMAN, R. E., T. J. FAHEY., & J. J. BATTLES. 2000. Small scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology*. 88: 165–178.

THOMSON, J. D., & B. A. THOMSON. 1992. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. *In*: R. Wyatt (Ed.). *Ecology and Evolution of Plant Reproduction*, pp.1–24. Chapman and Hall, New York, USA.

TOMLINSON, P. B. 1994. *The botany of mangroves*. Cambridge University Press. New York, USA.

TOMLINSON, P. B., PRIMACK. R. B., & J. S. BUNT. 1979. Preliminary observations on floral biology in mangrove Rhizophoraceae. *Biotropica*. 11: 256–277.

TYAGI, A. P. 2003. Location and interseasonal variation in flowering, propagule setting and propagule size in mangroves species of the family Rhizophoraceae. *Wetlands ecology and Management* 11: 167–174.

WASER, N. M., L. CHITTKA., M. V. PRICE., N. M. WILLIAMS., & J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*. 77: 1043–1060.

YATES, C. J., & P. G. LADD. 2004. Breeding system, pollination and demography in the rare granite endemic shrub *Verticordia staminosa* ssp. *Staminosa* in south-west Western Australia. *Austral ecology*. 29: 189–200.

YOUNG, H. J., & T. P. YOUNG. 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. *Ecology*. 73: 639–647.

**CAPITULO III. FENOLOGÍA DE LA FLORACIÓN DE TRES
ESPECIES NEOTROPICALES DE MANGLE, EN LA ISLA DE
SAN ANDRÉS, CARIBE COLOMBIANO.**

RESUMEN

Se estudió la relación de la salinidad intersticial del suelo, la altura de la columna de agua, la actividad meristemática foliar y algunas variables micro y macroclimáticas sobre la floración de tres especies neotropicales de mangle. Se hizo énfasis en la forma y fuerza en que influyen sobre dicha fenofase la actividad meristemática foliar y las variables relacionadas con el régimen hídrico. La floración y la actividad meristemática foliar se estimaron en intensidad y periodicidad, por medio de la colecta mensual de flores, hojas y estipulas en trampas de hojarasca que fueron ubicadas en tres tipos fisiográficos de condiciones hídricas contrastantes. *Rhizophora mangle* florece más abundantemente en periodos de lluvia. La precipitación limita o estimula indirectamente su floración al influir sobre la salinidad y su velocidad de cambio. Su floración también está determinada por la foliación, sin embargo, la intensidad de dicha fenofase dependería principalmente de la demanda energética de su regulación hídrica y salina. *Laguncularia racemosa* florece a lo largo de su rango geográfico con un retraso corto después de picos de precipitación que serían acompañados por cambios fuertes de la salinidad. La precipitación sin embargo, solo determina la floración indirectamente pues incide a través de la actividad meristemática foliar. Este mangle además solo destinaría recursos para crecimiento y reproducción bajo condiciones hídricas favorables. *Avicennia germinans* florece bajo déficit hídrico en los periodos de menor precipitación a lo largo de su rango geográfico. Entre mayor sea dicho déficit en condiciones microtopográficas particulares, mayor es su intensidad. Esta especie al parecer compensa la inversión de recursos en floración con un menor crecimiento o incluso con un decrecimiento. Sin embargo, no limita ambas funciones simultáneamente en periodos de déficit de agua, dadas sus especiales y mejores adaptaciones para mantener el balance hídrico.

Palabras clave: isla caribeña, intensidad de la floración, actividad meristemática, régimen hídrico, bosque de manglar.

INTRODUCCIÓN

La fenología floral de especies arbóreas se ha estudiado principalmente en regiones templadas y en lugares con clima tropical seco estacional (Borchert *et al.* 2005). En el caso de las plantas tropicales se han registrado numerosos patrones de floración que se generan como consecuencia de combinaciones específicas para cada especie de factores endógenos y ambientales (Borchert 2009). Algunas plantas tropicales según este mismo autor florecen ligadas a los periodos de mayor crecimiento o desarrollo meristemático vegetativo, mientras que otras lo hacen después de dichos periodos, como consecuencia de la disminución o el aumento de la longitud del día, o de lluvias en la estación seca o al principio de la estación lluviosa. En algunas especies de mangle se considera particularmente que la temperatura está relacionada con la periodicidad e intensidad de su floración (Duke 1990, Parkinson *et al.* 1999, Tomlinson 1994, Mehlig 2006), mientras que la longitud del día y el vigor de las yemas apicales pueden estar vinculadas con la inducción floral (Gill & Tomlinson 1971). Sin embargo, solo en algunas especies de mangle se han identificado asociaciones evidentes con factores individuales, debido a que la interacción compleja de estos dificulta su análisis (Fernandes 1999) y a que no han sido utilizados experimentos en invernadero que establezcan relaciones causa efecto.

Los factores ambientales y endógenos que regulan la intensidad de la floración en las especies de mangle, aunque podrían ser también los mencionados anteriormente, han sido por su parte menos estudiados en los ecosistemas de manglar aún en ese marco complejo. Esto a pesar del vínculo estrecho que tiene la floración con la producción neta de propágulos y por lo tanto con el reclutamiento potencial. Un conocimiento más preciso de la incidencia que tiene la precipitación y la temperatura sobre la intensidad y periodicidad de la floración en las especies de mangle, permitiría además, predecir con mayor exactitud los efectos del cambio climático sobre la fenología reproductiva. Incluso estas variables climáticas inciden fuertemente en la intensidad y periodicidad de la floración en plantas de bosques húmedos tropicales de montaña, que no presentan una estación seca que sincronice la fenología (Bendix *et al.* 2006).

La precipitación regula la floración al incidir en la disponibilidad de agua del suelo y en el estatus hídrico de las plantas (Borchert 2009). En los manglares la influencia de esta variable sería

particularmente fuerte debido a que los cambios de la salinidad relacionados con ésta, modifican fuertemente la disponibilidad de agua en el suelo entre periodos lluviosos y no lluviosos. La floración de los manglares sería sin embargo, también promovida o limitada por factores endógenos como la generación de hojas y la disponibilidad de asimilados (Gill & Tomlinson 1971).

El objetivo de este estudio fue establecer la incidencia que tienen factores como: la salinidad intersticial del suelo, la altura de la columna de agua, la temperatura y la humedad relativa sobre la periodicidad e intensidad de la floración de *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* en tres humedales afectados en diferente proporción por la marea. Así mismo, se pretendió relacionar la floración con la actividad meristemática foliar y con la precipitación macroclimática. Estudiar esas relaciones en manglares de islas oceánicas pequeñas confiere un mayor poder de extrapolación y entendimiento, puesto que se trata de ecosistemas simplificados en comparación con los manglares continentales. El manglar de tipo fisiográfico interior que no es afectado directamente por la marea, el oleaje y que no recibe aporte de afluentes, ofrece por ejemplo, un modelo excepcional para estudiar el efecto de la precipitación y del régimen hídrico derivado, sobre la floración de *R. mangle* y *L. racemosa*.

METODOLOGÍA

Estimación de la intensidad de la floración y de la actividad meristemática foliar

La intensidad y periodicidad de la floración se estimaron por especie y tipo fisiográfico de manglar, con base en la determinación mensual del peso seco de las flores colectadas en 85 trampas de hojarasca de 0.25 m² y 1 mm² de ojo de malla. La actividad meristemática foliar en *R. mangle* se estimó a partir del registro mensual en dichas trampas de la biomasa de las estipulas, ya que la caída de cada una de estas estructuras indica según Mehlig (2006) la formación de dos hojas en esta especie. En los otros mangles la actividad meristemática foliar se estimó de la intensidad de la caída de hojas, considerando que este evento estimula directamente en las plantas tropicales la activación meristemática según Borchert (2009). En las especies de mangle en

concordancia con este planteamiento se ha establecido que cada hoja caída es subsecuentemente remplazada (Duke 1990, Tomlinson 1994).

Las trampas de hojarasca (subréplicas) se ubicaron en grupos de cinco, delimitando parcelas de 49 m² (réplicas) que fueron distribuidas aleatoriamente en tres diferentes tipos fisiográficos. Cinco y seis parcelas se ubicaron en los tipos fisiográficos de borde y cuenca respectivamente del parque regional de manglar Old Point, mientras que otras seis se ubicaron en el tipo fisiográfico interior que caracteriza al manglar de Smith Channel. Las muestras de hojarasca de dichas trampas, se secaron y procesaron de acuerdo con la guía dada por el manual de métodos de CARICOMP (2001). El peso seco de las flores, hojas y estipulas que se obtuvo por medio de una balanza analítica Sartorius BP 221S, se estimó mensualmente para cada parcela (g/m²/día) promediando la biomasa colectada en las subréplicas.

Medición de variables climáticas y fisicoquímicas

En cada una de las parcelas de experimentación establecidas se midió cada mes y de manera simultánea a la recolección de las muestras de hojarasca, la salinidad del agua intersticial del suelo y la altura de la columna de agua. La primera variable se midió con una sonda multipárametro WTW 350i y la segunda con una reglilla calibrada. Esto en tres puntos fijos de cada parcela, uno ubicado en el medio y dos en sus extremos. Cuando el nivel del agua estaba por encima del nivel del suelo, se introdujo a una profundidad constante de 25 cm un tubo de PVC sellado en un extremo, pero con perforaciones que cubrían una sección de 10 cm y que eran expuestas cuando el tubo ya estaba introducido. El uso de esta herramienta permitió medir la salinidad del agua intersticial ubicada entre 5 – 15 cm de profundidad. Cuando el suelo estaba seco se cavaron hoyos adyacentes a los puntos de medición hasta alcanzar el nivel freático y de esta manera realizar las mediciones mencionadas.

Series climáticas diarias de humedad relativa, precipitación y temperatura correspondientes al año de estudio se obtuvieron de la estación meteorológica del aeropuerto de código 1701501 ubicada al extremo norte de la isla. También se obtuvo la precipitación de la estación meteorológica del Hoyo soplador de código 1701002 ubicada al extremo sur de la isla. Ambas

estaciones pertenecen al IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia). Se obtuvieron también registros diarios microclimáticos de temperatura y humedad relativa entre febrero y septiembre del 2008 en el tipo fisiográfico de cuenca del parque regional de manglar Old Point, por medio de un higrómetro y termómetro combinado EXTECH modelo 451181 que se instaló bajo el dosel de un árbol de este manglar.

Relación entre variables fisicoquímicas y el clima con la intensidad de la floración

Para explorar la forma y la fuerza de las relaciones entre la salinidad intersticial del suelo y la altura de la columna de agua con la floración, se corrieron análisis de regresión simples de diferentes modelos (lineal, exponencial, potencial, logarítmico y cuadrático) para cada mangle por tipo fisiográfico. Esto entre los valores promedio mensuales de dichas variables y la intensidad de la floración por parcela ($\text{g}/\text{m}^2/\text{día}$). Las regresiones simples se corrieron de manera simultánea y con retrasos temporales de uno y dos meses respecto a la floración. También se realizaron regresiones considerando la velocidad de cambio de la altura de la columna de agua (dc/dt) y de la salinidad (ds/dt), donde t es un mes \pm tres días (p.e. $ds/dt = (s_{t+1} - s_t)/1mes$, donde s es la salinidad del agua intersticial y t es el momento de la medición). Se corrieron a su vez análisis de correlación simple no paramétrica de Spearman para cada especie por tipo fisiográfico, entre los valores mensuales promedio de las variables climáticas y la intensidad de la floración estimada en cada parcela.

Relación entre la actividad meristemática foliar y la intensidad de la floración

Para explorar la forma y la fuerza de la relación entre la actividad meristemática foliar y la intensidad de la floración para cada especie y tipo fisiográfico, se corrieron análisis de regresión simple (lineal, exponencial, potencial, logarítmico y cuadrático) entre los promedios mensuales por parcela de la biomasa seca de flores en función de la biomasa seca de estipulas u hojas ($\text{g}/\text{m}^2/\text{día}$). Dichos análisis se llevaron a cabo de manera simultánea y considerando retrasos temporales un mes respecto a la floración.

RESULTADOS

Intensidad de la floración y régimen hídrico

La floración de *R. mangle* durante el año estudiado en general se presentó durante los meses más lluviosos (octubre 2007 a noviembre 2007 y mayo 2008 a septiembre 2008), puesto que el 65, 92 y 72 por ciento de las flores se generaron en dichos meses en los manglares de borde, cuenca e interior respectivamente. En los manglares de borde e interior la producción de flores se produjo durante casi todo el año, mientras que en el manglar de cuenca ocurrió en 8.6 meses en promedio (Fig. 1). Esta fenofase registró también un comportamiento característico para cada tipo fisiográfico, que no mostró una asociación evidente con los cambios de la salinidad y la altura de la columna de agua (Fig. 2). En todos los tipos fisiográficos se presentó una notable disminución en intensidad en los meses de enero, febrero y marzo caracterizados por ser los meses de más baja temperatura y precipitación

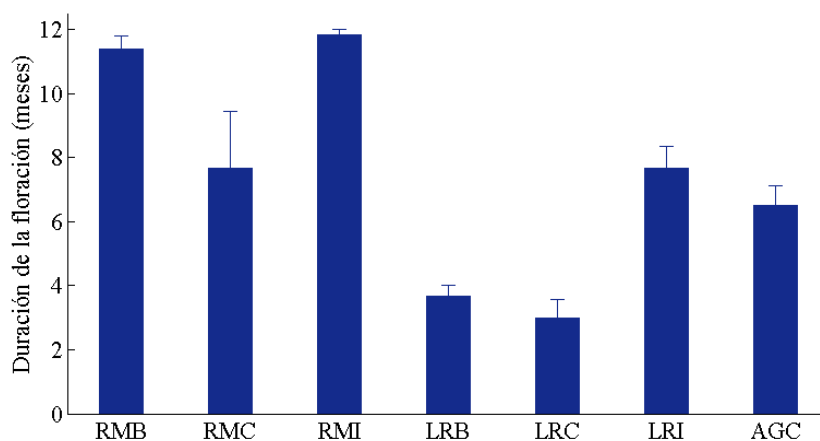


Figura 1. Duración de la floración (\pm error estándar) de las especies *R. mangle* (RM), *L. racemosa* (LR) y *A. germinans* (AG) en los tipos fisiográficos de borde (B), cuenca (C) e interior (I) entre octubre 2007 a septiembre 2008.

En los tipos fisiográficos de borde e interior la floración fue multimodal, con picos máximos entre julio y agosto y en octubre respectivamente. El tipo fisiográfico de cuenca presentó por su parte un patrón unimodal, con una producción de flores máxima en el mes de junio y una mínima con valores nulos durante los meses de menores temperaturas. La floración de este tipo

fisiográfico evaluada en $\text{g/m}^2/\text{día}$ fue 15.9 y 12.4 veces menor en comparación con el manglar interior y de borde respectivamente. Estas magnitudes fueron además diferentes en comparación con el manglar de borde (test de Mann Whitney: $U = 353.5$, $P < 0.001$) e interior (test de Mann Whitney: $U = 4221.5$, $P < 0.001$). La floración entre los manglares interior y borde fue en cambio similar (test de Mann Whitney: $U = 2147.5$, $P > 0.05$) y 1.3 veces mayor en el manglar interior.

En el manglar de borde la floración de *R. mangle* presentó un ajuste significativo con la salinidad (un 25% de la variación de la floración es explicado según el modelo lineal), pero no con la columna de agua ni con las velocidades de cambio de ambas variables (Fig. 3; Fig. 4). En el manglar de cuenca la salinidad y su velocidad de cambio consiguieron determinar levemente la floración de este mangle (14 y 15% respectivamente) según el modelo lineal. En el manglar interior por su parte, la columna de agua, su velocidad de cambio y la velocidad de cambio de la salinidad consiguen explicar la variación de la floración (en 6, 12 y 17% respectivamente) también con el modelo lineal. La variación de la floración sobre todo fue explicada cuando no se tuvieron en cuenta cambios leves (entre -1 y 1 g/L/mes) de la velocidad de cambio de la salinidad en el manglar interior (Fig. 4). En dicho caso la variación explicada por la velocidad de cambio de la columna de agua (20%) y de la salinidad (42%) se incrementa considerablemente. No se presentó en cambio ninguna relación significativa en ningún tipo fisiográfico cuando se evaluaron retrasos de uno o dos meses de las variables fisicoquímicas respecto a la floración. En general fue el modelo lineal el que representó mejor la relación entre la altura de la columna de agua o la salinidad con la floración, pues explicó en mayor proporción la variación de esta fenofase.

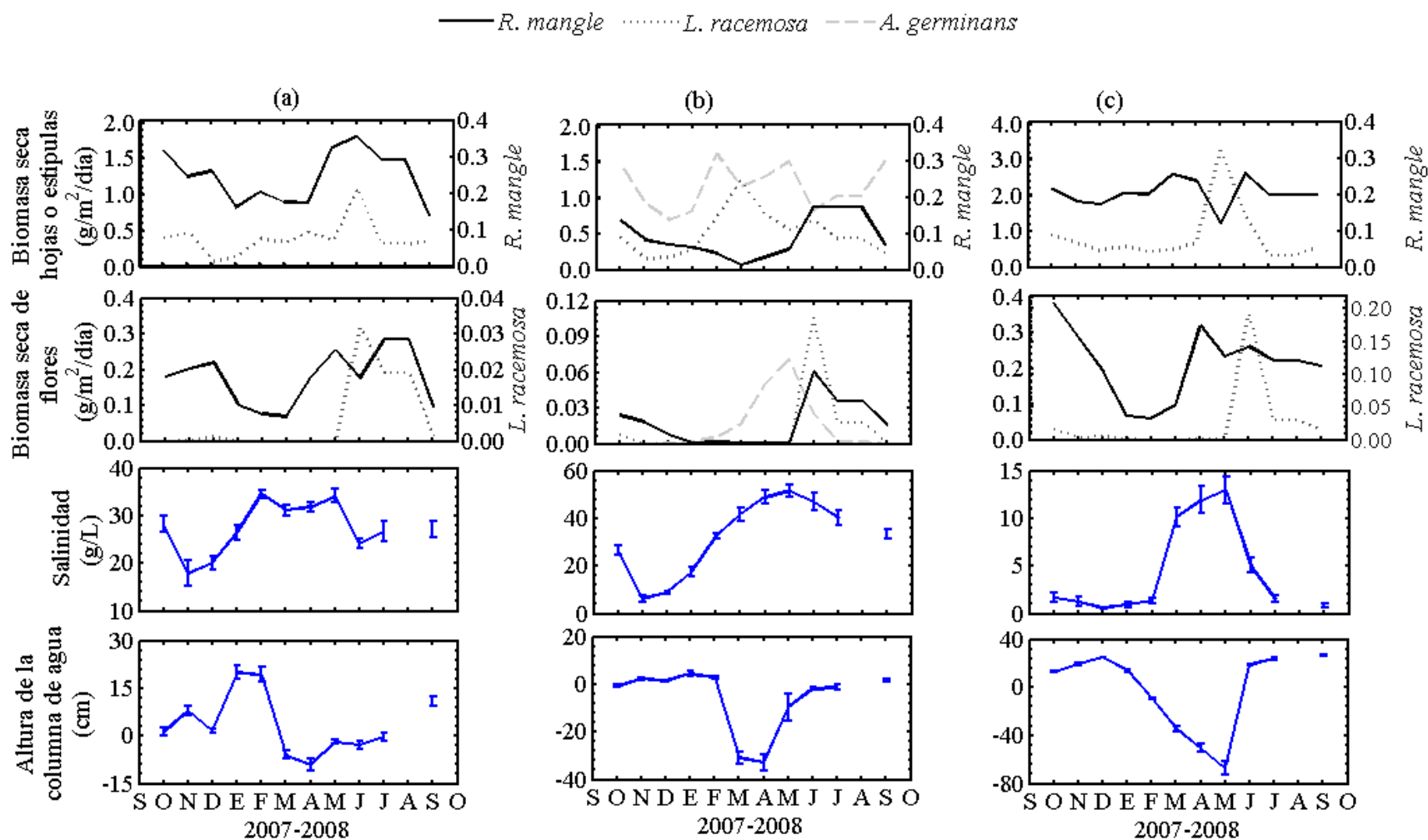


Figura 2. Registro mensual promedio de la floración y la actividad meristemática foliar de las especies *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans*; la salinidad intersticial del suelo (\pm error estándar) y la altura de la columna de agua (\pm error estándar) en los tipos fisiográficos de borde (a), cuenca (b) e interior (c) entre octubre 2007 a septiembre 2008.

En *L. racemosa* la floración registró un patrón similar entre los tipos fisiográficos, con una producción nula de flores durante los meses de enero, febrero, marzo y abril del periodo seco y un pico máximo en el mes de junio en todos los manglares. Este mes que correspondió al segundo mes de lluvias, estuvo precedido por una disminución considerable en los niveles de salinidad en todos los manglares durante el mes de mayo (Fig. 2). La floración de este mangle comprendió principalmente los meses del periodo lluvioso junio, julio y agosto, pues en éstos se colectó la mayor cantidad de flores (94, 99 y 91% del total de flores en los manglares de borde, cuenca e interior respectivamente).

En el manglar de borde esta fenofase se presentó durante seis meses con un promedio por parcela de 5.6 meses (junio 2008 a noviembre 2008). En el manglar de cuenca comprendió en promedio 4 meses y medio, con una variabilidad alta pues llegó a presentarse hasta en ocho meses (octubre 2007 a diciembre 2007 y de mayo 2008 a septiembre 2008). En el manglar interior la floración se presentó en nueve meses con un promedio de 8.3 meses (octubre 2007 a enero 2008 y de abril 2008 a septiembre 2008).

La mayor magnitud de esta fenofase la presentó el manglar interior, al ser 2.6 y 6.0 veces mayor que el manglar de cuenca y borde respectivamente. Dicha magnitud fue similar en el primer caso (test de Mann Whitney: $U = 536.0$, $P > 0.05$) pero diferente en el segundo (test de Mann Whitney: $U = 614.0$, $P < 0.01$). El manglar de cuenca tuvo por su parte una floración 2.3 veces mayor que el manglar de borde, sus valores sin embargo no fueron significativamente diferentes (test de Mann Whitney: $U = 547.0$, $P > 0.05$). La variación de esta fenofase en *L. racemosa* por su parte, no fue explicada con ningún modelo de regresión ni por la salinidad ni por la altura de la columna de agua, cuando se evaluaron estas variables de manera simultánea o con retrasos temporales de uno o dos meses respecto a la floración. La velocidad de cambio de estas variables tampoco explicó las variaciones de la floración de esta especie en ningún tipo fisiográfico bajo ningún modelo de regresión.

La floración de *A. germinans* que comprendió en promedio 6.6 meses por parcela y llegó a presentarse hasta por nueve meses (entre enero 2008 y agosto 2008), mostró una correspondencia evidente con la salinidad. Se destacan al respecto picos coincidentes en el mes de mayo. Esta

fenofase presentó una intensidad del 47% durante los meses secos de febrero, marzo y abril y de 51% durante los meses lluviosos (Fig. 2). Según observaciones en campo sin embargo, la caída de la flor tiene un retraso de alrededor de un mes en relación con la antesis. Por ello la floración de esta especie se presentó realmente en un 81% en los meses de febrero marzo y abril de la estación seca.

La variación de la floración de este mangle fue explicada por su parte, tanto por la columna de agua (9%) como por la salinidad (38% según el modelo lineal y hasta 56% según los modelos no lineales). El nivel explicativo proferido por la altura de la columna de agua, aumentó cuando se evaluaron retrasos de 1 y 2 meses de esta variable (35 y 38% respectivamente según el modelo lineal) respecto a la floración (Fig. 5). De manera contraria, el nivel explicativo de la salinidad en relación con la floración disminuyó con esos mismos retrasos (36 y 12% respectivamente según los modelos no lineales). La velocidad de cambio tanto de la altura de la columna de agua como de la salinidad, no explicó por su parte y en ninguna medida la floración presentada para este mangle.

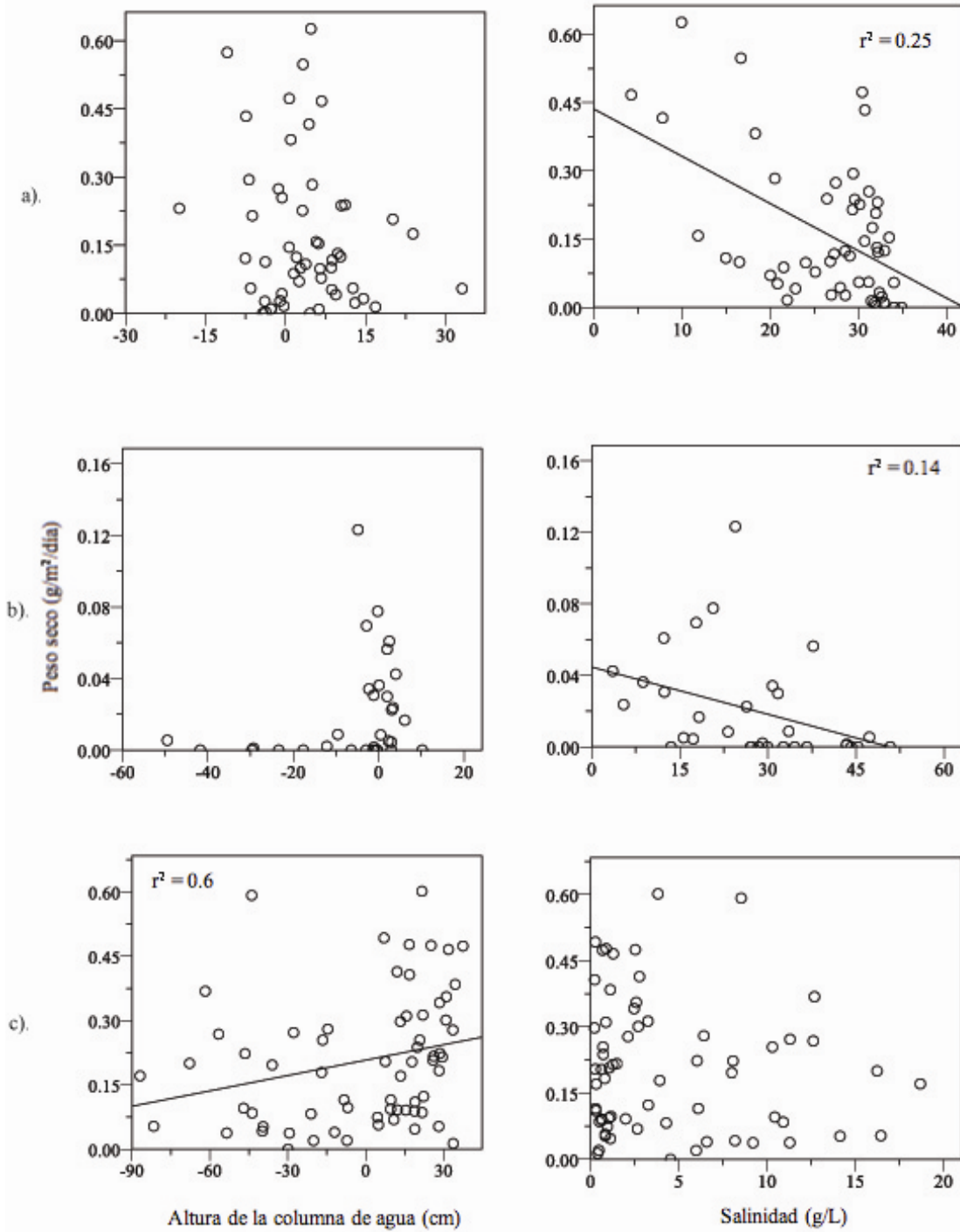


Figura 3. Regresiones simples lineales entre la altura de columna de agua y la salinidad intersticial del suelo con la intensidad de la floración de *R. mangle*, en los tipos fisiográficos de borde (a), cuenca (b) e interior (c). Regresiones significativas presentan coeficiente de determinación y línea de tendencia.

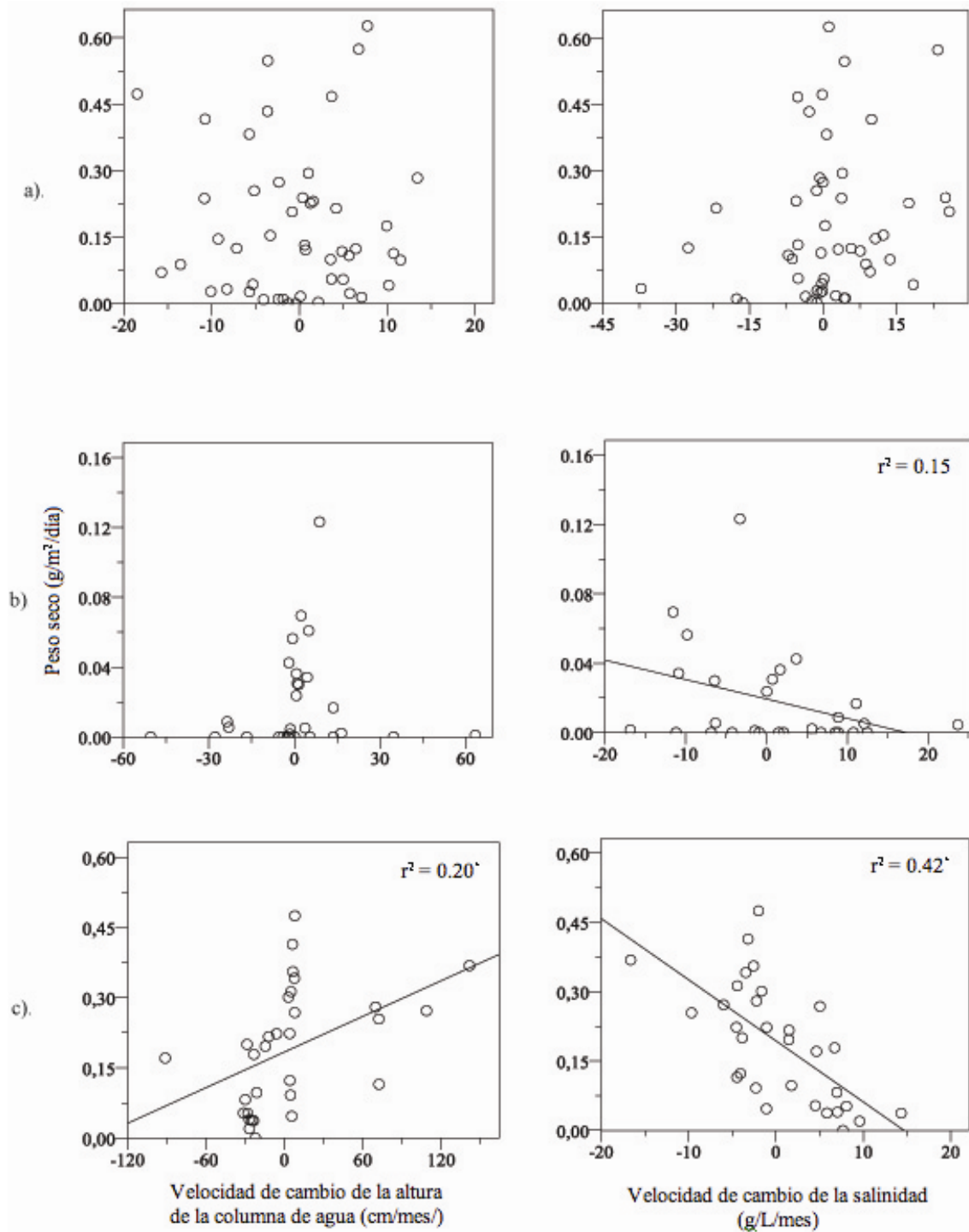


Figura 4. Regresiones simples lineales entre la velocidad de cambio de la altura de columna de agua y de la salinidad con la intensidad de la floración de *R. mangle*, en los tipos fisiográficos de borde (a), cuenca (b) e interior (c). * Sin valores entre -1 y 1 de la velocidad de cambio de la salinidad. Regresiones significativas presentan coeficiente de determinación y línea de tendencia

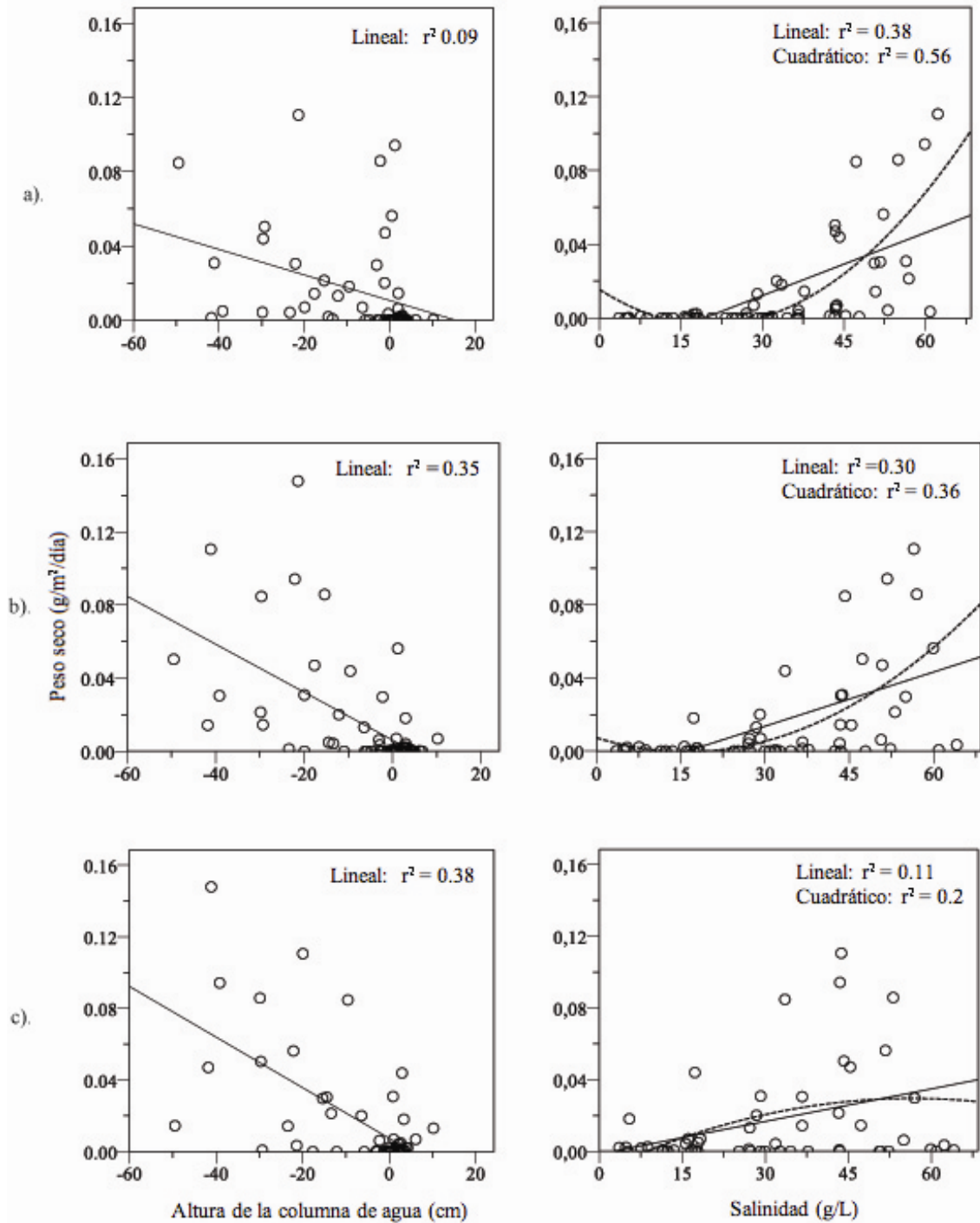


Figura 5. Regresiones simples lineales y cuadráticas entre la altura de columna de agua y la salinidad intersticial del suelo con la intensidad de la floración de *A. germinans* en el manglar de cuenca. Regresiones sin retrasos temporales (a) y con retrasos de uno (b) y dos meses (c) de dichas variables fisicoquímicas respecto a la intensidad de la floración. Regresiones significativas presentan coeficiente de determinación y línea de tendencia.

Intensidad de la floración y actividad meristemática foliar

La floración y la actividad meristemática foliar de *R. mangle* tienen comportamientos disimiles en los tipos fisiográficos de borde e interior. En el manglar de cuenca ambas variables presentan mayor intensidad durante el periodo lluvioso (Fig. 2). De esta manera entre un 76 y 85 por ciento de la variación de la floración es explicada por la generación de hojas en este tipo fisiográfico según los modelos lineales y no lineales respectivamente (Tabla 1). La floración en el manglar de borde e interior es explicada por su parte, hasta en un 13 y 15 por ciento respectivamente por la actividad meristemática foliar según los modelos no lineales. En *L. racemosa* la floración se genera de manera simultánea o con un retraso de un mes respecto al pico de actividad meristemática foliar en los tipos fisiográficos de borde e interior respectivamente. En estos mismos tipos fisiográficos la variación de la floración explicada se incrementa notablemente (3 y 30% en el manglar de borde y 72 y 60% en el manglar interior según los modelos lineales y no lineales respectivamente) cuando se evalúa la actividad meristemática foliar con un retraso de un mes en comparación con la actividad meristemática foliar evaluada sin retrasos. En el manglar de cuenca la floración se presenta simultáneamente con un pico menos intenso de actividad meristemática que no consigue explicar la floración de este mangle. La actividad meristemática foliar de *A. germinans* presenta un comportamiento disímil respecto la floración, pero llega a determinarla en un grado relativamente bajo (Fig. 2; Tabla 1).

Tabla 1. *Determinación (r^2) de la floración de las especies R. mangle (RM), L. racemosa (LR) y A. germinans (AG) por parte de la actividad meristemática foliar en los tipo fisiográficos de borde (B), de cuenca (C) e interior (I). Retraso temporal en meses (k). No significativo a un nivel de 0.05 (ns); significativo a un nivel entre 0.01 y 0.05 (*); significativo a un nivel entre 0.01 y 0.001(**); significativo a un nivel menor a 0.001(***)*.

Especie y tipo fisiográfico	Modelo lineal	Modelo logarítmico	Modelo potencial	Modelo exponencial	Modelo cuadrático
RMB (k = 0)	0.11 *	0.12 *	0.13 **	0.12 *	0.12 *
RMC (k = 0)	0.76 ***	0.40 ***	0.41 ***	0.76 ***	0.85 ***
RMI (k = 0)	Ns	0.10 *	0.10 *	Ns	0.15 **
LRB (k = 0)	0.27 **	0.23 **	0.23 **	0.28 **	0.36 **
LRC (k = 0)	Ns	ns	Ns	Ns	Ns
LRI (k = 0)	Ns	0.11 *	0.11 *	Ns	0.27 **
AGC (k = 0)	0.07 *	0.07 *	0.07 *	0.06 *	Ns
RMB (k = 1)	0.08 *	0.08 *	0.10 *	0.10 *	Ns
RMC (k = 1)	0.24 **	0.18 *	0.20 *	0.26 **	0.25 *
RMI (k = 1)	Ns	ns	Ns	Ns	Ns
LRB (k = 1)	0.30 ***	0.20 *	0.20 *	0.30 **	0.66 ***
LRC (k = 1)	Ns	ns	Ns	Ns	Ns
LRI (k = 1)	0.77 ***	0.51 ***	0.54 ***	0.80 ***	0.87 ***
AGC (k = 1)	0.10 *	0.10 *	0.10 *	0.10 *	0.11 *

Intensidad de la floración y clima

La precipitación, la humedad relativa, la temperatura y el balance hídrico sin retrasos temporales presentaron en todos los tipos fisiográficos asociaciones con la floración de *R. mangle* a nivel macroclimático (Tabla 2). En *L. racemosa* la temperatura y la humedad relativa tendieron a presentar una asociación ligeramente más alta con la floración en los tipos fisiográficos de cuenca e interior cuando se evaluaron estas variables sin retrasos temporales. La precipitación estableció por su parte asociaciones significativas y más altas con la floración cuando esta se evaluó con un retraso de un mes. Similarmente, el balance hídrico se asoció de manera más fuerte con la floración en todos los tipos fisiográficos con dicho retraso temporal. *A. germinans* presentó asociaciones negativas y más fuertes con todas las variables climáticas cuando estas se evaluaron con retrasos temporales de uno y dos meses. La precipitación y el balance hídrico en

este mangle se asociaron de manera más fuerte cuando se considero un desfase de un mes respecto a la floración, mientras que la temperatura y la humedad relativa lo hicieron con un desfase de dos meses. En comparación con las variables macroclimáticas, las variables microclimáticas se asociaron de manera más fuerte en pocas ocasiones con la floración de las especies de mangle (Tabla 2).

Tabla 2. *Coefficientes de correlación de Spearman entre variables macroclimáticas y microclimáticas con la intensidad de la floración de R. mangle (RM), L. racemosa (LR) y A. germinans (AG) en los tipos fisiográficos de borde (B), cuenca (C) e interior (I). Retraso temporal en meses (k). No significativo a un nivel de 0.05 (ns); significativo a un nivel entre 0.01 y 0.05 (*); significativo a un nivel entre 0.01 y 0.001(**); significativo a un nivel menor a 0.001(***)*.

Especie y tipo fisiográfico	Microclima		Macroclima			
	Humedad Relativa	Temperatura	Humedad Relativa	Temperatura	Precipitación	Balance Hídrico
RMB (k = 0)	-	-	0.37 *	0.35 *	0.38 **	0.35 *
RMC (k = 0)	0.36 *	0.65 ***	0.65 ***	0.61 ***	0.50 **	0.49 **
RMI (k = 0)	-	-	0.47 ***	0.45 ***	0.43 ***	0.39 **
RMB (k = 1)	-	-	Ns	ns	ns	Ns
RMC (k = 1)	Ns	0.35 *	0.57 **	0.55 **	0.57 **	0.58 **
RMI (k = 1)	-	-	Ns	ns	ns	Ns
LRB (k = 0)	-	-	0.80 ***	0.78 ***	ns	0.48 **
LRC (k = 0)	0.53 ***	Ns	0.65 **	0.59 ***	ns	0.45 **
LRI (k = 0)	-	-	0.63 ***	0.63 ***	0.55 ***	0.51 ***
LRB (k = 1)	-	-	0.80 ***	0.79 ***	0.89 ***	0.82 ***
LRC (k = 1)	0.44 **	0.44 **	0.53 **	0.57 ***	0.42 **	0.55 ***
LRI (k = 1)	-	-	0.59 ***	0.62 ***	0.57 ***	0.55 ***
AGC (k = 0)	-0.54 ***	-0.48 **	-0.40 **	-0.40 **	-0.32 *	-0.40 **
AGC (k = 1)	-0.74 ***	-0.62 ***	-0.67 ***	-0.67 ***	-0.55 ***	-0.59 ***
AGC (k = 2)	-0.64 ***	-0.74 ***	-0.75 ***	-0.75 ***	-0.54 ***	-0.53 ***

DISCUSIÓN

Intensidad de la floración en *R. mangle*

Se pueden relacionar de manera simultánea las variables ambientales y la actividad meristemática foliar de esta especie con la floración, ya que los periodos en que se registraron de manera más abundante flores de este mangle coincidieron a su vez con los de floración más copiosa según observaciones en campo. La intensidad de la floración en *R. mangle* se asocia con todas las variables macroclimáticas evaluadas.

La precipitación o el balance hídrico no llegan a determinar comportamientos uniformes entre los tipos fisiográficos con picos coincidentes, como se esperaría si esta variable fuera su principal reguladora. Se observan contrariamente patrones anuales propios para cada tipo fisiográfico como se ve en los fenogramas del presente estudio y en los de García-Hansen *et al.* (2002) realizados entre 1994-1995, también para la isla de San Andrés. Los periodos de mayor intensidad de floración tampoco muestran a nivel geográfico coincidencia temporal asociada a la estacionalidad de la precipitación. Se han encontrado por ejemplo, picos principales de floración en el periodo de transición (Fernandes 1999), de mayor precipitación (Imbert & Ménard 1997, Castañeda 1998) o al final del periodo de lluvioso (Mehlig 2006, Menezes *et al.* 2008). Lo que sí se puede notar en todas estas regiones geográficas, incluyendo lo encontrado para todos los tipos fisiográficos en la isla de San Andrés, es una producción más abundante de flores a lo largo del periodo lluvioso principal. Por ello dicho patrón sería una tendencia para esta especie independiente de la ubicación geográfica o del tipo de manglar.

Se puede percibir en concordancia con esto y por efecto de la precipitación, un aumento progresivo de la floración cuando la salinidad disminuye en los manglares de borde y cuenca, y cuando la velocidad de cambio de la salinidad es negativa en los manglares de cuenca e interior. Esto último sobretodo es evidente cuando no se consideran valores cercanos a cero de la velocidad de cambio de la salinidad (entre -1 y 1g/L/mes) en las condiciones especiales del manglar interior, pues la determinación se incrementa en 25 por ciento (Fig. 4). Parece entonces que los cambios leves de la salinidad en dicho tipo fisiográfico no promueven ni limitan la

floración como si lo hacen los cambios más fuertes. Esto puede ser explicado por el hecho de que las especies de mangle no responden inmediatamente a los incrementos pequeños de la salinidad (Tomlinson 1994). *R. mangle* según esto, mantendría en respuesta también una tasa de producción de flores relativamente constante, así sea esta alta o baja. También es probable que otro factor tenga mayor injerencia en dichas circunstancias. En el manglar interior la floración también aumenta cuando la velocidad de cambio de la altura de la columna de agua es positiva. Sin embargo, dicha relación sería un reflejo de la respuesta de este mangle a la velocidad de cambio de la salinidad, dada la fuerte relación presente entre dichas variables fisicoquímicas en este manglar (r^2 entre 0.57 y 0.60 según los modelos lineal y exponencial).

La salinidad y/o las velocidades de cambio de la salinidad a nivel microclimático promueven o limitan entonces, la producción de flores en *R. mangle* por efecto indirecto de la precipitación. Dicha respuesta parece estar a su vez relacionada a su vez con el balance salino y energético de la planta. Aunque Scholander (1968) sugiere que el proceso de ultrafiltración de esta especie es un proceso físico y no metabólico, el modelo de ultrafiltración propuesto por Werner & Stelzer (1990) sugieren en cambio, que procesos metabólicos cumplen un rol en la regulación salina global de esta especie. Por eso la regulación de sales tendría demanda energética. La absorción de agua en esta especie depende por su parte, de la síntesis de osmolitos para generar un potencial hídrico más negativo que el agua del suelo (Lüttge 1997). Cuando la salinidad se incrementa el potencial hídrico del suelo disminuye. Por eso una mayor inversión energética en la producción de osmolitos debe cumplir este mangle para conseguir absorber agua a través de las raíces. La floración o la maduración de botones florales en intensidad, dependería entonces de la cantidad de recursos que puedan ser translocados luego de la inversión energética en regulación hídrica y salina.

Los árboles de *R. mangle* en el manglar de borde estarían fisiológicamente preparados para acomodarse a los cambios salinos continuos, que generan los ciclos mareales diarios. Esta podría ser una razón probable de que en este manglar sea la salinidad y no su velocidad de cambio la que explique la floración. Los árboles en el manglar interior no estarían por su parte acostumbrados fisiológicamente a cambios bruscos y frecuentes de la salinidad, pues este tipo fisiográfico presenta una salinidad relativamente baja (entre 0 a 18 g/L), así como un predominio

de cambios salinos suaves y lentos (Fig. 4). En dichas condiciones esta especie de mangle no respondería a modificaciones relativamente leves de la velocidad de cambio de la salinidad. En el manglar de cuenca *R. mangle* respondería a ambas variables fisicoquímicas ya que experimenta tendencias de cambio salino diarias, mensuales (ciclo mareal mensual) y estacionales.

La humedad relativa es la variable climática que se asocia más fuertemente con la floración de este mangle en todos los tipos fisiográficos. Esto puede estar relacionado con las diferencias de vapor entre aire y hoja. La baja humedad relativa presente durante el periodo seco incrementaría dichas diferencias favoreciendo a su vez una mayor transpiración. El control estomático para disminuir la pérdida de agua implicaría a su vez una menor ganancia de carbono y una menor inversión energética en floración durante este periodo, caso contrario a lo que sucedería durante el periodo lluvioso. La temperatura que también está correlacionada con la floración de *R. mangle* en los manglares de cuenca e interior puede ser también un factor importante en su regulación. Ya se ha advertido por ejemplo a lo largo de su rango geográfico, una menor generación de flores en los meses más fríos del año (Mehlig 2006), como de hecho se presentó en todos los tipos fisiográficos. Los resultados también muestran una asociación más fuerte de la floración con la temperatura microclimática, que podría indicar una influencia más fuerte del ambiente particular de cada tipo fisiográfico sobre la fenología de esta especie. Es factible de acuerdo con lo anterior, que el régimen hídrico y de temperatura de cada manglar, incida de modo específico sobre la fenología de *R. mangle*, y más aún, si se considera el crecimiento y reproducción continua que caracteriza a esta especie (Gill & Tomlinson 1971) y la fuerte variación que experimenta la temperatura entre bosques de manglar (Krauss *et al.* 2008).

En el manglar de borde la salinidad determina en 12 por ciento más la floración que la actividad meristemática foliar. En el manglar de cuenca la actividad meristemática foliar determina en un 70 por ciento más la floración que la velocidad de cambio de la salinidad, mientras que en el manglar interior de manera contraria, dicha variable fisicoquímica determina en 27 por ciento más la floración que la producción de hojas. Gill & Tomlinson (1971) sugieren que la formación de flores de este mangle está influenciada de forma indirecta por factores ambientales y de manera directa por niveles intermedios de actividad meristemática foliar. Los resultados

encontrados muestran en cambio que la salinidad tiene un mayor grado de influencia sobre la floración en dos tipos fisiográficos.

Lo que ocurre en el manglar de cuenca podría ser atípico. *R. mangle* estaría particularmente estresado fisiológicamente en este tipo fisiográfico, pues es allí donde alcanza comparativamente menor altura, DAP y dominancia. Las fuertes oscilaciones de la salinidad entre los meses de lluvia y sequía que experimenta dicho manglar (entre 7 a 45 g/L en promedio en las tres parcelas en las que se encuentra *R. mangle*), en combinación con la relativa baja tolerancia de esta especie a dicha variable, serían responsables de sincronizar los periodos más y menos intensos tanto de la actividad meristemática foliar como de la floración. Es más probable de acuerdo con lo anterior, que la salinidad promueva o limite en mayor medida la floración de este mangle que la actividad meristemática foliar. La producción de flores tampoco estaría determinada por niveles intermedios de generación de hojas como sugieren Gill & Tomlinson (1971). Esto pues en ningún tipo fisiográfico se presentó una relación cuadrática entre estas variables con mayores intensidades de la floración a niveles intermedios de actividad meristemática foliar.

Intensidad de la floración en *L. racemosa*

De manera similar que en *R. mangle* esta especie registró coincidencia entre la caída de flores y la floración en sus árboles. Por ello se pueden relacionar las variables bióticas y abióticas de manera simultánea o con retrasos, sin incurrir en errores ocasionados con desfases temporales entre los eventos mencionados. Se presentó según esto, una coincidencia temporal del pico de floración de *L. racemosa* con el inicio periodo lluvioso en todos los tipos fisiográficos, que también se ha presentado en la isla en otros años (García-Hansen *et al.* 2002). Dicho patrón se presenta a su vez en la Florida (Landry & Rathcke 2007) y en la amazonia del norte de Brasil (Menezes *et al.* 2008). Incluso cuando no hay periodos secos marcados, en esta misma región Brasileña se registran picos de floración para esta especie luego de picos de precipitación (Fernandes 1999). El número de meses que abarca dicha fenofase en los manglares de cuenca, borde e interior (4.5 5.6, 8.3 en promedio respectivamente), muestra relación a su vez con los meses en que estos permanecen inundados (5.5, 6.0 y 8.2, en promedio respectivamente). Lo

anterior indicaría una determinación fuerte de la floración por parte de esta variable climática independientemente de la localidad geográfica.

La precipitación y el balance hídrico sin embargo, parecen influir en la floración a través de la actividad meristemática foliar. La presencia simultánea de gran cantidad de hojas y flores registrada en los primeros meses de lluvias en todos los manglares indicaría esto, pues la generación meristemática de hojas antecede la generación de flores. De hecho, la actividad meristemática foliar cuando se evalúa con un retraso de un mes respecto la floración, llega a determinar esta fenofase en un grado alto en los manglares de borde e interior (Tabla 1). La relación entre las variables mencionadas fue particularmente evidente en el manglar de cuenca, pues allí todos los árboles de *L. racemosa* antes de generar una nueva foliación al principio del periodo lluvioso se encontraban sin hojas. Esta defoliación atípica que al parecer obedeció a una estrategia para evitar la deshidratación durante el periodo seco, sería responsable sin embargo de que la floración de *L. racemosa* en dicho tipo fisiográfico no sea explicada por la actividad meristemática. Así mismo, sería responsable de una estimación menos precisa de la actividad meristemática foliar por parte de la caída de hojas en dicho manglar en comparación con los otros tipos fisiográficos.

Borchert (2009) sostiene que las plantas tropicales que florecen cuando crecen nuevos brotes, se generan más como consecuencia de factores endógenos que ambientales, luego de una nueva foliación. Esto no sería del todo cierto para este mangle, dada la relación indirecta de la floración con la precipitación. Muestra de ello es que la velocidad de cambio de la altura de la columna de agua en el manglar de cuenca ($r^2 = 0.24$ según el modelo cuadrático) y en el manglar interior (r^2 entre 0.59 y 0.83 según los modelos lineal y cuadrático respectivamente) determinan la actividad meristemática foliar. Esto mismo sucede en el manglar interior con la velocidad de cambio de la salinidad (r^2 entre 0.26 y 0.49 según los modelos lineal y cuadrático respectivamente).

La relación de la precipitación y del balance hídrico con la foliación y la floración a través del incremento de la columna de agua, se percibe de manera particularmente más fuerte en las condiciones especiales del manglar interior. En todos los tipos fisiográficos se registra de todas formas una asociación reiterativa entre dichas variables climáticas con la floración, sobre todo

cuando se evalúan estas con un retraso de un mes. En los manglares de borde y cuenca la percepción del vínculo de la precipitación y de la altura de la columna de agua con la intensidad de la floración sería obscurecido por la marea, por la topografía, por defoliaciones atípicas (manglar de cuenca) y porque la escala temporal de medición no permitiría percibir del todo los cambios en las variables fisicoquímicas por efecto de la precipitación. Por ejemplo el incremento de la altura de la columna de agua promovida por la precipitación en el manglar interior durante mayo (86 cm en promedio), con la subsecuente disminución de la salinidad (7.8 g/L en promedio) no se percibió en la misma magnitud en los otros manglares, al igual que la determinación de la actividad meristemática foliar y la floración anteriormente mencionadas.

La relación indirecta que vincula la precipitación y la floración de esta especie, concuerda a su vez con una fuerte disminución de la salinidad que precede en un mes al pico de floración en todos los manglares y que está relacionada a su vez con la primera serie de lluvias copiosas que marcan el final del periodo seco. Esto puede obedecer en parte, a que dicha variable incide de manera combinada sobre la disponibilidad de agua, pues determina simultáneamente cambios en la salinidad y en la distancia hacia arriba a la que debe ser transportada el agua desde el suelo. El hidroperiodo también promueve el crecimiento en hojas y tallos de esta especie al generar subsidios de fósforo a mayores niveles de frecuencia y duración de la inundación (Krauss *et al.* 2006). Esta variable por lo tanto, podría promover en varios sentidos una mayor tasa fotosintética y ganancia de carbono, que permitiría la generación de suficientes excedentes energéticos para translocar hacia la floración. En síntesis, la sincronía y la periodicidad de la floración a escala geográfica, la intensidad de la floración y de la actividad meristemática foliar de este mangle, estarían vinculados con un incremento en la disponibilidad de agua y nutrientes del suelo. A nivel microambiental estas relaciones estarían intermediadas por un cambio fuerte y positivo de la columna de agua.

La correlación reiterativa de la humedad relativa con la floración en todos los tipos fisiográficos podría ser un reflejo de los efectos promovidos por la precipitación que ya han sido discutidos. La humedad relativa sin embargo, se asocia con la floración de este mangle de una manera más fuerte que la precipitación o el balance hídrico en la gran mayoría de casos (Tabla 2). Esto indicaría la incidencia independiente de esta variable sobre algún proceso particular que

promueve o limita la floración. Dicho proceso podría estar relacionado con una eventual sensibilidad de esta planta a las diferencias de vapor de agua entre el aire y la hoja.

En concordancia con esta apreciación, en el manglar de cuenca *L. racemosa* presentó durante los meses de menor disponibilidad de agua en todo el año de estudio y la menor humedad relativa microclimática (77.4% en marzo y 77.8% en abril) la defoliación mencionada anteriormente. Lovelock *et al.* (2006) muestra que en comparación con *A. germinans* esta planta requiere de una mayor área foliar para transportar agua a las hojas. Lo anterior conjugado con una relativa baja eficiencia fotosintética en el uso del agua de esta especie implicaría una tendencia a la deshidratación cuando el potencial hídrico tanto del aire como del suelo son muy bajos durante los meses secos.

Según esto, en circunstancias hídricas desfavorables *L. racemosa* limitaría e incluso eliminaría su aparato fotosintético. En periodos favorables de manera contraria, esta especie incrementaría su actividad fotosintética al igual que la disposición de asimilados hacia el crecimiento y la reproducción. Estas respuestas que concuerdan también con la relativa alta eficiencia fotosintética de esta planta en el uso del nitrógeno y con su carácter de especialista en la conservación de nutrientes (Lovelock & Feller 2003), le permiten a esta especie responder de manera rápida a los periodos de mayor disponibilidad hídrica. De esta manera *L. racemosa* crece en los periodos de mayor abundancia de agua (Imbert & Ménard 1997, Krauss *et al.* 2006) y también promueve la reproducción. Esto le permite según lo observado cumplir con una foliación y floración intensa, y con un ciclo reproductivo completo que culmina con la maduración de frutos cuatro meses después de generar una actividad meristemática foliar fuerte.

La alta asociación de la temperatura con la floración de esta especie de mangle en todos los tipos fisiográficos indica que esta variable podría cumplir también un papel regulador sobre la determinación de esta fenofase. Tomlinson (1994) afirma que las altas temperaturas son las responsables de la marcada estacionalidad de la floración de *L. racemosa* en la florida durante los meses de verano. Sin embargo también en este periodo son más abundantes las lluvias en esta región geográfica. De manera similar la floración de este mangle en todos los tipos fisiográficos se presentó principalmente durante tres de los cinco meses que registraron mayores temperaturas,

aunque también en los meses de mayor disponibilidad hídrica y humedad relativa. En el norte de Brasil se aprecia a diferencia de lo que sostiene Tomlinson (1994) picos de floración no coincidentes en su totalidad con los meses de mayores temperaturas (Fernandes 1999). Un patrón fenológico sencillo como el que presenta esta especie indicaría según Duke (1990) la regulación por unos pocos factores. Hay suficientes elementos para considerar un papel importante del régimen hídrico sobre la determinación simultánea de la foliación como de la floración de este mangle, pero no para esclarecer la influencia de la temperatura sobre la intensidad de su floración o de su inducción floral.

Intensidad de la floración en *A. germinans*

La determinación de la periodicidad e intensidad de la floración de este mangle por parte de la disminución de la altura de la columna de agua y el aumento de la salinidad del agua intersticial del suelo, indican que esta fenofase es claramente promovida por déficit hídrico. Otros autores sugieren por su parte en coincidencia con lo encontrado, que la intensidad de la floración de *A. bicolor* (Jiménez 1990) y de *A. germinans* (Castañeda 1998) está regulada fuertemente por el déficit de agua. Además de esto, la floración de *A. germinans* sucede principalmente durante el periodo seco a lo largo de su rango geográfico: en el norte de Colombia (Castañeda 1998, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2004), en Paraguaná Venezuela (Lemus-Jiménez & Ramírez 2002), en el norte de Brasil (Fernandes 1999, Menezes *et al.* 2008) o en Martinica (Imbert & Ménard 1997).

Las diferencias en la disponibilidad de agua entre las diferentes parcelas donde se encuentra este mangle, parecen determinar la periodicidad de la floración. El seguimiento fenológico por medio de las trampas de hojarasca mostró, que en dos parcelas de experimentación el pico de floración se presentó durante abril y en cuatro parcelas durante mayo. Esto concuerda con observaciones hechas en campo de árboles que florecen con variaciones hasta de dos meses dentro del mismo bosque. Castañeda (1998) reporta de manera similar, picos de floración que difieren temporalmente entre localidades dentro de la Ciénaga Grande de Santa Marta, y que se distancian hasta cuatro meses de los picos encontrados por Rodríguez-Ramírez *et al.* (2004) en el parque Nacional Natural Tayrona ubicado a una latitud similar. Estos resultados sugieren que la

periodicidad e intensidad de la floración de este mangle están fuertemente influenciadas por la disponibilidad de agua local. Duke (1990) encuentra de manera contraria, que la periodicidad de la floración de *A. marina* está regulada latitudinalmente por la longitud del día y por la temperatura, de tal manera que las plantas ubicadas en latitudes similares tienden a florecer en la misma época.

Este mismo autor encuentra que el primer día del año con más de 12 h es el factor ambiental que parece desencadenar la iniciación del ciclo reproductivo de *A. marina*. Este no sería el caso para *A. germinans*, puesto que se encontraron árboles floreciendo hasta 3 meses antes de dicho día: 22 de marzo del 2008 para San Andrés isla, según el modelo de Glarner (2006). Es también probable entonces que la inducción floral de esta especie sea promovida por déficit hídrico, aunque otros factores como las bajas temperaturas no se pueden descartar dada la alta correlación negativa encontrada especialmente a nivel microclimático con la floración.

El retraso de alrededor de un mes observado entre la antesis y la caída de los pétalos de la flor en las canastas de hojarasca, se confirma por el establecimiento de asociaciones negativas más fuertes con la temperatura, el balance hídrico y la precipitación macroclimática y con la humedad y temperatura microclimática (Tabla 2). La floración con dicho retraso es promovida casi en la misma medida por la disminución progresiva de la columna de agua y por el aumento de la salinidad durante el periodo seco (Fig. 5). Sobrado (2006) encontró que la condición de sequía en ausencia de salinidad no aumenta la eficiencia fotosintética de esta especie mangle, como si lo hace el incremento de la salinidad. Esto indica, que esta última variable es la que genera en mayor medida respuestas fisiológicas relacionadas con déficit hídrico. Los resultados observados con ambas variables explicando simultáneamente la intensidad de la floración, pueden obedecer a que la interrelación de estas variables ($r^2 = 0.3$ entre dichas variables fisicoquímicas según el modelo lineal en el manglar de cuenca) genera un reflejo del efecto de la salinidad. También pueden ser consecuencia de una respuesta de esta especie de mangle a la combinación de los efectos de la alta salinidad y la disminución del nivel freático, pues ambas variables aunque en diferente medida afectan la disponibilidad de agua.

La floración de *A. germinans* según todo lo anterior está determinada a nivel microtopográfico por la disponibilidad de agua en el suelo y a su vez por el régimen hídrico y climático local. La promoción de la floración por déficit de agua que presenta este mangle se reporta a su vez para muchas especies de importancia horticultural y forestal (Sharp *et al.* 2009). Dentro de las hormonas implicadas en dichas especies están el ácido 3-indole-acético (Koshita & Takahara 2004) y el ácido abscísico (Sharp *et al.* 2009). En *A. germinans* queda por indagar sin embargo, la regulación hormonal que tiene lugar para que la floración se promueva por efecto de la deficiencia hídrica.

Se destaca que la floración es explicada solamente por los valores presentados de las variables fisicoquímicas a nivel mensual y no por sus velocidades de cambio. Esto es lógico considerando que la relativa alta eficiencia fotosintética de esta especie en el uso del agua (Lovelock & Feller 2003) y su habilidad para soportar altas concentraciones de sal, le permitirían a esta planta responder de manera relativamente lenta a los cambios fuertes de esta variable. *A. germinans* continua cumpliendo su actividad fotosintética aunque con menor ganancia de carbono cuando la salinidad es alta (Sobrado 2006). Esto le permitiría a este mangle en momentos de menor disponibilidad de agua, destinar recursos o acudir a reservas energéticas para el desarrollo de la flor y para la generación continua de recompensas florales, a expensas como se ve en Imbert & Ménard (1997) de un menor crecimiento, o incluso de una ligera contracción del tronco durante dicho periodo (Krauss *et al.* 2006). Ya en el periodo lluvioso la mayor ganancia de carbono le permite a esta planta favorecer el crecimiento y la maduración de los frutos a partir de las flores polinizadas durante el periodo seco.

Duke (1990) encuentra que la caída de hojas en trampas de hojarasca antecede en un mes la foliación en *A. marina*. Suponiendo que esto mismo sucede en *A. germinans* se podría afirmar que la actividad meristemática asociada con la foliación de esta especie determina solo ligeramente la floración (Tabla 1) y que por tanto, esta fenofase estaría principalmente regulada por la disponibilidad de agua. Además, varias foliaciones suceden en esta especie a lo largo del año (Fig. 2) como lo muestran también los diferentes picos en la caída de hojas de sus fenogramas (Chale 1996, Imbert & Ménard 1997, García-Hansen *et al.* 2002). La floración parece presentarse como se ve en Chale (1996) entre dos picos de estos, de manera similar que

en *A. marina* (Duke 1990). Aparentemente la inducción floral o la maduración de la flor quedarían latentes hasta que la señal ambiental que parece ser la deficiencia de agua active o desencadene de nuevo la actividad meristemática hacia la generación de flores.

LITERATURA CITADA

BENDIX, J., J. HOMEIER., E. CUEVA ORTIZ., P. EMCK., S. W. BRECKLE., M. RICHTER., & E. BECK. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *Int. J. Biometeorol.* 50: 370–384.

BORCHERT, R., ROBERTSON, K., SCHWARTZ, M. D., & WILLIAMS-LINERA, G. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *Int. J. Biometeorol.* 50: 57–65.

BORCHERT, R. 2009. Environmental control of tropical tree phenology.

URL http://www.biology.ku.edu/tropical_tree_phenology/

CARICOMP. 2001. CARICOMP, Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. CARICOMP Data Management Center, University of West Indies, Kingston, Jamaica.

CASTAÑEDA, E. 1998. Fenología reproductiva de *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* en el delta exterior del río Magdalena-Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. Tesis de pregrado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá, Colombia.

CHALE, F. M. M. 1996. Litter production in an *Avicennia germinans* (L.) stearn forest in Guyana, South America. *Hydrobiologia* 330: 47–53.

DUKE, N. C. 1990. Phenological trends with latitude in the mangrove tree *Avicennia marina*. *J. Ecology* 78: 113–133.

FERNANDES, M. E. B. 1999. Phenological patterns of *Rhizophora*, *L. Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. f. in Amazonian mangrove swamps. *Hydrobiologia* 413: 53–62.

GARCÍA-HANSEN, I., J. F. GAVIRIA-CHIQUAZUQUE., M. C. PRADA-TRIANA., & R. ALVAREZ-LEÓN. 2002. Producción de hojarasca de los manglares de la isla de San Andrés, Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 50: 207–291.

GILL, M. A., & P. B. TOMLINSON. 1971. Studies on the growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3: 109–124.

GLARNER, H. 2006. Length of day and twilight
URL <http://herbert.gandraxa.com/herbert/lod.asp>

IMBERT, D., & S. MÉNARD. 1997. Structure de la végétation et production primaire dans la mangrove de la Baie de Fort-de-France, Martinique (F.W.I.). *Biotropica* 29: 413–426.

JIMÉNEZ, J. A. 1990. The structure and function of dry weather mangroves on the pacific coast of central America, with emphasis on *Avicennia bicolor*. *Forest. Estuaries* 13: 182–189.

KRAUSS, K. W., T. W. DOYLE., R. R. TWILLEY., V. H. RIVERA-MONROY & J. K. SULLIVAN. 2006. Evaluating the relative contributions of hydroperiod and soil fertility on growth of south Florida mangroves. *Hydrobiologia* 569: 311–324.

KRAUSS, K. W., E. L. LOVELOCK., K. L. MCKEE., L. LÓPEZ-HOFFMAN., S. M. L. EWE., & W. P. SOUSA. 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquat. Bot.* 89: 105–127.

LANDRY, C., & B. J. RATHCKE. 2007. Do inbreeding depression and relative male fitness explain the maintenance of androdioecy in white mangrove, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae)? *New Phytol.* 176: 891–901.

LEMUS-JIMÉNEZ, L. J., & N. RAMÍREZ. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de la península de Paraguaná, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 53: 266–278.

LOVELOCK, C. E., & I. C. FELLER. 2003. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. *Oecologia* 134: 455–462.

LOVELOCK, C. E., M. C. BALL., I. C. FELLER., B. M. J. ENGELBRECHT., & M. L. EWE. 2006. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorus availability. *Physiologia Plantarum* 127: 457–464.

LÜTTGE, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer–Verlag. Berlin.

MEHLIG, U. 2006. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquat. Bot.* 84: 158–164.

MENEZES, M. P., U. BERGER., & U. MEHLIG. 2008. Mangrove vegetation in Amazonia: a review of studies from the coast of Pará and Maranhao States, north Brazil. *Acta Amazon.* 38: 403–420.

PARKINSON, R. W., M. PEREZ-BEDMAR., & J. A. SANTANGELO. 1999. Red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) litter fall response to selective pruning (Indian River Lagoon, Florida, U.S.A.). *Hydrobiologia* 413: 63–76.

RODRÍGUEZ-RAMIREZ, A., J. NIVIA-RUÍZ., & J. GARZÓN FERREIRA. 2004. Características estructurales del manglar de *Avicennia germinans* en la bahía de Chengue (Caribe Colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 33: 223–244.

SHARP, R. G., M. A. ELSE., R. W. CAMERON., & W. J. DAVIES. 2009. Water deficits promote flowering in *Rhododendron* via regulation of pre and post initiation development. *Scientia Horticulturae* 120: 511–517.

SCHOLANDER, P. F. 1968. How mangroves desalinate water. *Physiologia Plantarum* 21: 251 – 257.

SOBRADO, M. A. 2006. Differential leaf gas exchange responses to salinity and drought in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Avicenniaceae). *Rev. Biol. Trop.* 54: 371–375.

TOMLINSON, P. B. 1994. The botany of mangroves. Cambridge University Press. New York, USA.

WERNER, A., & R. STELZER. 1990. Physiological responses of the mangrove *R. mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant, Cell, and Environment* 13: 243–255.

KOSHITA, K., & T. TAKAHARA. 2004. Effect of water stress on flower-bud formation and plant hormone content of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.).

CAPITULO IV. SINTESIS

Ausencia o presencia de competencia entre las especies de mangle por la oferta de insectos polinizadores

Los patrones locales encontrados de la polinización y de la fenología floral en las especies *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* generan nuevas vías de análisis cuando se evalúan de manera convergente y en un contexto regional. Se identifica por ejemplo una competencia ausente o limitada por los insectos polinizadores entre las especies de mangle estudiadas.

Tomlinson (1994) sugiere que las especies de mangle no son dependientes de un polinizador específico con un rango geográfico limitado, sino de una clase generalizada de polinizador. De acuerdo con esto, la competencia por el recurso polinizador sería limitada aun sí la floración ocurriese de manera simultánea, pues cada mangle tendría una clase de vector polinizador diferente. Lo encontrado en el presente estudio corrobora dicha hipótesis pues *L. racemosa* utiliza como clase de vector polinizador a moscas de aparato bucal succionador (entre 1.0 y 1.2 cm de tamaño promedio); *A. germinans* utiliza principalmente himenopteros de lengua corta (entre 1.3 y 2.0 cm de tamaño promedio), mientras que *R. mangle* utilizaría al viento como polinizador en ausencia de insectos polinizadores adecuados. Los mangles estudiados tienen además polinización generalista, por lo que no dependen de una especie (*L. racemosa*) o clase de vector polinizador específica (*R. mangle*, *A. germinans*).

Las especies *A. germinans* y *L. racemosa* de polinización entomófila tienen picos de floración no concordantes y periodos de floración que no coinciden la mayor parte del tiempo (Tabla 1 capítulo II; Fig. 2 capítulo III). Dichos desfases tienen a su vez una constancia geográfica relacionada con el régimen hídrico como se discutió en el tercer capítulo. Por ello entre estas dos especies no existiría competencia por el recurso polinizador.

La floración de *R. mangle* si coincide en cambio, con la de los otros mangle estudiados, pues se presenta durante todo el año en la isla, al igual que en el norte de Brasil (Mehlig 2006, Menezes *et al.* 2008) y en Paraguaná Venezuela (Lemus-Jiménez & Ramírez 2002) entre muchos otros lugares. *R. mangle* tendría que compartir entonces insectos polinizadores con *A. germinans* o *L. racemosa* pues generalmente las plantas que florecen simultáneamente lo hacen (Mitchell *et al.*

2009). De hecho *R. mangle* comparte con *A. germinans* un polinizador efectivo (Syrphidae, *Copestylum sp 1*). Aunque *Copestylum sp 1* lleva cargas polínicas abundantes de ambos mangles y se las arregla para polinizarlos de manera simultánea, en otros lugares *R. mangle* que se asoció con solo una especie podría verse afectado al compartir insectos polinizadores, pues de la polinización entomófila podría depender un incremento en el entrecruzamiento en las poblaciones de esta especie. *R. mangle* aseguraría en todo caso su reproducción al tener también como clase de vector al viento y por eso la competencia por el recurso polinizador sería limitada. Sin embargo, el nivel de autopolinización podría incrementarse notablemente, pues el viento tiende a favorecer este tipo de polinización (Culley *et al.* 2002) y este mangle es tolerante a dicho mecanismo. Los resultados sugieren que *R. mangle* competiría por insectos polinizadores para incrementar su variabilidad genética.

En síntesis, la generalización de la polinización, la asociación diferencial de los mangles con clases de vectores polinizadores particulares y la desincronización entre los periodos de floración entre los mangles de polinización principalmente entomófila, serían mecanismos que limitarían o eliminarían la competencia por el recurso polinizador. Todo esto favorecería la coexistencia de estos mangles neotropicales a lo largo de su rango compartido de distribución.

Reproducción pre dispersión y cambio climático

En los últimos años se ha documentado que la floración de muchas especies vegetales en regiones templadas se genera de una manera cada vez más temprana como consecuencia del incremento de las temperaturas (Fitter & Fitter 2002; Miller-Rushing & Primack 2008). Esto ha dado lugar a predicciones que indican afectación reproductiva para muchas plantas como consecuencia de probables desincronizaciones de la floración con las poblaciones de polinizadores. Alongi (2008) sugiere un escenario similar para las especies de mangle, con base en investigaciones como la de Duke (1990), que muestran cambios en la duración y periodicidad de los eventos fenológicos reproductivos de *A. marina* a diferentes regímenes de temperatura.

El análisis de los resultados encontrados sugiere sin embargo, que dicha desincronización no alteraría la reproducción de las especies de mangle estudiadas, pues la generalización de la

polinización produce resiliencia reproductiva frente a la ausencia de una especie polinizadora particular. Por otra parte, la precipitación que es un factor que promueve la floración de *R. mangle* y *L. racemosa* como se discutió en el capítulo III, también lo haría con las poblaciones de algunos de sus polinizadores efectivos identificados. Las especies del género *Copestylum* cumplen sus estadios larvales en materia orgánica en descomposición (Rotheray *et al.* 2007). Por eso las poblaciones de estos insectos polinizadores probablemente se vean favorecidas en periodos lluviosos cuando *R. mangle* y *L. racemosa* florecen con mayor intensidad, debido a que la humedad genera una mayor disponibilidad y diversidad de sustratos de materia orgánica en descomposición.

Las abejas Anthophoridae que presentaron una especie polinizadora efectiva en *A. germinans* (*Xylocopa sp*) presentan mayor abundancia en áreas tropicales durante el periodo seco (Roubik 1989), al igual que *A. mellifera* (Boreham & Roubik 1987). Otras abejas que polinicen *A. germinans* en otras localidades geográficas, probablemente tengan también mayor abundancia ya que muchas especies de plantas florecen durante este periodo (Frankie *et al.* 1974).

La ausencia de lluvia promovería por tanto y de manera simultánea la abundancia poblacional y diversidad de especies de abejas polinizadoras y la floración de *A. germinans*. De otras especies polinizadoras de *L. racemosa* como *C. macellaria* (familia Calliphoridae), la familia Sarcophagidae (con una probable especie polinizadora) y de *A. germinans* como *S. signata* no se cuenta con suficiente información demográfica o de sus ciclos de vida que permita relacionarlas con un periodo climático particular. Las especies de las familias Calliphoridae y Sarcophagidae cumplen por ejemplo sus estadios larvales en cadáveres de animales (Triplehorn & Johnson 2005), sin embargo estos pueden ser igual de abundantes en periodos secos o lluviosos.

Los contrastes hídricos a nivel anual propician entonces la floración de *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* y probablemente una mayor diversidad de insectos polinizadores, pues a niveles intermedios de hidrop periodo en magnitud y frecuencia se registra mayor diversidad de insectos en los humedales (Whiles & Goldowitz 2001). Por las razones anteriormente expuestas la polinización de las especies *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* sería robusta o resiliente

frente a la incidencia de la elevación de la temperatura sobre la fenología de la floración por efecto del cambio climático.

LITERATURA CITADA

ALONGI, D. M. 2008. Mangrove forest: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuar. Coast. and Shelf Sci.* 76: 1–13.

BOREHAM, M. M., & D. W. ROUBIK. 1987. Population change and control of Africanized honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the Panama Canal area. *Bulletin of the Entomological Society of America*. 33: 34–39.

CULLEY, T. M., S. G. WELLER., & A. K. SAKAI. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17: 361–369.

DUKE, N. C. 1990. Phenological trends with latitude in the mangrove tree *Avicennia marina*. *J. Ecology*. 78: 113–133

FITTER, A. H., & R. S. R. FITTER. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296: 1689–1691.

FRANKIE, G. W., H. G. BAKER., & P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881–919.

LEMUS-JIMÉNEZ, L. J., & N. RAMÍREZ. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de la península de Paraguaná, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 53: 266–278.

MEHLIG, U. 2006. Phenology of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L., in the Caeté Estuary, Pará, equatorial Brazil. *Aquat. Bot.* 84: 158–164.

MENEZES, M. P., U. BERGER., & U. MEHLIG. 2008. Mangrove vegetation in Amazonia: a review of studies from the coast of Pará and Maranhao States, north Brazil. *Acta Amazon.* 38: 403–420.

MITCHELL, R. J., R. J. FLANAGAN., B. J. BROWN., N. M. WASER., & J. D. KARRON. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Ann. Bot.* 103: 1403–1413.

MILLER-RUSHING, A. J., & R. B. PRIMACK. 2008. Global warming and flowering times in thoreaus's concord: A community perspective. *Ecology* 89: 332–341.

ROTHERAY, G. E., E. G. HANCOCK., & M. A. MARCOS-GARCÍA. 2007. Neotropical Copestylum (Diptera, Syrphidae) breeding in bromeliads (Bromeliaceae) including 22 new species. *Zoological Journal of the Linnean Society.* 150: 267–317.

ROUBIK, D. W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, Cambridge, New York.

TOMLINSON, P. B. 1994. The botany of mangroves. Cambridge University Press. New York, USA.

TRIPLEHORN, C. A. & N. F. JOHNSON. 2005. Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects. Thomson Brooks/Cole. Belmont.

WHILES, M. R., & B. S. GOLDDOWITZ. 2001. Hydrological influences on insect emergence production from central platte river wetlands. *Ecological Applications* 11: 1829–1842.

CONCLUSIONES E HIPOTESIS DERIVADAS

- Como se esperaba las especies de mangle estudiadas al tener amplia distribución geográfica y alta capacidad de colonización, presentan varias especies y/o clases de vectores polinizadores. Cada especie de mangle es sin embargo polinizada preferentemente por una clase diferente de vector.
- La polinización de tipo ambófila de *R. mangle* le permitiría colonizar nuevos lugares en ausencia de insectos polinizadores adecuados cuando el polinizador es el viento.
 H: Como el viento tiene el potencial de incrementar la autofecundación y esta especie es tolerante a dicho mecanismo de polinización, *R. mangle* incrementaría su variabilidad genética poblacional en presencia de insectos polinizadores y por lo tanto su capacidad para responder al ambiente.
 H: El hecho de que la familia Syrphidae sea reconocida en dos localidades del Caribe como polinizadora de *R. mangle*, podría indicar que esta familia y probablemente su genero *Copestylum* cumplen con la importante función polinizadora a lo largo del rango geográfico de esta especie de mangle.
- El sistema de polinización oligófilico presentado por *L. racemosa* no es el esperado dada la alta capacidad colonizadora y amplia distribución geográfica de esta especie.
 H: Las clases de polinizadores identificadas para *L. racemosa* le permitirían no obstante asegurar la reproducción dada la alta abundancia y diversidad que presentan en los humedales. Esta especie podría también llegar a asociarse con otras clases de polinizadores en otras localidades geográficas.
- El sistema de polinización de tipo polifílico y la alta intensidad de polinización ejecutada por los insectos en *A. germinans*, le confieren a su vez una alta producción de frutos, un alto potencial de reclutamiento y una alta variabilidad genética.
 H: Esto podría llegar a incidir sobre la dominancia y la estructura de la vegetación en los bosques neotropicales de manglar

- La precipitación es una variable que regula indirectamente la periodicidad de la floración de todos los mangles estudiados. La intensidad de la floración en *R. mangle* y *L. racemosa* esta intermediada a nivel microtopográfico por la disponibilidad de agua

H: Los excedentes energéticos luego de la regulación hídrica y salina serían los responsables a nivel fisiológico de limitar o promover la floración de estas especies de mangle. Ambas especies acompañarían los periodos de mayor crecimiento con los de mayor intensidad de la floración.
- *L. racemosa* florece con mayor intensidad un mes después de la primera serie de lluvias copiosas que determinan el termino del periodo seco, como consecuencia de una fuerte actividad meristemática foliar

H: Dicha actividad meristemática estaría asociada a una mayor disponibilidad de agua y de nutrientes relacionada con las lluvias y la fisiología particular de esta especie.
- En los rangos evaluados de salinidad (0 – 60 g/L) la intensidad de la floración de *A. germinans* depende del incremento de la salinidad y al parecer del nivel de déficit hídrico que experimente la planta. El crecimiento y floración de esta especie en niveles altos dependerá entonces de condiciones hídricas contrastantes a nivel anual.

H: Es probable que a valores mayores de salinidad a los encontrados, la intensidad de la floración empiece a decrecer producto de un fuerte déficit o estrés hídrico. El modelo de regresión entre estas variables sería entonces cuadrático.
- *L. racemosa* y *A. germinans* presentan ausencia de competencia por el recurso polinizador, pues presentan picos de floración desincronizados a lo largo de su rango de distribución y diferentes clases de vectores polinizadores asociados.
- Existe al parecer competencia limitada por el recurso polinizador entre *R. mangle* y *L. racemosa* o *A. germinans*. Esto pues, *R. mangle* dependería de insectos polinizadores para promover el entrecruzamiento y su floración coincide con la de los otros mangles. *R. mangle* puede no obstante asegurar su reproducción por medio del viento aunque este vector promueva la autopolinización.

- H 1. Al parecer la precipitación no solo regula la floración indirectamente sino también la abundancia poblacional de algunos polinizadores encontrados.
- H 2. Alongi (2008) sugiere que las especies de mangle podrían sufrir una desincronización temporal con los polinizadores, porque la elevación de la temperatura relacionada con el cambio climático generaría una floración más temprana. La hipótesis 1 y el grado de generalización de polinización presente en *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* permiten sugerir de manera preliminar que no se presentaría afectación en la reproducción si ocurre desincronización con un polinizador específico.

RECOMENDACIONES

Recomendaciones de investigación:

- Profundizar en el conocimiento de la biología y ecología de la fauna polinizadora (*C. macellaria*, *Xylocopa sp*, *Copestylum sp*, *S. signata*) y el grado en que es afectada por diferentes factores climáticos.
- Evaluar la intensidad de polinización y su especialización en machos y hermafroditas de *L. racemosa*. Esto permitiría comprender mejor su reproducción y la variabilidad genética emergente.
- Replicar la evaluación de la intensidad de polinización, los sistemas de polinización, las clases de polinizadores asociados y la producción de frutos generada para *R. mangle*, *L. racemosa* y *A. germinans* en otras localidades geográficas.
- Establecer los mecanismos fisiológicos relacionados con la promoción o limitación salina de la floración: relación con la regulación hídrica, salina, hormonal y la actividad fotosintética.

Elementos a tener en cuenta para rehabilitación o restauración:

- Mediante técnicas sencillas (trampas hojarasca) se puede evaluar y monitorear el establecimiento de la función reproductiva y su grado de efectividad en cualquier especie de mangle.
- La generación de condiciones hídricas que generen contrastes salinos a nivel anual (0 – 60 g/L) en stands de *A. germinans* permitirían tanto un crecimiento como una floración intensa. Dependiendo de las necesidades, se podría favorecer el crecimiento sobre la reproducción con un régimen salino bajo (< 30 g/L), o se podría favorecer la reproducción sobre el crecimiento con uno alto (> 30 g/L).
- En stands mixtos de *A. germinans* y *L. racemosa* un régimen salino contrastante a nivel anual (0 – 60 g/L) permitiría una floración y crecimiento intenso en ambas especies. En stands de *R. mangle* un régimen salino bajo (< 30 g/L) favorecería un mayor crecimiento e intensidad de la floración.
- *A. mellifera* por su alta capacidad para transportar polen de *A. germinans* podría llegar a incrementar la producción de frutos y el potencial de reclutamiento de este mangle. La estructura de la vegetación y la dominancia poblacional podría verse afectada a su favor.