

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA  
ESCUELA DE BIOLOGÍA



**“PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y RETORNO DE NUTRIENTES AL ECOSISTEMA DE  
MANGLAR DE LAS ISLAS COLINDANTES AL CANAL EL ZAPATERO, ÁREA NATURAL  
PROTEGIDA BARRA DE SANTIAGO, DEPARTAMENTO DE AHUACHAPÁN”**

TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO POR:  
**SOFÍA JIMENA GRIMALDI CALDERÓN**

PARA OPTAR AL GRADO DE:  
**LICENCIADA EN BIOLOGÍA**

CIUDAD UNIVERSITARIA, OCTUBRE DE 2012.

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA  
ESCUELA DE BIOLOGÍA

“PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y RETORNO DE NUTRIENTES AL ECOSISTEMA DE  
MANGLAR DE LAS ISLAS COLINDANTES AL CANAL EL ZAPATERO, ÁREA NATURAL  
PROTEGIDA BARRA DE SANTIAGO, DEPARTAMENTO DE AHUACHAPÁN”

TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO POR:  
SOFÍA JIMENA GRIMALDI CALDERÓN

PARA OPTAR AL GRADO DE:  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

ASESORA DE INVESTIGACIÓN

M.Sc. OLGA LIDIA TEJADA:

---

CIUDAD UNIVERSITARIA, OCTUBRE DE 2012.

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA  
ESCUELA DE BIOLOGÍA

“PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y RETORNO DE NUTRIENTES AL ECOSISTEMA DE  
MANGLAR DE LAS ISLAS COLINDANTES AL CANAL EL ZAPATERO, ÁREA NATURAL  
PROTEGIDA BARRA DE SANTIAGO, DEPARTAMENTO DE AHUACHAPÁN”

TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO POR:  
SOFÍA JIMENA GRIMALDI CALDERÓN

PARA OPTAR AL GRADO DE:  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

JURADO EVALUADOR

LIC. RODOLFO FERNANDO MENJÍVAR: \_\_\_\_\_

LIC. CARLOS GIOVANNI RIVERA: \_\_\_\_\_

CIUDAD UNIVERSITARIA, OCTUBRE DE 2012.

**AUTORIDADES UNIVERSITARIAS**

**UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR**

RECTOR

ING. MARIO ROBERTO NIETO LOVO

SECRETARIA GENERAL

DRA. ANA LETICIA ZAVALA DE AMAYA

FISCAL GENERAL

LIC. FRANCISCO CRUZ LETONA

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA**

DECANO

M. Sc. MARTÍN ENRIQUE GUERRA CÁCERES

DIRECTOR ESCUELA DE BIOLOGÍA

LIC. RODOLFO FERNANDO MENJÍVAR

## **DEDICATORIA**

A mi mentora y amiga Olga Lidia Tejada por haberme ayudado a descubrir mi pedacito de cielo en la tierra y haberme dado alas para volar.

## AGRADECIMIENTOS

A mi asesora Olga Lidia Tejada por haber sido un apoyo incondicional en la realización de este trabajo de graduación, y por haberme insistido que para tener éxito lo más importante es realmente amar lo que uno hace.

A mi otro gran maestro y pieza fundamental en la realización de esta investigación Juan Pérez, por haberme enseñado que vale más la humildad que el conocimiento en la vida.

A mis jurados evaluadores, Rodolfo Menjívar y Carlos Giovanni Rivera, por haberse tomado la molestia de ayudarme a pulir este documento.

A toda mi familia por ayudarme en todas las etapas de este largo proceso, siempre dándome apoyo, cariño y ánimos para salir adelante.

A todos mis amigos por siempre estar a mi lado, particularmente al equipo estrella de asistentes de campo y aquellos que siempre estuvieron al pendiente de esta investigación, no lo hubiera podido lograr sin ustedes Saúl, Cindy, Yader, Verito, Mauro, Willian, Tali, David, Alejandro, Jorge, Edwin y Samuel.

A todo el equipo de guardarrecursos de AMBAS-MARN-FIAES, especialmente a Juanito, Alcides y Adonai por haber reconocido la relevancia de esta investigación y haber dejado sudor y corazón en el campo.

A María Isabel y Daniel por habernos rescatado del medio de la nada y traernos sanos y salvos a casa.

A don Toño Villeda y al MARN por haberme permitido realizar esta investigación en la Barra de Santiago, y a AMBAS por siempre colaborarme con lo que se necesitara en el campo.

Al equipo de trabajo del laboratorio de Química Agrícola de la Facultad de Ciencias Agronómicas por haberme permitido realizar los análisis ahí y haber dedicado el tiempo y empeño que fueran necesarios para pudiera entender todo lo que estábamos haciendo.

A Néstor e Ivania por prestarme y conseguirme una buena parte de la bibliografía utilizada para la realización de este documento y a Edwin por ayudarme con los mapas.

# INDICE DE CONTENIDO

INDICE DE TABLAS.....	iii
INDICE DE FIGURAS.....	iv
RESUMEN.....	vi
1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. FUNDAMENTO TEÓRICO .....	3
2.1. Generalidades de los manglares.....	3
2.2. Tipos de bosque de manglar .....	4
2.3. Manglares en El Salvador.....	5
2.4. Productividad.....	6
2.5. Retorno de nutrientes al ecosistema.....	8
3. OBJETIVOS .....	12
3.1. General.....	12
3.2. Específicos.....	12
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
4.1. Ubicación y descripción del área de estudio .....	13
4.2. Metodología de campo.....	14
4.2.1. Ubicación de los sitios de muestreo .....	14
4.2.2. Establecimiento de las parcelas .....	15
4.2.3. Recolección de la hojarasca .....	16
4.3. Metodología de laboratorio.....	16
4.3.1. Separación y clasificación de la hojarasca .....	16
4.3.2. Secado y pesado de las muestras .....	16
4.3.3. Análisis químicos .....	17
4.3.3.1. Preparación de la muestra.....	17
4.3.3.2. Determinación del nitrógeno foliar por el método de Micro-Kjeldhal.....	17
4.3.3.3. Determinación del fósforo foliar por métodos colorimétricos.....	18
4.4. Análisis estadísticos .....	20

4.4.1. Productividad general .....	20
4.4.2. Composición de la hojarasca.....	20
4.4.3. Variación temporal y espacial de la productividad.....	20
4.4.4. Variación temporal de la concentración de nutrientes en la hojarasca .....	21
4.4.5. Relación productividad y retorno de nutrientes.....	21
5. RESULTADOS.....	23
5.1. Productividad general.....	23
5.2. Composición de la hojarasca .....	23
5.3. Variación de la productividad espacial y temporal.....	29
5.4. Variación temporal del retorno de nutrientes al ecosistema .....	34
5.5. Eficiencia en el uso de nutrientes .....	36
6. DISCUSIÓN .....	38
7. CONCLUSIONES.....	46
8. RECOMENDACIONES .....	47
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48
10. ANEXOS.....	55

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Ubicación de las estaciones de muestreo, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	14
Tabla 2: Composición relativa de la hojarasca (%) durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	25
Tabla 3: Detalle de la productividad específica ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) de cada componente de la hojarasca de acuerdo a los géneros taxonómicos, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	26
Tabla 4: Productividad (en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) de cada estación de muestreo durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. ....	29
Tabla 5: Valores promedios de la concentración de nutrientes mensual (en %) de nitrógeno (N) y fósforo (P) foliares, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. ....	36

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Circulación de los nutrientes en la zona costera, ejemplo del nitrógeno (Davis <i>et al.</i> , 2009).....	10
Figura 2: Ubicación del Área Natural Protegida Barra de Santiago (color verde), departamentos de Ahuachapán y Sonsonate. ....	13
Figura 3: Ubicación de los puntos de muestreo, Zonas de influencia del canal El Zapatero, Área Natural Protegida Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. La línea amarilla demarca el Canal El Zapatero. Los números corresponden a las estaciones de muestreo: (1) El Cajete Norte, (2) El Cajete Sur, (3) El Muerto, (4) La Chácara Norte, (5) La Chácara Sur. ...	15
Figura 4: Procesamiento de las muestras: Secado en los hornos (A) y Pesado de muestras (B). ....	16
Figura 5: Método de Micro Kjeldhal para la determinación del Nitrógeno Total. (A) Digestión ácida; (B) Destilación; (C) Titulación.....	18
Figura 6: Método Colorimétrico para la determinación del fósforo foliar. (A) y (B) Preparación de la Ceniza; (C) y (D) Solubilización de la ceniza con el ácido y calor; (E) Filtración; (F) Determinación de la absorción UV de la solución de muestra. ....	19
Figura 7: Productividad global de cada componente de la hojarasca durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. ....	25
Figura 8: Productividad de cada componente de la hojarasca de <i>Rhizophora</i> spp durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. ....	27
Figura 9: Productividad de cada componente de la hojarasca de <i>Avicennia</i> spp durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. ....	28
Figura 10: Productividad de cada componente de la hojarasca de <i>Laguncularia racemosa</i> durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	28
Figura 11: Variación de la productividad espacial, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	30

Figura 12: Rangos de valores de la productividad espacial, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	30
Figura 13: Dendrograma jerárquico de la productividad de las estaciones de muestreo, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	31
Figura 14: Variación de la productividad temporal, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	32
Figura 15: Rangos de valores de la productividad temporal, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	33
Figura 16: Dendrograma jerárquico de la productividad temporal, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. ....	34
Figura 17: Retorno de nutrientes mensual (en %) (A) nitrógeno N y (B) fósforo P foliares, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.....	35

## RESUMEN

El estudio de productividad y retorno de nutrientes al ecosistema de manglar se llevó a cabo en la Barra de Santiago, entre los meses de febrero 2011 a enero 2012. Para la toma de muestras se seleccionaron 5 estaciones de muestreo, de acuerdo al tipo de bosque (de borde) y a la presencia de los principales géneros de la vegetación nuclear de un bosque de manglar (*Rhizophora spp*, *Avicennia spp* y *Laguncularia racemosa*). Durante cada uno de los meses de muestreo se colectó la hojarasca caída una vez por mes, se clasificó, secó, pesó y determinó la concentración (%) de nitrógeno total y fósforo foliar, así como la eficiencia en el uso de estos nutrientes.

De acuerdo a los resultados obtenidos durante esta investigación, la productividad diaria promedio del bosque de manglar de la Barra de Santiago es de  $3.85 \text{ g.m}^{-2}$ , lo que equivale a un promedio anual de  $14.037 \text{ t/ha}$ . Asimismo, se puede decir que en la escala temporal no se detectaron diferencias significativas entre las estaciones seca y lluviosa y las transiciones respectivas (ANOSIM  $R=0.026$ , significancia 27.5%). De igual manera, se detectó que los sitios de muestreo fueron distintos en términos de su productividad (ANOSIM  $R=0.141$ , significancia 0.1%). Respecto al retorno de nutrientes, no se identificaron diferencias significativas entre los meses de muestreo y las concentraciones de nitrógeno (ANOSIM  $R=0.131$ , significancia 13.1%); sin embargo si se observaron para el fósforo (ANOSIM  $R=0.564$ , significancia 0.2%). El manglar de la Barra de Santiago no es muy eficiente en el uso del nitrógeno ( $p=-0.0273$ ), no obstante, el estudio mostró que sí lo es con el uso del fósforo ( $p=-0.7426$ ).

# 1. INTRODUCCIÓN

Los bosques de manglar deben ser considerados como ecosistemas costeros integrales, puesto que poseen una gran diversidad de fauna, flora, microecosistemas y microhábitats. La productividad no se limita exclusivamente a las especies vegetales ya que luego pasa a una serie de complejas cadenas tróficas, donde se generan importantes transferencias de energía (Vanucci 2004), convirtiéndolos en los ecosistemas más productivos de la zona costera (Day *et al.* 1989; Lacerda 2001). En el manglar tanto la productividad primaria como la secundaria juegan un papel preponderante en el flujo de energía y materia (Yañez-Arancibia *et al.* 1998; Spalding *et al.* 2010).

Cuando se estima la productividad y el retorno de nutrientes en el ecosistema, es posible comprender de mejor manera la dinámica de las poblaciones que ahí habitan, las interacciones existentes en ellas y el flujo de materia y energía que se da en el manglar (Orihuela Belmonte *et al.* 2004; Alongi 2009).

En América Latina, la productividad ha sido descrita en varios ecosistemas de manglar de México, el Caribe, Venezuela (Rico-Gray y Lot 1983; Flores Verdugo *et al.* 1987; Day *et al.* 1987; López-Portillo y Ezcurra 1985; Flores Verdugo *et al.* 1990; Ross *et al.* 2001; Bone *et al.* 2001; Navarrete y Oliva-Rivera 2002; Juman 2005; Menéndez *et al.* 2005; Gómez y Torres 2005). Sin embargo, en la región centroamericana los antecedentes son muy escasos (Fonseca *et al.* 2006). En El Salvador, recientemente se ha empezado a reconocer la importancia que tienen los manglares, y en ese sentido se han ejecutado algunas iniciativas al respecto (Baraona 1995; OSPESCA 2006; Grimaldi *et al.* 2010), pero aún queda mucho por hacer.

La creciente presión antropogénica sobre los ecosistemas de manglar en todo el país manifestada en términos de contaminación, deforestación, expansión de la frontera agrícola, implementación de proyectos acuícolas, desarrollo urbano y turístico (Ramírez 2006; MARN 2011), aunada a la falta de generación de información científica de calidad enfocada en el

conocimiento de la ecología y la dinámica de los manglares impide una correcta toma de decisiones, lo que supone serios problemas en cuanto a la fundamentación de estrategias de conservación, y el área natural protegida Barra de Santiago no es la excepción.

Es por ello que este tipo de estudios aportan información valiosa y provee mejores herramientas para el manejo del área, para fortalecer las acciones de conservación y uso sustentable de los recursos y para la generación de líneas base para la mitigación de eventos naturales, ambientales, demográficos, entre otros, sobre el ecosistema de manglar. Cabe destacar que esta contribución se ha desarrollado en una de las zonas prioritarias de manejo de la Barra de Santiago: el canal El Zapatero y sus islas colindantes.

En tal sentido, la presente investigación consistió en determinar la productividad y el retorno de nutrientes al ecosistema de manglar de las islas colindantes al canal El Zapatero, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán, El Salvador; con el propósito de comprender mejor este aspecto de la dinámica del bosque.

## 2. FUNDAMENTO TEÓRICO

### 2.1. Generalidades de los manglares

Los bosques de manglar son comunidades vegetales halófitas que se encuentran distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales del mundo. Se desarrollan en la frontera entre tierra firme y el mar; generalmente se encuentran en las franjas de estuarios, lagunas costeras o desembocaduras de grandes ríos; por lo tanto, están sujetos al régimen intermareal. Los requisitos mínimos para el establecimiento de las comunidades de manglar son: suelos lodosos, temperatura del aire promedio de 25°C, hábitats protegidos contra la acción de las olas, régimen intermareal, que estén bajo la influencia de corrientes oceánicas y de fuentes de agua dulce, así como estén situadas en costas someras (Kathiresan y Bingham 2001; Saenger 2002, Allaby 2005 y Hogarth 2007).

Los manglares residen en ambientes de alto estrés fisiológico, originado principalmente por el régimen intermareal, suelos inestables y salinidad del agua, lo que dificulta la obtención de O<sub>2</sub>, el anclaje y limita la absorción de agua dulce, la cual debe obtenerse en contra de un gradiente. Es por ello que han desarrollado una serie de adaptaciones anatómicas y fisiológicas para vivir en el medio que les rodea. Han modificado su sistema radicular, desarrollando raíces fúlcreas (p.e. *Rhizophora*) o neumatóforos con geotropismo negativo (p.e. *Avicennia* y *Laguncularia*) que le dan una mayor superficie de intercambio de gases. De igual manera, poseen lenticelas que les permiten realizar un intercambio de gases más eficaz. Las raíces de tipo fúlcreas contribuyen además a darle un mayor y mejor anclaje al organismo (Tomlinson 1986; Saenger 2002).

A pesar de encontrarse cerca de un cuerpo de agua (estuario), la vegetación de manglar presenta características de plantas xerófitas para contrarrestar las elevadas salinidades y la dificultad en la obtención del agua dulce; dichas características son la presencia de estomas hendidos, de un mesófilo engrosado, y de hojas en forma de ramilletes que maximizan la absorción de radiación lumínica por parte de las hojas y a la vez reducen la tasa de

fotodegradación de los tejidos. Especies como *Avicennia* y *Laguncularia* han desarrollado mecanismos para la secreción de sales por medio de glándulas o presentan solutos compatibles que les dan una mayor tolerancia a la salinidad (Tomlinson 1986; Saenger 2002).

También han desarrollado una serie de adaptaciones reproductivas al tener frutos vivíparos y criptovivíparos, lo que ayuda a un rápido anclaje; y que además tienen una gran capacidad de flotación que ayuda en su dispersión (Tomlinson 1986; Saenger 2002).

Los ecosistemas de manglar tienen importancia ecológica ya que constituyen barreras naturales que regulan los procesos de erosión eólica y por oleaje y de sedimentación en las áreas marino costeras, así como son el hábitat temporal de muchas especies de aves migratorias septentrionales y meridionales. De igual manera, tienen importancia socioeconómica: son zonas de crianza para especies marinas de relevancia económica para el sector pesquero y representan un recurso insustituible en la industria de la madera (maderas pesadas, de gran longitud, de fibra larga y resistente a la humedad) y de los taninos empleados en curtiembres y tintorería; así como productos alimenticios como miel. Ofrecen atractivos para el desarrollo de la industria turística y la investigación científica, asimismo generan una serie de bienes y servicios de diferente índole, que son la base para la subsistencia de asentamientos humanos ubicados en las zonas costeras (Day *et al.* 1989; Choudhury 1997; Solano 2005, CONABIO 2009; Gamba-Blanco *et al.* 2009).

## **2.2. Tipos de bosque de manglar**

Lugo y Snedaker (1974), describen cinco tipos de bosques de manglar: de borde, ribereño, de cuenca, enano y de islotes, cada uno con características geomorfológicas, biológicas, ecológicas, físico químicas e hidrológicas únicas. Esta clasificación se basa principalmente en la geomorfología e hidrología de los bosques, considerándose que los de borde, ribereños y de cuenca son los más productivos. También mencionan que los manglares de borde suelen ser los más comunes y se caracterizan por estar presentes en los bordes de las líneas de costa y de las islas, cuyas elevaciones son superiores a las de las mareas altas

promedios. La exportación de detritus es muy baja debido a la altura en la que está ubicado y al desarrollado sistema radicular que funciona como una red atrapándolos.

### 2.3. Manglares en El Salvador

A diferencia del Indo-Pacífico, donde hay una mayor variedad de familias y especies de manglar, en los neotrópicos existen únicamente cuatro familias y siete especies: *Pelliciera rhizophoreae* (Triana y Planchon 1862) de la familia Pelliceriaceae; *Rhizophora mangle* (L. 1753) y *R. racemosa* (Meyer 1818) de la familia Rhizophoraceae; *Avicennia germinans* ((L.) Stearn 1958) y *A. bicolor* (Standley 1923) de la familia Avicenniaceae y la familia Combretaceae con dos representantes *Laguncularia racemosa* ((L.) Gaertn.f. 1807) y *Conocarpus erectus* (L. 1753). Con la excepción de *Pelliciera*, todas las demás especies se encuentran distribuidas en El Salvador (Tomlinson 1986; Jiménez 1994; Vásquez 2007; Cerón-Souza *et al.* 2010).

Según Jiménez *et al.* (2004) y MARN (2011), en El Salvador los bosques de manglar ocupan una superficie de 39,891 Ha, siendo los principales el Golfo de La Unión, Bahía de Jiquilisco, Estero de Jaltepeque y Barra de Santiago.

Un estudio realizado por el MARN (2011) relativo a los vacíos de representatividad de los ecosistemas en la zona costera divide a las costas salvadoreñas en seis zonas. Los bosques de manglar se encuentran distribuidos en cada una de estas seis zonas, pero tienen una cobertura variable de zona a zona, oscilando desde el 10% (p.e. zona occidental) al 60% (p.e. en la planicie costera central). Las principales amenazas a las que se enfrentan son la contaminación, tala indiscriminada, desarrollo urbano, industrial, turístico, agrícola, ganadero y acuícola (camaroneras); que generan problemas de erosión, compactación y salinización de los suelos y para la supervivencia de la biodiversidad. La evaluación del manejo de las áreas costeras arroja calificaciones poco satisfactorias. La suma de todos estos factores explica el nivel de vulnerabilidad que poseen estos ecosistemas que ha sido estimado en un 35%.

Se han hecho algunos avances creando estrategias que permitan llenar los vacíos de conservación en la zona marino-costera, proponiendo la creación de 46 nuevas áreas protegidas que alcanzan una superficie de 503,050 Ha e incluyen varios parches de manglar, particularmente en Barra de Santiago, Estero de Jaltepeque, Bahía de Jiquilisco y Golfo de Fonseca (MARN 2011).

#### **2.4. Productividad**

La productividad primaria corresponde a la cantidad de energía lumínica que es transformada en energía química por los organismos fotosintéticos, es decir la cantidad de carbono orgánico asimilado por el organismo y convertido en biomasa en un periodo de tiempo en un área determinada ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$  o  $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{año}^{-1}$ ) (Begon *et al.* 2006).

Se considera que los ecosistemas de manglar son los ecosistemas más productivos del planeta debido a que generan suficiente biomasa y energía para sustentar sus necesidades, y el excedente elaborado puede ser exportado a los ecosistemas adyacentes por la acción de las mareas y el oleaje (Day *et al.* 1989 y Lacerda 2001). Lo generado por la productividad primaria es distribuido en seis sitios: producción de hojarasca, de órganos reproductores (flores y propágulos, químicos de protección (taninos, entre otros), engrosamiento del tallo y producción de ramas, generación de raíces aéreas y de raíces secundarias subterráneas. Cabe destacar la importancia de la cantidad de materia orgánica producida al interior del bosque como producto de la actividad biológica y de descomposición que constituye la producción secundaria (Yañez-Arancibia *et al.* 1998, Alongi 2009, Spalding *et al.* 2010) (Anexo 1).

En los bosques de manglar, las productividades primaria y secundaria son esenciales. En efecto, la producción de litter y de detritus sostiene complejas cadenas alimenticias, por lo que se considera que es una de las principales fuentes de energía en los estuarios (UICN 1983, Yañez-Arancibia *et al.* 1998).

La ruta de energía que se lleva a cabo dentro del bosque para producir nutrientes, se inicia cuando los productores transforman la energía química y luego siguen los herbívoros (i.e. cangrejos) que juegan un papel fundamental particulando la materia orgánica, induciendo la colonización por parte de microorganismos descomponedores y evitando la exportación de la materia orgánica. Los consumidores secundarios (i.e. peces estuarinos) ayudan a regular el flujo de energía en todo el ecosistema al movilizarla a las fronteras de éste y controlar el rango y magnitud del flujo de energía. Los últimos en intervenir son los consumidores de mayor orden como el necton y aves (Yañez-Arancibia *et al.* 1998). Los mecanismos de exportación de energía fuera del ecosistema dependen del nivel de cobertura del bosque, producción de hojarasca, velocidad de degradación, mecanismos de remoción de detritus y amplitud de mareas (Orihuela-Belmonte *et al.* 2004).

Alongi (2009) indica que los bosques de manglar poseen una productividad mayor que los bosques terrestres tropicales. La productividad de los manglares oscila entre 4.6 y 19.175 t de peso seco/ha/año entre los cuartiles 1 y 3, contando con un valor mediano de 8.1 t de peso seco/ha/año. En cambio, en los bosques terrestres varía de 8.8 a 14.4 t de peso seco/ha/año entre los cuartiles 1 y 3 presentando un valor mediano de 11.4t de peso seco/ha/año (Anexo 2).

La tasa de productividad de un manglar puede medirse utilizando varios métodos como la caída de hojarasca, crecimiento de árboles, intercambio de gases, atenuación de la luz, datos demográficos y alométricos. De acuerdo a Alongi (2009), el método más utilizado es el primero debido a los bajos costos que implica; sin embargo, aunque arroja información válida, no es el más preciso ya que puede subestimar la productividad. La técnica de medición del intercambio de gases o de atenuación de la luz son métodos más precisos, pero a la vez requieren de un equipo más sofisticado. Para determinar la productividad en los manglares deben tomarse en consideración algunos factores como la velocidad de descomposición de la materia orgánica, reciclaje de los nutrientes, capacidad de fijación de la energía y factores que alteran la velocidad de síntesis, descomposición y reciclaje de los nutrientes (Vásquez 2007).

De acuerdo a los autores Lugo y Snedaker (1974), Hogarth (2007) y Alongi (2009), los factores que pueden afectar a la productividad primaria son la latitud, la salinidad, la disponibilidad de agua dulce, los factores climáticos, geomorfología del sitio y la disponibilidad de nutrientes. Los efectos son variables, por ejemplo, a mayores latitudes se reduce la productividad a raíz de los descensos de temperaturas que disminuyen la eficacia; de igual manera ocurre a nivel local con la salinidad y algunos factores climáticos como los vientos y huracanes. En cambio, cuando se reduce la disponibilidad de agua dulce proveniente del aporte de los ríos o de las precipitaciones, la planta enfrenta un mayor estrés fisiológico, y como consecuencia mengua su productividad. Lo mismo ocurre cuando se limita la disponibilidad de nutrientes y se inhibe el desarrollo de la planta y por consiguiente la productividad. En cuanto al factor geomorfología del sitio, éste hace que varíen los tipos de bosque y el tiempo de permanencia de los nutrientes al interior del bosque. En relación a este criterio, los bosques se clasifican en bosque de borde, periférico, de barra, de cuenca, de islotes, etc.

Twilley y Day (1999) afirman que la productividad del bosque de manglar está muy asociada a las características físico químicas de cada sitio como irradiación solar, temperatura, mareas, concentración de nutrientes, tipo de suelo, drenaje, concentración de oxígeno, pH. Asimismo, existe también una influencia de factores biológicos y ecológicos como tipos de especies presentes, su distribución y abundancia, edad de las plantas, etc.

## **2.5. Retorno de nutrientes al ecosistema**

La biomasa vegetal representa la principal reserva de nutrientes de un sitio, que a su vez se concentran principalmente en las hojas y en las raíces aéreas (Alongi 2009). El principal flujo interno de nutrientes es hacia los residuos vegetales por lo que la descomposición de estos residuos constituye el principal proceso de de reciclaje de nutrientes del ecosistema (Twilley *et al.* 1996, Montagnini y Jordan 2003).

Cuando cae la hojarasca al suelo, los nutrientes se inmovilizan en los sedimentos (Yañez-Arancibia *et al.* 1998). Es por ello que la particulación de la materia orgánica por parte de los

herbívoros, especialmente los cangrejos (Yañez-Arancibia *et al.* 1998; Spalding *et al.* 2010), es fundamental para formar el detritus e iniciar del ciclo nutritivo por medio de la acción de los microorganismos (bacterias y hongos) que descomponen la materia orgánica generada por la hojarasca. En la descomposición de la hojarasca, intervienen una serie de factores: físicos (oleaje, vientos, temperatura), químicos (salinidad, pH), donde se da una lixiviación del material orgánico; y finalmente biológicos con la acción de bacterias y hongos que devuelven esos nutrientes al ecosistema y los ponen a disposición del resto de seres vivos en las formas asimilables (Lacerda 2001; Alongi 2009; Davis *et al.* 2009).

Holguín *et al.* (1999), Hogarth (2007) y Davis *et al.* (2009) mencionan que en los manglares los elementos limitantes del desarrollo son el nitrógeno y el fósforo debido a que no se encuentran en formas disponibles para la planta y las concentraciones de nitratos y fosfatos en el suelo son generalmente muy bajas. Las concentraciones de estos elementos químicos varían de acuerdo a las estaciones del año, el oleaje y la influencia del aporte continental. Alongi (2009) informa que para la mayoría de especies de manglar, las concentraciones foliares de la mayoría de nutrientes son menores que en otras especies de árboles tropicales. La interacción de las raíces de los manglares con microorganismos contribuye a incrementar la remineralización del nitrógeno (Yañez-Arancibia *et al.* 1998). Los mismos autores destacan que la concentración de estos nutrientes no se encuentra siempre disponible en un cien por ciento, porque a veces pueden ser atrapados por los sedimentos, donde no es accesible para los organismos vivos. No obstante, los manglares son considerados importantes resumideros de sólidos en suspensión.

La circulación de los nutrientes dentro del ecosistema de manglar, así como en otros ecosistemas costeros, puede tener aportes tanto del continente como del mar abierto. Por acción del oleaje puede hacerse en un sentido o en otro, ya sea importando o exportando los nutrientes, por lo que la permanencia de la hojarasca y/o de los nutrientes en el manglar depende primordialmente del flujo y amplitud de las mareas (Yañez-Arancibia *et al.* 1998; Orihuela-Belmonte *et al.* 2004). La Fig. 1 muestra como se da el flujo de intercambio de

nutrientes de los ríos a los manglares, luego siguiendo hacia los pastos marinos, posteriormente hasta los arrecifes de coral y finalizando en el océano. Asimismo, puede darse el camino inverso (Davis *et al.* 2009).

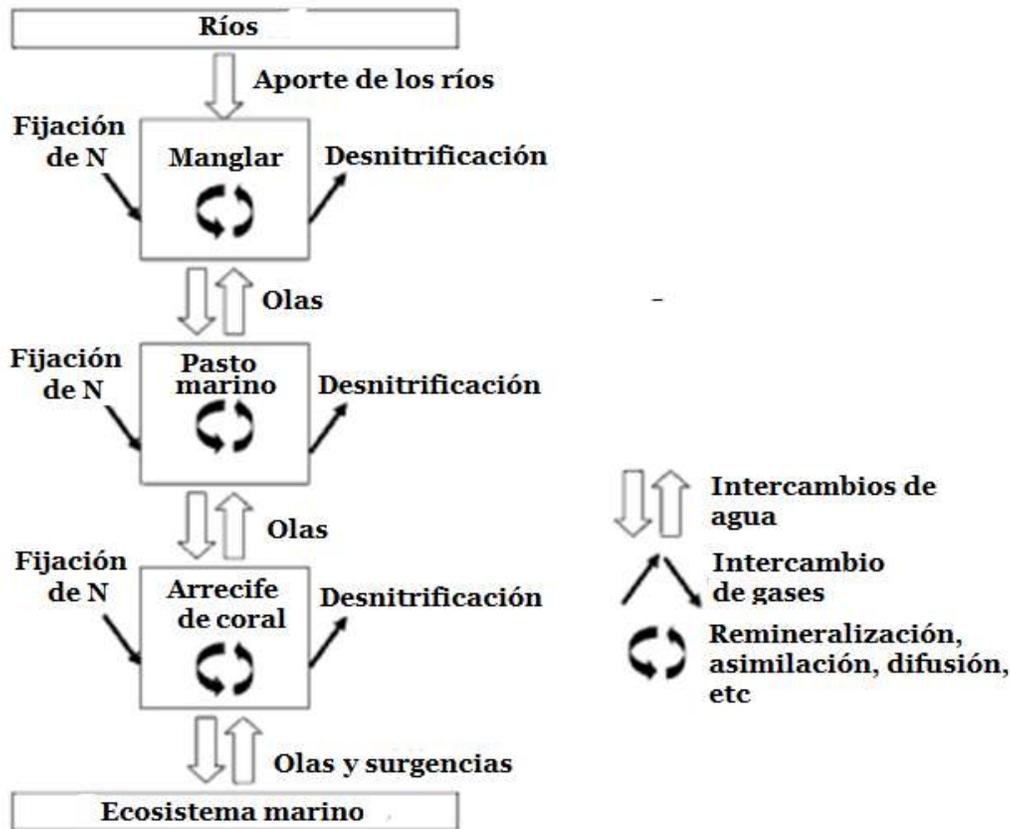


Figura 1: Circulación de los nutrientes en la zona costera, ejemplo del nitrógeno (Davis *et al.*, 2009).

Según Montagnini y Jordan (2003), en los bosques tropicales, la tasa relativa de producción de hojarasca, en relación con cada nutriente específico aporta información sobre la eficiencia en que estos nutrientes están siendo utilizados por la planta para producir biomasa. La concentración de nutrientes en la hojarasca es el parámetro considerado como estimador de la cantidad de nutrientes absorbida por las plantas. De igual manera, Vitousek (1984) afirma que la relación establecida entre el peso seco de la hojarasca y los nutrientes presentes en ésta es un buen indicador de las economías de nutrientes que realizan las plantas.

Los estudios realizados por Vitousek (1984) en plantas tropicales de tierras bajas sugieren que el uso del nitrógeno es menos eficiente que el del fósforo, por lo que apuntan a que las concentraciones de fósforo son más críticas y afectan más el desarrollo global de las plantas.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. General**

- Determinar la productividad y el retorno de nutrientes en el ecosistema de manglar en las islas colindantes al Canal El Zapatero, del Área Natural Protegida Barra de Santiago, El Salvador.

#### **3.2. Específicos**

- Determinar la composición de la hojarasca.
- Conocer la variación espacial y temporal de la productividad del bosque de manglar.
- Conocer la variación temporal del retorno de nutrientes al ecosistema de manglar por medio de la hojarasca del bosque de manglar.
- Determinar la eficiencia en el uso de nutrientes (nitrógeno y fósforo) del bosque de manglar.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Ubicación y descripción del área de estudio

El complejo Barra de Santiago es un área protegida con una extensión de 3,414 hectáreas que se encuentra ubicada geográficamente entre los 13° 42'00" Latitud Norte y 90° 03'00" Longitud Oeste, entre los municipios de Acajutla en el departamento de Sonsonate y los municipios de San Francisco Menéndez y Jujutla en el suroeste del departamento de Ahuachapán, próximo a la frontera con Guatemala, en el kilómetro 95 de la carretera hacia La Hachadura (MARN 2006).

La Barra de Santiago está constituida en su mayor parte por bosque de mangle y estero. Su altura sobre el nivel del mar oscila entre los 0 y los 20 m.s.n.m. (MARN, 2006; Ramírez, 2006). Pertenece a la cuenca del río Paz y se encuentra dentro de la ecorregión de los Mangles de la Costa Seca del Pacífico Norte y ha sido propuesto como sitio RAMSAR (MARN 2006, 2011) (Fig.2).

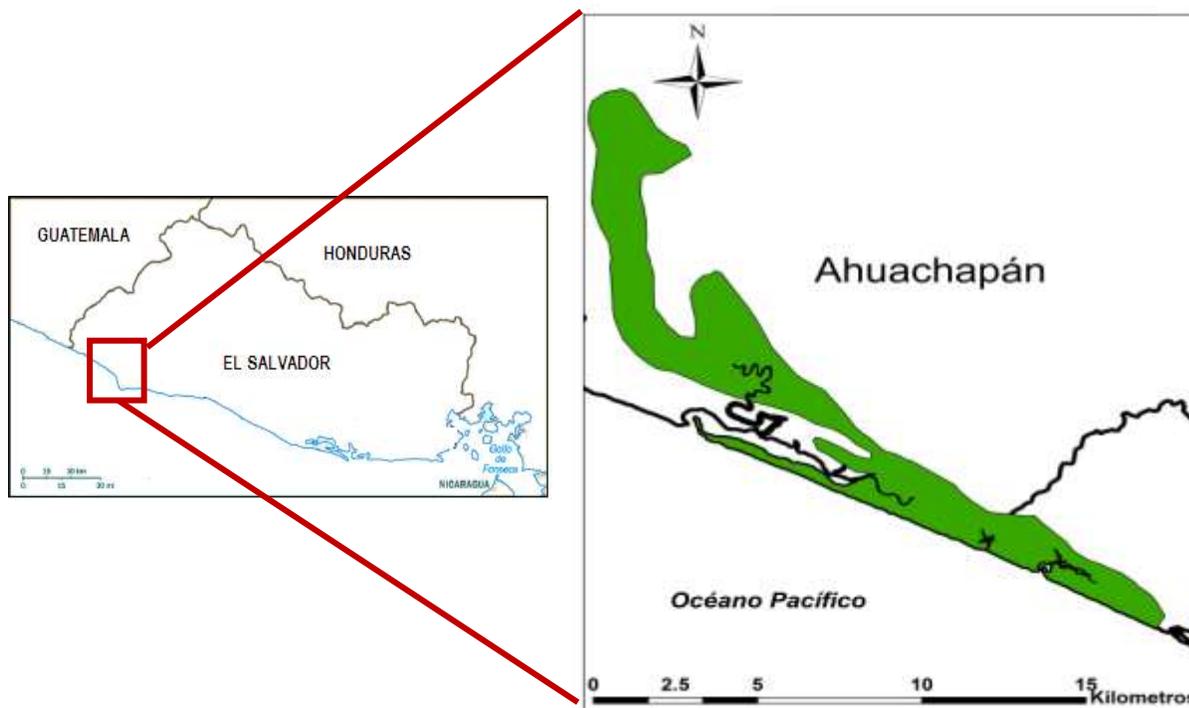


Figura 2: Ubicación del Área Natural Protegida Barra de Santiago (color verde), departamentos de Ahuachapán y Sonsonate (Fuente: elaboración propia utilizando el software ArcGis 9.1).

Según MARN (2006), el clima de la zona es de tipo sabana tropical caliente dentro de la planicie costera. En cuanto a los elementos del clima, éstos se caracterizan por presentar temperaturas que oscilan entre los 22 y 27°C, así como precipitaciones anuales promedio de 1,500mm. La principal zona de conservación de la Barra de Santiago es el canal El Zapatero, el cual está ubicado en la zona occidental del área, y constituye una zona de veda total (Barrera y Núñez, 1988) a 50 metros tierra adentro desde la orilla del canal. Colindantes al canal se encuentran las islas de la Chácara al este, El Cajete y El Muerto al oeste (com. per.<sup>1</sup>, 2011).

## 4.2. Metodología de campo

### 4.2.1. Ubicación de los sitios de muestreo

La investigación se llevó a cabo durante un período de 11 meses, desde marzo 2011 a enero 2012. Los muestreos se hicieron una vez al mes, para lo cual se seleccionaron 5 puntos de muestreo ubicadas en las zonas de influencia del canal El Zapatero (islas aledañas).

Las estaciones de muestreo cumplían con los criterios propuestos por Gamba-Blanco *et al.* (2009), mediante los cuales se estableció la representatividad del bosque en estudio, es decir que existiera similitud de hábitats y la presencia de los géneros de manglar de la zona nuclear (*Rhizophora spp*, *Avicennia spp*, *Laguncularia racemosa*), que mostraran un patrón continuo de cobertura y distribución. Estos criterios se adaptaron al presente estudio estableciendo que el parche de manglar tuviera las características de bosque de borde, tal y como lo describen Lugo y Snedaker (1974).

Las estaciones de muestreo se ubicaron de la siguiente manera (Tabla 1, Fig. 3):

Tabla 1: Ubicación de las estaciones de muestreo, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

	<b>Estación de muestreo</b>	<b>Coordenadas geográficas</b>
1	El Cajete Norte	13° 42' 26.9" LN y 90° 00' 39.33" LO
2	El Cajete Sur	13° 42' 11.08" LN y 90° 00' 46.8" LO
3	El Muerto	13° 41' 59.79" LN y 90° 00' 38.81" LO
4	La Chácara Norte	13° 42' 0.26" LN y 90° 00' 23.46" LO
5	La Chácara Sur	13° 41' 51.0" LN y 90° 00' 14.7" LO

<sup>1</sup> Comunicación Personal, Señor Antonio Villeda, MARN-AMBAS, 2011.

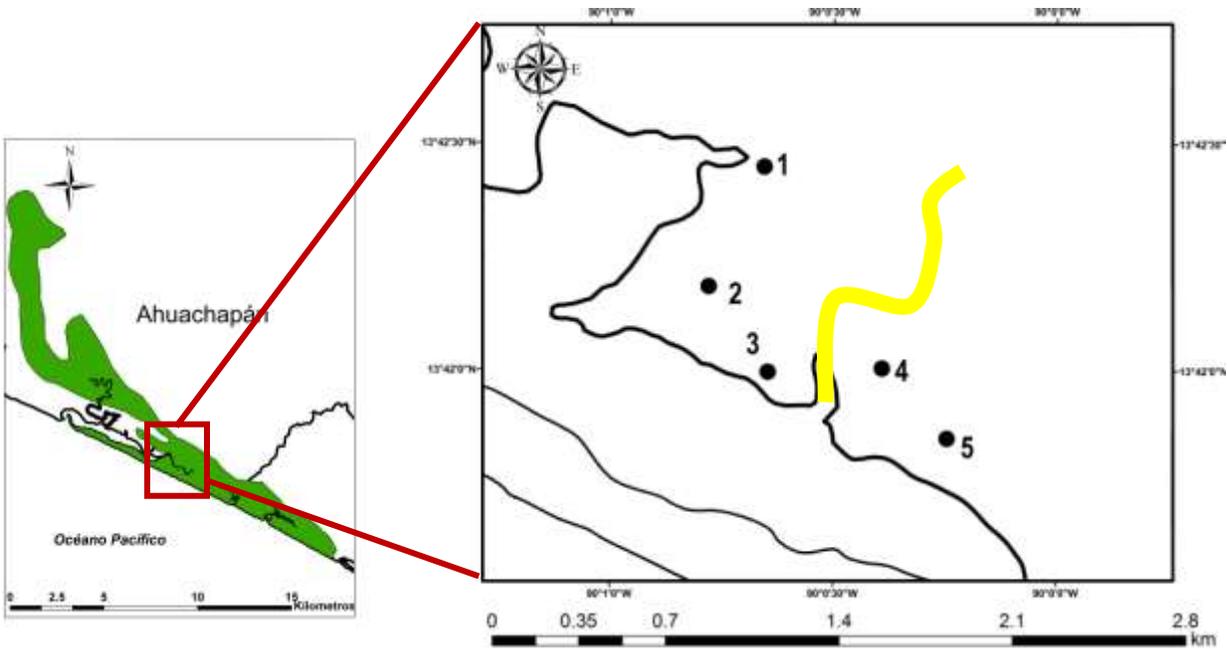


Figura 3: Ubicación de los puntos de muestreo, Zonas de influencia del canal El Zapatero, Área Natural Protegida Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán. La línea amarilla demarca el Canal El Zapatero. Los números corresponden a las estaciones de muestreo: (1) El Cajete Norte, (2) El Cajete Sur, (3) El Muerto, (4) La Chácara Norte, (5) La Chácara Sur. (Fuente: elaboración propia utilizando el software ArcGis 9.1)

Por motivos ajenos a los propósitos de esta investigación, tuvo que eliminarse uno de los puntos de muestreo establecido debido al saqueo de las trampas de hojarasca por parte de los pobladores locales.

#### 4.2.2. Establecimiento de las parcelas

Para establecer los puntos y las parcelas de muestreo, se estableció el criterio de tipo de bosque de borde y vegetación nuclear mixta.

En cada punto de muestreo se estableció, de manera dirigida, una parcela cuadrada de  $400\text{m}^2$  ( $20\text{m} \times 20\text{m}$ ), tomando en cuenta el efecto de borde. Dentro de estas parcelas, se colocaron, de manera dirigida, 10 trampas de hojarasca de  $1.0\text{m}^2$  (Anexo 3), las cuales se sujetaron a troncos o raíces adventicias, procurando que las trampas quedaran arriba del nivel de la marea más alta (aproximadamente a dos metros arriba del nivel del suelo) y en una posición horizontal respecto al suelo (CARICOMP 2001; Gamba-Blanco *et al.* 2009).

### 4.2.3. Recolección de la hojarasca

Mensualmente se colectaba toda la hojarasca presente en las trampas y se almacenaba en sacos debidamente etiquetados (CARICOMP 2001; Gamba-Blanco *et al.* 2009). Las muestras posteriormente se trasladaban a la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias Naturales y Matemática de la Universidad de El Salvador para la respectiva clasificación del material vegetal.

## 4.3. Metodología de laboratorio

### 4.3.1. Separación y clasificación de la hojarasca

Se procedió a hacer la separación de la hojarasca correspondientes a los distintos géneros considerados en el estudio (*Rhizophora* spp, *Avicennia* spp, *Laguncularia racemosa*), así como en sus diferentes componentes, los cuales se clasificaron en las siguientes categorías: ramas/madera, hojas, estípulas, estructuras florales, frutos (CARICOMP 2001; Gamba-Blanco *et al.* 2009).

### 4.3.2. Secado y pesado de las muestras

Para realizar el secado y pesado de las muestras, la hojarasca previamente clasificada, fue secada en un horno a 70°C durante 72 horas y en algunos casos hasta que el peso se estabilizó (Fig. 4 A). Luego, se procedió a pesar cada uno de los componentes de la hojarasca en una balanza semi-analítica con precisión de 0.1g (Fig. 4 B). Los datos obtenidos fueron vaciados en una matriz de Microsoft Excel.

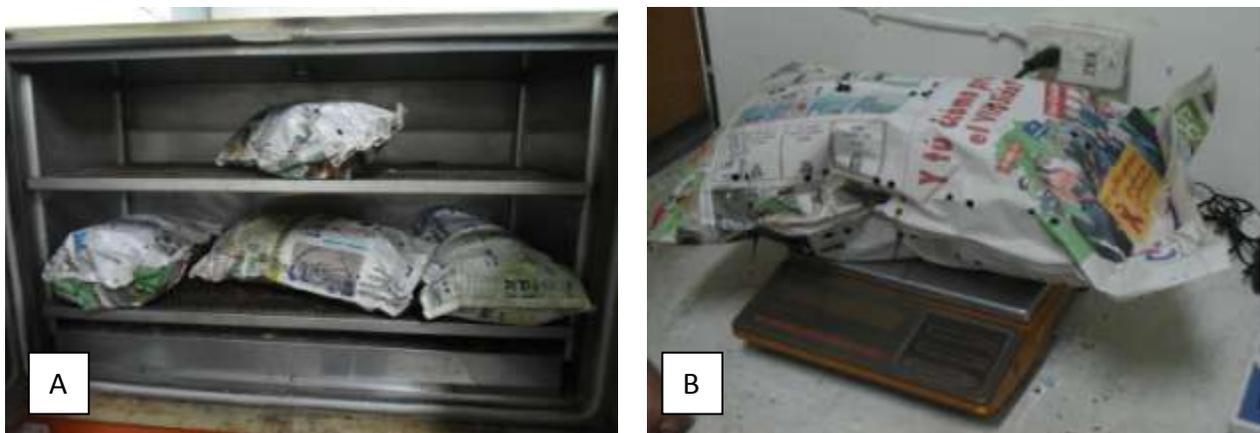


Figura 4: Procesamiento de las muestras: Secado en los hornos (A) y Pesado de muestras (B).

### 4.3.3. Análisis químicos

#### 4.3.3.1. Preparación de la muestra

En vista que las hojas de *Rhizophora* fueron las más abundantes en cada muestreo, se decidió realizarles una serie de análisis químicos que consistieron en determinar las concentraciones totales de nitrógeno y fósforo. Para poder realizar los análisis químicos, se trituraron las muestras secas en un molino eléctrico y después se pasaron por un tamiz con una luz de malla de un milímetro antes de ser recolectadas. Dichos análisis se hicieron en el Laboratorio de Química Agrícola de la Facultad de Ciencias Agronómicas.

#### 4.3.3.2. Determinación del nitrógeno foliar por el método de Micro-Kjeldhal

Con la finalidad de mineralizar el nitrógeno y convertirlo en amoníaco, se hizo una digestión ácida. Para ello, se pesaron 0.1g de la muestra y se colocaron en un balón, donde se le añadió ácido sulfúrico y los catalizadores sulfato de potasio y sulfato de cobre. Luego, se homogeneizó la muestra y se colocó en el aparato de digestión de Kjeldhal (Fig. 5 A) hasta que se observó un cambio de coloración de marrón a azul claro. Para aislar el amoníaco del resto de elementos, la solución obtenida de la digestión se dejó enfriar, se depositó en un tubo Kjeldhal y se colocó en el aparato de destilación, al que se le añadió una solución de hidróxido de sodio al 40% (Fig. 5 B). El destilado obtenido fue captado en un erlenmeyer que contenía una solución de ácido bórico y los indicadores rojo de metil y verde de bromocresol. Posteriormente, para determinar la concentración de nitrógeno total de la muestra, se procedió a titular el destilado con una solución de ácido clorhídrico 0.1N, utilizando una bureta digital para tener una mayor precisión (Fig. 5 C). Finalmente, para conocer el porcentaje de nitrógeno total, se calculó aplicando la siguiente fórmula (Gilchrist 1967; Bateman 1970 y de Rodríguez 1980):

$$\% \text{ Nitrógeno} = \frac{(\text{ml HCl muestra} - \text{ml HCl testigo}) \times N \times 0.014 \times 100}{\text{Peso de muestra}}$$

Donde: ml HCl se refiere al volumen en mililitros de ácido clorhídrico y N se refiere a la normalidad (concentración).



Figura 5: Método de Micro Kjeldhal para la determinación del Nitrógeno Total. (A) Digestión ácida; (B) Destilación; (C) Titulación.

#### 4.3.3.3. Determinación del fósforo foliar por métodos colorimétricos

Esta prueba se desarrolló mediante métodos colorimétricos por la fácil aplicación y grado de confiabilidad de la técnica. Para llevarla a cabo, se pesaron 2.0g de la muestra los cuales se colocaron en un crisol y dentro de una mufla a una temperatura de 550°C durante dos horas, con el objetivo de obtener unas cenizas (Fig. 6 A). Se esperó a que las cenizas se enfriaran (Fig.6 B) y luego se procedió a solubilizarlas utilizando ácido clorhídrico (Fig.6 C) y en un hot plate (Fig.6 D). La solución obtenida fue filtrada con papel Whatman para separarla de los restos de ceniza (Fig.6 E), y después se diluyó con agua destilada hasta obtener una solución de muestra de 100ml. Luego se midió una alícuota de 5ml, a la cual se le añadieron 2ml de molibdato de amonio; la solución obtenida se agitó en un vortex y se esperaron 30 minutos para que se diera la reacción (AOAC 1980).

Finalmente se midió la absorbancia de la muestra a 400nm con un espectrofotómetro de absorción UV (Fig.6 F) y se comparó con la absorbancia de un patrón estándar de concentración conocida. La concentración de fósforo foliar de la muestra se calculó utilizando la siguiente fórmula (AOAC, 1980):

$$\% \text{ Fósforo} = \frac{\text{Factor de dilución} \times A_m \times c_{\text{std}}}{A_{\text{std}}}$$

Donde:  $A_m$  es la absorbancia de la solución de muestra,

$c_{\text{std}}$  es la concentración de la solución estándar (en %),

$A_{\text{std}}$  es la absorbancia de la solución estándar

$$\text{Factor de dilución} = \frac{\text{Volumen aforado (en ml)}}{\text{Volumen de la alícuota (en ml)}}$$

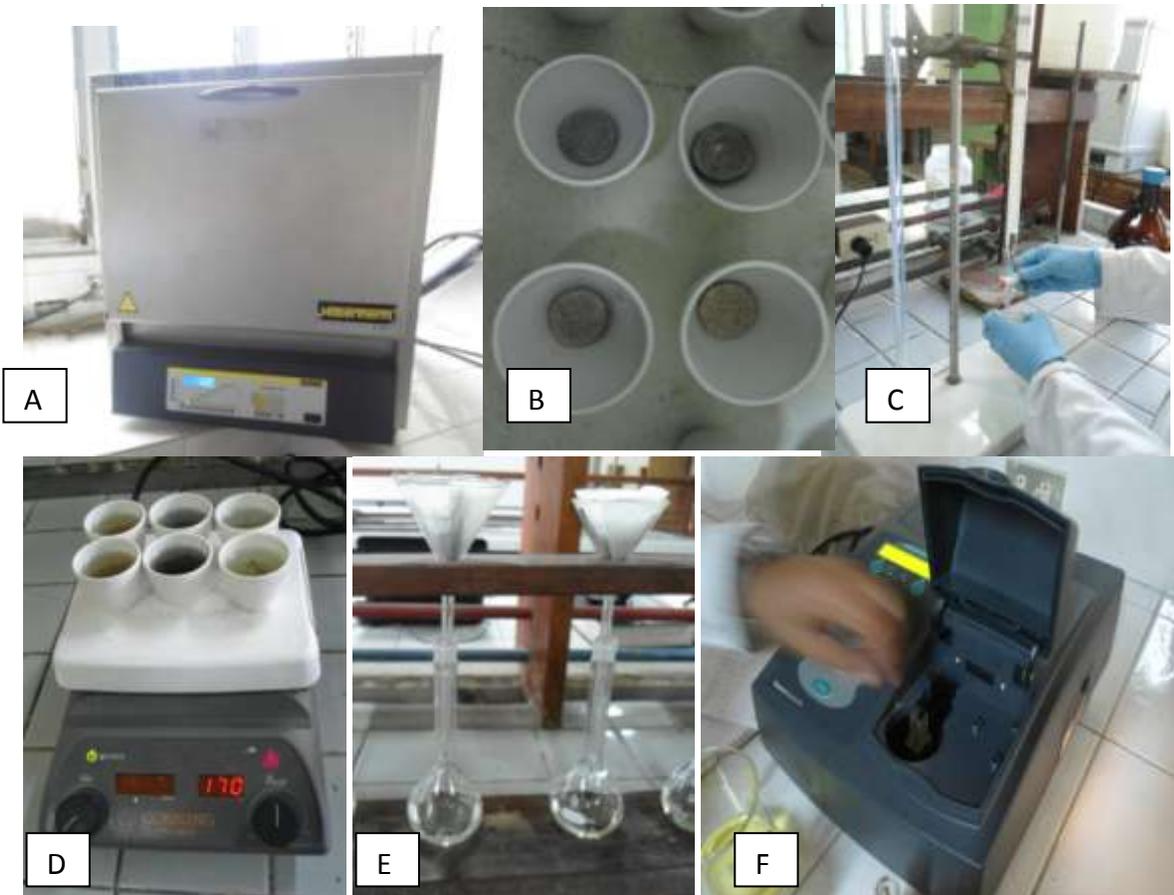


Figura 6: Método Colorimétrico para la determinación del fósforo foliar. (A) y (B) Preparación de la Ceniza; (C) y (D) Solubilización de la ceniza con el ácido y calor; (E) Filtración; (F) Determinación de la absorbancia UV de la solución de muestra.

#### 4.4. Análisis estadísticos

##### 4.4.1. Productividad general

Se determinó la productividad global del ecosistema calculando el promedio general con base a los datos obtenidos durante los 11 meses y en los cinco puntos de muestreo. Este dato se presentó como productividad promedio diaria y mensual.

##### 4.4.2. Composición de la hojarasca

Se determinó la proporción de cada componente de la hojarasca considerando los aportes que hicieron las diferentes especies de estudio. El dato de la productividad por componentes de la hojarasca se presentó en  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$ .

Asimismo, para cada componente y por cada especie se estableció su proporción (%) con respecto a la productividad total, utilizando la fórmula siguiente:

$$\% \text{ del componente "x"} = \frac{\textit{Productividad relativa del componente "x"}}{\textit{Productividad total}} \times 100$$

##### 4.4.3. Variación temporal y espacial de la productividad

Estos análisis estadísticos se realizaron con los paquetes estadísticos Statgraphics Centurion y Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research 5 (PRIMER 5). Dado que los valores de productividad obtenidos no cumplieron con las condiciones de normalidad (Shapiro Wilk con  $p < 0.05$ ) y de homogeneidad de varianzas (Levene con  $p < 0.05$ ), se determinó que no se podían utilizar análisis de tipo paramétricos (Legendre y Legendre 1998).

Para someter a prueba las hipótesis del estudio relativas a existencia de variaciones espaciales y temporales de la productividad del bosque, se utilizaron análisis de similitudes (ANOSIM) de una vía con cada una de las variables independientes (tiempo y espacio). Con el propósito de disminuir el efecto de valores atípicos o extremos, los datos se transformaron utilizando la raíz cuadrada (Clarke y Warwick 2001). Para poder aplicar el ANOSIM, fue necesario crear matrices de similitud con base al coeficiente de Bray Curtis, el cual estableció el

grado de semejanza entre dos muestras en una escala de 0 a 100, donde un valor de 100 señala que dos muestras son idénticas (Clarke y Warwick 2001).

Cuando el ANOSIM (R) detectaba diferencias entre los grupos de comparación, se procedió a ejecutar una comparación pareada (“pairwise comparison test”) para determinar cuáles grupos eran distintos entre sí (Clarke y Warwick 2001). Las pruebas estadísticas se hicieron con un nivel de significancia  $\alpha$  de 0.05 y un nivel de confianza de 95%.

Para visualizar el grado de similitud del efecto del tiempo y del espacio sobre la productividad del bosque, se hicieron dendrogramas jerárquicos obtenidos con base al coeficiente de similitudes de Bray-Curtis, los cuales permitieron agrupar los datos con base a sus semejanzas (Clarke y Warwick 2001, Legendre y Legendre 1998).

#### **4.4.4. Variación temporal de la concentración de nutrientes en la hojarasca**

Dado que los valores de concentración de nitrógeno y fósforo en la hojarasca obtenidos no cumplieron con las condiciones de normalidad (Shapiro Wilk con  $p < 0.05$ ) y de homogeneidad de varianzas (Levene con  $p < 0.05$ ), se determinó que no se podían utilizar análisis de tipo paramétricos (Legendre y Legendre 1998).

De igual manera que para la productividad, se utilizó el ANOSIM con base a matrices de similitud aplicadas con el coeficiente de similitudes de Bray-Curtis para determinar si existieron variaciones temporales en las concentraciones en la hojarasca de nitrógeno y fósforo. En caso de detectarse diferencias, se recurrió a la comparación pareada para determinar entre qué meses se dieron (Clarke y Warwick 2001).

#### **4.4.5. Relación productividad y retorno de nutrientes**

Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman ( $\rho$ ) con el fin de conocer el grado de relación existente entre las variables productividad y concentración de ambos nutrientes en estudio (nitrógeno y fósforo) en la hojarasca (Legendre y Legendre 1998); y poder determinar

así el nivel de eficiencia que tiene el bosque de manglar en estudio con respecto al uso de estos nutrientes (Montagnini y Jordan, 2003; Alongi, 2009). Valores cercanos a 0 indican una baja eficiencia en el uso de nutrientes; por el contrario, valores cercanos a  $|\rho| = 1$  indican un alto grado de eficiencia (Vithousek 1984).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Productividad general

Entre los meses de marzo 2011 a enero 2012, la productividad promedio diaria del bosque de manglar de la Barra de Santiago fue de de  $3.85 \text{ g.m}^{-2}$ . Ello equivale a una productividad mensual promedio de  $115.37 \text{ g.m}^{-2}$  o a una productividad promedio anual de  $14.047 \text{ t/ha}$ .

### 5.2. Composición de la hojarasca

De manera global, la hojarasca del bosque de manglar de la Barra de Santiago estuvo compuesta principalmente de hojas (67.38%), seguida de los frutos con un 9.75%, las estructuras florales con un 7.94%, las estípulas que tuvieron un 7.86% y con una menor representación estuvieron las ramas y madera con 7.07%. Sin embargo la composición de la hojarasca fue variable de mes a mes (Tabla 2).

La producción de hojas siempre se mantuvo predominante durante todos los meses de muestreo, oscilando su proporción entre 51.76 y 86.50% del total de hojarasca, en términos de proporción relativa de las hojas, es decir la representatividad que tenían las hojas dentro de toda la hojarasca. Los datos obtenidos mostraron que ésta fue mayor en los primeros meses de la época seca, entre noviembre 2011 y enero 2012, cuando el resto de componentes estaban ausentes o reducidos (Tabla 2 y Fig. 7). Sin embargo, en términos de producción absoluta, es decir la producción global de hojas, ésta fue mayor en la época lluviosa (agosto y septiembre 2011) y en los periodos transicionales entre época lluviosa y seca (octubre 2011) (Tabla 3).

La producción de componentes florales se dio durante todo el año. Sin embargo, los mayores valores se detectaron en la época seca, entre marzo y mayo 2011 y enero 2012, llegando a representar entre 9.76% a 40.56% de la hojarasca total del mes, con picos de floración en marzo y abril 2011. El principal aporte de componentes florales fue dado por

*Rhizophora* spp, seguido en mucha menor medida por *Avicennia* spp. La floración de *Laguncularia racemosa* fue insignificante (Tabla 2 y 3, Fig. 7).

La producción de frutos en el manglar, predominantemente de *Rhizophora* spp, fue desde marzo a noviembre 2011, identificándose los primeros estadios de desarrollo de los propágulos a inicios de año hasta que se estableció plenamente la época lluviosa donde ya estaban maduros los frutos y listos para caer de la planta madre. El desarrollo y maduración de los frutos alcanzó el pico en septiembre 2011 donde la proporción de este componente fue de 30.53%. Si bien la producción de frutos de *Avicennia* spp y *Laguncularia racemosa* se detectó mínimamente, al igual que para *Rhizophora* spp, las mayores capturas de frutos se dieron entre agosto y octubre 2011 (Tablas 2 y 3, Fig. 7, 8 y 9).

Se observó que a medida se fue estableciendo la época lluviosa, la producción de estípulas se fue incrementando hasta alcanzar una proporción máxima de 16.51% y 14.82% de la hojarasca de los meses de junio y julio respectivamente. Contrariamente, ésta se redujo durante la época seca, mostrando que la renovación de hojas se reduce considerablemente en la época seca (Tabla 2 y Fig.7).

La producción de ramas, corteza y madera observada durante los meses de muestreo se incrementó durante la época lluviosa, alcanzado las proporciones máximas en junio y agosto 2011 (15.15% y 14.37% respectivamente), permitiendo que en ese momento se formen nuevos brotes (Tabla 2 y Fig.7).

Tabla 2: Composición relativa de la hojarasca (%) durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

Componentes Meses	Hojas	Componentes florales	Frutos	Estípulas	Ramas/Madera	Total
Marzo 2011	53.16	40.56	0.38	4.65	1.25	100.00
Abril 2011	51.76	35.56	2.45	8.66	1.57	100.00
Mayo 2011	77.41	9.76	2.40	8.11	2.33	100.00
Junio 2011	63.44	2.04	2.86	16.51	15.15	100.00
Julio 2011	74.11	0.12	4.21	14.82	6.74	100.00
Agosto 2011	64.15	0.03	11.90	9.55	14.37	100.00
Septiembre 2011	57.92	0.01	30.53	5.15	6.40	100.00
Octubre 2011	67.22	0.07	20.70	4.70	7.32	100.00
Noviembre 2011	79.44	0.72	2.55	9.60	7.69	100.00
Diciembre 2011	86.50	2.19	0.00	5.20	6.11	100.00
Enero 2012	78.88	15.56	0.00	1.68	3.88	100.00
GLOBAL	67.38	7.94	9.75	7.86	7.07	100.00

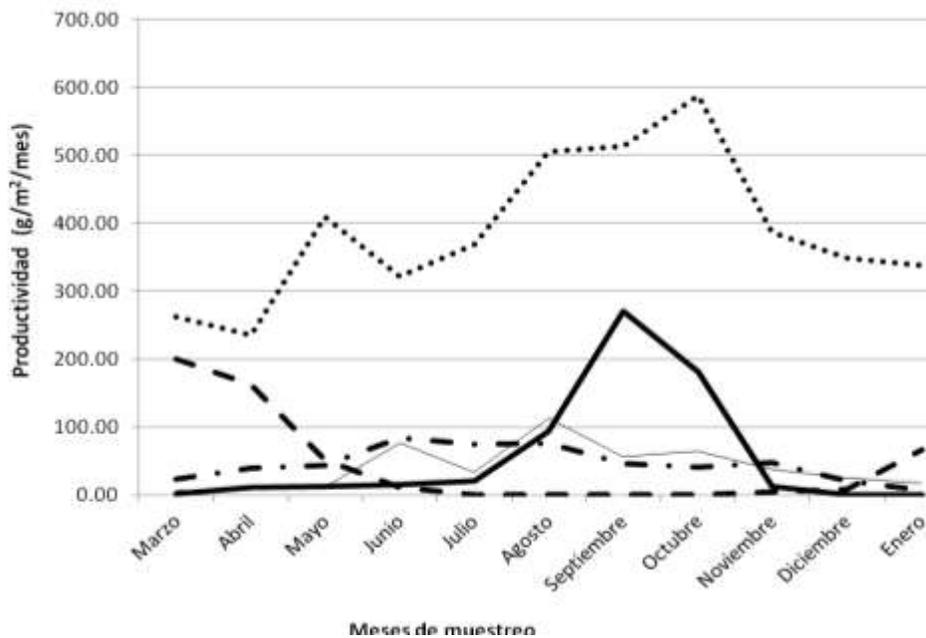


Figura 7: Productividad global de cada componente de la hojarasca durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

..... Hoja    - - - Componentes florales    — Fruto    - · - Estípulas    — Madera/ramas

Tabla 3: Detalle de la productividad específica ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) de cada componente de la hojarasca de acuerdo a los géneros taxonómicos, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

Componente	Género	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
Hoja	<i>Rhizophora</i>	219.21	218.12	396.14	309.95	362.14	498.10	504.41	571.10	361.98	299.06	293.47
	<i>Avicennia</i>	40.40	15.16	10.59	8.51	6.15	6.99	7.60	13.61	22.29	47.03	41.19
	<i>Laguncularia</i>	2.23	1.88	2.34	2.59	0.87	0.72	0.77	2.61	2.70	2.35	3.32
	<b>Sub Total</b>	<b>261.84</b>	<b>235.16</b>	<b>409.07</b>	<b>321.05</b>	<b>369.16</b>	<b>505.80</b>	<b>512.78</b>	<b>587.33</b>	<b>386.97</b>	<b>348.44</b>	<b>337.98</b>
Componentes florales	<i>Rhizophora</i>	199.44	157.59	44.54	8.33	0.58	0.20	0.04	0.58	3.53	8.82	66.65
	<i>Avicennia</i>	0.33	3.99	7.06	1.97	0.02	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Laguncularia</i>	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	<b>Sub Total</b>	<b>199.77</b>	<b>161.58</b>	<b>51.60</b>	<b>10.32</b>	<b>0.60</b>	<b>0.24</b>	<b>0.05</b>	<b>0.58</b>	<b>3.53</b>	<b>8.82</b>	<b>66.65</b>
Fruto	<i>Rhizophora</i>	1.86	11.11	12.65	14.44	20.98	93.58	269.22	179.79	12.42	0.00	0.02
	<i>Avicennia</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.72	0.08	0.00	0.00	0.00
	<i>Laguncularia</i>	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.09	0.35	0.98	0.00	0.00	0.00
	<b>Sub Total</b>	<b>1.86</b>	<b>11.11</b>	<b>12.66</b>	<b>14.45</b>	<b>20.98</b>	<b>93.86</b>	<b>270.29</b>	<b>180.85</b>	<b>12.42</b>	<b>0.00</b>	<b>0.02</b>
Estípulas	<i>Rhizophora</i>	22.90	39.37	42.84	83.55	73.83	75.33	45.59	41.04	46.76	20.96	7.19
Madera/ramas	<i>Indeterminado</i>	6.15	7.14	12.30	76.68	33.56	113.28	56.66	63.95	37.44	24.62	16.61
<b>TOTAL</b>		<b>492.51</b>	<b>454.36</b>	<b>528.47</b>	<b>506.04</b>	<b>498.13</b>	<b>788.52</b>	<b>885.37</b>	<b>873.74</b>	<b>487.12</b>	<b>402.84</b>	<b>428.45</b>

Respecto a la composición por especies, la hojarasca de *Rhizophora* spp fue la más abundante, alcanzando el 88.87% del total de la hojarasca recolectada en el bosque. La productividad de los frutos cuyo pico fue en septiembre, fue inversamente proporcional al de los componentes florales, cuyo pico fue en marzo.

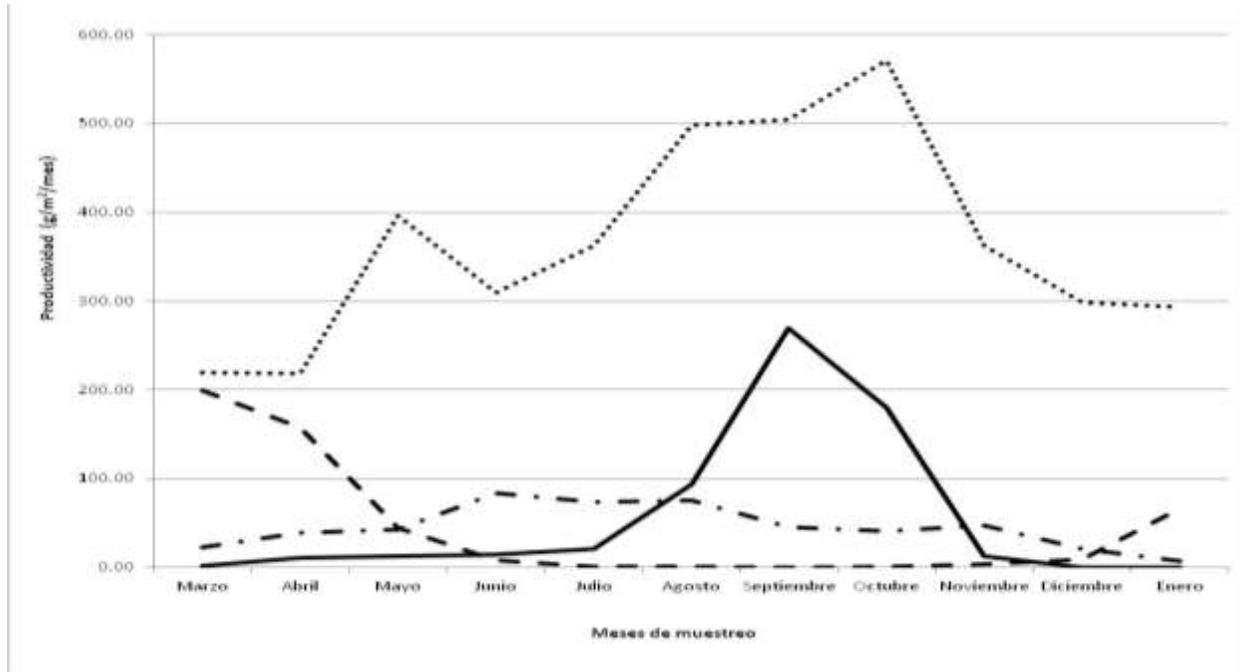


Figura 8: Productividad de cada componente de la hojarasca de *Rhizophora* spp durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.  
 .....Hoja    - - - Componentes florales    — Fruto    - · - Estípulas

Contrariamente a las *Rhizophora* spp, las *Avicennia* spp y *Laguncularia racemosa* tienen una mayor producción de hojarasca durante la época seca. La hojarasca producida por *Avicennia* spp representó el 3.69% y finalmente *Laguncularia racemosa* se ubicó en último lugar, solamente con el 0.38% (Tabla 3, Fig.9 y 10). Los componentes cuyo origen no pudo ser determinado ocuparon el segundo lugar con 7.07%. (Tabla 3, Fig.7).

La productividad de hojarasca de *Avicennia* spp se dio principalmente en los meses de la época seca de noviembre a marzo. Respecto a la proporción de los componentes florales, ésta es mayor en la época transicional de época seca a lluviosa (mayo) (Tabla 3 y Fig. 9)

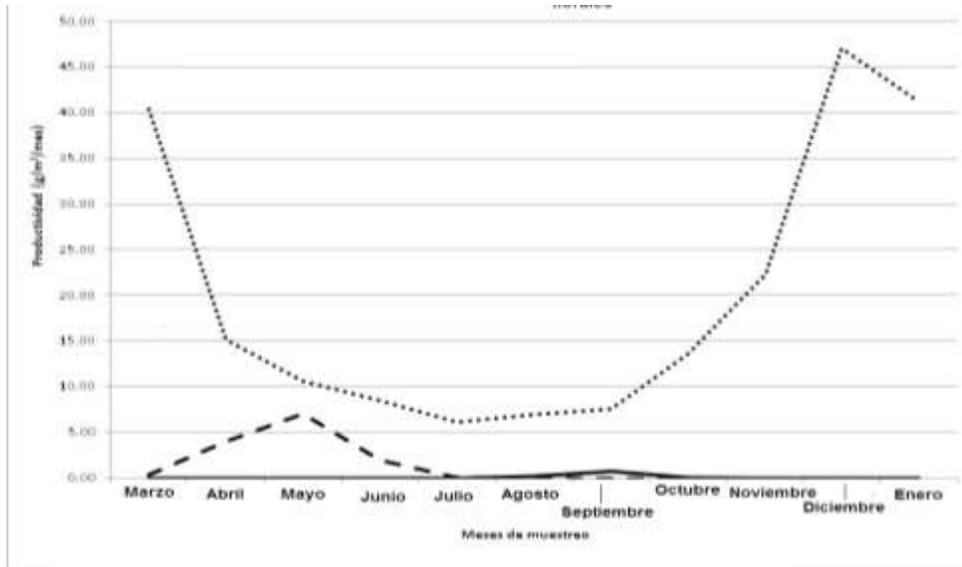


Figura 9: Productividad de cada componente de la hojarasca de *Avicennia* spp durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

La productividad de hojarasca de *Laguncularia racemosa* se dio principalmente en los meses de las épocas transicionales y seca. El desarrollo y maduración de los frutos tuvo su pico en octubre, en la época transicional de época seca a lluviosa (mayo) (Tabla 3 y Fig. 10)

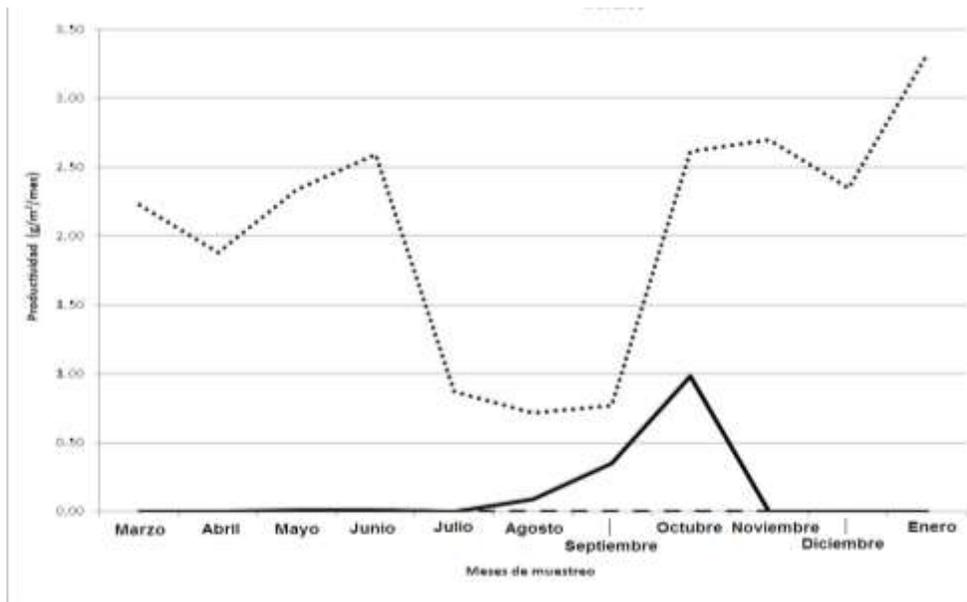


Figura 10: Productividad de cada componente de la hojarasca de *Laguncularia racemosa* durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

### 5.3. Variación de la productividad espacial y temporal

La productividad del bosque de manglar en las distintas estaciones de muestreo fue muy variable. Los mayores valores promedios se detectaron en la Chácara Sur ( $155.90 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ ) y los valores más bajos en la Chácara Norte ( $80.81 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ ) (Tabla 4).

Los sitios que se encontraban más cercanos al Canal El Zapatero, El Muerto y La Chácara Norte, fueron los puntos de muestreo que tuvieron una productividad del bosque más baja (promedio mensual de  $90.34$  y  $80.91 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ ). Lo opuesto sucedió con los puntos más alejados geográficamente hablando, ya que la Chácara Sur, El Cajete Sur y Norte fueron los más productivos, con promedio mensuales de  $155.90$ ,  $128.01$  y  $121.71 \text{ g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$  respectivamente (Tabla 4, Fig. 11).

Tabla 4: Productividad (en  $\text{g.m}^{-2}.\text{mes}^{-1}$ ) de cada estación de muestreo durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

Meses \ Sitios	Cajete Norte	Cajete Sur	El Muerto	Chácara Norte	Chácara Sur	PROMEDIO POR MES
Marzo 2011	69.49	130.37	55.61	77.12	159.92	98.50
Abril 2011	72.80	100.75	77.06	54.84	148.91	90.87
Mayo 2011	105.01	133.01	99.48	58.53	132.44	105.69
Junio 2011	136.97	110.37	88.74	53.48	116.48	101.21
Julio 2011	140.66	123.30	76.39	63.37	94.41	99.63
Agosto 2011	237.09	165.98	112.15	97.68	175.62	157.70
Septiembre 2011	184.87	188.94	105.07	84.50	321.99	177.07
Octubre 2011	215.89	156.72	139.40	87.95	273.79	174.75
Noviembre 2011	81.54	106.93	81.40	87.03	130.23	97.42
Diciembre 2011	45.71	92.69	81.21	85.93	97.30	80.57
Enero 2012	48.83	99.01	77.24	139.58	63.79	85.69
PROMEDIO POR SITIO	121.71	128.01	90.34	80.91	155.90	

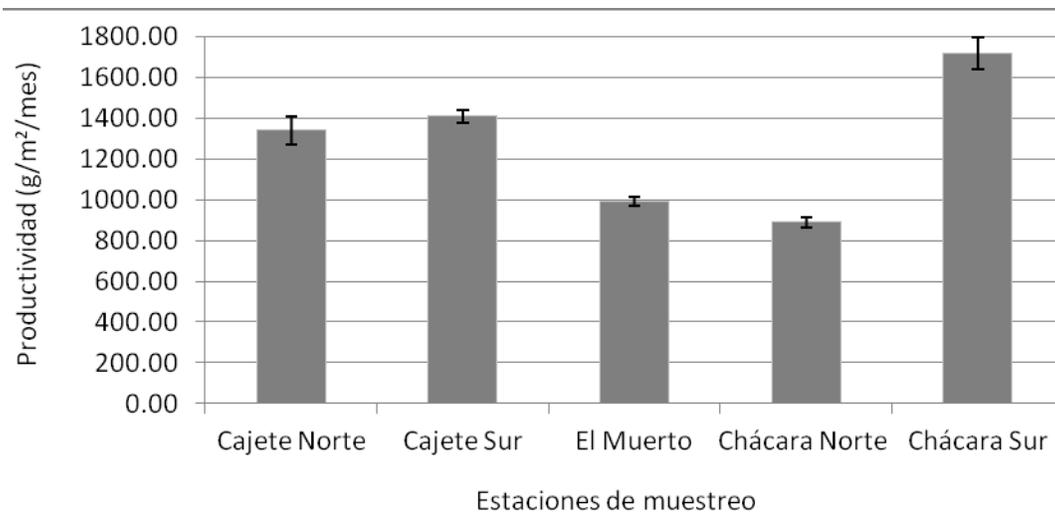


Figura 11: Variación de la productividad espacial, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

La amplitud de la variabilidad de los valores de productividad mensual fue distinta entre sitios. El Cajete Norte presentó el mayor rango de variabilidad, oscilando entre 45.71 y 237.09  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$  para los meses de diciembre y agosto 2011 respectivamente. La Chácara Norte y El Muerto son los puntos de muestreo cuyo rango de valores es menor, de 53.48 a 139.58  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$  en abril 2011 y enero 2012 respectivamente para la Chácara Norte; y de 55.61 a 139.40  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$  en marzo y octubre 2011 respectivamente para El Muerto. (Tabla 4 y Fig. 12)

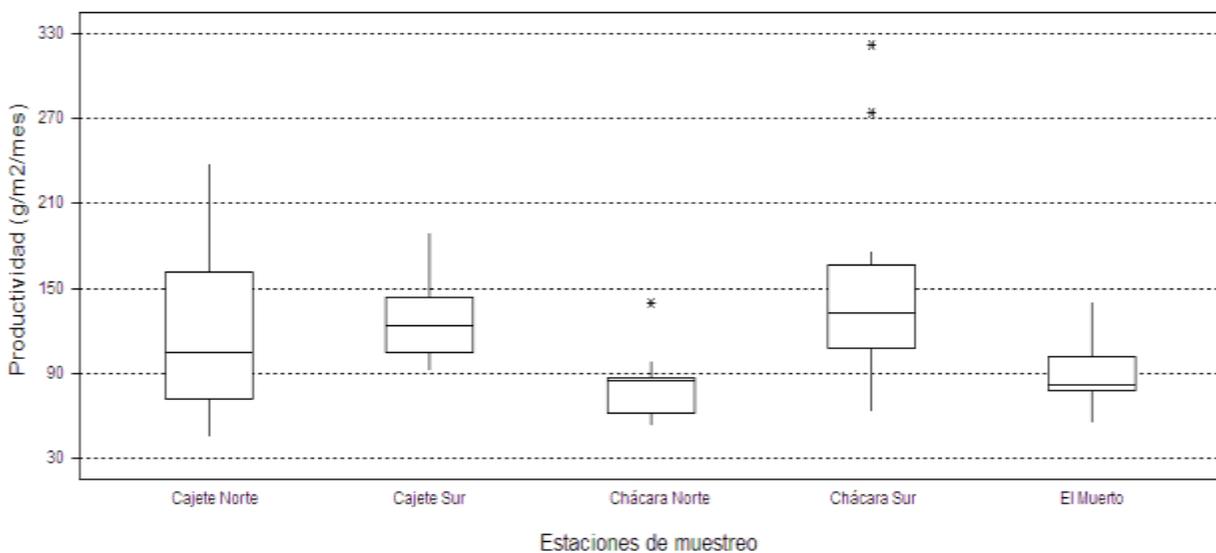


Figura 12: Rangos de valores de la productividad espacial, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

El valor obtenido al aplicar el análisis de similitudes ANOSIM (R) a la productividad espacial es de  $R=0.141$  con una significancia de 0.1% ( $<5\%$ ), detectándose de esta manera que existe diferencias significativas entre las estaciones de muestreo. El análisis posterior (post hoc) de las comparaciones pareadas (pairwise test) revela que los siguientes pares de sitios son disímiles:

- Cajete Sur con Chácara Norte, con una significancia de 0.1%
- Cajete Sur con El Muerto, con una significancia de 0.8%
- El Muerto con la Chácara Sur, con una significancia de 1.3%
- Chácara Norte con Chácara Sur, con una significancia de 0.5%

El dendrograma jerárquico (cluster), elaborado con base a la matriz de similitudes que fue construida con el coeficiente de Bray-Curtis, agrupa a las estaciones de muestreo en dos grandes grupos: el primero que incluye a la Chácara Norte y El Muerto, y el segundo que abarca a los Cajete Norte y Sur y Chácara Sur. Ambos agrupamientos presentan una similitud de más del 92% (Fig. 13).

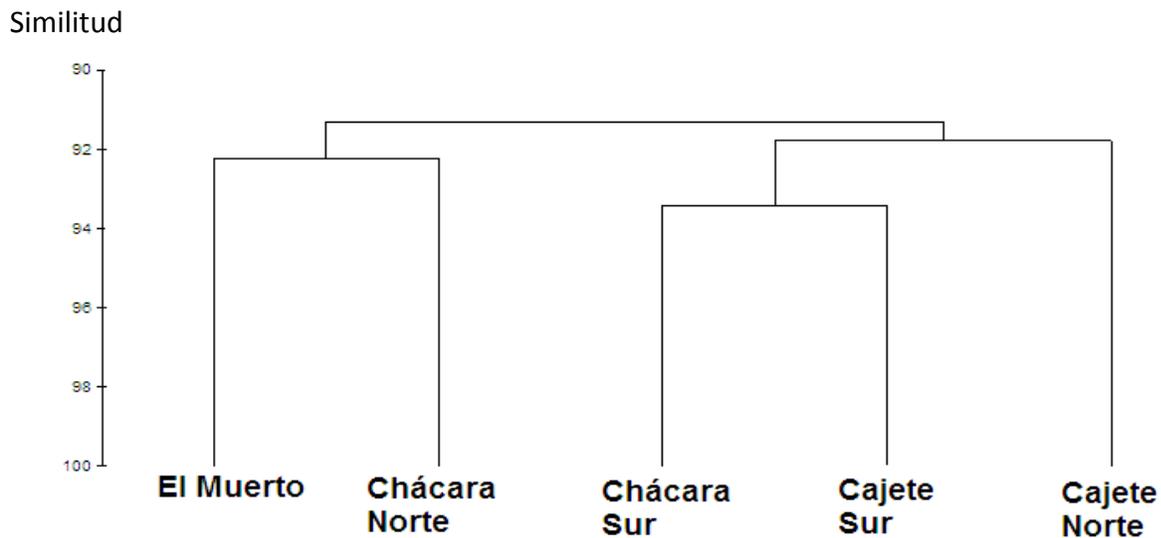


Figura 13: Dendrograma jerárquico de la productividad de las estaciones de muestreo, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

También se pudo comprobar, que a medida que se va estableciendo la época lluviosa, la productividad temporal se va incrementando, alcanzado los valores promedio máximos en agosto, septiembre y octubre 2011, de 157.70, 177.07 y 174.75  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$  respectivamente (Tabla 4 y Fig. 14). El resto del año, la productividad es bastante constante, sin muchas variaciones.

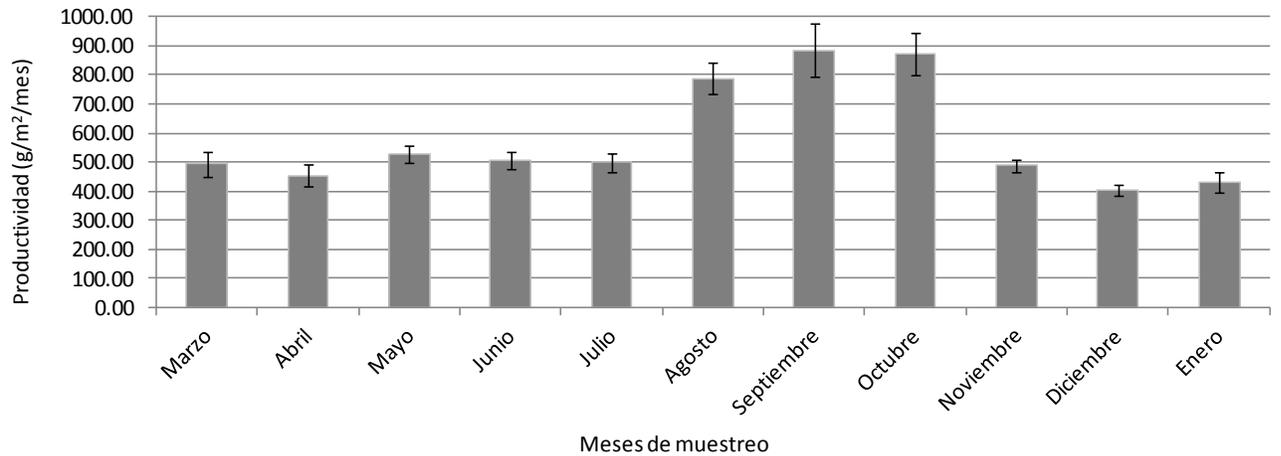


Figura 14: Variación de la productividad temporal, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

Asimismo, se evidenció que durante los periodos transicionales de época lluviosa a época seca (octubre 2011), se incrementó considerablemente la caída de hojarasca. Vale la pena hacer notar que en este año en particular, se dieron fuertes lluvias experimentadas durante la depresión tropical 12E (Tabla 4 y Fig. 14).

Los rangos de los valores de agosto, septiembre y octubre 2011 son los mayores que se dan durante todo el muestreo. Por el contrario, los meses de noviembre y diciembre 2011 tienen los menores rangos de variación (Fig. 15).

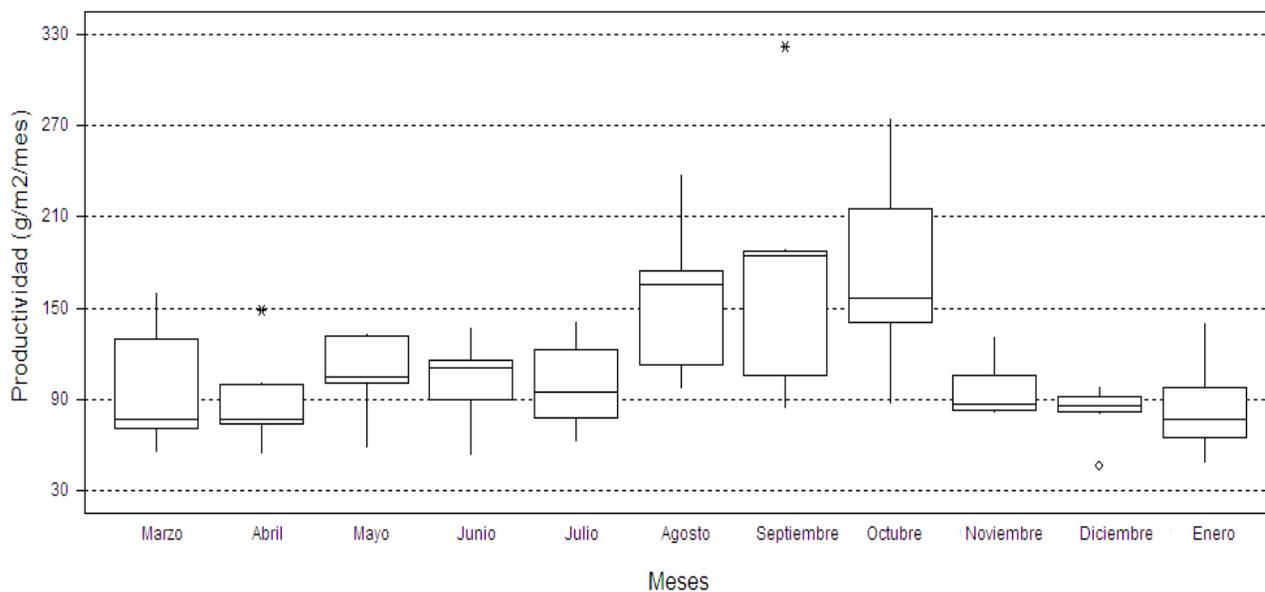


Figura 15: Rangos de valores de la productividad temporal, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

El análisis de similitudes ANOSIM (R) aplicado a la productividad temporal, arroja un dato de  $R=0.026$  con una significancia de 27.5% ( $>5\%$ ), detectándose de esta manera que de manera global no existen diferencias significativas entre los meses de muestreo. Sin embargo, al hacer un análisis post hoc de las comparaciones pareadas (pairwise test) más específico, se muestra que los siguientes pares de sitios son disímiles (significancia  $<5\%$ ):

- Agosto con Diciembre, con una significancia de 1.6%
- Octubre con Noviembre, con una significancia de 4.8%
- Octubre con Diciembre, con una significancia de 3.2%

El dendrograma jerárquico, elaborado con base a la matriz de similitudes que fue construida con el coeficiente de Bray-Curtis, agrupa a los meses de muestreo en dos grandes grupos: el primero que incluye a Marzo, Abril, Mayo, Junio, Julio, Noviembre, Diciembre y Enero; el segundo que abarca a Agosto, Septiembre y Octubre. La similitud dentro de los grupos es de más del 94%. Con estas agrupaciones quedan evidenciadas la época seca y transicional de seca a lluviosa (grupo 1) y la época lluviosa y transición de lluviosa a seca (grupo 2) (Fig. 16).

Similitud

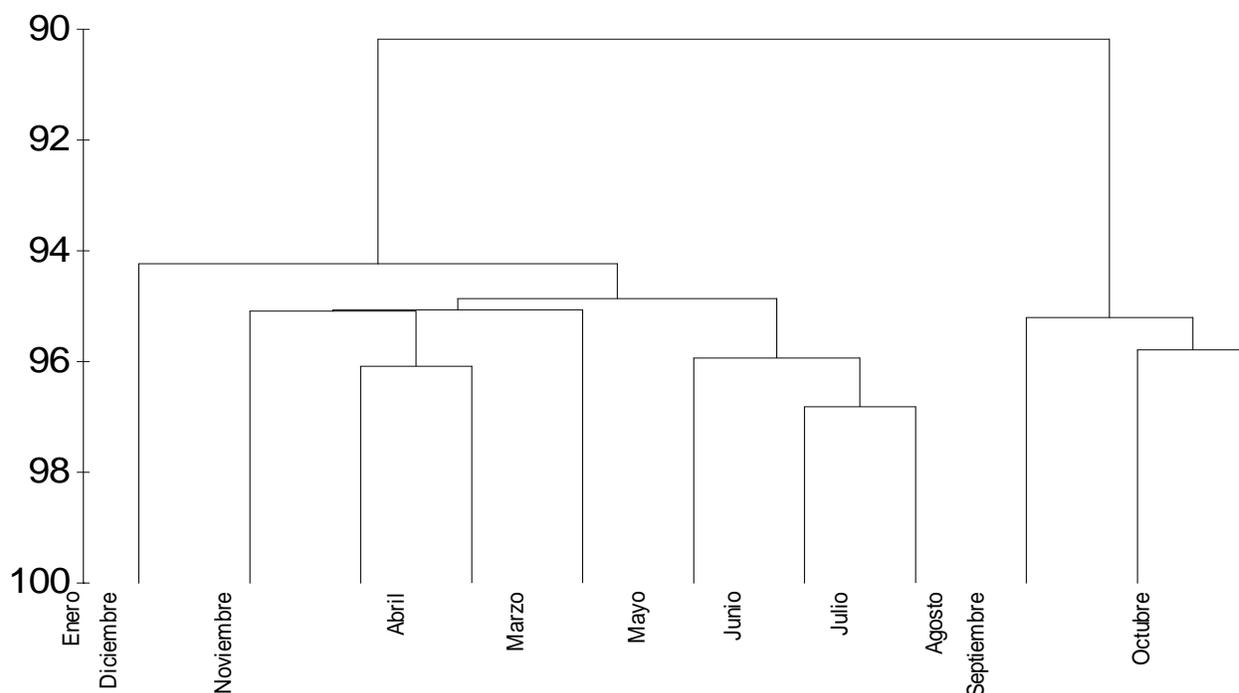


Figura 16: Dendrograma jerárquico de la productividad temporal, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

#### 5.4. Variación temporal del retorno de nutrientes al ecosistema

Los rangos de las concentraciones promedio de nitrógeno total en la hojarasca oscilan entre 0.83 y 1.39%. En cambio, los rangos de variación del fósforo foliar están entre 0.104 y 0.145%. En el caso del nitrógeno, los valores parecen incrementarse en la época transicional entre época seca y el inicio de la época lluviosa (Mayo y Junio 2011). Luego vuelven a bajar a finales de la época lluviosa e inicios de la seca (octubre a diciembre 2011) (Fig. 17 y Tabla 5).

En el caso del fósforo, las concentraciones promedio se mantienen elevadas durante la época seca (marzo, abril, diciembre 2011 y enero 2012) y en los periodos transicionales de seca a lluviosa (mayo 2011) y de lluviosa a seca (noviembre 2011). Por el contrario, las concentraciones promedio son bajas durante toda la época lluviosa (Fig. 17 y Tabla 5).

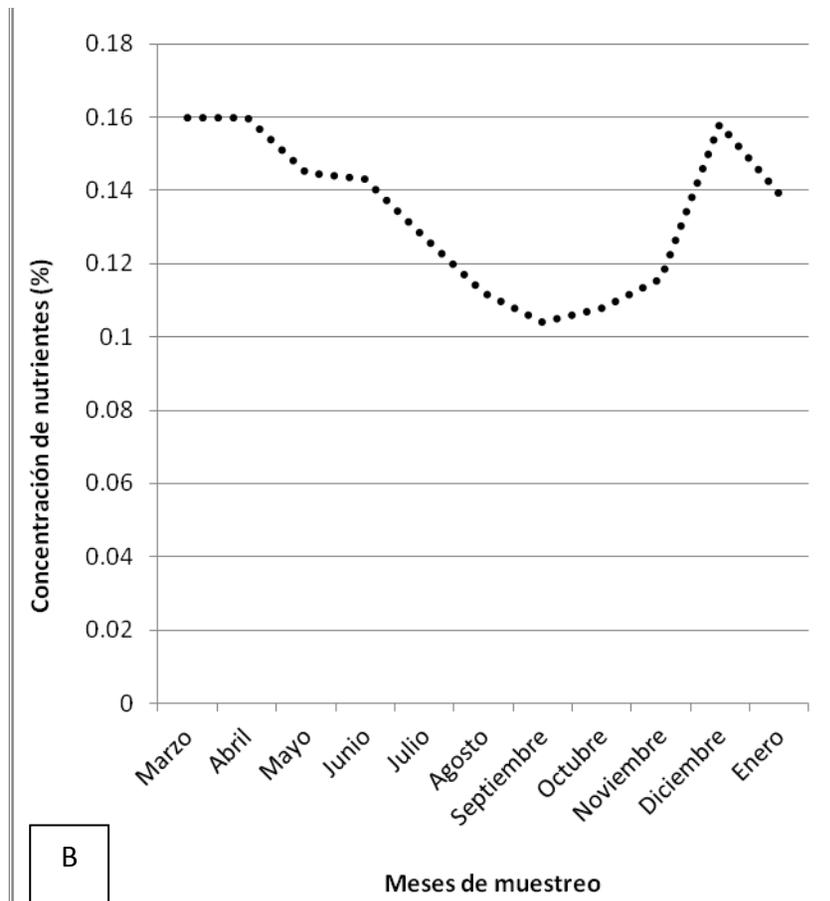
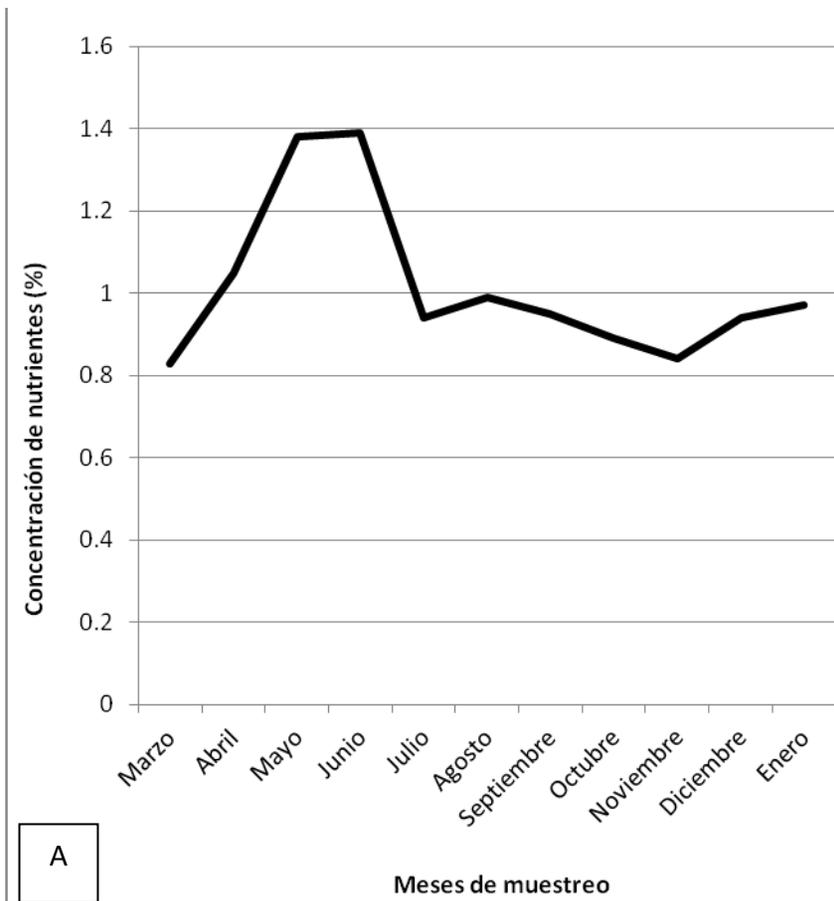


Figura 17: Retorno de nutrientes mensual (en %) (A) nitrógeno N y (B) fósforo P foliares, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

Tabla 5: Valores promedios de la concentración de nutrientes mensual (en %) de nitrógeno (N) y fósforo (P) foliares, durante los meses de marzo 2011 a enero 2012, Barra de Santiago, departamento de Ahuachapán.

Mes	Concentración de N	Concentración de P
Marzo 2011	0.83	0.16
Abril 2011	1.05	0.16
Mayo 2011	1.38	0.145
Junio 2011	1.39	0.143
Julio 2011	0.94	0.127
Agosto 2011	0.99	0.112
Septiembre 2011	0.95	0.104
Octubre 2011	0.89	0.108
Noviembre 2011	0.84	0.116
Diciembre 2011	0.94	0.158
Enero 2012	0.97	0.139

El análisis de similitudes ANOSIM (R) aplicado a la concentración de nitrógeno de los meses de muestreo, arroja un dato de  $R=0.132$  con una significancia de 13.1% (>5%), detectándose de esta manera que de manera global no existen diferencias significativas entre los meses de muestreo. El análisis de comparaciones pareadas reafirma estos resultados.

El análisis de similitudes ANOSIM (R) aplicado a la concentración de fósforo de los meses de muestreo, arroja un dato de  $R=0.564$  con una significancia de 0.2% (>5%), detectándose de esta manera que de manera global sí existen diferencias significativas entre los meses de muestreo. Sin embargo, la cantidad de réplicas es muy baja como para poder determinar exactamente entre que pares de datos existen estas disimilitudes.

### 5.5. Eficiencia en el uso de nutrientes

La correlación por rangos de Spearman ( $\rho$ ) dada entre la productividad y la concentración de nitrógeno foliar total es de  $\rho=-0.027$  ( $P=0.931$ ). Dado que el valor de la relación es muy cercano a 0, ello indica que la correlación entre las variables productividad y concentración de nitrógeno es prácticamente inexistente. En términos ecológicos, esto muestra

que el bosque es poco eficiente en el uso del nitrógeno, en vista que la productividad no se ve afectada por la cantidad de nitrógeno que se tenga en las hojas.

En cambio, entre la productividad y la concentración de fósforo foliar, la relación es de  $\rho=-0.742$  ( $P=0.018$ ). Dado que el valor absoluto de  $\rho$  es bastante elevado (0.742), esto demuestra que existe un buen nivel de correlación entre las variables productividad y concentración de fósforo. Ecológicamente, esto significa que el bosque puede tener una buena productividad a pesar de encontrarse ante condiciones limitantes en términos de cantidad de nutrientes, es decir que es eficiente en el uso de sus nutrientes (en este caso específico de fósforo).

## 6. DISCUSIÓN

La productividad promedio reportada para la Barra de Santiago se encuentra dentro del marco de lo informado en otras investigaciones alrededor del mundo, e incluso es mayor o equivalente a lo determinado en distintos manglares de Australia (Clough 1992; Bunt 1982 y Woodroffe *et al.* 1988); en México (Rico-Gray y Lot 1983; López Portillo y Ezcurra 1985; Day *et al.* 1987; Flores-Verdugo *et al.* 1987; Flores-Verdugo *et al.* 1990; Navarrete y Oliva-Rivera 2002); en Cuba (Gómez y Torres 2005; Menéndez *et al.* 2005); Trinidad y Tobago (Juman 2005); Venezuela (Bone *et al.*, 2001); Florida (Dawes *et al.* 1999; Ross *et al.* 2001); y Costa Rica (Fonseca *et al.* 2007). Lo que permite decir que el manglar de la Barra de Santiago posee un elevado nivel de productividad. En efecto, los manglares constituyen sumideros de carbono y ayudan considerablemente en el balance del carbono (Day *et al.* 1989; Choudhoury 1997; Lugo 1999; Solano 2005; Alongi 2009). Según Kathiresan y Bingham (2001), las estimaciones fotosintéticas indican que los manglares pueden producir un 40% extra de la productividad primaria neta.

En el caso específico de El Salvador, los datos encontrados en este estudio son mayores a los reportados para los principales bosques de manglar del país en años anteriores por otros autores que trabajaron en Barra de Santiago (Barrera y Núñez 1988), Estero de Jaltepeque (OSPESCA 2006) y Bahía de Jiquilisco (Baraona 1995; Grimaldi *et al.* 2010). Esto demuestra la gran relevancia que tiene este manglar en términos ecológicos a nivel nacional.

Por lo general, son la Bahía de Jiquilisco y el Golfo de Fonseca los bosques de manglar que reciben mayor atención, ya sea en el primer caso porque es el más grande de El Salvador, o en el caso del segundo, por la importancia que tiene a nivel internacional (entre El Salvador, Honduras y Nicaragua) como un corredor biológico. Sin embargo, estudios como éste permiten recalcar la relevancia que tiene la Barra de Santiago y ayuda a los tomadores de decisiones a plantear mejores estrategias de conservación y manejo del ecosistema. Como resultado del Análisis de Vacíos en la Zona Marino Costera del país, se detectó el alto grado de vulnerabilidad

que tienen los ecosistemas de manglar, y por lo tanto se propusieron sitios prioritarios para apoyar y fomentar los esfuerzos de administración y manejo de los espacios naturales, dentro de los cuales se incorporó a la Barra de Santiago (MARN 2011).

En lo que concierne la composición de la hojarasca, los autores Dawes *et al.* (1999); Navarrete y Oliva-Rivera (2002); Fonseca *et al.* (2007); Grimaldi *et al.* (2010) informan que las hojas suelen ser el elemento predominante (+60%), lo que pudo ser confirmado en este estudio, donde se encontró que las hojas representaban, de manera global, el 67.38% de la hojarasca. En cuanto a la composición por especies, Grimaldi *et al.* (2010) informan que para el sector occidental de la Bahía de Jiquilisco, las especies de la familia Rhizophoraceae son las que más aportan a la hojarasca. De acuerdo a los resultados obtenidos en la Barra de Santiago, este patrón se mantuvo ya que el aporte de *Rhizophora* spp representó el 88.87% del total de la hojarasca recolectada. Sin embargo, la composición de la hojarasca no es constante durante todo el año, y por lo general esta variación está asociada a los patrones fenológicos de las especies. Asimismo, se encontró que *Rhizophora* spp mantiene su floración durante todo el año, mostrando picos en la época seca. La producción de frutos también se inicia desde la época seca y se va incrementando hasta llegar a un punto máximo al final de la época lluviosa cuando los propágulos están maduros y listos para caer. Estos patrones fenológicos observados concuerdan con los reportados por Jiménez (1994) para *Rhizophora racemosa* en el Pacífico centroamericano. Por lo general *Rhizophora* spp reduce la producción de hojas, tanto cuando es el pico de la floración como cuando es el pico de la fructificación, privilegiando el uso de los recursos para dirigirlo a las actividades reproductivas.

En esta investigación también se observó que a inicios de la época lluviosa y en el periodo transicional entre las épocas lluviosa y seca, hay una mayor producción de hojas, lo que permite inferir que obedece a una mayor disponibilidad de agua dulce, lo que genera un menor estrés fisiológico y le permite a la planta renovar con mayor frecuencia sus hojas en vista que puede regularse de mejor manera la evapotranspiración (Lüttge 2008). Por otra parte, la

pérdida considerable de hojas antes del inicio de la época seca, podría deberse a la preparación que tiene la planta para entrar a la época seca, un periodo donde el agua dulce escasea, por lo que debe reducirse la cantidad de hojas para generar menor transpiración. En efecto, Medina (1999) y Lüttge (2008) manifiestan que la renovación de la hojarasca es más frecuente en la época lluviosa que en la época seca. Ésta también puede visualizarse por medio de la producción de estípulas, terminales en este caso, que son las estructuras que protegen a los primordios foliares (Sugden 1997). En Barra de Santiago, se encontró que la producción de estípulas fue mayor en la época lluviosa, por tanto, se podría inferir que hay una mayor tasa de renovación foliar en ese periodo. Este patrón concuerda con el reportado por Grimaldi *et al.* (2010) para Bahía de Jiquilisco.

A diferencia de las *Rhizophora* spp, *Avicennia* spp tiene su mayor producción de hojarasca en época seca. Esto se debe a que estas especies están mejor adaptadas a elevadas salinidades y tienen una mayor tolerancia al estrés fisiológico generado por la escasez de agua dulce (Tomlinson 1986; Medina 1999).

Los análisis de similitudes (ANOSIM) muestran claramente que sí existen diferencias significativas entre los sitios de muestreo escogidos durante el estudio. Para la selección de los sitios de muestreo, solamente se tomó en consideración el criterio de tipo de bosque de borde de acuerdo a las características descritas por Lugo y Snedaker (1974), el cual se basa principalmente en la geomorfología de los sitios y de algunos factores hidrológicos. De acuerdo a las observaciones hechas en campo, los sitios no eran idénticos para todas las variables, cambiando por ejemplo la madurez del bosque, abundancia de individuos, abundancia de las especies. Estas variaciones sustentarían las desigualdades encontradas, lo que concuerda con Twilley y Day (1999) quienes informan que los manglares son muy sensibles a los cambios en sus características físicas, químicas y biológicas, lo que explicaría las diferencias encontradas entre los puntos de muestreo. Estos resultados concuerdan con los reportados por Grimaldi *et*

*al.* (2010) para Bahía de Jiquilisco, donde de igual manera, se describió un comportamiento heterogéneo del bosque en términos de productividad.

Tal como se observa en el dendrograma jerárquico aplicado a los datos de productividad espacial, se agruparon los sitios en dos grandes grupos, los que están más próximos a la orilla del canal El Zapatero y los que están más alejados. La Chácara Norte y El Muerto se encuentran en el primer grupo y se caracterizaron por presentar los niveles de productividad del bosque más bajos. Estos dos puntos se encuentran a la orilla del canal El Zapatero, que es un canal cerrado, por lo que el intercambio de nutrientes y de materia con el resto del estuario es limitado. A pesar de ello, los manejadores del área manifiestan que es una zona muy rica en producción de peces y cangrejos (com. per.<sup>1</sup>, 2011), lo que refuerza la idea que en los manglares, la productividad secundaria es una de las principales fuentes de energía en los estuarios por la gran cantidad de epibiontes y las complejas redes tróficas que hay (UICN 1983, Yañez-Arancibia *et al.* 1998)

El otro gran grupo estuvo compuesto por los sitios Chácara Sur, Cajete Norte y Cajete Sur que se ubicaban en zonas más abiertas, donde si hubo oportunidad de intercambio e interacción con el resto del ecosistema, e incluso con los ecosistemas aledaños (zonas de amortiguamiento por ejemplo). Se podría inferir entonces que todos estos factores contribuyeron a que la productividad encontrada en estos sitios fuera mayor.

Los autores Twilley y Day (1999) enfatizan en la importancia de caracterizar los sitios y la relación que éste tiene con la productividad, por ejemplo, la sensibilidad del bosque a una o varias variables no es constante y puede cambiar circunstancialmente. En una misma isla, los procesos locales a los que está sometido cada parche de bosque son únicos. Por ejemplo, si bien pueden estar sometidos a un mismo régimen intermareal, las diferencias de alturas entre un extremo de la isla y otro harán que la velocidad y tiempo de inundación difieran entre uno y otro. De igual manera, la abundancia y distribución de las especies en la parcela puede modificar las tasas de productividad espacial. Esto se vio reflejado en los hallazgos de esta

investigación, donde se encontró que La Chácara Norte y Sur, dos sitios dentro de una misma isla, presentaron diferencias entre ellos en términos de productividad; en cambio para el Cajete Norte y Sur, que también pertenecían a una misma isla, no hubo diferencias entre ellos, lo cual permite inferir que en la isla La Chácara las condiciones son más cambiantes que en la isla El Cajete, donde pareciera que hay más uniformidad en las condiciones ambientales de la isla.

El análisis de similitudes (ANOSIM) aplicado a la variación temporal, de manera general no mostró ninguna diferencia significativa entre los meses de muestreo. El análisis específico post hoc de comparaciones pareadas detectó una leve diferencia entre agosto y diciembre, octubre y noviembre y en octubre y diciembre. En este caso, las similitudes entre el resto de meses son muy marcadas, por lo que el ANOSIM al hacer un análisis global, enmascara estas diferencias entre los sitios y no las detecta en una primera prueba.

Al observar el dendrograma jerárquico aplicado a la variación temporal, se logran identificar los siguientes grupos: agosto, septiembre y octubre en el primer grupo y el resto de meses en el segundo. Esta agrupación corresponde al final de la estación lluviosa y transición lluviosa seca en el primer caso; y estación seca, transicional seca lluviosa e inicio de la lluviosa que han sido definidas por OEA (1974). Estos resultados coinciden parcialmente con los reportados por Grimaldi *et al.* (2010), quienes encontraron una diferenciación clara entre las estaciones seca y lluviosa en Bahía de Jiquilisco, sin que se diferenciaron los periodos transicionales, como ocurrió en la presente investigación. Sin embargo, estas diferencias pudieran deberse al hecho que el estudio de Grimaldi *et al.* (2010) no cubrió el periodo transicional entre estación seca y lluviosa.

Tomando en cuenta que en la época seca, la disponibilidad de agua dulce se reduce considerablemente al bajar las precipitaciones y menguarse el caudal de los ríos, previo esta época, la planta pierde una gran cantidad de hojarasca (particularmente es el caso de las especies de *Rhizophora*), como un mecanismo natural de disminución de la tasa de

transpiración, al haber una menor superficie para el intercambio de gases (Lüttge 2008), lo que permite inferir que los resultados obtenidos siguen este patrón.

Aunado a estos factores, durante la realización del estudio, cabe mencionar que en El Salvador se tuvo la tormenta 12E en el mes de octubre 2011, lo que corresponde según la OEA (1974) a un periodo transicional entre estación lluviosa y seca. En 2011, este mes tuvo una disposición de hojarasca particularmente mayor en las trampas, tomando en cuenta que el incremento de las precipitaciones por lo general viene acompañado con un incremento en los vientos. Hutchings y Saenger (1987) indican que el viento tiene un efecto en la disposición de hojarasca que cae en las trampas, incrementándola, lo que permitiría explicar los resultados obtenidos en este periodo.

Saenger (2002) informa que el rango de variación de la concentración de nitrógeno foliar en manglares es de 0.32 a 3.10% y para el fósforo es de 0.01 a 0.18%. En vista que los valores reportados en esta investigación varían de 0.83 a 1.39% para el nitrógeno y de 0.104 a 0.145% para el fósforo, se afirma que están dentro de estos rangos normales descritos por Saenger (2002). Comparado con otras investigaciones, Nixon *et al.* (1984), Rivera-Monroy *et al.* (1995) en México y Davis *et al.* (2001) en Florida reportaron valores de nitrógeno similares a los encontrados en Barra de Santiago. Sin embargo, Lin *et al.* (2009) reporta valores de nitrógeno y fósforo mucho más bajos (0.15% y 0.06% respectivamente) para *Rhizophora apiculata* (familia Rhizophoraceae) en China. De igual manera, en El Salvador, Barrera y Núñez (1988) reportan para Barra de Santiago valores promedio de nitrógeno y fósforo de 0.53% y 0.06% respectivamente, que son inferiores aproximadamente en un 50% a los que se informan en esta investigación, lo cual puede deberse a que ellos evaluaron la producción de detritus no la de hojarasca como en este estudio.

Chapin *et al.* (1985) afirman que existen diferencias en las concentraciones de nitrógeno tanto dentro de las especies como entre ellas. Estas variaciones están asociadas a una serie de

factores entre los que se mencionan la retranslocación que se hace antes de la abscisión de la hoja, disponibilidad de nutrientes en el ecosistema y suministro de éstos (Chapin *et al.* 1985; Lugo 1999; Kathiresan y Bingham 2001).

Vitousek (1984) menciona que en los bosques tropicales de tierras bajas, las concentraciones de nitrógeno suelen ser mayores a las de fósforo. Elevadas concentraciones de nitrógeno en el litter sugieren que éste provee una superficie para la síntesis microbiana de nitrógeno, y que actúa como un reservorio de nitrógeno (Kathiresan y Bingham 2001). El autor explica que a pesar de ello, la relación entre la concentración del nitrógeno con respecto a la productividad evaluada por medio de la caída de hojarasca es muy baja, sugiriendo que la eficiencia en el uso del nitrógeno es baja, lo que concuerda con los datos que se encontraron en este trabajo, donde se obtuvo un dato de  $\rho=0.027$ . Según Berendse y Aerts (1987), la eficiencia en el uso de nutrientes se reduce a medida el nutriente en cuestión se vuelve más disponible, lo que sugiere que en el caso de la Barra de Santiago, el nitrógeno no es un elemento limitante, en vista que se encuentra relativamente disponible en el ecosistema.

Caso contrario ocurre para el fósforo, para el cual se encontró en este estudio que el bosque posee una elevada eficiencia en su uso, lo que significa que a pesar de encontrarse en una situación de escasez de nutrientes, la planta pudo mantener una elevada productividad y que el reciclaje de este nutriente debe darse con mayor rapidez (Alongi *et al.* 1992; Wang *et al.* 2003). Lo afirmado por los autores pudo ser corroborado en este estudio, donde se obtuvo una relación  $|\rho|=0.742$ . Esta diferencia entre la eficiencia en el uso de ambos nutrientes sugiere que si bien, de manera general, se considera que ambos nutrientes son limitantes en manglares (Holguín *et al.* 1999; Hogarth 2007 y Davis *et al.* 2009), el fósforo es el verdadero elemento limitante, dado que se encuentra menos disponible que el nitrógeno (Vitousek 1984; Alongi *et al.* 1992) en vista que existe una efectiva fijación de nitrógeno por medio de las cianobacterias (Holguín *et al.* 1999). A pesar de ello, de manera general, los manglares presentan una eficiencia en el uso de todos sus nutrientes, que es mayor a la de la mayoría de bosques tropicales (Lugo 1999).

Según Berendse y Aerts (1987) y Chapin *et al.* (1985), para tener mayor robustez, los análisis de eficiencia en el uso del nitrógeno deben contemplar aspectos como el tiempo promedio de residencia del nitrógeno en la planta, la tasa de fijación instantánea de carbono por unidad de nitrógeno en la planta y el suministro de nitrógeno que tienen el ecosistema.

Por medio de los análisis químicos realizados a la hojarasca, no fue posible detectar diferencias significativas en el retorno de nitrógeno al ecosistema de manglar en la escala temporal; pero sí fue evidente la existencia de variaciones estacionales para el fósforo. A ese respecto, Chapin *et al.* (1985) explica que las concentraciones de nutrientes son muy variables entre estaciones e incluso que cambia mucho dentro de una misma estación. En tal sentido, los resultados obtenidos indican que se requiere de un mayor número de muestras, tanto espaciales como temporales, así como de las diferentes partes de la planta (i.e. hojas nuevas, hojarasca caída, ramas, raíces, sedimentos), para darle mayor robustez a los análisis realizados y poder visualizar de esta manera el panorama completo de lo que estaba sucediendo en el ecosistema. Para esta investigación, la toma de muestras fue muy limitada debido al alto costo de los análisis químicos.

Los datos obtenidos a lo largo de la investigación permiten inferir que el comportamiento del bosque de manglar de la Barra de Santiago, ya sea a nivel temporal como espacial, es variable de acuerdo a las condiciones ambientales (físicas, químicas, biológicas) y estacionales particulares a las que está sometido, dejando en evidencia la gran adaptabilidad del ecosistema a situaciones cambiantes.

## 7. CONCLUSIONES

La productividad del bosque de manglar varía con base a las características del ecosistema: tipo de suelo, drenaje, diversidad y abundancia de especies, edad de los árboles, efectos antropogénicos, etc. En términos espaciales, fue evidente la influencia que ejercen todas las características físico-químicas y biológicas del ecosistema sobre la productividad y por tanto la gran adaptabilidad de la vegetación a una amplia gama de condiciones ambientales cambiantes.

En términos temporales (estacionales), las variaciones están relacionadas con la presencia o ausencia de vientos o precipitaciones, las cuales modifican factores como por ejemplo salinidad o disponibilidad de agua dulce. Estos factores ejercen una importante influencia sobre la fisiología de las plantas, alterando consecuentemente la productividad del bosque. Se lograron distinguir así las épocas seca y lluviosa y los periodos transicionales, detectándose una mayor caída de hojarasca al final de la época lluviosa y en el periodo transicional de época lluviosa a seca.

El bosque de manglar presenta características ecofisiológicas que le permiten adaptarse a ambientes con características climáticas cambiantes, lo que demuestra la gran capacidad de resiliencia que poseen este tipo de ecosistemas.

En el estudio se pudo comprobar que el retorno de nutrientes al ecosistema de manglar, se encontró dentro de los rangos normales y que la eficiencia en el uso de los nutrientes es variable según tipo de nutriente que se tome en consideración. En el caso del nitrógeno, no se detectaron diferencias estacionales en su concentración en la hojarasca, y se mostró que el bosque de manglar era muy poco eficiente en su uso. Caso contrario se dio con el fósforo, donde sí se evidenciaron diferencias estacionales en su concentración y donde los árboles, a pesar de encontrarse ante una escasez de fósforo, incrementaron su productividad, demostrando que son bastante eficientes en el uso del fósforo.

## 8. RECOMENDACIONES

Se recomienda que se establezcan parcelas permanentes de estudio, con el objetivo de establecer monitoreos a mediano y largo plazo, lo que permitirá comprender de una mejor manera la dinámica del ecosistema y poder hacer predicciones acerca de las adaptaciones del manglar ante el cambio climático y otros fenómenos naturales y/o antropogénicos.

Se deben realizar estudios que completen las siguientes etapas del flujo de materia del bosque de manglar de la Barra de Santiago, y permitan comprender como funciona éste. Hay que estudiar la herbivoría, producción de detritus, exportación e importación de materia, etc.

Hay que analizar la eficiencia en el uso de nutrientes en el ecosistema desde una perspectiva integral, tomando en consideración todos los componentes que contribuyen a que se pueda llegar a cabo el retorno de nutrientes, por ejemplo el litter, hojas vivas, raíces, troncos, etc, para luego poder relacionarlos a todos en conjunto con la productividad del bosque y poder determinar así la eficiencia en el uso de los nutrientes. De igual manera, para comprender mejor como se da el ciclo biogeoquímico del nitrógeno, fósforo y demás nutrientes esenciales que se encuentran en el ecosistema de manglar, deben estudiarse químicamente cada uno de los intermediarios que participan en este proceso: concentración en suelos, biomasa (terrestre y acuática, incluyendo la retranslocación de los nutrientes antes de la caída de la hojarasca) y nutrientes disueltos en el agua.

AMBAS tiene que seguir trabajando con la población de la Barra de Santiago, promoviendo el uso sostenible de los recursos naturales y dando a conocer la importancia de cada una de las investigaciones científicas que ahí se desarrollen, para que ellos puedan apoyar a los investigadores, en lugar de obstaculizarlas.

## 9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLABY, M. 2005. Dictionary of Ecology. 3ª Edición. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos. 472pp
- ALONGI, D.; K. BOTO y A. ROBERTSON. 1992. Nitrogen and Phosphorous Cycles. En: ROBERTSON, A. y D. ALONGI (Eds). Tropical Mangrove Ecosystems. American Geophysical Union. 330pp.
- ALONGI, D. 2009. The energetics of mangrove. Springer. USA. 216pp.
- ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS (AOAC). 1980. Official Methods of Analysis. Journal of the AOAC. 1018pp.
- BARAONA, J.G. 1995. Producción de detritus y su aporte de proteína cruda en época seca de las especies *Rhizophora racemosa* y *Avicennia germinans* en el ecosistema de manglar de la Bahía de Jiquilisco. En: ZAMARRO, J. (ed). Actas del Simposium de ecosistemas de manglares en el Pacífico Centroamericano y sus recursos de postlarvas de camarones pendedos.
- BARRERA, M. y B. NÚÑEZ. 1988. Producción de detritus de *Rhizophora mangle* en la Barra de Santiago de El Salvador. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias y Humanidades. Universidad de El Salvador (tesis de licenciatura). 60pp.
- BATEMAN, J. 1970. Nutrición Animal: Manual de métodos analíticos. Ediciones Herrero Hermanos Sucesores S.A. México. 438pp.
- BEGON, M.; C. TOWNSEND; J. HARPER. 2006. Ecology: from Individuals to Ecosystems. 4ta. Edición. Blackwell Publishing. United Kingdom. 746pp.
- BERENDSE, F. y R. AERTS. 1987. Nitrogen Use Efficiency: A biological meaningful definition? Functional Ecology 1(3): 293-296.
- BONE, D.; A. CRÓQUER; E. KLEIN; D. PÉREZ; F. LOSADA; A. MARTÍN; C. BASTIDAS; M. RADA; L. GALINDO; P. PENCHASZADEH. 2001. Proyecto CARICOMP: Monitoreo a largo plazo de los ecosistemas marinos del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. Interciencia. 26 (10): 457-462.

- BUNT, J. 1982. Studies of mangrove litter fall in tropical Australia. 223-237 pp. *En*: CLOUGH, B.F. (Ed.), Mangrove ecosystem in Australia: Structure, function and management. ANU Press, Canberra.
- CARIBBEAN COASTAL MARINE PRODUCTIVITY (CARICOMP). 2001. CARICOMP Methods Manual. Levels 1 and 2. Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. 91pp.
- CHAPIN, S.; P. VITOUSEK y K. VAN CLEVE. 1985. The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Journalist*. 127 (1): 48-58.
- CERÓN-SOUZA, I., E. RIVERA-OCASO, E. MEDINA, J. JIMÉNEZ, W.O. McMILLAN y E. BIRMINGHAM. 2010. Hybridization and introgression in New World red mangroves *Rhizophora* (Rhizophoraceae). *American Journal of Botany*. 97 (6): 945-957.
- CHOUDHURY, J. 1997. La ordenación sostenible de los manglares costeros, desarrollo y necesidades sociales. XI Congreso Forestal Mundial. Disponible en red: <http://www.fao.org/forestry/docrep/wfcxi/publi/V6/T386S/1-2.HTM#TOP> (consultada el 14 de noviembre)
- CLARKE, K. y P. WARWICK. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2ª Edición. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory. 144 pp.
- CLOUGH, B 1992. Primary Productivity and growth of mangrove forest. *En*: ROBERTSON, A. y D.M. ALONGI (Eds). Tropical Mangrove Ecosystem. American Geophysical Union Coastal and Estuarine Series. USA. 313pp.
- COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO). 2009. Manglares de México: Extensión y Distribución. 2ª Edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 99pp.
- DAVIS III, S.E.; D.L. CHILDERS; J.W. DAY, JR; D.T. RUDNICK Y F. H. SKLAR. 2001. Nutrient Dynamics in Vegetated and Unvegetated Areas of a Southern Everglades Mangrove Creek. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 52 (6): 753-768.
- DAVIS, S; D. LIRMAN y J. WOZNIAK. 2009. Nitrogen and Phosphorous exchange among tropical coastal ecosystems. *In* Nagelkerken, I. (ed), 2009. Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems. Springer. 615pp.

- DAY, J.; H. CONNER; F. LEY-LOU; R. DAY; A. MACHADO. 1987. The productivity and composition of mangrove forests, Laguna de Términos, Mexico. *Aquatic Botany*. 27(3): 267-284.
- DAY, J.; C. HALL, W. KEMP y A. YÁÑEZ-ARANCIBIA. 1989. *Estuarine ecology*. John Wiley & Sons, Inc. Canadá. 432pp.
- DAWES, C.; K. SIAR y D. MARLETT. 1999. Mangrove structure, litter and acroalgal productivity in a northern-most forest of Florida. *Mangroves and Salt Marshes*. 3: 259-267.
- De RODRÍGUEZ, B. 1980. *Análisis de alimentos*. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- FLORES-VERDUGO, F.; J. DAY y R. BRISEÑO-DUEÑAS. 1987. Structure, litterfall, decomposition and detritus dynamic of mangroves in a Mexican coastal lagoon with and ephemeral inlet. *Marine Ecology- Progress series*. 35: 83-90.
- FLORES-VERDUGO, F.; F. GONZÁLEZ-FARÍAS, O. RAMÍREZ-FLORES, F. AMEZCUA-LINARES, A. YÁÑEZ-ARANCIBIA, M. ALVAREZ-RUBIO, J. W. DAY, JR. 1990. Mangrove Ecology, Aquatic Primary Productivity, and Fish Community Dynamics in the Teacapfin-Agua Brava Lagoon-Estuarine System (Mexican Pacific). *Estuaries*. 13 (2): 219-230.
- FONSECA, A.; J. CORTÉS y P. ZAMORA. 2007. Monitoreo del Manglar de Gandoca, Costa Rica (sitio CARICOMP). *Rev. Biol. Trop.* 55 (1): 23-31.
- GAMBA-BLANCO, R., A. ACOSTA y C. VILLAMIL. 2009. Monitoreo para evaluar la dinámica espacio-temporal de especies de manglar en Colombia. *En: ACOSTA, A., A. ZAPATA y G. FAGUA (eds). Técnicas de campo en ambientes tropicales: Manual para el monitoreo en ecosistemas acuáticos y artrópodos terrestres. Colección de Libros de investigación Pontificia Universidad Javeriana. Colombia. 215pp.*
- GILCHRIST, D. 1967. *A practical course in Agricultural chemistry*. Pergamen Press. Londres. 158pp.
- GÓMEZ, R. y M. TORRES. 2005. Producción Primaria de *Rhizophora mangle* en Cayo Coco, Cuba. *En: MENÉNDEZ, L. y J.M. GUZMÁN (eds). Ecosistemas de manglar en el Archipiélago Cubano. Editorial Academia Cuba. 465pp.*
- GRIMALDI, S.; T. CUÉLLAR y C. RIVERA. 2010. Productividad a través del seguimiento de la caída de hojarasca en el bosque de manglar. *En: RIVERA C. y T. CUÉLLAR. Ecosistema de manglar de la Bahía de Jiquilisco Sector Occidental. El Salvador. 245pp.*

- HOGARTH, P. 2007. *Biology of Mangroves and Seagrasses*. Oxford University Press. United States of America. 273pp.
- HOLGUÍN, G., Y. BASHAN, R. MENDOZA, E. AMADOR, G. TOLEDO, P. VÁSQUEZ Y A. AMADOR. 1999. *La Microbiología de los manglares*. Ciencia y Desarrollo. 8pp
- HUTCHINGS, P. Y P. SAENGER. 1987. *Ecology of Mangroves*. University of Queensland Press. Australia. 388pp.
- JIMÉNEZ, J. 1994. *Los Manglares el Pacífico Centroamericano*. Editorial Fundación UNA. Heredia, Costa Rica. 336pp.
- JIMÉNEZ, I.; L. SÁNCHEZ-MÁRMOL y N. HERRERA. 2004. *Inventario Nacional y Diagnóstico de los Humedales de El Salvador*. MARN/AECI. El Salvador.
- JUMAN, R. 2005. Biomass, litterfall and decomposition rates for the fringed *Rhizophora mangle* forest lining the Bon Accord Lagoon, Tobago. *Rev. Biol. Trop.* 53 (1): 207-217.
- KATHIRESAN, K. y B.L. BINGHAM. 2001. *Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems*. *Advances in Marine biology*. 40: 81-251.
- LACERDA, L.D. 2001. *Mangrove ecosystems: function and management*. Springer, USA. 241pp.
- LEGENDRE, P. y L. LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*. 2d Edition. Elsevier. 870pp.
- LIN, Y.M, X.W. LIU, H. ZHANG, H. Q. FAN, G. H. LIN. 2009. Nutrient conservation strategies of a mangrove species *Rhizophora stylosa* under nutrient limitation. Springer. 11pp.
- LÓPEZ PORTILLO, J. y E. EZCURRA. 1985. Litter fall of *Avicennia germinans* L. in a one year cycle in a mudflat at the Laguna Mecoacán, Tabasco, México. *Biotropica* 17(3): 186-190.
- LUGO, A. y S. SNEDAKER. 1974. Ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 39-64
- LUGO, A. 1999. Mangrove ecosystems research with emphasis on nutrient cycling. *En: YAÑEZ-ARANCIBIA, A. y A. LARA-DOMÍNGUEZ. (Eds) Ecosistema de Manglar en América Tropical*. Instituto de Ecología, A.C. México. UICN/ORMA. Costa Rica. NOAA/NMFS Silver Spring, MD, USA. 380pp.
- LÜTTGE, U. 2008. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2da Edición. Springer. Germany. 458pp.

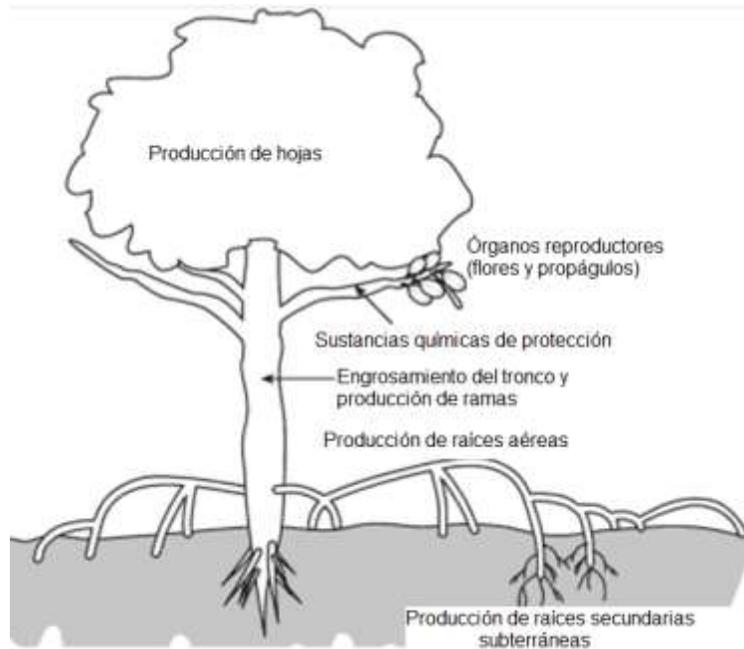
- MEDINA, E. 1999. Mangrove physiology: the challenge of salt heat and light stress under recurrent flooding. *En: YAÑEZ-ARANCIBIA, A. y A. LARA-DOMÍNGUEZ. (Eds) Ecosistema de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, A.C. México. UICN/ORMA. Costa Rica. NOAA/NMFS Silver Spring, MD, USA. 380pp.*
- MENÉNDEZ, L.; J.M. GUZMÁN; R. CAPOTE-FUENTES. 2005. Manglares cubanos: biomasa de hojarasca. *En: MENÉNDEZ, L. y J.M. GUZMÁN (eds). Ecosistemas de manglar en el Archipiélago Cubano. Editorial Academia Cuba. 465pp.*
- MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (MARN). 2006. Plan Nacional de Ordenamiento y Desarrollo Territorial. Catalogo de Espacios Naturales. El Salvador, C.A. 185 pp.
- MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (MARN). 2011. Biodiversidad marino costera de El Salvador. Análisis de vacíos y estrategias para su conservación. TNC. 120pp
- MONTAGNINI, F. y C. JORDAN. 2003. Reciclaje de nutrientes, *En: GUARIGUATA, M. y G. KATTAN. Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Libro Universitario Regional. Costa Rica. 692pp.*
- NAVARRETE, A. y J. J. OLIVA-RIVERA. 2002. Litter production of *Rhizophora mangle* at Bacalar Chico, southern Quintana Roo, Mexico. *Universidad y Ciencia. 18(26):79-86.*
- NIXON, S.W.; B. FURNAS; V. LEE; N. MARSHALL. 1984. The role of mangroves in the carbon and nutrient dynamics of Malaysia estuaries. *Proceedings of the Asian Symposium on Mangrove Environment - Research and Management. 534-544pp.*
- ORGANIZACIÓN DEL SECTOR PESQUERO Y ACUÍCOLA DEL ISTMO CENTROAMERICANO (OSPESCA). 2006. Caracterización del estero de Jaltepeque con énfasis en la pesca y la acuicultura. Plan Regional de Pesca y Acuicultura Regional (PREPAC). 169pp.
- ORGANIZACIÓN DE ESTADOS AMERICANOS (OEA). 1974. El Salvador, Zonificación Agrícola. Disponible en red: <http://www.oas.org/DSD/publications/Unit/oea34s/begin.htm#Contents> (consultado el 05 de marzo)

- ORIHUELA BELMONTE, E.; C. TOVILLA; H. VESTER; T. ÁLVAREZ. 2004. Flujo de materia en un manglar de la costa de Chiapas, México. *Madera y Bosques*. 10 (2): 45-61.
- RAMÍREZ, E. 2006. Testimonio Histórico sobre los recursos naturales de la Barra de Santiago. Unión internacional para la Conservación de la Naturaleza. El Salvador. 32pp.
- RICO-GRAY V. y A. LOT, 1983. Producción de hojarasca del manglar de la laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Biótica* 8 (3).
- RIVERA-MONROY, V.; J. DAYA; R. TWILLEY; F. VERA-HERRERA y C. CORONADO-MOLINA. 1995. Flux of nitrogen and sediment in a fringe mangrove forest in Terminos lagoon, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 40 (2): 139-160.
- ROSS, M.; P. RUIZ, G. TELESNICKI, J. MEEDER. 2001. Estimating above-ground biomass and production in mangrove communities of Biscayne National Park, Florida (U.S.A.). *Wetlands Ecology and Management* 9: 27–37.
- SAENGER, P. 2002. *Mangrove Ecology, silviculture and conservation*. Kluwer Academic Publishers. USA. 270pp.
- SOLANO, F. 2005. Aspectos Pesqueros, Biológicos y Socioeconómicos de la Captura del Cangrejo Rojo *Ucides occidentalis* en los Manglares de Ecuador. Instituto Nacional de la Pesca. Disponible en red: [http://www.inp.gov.ec/files/67fb77d560\\_Aspectos%20pesqueros%20biologicos%20y%20socioeconomicos%20cap.pdf](http://www.inp.gov.ec/files/67fb77d560_Aspectos%20pesqueros%20biologicos%20y%20socioeconomicos%20cap.pdf) (consultada el 23 de noviembre)
- SPALDING, M.; M. KAINUMA y L. COLLINS. 2010. *World Atlas of Mangroves*. Earthscan. UK. 319pp.
- SUGDEN, A. 1997. *Diccionario Ilustrado de Botánica*. Editorial Everest. España. 216pp.
- TOMLINSON, P.B. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press. United States of America. 413 pp.
- TWILLEY, J., S. SNEDAKER, E. YAÑEZ-ARANCIBIA y E. MEDINA. 1996. Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Estuaries: Perspectives of Mangrove Ecosystems. *En*: MOONEY H., J. CUSHMAN, E.. MEDINA, O. SALA, E. SCHULZE. *Functional Roles of Biodiversity: A global perspective*. John Wiley and Sons Ltd. 46pp.

- TWILLEY, R. y J. DAY. 1999. The productivity and nutrient cycling of mangrove ecosystem. *En*: YAÑEZ-ARANCIBIA, A. y A. LARA-DOMÍNGUEZ. (Eds) Ecosistema de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, A.C. México. UICN/ORMA. Costa Rica. NOAA/NMFS Silver Spring, MD, USA. 380pp.
- UNIÓN INTERNACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA (UICN). 1983. Global status of mangrove ecosystems. UICN. 88pp.
- VANUCCI, M. 2004. Mangrove Management and Conservation: Present and Future. United Nations University Press. United States of America. 324pp.
- VÁSQUEZ, A. 2007. Producción forestal: Fundamentos. Universidad Estatal a Distancia (UNED). Costa Rica. 187pp.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical ecosystems. *Ecology* 65:285-298
- YAÑEZ-ARANCIBIA, A.; R. TWILLEY y A. LARA-DOMÍNGUEZ. 1998. Los ecosistemas de manglar frente al cambio climático. *Madera y Bosques*. 4 (2): 3-19.
- WANG, W.Q. ; M. WAN y P. LIN. 2003. Seasonal changes in element contents in mangrove element retranslocation during leaf senescence. *Plant and Soil* 252: 187–193
- WOODROFFE, C.; K. BARDSLEY; P. WARD y J. HANLEY. 1988. Production of mangrove litter in a macrotidal embayment, Darwin Harbour, N.T., Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 26 (6): 581-598.

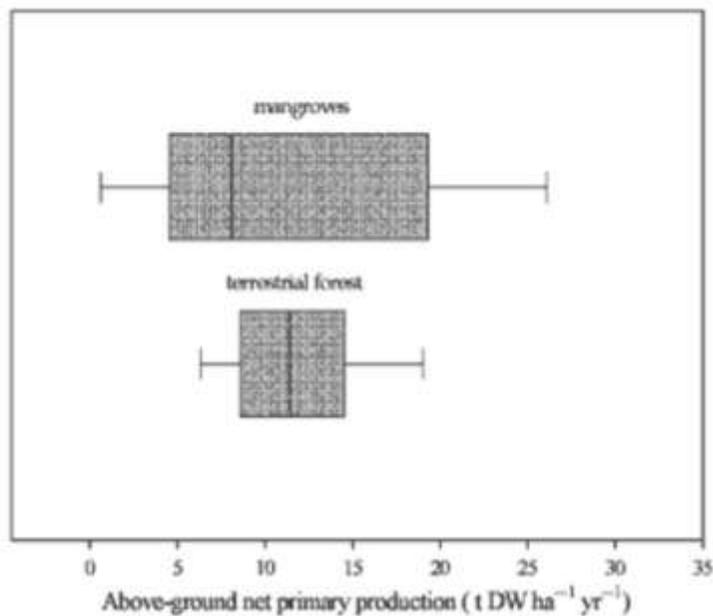
## 10. ANEXOS

Anexo 1: Sitios de la planta hacia donde se dirige lo generado por la producción primaria (Alongi 2009).

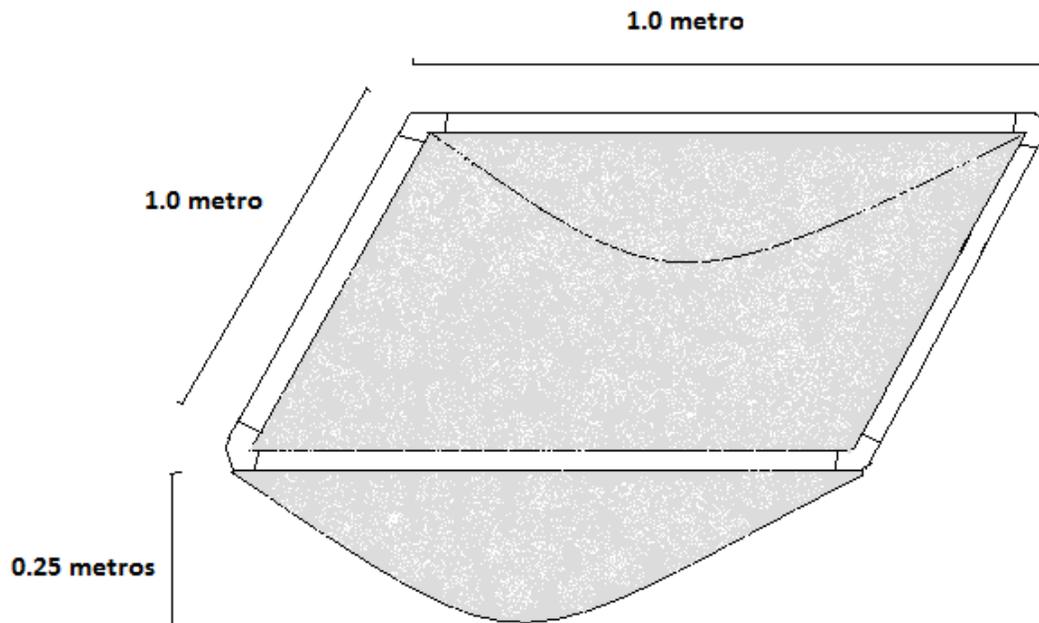


Anexo 2: Comparación de la productividad primaria neta aérea (t de peso seco/ha/año) de los manglares y los bosques terrestres tropicales (Alongi, 2009).

La línea vertical en la caja representa la mediana, la caja comprende los datos entre el primer y tercer cuartil, la línea horizontal muestra la dispersión de los datos. (entre el percentil 5 y 95)



Anexo 3: Características de las trampas de hojarasca.



Las trampas de hojarasca están fabricadas con cuatro tubos de PVC de ancho de media pulgada y largo un metro, los cuales están unidos con codos, a manera de formar un marco cuadrado con medidas de 1 metro X 1 metro. Pegado a este marco, se encuentra una bolsa con profundidad de 25 centímetros aproximadamente. Esta bolsa está hecha con tela de mosquitero, y tiene una luz de malla de un milímetro.