

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
(CATIE)

PROGRAMA DE ENSEÑANZA
ÁREA DE POSGRADO

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE RODALES CON
Pelliciera rhizophorae DEL MANGLAR DE ESTERO GUARUMAL, SIERPE,
COSTA RICA

*Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico de Posgrado y Capacitación del
Programa de Enseñanza en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro
Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza para optar por el grado de*

Magister Scientiae

por

VICTORIA MAINARDI GRELLET

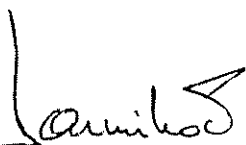
Turrialba, Costa Rica

1995

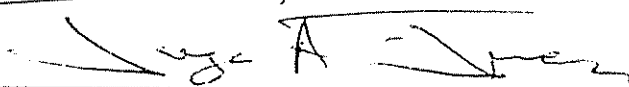
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

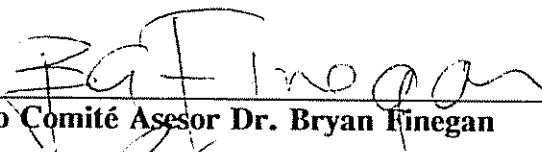
FIRMANTES:



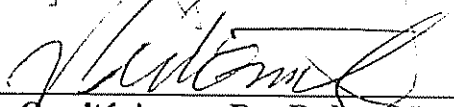
Profesor Consejero Dr. Daniel Marmillod Sigris



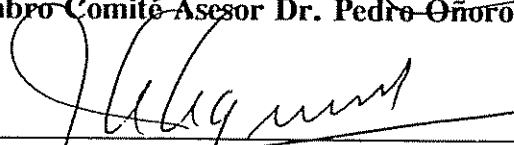
Miembro Comité Asesor Dr. Jorge Arturo Jiménez



Miembro Comité Asesor Dr. Bryan Finegan



Miembro Comité Asesor Dr. Pedro Oñoro



Jefe, Area de Postgrado Dr. Juan A. Aguirre



Director, Programa de Enseñanza Dr. Pedro Ferreira



Candidata, Victoria Mainardi Grellet

A mis padres,

Lidia y Eduardo.

AGRADECIMIENTOS

A mi Profesor Consejero, Dr. Daniel Marmillo y a los miembros del Comité de Tesis, Dr. Jorge A. Jiménez, Dr. Bryan Finegan y Dr. Pedro Oñoro, quienes no sólo me brindaron su experiencia y conocimientos sino también el estímulo necesario para poder concluir mis estudios.

A todas y cada una de las personas que me ayudaron en las diferentes etapas de la maestría, y de manera especial a:

Jorge Faustino, Jaime Polanía y Luis Guillermo Brenes por su apoyo en el inicio de mi trabajo de tesis.

Greivin Lara y Ruperto Rojas por su colaboración en el arduo trabajo de campo.

Johnny Perez por su colaboración en el análisis de los datos.

Glenn Hyman por la realización de los mapas.

Galileo Rivas , Ulrike Wagner, Juan Díaz, Javier Puig y René Ayerdi por la ayuda en la redacción del primer borrador de la tesis.

Xinia Aguilar por su colaboración en la edición de la tesis.

Alvaro Chaves por la preparación de los gráficos y compaginación del documento.

A todo el personal de apoyo del Proyecto Olafo por su permanente disposición y colaboración durante el trabajo, particularmente a Maritza Martínez, Myrna Montero, Alexander Chavez, Milton Castellón y Antonio Mata.

A Madeleña por el préstamo del instrumental utilizado durante el trabajo de campo.

A la Universidad Nacional de Tucumán, al Gobierno y pueblo de Holanda por la financiación de la maestría, y al Proyecto Danida-Manglares por haber financiado el trabajo de campo.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág
RESUMEN	vii
SUMMARY	viii
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	xi
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	3
2.1 Definición e importancia	3
2.2 Distribución	5
2.3 Estructura y factores que la afectan	7
2.3.1 Fisiografía	8
2.3.2 Gradientes fisico-químicos	9
2.3.3 Clima y extensión de la cuenca de drenaje	10
2.3.4 Dispersión diferencial de las semillas	11
2.3.5 Factores bióticos	12
2.3.5.1 Depredación diferencial de las semillas	12
2.3.5.2 Competencia	13
2.3.6 Procesos dinámicos	13
2.3.6.1 Dinámica de claros	13
2.3.6.2 Dinámica de los disturbios naturales	14
3. MATERIALES Y METODOS	16
3.1 Localización y descripción del área de estudio	16
3.1.1 Ubicación	16
3.1.2 Vegetación	16
3.1.3 Clima y microclima	16
3.1.4 Geología	19
3.1.4.1 Geología local	19
3.1.4.2 Geología Estructural	19
3.1.5 Geomorfología	20
3.2 Descripción del sitio de estudio	20

3.3 Descripción de la metodología de muestreo	20
3.3.1 Determinación de atributos estructurales	23
3.3.1.1 En los transectos	23
3.3.1.2 En las parcelas	23
3.3.2 Determinación de los atributos ambientales	24
3.3.2.1 En los transectos	24
3.3.2.2 En las parcelas	24
3.4 Métodos de análisis de datos y procedimientos usados	25
3.4.1 Análisis de la vegetación	25
3.4.2 Análisis de la relación entre comunidades boscosas y el ambiente	27
4. RESULTADOS	28
4.1 Caracterización de la vegetación	28
4.1.1 Composición florística del Estero Guarumal	28
4.1.1.1 Riqueza florística y asociación entre especies	28
4.1.1.2 Subdivisión por composición florística	30
4.1.2 Estructura del Estero Guarumal	31
4.1.2.1 Asociación entre alturas del dosel y mezclas florísticas	31
4.1.2.2 Subdivisión por altura del dosel	32
4.1.3 Identificación de los principales tipos de bosque	34
4.1.4 Composición florística y estructura de las comunidades boscosas	35
4.1.4.1 Bosque bajo de <i>P. rhizophorae</i>	35
4.1.4.2 Bosque alto de <i>P. rhizophorae</i>	36
4.1.4.3 Bosque de <i>R. racemosa</i>	38
4.1.4.4 Bosque mixto bajo de <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i>	41
4.1.4.5 Bosque mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i>	43
4.1.4.6 Bosque de <i>P. rhizophorae</i> y <i>A. aureum</i>	43
4.1.4.7 Bosque de <i>P. rhizophorae</i> y <i>M. oleifera</i>	45
4.1.4.8 Bosque mixto bajo de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i>	47
4.1.4.9 Bosque mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i>	49

4.1.4.10 Bosque mixto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> y <i>A. aureum</i>	52
4.1.4.11 Bosque mixto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> , <i>A. germinans</i> y <i>A. aureum</i>	52
4.1.4.12 Comunidad boscosa de <i>A. aureum</i>	54
4.2 Relación entre comunidades boscosas y ambiente	56
4.2.1 Análisis de la varianza y prueba Duncan de separación de medias	56
5 DISCUSION	66
5.1 Estructura y composición florística de las comunidades boscosas del Estero Guarumal	66
5.1.1 Comunidades boscosas de la zona superior del estero	66
5.1.2 Comunidades boscosas de la zona intermedia del estero	68
5.1.3 Comunidades boscosas de la zona inferior del estero	69
5.2 Relación con otros patrones estructurales	69
5.3 Zonación de especies a lo largo del Estero Guarumal	72
5.4 El desplazamiento de <i>P. rhizophorae</i> en el sector intermedio del gradiente de salinidad	73
5.5 El desplazamiento de <i>P. rhizophorae</i> del sector intermedio de gradiente altura de inundación	75
6 CONCLUSIONES	77
8 BIBLIOGRAFIA	78

MAINARDI GRELLET, V. 1995. Estructura y composición florística de rodales con *Pelliciera rhizophorae* del manglar de estero Guarumal, Sierpe. Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 81 p.

RESUMEN

Pelliciera rhizophorae ha sido señalada frecuentemente como una especie de mangle de interés forestal. No obstante, no se dispone aún de conocimientos básicos sobre sus patrones de distribución y abundancia.

El objetivo del presente trabajo fue determinar la estructura y la composición florística de rodales con *P. rhizophorae* en el Estero Guarumal del Río Sierpe, y establecer su relación con la posición en el estero, altura de inundación, compactación del sedimento y salinidad intersticial.

Se utilizó un diseño de muestreo de conglomerados en dos etapas. En la primera etapa se establecieron conglomerados a partir del mapa de vegetación de la Reserva Forestal de Térraba-Sierpe y en la segunda, se muestrearon variables de la vegetación y del ambiente por medio de transectos perpendiculares al estero y de parcelas establecidas al azar sobre los mismos.

Pelliciera rhizophorae está ampliamente distribuida a lo largo del Estero Guarumal. Las discontinuidades estructurales y florísticas de los rodales con esta especie permiten identificar 12 comunidades boscosas cuyo desarrollo estructural y riqueza florística disminuyen desde la zona superior a la zona inferior del mismo.

Las variables ambientales que mejor discriminaron entre comunidades boscosas fueron distancia a la boca, salinidad intersticial, altura de inundación y compactación del sedimento. De estas, las de mayor poder de discriminación fueron distancia a la boca y salinidad intersticial.

Los bosques puros de *P. rhizophorae* se sitúan en los extremos del estero. En la zona intermedia del mismo, *P. rhizophorae* es desplazada por *R. racemosa*.

Respecto al gradiente de inundación de las mareas, los bosques puros de *P. rhizophorae* del extremo superior del estero se ubican en la parte baja mientras los bosques puros del extremo inferior del estero se ubican en la parte alta del mismo.

MAINARDI GRELLET, V. 1995. Structure and floristic composition of *P. rhizophorae* mangrove stands from Estero Guarumal, Río Sierpe, Costa Rica. Thesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. 81 p.

SUMMARY

Pelliciera rhizophorae has been designated frequently as a mangrove species of forest value. Nevertheless, little knowledge is available regarding its distribution and abundance patterns.

The objective of this research was to determine the structure and floristic composition of *P. rhizophorae* mangrove stands in the Estero Guarumal of Río Sierpe and to establish its relationship with the Estuary's location, flooding height, sediment compactation and soil salinity.

In order to conduct this study a conglomerate sampling design in two stages was utilized. During the first stage, conglomerates were designated employing a Vegetation Map of Térraba-Sierpe Forest Reserve and for the second, vegetation and environmental variables were sampled using transects perpendicular to the Estuary and plots established at random.

Pelliciera rhizophorae is widely distributed along Estero Guarumal. The structural and floristic discontinuities of the *P. rhizophorae* mangrove stands allowed to identify 12 forest communities in the Guarumal estuary, whose structural development and floristic richness diminish from the upper to the lower areas.

The environmental variables which best discriminated between forest communities were distance from the river mouth, interstitial salinity, sediment flooding and compactation height, but of these, the best were distance from the river mouth and soil salinity.

The pure *P. rhizophorae* forests are located in the Estuary's edges while *R. racemosa* replaces *P. rhizophorae* at the central stands.

The pure forest at the upper edge is located in the lower part of the tide flooding gradient and the pure forest at the lower Estuary edge in its upper area.

LISTA DE CUADROS

1.	Frecuencia y asociabilidad de especies en el Estero Guarumal (N=puntos de muestreo).	29
2.	Tabla de frecuencia de clase de mezcla florística Vs. clase de altura del dosel	32
3.	Límites mínimos y máximos de altura del dosel de cada clase de mezcla florística	33
4.	Comunidades boscosas, frecuencia, proporción de la superficie muestreada por medio de parcelas y relación entre ésta y la proporción del área muestreada a través de transectos de cada uno	34
5.	Composición florística del bosque bajo de <i>P. rhizophorae</i>	35
6.	Composición florística del bosque alto de <i>P. rhizophorae</i>	36
7.	Composición florística del bosque de <i>R. racemosa</i>	38
8.	Composición florística del bosque mixto bajo de <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i>	41
9.	Composición florística del bosque mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i>	43
10.	Composición florística del bosque de <i>P. rhizophorae</i> y <i>A. aureum</i> (1800 m ² muestreados)	45
11.	Composición florística del bosque mixto de <i>P. rhizophorae</i> y <i>M. oleifera</i> (1200 m ² relevados)	47
12.	Composición florística del bosque mixto bajo de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i>	47
13.	Composición florística del bosque mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i> (1200 m ² muestreados)	49
14.	Composición florística del bosque mixto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> y <i>A. aureum</i> (1800 m ² muestreados)	52
15.	Composición florística del bosque mixto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> , <i>A. germinans</i> y <i>A. aureum</i> (1800 m ² muestreados)	54
16.	Composición florística del bosque con <i>A. aureum</i> (1200 m ² muestreados)	56

17	Análisis de la varianza de comunidades boscosas Vs variables ambientales	56
18	Agrupamiento de cada variable ambiental según la prueba de Duncan de separación de medias	58
19	Coefficientes canónicos correspondientes al análisis discriminante canónico	59

LISTA DE FIGURAS

1.	Localización del área de estudio	17
2.	Ubicación de los transectos	21
3.	Frecuencia de las clases de mezcla florística en un total de 526 puntos de muestreo provenientes de transectos.	31
4.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque bajo de <i>P. rhizophorae</i> .	37
5.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque alto de <i>P. rhizophorae</i> .	39
6.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque de <i>R. racemosa</i> .	40
7.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque mixto bajo de <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i> .	42
8.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i> .	44
9.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque de <i>P. rhizophorae</i> y <i>A. aureum</i> .	46
10.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque de <i>P. rhizophorae</i> y <i>M. oleifera</i> .	48

11.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque mixto bajo de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i> .	50
12.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i> .	51
13.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> y <i>A. aureum</i> .	53
14.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> , <i>A. germina</i> .	55
15.	Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los individuos con $DAP \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los individuos con $DAP < 5$ cm en el bosque de <i>A. aureum</i> .	57
16.	Proyección de las comunidades boscosas sobre los primeros dos ejes de un análisis discriminante canónico basado en la posición en el delta, la clase de inundación y el tipo de sedimento.	60
17.	Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas Vs. distancia promedio a la boca.	61
18.	Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa Vs. distancia promedio a la boca.	62
19.	Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas Vs. altura de inundación.	62
20.	Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa Vs. altura de inundación.	63
21.	Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas de la zona superior del estero Vs. altura de inundación.	64

22.	Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas de la zona inferior del estero Vs. altura de inundación.	64
23.	Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa de la zona superior del estero Vs. altura de inundación.	65
24.	Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa de la zona inferior del estero Vs. altura de inundación.	65

1. INTRODUCCION

Como los pobladores de otras áreas costeras tropicales y subtropicales del mundo, los habitantes de la Costa Pacífica de Costa Rica han utilizado durante cientos de años los manglares para su subsistencia.

Evidencia de ello son los depósitos de residuos comunitarios encontrados en el borde o en zonas elevadas del manglar de La Malla, en el Pacífico Central del país, que sugieren la presencia de asentamientos indígenas precolombinos asociados a los manglares (Quintanilla 1990).

A pesar de que en su mayoría pertenecen a alguna categoría de protección legal, su elevada tasa de deforestación (45 ha/año), la deforestación de otros bosques de bajura, el cambio de estas áreas y las aledañas a otros usos de la tierra -entre otros problemas- han puesto en peligro a los manglares costarricenses y a las comunidades que dependen de los bienes y servicios que estos brindan (Jiménez 1990, 1992).

El de Térraba-Sierpe representa alrededor del 43% de la superficie cubierta por manglares de Costa Rica, siendo no sólo el más extenso sino también uno de los de mayor desarrollo estructural y riqueza de especies. Esto se debe a las abundantes precipitaciones, a las amplias cuencas de drenaje relacionadas y, probablemente, a la menor salinidad del mar (Jiménez 1981, Jiménez y Soto 1985, Marín 1991, Jiménez 1992).

Por sus particulares características y los problemas que junto a los otros manglares del Pacífico Centroamericano enfrenta, se hace necesario establecer pautas de manejo que aseguren su conservación. No obstante, no existe todavía la información básica necesaria para el desarrollo y la implementación de planes de manejo que aseguren la continuidad de las funciones protectoras, productivas y socio-económicas que cumple.

El "mangle piñuela" o "mangle piña" (*Pelliciera rhizophorae* Triana y Planchón) ha sido señalado como una de las especies de interés forestal de Térraba-Sierpe (Sánchez 1986, Chong 1988, Espinosa 1992). Los habitantes del manglar, en particular los que viven en las "bocas" -desembocaduras de ríos o esteros- y están sujetos a una economía de subsistencia, lo han utilizado durante años para la

construcción de sus viviendas y cercas (Chong 1988, González 1993). Recientemente ha comenzado a usarse también en la construcción de cabañas turísticas.

Pelliciera rhizophorae es una especie de ámbito de distribución limitado: se restringe a las zonas más lluviosas de la Costa Pacífica del continente americano. No se conoce en detalle los patrones de distribución y abundancia, los factores que los afectan ni aspectos dinámicos como por ejemplo crecimiento, mortalidad y regeneración de este género monoespecífico.

Dentro de este contexto, el objetivo general del presente trabajo fue obtener conocimientos iniciales sobre la estructura y la composición de los rodales con *P. rhizophorae* a lo largo del Estero Guarumal del Río Sierpe, y establecer su relación con la posición en el delta, clases de inundación, compactación del sedimento y salinidad intersticial.

Se propusieron los siguientes objetivos específicos:

1. Identificar distintas comunidades boscosas determinando discontinuidades naturales en la estructura y la composición florística de los rodales con *P. rhizophorae*.
2. Describir la composición florística de las comunidades boscosas en que está presente *P. rhizophorae* en términos de abundancia, área basal, diámetro medio e índice de valor de importancia simplificado (IVIs).
3. Describir la estructura de las comunidades boscosas en que está presente *P. rhizophorae* en términos de distribuciones de clases diamétricas y de alturas.
4. Establecer la posible relación entre las diferentes comunidades boscosas con *P. rhizophorae* y su posición en el estero, la altura de inundación de las mareas, la distancia al canal, el grado de compactación del sedimento y la salinidad intersticial.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Definición e importancia

El término manglar designa a un grupo taxonómicamente diverso de especies con adaptaciones morfológicas, anatómicas, fisiológicas y reproductivas que les permiten crecer en la zona de influencia de las mareas en costas tropicales y subtropicales protegidas (Snedaker 1982, Hutchings y Saenger 1987).

Poseen gran valor ecológico: mantienen una compleja red alimenticia, constituyen el hábitat de importante fauna asociada, proporcionan refugio ecológico a especies de otros hábitats, reciclan nutrientes, pueden retener sedimentos y sustancias tóxicas, regulan el microclima, la hidrología y la distribución de los sedimentos.

Poseen también valor económico y social: proveen bienes como madera para aserrío, postes, carbón y leña, pulpa para papel y taninos entre otros. Brindan importantes servicios: sustentan pesquerías, controlan escorrentía e inundaciones, controlan daños por tormentas y huracanes, previenen la erosión y proporcionan trabajo y recreación (Cintrón Schaeffer-Novelli 1983, Saenger *et al.* 1983, Tomlinson 1986, Dugan 1992).

Dominan y caracterizan los hábitats donde se desarrollan, por lo que también se usa el término para designar a todo el ecosistema. Generalmente no hay confusiones contextuales entre ambos significados y la discusión al respecto se vuelve trivial ante el problema que representa para el estudio de la vegetación la ambigüedad de la palabra al emplearse en el sentido de comunidad, originada en la falta de consenso sobre cuáles plantas pertenecen al manglar y cuáles no.

Tomlinson (1986) divide a las especies de mangle en tres grandes grupos: elementos mayores, elementos menores y especies asociadas.

Los elementos mayores -mangles estrictos- son las especies cuyas adaptaciones morfológicas y fisiológicas les permiten colonizar y dominar la estructura de la comunidad. Muestran una fidelidad completa al ambiente de manglar, no penetran en comunidades terrestres y están taxonómicamente aisladas de sus relativas terrestres a nivel de familia, subfamilia y género.

Los elementos menores ocupan hábitats periféricos y sólo raramente forman comunidades puras. En ambientes de transición o en sitios disturbados algunas de estas especies pueden ser componentes de un patrón sucesional secundario.

Especies asociadas son aquellas que invaden los ambientes de transición entre el manglar y los pantanos de agua dulce o salada.

Estudiando los patrones regionales de estructura y composición florística de los manglares de Costa Rica, Jiménez y Soto (1985) clasifican a la vegetación de manglar de acuerdo a sus distribuciones, características biológicas, la salinidad del suelo donde crecen y la intensidad de inundación, en tres categorías: vegetación nuclear, vegetación marginal y vegetación marginal facultativa.

La vegetación nuclear está constituida por las especies tradicionalmente reconocidas como mangles. Están restringidas a zonas influenciadas por las mareas. Representan la mayor parte de la biomasa vegetal, los mayores índices de importancia y la mayoría de las adaptaciones que caracterizan a la vegetación del manglar.

La vegetación marginal está constituida por especies ligadas a la vegetación nuclear aunque se pueden encontrar algunas veces fuera de este ambiente. Comparten algunas adaptaciones con la vegetación nuclear.

La vegetación marginal facultativa está constituida por especies asociadas al manglar sólo ocasionalmente. Se presentan cuando el manglar se encuentra constantemente bajo condiciones de baja salinidad o cuando el área ha sido alterada.

No presentan ninguna de las adaptaciones características de la vegetación del manglar.

2.2 Distribución

Los manglares se encuentran en las costas tropicales y subtropicales situadas entre los 23°30' N y los 23°30' S. Ocasionalmente se extienden hasta latitudes superiores (Cintrón y Schaeffer-Novelli, 1983).

Los cambios en su ámbito latitudinal están relacionados a la presencia de corrientes oceánicas cálidas o frías, acompañando generalmente la isoterma invernal de los 20°C en ambos hemisferios. Sólo hay tres excepciones a este límite termal de su ámbito: el Este de Suramérica, Australia y North Island, en Nueva Zelanda. Esto podría atribuirse a corrientes cálidas de reducida escala o, lo que es más probable, a relictos que indicarían la existencia de refugios o condiciones más benignas en el pasado (Duke 1992).

Se reparten claramente en 2 hemisferios. En el Hemisferio Oriental o Viejo Mundo -Este de Africa, el mar Rojo, la India, el sureste de Asia, Japón meridional, Filipinas, Australia, Nueva Zelanda y el Pacífico Este de Samoa- son más extensos y diversos que en el Hemisferio Occidental o Nuevo Mundo: Atlántico de Africa y América, el Caribe, el Pacífico de América y las Islas Galápagos (Tomlinson 1986).

Esta distribución bimodal de los manglares modernos puede explicarse en términos de su origen, dentro del centro de diversificación temprana de las angiospermas y su subsecuente redistribución vía migración y expansión gobernadas por el realineamiento continental (Tomlinson 1986).

En el Hemisferio Oriental habría cuarenta y seis especies mientras en el Occidental sólo doce especies de las categorías de elementos mayores y menores de Tomlinson.

Duke (1992) establece la presencia de 58 especies en el Hemisferio Oriental y de 12 en el Hemisferio Occidental de las 69 especies de manglar presentes en el

mundo. La especie compartida por ambos hemisferios es el helecho *Achrostichum aureum*.

Otros autores reportan diferentes números de especies para América debido, por un lado, a la incierta taxonomía de algunas especies y, por otro lado, a la falta de una definición definitiva del manglar (Lugo y Snedaker 1974, Golley *et al.* 1975, Gentry 1982, Jiménez y Soto 1985 y Duke *et al.* 1993).

Las especies americanas pertenecen a seis géneros y cinco familias: Rhizophoraceae, Avicenniaceae, Combretaceae, Pellicieraceae y Pteridaceae.

Los géneros de mayor distribución -*Rhizophora*, *Avicennia* y *Laguncularia*- alcanzan los 32°20'N en el archipiélago de Bermudas y los 28°39'S en Laguna, Brasil, en la Costa Atlántica. Al norte de la Costa Pacífica, *Avicennia germinans* llega hasta los 31°15'N, cerca de Puerto Lobos mientras al sur, los manglares desaparecen en la desembocadura del Río Piura, en Perú, a los 05°30'S donde la especie dominante es *Rhizophora spp.* (Cintrón y Schaeffer-Novelli 1992).

En el Istmo Centroamericano, los manglares de la Costa Pacífica muestran mayor diversidad que los del Caribe, especialmente en áreas de alta precipitación. La vegetación se encuentra compuesta por una mezcla de especies cuyo principal componente florístico es el género *Rhizophora*. Se encuentran, además, helechos, hierbas y lianas completamente adaptadas al ambiente de manglar. Otras 40 especies crecen en asociación con el manglar aunque pueden ocurrir también en otros ambientes (Jiménez 1992).

Las especies de distribución más restringida en América Central son *Avicennia bicolor* y *P. rhizophorae*. La primera se distribuye desde las áreas con sequía estacional y abundante escorrentía del Pacífico Norte de Costa Rica hasta el Río Tárcoles, reapareciendo luego en Aguadulce, Panamá. La segunda, aunque se ha registrado su presencia en pequeños rodales aislados en el Caribe, se encuentra principalmente en la Costa Pacífica de Centroamérica, desde el Golfo de Nicoya al norte, hasta el Río Esmeraldas en Ecuador, al sur (Jiménez y Soto 1985, Jiménez 1992).

Sin embargo, registros del Terciario muestran que *P. rhizophorae* tuvo una amplia distribución en el Caribe y Atlántico de Suramérica, al menos hasta el comienzo del Mioceno cuando comienza la reducción de su ámbito (Hammen y Wijmstra 1964, Boer *et al.* 1965, Langenheim 1967, Fuchs 1970, Graham 1977).

Jiménez (1984) explica su distribución en el pasado y la reducida distribución actual de la especie por su sensibilidad a las altas salinidades del suelo y la influencia de los climas del pasado y el presente en los regímenes de salinidad del suelo de los ecosistemas de manglar.

2.3 Estructura y factores que la afectan

La descripción de la estructura de un bosque incluye medidas de la composición de especies, riqueza, diversidad, alturas, diámetros, área basal, densidad, clases de frecuencia y patrones de distribución espacial de las especies que lo componen.

La estructura de manglares es relativamente simple. El número de especies que se puede encontrar en ellos es muy bajo en relación a otros bosques tropicales de bajura. Aunque algunas veces la regeneración forma un segundo estrato, el sotobosque está ausente en la mayoría de los casos. En los sitios con abundantes precipitación y escorrentía, sin embargo, es posible encontrar hierbas, arbustos y lianas.

Las primeras descripciones cuantitativas detalladas de la estructura de estos bosques y de los factores bióticos y abióticos que la controlan, se llevan a cabo en Malasia con el propósito de planificar el manejo forestal (Watson, 1928).

Los estudios sobre el tema realizados en América comienzan alrededor de 1940 y se caracterizan por ser semicuantitativos y asociar a la estructura casi exclusivamente con la zonación o distribución de los árboles en fajas monoespecíficas paralelas a las costas y flujos de agua dulce influenciados por el mar.

El estudio cuantitativo de la estructura comienza tan sólo en la década de los sesenta, intensificándose en la de los setenta. En esta etapa se dirige fundamentalmente al conocimiento de la relación entre la estructura y los factores del ambiente. A un nivel local se tienen en cuenta la fisiografía del terreno, la concentración intersticial de sales y el ordenamiento de los propágulos por acción de las mareas y, a un nivel de generalización más amplio, las diferencias climáticas regionales y la extensión de las cuencas asociadas.

2.3.1 Fisiografía

Lugo y Snedaker (1974) relacionan la estructura de los manglares del sur de La Florida con las características fisiográficas, asumiendo que estas reflejan los múltiples factores físicos que operan en la comunidad e influyen su estructura y composición. Describen 5 comunidades o tipos fisiográficos.

1-Bosque de borde: se ubica en los bordes costeros, de preferencia en los de elevación mayor al nivel promedio de las mareas altas. Esto ocasiona bajas velocidades del agua y favorece la acumulación de materia orgánica.

2-Bosque ribereño: se sitúa en planicies de inundación de ríos y riachuelos y son mojados diariamente por las mareas. En la estación húmeda el nivel del agua aumenta y la salinidad decae por la escorrentía terrestre. La baja velocidad del agua favorece la acumulación de hojarasca. Están dominados por *Rhizophora mangle* y mezclas de *A. germinans* y *L. racemosa*.

3-Bosque sobrelavado: se sitúan en islas bajas y en prolongaciones de tierra en deltas y bahías deprimidas. Están dominados por *R. mangle*. Son inundados por las mareas altas. La velocidad de entrada de las mareas es alta, por lo que no hay acumulación de residuos orgánicos.

4-Bosque de cuenca: ocurren en tierras interiores, en depresiones de drenaje de la escorrentía terrestre. Los cercanos a la costa reciben la influencia diaria de las mareas dominando *R. mangle*. Tierra adentro, la frecuencia de las mareas disminuye dominando *A. germinans* y *L.*

racemosa. Una variante es el "bosque hamaca" que se sitúa en los bordes costeros planos.

5-Bosque enano: este tipo de bosque está limitado a áreas muy localizadas de los bordes costeros planos. Se encuentran todas las especies pero la talla de los individuos no supera los 1.5 m, debido probablemente al aporte inadecuado de nutrimentos.

Los autores afirman que la fisionomía en las diferentes clases responde al esquema de clasificación remarcando el control de la estructura del bosque por la topografía, de la que dependen a su vez la hidrología superficial y la dinámica de las mareas.

Cintrón *et al.* (1985) agregan que los tipos de mayor riqueza de especies son los de cuenca, le siguen los ribereños y finalmente los de borde y que los más densos son los de borde, siguiendo los ribereños y luego los de cuenca. El tipo de bosque de mayor altura y área basal es, por lejos, el ribereño. Las alturas y áreas basales más bajas se presentan en los bosques de cuenca. Los bosques de borde presentan valores intermedios de estos parámetros aunque pareciera no haber diferencias significativas de altura entre los bosques de cuenca y de borde.

2.3.2 Gradientes físico-químicos

También se ha utilizado la idea de las adaptaciones fisiológicas a gradientes físico-químicos para explicar la estructura y composición de los manglares.

Smith (1992) enumera los siguientes gradientes en la zona intermareal:

- 1.- Frecuencia de inundación de las mareas
- 2.- Salinidad de los poros del suelo y salinidad del agua intersticial. Ambas consecuencia de la acción de las mareas pero pueden no variar del mismo modo que la frecuencia de inundación.
- 3.- Nutrimentos como fósforo y nitrógeno.
- 4.- Potencial redox.

5.- pH.

6.- Concentración de ácido sulfhídrico disuelto en el agua de los poros del suelo.

La mayoría de las especies de mangle tienen un ámbito de tolerancia amplio respecto a varios de estos factores. Este es el caso de la salinidad intersticial: sólo *P. rhizophorae*, *Avicennia tonduzii* y *Rhizophora racemosa* se restringen a salinidades del suelo menores de 40‰. En el campo varios de estos gradientes están correlacionados, siendo muy difícil separar sus efectos para determinar su influencia en la estructura del bosque (Smith 1992).

Cintrón *et al.* (1978) encuentran que los patrones de la vegetación en climas áridos están determinados por la concentración de sal intersticial que, a su vez, está relacionada a la topografía de cada sitio. La secuencia de especies en el gradiente es: *Rhizophora spp.* en áreas de menor salinidad a *A. germinans* en las de mayor salinidad. La altura de los árboles es inversamente proporcional a la salinidad del suelo, no encontrándose mangles en sitios con salinidades superiores a 85 o/oo.

Jiménez (1981) y Soto y Jiménez (1982) encuentran en el Pacífico Norte de Costa Rica -región de clima árido- marcados gradientes de salinidad desde los márgenes del canal hacia el interior del manglar. La distribución de especies está determinada por este gradiente: *R. mangle* y *Rhizophora harrisonii* a los lados de los canales y *A. germinans* hacia el interior. Establecen correlaciones inversas entre la concentración de sales del suelo y la altura y el área basal.

En el Pacífico Sur de Costa Rica -de clima más húmedo- los rodales muestran un patrón de zonación menos riguroso debido probablemente a un arreglo más complejo de factores no orientados en gradientes unidireccionales (Jiménez 1981).

2.3.3 Clima y extensión de la cuenca de drenaje

Pool *et al.* (1977) demuestran que a una escala regional los factores que determinan la estructura y la composición de los manglares son la precipitación, su

estacionalidad y el área de la cuenca de drenaje, la que a su vez influiría en el aporte de nutrimentos y escorrentía desde la parte alta de la cuenca.

Presentan índices de complejidad, área basal, altura promedio y abundancia inusualmente altos para regiones de baja precipitación anual y marcada estacionalidad como las Marismas Nacionales de México atribuyendo estos valores a las extensas cuencas de drenaje asociadas.

Jiménez (1981) encuentra que en regiones de escasa precipitación y cuencas de drenaje reducidas, los índices de complejidad y desarrollo estructural son más bajos que en aquellos rodales de regiones con alta precipitación media anual y extensas cuencas de drenaje. En las primeras observa una zonación marcada en relación a la distancia al canal y al incremento en la salinidad del suelo mientras en los ambientes más húmedos los rodales muestran un patrón de zonación menos riguroso.

Jiménez y Soto (1985) observan que la diversidad de especies en las zonas de baja precipitación asociadas a amplias cuencas de drenaje, es similar a la diversidad de las zonas con elevadas precipitación.

Duke (1992) establece que el número de especies en los estuarios australianos no se correlaciona con la precipitación anual y sí con la extensión de la cuenca de drenaje, pero sólo en las zonas de mayor precipitación anual. Los sitios de mayor riqueza de especies están restringidos a estuarios de moderada longitud y valores intermedios de precipitación anual. Aquellos cuyos valores de precipitación anual y longitud del estuario exceden los límites de este ámbito óptimo, presentan menor riqueza de especies.

2.3.4 Dispersión diferencial de las semillas

Rabinowitz (1978) propone la hipótesis de que la ubicación de las especies en fajas monoespecíficas se debe a la acción de las mareas que confinan los propágulos a diferentes zonas intermareales en forma inversa a su tamaño.

Jiménez y Sauter (1991) comparan el establecimiento, supervivencia y crecimiento de *A. bicolor* y *R. racemosa* a lo largo del gradiente de inundación. Afirman que la zonación es regulada principalmente por la profundidad de penetración de las mareas que confina los propágulos a las zonas donde tienen la mayor probabilidad de contribuir a otra generación aunque, la sequía y probablemente las altas salinidades del suelo, limitan la supervivencia y el crecimiento de *R. racemosa* en el interior del bosque, donde crece *A. germinans*.

Smith (1992) cuestiona el efecto de la acción de las mareas en la composición florística, observando que muchas veces dominan la zona intermareal baja especies de semillas más pequeñas.

2.3.5 Factores bióticos

2.3.5.1 Depredación diferencial de las semillas

Aunque la influencia de la depredación y la competencia en la estructura de los manglares se menciona tempranamente en la literatura, desde hace sólo unos años comienza a considerarse su efecto.

Experimentos conducidos principalmente en Australia demuestran que el consumo de propágulos de mangle por cangrejos afecta de manera importante la composición florística del bosque a lo largo de la zona intermareal.

Smith (1987a) encuentra una relación inversa entre la dominancia en el dosel por *Avicennia marina*, *Rhizophora stylosa*, *Bruguiera gymnorrhiza* y *B. exaristata* y la cantidad de depredación de sus propágulos. Atribuye la ausencia de *A. marina* de la zona intermareal media a que en esta zona el 100% de sus propágulos son consumidos por cangrejos.

Trabajando con *Avicennia officinalis* y *Avicennia alba* en Malasia y *A. germinans* en La Florida, Smith (1988a) encuentra que la depredación de propágulos

fue mayor en la zonas donde las especies estaban ausentes del dosel y menor donde estaban presentes.

Smith y Duke (citados por Smith 1992) afirman que la depredación de propágulos podría excluir a *A. germinans* y *L. racemosa* de los bosques dominados por *R. mangle* y *P. rhizophorae* en Panamá.

2.3.5.2 Competencia

Ball (1980) alude a la competencia como responsable de los cambios en la composición florística. Sin embargo la evidencia que presenta es de carácter observacional.

En experimentos de laboratorio Smith (1988b) demuestra competencia entre *Ceriops tagal* y *C. australis*.

2.3.6 Procesos dinámicos

En los últimos años la ecología forestal ha analizado la estructura y composición de los bosques como resultado de los procesos dinámicos que operan en estos (Watt 1947, White 1979, Whitmore 1984 y 1989, Shugart 1984, Pickett y White 1985), sin embargo, los conocimientos sobre el efecto de los cambios que operan en la estructura y composición florística de los manglares son incipientes.

2.3.6.1 Dinámica de claros

Smith (1987ac) trabajando con *A. marina*, *Bruguiera. parviflora*, *B. exaristata* y *Rhizophora apiculata*, encuentra que la regeneración de estas especies es más abundante en los claros que bajo el dosel.

Aguilar (1990, datos no publicados) relacionando la regeneración de *Rhizophora spp.* y *P. rhizophorae* con el grado de apertura del dosel, observa que éste favorece el establecimiento y crecimiento de ambas, especialmente el de *Rhizophora*

spp.. Observa además que la densidad de plántulas de éste género es mayor a plena luz, mientras la densidad de plántulas de *P. rhizophorae* es mayor cuando la iluminación es sólo vertical.

2.3.6.2 Dinámica de los disturbios naturales

Numerosos autores han señalado la influencia de los disturbios naturales en la estructura y composición florística de los manglares.

Egler (1948), al observar que los manglares costeros muestran distribuciones diamétricas propia de bosques coetáneos y escasa regeneración, propone la hipótesis de que el manglar avanza hacia el mar en forma intermitente, aprovechando períodos libres de disturbios en los que la comunidad se expande y desarrolla. En períodos con huracanes estas comunidades son destruídas sucesivamente hasta el próximo período libre de disturbios, en que el bosque avanza nuevamente.

Pool *et al.* (1977) atribuyen las reducidas alturas y elevadas densidades de los manglares del sur de La Florida y de Puerto Rico a la influencia de los huracanes que destruyen los rodales en forma periódica.

Cintrón *et al.* (1978) observan que la superficie cubierta por manglar en áreas de climas áridos se expande al destruir los huracanes las dunas que los circundan impidiendo la entrada de agua. Observan también que los patrones cíclicos de la precipitación afectan el crecimiento y la regeneración aún en la ausencia de huracanes, causando expansión y reducción del área que ocupa el manglar.

Jiménez *et al.* (1985) observan que la mortalidad masiva de árboles -muerte de gran número de individuos de todas las clases diamétricas en cortos lapsos de tiempo- es un evento natural y frecuente en los manglares. Este fenómeno está estrechamente relacionado a la naturaleza dinámica de los ambientes donde se desarrollan los manglares. Citan a huracanes, tsunamis, inundaciones, aluviones, procesos geomorfológicos activos y, en los límites latitudinales, las heladas periódicas como causas de este fenómeno.

Los mismos autores agregan que los manglares sometidos a alteraciones periódicas exhiben menor desarrollo estructural y mortalidad de árboles más frecuente que los que crecen en ambientes más estables.

Probablemente los disturbios influyan también en el número de especies del manglar. Smith y Duke (1987) encuentran una correlación positiva entre la ocurrencia de ciclones y la riqueza de especies de los manglares australianos.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización y descripción del área de estudio

3.1.1 Ubicación

El manglar de Térraba-Sierpe se localiza en el Pacífico Sur de Costa Rica, en la planicie deltáica formada por los ríos Grande de Térraba y Sierpe, en la bahía de Coronado. Está delimitado por las coordenadas geográficas 8°45' y 9°05' latitud N y 83°40' a 83°30' longitud O (Figura 1).

Político-administrativamente pertenece al cantón de Osa -provincia de Puntarenas- ocupando parte de los distritos de Cortés y Sierpe.

3.1.2 Vegetación

La mayor parte del área se encuentra clasificada como Bosque Tropical Húmedo (bh-t) de acuerdo al Sistema de Zonas de Vida de Holdridge y una porción reducida como Bosque Premontano Transición a Basal (bmh-p) (Martín 1988).

3.1.3 Clima y microclima

La zona de estudio pertenece a la región climática Pacífico Sur, de clima muy húmedo y muy caliente. En el área de estudio, factores como las brisas marinas y la cobertura boscosa modifican el clima regional originando un microclima local más confortable, sobre todo en cuanto a temperatura.

La precipitación promedio anual oscila alrededor de los 4000 mm anuales. Las lluvias son frecuentes, de gran intensidad, distribuidas generalmente en horas de la tarde.

En los meses de setiembre y octubre son comunes los temporales caracterizados por lluvias durante todo el día.

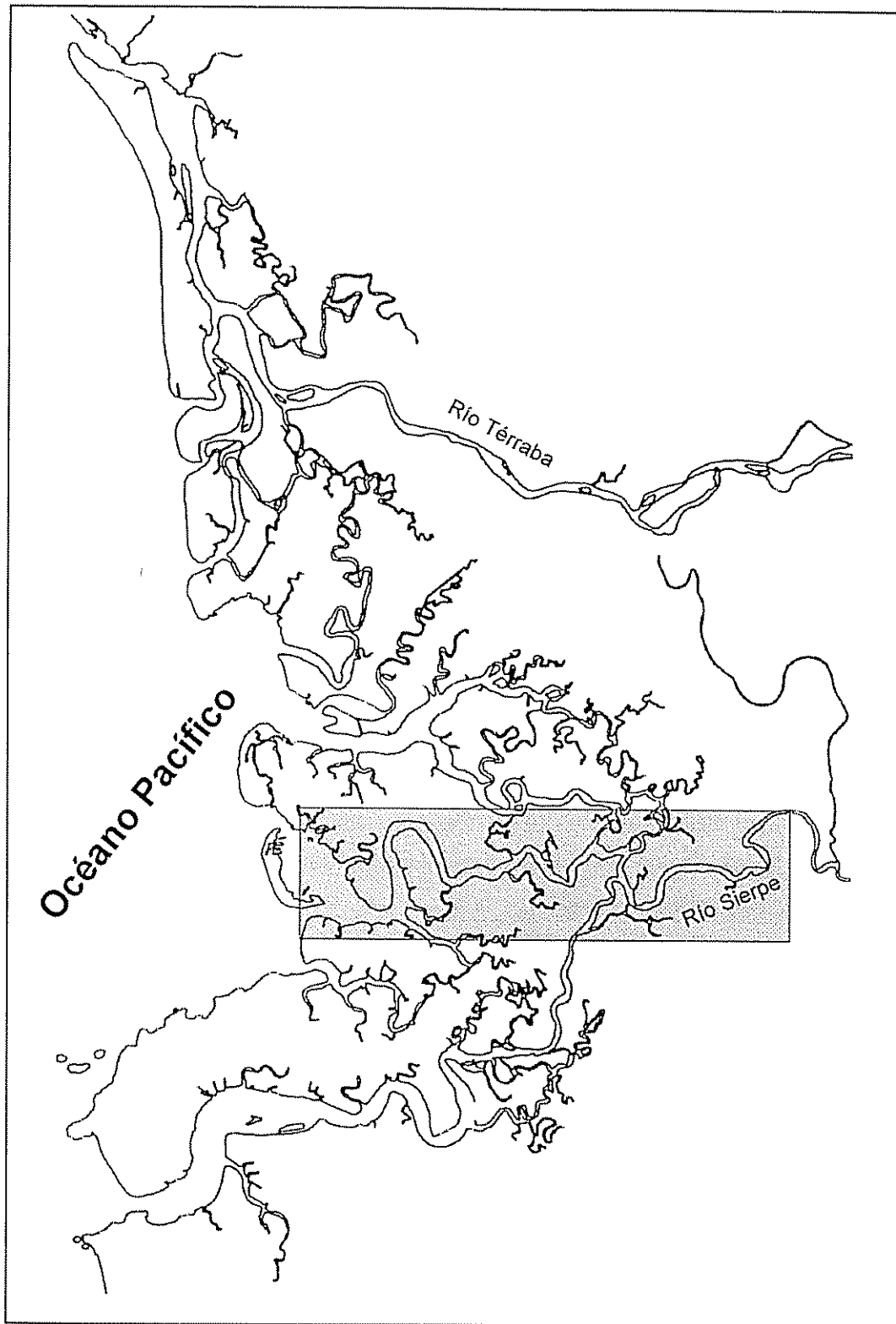


Figura 1. Localización del área de estudio.

La estación seca, no muy definida, se presenta entre diciembre y marzo. En esta se observan lluvias esporádicas, sobre todo en diciembre y abril, los meses de transición.

La estación lluviosa ocurre entre abril y noviembre. En ella se concentra más del 80% de la precipitación anual. Al comenzar el promedio de lluvia es ligeramente inferior a los 200 mm mensuales acercándose a los 370 mm en mayo. En los meses siguientes la precipitación aumenta casi continuamente hasta alcanzar aproximadamente 800 mm en octubre, el mes más lluvioso del año. En noviembre, las lluvias disminuyen a 380 mm.

La temperatura media anual se estima en 27°C. La temperatura máxima promedio es de 32°C. Los meses más calientes coinciden con la estación seca, alcanzando un valor máximo promedio de 33.6°C en marzo. La temperatura mínima promedio se presenta también durante la estación seca, en los meses de diciembre, enero y febrero, con valores promedio de 21.5°C.

Registros de estaciones cercanas al área indican un promedio de 6.1 horas de brillo solar al día. Los meses de mayor brillo solar son enero y febrero con 8.9 y 9.0 horas al día respectivamente en la estación seca, cuando persiste baja nubosidad. La mayor nubosidad de la estación lluviosa, reduce el brillo solar a 4.4 y 6.6 horas al día.

Los vientos prevalentes son los Oestes Ecuatoriales. Dominan en el período abril-noviembre causando la estación lluviosa. Los Sinópticos del Oeste se presentan ocasionalmente en esta estación, provocando temporales. Las brisas locales determinan el microclima del manglar.

La humedad relativa (HR) promedio mensual es de 88%. Varía según la estación, siendo de 89% durante la estación lluviosa y de 83% en la estación seca. El mes de mayor HR es octubre y el de menor HR es febrero.

El clima general de la región es modificado por la cobertura boscosa y las brisas locales que reducen la temperatura dentro del bosque creando un microclima propio en el área de estudio.

3.1.4 Geología

3.1.4.1 Geología local

En la región de Sierpe aflora un basamento ofiolítico de rocas ígneas básicas. Anteriormente se correlacionaban sólo con el Complejo de Nicoya. Actualmente se las diferencia como una cobertura sedimentaria de ambiente marino profundo (Kriz 1991, Obando y Baumgartner, 1986).

Las planicies del delta son de edad cuaternaria y están constituídas por depósitos aluviales desconocidos desde el punto de vista sedimentológico, que se presentan como niveles determinados por los manglares (Batistini *et al.* 1991).

En el delta se encuentra Isla Violín, unidad de basalto del Complejo de Nicoya. Sus características estructurales corresponden a formaciones del Cretácico, compartiendo su geología rocosa con la Península de Osa, de la que parece haber sido separada por un proceso de erosión que dejó el camino al flujo del río Sierpe. Posiblemente una debilidad estructural, asociada a la falla Drake y fallas secundarias, facilitó el entalle del canal actual del río (Sociedad Interamericana de ... 1993).

3.1.4.2 Geología Estructural

La zona es afectada por la colisión del levantamiento buzante del Coco, con una subducción de bajo ángulo y focos sísmicos generalmente a menos de 35 km. El patrón de esfuerzos dominante en la región es compresivo, levantando la costa. En Isla Violín produce el levantamiento de Playa Guarumal, invirtiendo incluso la dirección normal de la pendiente del depósito arenoso (Montero y Morales 1990).

Es una de las regiones de mayor actividad sísmica del país, con una recurrencia en este siglo de 40 ± 3 años para los grandes eventos. Esta actividad sísmica se debe a la acción de la Placa de Cocos bajo la del Caribe en el bloque Osa y Burica y a la "zona de fractura de Panamá", frontera entre las placas Cocos y Nazca. Asociada a la "fractura de Panamá" está la actividad de la falla Drake, la fuente sísmica más peligrosa (Sociedad Interamericana de Desarrollos ... 1993).

3.1.5 Geomorfología

En Térraba-Sierpe se presenta una doble fase deltáica. El delta se ubica en la bahía de Coronado donde aguas tranquilas y fondos someros atenúan las corrientes marinas permitiendo el asentamiento de los sedimentos continentales. La estructura rocosa de Isla Violín actúa como parapeto de las corrientes oceánicas favoreciendo la acumulación y la formación de islotes, bancos y esteros que hacen posible la existencia del manglar.

Las zonas planas pertenecen al área intermareal o marisma, donde convergen la acción marina y la fluvial que aportan y redistribuyen los sedimentos. La amplitud de las mareas es de aproximadamente 3 m (Brenes *et al.* 1993).

3.2 Descripción del sitio de estudio

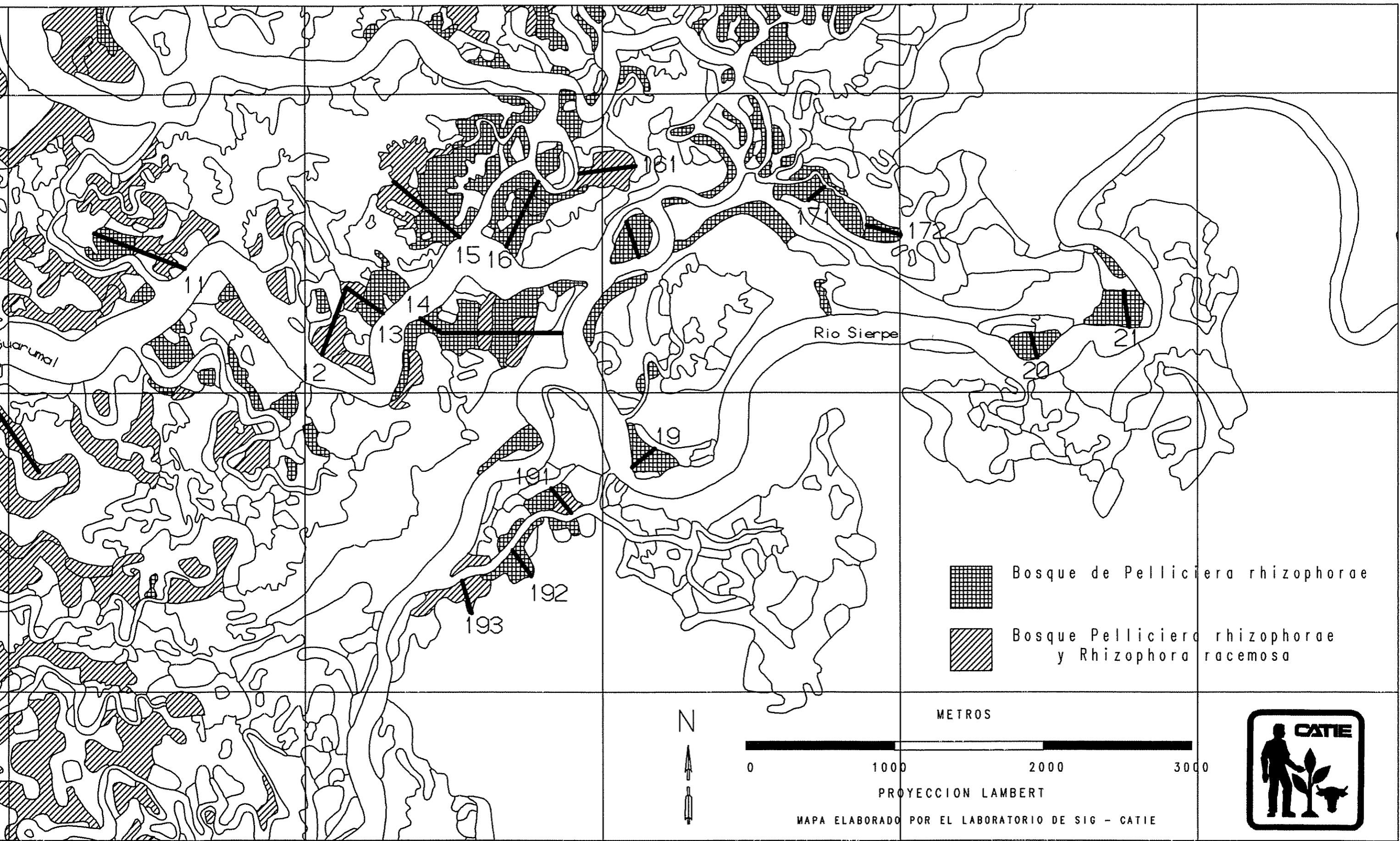
Los sitios muestreados se ubicaron a lo largo del Estero Guarumal, en el Río Sierpe, desde el lugar conocido como Remolino hasta la desembocadura del estero, en Boca Guarumal. El área estudiada estuvo comprendida entre los 8°50' y 8°53' latitud N y 83°37' y 83°29' longitud O (Figura 2). El muestreo se llevó a cabo desde el 26 de enero hasta el 2 de junio de 1994.



3.3 Descripción de la metodología de muestreo

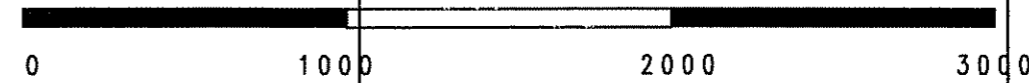
El método de muestreo utilizado fue de conglomerados en dos etapas (Loetsch *et al.* 1973). En la primera etapa del muestreo se establecieron los conglomerados a partir del mapa de vegetación de la Reserva Forestal de Térraba-Sierpe (Asch 1992).

Se agruparon las unidades de vegetación definidas por dicho autor donde se encuentra *P. rhizophorae* ya sea en rodales puros o mezclados con *Rhizophora spp.* y situadas en ambos márgenes del Estero Guarumal. Estas unidades están designadas con los símbolos "P" y "BM2" en el mapa referido.

Los conglomerados muestreados se seleccionaron en forma sistemática, de modo que quedaran equidistantes entre sí, separados por una distancia aproximada de 1 km (Figura 2).



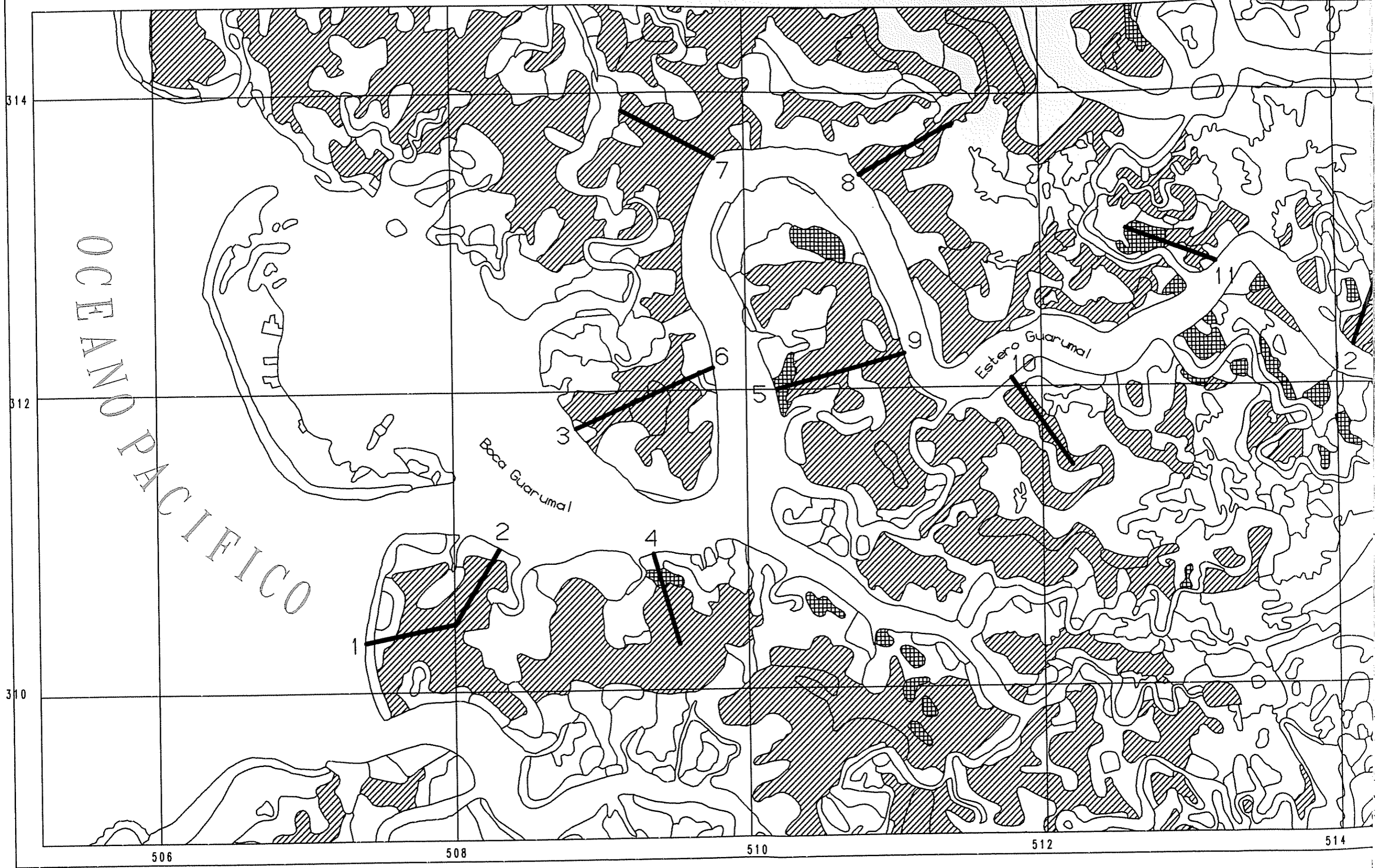
-  Bosque de Pelliciera rhizophorae
-  Bosque Pelliciera rhizophorae y Rhizophora racemosa



PROYECCION LAMBERT

MAPA ELABORADO POR EL LABORATORIO DE SIG - CATIE





OCEANO PACIFICO

Boca Guarumal

Estero Guarumal

506

508

510

512

514

314

312

310

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

Dentro de los conglomerados la vegetación se muestreó de 2 maneras:

a.- sistemáticamente a lo largo de 25 transectos perpendiculares al estero. Su largo fue variable, coincidiendo con el de los conglomerados. Los atributos de la vegetación y del ambiente se determinaron en puntos de muestreo ubicados cada 20 m. Se muestrearon 25 transectos que totalizaron una longitud de 10.5 km y 526 puntos o unidades de muestreo (Figura 2).

b.- en parcelas de 20 x 30 m (600 m²) establecidas al azar a lo largo de los transectos para muestrear con mayor detalle el bosque principal. El número de parcelas establecidas en cada transecto osciló entre 1 y 4, dependiendo de la longitud del mismo. Estas parcelas se ubicaron en forma paralela al estero. Cada parcela se dividió en 6 subparcelas de 100 m². Se establecieron 57 parcelas que totalizaron 3,42 ha de superficie muestreada. Dentro de cada parcela de 100 m² se estableció un cuadrado de 1 m² para el estudio de la regeneración.

En cada punto de muestreo de los transectos se determinaron:

a.- Atributos estructurales

- 1.- Cobertura de las especies arbóreas presentes
- 2.- Cobertura de especies herbáceas o arbustivas
- 3.- Altura del dosel

b.- Atributos ambientales

- 1.- Altura de inundación
- 2.- Grado de compactación del sedimento
- 3.- Distancia al canal principal

En las parcelas se midieron:

a.- Atributos ambientales

- 1.- Altura de inundación
- 2.- Grado de compactación del sedimento
- 3.- Distancia al canal principal
- 4.- Salinidad

b.- Atributos estructurales

- 1.- cobertura de especies herbáceas o arbustivas
- 2.- Especie, DAP y altura total de los individuos de $DAP \geq 5$ cm.
- 3.- Especie y número de individuos por clase de altura en los individuos de \geq a 50 cm de altura y $DAP < 5$ cm.

3.3.1 Determinación de atributos estructurales

La identificación de las especies arbóreas se realizó con la ayuda de un baqueano, el señor Greivin Lara.

3.3.1.1 En los transectos

En cada punto de muestreo se estimó el aporte de cada especie a la composición florística del estrato arbóreo considerándose la abundancia y el área basal de las especies presentes. Este se registró como peso porcentual de las especies presentes.

Se determinó la altura del dosel midiendo con un telémetro la altura de 4 árboles cuya altura se consideró representativa de la misma.

Se estimó el porcentaje de cobertura de las especies herbáceas o arbustivas.

3.3.1.2 En las parcelas

El DAP se midió con cinta diamétrica empleando la altura convencional de 1.30 m cuando las raíces estaban por abajo de la misma y a 30 cm por encima ella cuando la superaban.

La altura total se midió con un telémetro de 30 m de alcance. Este instrumento tiene la ventaja de necesitar un desplazamiento horizontal de pequeño radio alrededor del árbol y la desventaja de que la precisión de las mediciones disminuye rápidamente con la altura del árbol. La lectura del telémetro se corroboró cada 5 árboles con una vara telescópica de 15 m.

Se estimó el porcentaje de cobertura por las especies herbáceas y arbustivas.

En la subparcelas se contó el número de individuos con DAP \geq 5 cm de cada especie por clase de altura. La amplitud de las clases de altura fue de 50 cm comenzando desde los 50 cm de altura y hasta $>$ de 7 m. Se definieron por lo tanto 14 clases de altura.

3.3.2 Determinación de los atributos ambientales

3.3.2.1 En los transectos

Se registró la distancia de cada segmento de la faja al estero. En los casos en que los transectos no se situaron directamente sobre el Estero Guarumal, se registró la distancia de cada segmento al canal en el que estaba ubicado el punto de inicio de la faja.

Se estimó la altura máxima mensual de las mareas por medio de las marcas que dejan en la vegetación. Esta se registró desde el punto de inicio de la faja, a intervalos de 10 m.

La distancia a la boca se determinó sobre el mapa de la vegetación de la Reserva Forestal de Térraba-Sierpe de escala 1:20,000 (Asch 1992).

3.3.2.2 En las parcelas

Se registró la distancia de cada parcela al Estero Guarumal o al estero donde se ubicó el punto de inicio de la faja sobre la que estaba ubicada.

La altura máxima mensual de las mareas se midió de igual manera que en los transectos. Se registró este atributo en cada una de las subparcelas.

Se determinó la salinidad intersticial de 20 parcelas al final de la estación seca, a manera de ensayo exploratorio.

En cada parcela se tomaron 6 muestras de agua intersticial. Las mediciones de concentración de sales se hicieron en la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica.

No se consideró apropiado continuar midiendo posteriormente la salinidad intersticial debido a la alta variabilidad de este factor durante la estación lluviosa.

3.4 Métodos de análisis de datos y procedimientos usados

3.4.1 Análisis de la vegetación

Se clasificó la vegetación de las unidades muestrales provenientes de los transectos subdividiéndoselas, en primer lugar, por su composición florística y, en segundo lugar, por su estructura.

Para subdividir por composición florística, se utilizó como descriptor la cobertura de las especies presentes. Los criterios empleados para esta subdivisión fueron subjetivos.

Se hizo una tabla de frecuencia de las clases de mezcla florística con el procedimiento Proc Frec de SAS.

Para determinar posibles asociaciones entre clases de altura del dosel y las clases de mezcla florística resultantes de la primera subdivisión, se calcularon medidas de asociación entre estos 2 parámetros por medio de una tabla de contingencia de doble entrada, realizándose luego pruebas de Chí cuadrado.

Las clases de altura del dosel utilizadas para la tabla de doble entrada, se definieron de la siguiente manera:

- Clase 1: de 0 a 7 m
- Clase 2: de 7 a 11 m
- Clase 3: de 11 a 15 m
- Clase 4: de 15 a 19 m
- Clase 5: de 19 a 23 m
- Clase 6: de 23 o más

Se subdividió en forma individual cada una de las clases de mezcla florística de acuerdo a las discontinuidades de su estructura utilizándose la altura del dosel como descriptor de la misma.

Las discontinuidades en las alturas del dosel de cada clase de mezcla florística, se detectaron por medio de una tabla de frecuencias de las alturas del dosel de las mezclas florísticas en cada punto de muestreo proveniente de los transectos.

Los intervalos de altura determinados por medio del procedimiento mencionado se introdujeron en un mapa de los transectos para analizar su distribución espacial y determinar si los grupos de alturas definidas por el análisis respondían a distintas fases de desarrollo del bosque o a rodales de estructura diferente.

La tabla de frecuencias se obtuvo con el procedimiento Proc Frec de SAS.

Después cada subdivisión se aplicó análisis discriminante para reclasificar las observaciones dentro de los grupos resultantes.

El procedimiento utilizado fue el Proc Discrim de SAS que calcula varias funciones discriminantes que sirven para ubicar observaciones dentro de grupos. Las funciones discriminantes se calculan en base a una o más variables cuantitativas.

En este caso, las variables cuantitativas fueron la cobertura de las especies presentes en cada punto de muestreo para la primera subdivisión y las alturas del dosel para la segunda subdivisión.

La vegetación de las parcelas se clasificó empleando los criterios de composición florística y estructura desarrollados a partir de la información proveniente de los transectos.

Como descriptor de la composición florística se usó el IVIs (Índice de Valor de Importancia simplificado) de cada especie en la parcela y los porcentajes de helecho *Achrostichum aureum*. Como descriptor de la estructura se usó la altura del árbol de área basal media. Se seleccionó éste parámetro en el supuesto de que representa mejor las condiciones del ambiente que la altura dominante.

Después de cada subdivisión se aplicó análisis discriminante para reclasificar las observaciones dentro de los grupos.

Una vez clasificada la vegetación, se agruparon las parcelas de igual clase en comunidades boscosas.

Se describió la regeneración en cada tipo de bosque por medio de su abundancia y distribución de alturas.

3.4.2 Análisis de la relación entre comunidades boscosas y el ambiente

Se determinó la posible relación entre las comunidades boscosas y las siguientes variables ambientales: posición en el delta, clases de inundación, grado de compactación del sedimento, distancia al canal y salinidad.

Se hizo un ANDEVA y una prueba Duncan de separación de medias para determinar qué variables ambientales discriminaban significativamente entre comunidades boscosas.

Se aplicó análisis discriminante canónico para construir indicadores que discriminen entre las comunidades boscosas en base a su posición en el delta, tipo de sedimento, clase de inundación y salinidad intersticial. El análisis se realizó una vez sin incluir la salinidad intersticial y una segunda vez incluyendo los valores de salinidad intersticial de 20 parcelas.

El procedimiento utilizado fue el Proc Candisc de SAS. Dada una variable clasificatoria y varias variables cuantitativas el Proc Candisc deriva variables canónicas (combinaciones lineales de variables ambientales) que resumen la variación entre clases, o sea entre comunidades boscosas en este caso.

Se describieron estadísticamente los valores de las variables ambientales de cada tipo de bosque por medio del procedimiento Proc Univariate de SAS.

4. RESULTADOS

4.1 Caracterización de la vegetación

4.1.1 Composición florística del Estero Guarumal

4.1.1.1 Riqueza florística y asociación entre especies

A lo largo del Estero Guarumal se encontraron 7 especies arbóreas: 5 mangles estrictos -*Pelliciera rhizophorae* (mangle piñuela), *Rhizophora racemosa* (mangle caballero), *Rhizophora mangle* (mangle gato), *Laguncularia racemosa* (mangle mariquita) y *Avicennia germinans* (mangle salado)- una especie asociada -*Mora oleifera* (alcornoque)- y una especie característica de pantanos de agua dulce: *Pterocarpus officinalis* (sangrillo).

La especie más frecuente fue *P. rhizophorae*, la cual apareció en 488 puntos de muestreo. Esta especie no sólo fue la más frecuente sino también la que presentó mayor cobertura: 70 % o más en 237 de los puntos de muestreo, es decir en un 48.6 % del área estudiada.

Rhizophora racemosa apareció en 471 puntos de muestreo pero mostró una cobertura sensiblemente menor: sólo presentó coberturas de 70% o más sólo en 79 puntos de muestreo, es decir en el 16.8 % del área de estudio.

Mora oleifera sólo apareció en 91 puntos de muestreo, mientras las restantes especies lo hicieron con una frecuencia bastante menor: *A. germinans* en 25, *R. mangle* en 14, *L. racemosa* en 8, y *P. officinalis* sólo en 5 de los puntos muestreados. *Achrostichum aureum* -el helecho del manglar o "negra forra"- se encontró en 146 puntos de muestreo.

En el Cuadro 1 pueden apreciarse las frecuencias de ocurrencia de las especies presentes a lo largo del Estero Guarumal, la frecuencia con que aparecen mezcladas con otras especies y si las mezclas muestran asociación o no.

Cuadro 1. Frecuencia y asociabilidad de especies en el Estero Guarumal (N=puntos de muestreo).

	PR	RR	AA	MO	AG	RM	LR	PO
PR	488							
RR	453**	471						
AA	125**	128NS	146					
MO	80*	59**	22NS	91				
AG	19**	17**	5NS	12**	25			
RM	6**	10*	0NS	4NS	2NS	14		
LR	7NS	6NS	5NS	1NS	0NS	0NS	8	
PO	3**	1**	0NS	3*	1NS	0NS	0NS	5

PR: *P. rhizophorae* RR: *R. racemosa* AA: *A. aureum* MO: *M. oleifera* AG: *A. germinans* RM: *R. mangle* LR: *L. racemosa*
PO: *P. officinalis*

** : prueba de asociación altamente significativa

* : prueba de asociación significativa

NS : prueba de asociación no significativa

Pelliciera rhizophorae mostró asociación positiva con todas las especies, excepto con *L. racemosa*, especie muy poco frecuente y de baja sociabilidad. *R. racemosa* también mostró asociación positiva con la mayoría, con excepción de *L. racemosa* y de *A. aureum*. *Rhizophora mangle* se asoció solamente con *P. rhizophorae* y *R. racemosa*.

Achrostichum aureum, a pesar de ocurrir mezclada con varias especies, presentó asociación positiva solamente con *P. rhizophorae*.

Pterocarpus officinalis y *A. germinans* se asociaron con las mismas especies -*P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *M. oleifera*- pero no mostraron asociación entre sí.

Pelliciera rhizophorae, *R. racemosa* y *A. aureum* se encontraron distribuidas a lo largo de todo el Estero Guarumal, mientras *A. germinans*, *M. oleifera* y *P. officinalis*, se encontraron restringidas a la zona superior del estero. *Rhizophora mangle* se encontró con mayor frecuencia en las zonas baja y media del estero mientras *L. racemosa* lo hizo en la zona baja del mismo.

El número de especies arbóreas aumentó desde la parte baja hacia la parte alta del delta.

4.1.1.2 Subdivisión por composición florística

La frecuencia de ocurrencia de las especies, sus pesos ecológicos y sus relaciones de asociación, permitieron diferenciar 29 clases de mezcla florística en los transectos.

De los 526 puntos de muestreo, 493 (90%) resultaron pertenecer a 9 clases de mezcla florística, mientras 33 (10%) se distribuyeron entre las 20 clases restantes. Estas últimas constituyeron sitios excepcionales y con muy poca presencia en el área de estudio, por lo que no se presentarán en los resultados. Su definición se puede ver en el anexo 1.

Las 9 clases de mezcla florística de distribución más frecuente a lo largo del Estero Guarumal fueron:

- 11: *Pelliciera rhizophorae* puro: presenta una abundancia de 80% o más de *P. rhizophorae*.
- 12: *Rhizophora racemosa* puro: *R. racemosa* ocurre con 75% o más de los individuos.
- 13: *Rhizophora mangle* puro: tiene más del 65% de *R. mangle*.
- 14: *Mora oleifera* puro: tiene 70% o más de *Mora oleifera*.
- 71: De *Achrostichum aureum* o *Negraforral*: presenta una cobertura de $\geq 70\%$ de *Achrostichum aureum*.
- 21: *Mixta de P. rhizophorae* y *R. racemosa*: se encuentran mezcladas ambas especies en cualquier porcentaje sin alcanzar ninguna la proporción que requiere para ser mezcla pura.
- 22: *Mixta de P. rhizophorae* y *A. aureum*: se encuentran presentes ambas especies pero sin alcanzar los porcentajes necesarios para ser puros (*P. rhizophorae* el 80 % y *A. aureum* el 70 %).
- 23: *Mixta de R. racemosa* y *A. aureum*: se encuentran presentes ambas especies pero ninguna alcanza los porcentajes necesarios para ser puras (75 % para *R. racemosa* y 70 % para *A. aureum*).
- 31: *Mixta de P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *A. aureum*: mezcla de estas especies siempre y cuando no haya menos de 15% de *P. rhizophorae*, 10% de *R. racemosa* y 15% de *A. aureum*.

Un 38% de los puntos de muestreo fueron bosques puros de *P. rhizophorae*, mientras un 41 % de ellos consistieron en mezclas de la especie con otras, es decir que *P rhizophorae* se encontró en el 79 % del área relevada (Figura 3).

El análisis discriminante aplicado después de la subdivisión reclasificó 61 observaciones, es decir el 11.6 % Este bajo porcentaje de observaciones reclasificadas es un indicador de la eficiencia de la clasificaciones.

4.1.2 Estructura del Estero Guarumal

4.1.2.1 Asociación entre alturas del dosel y mezclas florísticas

Las tablas de frecuencia de clases de altura del dosel (definidas en la página 32) por clases de mezcla florística para las 9 clases de mezcla más frecuentes y la respectiva prueba de Chí cuadrado, mostraron una estrecha asociación entre ambas categorías ($P < 0.0001$) (Cuadro 2).

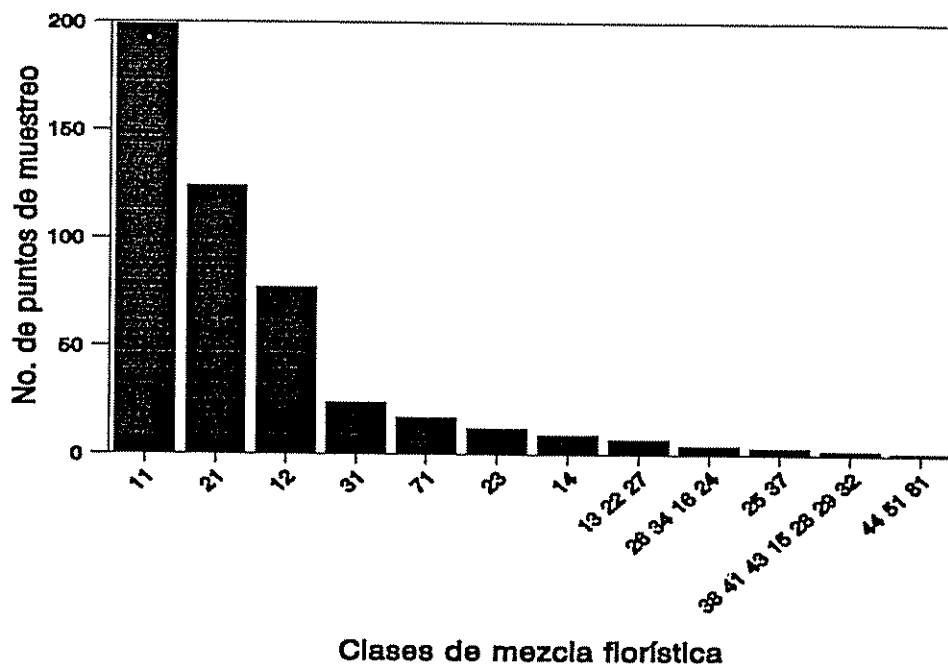


Figura 3. Frecuencia de las clases de mezcla florística en un total de 526 puntos de muestreo provenientes de transectos.

Cuadro 2. Tabla de frecuencia de clase de mezcla florística Vs. clase de altura del dosel

CLASE DE MEZCLA FLORISTICA	CLASES DE ALTURA DEL DOSEL						TOTAL OBSERVAC.
	1	2	3	4	5	6	
11	22	96	19	42	15	4	199
21	3	21	29	31	27	13	124
12	1	3	9	27	30	7	77
31	1	2	7	10	3	1	24
71	7	1	1	5	3	0	17
23	0	0	1	3	6	1	11
14	0	0	0	4	2	3	9
22	0	3	5	0	0	0	8
13	3	4	0	0	0	0	7

La clase de mezcla florística *R. racemosa* pura mostró, en general, mayores alturas del dosel que la de *P. rhizophorae* pura. Las alturas del dosel de la primera se concentraron en la clase 5 (19 a 23 m) mientras las de la segunda se concentraron en las clases 2 y 4: 7 a 11 m y 15 a 19 m respectivamente, mostrando una clara distribución bimodal. Las clases de mezcla mixtas de ambas especies presentaron picos de altura del dosel en clases intermedias.

Otras clases de mezcla florística también mostraron este tipo de distribución, como por ejemplo la 71 y la 14.

4.1.2.2 Subdivisión por altura del dosel

La diferente distribución de alturas del dosel de las distintas clases de mezcla florística, determinó que la búsqueda de discontinuidades estructurales se hiciera dentro de cada clase de mezcla. Para ello se utilizó una tabla de frecuencias de las alturas del dosel de cada mezcla florística (Anexo 2).

Las mezclas florísticas donde se observaron discontinuidades, quedaron subdivididas en 2 grupos por las alturas del dosel. En el Cuadro 3 se presentan los grupos de altura del dosel determinados.

El análisis discriminante realizado después de la subdivisión reclasificó el 1 % de las observaciones.

El mapa de la vegetación de los puntos de muestreo ya clasificada, mostró una clara separación espacial entre bosques altos y bajos de *P. rhizophorae*, entre bosques altos y bajos de *P. rhizophorae* y *R. racemosa* y entre altos y bajos de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *A. aureum* a lo largo del Estero Guarumal (Anexos 3 a 5).

Los bosques altos se ubicaron en la parte superior de delta y los bajos lo hicieron en la zona inferior (Anexos 3 a 5).

Cuadro 3. Límites mínimos y máximos de altura del dosel de cada clase de mezcla florística

Clase mezcla	Grupo	N	Mínimo	Máximo	% de los puntos de muestreo
11	1	124	0,0	11.0	23.6
	2	75	12,0	25.0	14.3
21	1	66	5,5	15.5	12.5
	2	58	17,0	28.0	11.0
12	1	33	5,0	17.0	6.3
	2	44	18,0	26.0	8.4
31	1	14	13.0	15.0	2.7
	2	7	17,0	23.0	1.3
	3	3	6,0	8.0	0.6
71	1	7	3,0	4.0	1.3
	2	10	10,0	21.0	1.9
23	1	7	19,0	23.0	1.3
	2	4	13,0	17.0	0.8
14	1	6	15.0	20.0	1.0
	2	3	25.0	26.0	0.6
22	1	8	10,0	13.0	1.5
13	1	4	8,0	9.0	0.8
	2	3	3,0	5.0	0.6

La clara separación espacial de los bosques en que *P. rhizophorae* es componente importante en altos y bajos, indica la existencia de un factor que limita el desarrollo estructural de esta especie y que varía en la misma dirección del estero.

En el caso de los bosques conformados por *R. racemosa*, o por *R. mangle*, o constituídos por *P. rhizophorae* y *A. aureum*, no se observó este tipo de distribución espacial. El factor que limita el desarrollo de *P. rhizophorae* parece no hacerlo en

estas comunidades boscosas. Si lo hace, su influencia no es tan perceptible como en el caso del bosque de *P. rhizophorae*.

Probablemente las diferencias de desarrollo estructural de estas comunidades boscosas refleje solamente la presencia de rodales en diferentes fases de desarrollo.

4.1.3 Identificación de los principales tipos de bosque

Al aplicar a los datos de las parcelas los criterios de clasificación establecidos por medio de las discontinuidades de la vegetación observadas en los transectos, se determinaron 12 comunidades boscosas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comunidades boscosas, frecuencia, proporción de la superficie muestreada por medio de parcelas y relación entre ésta y la proporción del área muestreada a través de transectos de cada uno.

TIPO DE BOSQUE	PARCELAS	%SUP. MUESTR.	RELACION PARC/TRA
*Bajo de <i>P. rhizophorae</i>	14	24.6	1.0
*Alto de <i>P. rhizophorae</i>	4	7.0	0.5
*De <i>R. racemosa</i>	7	12.3	0.8
*Mixto bajo <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i>	6	10.5	0.8
Mixto alto <i>P. rhizophorae</i> y <i>R. racemosa</i>	6	10.5	0.9
*Mixto bajo <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i>	5	8.8	3.3
*Mixto alto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> y <i>A. aureum</i>	2	3.5	2.7
*De <i>P. rhizophorae</i> y <i>A. aureum</i>	3	5.3	3.5
Mixto de <i>P. rhizophorae</i> y <i>M. oleifera</i>	2	3.5	-
Mixto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> y <i>A. aureum</i>	3	5.3	-
Mixto de <i>P. rhizophorae</i> , <i>R. racemosa</i> , <i>M. oleifera</i> , <i>A. germinans</i> y <i>A. aureum</i>	3	5.3	-
*De <i>A. aureum</i>	2	3.5	1.0

(*) dentro de las nueve mezclas florísticas más frecuentes

Las parcelas no captaron todas las clases florísticas presentes en los transectos ya que el diseño de muestreo estuvo orientado a tomar la información más detallada sólo en rodales con *P. rhizophorae* mientras la información general se tomó a través de transectos continuos que, si bien se establecieron en parches con *P. rhizophorae*, con frecuencia cruzaron rodales donde esta especie no estaba presente.

De esta manera, las clases florísticas de *M. oleifera* puro, de *R. mangle* puro y de *R. racemosa* mezclado con *A. aureum*, no estuvieron respaldadas por ninguna parcela mientras si lo estuvieron clases de mezcla florística poco frecuentes donde estaba presente *P. rhizophorae*.

La proporción de bosques de *P. rhizophorae* y de esta especie mezclada con otras respecto a la superficie muestreada en las parcelas, es similar a la misma proporción en los transectos.

4.1.4 Composición florística y estructura de las comunidades boscosas

4.1.4.1 Bosque bajo de *P. rhizophorae*

Se encuentra distribuido en la zona baja del delta, próximo a la costa. El sedimento en estos sitios es generalmente duro, con una mayor fracción de arena en los bordes de los islotes de sedimento, aportada por el oleaje. Se presentan generalmente en sitios con valores de inundación que oscilan alrededor de los 50 cm.

El estrato herbáceo está ausente, aunque en la zona interna puede encontrarse algo de *A. aureum*.

En este tipo de bosque domina *P. rhizophorae* encontrándose *R. racemosa* en una proporción relativamente baja. El número de individuos es elevado y el área basal total, baja (Cuadro 5).

Cuadro 5. Composición florística del bosque bajo de *P. rhizophorae*

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N ha ⁻¹	%	m ² ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	2179	86.3	10.5	76.4	7.4	162.7
<i>R. racemosa</i>	345	13.7	3.2	23.6	10.8	37.2
Total	2524	100.0	13.7	100.0	-	200.0

Pelliciera rhizophorae se distribuye en las clases diamétricas y de altura inferiores, sin exceder los 25 cm de DAP y los 21.1 m de altura. Aunque con menor densidad, *R. racemosa* presenta diámetros y alturas mayores (Figura 4a y 4b). *P. rhizophorae* presenta además un diámetro medio menor que el de *R. racemosa*.

A simple vista, *R. racemosa* parece dominar la vegetación debido a sus mayores DAP y alturas y la gran cantidad de "ñangas" o raíces de sostén,.

La regeneración de *P. rhizophorae* se presentan en gran cantidad en las clases de altura inferiores disminuyendo su número en forma constante a medida que este atributo aumenta. La regeneración de *R. racemosa*, en cambio, es escasa (Figura 4c).

El tipo de regeneración y la estructura de este tipo de bosque indica que *P. rhizophorae* se reproduce y crece pero sin alcanzar mayor desarrollo estructural debido a un factor limitante que parece no afectar la regeneración.

4.1.4.2 Bosque alto de *P. rhizophorae*

Los bosques altos de *P. rhizophorae* se encuentran ubicados en la parte superior del delta. *Pelliciera rhizophorae* domina claramente en este tipo de bosque, mientras *R. racemosa* está en una proporción muy baja.

En esta formación vegetal, se encuentra presente *M. oleifera*, especie característica de sustratos con bajas salinidades (Jiménez 1985).

El número de individuos es intermedio y el área basal del bosque dobla la de los bosques bajos de la misma especie, lo que indica condiciones ambientales más favorables en éstos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Composición florística del bosque alto de *P. rhizophorae*

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	1425	83.0	23.0	88.3	14.3	171.3
<i>R. racemosa</i>	254	14.8	2.4	9.3	11.0	24.2
<i>M. oleifera</i>	37	2.2	0.6	2.4	14.4	4.5
Total	1716	100.0	26.0	100.0	-	200.0

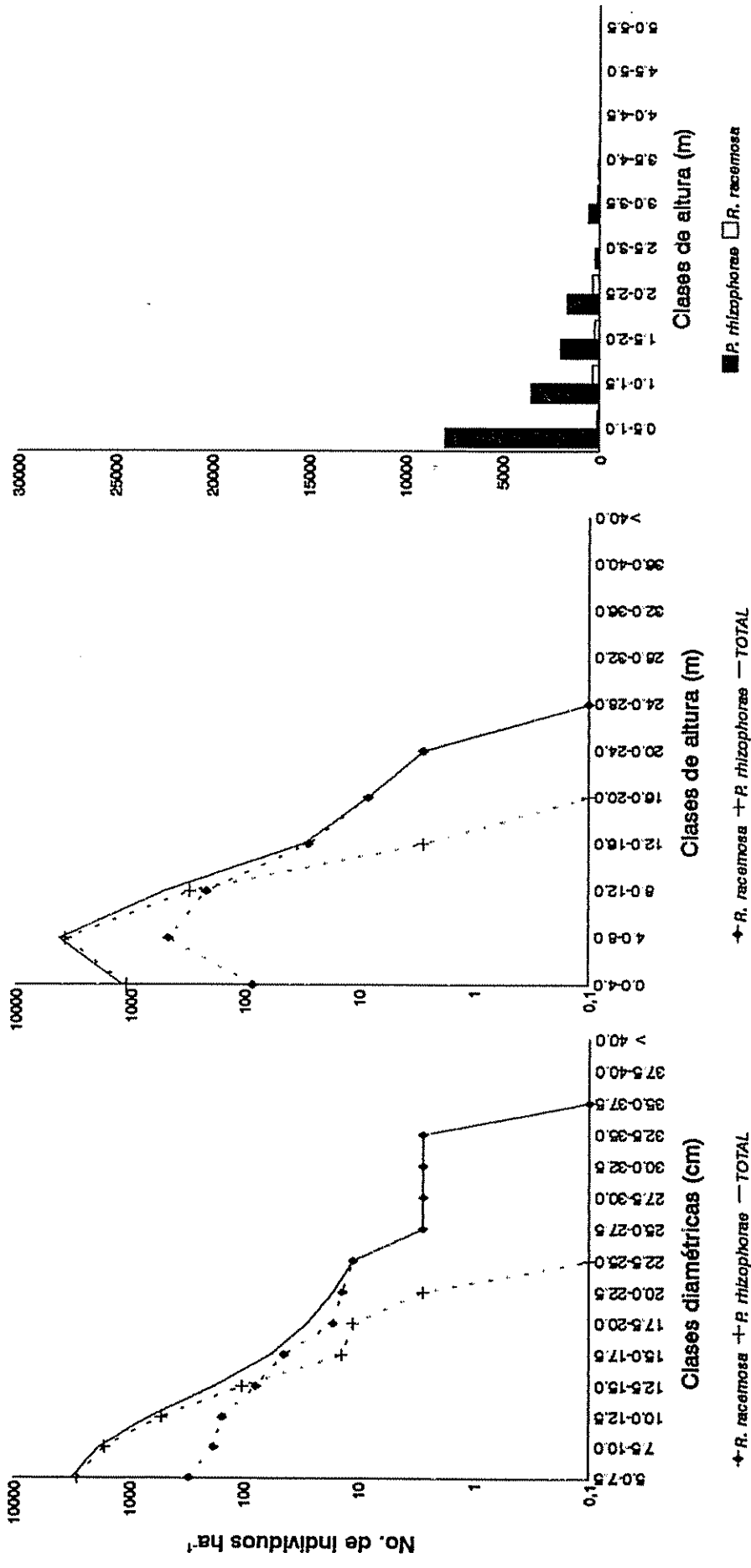


Figura 4. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para los de dap \geq 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque bajo de *P.rhizophorae*

Ni el número de individuos ni el diámetro medio de *R. racemosa* difieren de los que presenta el bosque bajo de *P. rhizophorae*. Por lo tanto, la diferencia estructural entre ambos bosques se debe a diferencias en la estructura de *P. rhizophorae*.

Pelliciera rhizophorae muestra un diámetro medio de 14.3 cm, aproximadamente el doble del que presenta en el bosque bajo. Los diámetros y alturas de *P. rhizophorae* son mayores que los de *R. racemosa* (Figuras 5a y 5b).

La regeneración de *P. rhizophorae* es abundante aunque están ausentes las clases más altas, posiblemente debido a la falta de suficiente luz. La regeneración de *R. racemosa* es escasa (Figura 5c).

4.1.4.3 Bosque de *R. racemosa*

Rhizophora racemosa domina la comunidad. Se encuentra distribuido preferentemente en la zona intermedia del Estero Guarumal, donde sus alturas superan los 40 metros. El sedimento en estos sitios es medianamente consolidado y la altura de inundación es intermedia.

Los DAP no son representativos del tamaño de los individuos ya que se miden 30 cm por encima de última ñanga, donde el árbol ha disminuido su sección. La densidad y el área basal de estos bosques son intermedios (Cuadro 7).

Cuadro 7. Composición florística del bosque de mangle *R. racemosa*

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>R. racemosa</i>	840	70.0	14.2	75.6	14.7	145.6
<i>P. rhizophorae</i>	360	30.0	4.6	24.4	12.8	54.4
Total	1200	100.0	18.8	100.0	-	200.0

Rhizophora racemosa alcanza diámetros y alturas mayores que *P. rhizophorae* (Figura 6a y 6b). Esta última alcanza también un buen desarrollo en este tipo de bosque. Aunque los diámetros medios de ambas no difieren mucho, la densidad de *P. rhizophorae* es bastante menor.

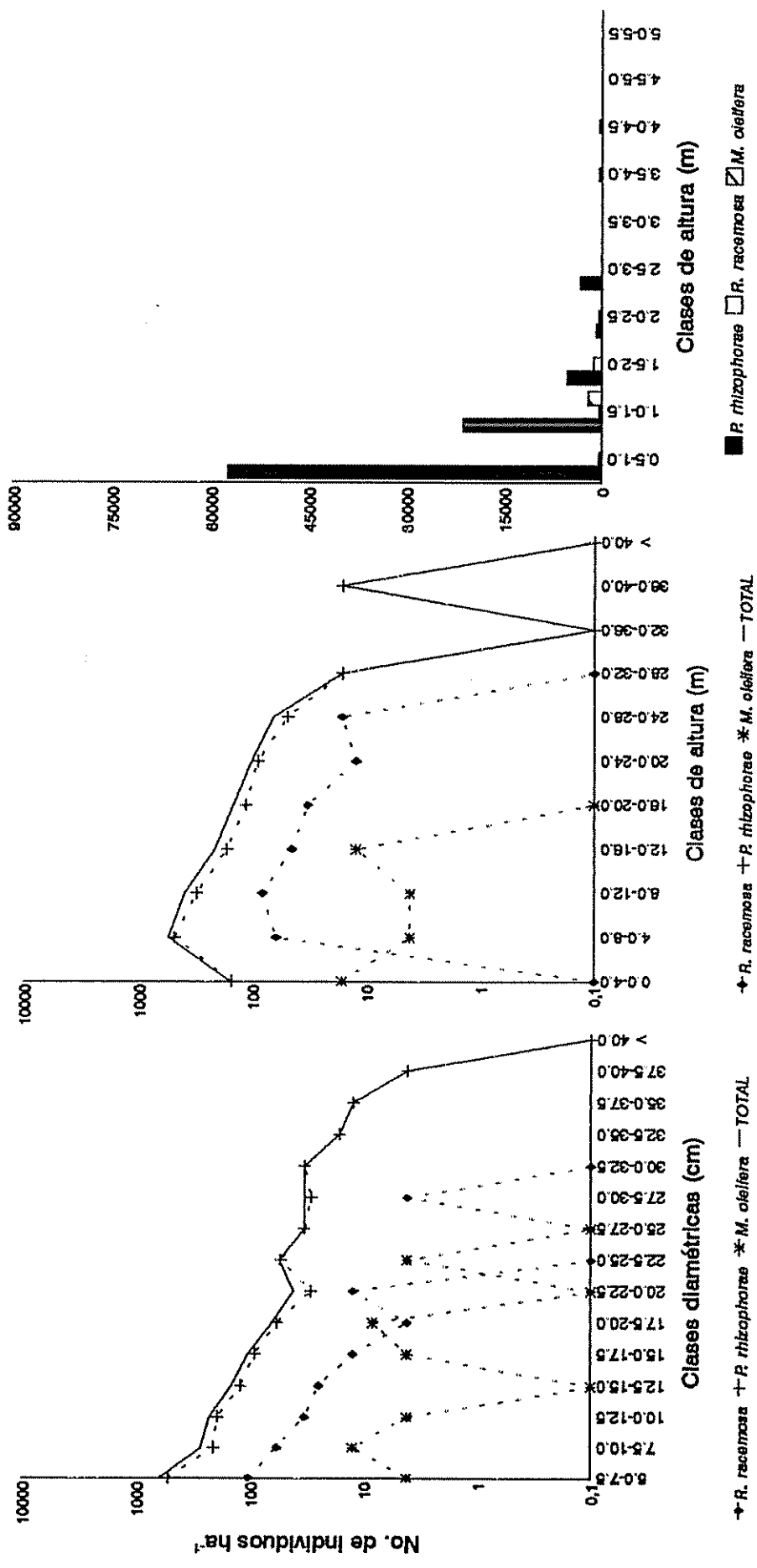


Figura 5. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de $dap \geq 5$ cm y c) por clases de altura para los de $dap < 5$ cm en el bosque alto de *P. rhizophorae*

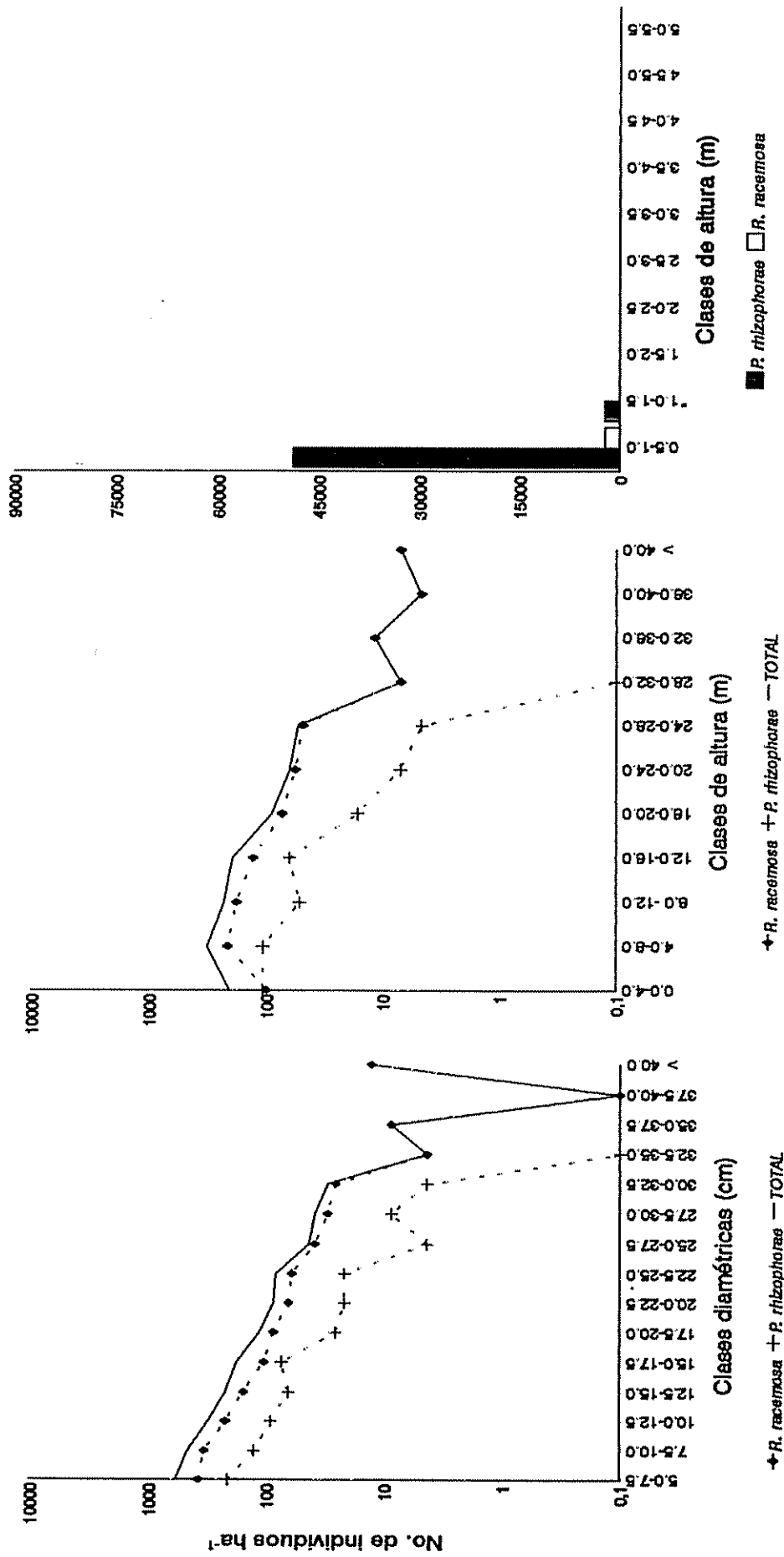


Figura 6. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque de R.racemosa

La regeneración es escasa, presentándose generalmente en las proximidades del árbol progenitor. Aunque en el bosque principal la especie dominante es *R. racemosa*, en la regeneración domina *P. rhizophorae* (Figura 6c).

En las zonas más elevadas y con mayor iluminación se puede encontrar *A. aureum*.

4.1.4.4 Bosque mixto bajo de *P. rhizophorae* y *R. racemosa*

Se encuentra ubicado entre las zonas media a baja del Estero Guarumal. Las dos especies que lo conforman presentan áreas basales similares. El número de individuos es elevado, presentando *P. rhizophorae* mayor densidad. El área basal del bosque es relativamente baja (Cuadro 8).

Cuadro 8. Composición florística del bosque mixto bajo de *P. rhizophorae* y *R. racemosa*

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	1817	71.5	8.5	57.6	7.7	129.1
<i>R. racemosa</i>	717	28.2	6.2	42.3	10.5	70.4
<i>L. racemosa</i>	6	0.2	0.0	0.1		0.4
<i>M. oleífera</i>	3	0.3	0.0	0.0		0.1
Total	2543	100.0	14.7	100.0	-	200.0

Los diámetros medios, la distribución de los individuos por clases de diámetro y por clases de altura de *R. racemosa* y *P. rhizophorae* son idénticos a los que presentan en el bosque bajo de *P. rhizophorae* (Figura 7a y 7b). La única diferencia estructural entre estas dos comunidades boscosas es el número de individuos de cada especie.

Respecto a la regeneración, la especie más abundante es *P. rhizophorae* siendo su densidad mayor que la que presentan los bosques bajos de la misma especie (Figura 7c).

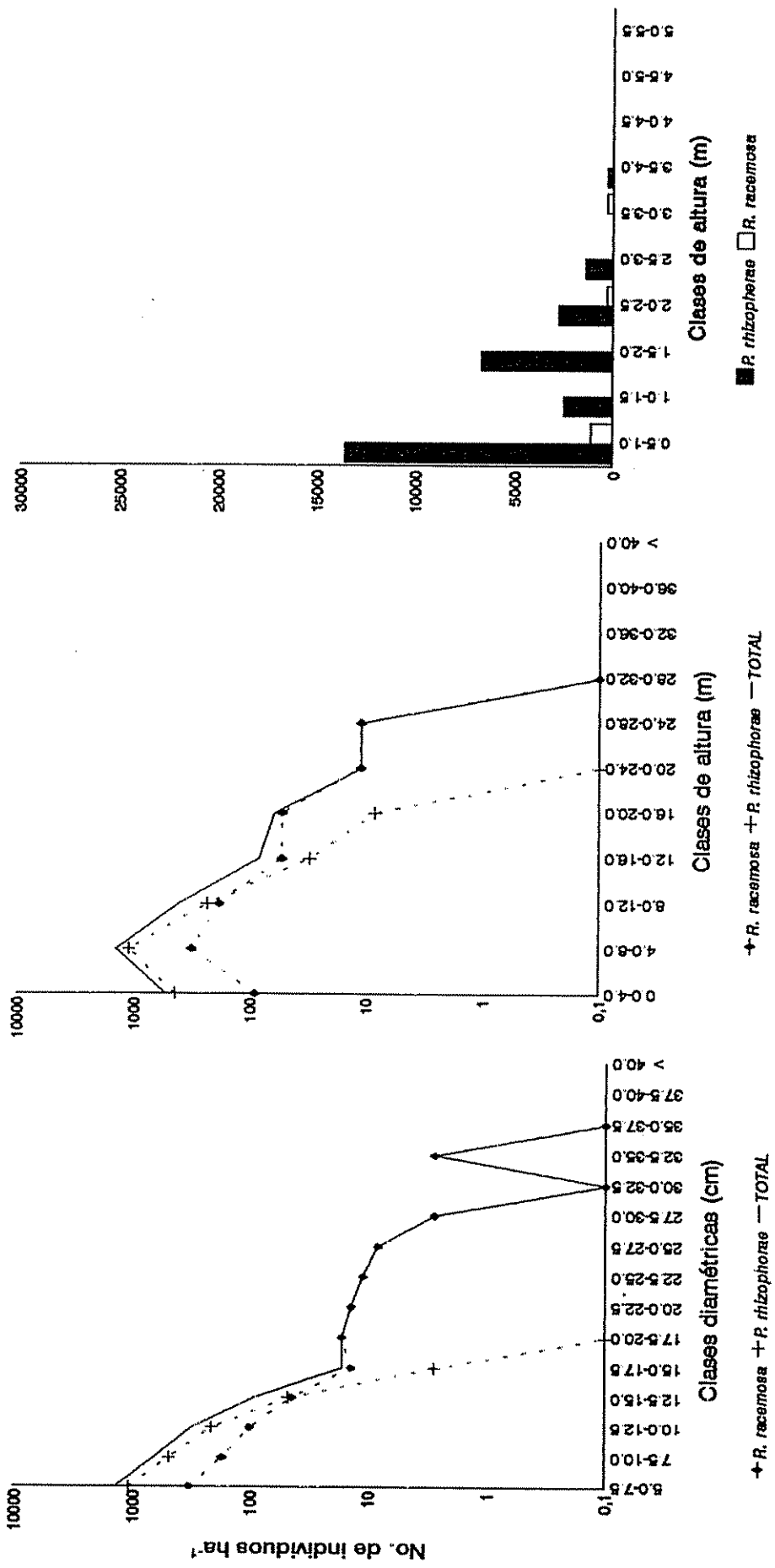


Figura 7. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque bajo de *P. rhizophorae* y *R. racemosa*

4.1.4.5 Bosque mixto alto de *P. rhizophorae* y *R. racemosa*

Los bosques mixtos altos de *P. rhizophorae* y *R. racemosa* se encuentran en la parte superior del delta, próximos a los bosques altos de *P. rhizophorae*. Los valores de inundación en los sitios donde ocurre son elevados.

Pelliciera rhizophorae presenta una proporción mayor de área basal que la de *R. racemosa*. El número de individuos es bastante menor que en el bosque bajo mixto de las mismas especies mientras el área basal es mucho mayor (Cuadro 9).

Cuadro 9. Composición florística del bosque mixto alto de *P. rhizophorae* y *R. racemosa*

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	792	54.8	12.6	58.6	14.2	113.4
<i>R. racemosa</i>	653	45.2	8.9	41.4	13.2	86.6
Total	1445	100.0	21.5	100.0	-	200.0

El diámetro medio de *P. rhizophorae*, a diferencia de los bosques bajos de las mismas especies, es mayor que el de *R. racemosa*. Sin embargo, algunos individuos de *R. racemosa* alcanzan mayores DAP y alturas, como puede observarse en las respectivas distribuciones (Figura 8a y 8b).

Entre los individuos de DAP < 5 cm, *P. rhizophorae* es mucho más abundante. Es interesante notar que pueden encontrarse también individuos de *M. oleifera* (Figura 8c).

4.1.4.6 Bosque de *P. rhizophorae* y *A. aureum*

Se encuentra en la zona media a superior del estero, en sitios más elevados y alejados de los canales. *A. aureum* forma densos manchones de los que emergen altos árboles presentando una cobertura de 50 %.

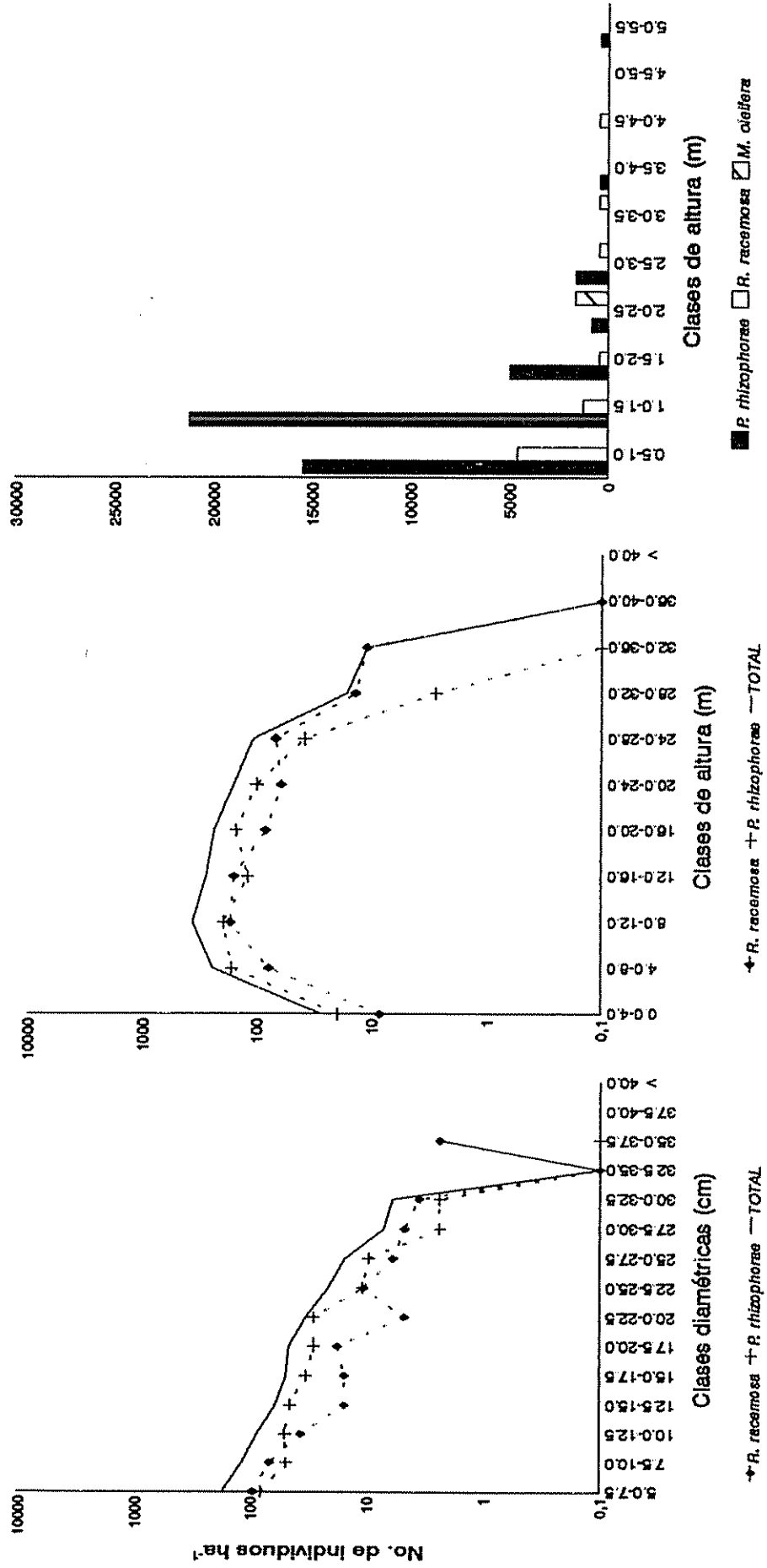


Figura 8. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque mixto alto de *P.rhizophorae* y *R.racemosa*

P. rhizophorae domina el bosque, alcanzando gran área basal y diámetro medio. El número de individuos es intermedio (Cuadro 10).

Cuadro 10. Composición florística del bosque de *P. rhizophorae* y *A. aureum* (1800 m² muestreados)

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	1222	87.0	23.1	90.7	15.5	177.6
<i>R. racemosa</i>	183	13.0	2.4	9.3	12.9	22.4
Total	1405	100.0	25.5	100.0	-	200.0

Los individuos de *R. racemosa* superan en DAP a *P. rhizophorae*, sin embargo *P. rhizophorae* alcanza mayores alturas que *R. racemosa* (Figuras 9a y 9b).

La regeneración es escasa, conformándose casi exclusivamente por individuos de *P. rhizophorae* que raramente superan los 50 cm, salvo en las depresiones del sustrato, donde *A. aureum* no prospera (Figura 9c).

4.1.4.7 Bosque de *P. rhizophorae* y *M. oleifera*

Se encuentra próximo a "tierra dulce", es decir al suelo propiamente dicho. Estos sitios generalmente son más elevados, más firmes, y reciben mayor aporte de agua dulce.

Este bosque es el de mayor área basal del estero, alcanzando 40.5 m² ha⁻¹. Su densidad es baja. *M. oleifera* y *P. rhizophorae* presentan un área basal similar pero con un diámetro medio mayor y menor número de individuos la primera (Cuadro 11).

El diámetro medio de *R. racemosa* disminuye un poco en relación a los que presenta en las otras comunidades boscosas.

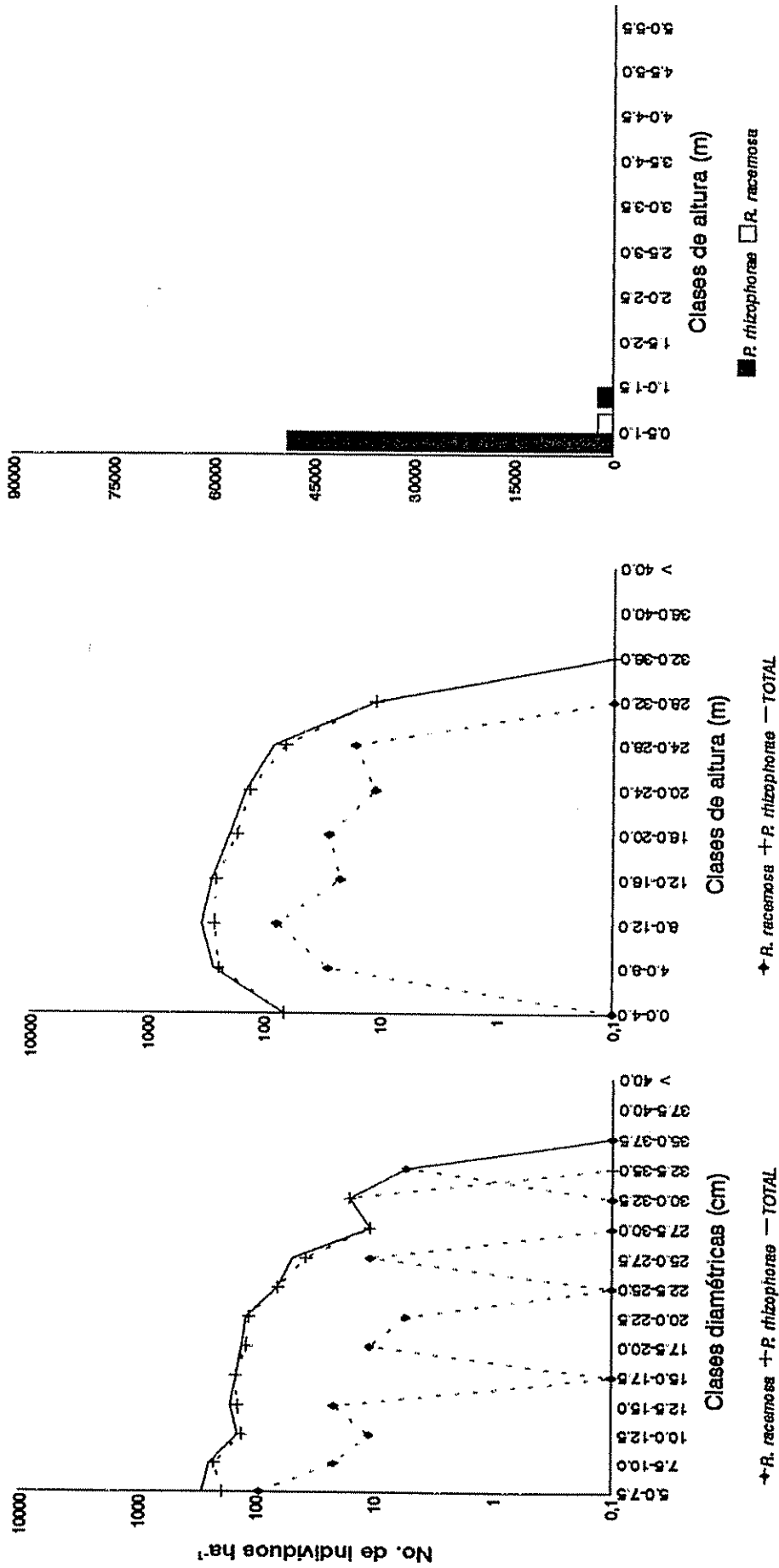


Figura 9. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque *P.rhizophorae* y *A.aureum*

Cuadro 11. Composición florística del bosque mixto de *P. rhizophorae* y *M. oleifera* (1200 m² relevados)

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	608	61.3	22.4	55.4	21.7	116.7
<i>M. oleifera</i>	342	34.4	17.8	43.9	25.7	78.3
<i>R. racemosa</i>	42	4.2	0.3	0.7	9.5	5.0
Total	902	100.0	40.2	100.0	-	200.0

Pelliciera rhizophorae y *M. oleifera* alcanzan valores de DAP similares, bastante mayores que los que alcanza *R. racemosa*. *P. rhizophorae* es la especie de mayor altura en este tipo de bosque (Figuras 10a y 10b).

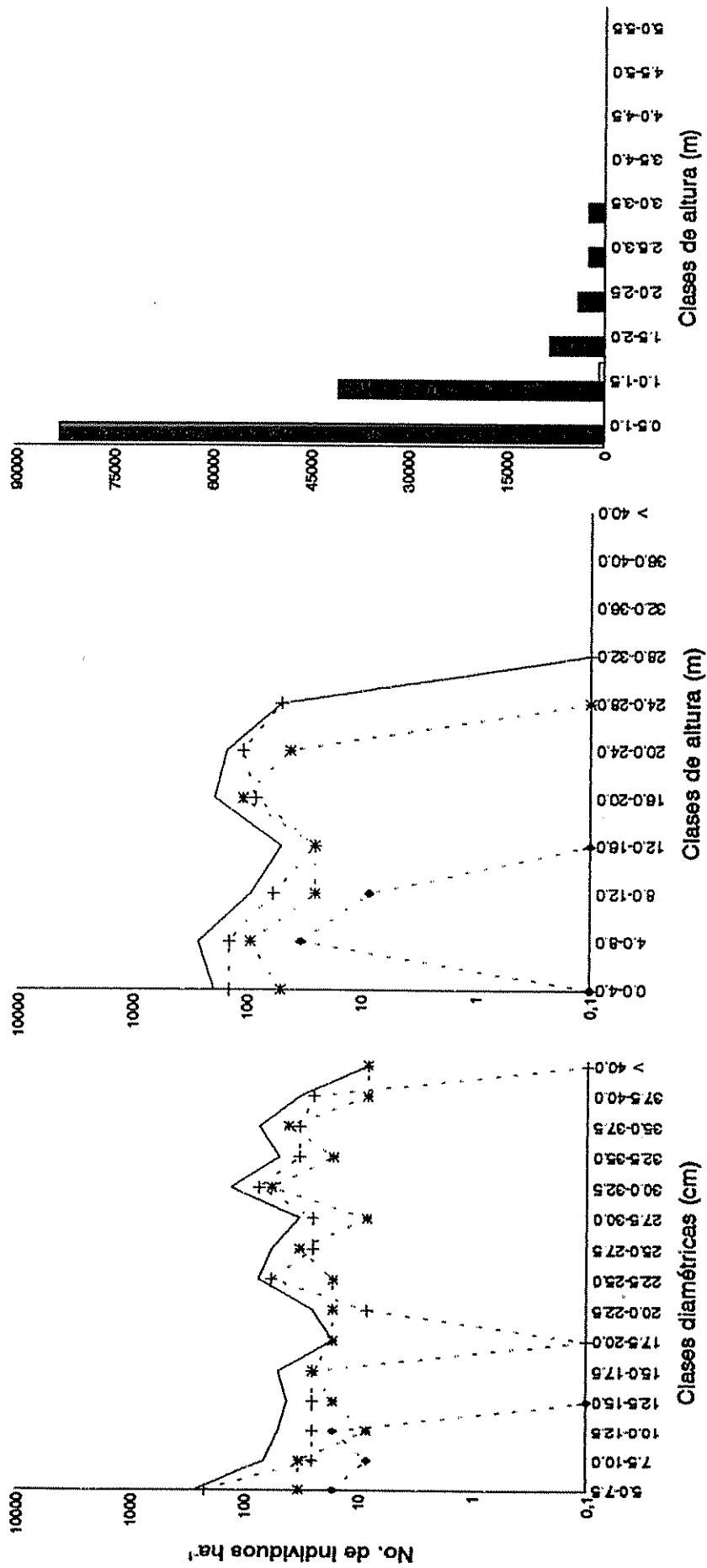
4.1.4.8 Bosque mixto bajo de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *A. aureum*

Este bosque se encuentra frecuentemente ubicado en la parte media a baja del delta. Son bosques de poco desarrollo estructural, con número de individuos intermedio y área basal baja.

Pelliciera rhizophorae y *R. racemosa* presentan proporciones similares de área basal aunque los diámetros medios muestran que *R. racemosa* alcanza mayor desarrollo estructural (Cuadro 12). Esta especie alcanza también los mayores DAP y alturas (Figuras 11a y 11b).

Cuadro 12. Composición florística del bosque mixto bajo de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *A. aureum*

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² /ha	%		
<i>P. rhizophorae</i>	1200	75.9	6.9	51.2	8.6	127.2
<i>R. racemosa</i>	370	23.5	6.3	46.8	14.7	70.2
<i>M. oleifera</i>	10	0.6	0.1	2.0	-	2.6
Total	1580	100.0	13.3	100.0	-	200.0



+ *P. racemosa* + *P. rhizophorae* * *M. oleifera* — TOTAL
 + *P. racemosa* + *P. rhizophorae* * esp 5 — TOTAL
 ■ *P. rhizophorae* □ *P. racemosa*

Figura 10. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque de *P. rhizophorae* y *M. oleifera*

La regeneración es escasa en este tipo de bosque, probablemente por la abundante cobertura de *A. aureum* (52 %). Como en el bosque principal, se observan algunos individuos de *M. oleifera* entre la regeneración. A pesar de la dominancia de *R. racemosa* en el bosque principal, esta especie está ausente en la regeneración (Figura 12c).

4.1.4.9 Bosque mixto alto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *A. aureum*

Este tipo de bosque se encuentra en la zona media del delta. *R. racemosa* domina el rodal y *P. rhizophorae* está en menor proporción. Se encuentra también *M. oleifera*, especie de sitios con bajas concentraciones de sal.

Rhizophora racemosa alcanza su mayor diámetro medio en este tipo de bosque. *P. rhizophorae* también alcanza un diámetro medio elevado. Aunque se encuentran pocos individuos de *M. oleifera*, estos muestran buen desarrollo estructural presentando un diámetro medio elevado. *R. racemosa* muestra, además, los mayores valores de DAP y altura.

El número de individuos es intermedio y el área basal total es alta (Cuadro 13).

Cuadro 13. Composición florística del bosque mixto alto de *P. rhizophorae* y *R. racemosa* y *A. aureum* (1200 m² muestreados)

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>R. racemosa</i>	725	57.2	15.1	66.8	16.3	124.1
<i>P. rhizophorae</i>	533	42.1	6.8	30.1	12.7	72.2
<i>M. oleifera</i>	8	0.7	0.7	3.1	33.4	3.7
Total	1266	100.0	22.6	100.0	-	200.0

La regeneración es escasa, posiblemente por la alta cobertura de *A. aureum* (42 %). A pesar de la clara dominancia de *R. racemosa* en el bosque principal, está prácticamente ausente entre los individuos con menos de 5 cm de DAP.

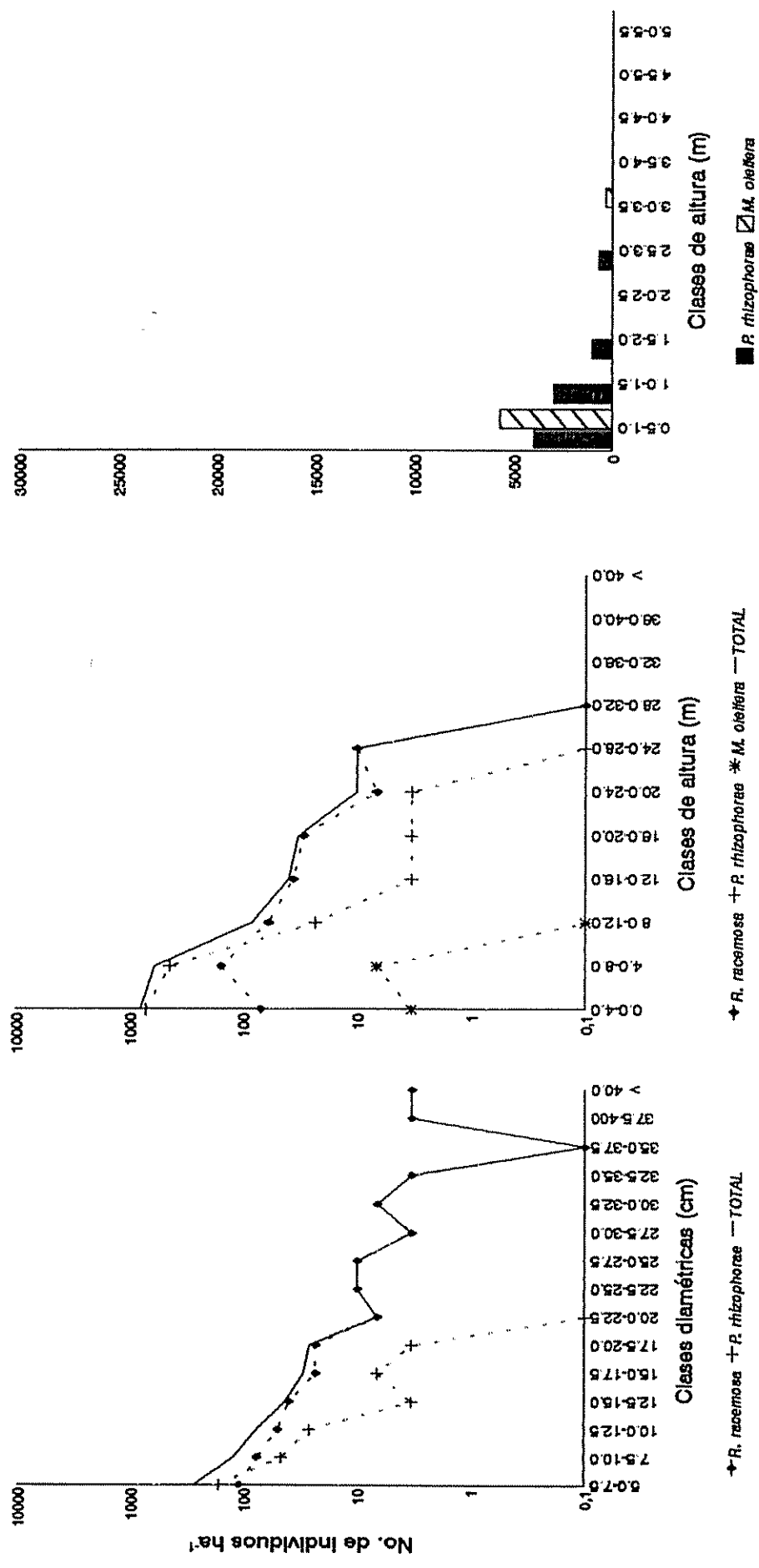


Figura 11. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap \geq 5 cm y c) por clases de altura para los de dap $<$ 5 cm en el bosque bajo de *P.rhizophorae*, *R.racemosa* y *A.aureum*

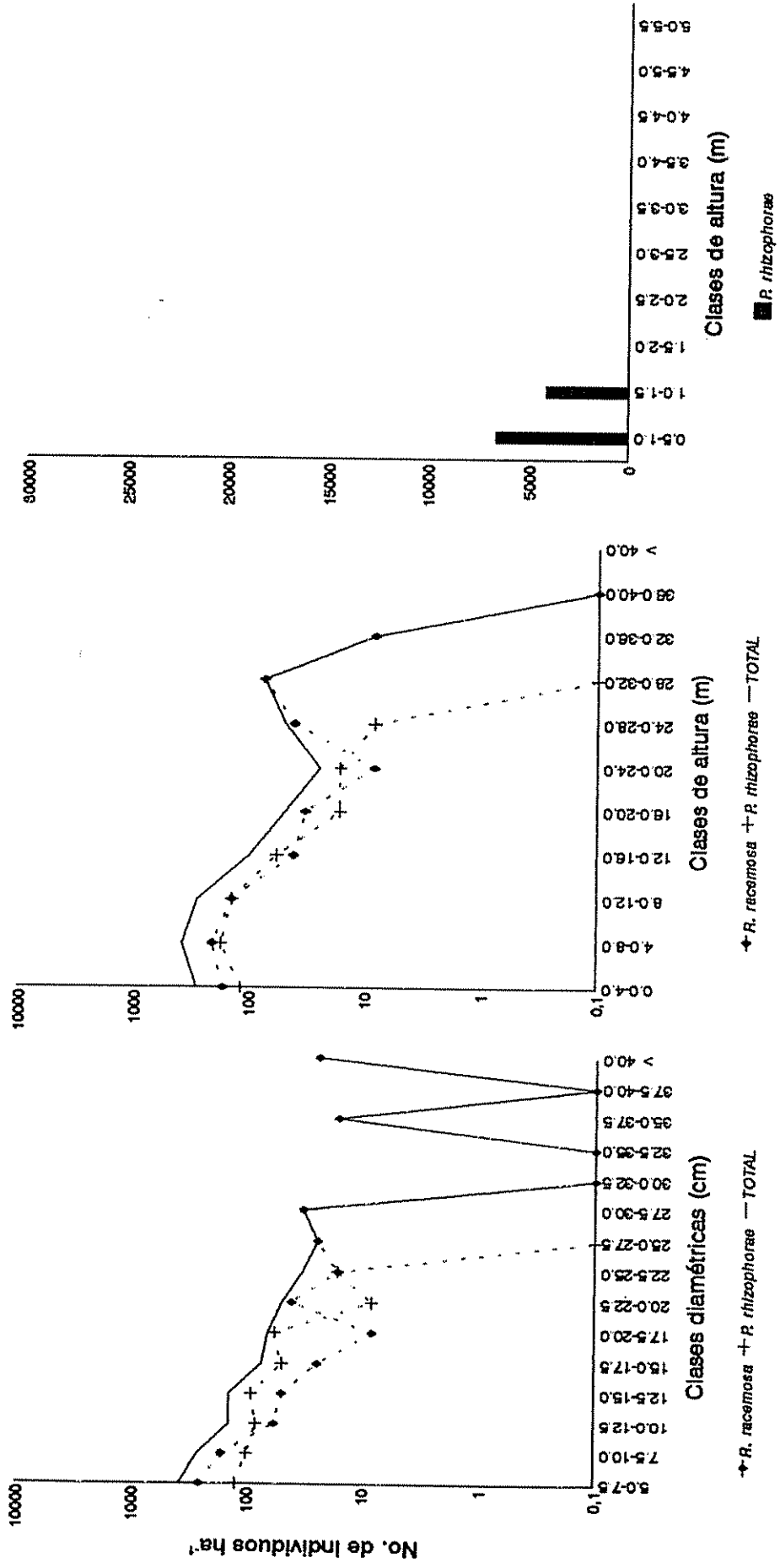


Figura 12. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque alto de *P.rhizophorae*, *R.racemosa* y *A.aureum*

4.1.4.10 Bosque mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera* y *A. aureum*

Se encuentra en la zona superior del estero, en sedimentos consolidados. La cobertura de *A. aureum* en este bosque es de 40 %. *Pelliciera rhizophorae* presenta mayor área basal por lo que domina el rodal. *R. racemosa* y *M. oleifera* presentan áreas basales similares. Los diámetros medios de las tres especies, si bien no son los más elevados, son altos. El número de individuos es intermedio (Cuadro 14).

Mora oleifera alcanza los mayores diámetros y *R. racemosa* las mayores alturas totales.

Entre los individuos de DAP < de 5 cm están presentes las tres especies que conforman el bosque principal, sin embargo *P. rhizophorae* es mucho más abundante.

Cuadro 14. Composición florística del bosque mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera* y *A. aureum* (1800 m² muestreados)

Especie	Abundancia		Área Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	744	65.0	10.5	53.6	13.4	118.6
<i>R. racemosa</i>	261	22.8	4.4	22.9	14.7	45.7
<i>M. oleifera</i>	139	12.1	4.5	23.5	20.3	35.7
Total	1144	100.0	19.4	100.0	-	200.0

4.1.4.11 Bosque mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera*, *A. germinans* y *A. aureum*

Se encuentra en la parte superior del estero, en la zona de transición entre el manglar y tierra firme. Estos sitios se caracterizan por sus sedimentos bien consolidados.

El área basal de esta comunidad boscosa es una de las más altas del Estero Guarumal. *Pelliciera rhizophorae* y *M. oleifera* se encuentran dominando el rodal. El número de individuos es relativamente bajo (Cuadro 15).

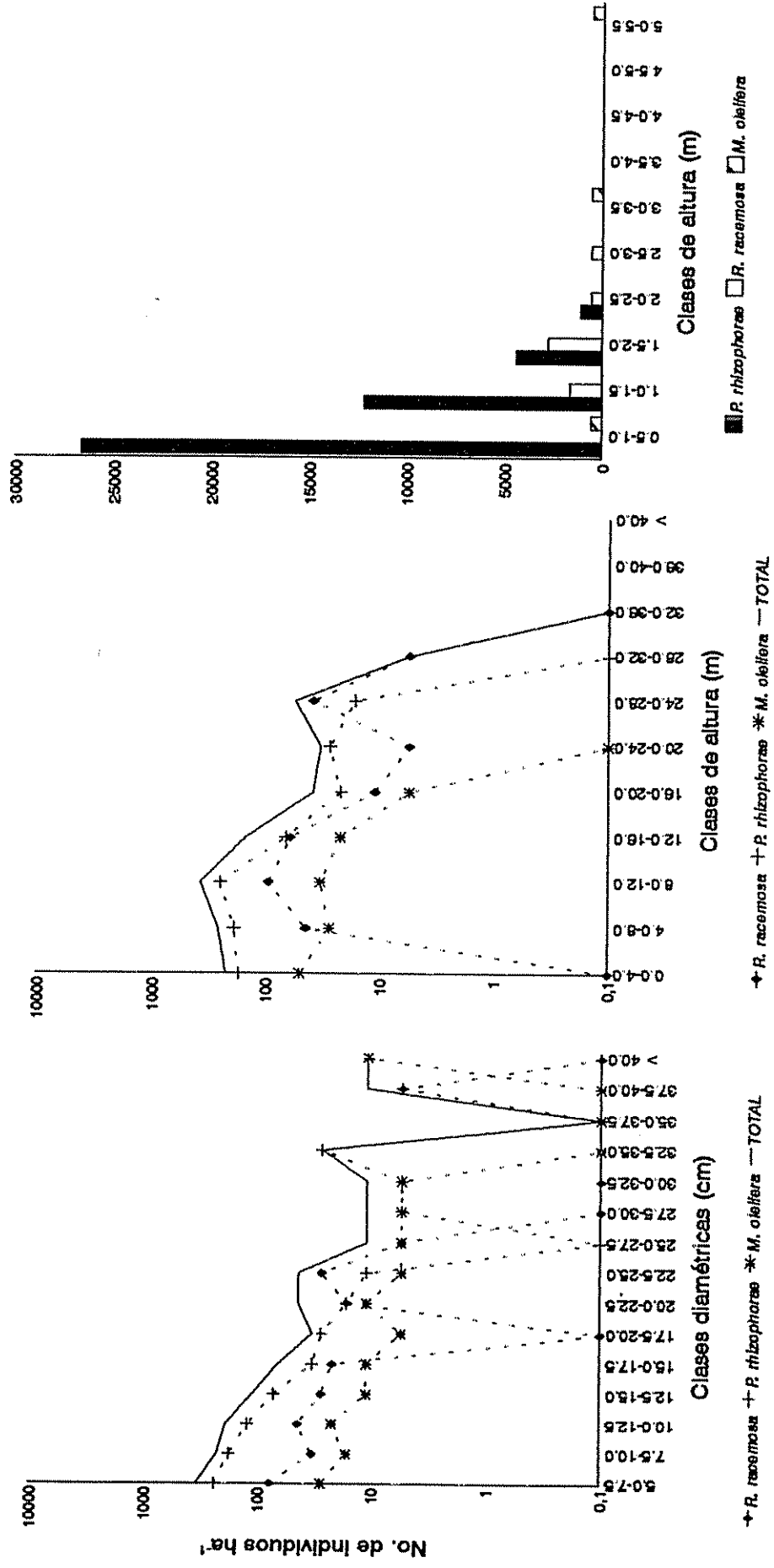


Figura 13. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque de *P.rhizophorae*, *R.racemosa*, *M. oleifera* y *A.aureum*

Aunque *P. rhizophorae* presenta área basal y diámetro medio altos, la especie con mayor diámetro medio es *M. oleifera*. *Avicennia germinans* también muestra un diámetro medio elevado. La cobertura promedio de *A. aureum* es de 41 %.

Se pueden encontrar algunos individuos de *Pterocarpus officinalis*, especie de pantanos de agua dulce, lo que sugiere que estos sitios presentan salinidades intersticiales próximas a 0 o/oo. Estos presentan un buen diámetro medio aunque próximos a los puntos de muestreo se observaron rodales puros de esta especie con árboles de mayor diámetro.

Cuadro 15. Composición florística del bosque mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera*, *A. germinans* y *A. aureum* (1800 m² muestreados)

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>P. rhizophorae</i>	611	61.1	14.4	40.0	17.3	101.1
<i>M. oleifera</i>	94	9.4	12.8	35.8	41.6	45.2
<i>R. racemosa</i>	239	23.9	2.8	7.8	12.2	31.7
<i>A. germinans</i>	44	4.4	5.8	16.2	41.0	20.6
<i>P. officinalis</i>	11	1.1	0.1	0.2	10.8	1.3
Total	999	100.0	35.9	100.0	-	200.0

Entre los individuos menores de 5 cm de DAP se observa *M. oleifera* y *P. rhizophorae*. Esta última especie es la más abundante. La primera es muy escasa pero alcanza mayores alturas.

4.1.4.12 Comunidad boscosa de *A. aureum*

Se encuentra en la parte superior del estero, en la zona de transición entre el manglar y tierra firme. Por su alta cobertura de *A. aureum* (89 %) y la baja superficie muestreada, no es conveniente hacer generalizaciones a partir de estos resultados.

El número de individuos es bajo pero presentan un gran desarrollo, el que se manifiesta en un área basal elevada a pesar de la alta cobertura de *A. aureum* (Cuadro 16).

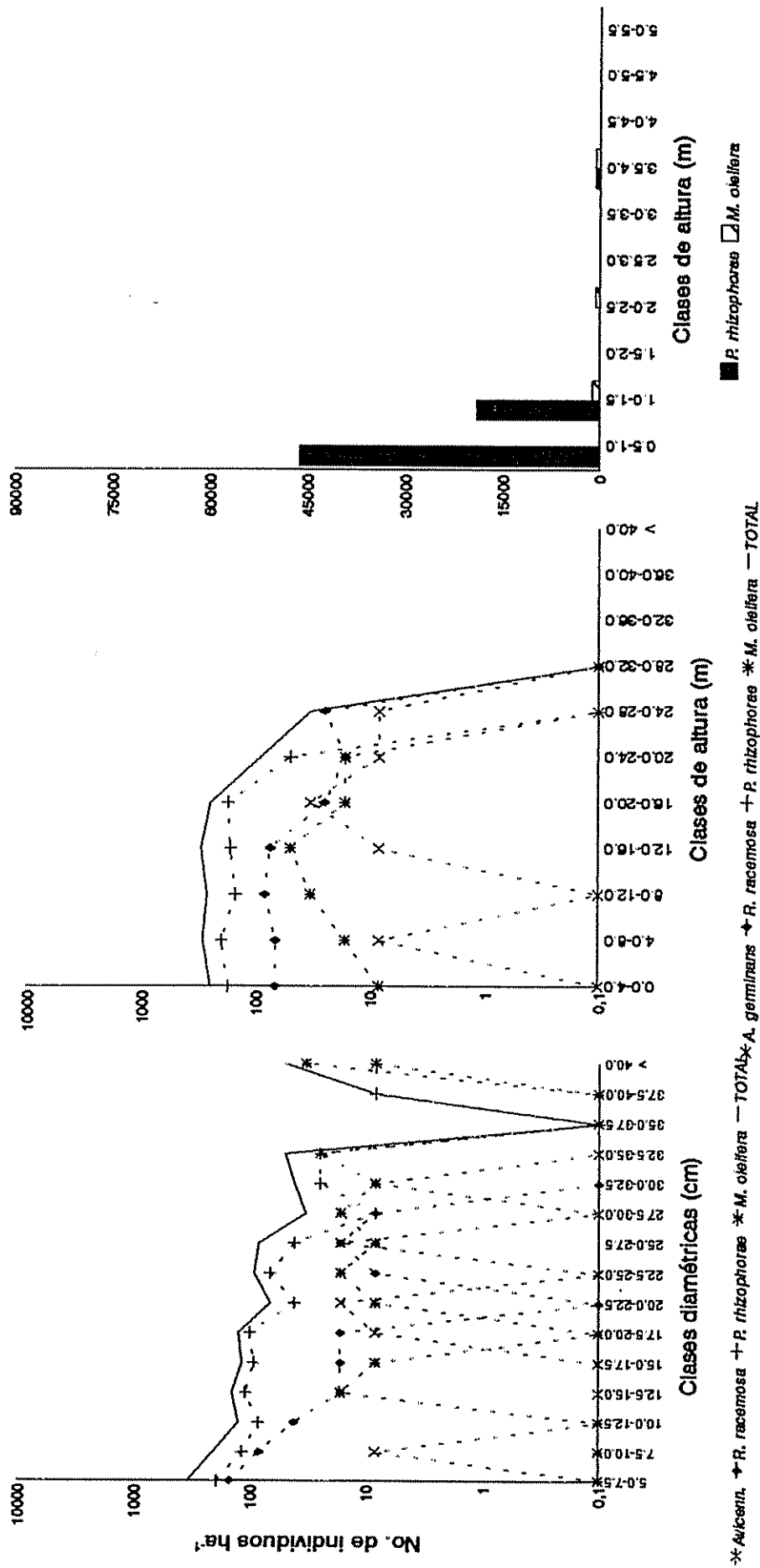


Figura 14. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap < 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera*, *A. germinans* y *A. aureum*

Mora oleifera y *A. germinans* dominan el bosque. *M. oleifera* alcanza los mayores DAP y las mayores alturas. *Avicennia germinans* alcanza en este sitio el mayor diámetro medio observado a lo largo del Estero Guarumal.

La regeneración es escasa, como en todas las comunidades boscosas donde *A. aureum* presenta elevadas coberturas. Sólo se encuentra *P. rhizophorae* y *M. oleifera* siendo más abundante y alcanzando mayores alturas ésta última.

Cuadro 16. Composición florística del bosque con *A. aureum* (1200 m² muestreados)

Especie	Abundancia		Area Basal		dg cm	I.V.I.s
	N.ha ⁻¹	%	m ² .ha ⁻¹	%		
<i>M. oleifera</i>	142	32.7	14.0	50.9	35.4	83.6
<i>P. rhizophorae</i>	250	57.7	3.2	11.4	12.8	69.1
<i>A. germinans</i>	33	7.7	10.4	37.6	63.3	45.3
<i>R. racemosa</i>	8	1.9	0.0	0.1	-	2.0
Total	433	100.0	27.6	100.0	-	200.0

4.2 Relación entre comunidades boscosas y ambiente

4.2.1 Análisis de la varianza y prueba Duncan de separación de medias

Según el análisis de la varianza y la prueba F del mismo, las variables que discriminaron entre comunidades boscosas fueron la distancia a la boca ($P > 0.0001$), el valor de inundación ($P > 0.0001$), el tipo de sedimento ($P > 0.0003$) y la salinidad intersticial ($P > 0.01$) (Cuadro 17).

Cuadro 17. Análisis de la varianza de comunidades boscosas Vs. variables ambientales

Variable	g.l. tratamiento	g.l. error	Cuadrado medio	Fc	Pr>F
Dist. boca	11	45	1132336.3	16.5	0.0001
Dist. canal	11	45	22429.3	0.8	0.6637
Inundación	11	45	1344.6	5.2	0.0001
Tipo sedimento	11	45	1.9	6.0	0.0001
Salinidad	10	9	8.2	4.1	0.0230

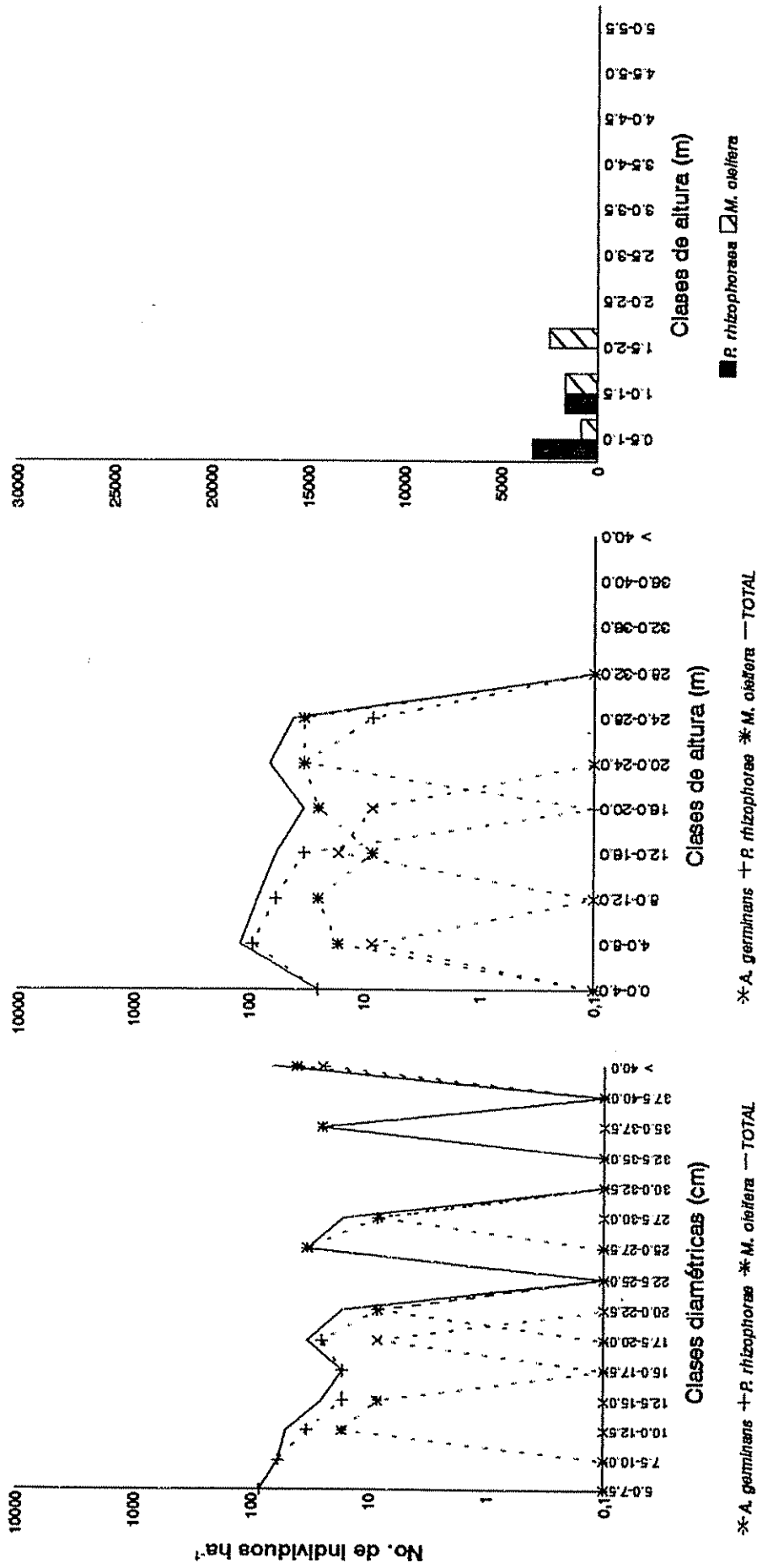


Figura 15. Distribución de árboles a) por clases diamétricas y b) por clases de altura para individuos de dap ≥ 5 cm y c) por clases de altura para los de dap < 5 cm en el bosque de A.aureum

De acuerdo a la prueba Duncan, las variables de mayor poder de discriminación fueron distancia a la boca, inundación y salinidad intersticial. Estas separaron en 5 ó 4 grupos a las comunidades boscosas (Cuadro 18).

Cuadro 18. Agrupamiento de cada variable ambiental según la prueba de Duncan de separación de medias

Grupo	Distancia a la boca	Distancia al canal	Inundación	Sedimento	Salinidad
A	*	*	*	*	*
B	*		*	*	*
C	*		*		*
D	*		*		*
E	*		*		

Las distancias a la boca de las parcelas observadas oscilaron en un rango muy amplio (500 a 1800 m). Las observaciones abarcaron todo el rango de variabilidad esperado a lo largo de estero.

Por el contrario, la salinidad intersticial -también de alto poder clasificatorio- sólo se observó en un sector restringido a la parte media y alta del Estero Guarumal, donde tomó valores que fluctuaron entre 0.0 o/oo y el 8.8 o/oo, cuando a lo largo de todo el estero se esperan variaciones de salinidad intersticial entre 0 o/oo y 30 o/oo aproximadamente.

Esto indica gran dependencia entre las discontinuidades de la vegetación y pequeñas variaciones en la salinidad intersticial.

Los resultados del análisis discriminante canónico mostraron que la variable canónica 1 (CAN1) resumió el 65% de la variación entre comunidades boscosas mientras la variable canónica 2 (CAN2) resumió el 29%, acumulando entre ambas el 94% de la variación entre comunidades boscosas.

Los coeficientes correspondientes a las variables canónicas obtenidas al aplicar el análisis a las variables originales estandarizadas, muestran que en la primera componente canónica (CAN 1) domina la variable distancia a la boca mientras el

coeficiente correspondiente a la inundación es menor y de signo opuesto, lo que es natural dada la relación negativa entre ambas variables (Cuadro 19).

Cuadro 19. Coeficientes canónicos correspondientes al análisis discriminante canónico

Variable	CAN1	CAN2
Distancia a la boca	1.9178	- 0.5431
Altura de inundación	0.0350	0.9044
Tipo de sedimento	- 0.2957	- 0.8799

Los coeficientes correspondientes a la segunda variable canónica (CAN 2), muestran que en la segunda variable canónica dominan la altura de inundación y el tipo de sedimento con coeficientes de similar valor absoluto pero de signo opuesto, ya que al aumentar la altura de inundación, los sedimentos se vuelven menos compactos (Cuadro 16).

La Figura 16 muestra la proyección de las comunidades boscosas sobre los dos primeros ejes del análisis discriminante canónico basado en las variables ambientales que discriminaron entre estas comunidades boscosas de acuerdo al resultado de análisis de la varianza y la prueba de separación de medias.

En ella se observa que las comunidades boscosas se distribuyen de manera homogénea a lo largo de CAN1. En cambio a lo largo de CAN2 muestran un ámbito de distribución reducido en la zona inferior del estero y uno más amplio en la zona superior del estero.

Se observa también que los bosques bajos de *P. rhizophorae* (designados con la letra "e") se encuentran cercanos a la boca y que los bosques altos de la misma especie (designados con la letra "h") en cambio, se encuentran en la zona superior del delta. En la zona intermedia del estero no hay bosques puros de esta especie.

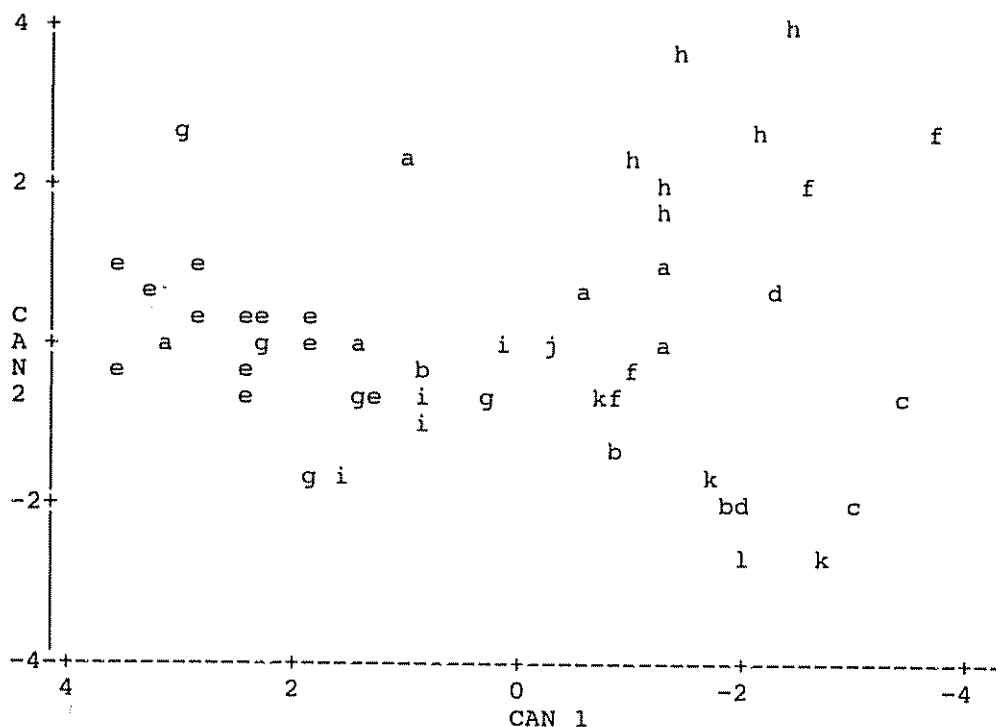


Figura 16. Proyección de las comunidades boscosas sobre los primeros dos ejes de un análisis discriminante canónico basado en la posición en el delta, la clase de inundación y el tipo de sedimento.
 (a=*R. racemosa*, h=*P. rhizophorae/A. aureum*, c=*P. rhizophorae/M. oleifera*, d=*P. rhizophorae/R. racemosa/M. oleifera* y *A. germinans*, e=*P. rhizophorae* bajo, f=*P. rhizophorae* alto, g=*P. rhizophorae/R. racemosa* bajo, h=*P. rhizophorae/R. racemosa* alto, i=*P. rhizophorae/R. racemosa/A. aureum* bajo, j= *P. rhizophorae/R. racemosa/A. aureum* alto, K=*P. rhizophorae/R. racemosa/M. oleifera* y helecho, l=*A. aureum*)

Es importante notar también que mientras las comunidades boscosas de *P. rhizophorae* alto y de *P. rhizophorae* y *R. racemosa* alto (designadas con las letras "e" y "h") se relacionan con valores positivos de CAN2, las comunidades con *M. oleifera*, *A. germinans* y *A. aureum* (designadas con las letras "b", "c", "d", "i", "j", "k" y "l") se relacionan con valores negativos de esta variable canónica.

Las figuras 17 a 24 muestran la relación entre los parámetros estructurales de las comunidades boscosas y los promedios de las variables distancia a la boca y altura de inundación de las mareas.

Las comunidades boscosas de mayor desarrollo estructural se sitúan en la zona superior del estero. Desde allí disminuye hacia la zona inferior del mismo, donde se

observan las menores áreas basales. En los extremos del estero las mayores áreas basales corresponden a *P. rhizophorae*, mientras en la zona intermedia corresponden a *R. racemosa* (Figura 17).

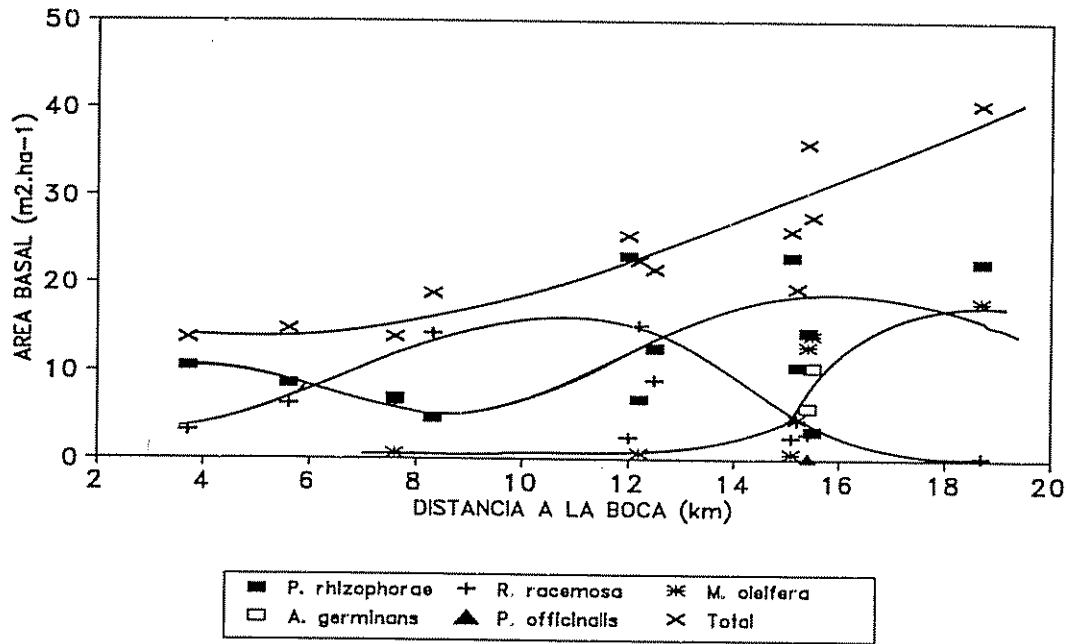


Figura 17. Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas Vs. distancia promedio a la boca

El diámetro medio de *P. rhizophorae* disminuye desde la zona superior hacia la zona inferior del estero mientras el de *R. racemosa* es mayor en la zona intermedia del estero y disminuye hacia los extremos. Los mayores diámetros medios corresponden a *P. rhizophorae* en los extremos del estero y a *R. racemosa* en la zona intermedia (Figura 18).

En lo que respecta a altura de inundación de las mareas, las mayores áreas basales se encuentran en los extremos, correspondiendo, por lo general a *P. rhizophorae*. En la zona intermedia, las mayores áreas basales corresponden a *R. racemosa* (Figura 19).

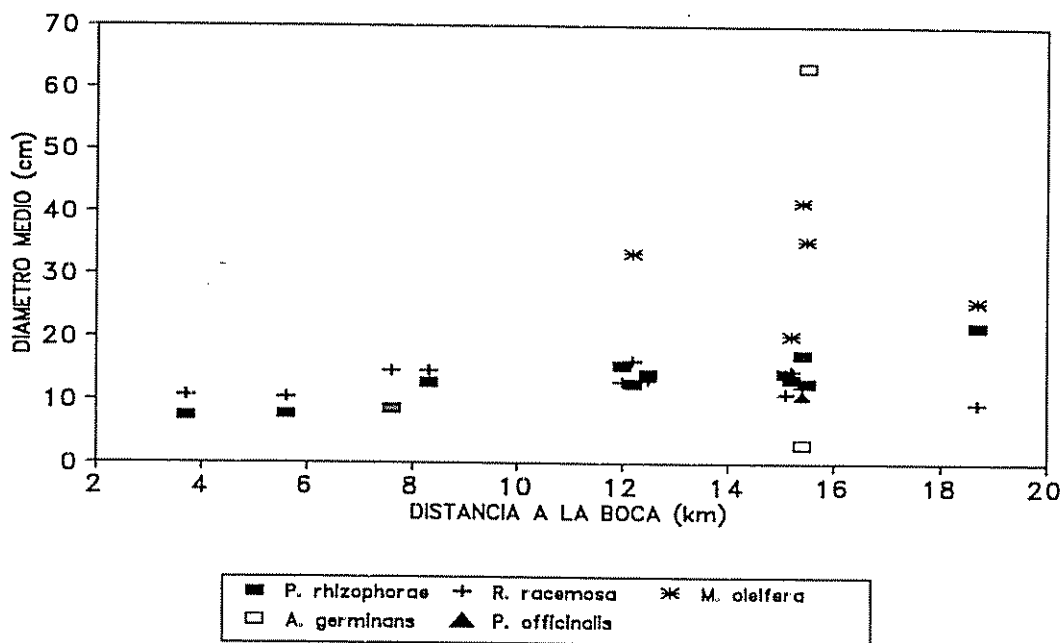


Figura 18. Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa Vs. distancia promedio a la boca

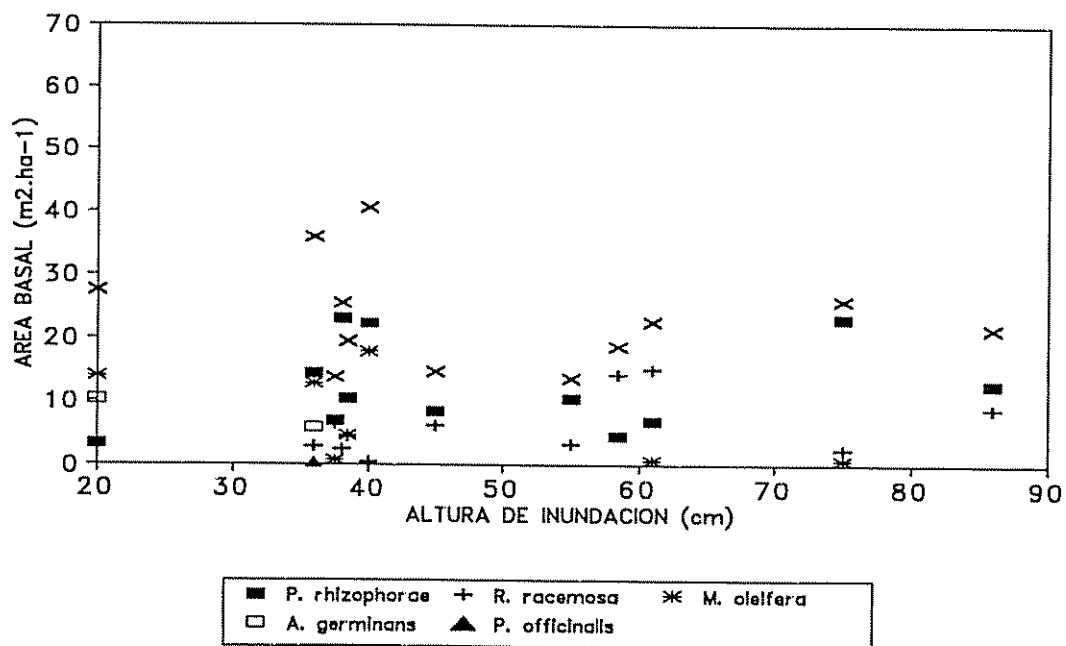


Figura 19. Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas Vs. altura de inundación.

La distribución de diámetros medios en el gradiente de inundación, es similar a la de diámetros medios a lo largo del estero: los valores mayores corresponden a *P. rhizophorae* en los extremos y a *R. racemosa* en la zona intermedia del gradiente (Figura 20).

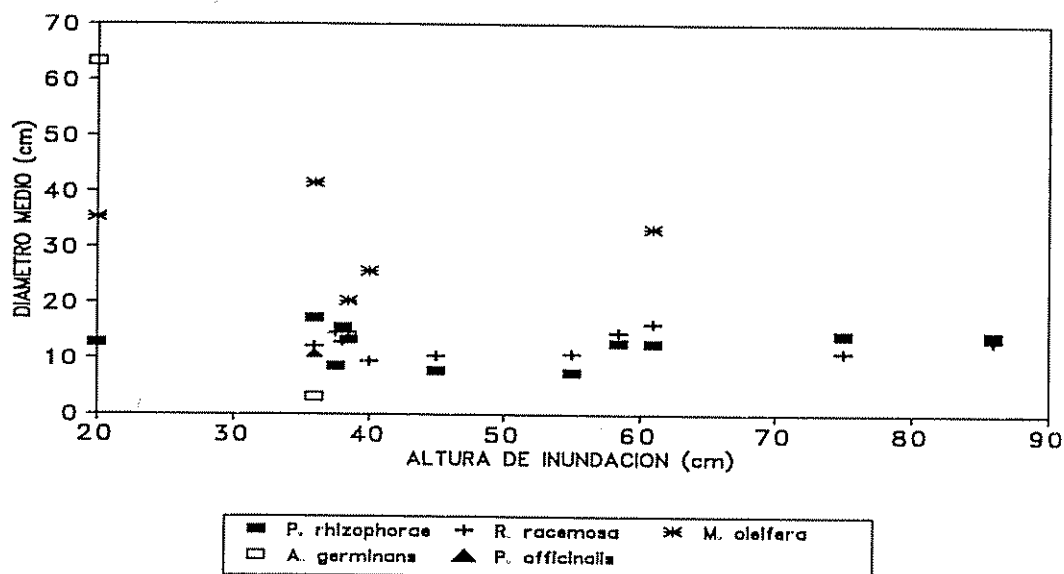


Figura 20. Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa Vs. altura de inundación.

Al analizar la distribución de áreas basales por altura de inundación en las zonas superior e inferior del estero por separado, se observa que en la zona superior se repite el patrón observado para todo el estero mientras en la inferior, las mayores áreas basales corresponden a *R. racemosa* en el sector de mayor inundación y a *P. rhizophorae* en el de menor inundación. En este sector, *M. oleifera* y *A. germinans* desplazan a *P. rhizophorae* (Figuras 21 y 22).

En la zona superior del estero los mayores diámetros medios corresponden a *P. rhizophorae* en las áreas más inundadas, a *R. racemosa* en las de inundación intermedia y a *M. oleifera* en las más inundadas. En la zona inferior, *R. racemosa* se ubica en áreas más inundadas y *P. rhizophorae* en las menos inundadas (Figuras 23 y 24).

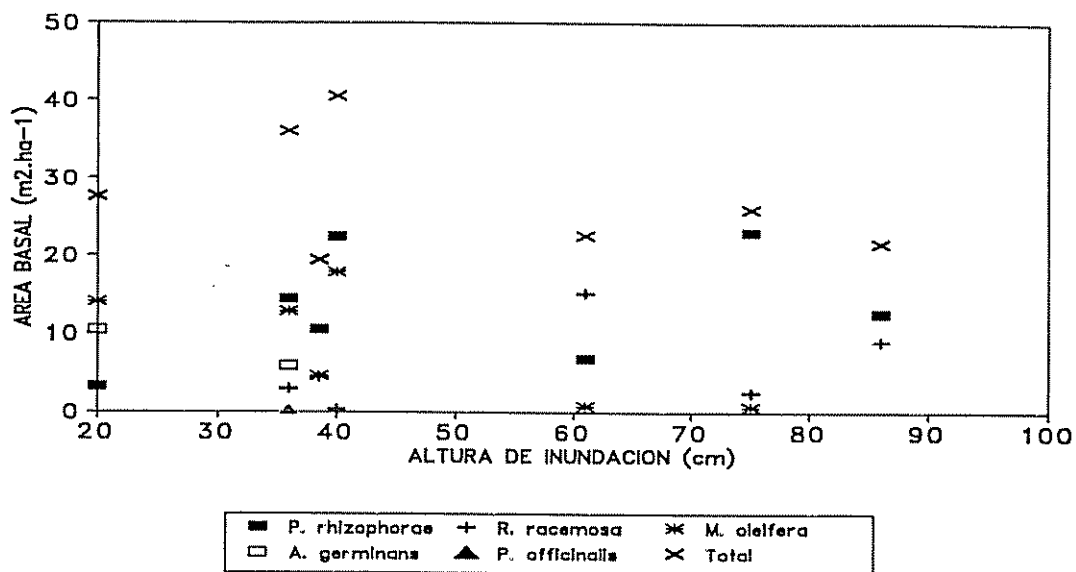


Figura 21. Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas de la zona superior del estero Vs. altura de inundación.

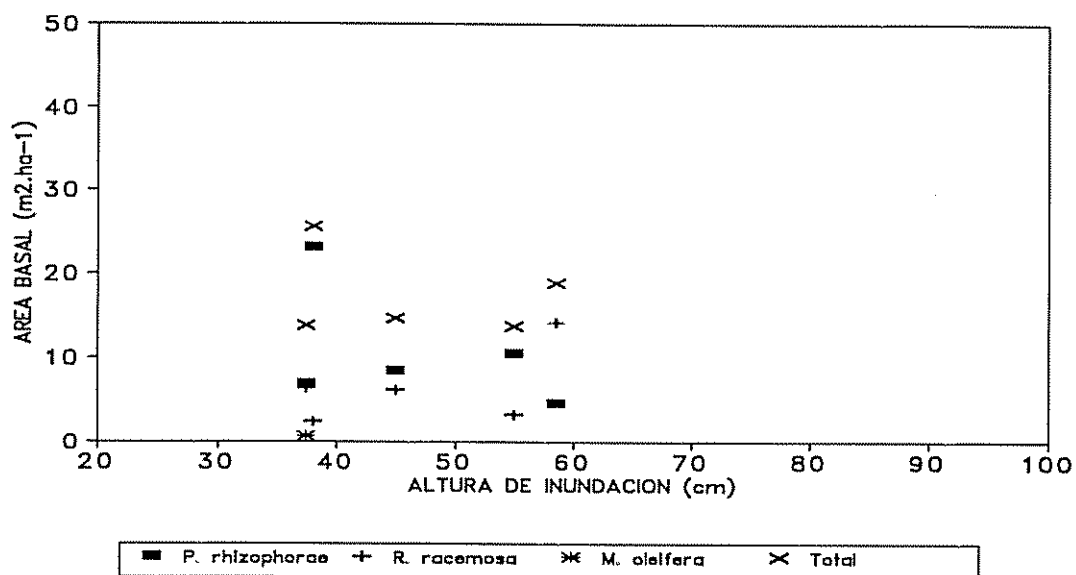


Figura 22. Distribución de áreas basales de las comunidades boscosas de la zona inferior del estero Vs. altura de inundación.

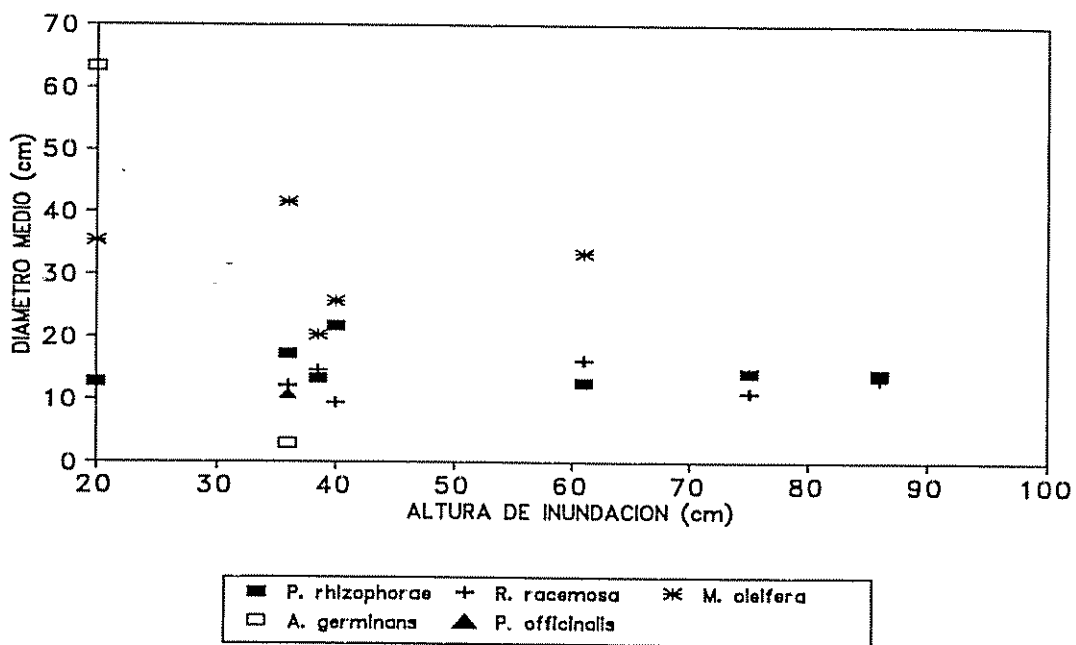


Figura 23. Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa de la zona superior del estero Vs. altura de inundación.

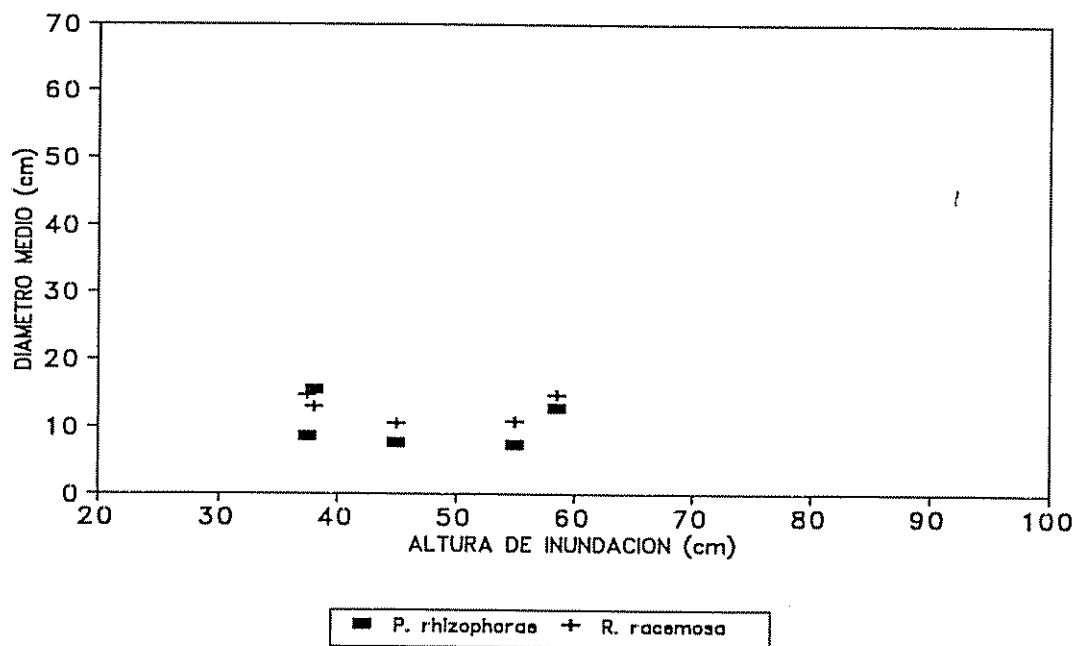


Figura 24. Distribución de diámetros medios de las especies en cada comunidad boscosa de la zona inferior del estero Vs. altura de inundación.

5. DISCUSION

5.1 Estructura y composición florística de las comunidades boscosas del Estero Guarumal

Pelliciera rhizophorae se encuentra distribuída a lo largo de todo el Estero Guarumal, conformando rodales con marcadas discontinuidades estructurales y florísticas. Estas, permiten distinguir comunidades boscosas naturales tan diversas como las condiciones ambientales del estero donde se desarrollan. A modo de ejemplo, basta mencionar que sus áreas basales fluctúan entre 13.7 m² ha⁻¹ y 40.5 m².ha⁻¹ y su número de especies entre 1 y 5.

5.1.1 Comunidades boscosas de la zona superior del estero

Los mayores desarrollos estructurales ocurren en la zona superior del Estero Guarumal y su confluencia con el Río Sierpe, desde los 12.6 km hasta los 18.7 km de su desembocadura.

Desde aquí, las áreas basales, las alturas dominantes y la riqueza florística disminuyen gradualmente hasta llegar al mar, probablemente debido al aumento de la concentración intersticial de sales.

La comunidad boscosa de mayor desarrollo estructural del Estero Guarumal, es la de *P. rhizophorae* y *M. oleifera*. Se ubica a una distancia promedio de la boca de 18.7 km y su área basal y altura dominante son 40.5 m².ha⁻¹ y 27.5 m respectivamente.

Otra comunidad de gran desarrollo estructural -y la de mayor riqueza florística del estero- es la conformada por los mangles *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *A. germinans*, *M. oleifera* y el helecho *A. aureum*. Se localiza en sitios del borde interno (límite entre el manglar y la vegetación de tierra firme) con importantes aportes de agua dulce, a una distancia promedio de la boca de 15,4 km. Su altura dominante es de 22 m y su área basal de 36,0 m² ha⁻¹.

A una distancia de 15,5 km de la boca, se encuentra el negraferral. Se caracteriza por su alta cobertura de *A. aureum*, de alrededor de 89%. Sin embargo,

debido a las grandes dimensiones de sus árboles -algunos con más de 90 cm de diámetro- alcanza un área basal de 27.6 m².ha⁻¹ y una altura dominante de 20.5 metros.

Estas 3 comunidades están situadas en el borde interno del manglar. Su cercanía a la interfase entre el continente y el delta y su proximidad a la desembocadura de riachuelos que drenan pequeñas cuencas continentales circundantes, indican que su elevado desarrollo estructural y riqueza florística podría estar vinculado a un abundante aporte de agua dulce desde el continente y a una menor influencia de las mareas.

La distribución de áreas basales de las comunidades ubicadas en el borde interno del manglar de Estero Guarumal, muestran un límite bien definido entre el manglar y la vegetación de tierra firme (Figura 17).

En efecto, las especies de mayor área basal del borde interno -*P. rhizophorae*, *M. oleifera* y *A. germinans*- no penetran en las comunidades terrestres circundantes. *Pterocarpus officinalis* -especie de pantanos de agua dulce- es el único componente arbóreo de las comunidades del borde que suele mezclarse con el "bosque dulce" adyacente.

Este cambio abrupto en la estructura y la composición florística, parece coincidir con un notable cambio del sustrato. Así, mientras el manglar crece en acumulaciones de sedimento suaves, saturadas de agua, con poco o ningún indicio de evolución, las especies glicófitas lo hacen en suelos un poco más altos, más o menos estructurados, no siempre saturados de agua y más evolucionados.

Jiménez (1981) y Jiménez y Soto (1985), sin embargo, describen el borde interno de los manglares de zonas lluviosas como un área de transición, donde las especies halófitas se mezclan con especies de ambientes salobres o de agua dulce debido al desplazamiento periódico del gradiente de salinidad.

Posiblemente ocurran ambas situaciones indistintamente, dependiendo de las características, materiales y procesos geomorfológicos que dominan en cada sitio.

En la zona superior del estero, además de las comunidades boscosas relacionadas con el borde interno, encontramos otras relacionadas con los cursos de agua. Estas presentan desarrollos estructurales un poco más bajos, posiblemente porque su régimen hídrico está más influenciado por la acción de las mareas que por el escurrimiento y la infiltración de agua dulce desde áreas adyacentes.

Entre ellas se encuentran la comunidad boscosa conformada por los mangles *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera* y *A. aureum* y la comunidad de *P. rhizophorae* alto, las que se sitúan a 15,2 y 15,1 km de la boca respectivamente. La primera cuenta con un área basal de 19,4 m² ha⁻¹ y una altura dominante de 21 m, mientras la segunda muestra un área basal de 26,0 m² ha⁻¹ y una altura dominante de 28 m.

5.1.2 Comunidades boscosas de la zona intermedia del estero

El desarrollo estructural y la riqueza florística de las comunidades boscosas disminuyen al acercarse al mar.

En la zona intermedia del estero -entre 7,7 km y 12,7 km desde la boca- las áreas basales oscilan entre 18,8 m².ha⁻¹ y 25,5 m² ha⁻¹, las alturas dominante entre 24 y 27 metros.

La riqueza florística también disminuye. En esta zona desaparece *P. officinalis* y las áreas basales de *M. oleifera* descienden, volviéndose poco significativas.

Las áreas basales relativas de *R. racemosa* aumentan en esta zona, transformándose de esta manera en un importante componente de las comunidades boscosas.

En el sector intermedio del estero *R. racemosa* llega a formar bosques puros donde se encuentran los individuos de mayores alturas totales del estero, los que en algunos casos superan lo 40 m de altura. En general, los individuos de *R. racemosa* se caracterizan por su gran esbeltez.

5.1.3 Comunidades boscosas de la zona inferior del estero

En las proximidades del mar, desde la boca y hasta una distancia de 7,6 km, las comunidades boscosas muestran desarrollos estructurales relativamente pobres, con áreas basales que fluctúan entre 13,7 m² ha⁻¹ y 14,7 m² ha⁻¹ y alturas dominantes entre 10.5 m y 14.8 m.

Su riqueza florística también es menor, debido a que *M. oleifera* desaparece completamente en esta zona.

Achrostichum aureum está ausente en las comunidades boscosas más próximas al mar.

El escaso desarrollo estructural de los bosques de esta zona refleja el estrés hídrico al que están sometidos, ocasionado por el incremento de la salinidad intersticial y, consecuentemente, de los potenciales osmóticos (Lugo y Snedaker 1974). También podría estar relacionado con el escaso aporte de nutrientes (Pannier 1967).

5.2 Relación con otros patrones estructurales

El patrón estructural del manglar del Estero Guarumal es opuesto al de los manglares de zonas áridas. Mientras su desarrollo estructural disminuye desde el borde interno hacia el mar, en los manglares de climas áridos aumenta.

En Puerto Rico, Cintrón *et al.* (1978) determinan una disminución de las áreas basales de 20,0 m² ha⁻¹ m en las proximidades de aguas abiertas a 9,0 m² ha⁻¹ en la zona interna del manglar de San Ildefonso, en Isla Culebra.

En el Pacífico Norte de Costa Rica Jiménez (1981) y Soto y Jiménez (1982) encuentran disminuciones de altura desde el borde del canal hacia la zona interna de 12 m a 1 m y de 19 m a 1 m en los manglares de Jicaral y Puerto Soley.

La oposición entre los patrones estructurales de los manglares de climas áridos y los de climas lluviosos, se debe a que las salinidades intersticiales varían en sentido inverso.

En los manglares de climas áridos, la salinidad intersticial de la zona externa es similar a la del mar mientras la de la zona interna puede fluctuar entre aproximadamente 35 o/oo y 122 o/oo a 160 o/oo en los salitrales (Cintrón 1978, Soto y Jiménez 1982). En los manglares de climas lluviosos, en cambio, cerca del mar las salinidades se aproximan a 35 o/oo mientras en el borde interno se aproximan a 0 partes por mil (Bunt *et al.* 1982).

Es interesante notar que la disminución del desarrollo estructural del manglar entre la zona superior y la zona inferior del Estero Guarumal, es similar a la variación de desarrollo estructural entre manglares de climas lluviosos y de climas áridos.

Jiménez (1981) encuentra que la complejidad estructural de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica están significativamente asociados a los patrones de precipitación y escorrentía que ocurren a lo largo de la costa.

El mismo autor señala que en localidades como Quepos, situadas en el Pacífico Central, donde las precipitaciones oscilan alrededor de 3 800 mm por año, presentan áreas basales de 29,0 m² ha⁻¹ mientras localidades como Jicaral, en el Pacífico Norte, con precipitaciones de 1 600 mm al año aproximadamente, presentan áreas basales de 0,7 m² ha⁻¹.

Esta tendencia es corroborada por sucesos similares en América Central. Así, en manglares de la provincia panameña de Darién -donde la precipitación media anual supera los 2 000 mm, se registran áreas basales de hasta 43,6 m² ha⁻¹ (Mayo 1965), mientras en el manglar nicaragüense de Peñita-Salinas Grandes -donde las precipitaciones medias anuales son de aproximadamente 1 200 mm-, se determinaron áreas basales promedios de 8.0 m² ha⁻¹ (Proyecto Olafo, datos no publicados).

Es importante destacar que en el Estero Guarumal, aunque las áreas basales de los rodales de *P. rhizophorae* puro del extremo inferior del estero (13.7 m² ha⁻¹) son bajas en relación a las del extremo superior (26.0 m² ha⁻¹), superan las reportadas por Jiménez (1992) en sitios de climas lluviosos con estación seca más marcada del Pacífico Central de Costa Rica, que fluctúan entre 7,2 m² ha⁻¹ y 12,9 m² ha⁻¹.

Los cambios estructurales a lo largo de los gradientes pluviométricos y de salinidad, muestran que la sequía -ya sea por escasez de lluvias o escurrimiento de agua dulce u ocasionada por elevados potenciales osmóticos relacionados con altas salinidades intersticiales- inciden en la estructura y la riqueza florística de manera negativa.

Al respecto, Cintrón *et al.* (1978) demuestran que la altura de manglar disminuye al aumentar la salinidad del suelo ($R = 0,72$).

Similares resultados obtienen Jiménez (1981), quien determina una elevada correlación entre la altura del rodal y la salinidad en el manglar de Jicaral ($r = -0,92$) y Soto y Jiménez (1982), quienes encuentran coeficientes de correlación de $-0,92$ entre altura y área basal del manglar y la concentración intersticial de sales.

La disminución de área basal y de riqueza florística del manglar entre las zonas superior e inferior del Estero Guarumal, también son acompañadas por un aumento de las concentraciones salinas las que, muy probablemente, también estén correlacionadas con la estructura de manera significativa.

Campos *et al.* (1992) determinaron que la concentración de sales en el flujo de agua del Estero Guarumal oscila a lo largo del año entre valores promedios de 5 o/oo en la zona superior y 21 o/oo en las proximidades de la desembocadura.

Las concentraciones de sal en el sustrato, sin embargo, podrían diferir de estos valores ya que dependen no sólo de la salinidad del flujo de agua, sino también de las precipitaciones, el escurrimiento de agua dulce y la infiltración (Semeniuk 1983).

En efecto, durante el presente estudio, se detectaron salinidades intersticiales a fin de la estación seca de 0.45 o/oo en el área donde confluyen el Río Sierpe y el Estero Guarumal y de 8.80 o/oo en una parcela ubicada a 10 km de la boca aproximadamente, en la zona intermedia/baja del estero.

5.3 Zonación de especies a lo largo del Estero Guarumal

Pelliciera rhizophorae está ampliamente distribuída desde la boca hasta la zona superior del abanico deltáico, a una distancia aproximada de 18 km del mar. Aguas arriba, suele encontrarse formando rodales de buen desarrollo aunque de pequeña extensión -algunas veces árboles aislados- restringidos a los bordes del Río Sierpe inundados diariamente por las mareas.

Sin embargo, aunque Duke *et al.* (1993) también reportan la presencia de *P. rhizophorae* desde las proximidades de la boca hasta la zona superior de los deltas de varios ríos de Panamá, otros autores la sitúan en los sectores estabilizados de las zonas medias y superiores de los estuarios (Von Prah 1990) o en las proximidades de la boca del estuario y en el cauce medio de los esteros, ocupando las partes internas de los islotes (Jiménez 1994).

A pesar de distribuirse a lo largo de todo el Estero Guarumal, *P. rhizophorae* sólo llega a formar rodales puros en sus extremos, debido a la importante presencia de *R. racemosa* en la zona intermedia del mismo.

En el extremo superior del estero, el bosque de *P. rhizophorae* puro posee un elevado desarrollo estructural, con un área basal de 23,0 m² ha⁻¹, una altura dominante de 28 m y una abundancia de 1 425 a 1 716 individuos con DAP \geq 5 cm por hectárea (Cuadro 6).

Los bosques puros del extremo inferior en cambio, presentan un área basal de 13,7 m² ha⁻¹ y una altura dominante de 10.5 m. *P. rhizophorae* pasa desapercibida a simple vista debido al menor diámetro y altura de sus individuos. Sin embargo, la especie llega a dominar la comunidad debido a su abundancia (2 179 a 2 524 individuos con DAP \geq 5 cm por hectárea) (Cuadro 5).

En la zona intermedia del estero, *R. racemosa* desplaza a *P. rhizophorae*, llegando a formar rodales puros con áreas basales de 18.8 m² ha⁻¹ y alturas dominantes de 27 metros.

Por otro lado, en la zona superior del estero, mientras las áreas basales de *R. racemosa* disminuyen, *M. oleifera* y *A. germinans* alcanzan elevadas áreas basales relativas.

Todo esto da lugar a una marcada zonación de especies a lo largo del Estero Guarumal, aunque tal vez no tan conspicua como la de los manglares de zonas áridas.

5.4 El desplazamiento de *P. rhizophorae* en el sector intermedio del gradiente de salinidad

Pelliciera rhizophorae comparte su ámbito de distribución con *R. racemosa* a lo largo del Estero Guarumal. No obstante, en la zona intermedia del estero, las áreas basales de *P. rhizophorae* muestran un abrupto descenso y las de *R. racemosa* logran su máxima expresión (Figura 17).

Ambas especies ocurren en el mismo rango de concentraciones salinas del sustrato, sin embargo, *R. racemosa* parece tener ventajas en la porción intermedia del gradiente, desplazando a *P. rhizophorae* hacia los extremos del mismo. Ante esta circunstancia surge la necesidad de conocer el mecanismo biológico por medio del cual *R. racemosa* logra desplazar a *P. rhizophorae*.

Carter *et al.* (1973) proponen una relación en forma de "U" entre la dinámica metabólica del manglar y los gradientes mareales y químicos del agua. En los extremos del rango de tolerancia, los costos de supervivencia son altos: en uno por el elevado gasto metabólico que exigen los altos potenciales osmóticos y, en el otro, por la competencia con plantas adaptadas a condiciones menos salinas. La producción de biomasa, se maximizaría en la zona intermedia del gradiente, donde las condiciones son óptimas para la comunidad.

Basándose en la propuesta anterior, Lugo y Snedaker (1974) midieron tasas de fotosíntesis y respiración en zonas dominadas por distintas especies de mangle, concluyendo que las mayores productividades netas de cada especie concuerdan con su dominancia. Postulan así las bases fisiológicas para la zonación de especies.

Esto sugiere la posibilidad de que las concentraciones de salinidad intersticial del sector intermedio del estero favorezcan las tasas de crecimiento de *R. racemosa*, otorgándole ventajas competitivas sobre *P. rhizophorae*.

Este efecto de desplazamiento ha sido reportado por Jiménez y Sauter (1991) para otras especies. Ellos, estudiando la dinámica del manglar en el gradiente mareal, atribuyen la dominancia de *R. racemosa* en un rodal mixto con *A. germinans*, a las mayores tasas de crecimiento y vida media de *R. racemosa*. Aunque el establecimiento de *A. germinans* parece ser más exitoso, *R. racemosa* alcanza el dosel más rápidamente, sombreando a *A. germinans*, especie altamente intolerante a la sombra.

Los mismos autores determinan además que para un diámetro dado, *R. racemosa* presenta siempre mayores alturas que *A. germinans*, lo que le confiere aún más ventajas competitivas.

Similar efecto de desplazamiento es reportado por Ball (1980), quien afirma que *R. mangle* desplaza a *L. racemosa* desde la zona intermareal a sitios con mayor salinidad debido al mayor vigor de su crecimiento, a pesar de que ambas especies tienen potencial para crecer en un mismo lugar.

Los datos de crecimiento de las cohortes de plántulas de ambas especies parecen sustentar la hipótesis del desplazamiento de *P. rhizophorae* por *R. racemosa* debido a tasas dispares de crecimiento.

Las cohortes de plántulas de *P. rhizophorae* muestran un crecimiento de 0,6 a 1,1 cm año⁻¹, mientras las cohortes de plántulas de *R. racemosa*, muestran crecimientos de 1,9 cm mes⁻¹ durante el primer año, disminuyendo luego a 0,1 a 0,5 cm mes⁻¹ (Jiménez y Sauter 1991; Jiménez, comunicación personal).

Sin embargo, Rabinowitz (1978a) trabajando con cohortes de plántulas de *R. mangle* y *P. rhizophorae*, informa que las plántulas de *R. mangle* que crecieron bajo el dosel de la misma especie no incrementaron su altura durante el año de mediciones. No obstante, *P. rhizophorae* creció lentamente bajo la sombra de su dosel, aumentando su altura entre 32 a 83 cm en el año.

En la zona superior del estero, donde las salinidades del sustrato fluctúan alrededor de 2 o/oo, *R. racemosa* disminuye abruptamente sus áreas basales y diámetros medios hasta desaparecer aguas arriba.

Esto concuerda con los resultados de Stern y Voigt (1959), quienes determinan que *Rhizophora spp.* necesita sales para crecer, comportándose como halófito obligada en cultivos bajo situaciones controladas.

5.5 El desplazamiento de *P. rhizophorae* del sector intermedio de gradiente altura de inundación

Pelliciera rhizophorae logra su mayor áreas basal en la zona superior del estero, donde las bajas concentraciones salinas intersticiales parecen evitar la competencia de *R. racemosa* (Figura 17).

A pesar de alcanzar su máxima área basal en la zona externa (sitios expuestos a esteros y canales), alcanza su máximo diámetro medio en el borde interno (límite entre el manglar y la vegetación de tierra firme), mostrando que las condiciones de estos sitios son más favorables para su desarrollo (Figuras 18 y 23).

Sin embargo, *P. rhizophorae* es desplazada de esta zona donde alcanza sus mayores diámetros medios por *M. oleifera* y *A. germinans* (Figura 23).

En los rodales donde *P. rhizophorae* logra sus mayores diámetros medios, se encuentra a menudo *P. officinalis*, lo cual sugiere que la concentración intersticial de sales en estos sitios podría ser de 0 o/oo durante un importante periodo del año debido a factores tales como la infiltración y la escorrentía de agua dulce desde áreas circundantes.

Posiblemente esta disminución en la concentración intersticial de sales no ocurra en la zona intermareal baja, donde la influencia permanente de las mareas mantenga más alta la concentración intersticial de sales en el transcurso del año.

Esto daría lugar a un gradiente de salinidad entre la zona intermareal baja y alta, que determinaría la estructura y la composición florística de bosque.

Sin embargo, el análisis de la varianza y la prueba Duncan de separación de medias realizados para comunidades boscosas y salinidad intersticial, muestra que si bien la comunidad boscosa de *P. rhizophorae* y *M. oleifera* presenta salinidades intersticiales diferentes, la comunidad boscosa de *P. rhizophorae* alto y todas en las que participa *A. germinans* pertenecen al mismo grupo.

Esto indica que la estructura y composición a lo largo del gradiente de inundación en la zona superior podría estar determinada no sólo por la salinidad sino por un arreglo más complejo de factores.

Además, las fluctuaciones de salinidad intersticial del borde interno hacen riesgoso especular sobre la relación entre la estructura del bosque y datos puntuales de este factor, mostrando la necesidad de monitorear sus cambios, al menos durante un ciclo mareal.

Es importante destacar que, inversamente a lo que ocurre con los bosques altos de *P. rhizophorae*, los bosques puros bajos de *P. rhizophorae* en la zona inferior del estero se encuentran restringidos a la zona de menor altura de inundación (Figura 24).

En esta zona, las mareas tienen menor influencia que la lluvia y la escorrentía en el régimen hídrico del suelo, lo cual sugiere que la ocurrencia de los bosques bajos de *P. rhizophorae* del extremo inferior del estero, podría estar relacionada con la de sitios con menor salinidad.

En efecto, aunque se cuenta con muy pocos datos, las menores salinidades intersticiales de la zona media-baja del estero, correspondieron a parcelas con bosque de *P. rhizophorae*.

6. CONCLUSIONES

1. La estructura y composición florística de los rodales con *P. rhizophorae* situados en el Estero Guarumal presentan acentuadas discontinuidades, las que permiten distinguir 12 comunidades boscosas naturales.
2. Las variables que mejor discriminaron entre comunidades boscosas fueron distancia a la boca, salinidad intersticial, altura de inundación y grado de compactación del sedimento. De éstas, las de mayor poder de discriminación fueron distancia a la boca y salinidad intersticial.
3. Las áreas basales, las alturas totales y la riqueza florística disminuyen desde la zona superior a la zona inferior del estero.
4. Los bosques puros de *P. rhizophorae* se ubican en los extremos del Estero Guarumal. En la zona intermedia del mismo, *P. rhizophorae* es desplazada por *R. racemosa*.
5. Los bosques puros de *P. rhizophorae* del extremo superior del estero se ubican en la parte baja del gradiente de inundación mareal, mientras los del extremo inferior lo hacen en la parte alta del mismo.

8. BIBLIOGRAFIA

- AGUILAR R., E. 1990. Regeneración del manglar en áreas intervenidas en la Reserva Forestal de Térraba-Sierpe, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, Costa Rica. s.p.
- ASCH, C. 1992. Mapa de la vegetación de la reserva forestal de Terraba Sierpe. San Jose, C.R., s.n. esc. 1: 20000.
- BALL, M.C. 1980. Patterns of secondary succession in a mangrove forest of Southern Florida. *Oecologia (EE.UU.)* 44 : 226-235.
- BATISTINI, R.; BERGOEING, J.P.; BRENES, L.G. 1991. Informe final proyecto 214-87-005 : reconocimiento geomorfológico del litoral pacífico de Costa Rica. San José, C.R., Universidad de Costa Rica. 96 p.
- CHONG, P. 1988a. Propuesta de manejo forestal, planeamiento y utilización integrada de los recursos de mangle en la Reserva Forestal de Térraba-Sierpe, Costa Rica. Informe Técnico preparado para el Gobierno de Costa Rica. FAO/ COS/6652. 190 p.
- _____. 1988b. Forest management plan for Playa Garza pilot area: Térraba-Sierpe Reserve, C.R. FAO/DGF(TCP/COS/6652. Technical Report. 73 p.
- CINTRON, G.; LUGO, A.E.; POOL, D.J.; MORRIS, G. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica (EE.UU.)* 10(2) : 110-121.
- _____.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1983. Introducción a la Ecología de Manglar. Montevideo, Uru., UNESCO. 109 p.
- _____. 1992. Ecology and management of New World mangroves. *In* Coastal plant communities of Latin America. Ed. by U. Seeliger. San Diego, EE.UU., Academic Press. p. 233-257.
- _____. s.f. Características y desarrollo estructural de los manglares de Norte y Sur América. *Ciencia Interamericana (EE.UU.)* 25(1-4) : 4-15.
- DUGAN, P.J., ED. 1992. Conservación de humedales: un análisis de temas de actualidad y acciones necesarias. Gland, Suiza. 100 p.
- DUKE, N.C. 1992. Mangrove floristics and biogeography. *In* Tropical Mangrove Ecosystems. Ed. by A.I. Robertson; D.M. Alongi. American Geophysical Union. Coastal and Estuarine Studies no. 41. p. 63-100.
- _____.; PINZON, Z.S.; PRADA, M.C. 1993. Inventario de los bosques de mangle en el área del Canal de Panamá. Panamá, Pan., Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. [21] p.
- EGLER, F.E. 1948. The dispersal and establishment of red mangrove, *Rhizophora* in Florida. *The Caribbean Forester (P.R.)* 9 : 299-310.

- ESPINOSA S., A.R. 1992. Evaluación de la estructura y composición del bosque de manglar y lineamientos para su manejo silvícola en la reserva forestal de Térraba-Sierpe, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, C.R. 154 p.
- GENTRY, A. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Choco refuge. En : Prance, G., ed. Biological Diversification in the Tropics. p. 112-136.
- GOLLEY, F.B.; MCGINNIS, J.T.; CLEMENTS, R.G.; CHILD, G.I.; DUEVER, M.J. 1969. The structure of tropical forests in Panama and Colombia. Bioscience 19(8): 693-696.
- HAMMEN, T. VAN DER; WIJMSTRA, T.A. 1964. A palynological study of the Tertiary and Uper Cretaceous of British Guiana. Leisde. Geol. Mededel 30 : 183-241.
- JIMENEZ, J.A. 1981. The mangroves of Costa Rica: a physiognomic characterization. Tesis Mag. Sc. Fla., EE.UU., University of Miami. 130 p.
- _____. 1988a. The dynamics of *Rhizophora racemosa* forests on the pacific coast of C.R. Brenesia (C.R.) 30:1-12.
- _____. 1984. A hypothesis to explain the reduce distribution of the mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. Biotrópica (EE.UU.) 16 (4) : 304-308.
- _____. 1987. A clarification on the existence of *Rhizophora* species along the pacific coast of Central America. Brenesia (C.R.) no. 28: 25-32.
- _____. 1988. Floral and fruiting phenology of trees in a mangrove forest on the dry pacific coast of Costa Rica. Brenesia (C.R.) 29 : 33-50.
- _____. 1990. The structure and function of dry weather mangroves on the pacific coast of Central America, with emphasis on *Avicennia bicolor* forests. Estuaries (EE.UU.) 13 (2): 182-192.
- _____. 1992. Mangrove forests of the Pacific coast of Central America. In Coastal Plant Communities of Latin America. N.Y., EE.UU., Academic Press. p. 259-267.
- _____. 1993. Alternativas de manejo de los manglares en el contexto del Pacífico de Centroamérica. In Congreso Nacional Agronómico y de Recursos Naturales (1993, s.l., C.R.). Actas. s.n.t. p. [21-37].
- _____. 1994. Los manglares del Pacífico de Centroamérica. Heredia, C.R., EFUNA. 336 p.
- _____.; LUGO, A.E.; CINTRON, G. 1985. Tree mortality in mangrove forests. Biotropica (EE.UU.) 17(3): 177-185.
- _____.; SAUTER, K. 1991. Structure and Dynamics of Mangrove Forests Along a Flooding Gradient. Estuaries (EE.UU.) 14(1) : 49-55.
- _____, J.A.; SOTO, R. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica. Revista de Biología Tropical (EE.UU.) 33(1):25-37.

- LUGO, A. E.; CINTRON, G.; GOENAGA, C. 1981. Mangrove ecosystems under stress. *In* Stress effects on natural ecosystems. Ed. by G.W. Barrett; R. Rosenberg. s.l., EE.UU., John Willey & Sons. p. 129-153.
- LUGO, A.E.; SNEDAKER, S.C. 1974. The Ecology of Mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* (EE.UU.) 5:39-64.
- MARIN, M., M.E. 1991. Estudio de caso sobre el uso actual de la Reserva Forestal de Térraba-Sierpe y evaluación de la rentabilidad de un proyecto de maricultura y silvicultura para Coopemangle. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, C.R. 154 p.
- MAYO M., E. 1965. Algunas características ecológicas de los bosques inundables de Darién, Panamá. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., IICA. 166 p.
- MOLINA L., O.A.; ESQUIVEL, R.E. 1993. Asociaciones vegetales en el manglar de la Barra de Santiago, Ahuachapán, El Salvador. *Revista de Biología Tropical* (C.R.) 41 (1) : 37-46.
- PIZARRO B., F.; ANGULO Z., H. 1993. Diagnóstico de los manglares de la costa pacífica de Costa Rica. Heredia, C.R., Universidad Nacional. 67 p.
- POOL, D.J.; SNEDAKER, S.C.; LUGO, A.E. 1977. Estructure of Mangrove Forests in Florida, Puerto Rico, México, and Costa Rica. *Biotrópica* (EE.UU.) 9 (3) : 195-212.
- QUINTANILLA, J.I. 1990. "La malla": interpretación de un sitio arqueológico asociado al ecosistema de manglar en el Pacífico Central de Costa Rica. Tesis Lic., San Jose, C.R., Universidad de Costa Rica. 226 p.
- RABINOWITZ, D. 1975. Planting experiments in mangrove swamps of Panama. *In* International Symposium on Biology and Management of Mangroves (1974, Honolulu, Hawaii, EE.UU.) Proceedings. Ed. by G.E. Walsh; S.C. Snedaker; H.J. Teas. Gainesville, Fla., EE.UU., University of Florida, Institute of Food and Agricultural Sciences. p. 385-393.
- _____. 1978. Early growth of mangrove seedlings in Panamá, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography* (G.B.) no. 5 :113-133.
- _____. 1978. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panamá. *Journal of Ecology* (G.B.) no. 66 : 45-51.
- SAENGER, P.; HEGERL, E.J.; DEVIE, J.D.S., EDS. 1983. Global status of mangrove ecosystems. IUCN Commission on Ecology Papers No. 3. Gland, Switzerland. *The Environmentalist* 3, Supplement No. 3.
- SANCHEZ P., R.O. 1986. Metodología descriptiva para determinar los posibles usos de las áreas de manglares, y su aplicación en Coronado-Sierpe, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. 216 p.
- SHAEFFER-NOVELLI, Y.; CINTRON, G. 1983. Métodos para la descripción y estudio de -areas de manglar. *In* Compendio Enciclopédico de los Recursos Naturales de Puerto Rico. San Juan, P.R., Editorial Librotex. t.1, v. 3.

- SMITH, T.J.III. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forest. *Ecology* (G.B.) 62:266-273.
- _____. 1987. Effects of light and intertidal position on seedling survival and growth in tropical tidal forests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (Holanda) no. 110 : 133-146.
- _____. 1987. Effects of seed predators and light level on the distribution of *Avicennia Marina* (Forsk.) Vierh. in tropical, tidal forests. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (EE.UU.) 25 : 43-51.
- _____. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* (Holanda) 68 (2) : 266-273.
- _____. 1992. Forest Structure. *In Tropical Mangrove Ecosystems*. Ed. by A.I. Robertson; D.M. Alongi. American Geophysical Union. Coastal and Estuarine Studies no. 41. p.101-136.
- _____.; DUKE, N.C. 1987. Physical determinants of inter-estuary variation in mangrove species richness around the tropical coastline of Australia. *Journal of Biogeography* (G.B.) no. 14 : 9-19.
- SNEDAKER, C. 1982. Mangroves species zonation: Why?. *In* Task for vegetation science. Ed. by D.N. Sen; K.S. Rajpurohit. The Hague, Holanda, Dr. W. Junk Publishers. p. 114-125.
- SOCIEDAD INTERAMERICANA DE DESARROLLOS ECOLOGICOS. 1993. Estudio de impacto ambiental para el aprovechamiento turístico de la Finca Violines, Sierpe, Osa, Puntarenas. San José, C.R. 82 p.
- SOTO, R.; JIMENEZ, J.A. 1982. Análisis fisionómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* (C.R.) 30(2):161-168.
- TOMLINSON, P.V. 1986. The botany of mangroves. Cambridge, EE.UU., Cambridge University Press. 413 p.

ANEXOS

Anexo 1. Descripción de las clases de mezcla florísticas menos frecuentes.

15: *Avicennia germinans* puro: la especie presenta coberturas de 60 % o más.

16: *Pterocarpus officinalis* puro: el 70% o más de la cobertura pertenece a esta especie.

24: Mixto de *R. racemosa* y *R. mangle*: La cobertura de *R. racemosa* no alcanza el 70 % y la de *R. mangle* el 60 %.

25: Mixto de *M. oleifera* y *A. aureum*: ninguna de las dos especies alcanza el 50 %.

26: Mixto de *R. racemosa* y *M. oleifera*: idem. anter.

27: Mixto de *P. rhizophorae* y *M. oleifera*: *M. oleifera* no alcanza el 40 % y *P. rhizophorae* el 70 %.

32: Mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *R. mangle*: No tiene menos de 15% de *P. rhizophorae*, 10% de *R. racemosa* y 20% de *R. mangle*.

33: Mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *M. oleifera*: siempre y cuando no haya menos de 15% de *P. rhizophorae*, 10% de *R. racemosa* y 5% de *M. oleifera*.

34: Mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *A. germinans*: No debe haber menos de 15% de *P. rhizophorae*, de 10% de *R. racemosa* ni de 10% de *A. germinans*.

35: Mixto de *R. racemosa*, *M. oleifera* y *A. aureum*: no tiene menos de 10% de *R. racemosa*, de 5% de *M. oleifera*, ni de 15% de *A. aureum*.

36: Mixto de *P. rhizophorae* y *M. oleifera* y *A. aureum*: no tiene menos de 15% de *P. rhizophorae*, 5% de *M. oleifera* y 15% de *A. aureum*.

37: Mixto de *M. oleifera*, *R. racemosa* y *A. germinans*: *M. oleifera* no presenta coberturas inferiores a 5%, *R. racemosa* menores de 10% y *A. germinans* de menos de 10%.

38: Mixto de *R. racemosa* y *A. germinans* y *A. aureum*: *R. racemosa*, *A. germinans* y *A. aureum* presentan coberturas iguales o mayores que 10%.

81: Mixto de *P. rhizophorae*, *M. oleifera* y bosque dulce: Debe tener no menos de 15% de *P. rhizophorae*, 5% de *M. oleifera* y 20% de bosque dulce.

41: Mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera* y *A. aureum*: no tiene coberturas inferiores a 10% de *P.*

rhizophorae, 10% de *R. racemosa*, 5% de *M. oleifera* y 15% de *A. aureum*.

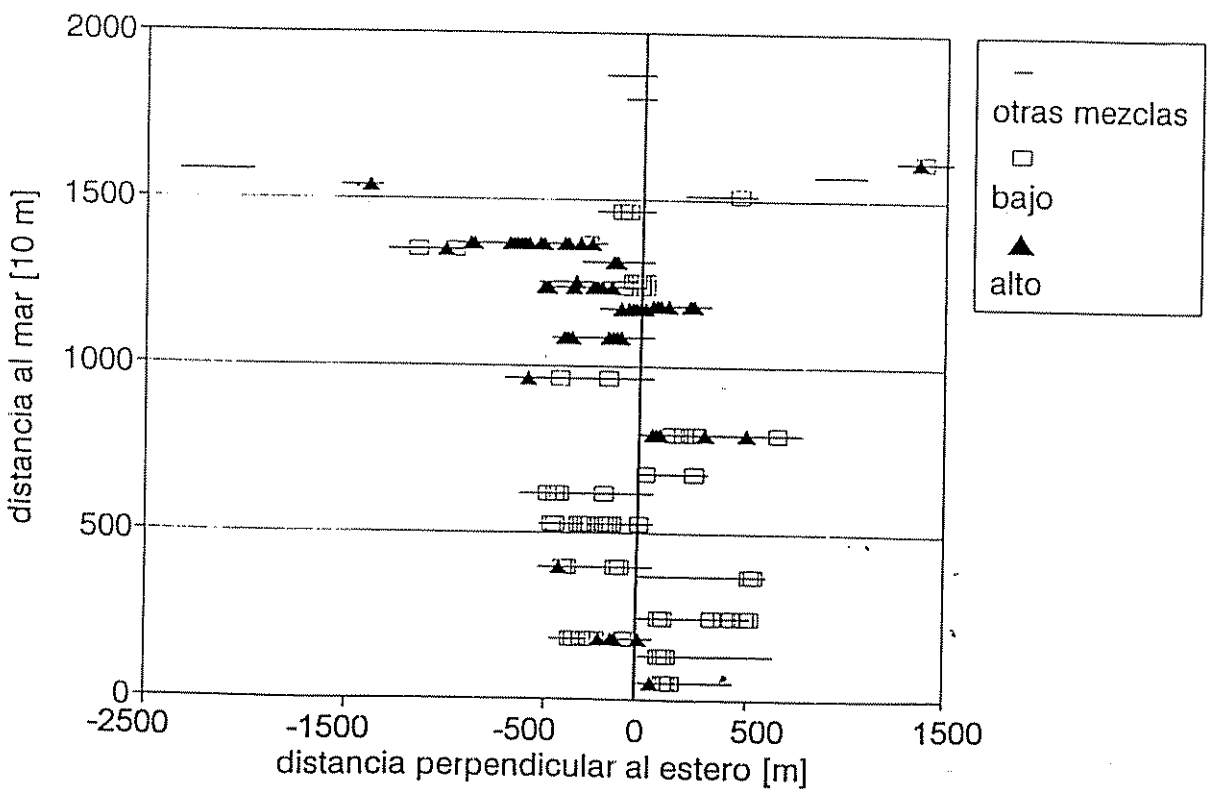
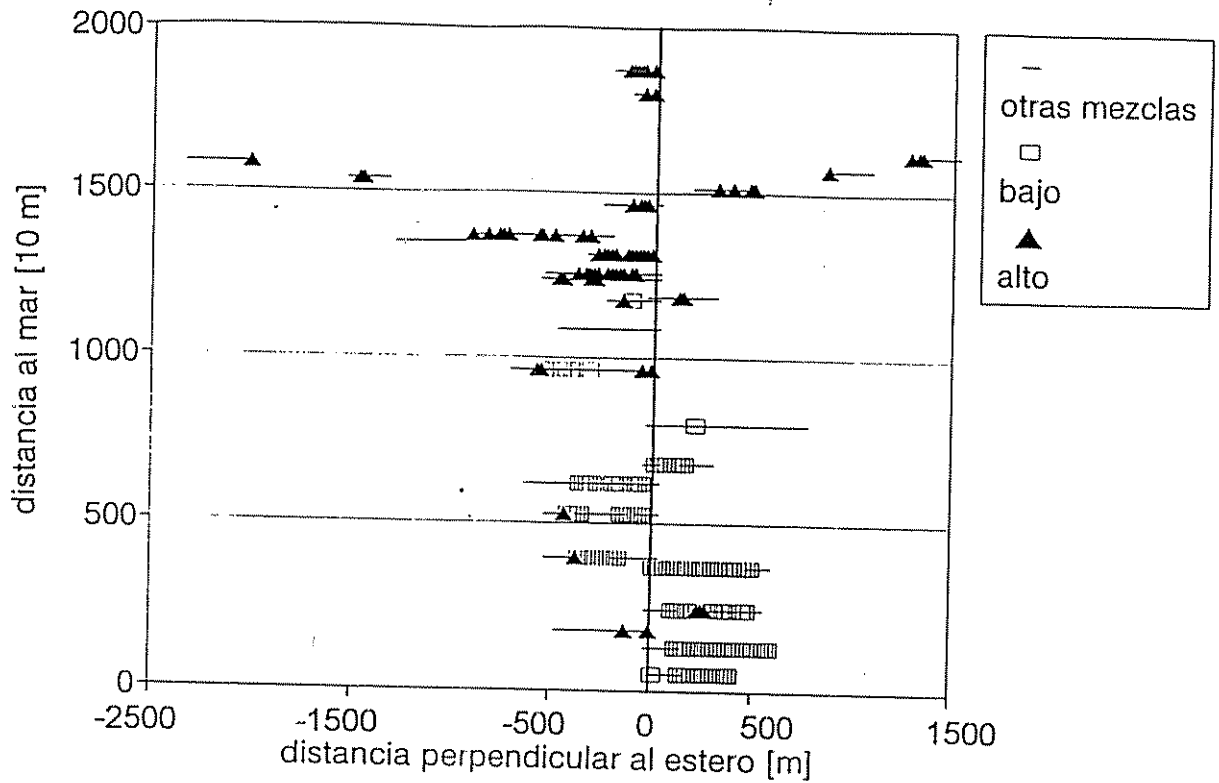
42: Mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera* y *A. germinans*: Ocurre con no menos de 10% de *P. rhizophorae*, 10% de *R. racemosa*, 5% de *M. oleifera* y 10% de *A. germinans*.

43: Bosque de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera* y *R. mangle*: ninguna de las especies alcanza el 40 %.

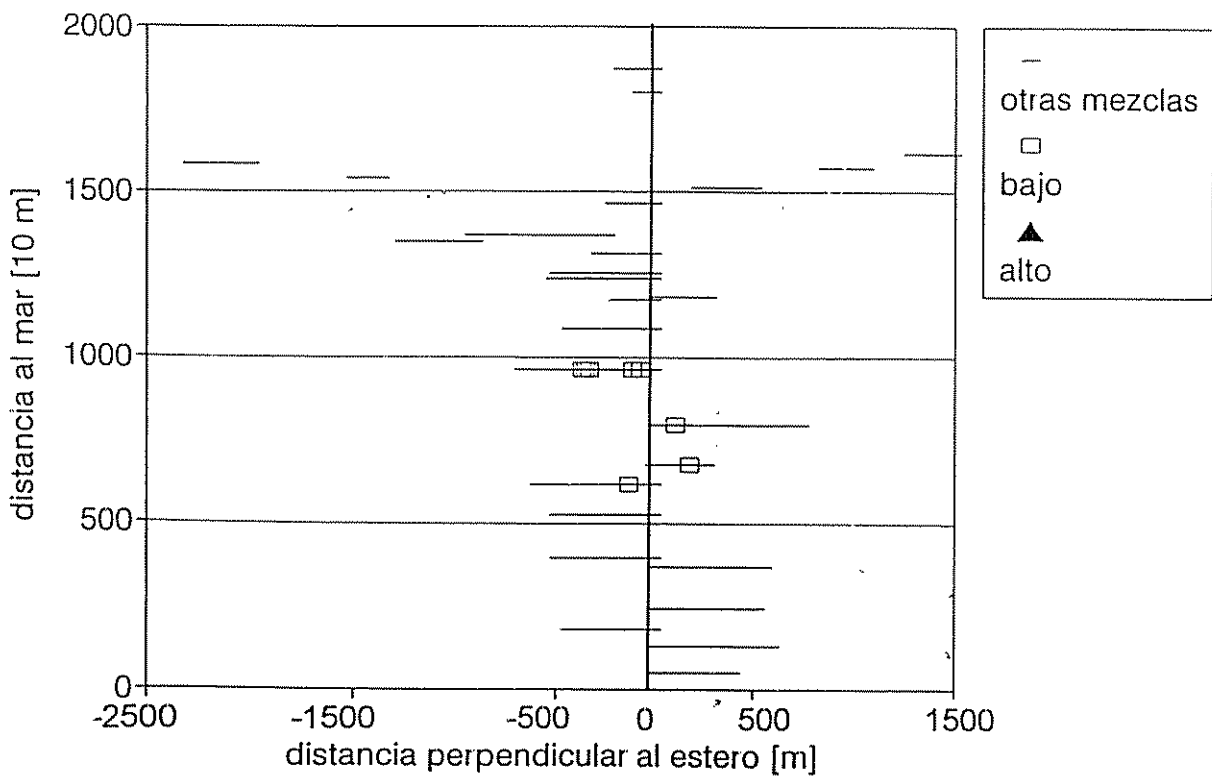
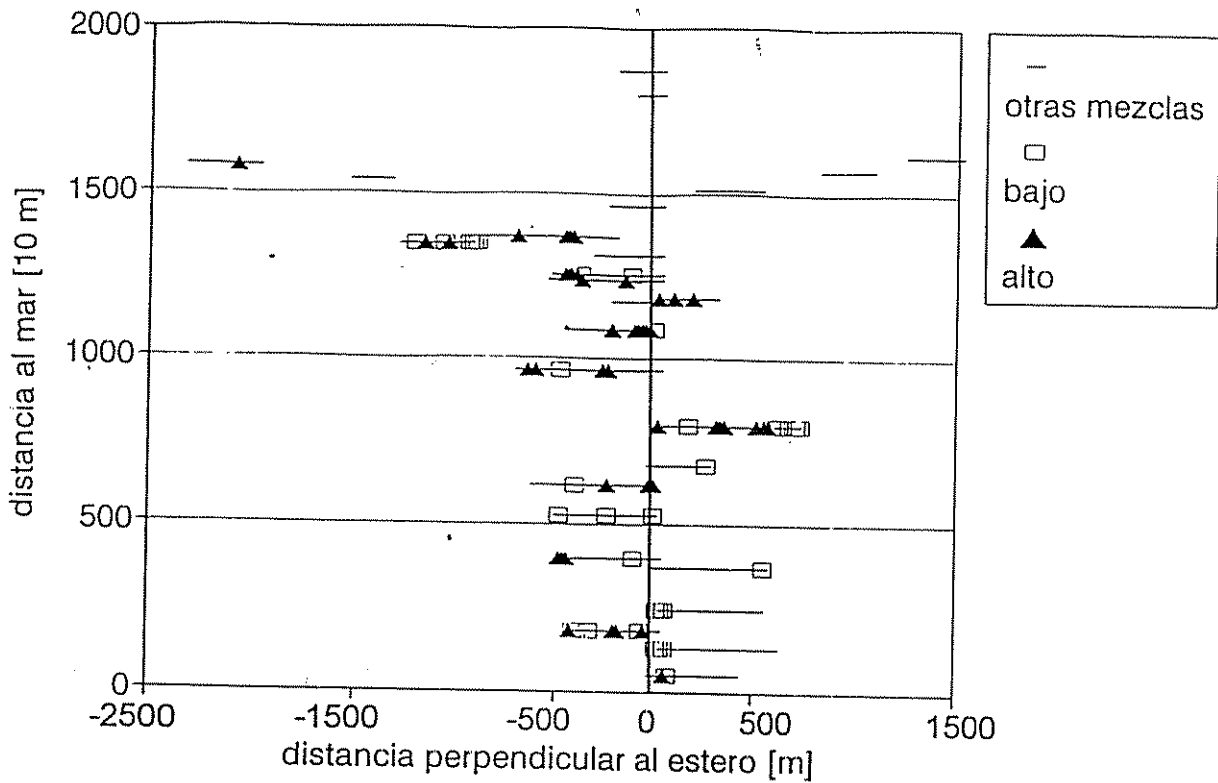
44: bosque de *R. racemosa*, *M. oleifera*, *A. germinans* y *R. mangle*, siempre y cuando no haya menos de un 10% de *R. racemosa*, 5% de *M. oleifera*, 10% de *A. germinans* y 10% de *R. mangle*.

51: Mixto de *P. rhizophorae*, *R. racemosa*, *M. oleifera*, *P. officinalis* y *A. germinans*: *P. rhizophorae* presenta coberturas inferiores a 15%, *R. racemosa* de 10%, *M. oleifera* de 5%, *P. officinalis* de 5% y *A. germinans* de 10%.

Anexo 3. Distribución espacial de los bosques altos y bajos de a) *P. rhizophorae* puro y b) *P. rhizophorae* y *R. racemosa*.



**Anexo 4. Distribución espacial de los bosques altos y bajos de a) *R. racemosa* puro
b) *P. rhizophorae* y *A. aureum*.**



Anexo 5. Distribución espacial de los bosques altos y bajos de a) *A. aureum*.

