



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**CARBONO ALMACENADO EN RAÍCES SUBTERRÁNEAS DE UN BOSQUE DE
MANGLAR DOMINADO POR *Avicennia germinans* EN LAGUNA LA REINA,
HIGUEROTE, VENEZUELA**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela, por la **Br. Daniela Alexandra Quintero Madrid**, como requisito parcial para optar al título de Licenciada en Biología.

Tutor: Dra. Maria Beatriz Barreto Pittol

Caracas, Venezuela

Febrero – 2018



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGIA

ACTA

Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de Escuela de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para examinar el Trabajo Especial de Grado de la Br. Daniela Alexandra Quintero Madrid, C.I.: V-20.219.006, titulado "**Carbono almacenado en raíces subterráneas de un bosque de manglar dominado por *Avicennia germinans* en laguna La Reina, Higuero, Venezuela**", para optar al título de Licenciada en Biología, considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos, lo consideramos **APROBADO**.

Para dar fe de ello se levanta la presente acta en Caracas, a los veintidós días del mes de febrero del año 2018, dejando constar que la Dra. María Beatriz Barreto Pittol actuó como coordinadora del jurado examinador.

Dra. Liliana López

(Jurado)

Dr. Danilo López

(Jurado)

Dra. María Beatriz Barreto Pittol

(Tutor)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mi familia por ser mi fuente de apoyo durante este proceso de crecimiento personal que se llama universidad, por guiarme, ayudarme y saber levantarme el ánimo cada vez que quería renunciar. También agradezco a mi novio porque, al igual que mi familia, ha estado ahí conmigo casi desde el principio de esta aventura apoyándome y haciendo que sea todo un poco más fácil. Los amo!! Sin ustedes hace rato que hubiese renunciado y no sé qué sería de mi jajaja.

A todos mis amigos de la facultad por hacerme reír, escucharme quejar, confortarme al llorar, hacer las materias sencillas, las salidas de campo muchísimo más divertidas y los ratos en la plaza del biólogo entretenidas.

GRACIAS A TODOS!!!

INDICE GENERAL

RESUMEN	7
INTRODUCCION	9
ANTECEDENTES.....	15
OBJETIVOS.....	25
<i>Objetivo general:</i>	25
<i>Objetivos específicos:</i>	25
MATERIALES y METODOS	26
<i>Área de estudio</i>	26
Clima	26
Descripción del área	26
<i>Muestreo</i>	28
Biomasa de raíces subterráneas y DA del suelo.....	30
Salinidad y pH del agua superficial e intersticial	30
<i>Procesamiento de las muestras</i>	30
Fraccionamiento de raíces.....	30
Concentración de C en las raíces.....	33
Muestras del suelo	34
Salinidad y pH del suelo	35
Materia Orgánica.....	35
Determinación de Carbono inorgánico.....	36
<i>Análisis estadístico</i>	36
RESULTADOS.....	38
<i>Salinidad y pH del agua superficial e intersticial</i>	38
<i>Salinidad y pH del suelo</i>	42
<i>Características del suelo</i>	43
Densidad Aparente y Materia orgánica	43
Carbono Orgánico	44
Carbono inorgánico.....	44

<i>Fraccionamiento y Biomasa de raíces</i>	45
Concentración de C en raíces	48
DISCUSION	50
<i>Salinidad y pH</i>	50
<i>Características del suelo</i>	53
Densidad Aparente	53
Materia orgánica	56
Carbono Orgánico	59
Carbono inorgánico.....	61
<i>Compartimiento de raíces</i>	62
Biomasa de raíces.....	62
C de raíces.....	67
CONCLUSION	70
RECOMENDACIONES.....	71
REFERENCIAS	72

RESUMEN

Los manglares secuestran y almacenan cantidades significativas de carbono (C), provenientes de la atmósfera y los océanos, conocido como Coastal Blue Carbon, y más del 80% de este se encuentra en el compartimiento subterráneo formado por raíces y suelo.

En este trabajo se evaluaron 72 muestras extraídas en un bosque dominado por *Avicennia germinans* (*Acanthaceae*) en Laguna La Reina, Higuerote, Venezuela. Se pesó la biomasa de raíces subterráneas y se estimó la concentración de C almacenado en las raíces mayores a 0,5 mm de diámetro, y del suelo en los primeros 10 cm de profundidad. Fueron seleccionados tres rodales en el área de estudio. En cada uno se extendieron dos transectas de longitud variable, lo cual dependía del largo máximo de cada rodal. A lo largo de éstos, cada 30 metros medimos las siguientes variables: la salinidad y el pH intersticial, y se tomaron las muestras de suelo para determinar posteriormente en el laboratorio, la densidad aparente (DA), concentración de carbono orgánico (CO), salinidad y pH del suelo.

La promedios de densidad aparente y la salinidad del suelo fueron significativamente diferentes entre los rodales ($p=0,001$ y $p <0,001$, respectivamente). Por otro lado, no encontramos diferencias estadísticamente significativas en la biomasa de raíces finas entre los rodales ($p= 0,494$), las cuales almacenan conjuntamente un promedio de 0,80 Mg C/ha y representan el 1,25% del peso del suelo. El porcentaje y la concentración de carbono orgánico (CO) en el suelo difirieron significativamente entre los rodales ($p= 0,007$ y $p= 0,003$, respectivamente). Nuestros resultados muestran una biomasa de raíces comparable con otros del mismo género y una baja concentración de C

en las raíces en comparación con valores reportados por otros autores. Además, se evidencia que los factores biológicos y fisicoquímicos del suelo no tienen una distribución homogénea en los tres rodales.

Palabras claves: manglar, *Avicennia germinans*, raíces, carbono, almacenamiento de carbono, carbón stock, carbono orgánico, materia orgánica, densidad aparente.

INTRODUCCION

Los manglares son ecosistemas intermareales ubicados en las regiones tropicales y subtropicales, generalmente entre 25° N y 25° S de latitud, conformados por árboles siempre verdes, arbustos, o palmas que han desarrollado adaptaciones especializadas para tolerar las altas concentraciones de sal del sustrato, anoxia en los suelos, inundación de agua dulce y salada, y cambios del nivel del mar (Lugo y Snedaker, 1974; Tomlinson, 1986; Duke y col., 1998). El término mangle se refiere a la especie vegetal adaptada a las características anteriormente descritas (Duke y col., 1998).

Estos ecosistemas cumplen un papel importante en el mantenimiento del bienestar humano y la biodiversidad de los ecosistemas costeros, ya que protegen la costa del oleaje, regulan el efecto de tormentas y ciclones, retienen sedimentos, procesan nutrientes y materia orgánica, y además funcionan como lugares para la cría y desove de peces e invertebrados de importancia comercial (Ewel y col., 1998; Lacerda y col., 2002; FAO, 1994).

En general, los manglares dependen principalmente del agua proveniente de ríos y de flujo subterránea para la obtención de nutrientes, especialmente nitrógeno (N) y fósforo (P), mediante su red de raíces (Howarth y col., 2014). El N y P influyen en la producción de biomasa aérea y subterránea de los árboles en distintas formas (Feller y col., 2003). Adame y col. (2014) reportaron que en bosques de manglar en la reserva de biosfera de Sian Ka'an, México, el P en el suelo es un factor que limita la biomasa de raíces, un aumento de P incrementa la producción de raíces, mientras que un aumento de N en el suelo disminuye la biomasa y el recambio de raíces (Nadelhoffer, 2000).

Por otro lado, Feller y col. (2003) en bosques de manglar en Belice, concluyeron que tanto el incremento de N y P en el suelo generan distintas respuestas positivas en la producción de hojas y el crecimiento de ramas y tallos según las características del bosque. Por ejemplo, bosques enanos incrementan la biomasa aérea al aumentar la presencia de P en el suelo (Feller, 1995; Feller y col., 2003); el enriquecimiento del suelo con N en bosques ubicados en franjas, genera un incremento de biomasa aérea (Feller y col., 2003); en zonas de transición de especies, la fertilización del suelo con N y/o P producen respuestas positivas en el crecimiento de las especies (Feller y col., 2003).

Los nutrientes en el suelo de los ecosistemas de manglares no están distribuidos uniformemente y pueden variar en pequeños gradientes ambientales (Mckee, 1993; Feller y col., 2003).

Además de los nutrientes, la biomasa aérea y subterránea en los ecosistemas de manglares, se ven afectadas por variaciones en el nivel del mar, frecuencia de tormentas y huracanes, modificaciones en los patrones de precipitación, temperatura, concentración del CO₂ atmosférico, patrones de circulación de océanos y ecosistemas adyacentes (Gilman y col., 2008).

Un cambio en los patrones e intensidad de precipitación e incremento de la evaporación aumentaría la salinidad, la erosión del suelo y la degradación y eliminación de la biomasa aérea y subterránea de los ecosistemas de manglares (Field, 1995; Duke y col., 1998; Barreto, 2008). La biomasa subterránea de raíces finas se correlaciona negativamente con la frecuencia de inundación, producto de una disminución en las condiciones reductoras del suelo (Krauss y col., 2006; Castañeda-Moya y col., 2011)

La alteración de los factores naturales que regulan los ecosistemas de manglares (Ejemplo: la temperatura, el nivel del mar y radiación) y el incremento de la explotación de sus recursos naturales (Ejemplo: deforestación), reduciría la biomasa aérea y subterránea, lo que a su vez disminuiría la capacidad de secuestrar y almacenar cantidades significativas de C de la atmósfera y océanos, principalmente en el compartimiento del suelo (Mcleod y col., 2011; Nellemann y Corcoran, 2009).

Las plantas capturan dióxido de carbono (CO₂) de la atmósfera y almacenan el carbono (C) en los distintos compartimientos mediante la fotosíntesis (Mcleod y col., 2011). El C almacenado en los manglares se conoce como "Blue carbon" (Nellemann y Corcoran, 2009), el cual se puede retener en cuatro compartimientos: biomasa aérea viva y muerta (árboles, neumatóforos, hojarasca) y biomasa subterránea viva y muerta (raíces y rizomas) (Mcleod y col., 2011).

Las raíces son el componente principal de la biomasa subterránea viva y muerta (Mckee y col., 2007), almacenando entre 5 y el 25% de C total del suelo (Donato y col., 2011). Por lo general la biomasa de raíces es clasificada según el diámetro que estas tengan y dicha clasificación varía según la conveniencia y el objetivo del estudio que se realice, en consecuencia los valores de biomasa reportada son distintos. Por ejemplo, Komiyama y col. (1987) reportaron que la biomasa de raíces finas <2 mm de diámetro fue de 22050 g/m²; Castañeda-Moya y col. (2011) obtuvieron que raíces <2 mm de diámetro tenían una biomasa de 335 g/m², las de 2 – 5 mm de diámetro 413 g/m², y las >5 mm de diámetro 1834 g/m²; Sherman y col. (2003) encontraron que la biomasa de raíces <2 mm fue de 790 g/m², y las de diámetro entre 2 – 20 mm fueron 5810 g/m².

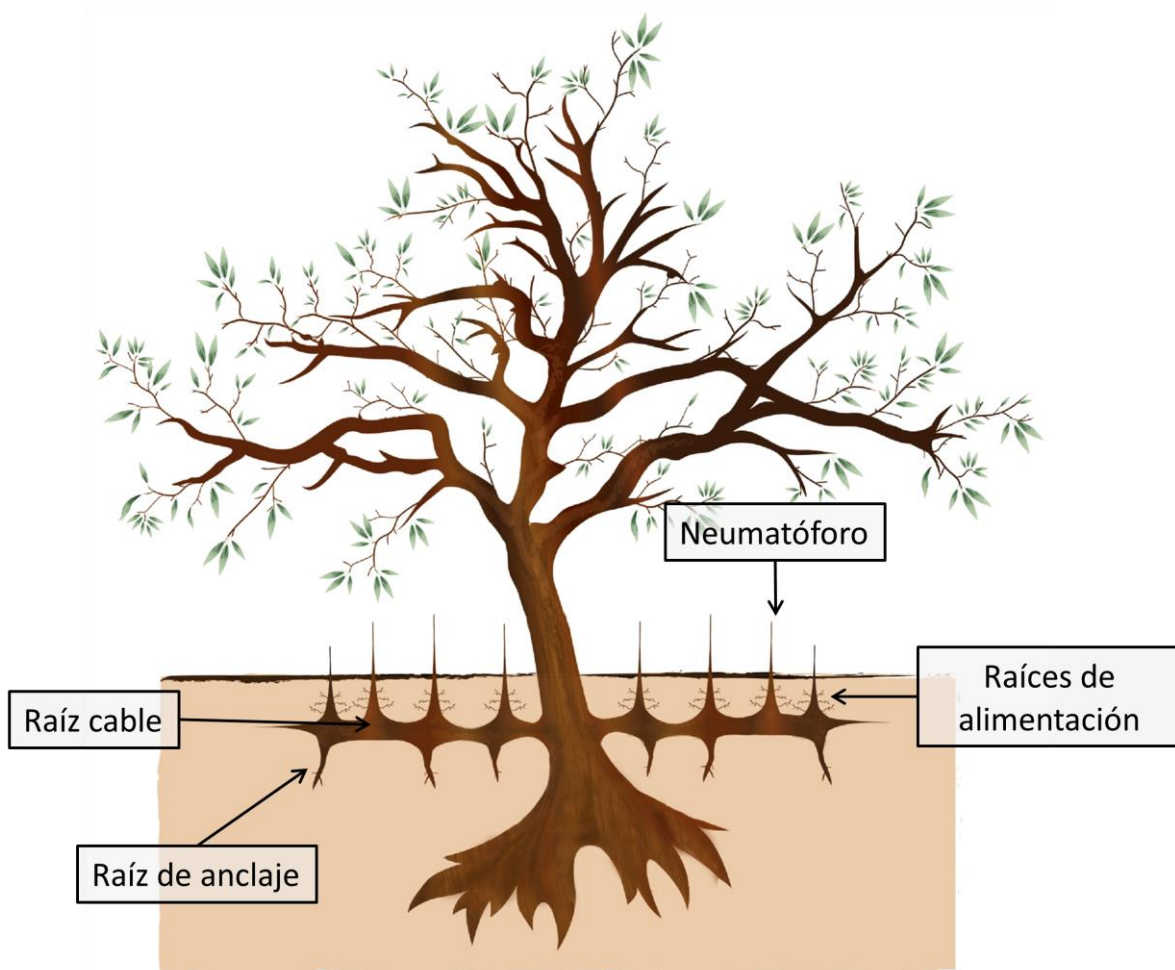


Figura 1. Diagrama simplificado del sistema de raíces del género *Avicennia*. Se observan las raíces cable, raíces de anclaje, raíces de alimentación y neumatóforos. Modificado de Purnobasukin, 2013 por Anly DG.

El género *Avicennia* posee un sistema de raíces conformado por raíces radiales principales (cable roots) que, en promedio, tienen una longitud de 1,03 m, por neumatóforos, raíces de anclaje (anchor roots) y por raíces para alimentación (feeding roots) (Figura 1. Scholander y col., 1955; Purnobasukin, 2013; Vovides y col., 2016). Este sistema de distribución y la estructura anatómica de las raíces le permiten a la planta un intercambio de gas, como CO₂, con la atmósfera en condiciones de inundación y/o anoxia,

mediante los espacios intracelulares llamado aerenquima (Scholander y col., 1955; Evans, 2003).

Los ecosistemas de manglares aunque ocupan menos del 1% de la cobertura de los bosques tropicales del mundo, almacenan un promedio de 1023 Mg de C por hectárea, de los cuales 864 Mg C/ha son del compartimiento subterráneo, por lo que son los bosques tropicales más ricos en fijación y almacenamiento de C (Giri y col., 2011; Donato y col., 2011).

La determinación de la cantidad de C almacenado en el suelo y en las raíces en manglares, ha sido limitada por la falta de información actualizada de concentración de C subterráneo, de la DA del suelo y de la profundidad de la muestra, así como también la variación espacial de estos factores (Chmura y col. 2003; Bouillon y col. 2008), debido a la complejidad de la recolección de muestras y el procesamiento de éstas al momento de separar las raíces del suelo (Adame y col., 2017).

En Venezuela la superficie estimada de los manglares es de 223.500 ha (FAO, 2007), y han sido reportadas cinco especies de mangle: *Avicennia germinans* (L.) L, *Rhizophora mangle* L, *Rhizophora racemosa* G. Mey., *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. f. y *Conocarpus erectus* L., además de la especie híbrida *Rhizophora harrisonii* Leechman (FAO, 2007; Barreto y Barreto-Pittol, 2012).

De los ecosistemas de manglar en Venezuela sólo existe información del almacenaje de C en los suelos de bosques de manglares en el Golfete de Cuare y el Parque Nacional Morrocoy (Barreto y col., 2016), por lo que es necesario generar información regional y local para apoyar políticas ambientales y promover la conservación

y restauración de éstos (Cerón-Bretón y col., 2014). Por tal motivo, se propuso en este trabajo cuantificar la biomasa y el contenido de C almacenado en raíces subterráneas de un bosque de manglar dominado por *A. germinans*, ubicado en Laguna La Reina, Higuerote, Venezuela (Figura 2).

ANTECEDENTES

El C almacenado mundialmente difiere entre los ecosistemas de manglares, los bosques lluviosos, las ciénagas, las marismas salinas y los pastos marinos (Alongi, 2014). De estos cinco tipos de ecosistemas, los manglares almacenan la mayor cantidad de C en los compartimientos aéreos y subterráneos con 1023 Mg/ha, seguido por las marismas salinas (593 Mg/ha), las ciénagas (408 Mg/ha), los bosques lluviosos (241 Mg/ha) y la menor concentración de C se encuentra en los pastos marinos con 142 Mg/ha (Alongi, 2014). En los ecosistemas de manglares el C almacenado en el compartimiento subterráneo equivale al 84% del total promedio, del cual, en promedio, el 9% pertenece a las raíces (Donato y col., 2011), pero esta concentración en las raíces no es constante en los distintos estudios.

Al oeste del Océano Atlántico, en el continente americano, Adame y col. (2013) estudiaron en la reserva de biosfera Sian Ka'an, México, bosques mayores de 5 m de altura de *R. mangle* y *L. racemosa*, indicando que el C en las raíces fue 50 Mg C/ha. Por otro lado, Santos y col. (2017) en la reserva biológica Guaratiba, Brasil, señalan que las raíces de *Avicennia schaueriana*, *L. racemosa* y *R. mangle* almacenan 104,4 Mg C/ha, del cual 84,1 Mg C/ha son de raíces con diámetro menor a 5 mm.

En la región del Indo-Pacífico oeste, Benson y col. (2017) en bosques de Madagascar con especies de *Avicennia marina*, *Bruguiera gymnorrhiza*, *Ceriops tagal* y *Rhizophora mucronata* obtuvieron una concentración de C en las raíces de 19 Mg C/ha, aproximadamente.

En la bahía de Gazy, Kenia, Tamooch y col. (2008) reportaron que las raíces de los primeros 60 cm de profundidad, de bosques de manglar de *R. mucronata*, *Sonneratia alba* y *A. marina* poseen 29,1 Mg C/ha.

Donato y col. (2011), en manglares oceánicos y estuarinos en la región del Indo-Pacífico, dominados por los géneros *Rhizophora*, *Bruguiera* y/o *Sonneratia* con presencia de *Xylocarpus* y *Avicennia*, obtuvieron que la concentración promedio de C en las raíces fue de 80,6 Mg C/ha, de los cuales 34,1 Mg C/ha fue para los bosques estuarinos y 111,6 Mg C/ha para los bosques oceánicos.

En bosques naturales de Singapur tipo mosaicos dominados por *Avicennia officinalis* y *Rhizophora apiculata*, Phang y col. (2015) señalan que la concentración de C en raíces de los primeros 20 cm de profundidad fue de 52 Mg C/ha.

Alongi y col. (2003) determinaron que el C almacenado en raíces finas de bosques monoespecíficos de *Rhizophora stylosa* y *A. marina* al oeste de Australia, fue aproximadamente de 83 Mg C/ha y 87 Mg C/ha, respectivamente.

Con los datos de los estudios realizados por distintos autores calculamos el porcentaje de C contenido en las raíces según la biomasa de raíces y el porcentaje de C en el suelo, las relaciones obtenidas fueron:

Autores	Lugar	%C de raíces
Khan y col. (2006)	Japón	40,8% de la biomasa de raíces 22,5% del C en el suelo
Donato y col. (2011)	Indo-Pacífico	13% del C en el suelo (ecosistemas oceánicos) 4,1 % del C en el suelo (ecosistemas estuarinos)
Kauffman y col. (2011)	Micronesia	13-22% del C en el suelo
Phang y col. (2015)	Singapur	14,5 % del C en el suelo
Rodríguez y col. (2015)	Brasil	42,6% de la biomasa de raíces

La distribución de raíces en los manglares varía con la especie, la profundidad del suelo y la localidad evaluada (Otero y col., 2006; Tamooh y col., 2008; Castañeda-Moya y col., 2011), pero en general entre el 62 y 85% se encuentra en los primeros 45 cm del suelo (Castañeda-Moya y col., 2011).

La dirección del crecimiento de los distintos tipos de raíces que posee el género de *Avicennia* no es igual para todas las raíces (Purnobasuki, 2013), por lo que la biomasa de raíces no es homogénea en el perfil del suelo. Las raíces radiales crecen de forma horizontal entre los 20 y 30 cm de profundidad (Mckee, 2011). Por su parte, los neumatóforos y las raíces encargadas de la nutrición crecen verticalmente en dirección a la superficie del suelo, mientras que las raíces de anclaje crecen de forma vertical en dirección a la profundidad del suelo (Purnobasuki, 2013).

Además de la dirección del crecimiento de las raíces, la biomasa de estas es dependiente de gradientes de recursos como los nutrientes y reguladores como la salinidad y la inundación (Castañeda-Moya y col., 2011), lo cual hace que los valores de biomasa, reportados por los diferentes estudios, varíen.

En el Atlántico Sherman y col. (2003), en bosques de manglares dominado por *R. mangle* y *L. racemosa* con presencia de *A. germinans* en la bahía del parque nacional Los Haitises en República Dominicana, señalaron que la biomasa de raíces vivas y muertas en los primeros 30 cm de profundidad es 6600 g/m², del cual la mayor biomasa pertenece a las raíces de 2-20 mm de diámetro (5810 g/m²) y la menor biomasa a las raíces <2 mm de diámetro (790 g/m²).

Por otro lado, en bosques mayores a 10 m de altura en Montecristi, República Dominicana, Kauffman y col. (2014), con presencia de *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa*, señalan que la biomasa de raíces muertas y vivas fue de 9840 g/m² para las tres especies.

Otero y col., (2006) en un sistema lagunar estuarino al sur de Brasil, con presencia de *Spartina alterniflora*, *L. racemosa*, *R. mangle* y *A. germinans*, determinaron que la biomasa varía por especie y que la mayor proporción es de raíces muertas. La biomasa en los primeros 10 cm de profundidad fue de 260 g/m² para *A. germinans*, de 90 g/m² para *L. racemosa* y *R. mangle* y de 46 g/m² para *S. alterniflora*.

En bosques de manglares en Paraná, Brasil, Pestana y col. (2017) reportan que la biomasa de raíces fue de 1394 g/m², en los primeros 10 cm del suelo, para bosques de *R. mangle*, *A. germinans* y *L. racemosa*.

Castañeda-Moya y col. (2011) analizaron el suelo de dos sitios ribereños en las costas de Everglades de Florida, USA, Shark River con presencia de *R. mangle*, *L. racemosa* y *C. erectus*, y Taylor River con las especies *R. mangle*, *C. erectus* y *Cladium jamaicense*. Los resultados indican que la mayor biomasa de raíces se ubica entre 0 - 45 cm de profundidad (2584 g/m²) comparado con la encontrada a 45 – 90 cm (1008 g/m²), contribuyendo en un 62% a 85% a la biomasa total. La biomasa de raíces vivas <2 mm de diámetro, en los primeros 90 cm de profundidad, contribuyen al 13%, las de 2-5 mm de diámetro al 16% y las raíces con diámetro >5 mm representan el 71%.

En el trabajo realizado por Adame y col. (2013) señalan que la biomasa de raíces era de aproximadamente 15190 g/m². Mientras que Adame y col (2014), en bosques con presencia de *L. racemosa*, *R. mangle* y *A. germinans* en una laguna costera del lago Celestum en la península de Yucatán, México, reportan que para los primeros 35 cm de profundidad las raíces vivas tienen una biomasa de 1706 g/m², y que es menor en raíces de <2 mm de diámetro, seguidos de 2-5 mm y por ultimo >5 mm.

En la región del Indo-Pacífico oeste Tamooh y col. (2008), en bosques restaurados y naturales de la bahía de Gazy, en Kenia, reportaron 2273 g/m² de biomasa de raíces para *R. mucronata*, 5910 g/m² para *S. alba* y 4140 g/m² *A. marina*. Las raíces <5 mm de diámetro contribuyeron al 24% de la biomasa total para *R. mucronata*, al 45% para *S. alba* y al 42% de la biomasa para *A. marina*, mientras que las raíces con un diámetro entre 5 y 20 mm contribuyeron al 86% de la biomasa total de todas las especies. La biomasa de raíces para las tres especies aumentó con el diámetro y disminuyó con la profundidad y la distancia con respecto al tronco.

En bosques dominados por *R. apiculata* con presencia de *B. gymnorrhiza* y *Bruguiera cylindrica* en la boca del río Ngao en Hatsiakhao, al sur de Tailandia, Komiyama y col. (1987) reportaron que la biomasa de raíces fue de 43750 g/cm² de los cuales entre el 44 - 66% pertenecen a raíces con diámetro menor a 2 mm, es decir, un 22050 g/cm².

Cormier y col. (2015) indican que la biomasa de raíces finas, en los primeros 45 cm de profundidad, fue de 259 g/cm² en bosques de manglar en los Estados Federados de Micronesia con presencia de *R. apiculata*, *B. gymnorrhiza*, *X. granatum*, *S. alba*, *Lumnitzera littorea* y *Heritiera littoralis*.

En Australia Alongi y col. (2003) indicaron que la biomasa de raíces para *R. stylosa* y *A. marina* es, aproximadamente, 21500 g/m² y 23333 g/m², respectivamente. Por otro lado, Robertson y Alongi (2015) reportaron la biomasa de raíces, <2 mm de diámetro, en los primeros 100 cm del suelo de bosques de manglares al noreste de Australia, dominados por varias especies del género *Rhizophora* y por *Ceriops*. Para bosques dominados por *Rhizophora* la biomasa promedio fue de 233000 g/m² y para los bosques dominados por *Ceriops* fue de 98000 g/m².

Otro componente que varía según las características del ecosistema es la cantidad de C retenido en el suelo. En la parte este del continente americano, Adame y col. (2013) reportan que en los primeros 15 cm de suelo es aproximadamente 100 Mg C/ha. Mientras que para Adame y col. (2014) la concentración de C fue de 34 Mg/ha, para los primeros 35 cm de profundidad.

En Ecuador DelVecchia y col. (2014) indican que, en bosques dominados por *R. mangle*, y con presencia de *L. racemosa* y *A. germinans*, los primeros 100 cm de

profundidad almacenan 339 Mg C/ha. Kauffman y col. (2013) reportan que para los primeros 15 cm de profundidad del suelo se almacena 65 Mg C/ha, un 21% de C del C total reportado.

Al este del África, Stringer y col. (2016) en bosques de manglar mixtos en el delta del río Zamezi en Mozambique, registraron que entre 5 y 10 cm de profundidad hay 2% de C, variando de 1,38 % a 2,38%. Mientras que en el estudio de Benson y col. (2017) la concentración de C fue de 398 Mg/ha, lo que equivale a 4% de C en el suelo.

En el océano Indico, Almahasheer y col. (2017), en bosques de *A. marina* en Arabia Saudita, señalaron que la concentración de C, en los primeros 10 cm del suelo es de 7 Mg C/ha. En los bosques estudiados por Phang y col. (2015) la concentración de C subterráneo es 307 Mg/ha, en los primeros 100 cm de profundidad. Por su parte, Dung y col. (2016) indicaron que hay 40 Mg C/ha en los primeros 15 cm del suelo.

Para bosques dominados por *Rhizophora spp.* en isla de Palawan en Filipinas, Castillo y col. (2017) reportan 852 Mg C/ha en los primeros 15 cm de profundidad, que equivalen a 9% de C en el suelo. Donato y col. (2011) señalan que los bosques de manglares estuarinos almacenan 938 Mg C/ha, mientras que los del tipo oceánicos almacenan 680 Mg C/ha.

El C contenido en la materia orgánica (MO) del suelo orgánico, conocido como carbono orgánico (CO), varía según las características del ecosistema (FAO, 2017). En la zona del Atlántico este, Marchand y col. (2003) señalaron que el contenido de CO en el suelo en los primeros 140 cm de profundidad de bosques ribereño de *A. germinans* y *Rhizophora spp.*, en Guyana Francesa, varió entre 0,7 – 19 %CO. En el estudio realizado

por Otero y col. (2006) indica que el suelo contenía 6% de CO en los primeros 12,5 cm de profundidad.

Ferreira y col. (2007) indicaron que los primeros 10 cm del suelo de bosques de *R. mangle* en una laguna estuarina en Cananéia, Brasil, contienen 5,2%CO. Mientras que en el estuario de Acaraú, Brasil, Nóbrega y col. (2013) señalan hay 4,2 %CO en los primeros 10 cm del suelo.

Adame y col. (2013), reportan que en los primeros 15 cm de profundidad hay 107 Mg CO/ha, lo que equivale a un 31% de CO. Por su parte, DelVecchia y col. (2014) reportaron 7% de CO en el suelo.

Por su parte, Barreto y col. (2016), en suelos de bosques de manglar del Golfete de Cuare y el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela, indicaron que en bosques vivos dominados por *R. mangle* y *A. germinans* almacenan 37 Mg CO/ha (17%) y 31 Mg CO/ha (12%), respectivamente.

En la región Indo-Pacífico, Almahasheer y col. (2017) encontraron que la concentración de CO en los primeros 170 cm del suelo fue de 1%. Para Donato y col. (2011) los suelos de los bosques estuarinos contienen 8% de CO y 15% para los del tipo oceánicos. En el estudio realizado por Dung y col. (2016) reportaron un 5% de CO en los primeros 15 cm de profundidad del suelo. Mientras que para el ecosistema estudiado por Phang y col. (2015) el % de CO fue de 5, en los primeros 15 cm de suelo.

Weiss y col. (2016) estudiaron la concentración de CO en bosques de manglar estuarinos dragados y no dragados, y marinos no dragados en Indonesia. El porcentaje de CO en los primeros 100 m del suelo fue mayor en los bosques de manglar marinos sin

dragar con un 20,11 %CO, seguido por 2,21 %CO para los bosques estuarinos dragados y por los bosque estuarinos no dragados con el 0,52 %CO.

La densidad aparente del suelo (DA), es decir, la masa del suelo en un volumen determinado (IPCC, 2003), es otro factor que varía según las características propias de cada ecosistema de manglar y esto se puede observar en los distintos estudios realizados. Por ejemplo: en el continente americano Adame y col. (2013) fue 0,23 g/cm³ en los primeros 15 cm de profundidad, para Adame y col. (2014) fue 0,13 g/cm³ en los primeros 35 cm de profundidad, para Kauffman y col. (2014) fue 0,22 g/cm³ para los primeros 100 cm de profundidad, para Barreto y col. (2016) fue 0,33 g/cm³ para *A. germinans* y 0,23 g/cm³ para *R. mangle*; mientras que para la zona del Indo-Pacífico oeste, Donato y col. (2011) reportaron 0,42 g/cm³ (estuarios) y 0,48 g/cm³ (oceánicos) en los primeros 100 cm de profundidad, para Phang y col. (2015) fue 0,73 g/cm³ en los primeros 100 cm de profundidad, para Dung y col. (2016) fue 0,61 g/cm³ los primeros 15 cm de profundidad, para Stringer y col. (2016) fue de 0,83 g/cm³ a los 5 y 10 cm de profundidad, para Weiss y col. (2016) en bosques estuarinos dragados fue de 0,57 g/cm³, en bosques estuarinos no dragados fue 0,55 g/cm³ y en bosque marinos no dragados fue 0,23 g/cm³, para Castillo y col. (2017) fue 0,54 g/cm³ para los primeros 15 cm de profundidad, para Benson y col. (2017) fue 0,27 g/cm³.

Otro factor que varía según sean las características del bosque es la cantidad de material proveniente de organismos vegetales o animales, que regresa al suelo y atraviesa un proceso de descomposición, es decir, la MO del suelo (FAO, 2017). Para el este del continente americano Barreto y col. (2016) indican un %MO de 0,73 y 0,83, para *A. germinans* y *R. mangle*, respectivamente. Mientras que para la región Indo-Pacífico Phang

y col. (2015) reportan un 14% de MO, en los primeros 100 cm de profundidad, Dung y col. (2016), por otro lado, reportaron 11,2% de MO en los primeros 15 cm de profundidad.

Distintos investigadores han generado ecuaciones que relacionan la cantidad de C del suelo con la MO o DA del suelo (Tabla 1), lo que es útil para aquellas investigaciones que no cuentan con instrumentos que determinen la cantidad de C que hay en una muestra, como este estudio.

En Venezuela no hay registros de trabajos que evalúen la concentración de C en raíces subterráneas de bosques de manglar, ni de la estimación de biomasa de raíces, por lo que este estudio propone estimar estos dos factores y así obtener información sobre el papel que cumple la Laguna la Reina como reservorio de C.

Tabla 1. Ecuaciones que relacionan el porcentaje de C con la MO y DA según distintos autores.

DA (g/cm ³)		%MO	
Relación	Autores	Relación	Autores
$CO\% = 3,0443 \times DA^{-1,313}$	Donato y col. (2011)	$C\% = 0,415 \times \%MO + 2,8857$	Kauffman y col. (2011)
$CO\% = 6,44 \times DA^{-0,77}$	DelVecchia y col. (2014)	$CO\% = (0,87 \times \%MO) - 5,8$	DelVecchia y col. (2014)
$C\% = 1,1876 \times DA^{-1,567}$	Stringer y col. (2016)	$C\% = (0,3129 \times \%MO) - 0,7664$	Stringer y col. (2016)
$CO\% = 1,619 \times DA^{-1,543}$	Barreto y col. (2016)	$CO\% = (0,348 \times \%MO) - 1,333$	Dung y col. (2016)

OBJETIVOS

Objetivo general:

- Determinar la concentración de carbono almacenado en raíces subterráneas de un bosque dominado por *A. germinans* ubicado en Laguna La Reina, Higuerote, Venezuela.

Objetivos específicos:

- Determinar la biomasa superficial de raíces subterráneas de bosques dominado por *A. germinans*.
- Determinar la concentración de carbono de raíces subterráneas y suelo superficial de bosques dominados por *A. germinans*, empleando diferentes índices que relacionan la materia orgánica (MO) y contenido de carbono orgánico.

MATERIALES y METODOS

Área de estudio

La Laguna La Reina es un sistema estuarino tropical localizado en la costa central de Venezuela, entre los poblados de Higuerote y Carenero (Figura 2). Tiene una forma alargada en dirección Este-Oeste, con 9,5 km de longitud y 2,0 km de ancho, con la profundidad entre 1 y 10 m (Ramírez, 1996).

Clima

La precipitación anual promedio en la zona de estudio varía entre 600 y 1350 mm, con la mayor precipitación en el mes de noviembre, seguido por agosto y junio (Landaeta, 2016).

Descripción del área

La Laguna La Reina posee una boca artificial, cercana al pueblo de Carenero, que permite la entrada de agua salada. La principal fuente de agua dulce proviene de la Laguna Loma del Viento, una planicie cenagosa al oeste de la Laguna La Reina, la cual es surtida principalmente por el Río Curiepe. Las lagunas están separadas por una carretera de tierra que se encuentra topográficamente más elevada, sin embargo poseen canales que permiten el flujo continuo de agua. La Laguna La Reina está rodeada por zonas donde se realiza agricultura y ganadería, y por zonas rurales que vierten desechos en las aguas que surten a esta (Observación personal).

En la zona de estudio observamos tres de las seis especies de mangle registradas en Venezuela, *R. mangle* L. (*Rhizophoraceae*), *L. racemosa* (L.) Gaertn. f. (*Combretaceae*) y *A. germinans* (L.) L. (*Acanthaceae*) (Sebastiani y col., 1991).

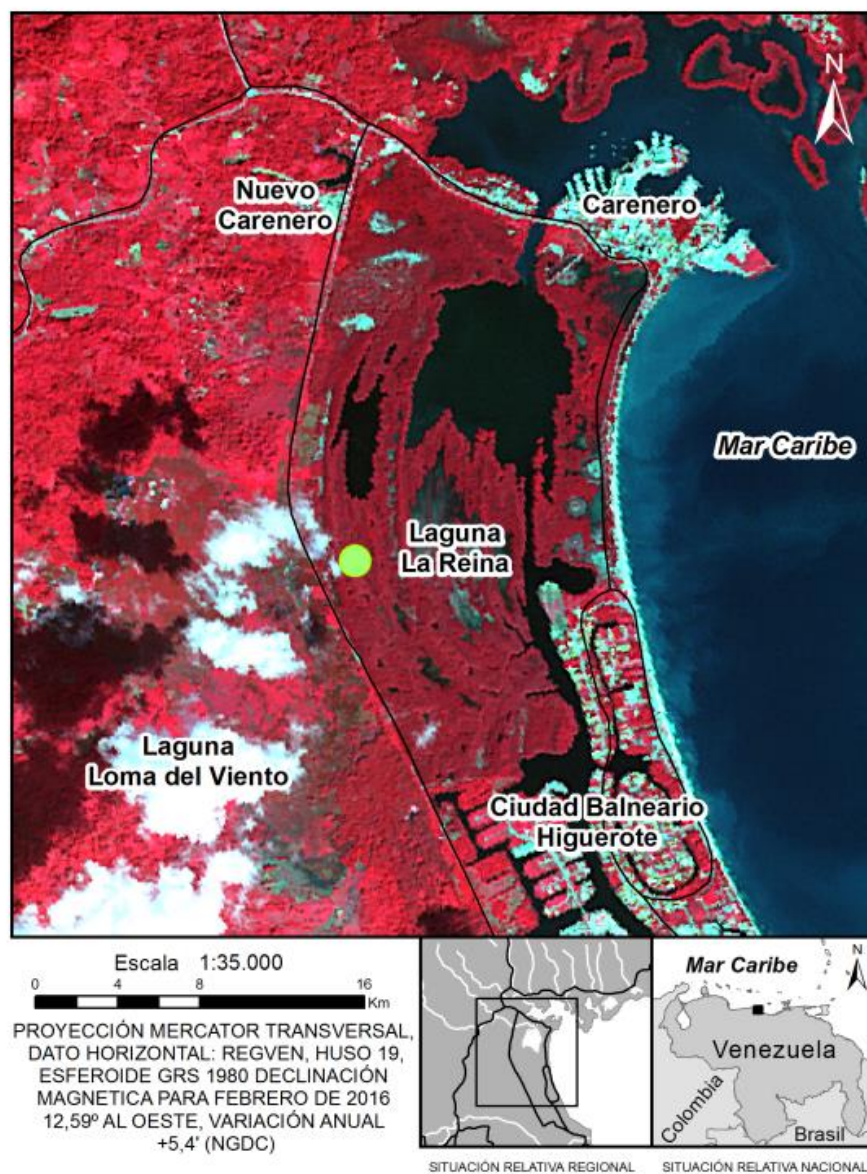


Figura 2. Área de estudio Laguna La Reina, Higuero, Venezuela. Elaborado en febrero 2016 por Barreto-Pittol, E.

La especie *A. germinans* es la dominante en los rodales seleccionados para llevar a cabo este estudio. Ésta ha sido registrada en las costas del este de América en zonas tropicales y subtropicales desde Texas, Luisiana y Florida en el Golfo de México hasta en Espíritu Santo en Brasil, en condiciones con clima seco, húmedo y muy húmedo, y se

considera la especie que más tolera temperaturas bajas (Chapman, 1970). Por lo general se encuentran en áreas bajas, sin embargo se pueden conseguir en zonas con inundación de marea menos frecuente, donde el terreno esté ligeramente más elevado y con salinidades del suelo que varían entre 0 y 100 ppm (Soto y Jiménez, 1982). El género *Avicennia* se caracteriza por poseer neumatóforos, que se encargan del proceso de intercambio de gases con la atmósfera (Jiménez, 1981; Lugo y col., 1975).

Muestreo

Fueron seleccionados tres rodales (R1, R2 y R3) dominados por *A. germinans* en el sector noreste de la Laguna La Reina (Figura 3. A.). La altura promedio del dosel fue de 12 m. El rodal 2 (R2) registró una altura del dosel con valores entre 9 - 15 m y para los rodales 1 y 3 (R1 y R3, respectivamente) la altura fue de 14 m y 12 m, respectivamente.

En cada rodal delimitamos dos transectas (Figura 3. A y B), separadas por 60 m entre sí, y en cada una de ellas, a cada 30 m, puntos de muestreo de 1 m² (Figura 3. C). En R1 y R3 fueron definidos tres puntos de muestreo por transecta, y en R2 seis puntos, para un total de 24 puntos de muestreos en los tres rodales seleccionados. Al final de R2 se encontró una salina.

En cada punto de muestreo recolectamos seis núcleos de suelo superficial (10 cm de profundidad), tres para cuantificar la DA y tres destinados al análisis de raíces. Además, con la ayuda de un dispositivo diseñado para tal fin, tomamos alícuotas de agua superficial (Sup) e intersticial a 10 y 20 cm de profundidad para medir la salinidad y el pH.

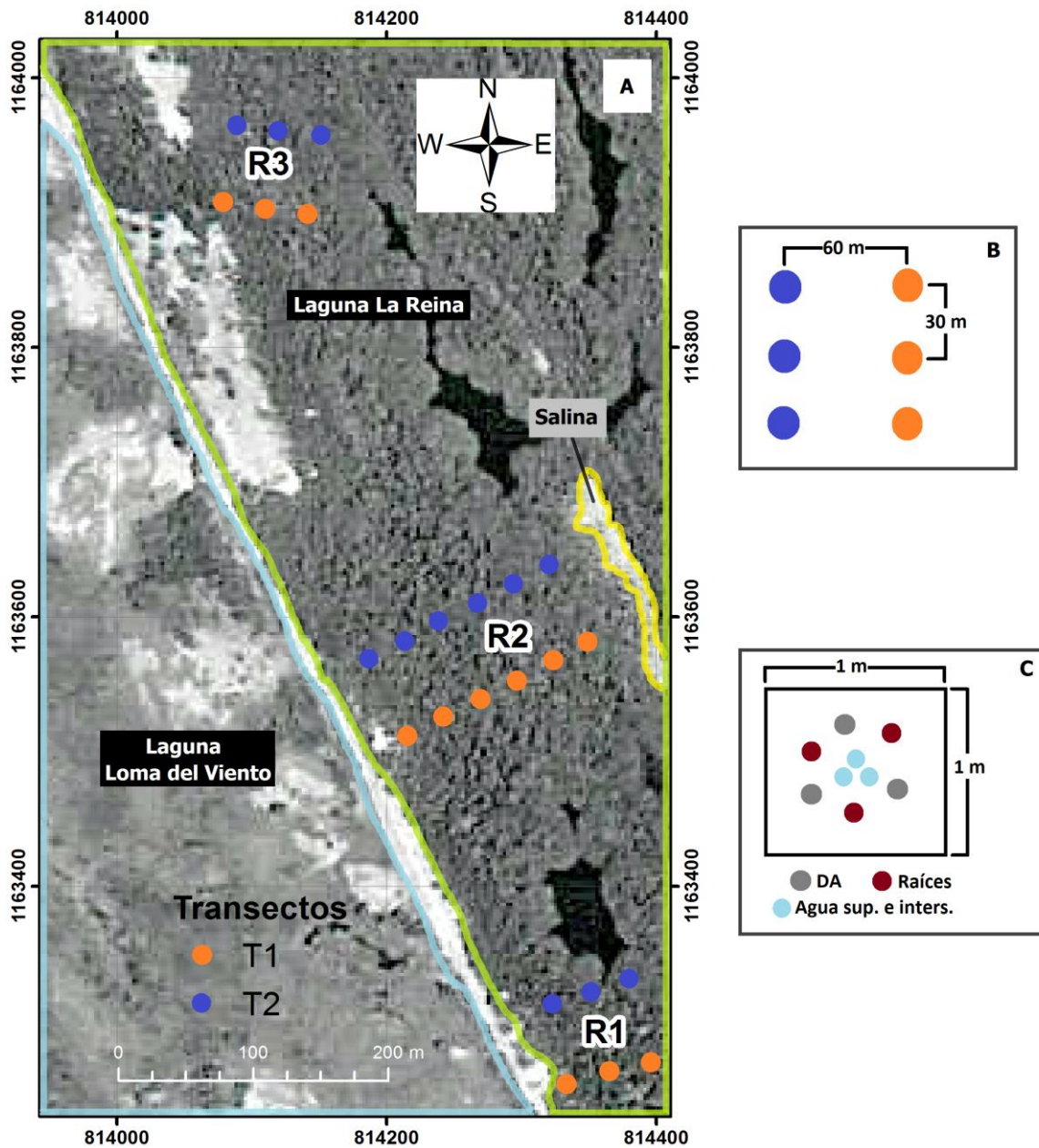


Figura 3. Esquema sitios de muestreo en la Laguna la Reina, con los (A) tres rodales y (B) el detalle de las transectas y (C) el punto de muestreo. R1: rodal 1; R2: rodal 2; R3: rodal 3; T1: transecta 1; T2: transecta 2; DA: densidad aparente; Agua sup. e inters.: agua superficial e intersticial. Modificado de Barreto-Pittol, 2016.

Biomasa de raíces subterráneas y DA del suelo

Para la determinación de biomasa de raíces y DA del suelo recolectamos núcleos de muestra en tubos de PVC de 5,1 cm de diámetro y 10 cm de longitud (modificado de Castañeda-Moya y col., 2011; Grossman y Reinsch, 2002, para biomasa de raíces y DA respectivamente). Almacenamos las muestras en bolsas plásticas herméticas hasta su análisis en el laboratorio.

Salinidad y pH del agua superficial e intersticial

En cada punto de muestreo tomamos agua superficial y agua intersticial a dos profundidades (10 y 20 cm) (modificado de Mckee y col. 1988). El agua fue almacenada en envases plásticos limpios, de 25 mL, evitando la formación de burbujas. La salinidad fue medida con refractómetro óptico ATAGO, y el pH con Thermo Scientific Orion 3-Star.

Procesamiento de las muestras

Fraccionamiento de raíces

Las muestras destinadas para calcular el C de raíces fueron refrigeradas a 4 °C (Castañeda-Moya y col, 2011). Tratamos todas las muestras por separado. Para el lavado y separación de raíces (Figura 4), las muestras fueron colocadas en una batería de tamices de 250 μm (0,25 mm) y 500 μm (0,50 mm) sobre un envase plástico, lavándose con agua destilada (el agua de chorro en Venezuela no es tratada debidamente, por lo que su uso pudiera contaminar las muestras).

Luego, las dos fracciones obtenidas (F1 = 0,25 – 0,50 mm y F2 = >0,50 mm) fueron colocadas en cápsulas de Petri (15 cm de diámetro), tapadas con papel de aluminio

y llevadas a la estufa a 45 °C hasta alcanzar peso constante (Figura 4). No distinguimos entre raíces vivas y muertas.



Figura 4. Imágenes del proceso de lavado de raíces. **A.** Ubicación de los tamices, la ponchera y la muestra en la batea, **B.** Lavado de la muestra con agua destilada, **C. y D.** Apariencia de la muestra luego de lavar, **E.** Muestra lavada.

Una vez alcanzado peso constante, para ambas fracciones (F1 y F2), registramos, con la ayuda de una lupa, la presencia o ausencia de restos de conchas o cuerpos completos de bivalvos, ostrácodos, foraminíferos o gasterópodos; restos de insectos; fragmentos de material orgánico proveniente de plantas (troncos, hojas, flores, frutos, semillas o polen); minerales como mica, yeso y cuarzo.

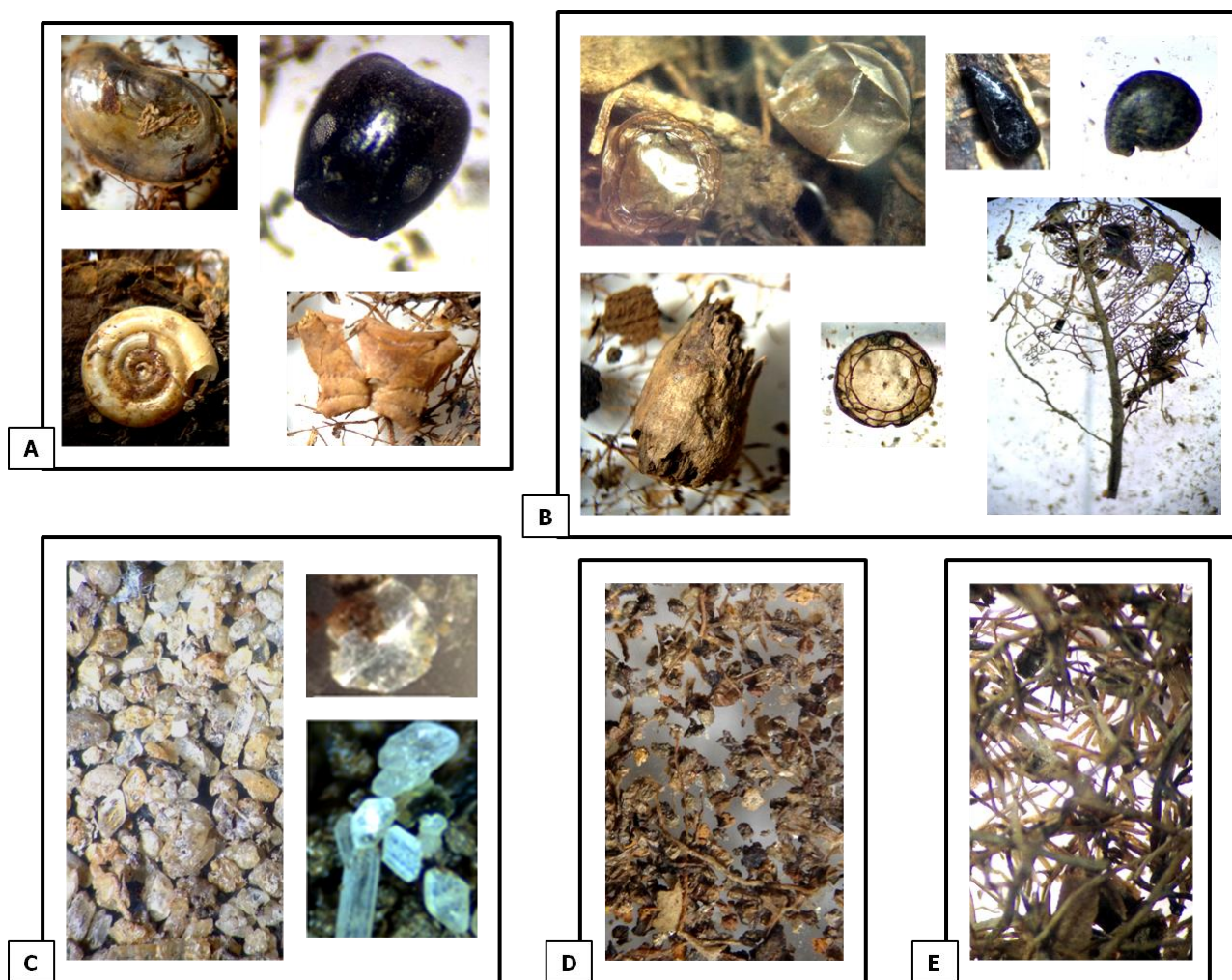


Figura 5. Distintos organismos y estructuras encontradas en las categorías de F2 (>0,50 mm). Se observan (A) la fracción fauna, (B) la fracción de misceláneos, (C) la fracción mineral, (D) la fracción órgano-mineral y (E) la fracción de raíces. Las imágenes están a diferentes escalas.

Por otro lado, F2 fue separada en cinco categorías (Figura 5): raíces (mayormente raíces); fauna (restos de insectos/ crustáceos); minerales; misceláneos (corteza/ neumatóforo/ hoja/ flores/ fruto/ rama); y agregados órgano-minerales (suelo mineral formando agregados con fragmentos pequeños de misceláneos y raíces).

La biomasa de raíces reportada corresponden a raíces finas $>0,5$ mm, no tomamos en cuenta neumatóforos.

Las muestras de F2, que luego de lavarlas, poseían un alto contenido de minerales tamaño arena, pasándolos por ultrasonido durante 20 min, llevándolos a peso constante y separándolos en las distintas categorías mencionadas anteriormente.

El peso de la fracción $<0,25$ mm de diámetro (F0), que no fue recolectada por los tamices, fue calculada por la diferencia de la estimación del peso seco del núcleo y el peso de las otras fracciones secas (F1+F2).

Concentración de C en las raíces

De las distintas relaciones con la que se obtiene el porcentaje de C en las raíces a través de la biomasa de raíces o con el porcentaje de C del suelo en ecosistemas de manglares (Matsui, 1998; Khan y col. 2006; Donato y col., 2011; Kauffman y col., 2011; Phang y col., 2015; Benson y col., 2017); la más adecuada para este estudio es la obtenida por Rodríguez y col. (2015), ya que fue realizado al oeste del océano atlántico, en las costas de Brasil, para raíces de *A. schaueriana*, que es del mismo género que domina los rodales que estamos analizando (*Avicennia*). Los demás trabajos fueron realizados en la zona del Indo-Pacífico y en bosques con distintos géneros, por lo que el uso de estas relaciones para este estudio daría estimaciones poco precisas.

Rodríguez y col. (2015) indican que el 42,6% de la biomasa de raíces equivale al porcentaje de C en estas.

Muestras del suelo

Las muestras, una vez llevadas al laboratorio, fueron separadas y colocadas en la estufa a 45 °C hasta alcanzar peso constante para calcular la DA. La DA fue obtenida con la relación entre el peso de la muestra seca y el volumen del cilindro (modificado de Grossman y Reinsch, 2002).

$$DA = \frac{\text{Peso seco de la muestra (g)}}{\text{Volumen del cilindro (cm}^3\text{)}}$$

Para calcular el porcentaje de CO en el suelo utilizamos la ecuación generada por Barreto y col. (2016), $CO\% = 1,619 \times DA^{-1,543}$, la cual es la única relación que existe hasta la fecha para ecosistemas de manglar en Venezuela y, además, fue generada con muestras de bosques monoespecíficos de *A. germinans* y *R. mangle*. Las otras ecuaciones reportadas por los demás autores, fueron generadas con muestras de otros países y géneros, lo cual su uso pudo haber subestimado o desestimado el porcentaje de CO.

Con el %CO, la DA y la profundidad a la que se extrajeron las muestras de suelo (10 cm de profundidad), calculamos la cantidad de CO almacenado en el suelo a esa profundidad mediante la ecuación de Kauffman y col. (2013), la cual es:

$$\%CO \text{ del suelo (Mg/ha)} = DA \text{ (g/cm}^3\text{)} \times \text{Profundidad (cm)} \times \%CO \text{ (g/kg)}$$

Luego recolectamos cuidadosamente del cilindro la muestra de suelo para ser fragmentadas y pulverizadas, y continuar con los análisis de salinidad del suelo, pH del suelo y la determinación de la MO.

Salinidad y pH del suelo

Para medir el pH y salinidad del suelo de cada muestra, colocamos 3 g muestra con 15 mL de agua desionizada en envases plásticos limpios con tapa, para una relación masa volumen 1:5, se agitaron durante 5 min y reposaron por un período de 14 h. Con el sobrenadante realizamos las mediciones de salinidad, con refractómetro óptico ATAGO, y pH del suelo, con Thermo Scientific Orion 3-Star.

Materia Orgánica

El % de MO puede ser determinado por dos métodos, pérdida al rojo (LOI, por sus siglas en inglés) y Walkley-Black (Walkley y Black, 1934). Para este estudio utilizamos el procedimiento de LOI, ya que Walkley-Black se considera inválido para suelos con contenido de CI >8% (Soil Survey Staff, 2014) y en particular para suelos de manglares por la sobrestimación de los resultados (Passos y col., 2016; Nobrega y col., 2014), y según lo reportado en la literatura los suelos de los ecosistemas de manglares tienen un CI mayor al 8% (Barreto y col., 2016).

Para el método de LOI agregamos 1,0 g de muestra del suelo y 0,2 g de raíces en crisoles y secamos en la estufa a 105 °C por 24 h para obtener el porcentaje de humedad. Posteriormente las muestras fueron introducidas en la mufla a 375, 450 y 550 °C por 2,5 h a cada temperatura, para luego determinar con la diferencia de peso el porcentaje de MO con la ecuación: (modificado de Heiri y col., 2001)

$$\% \text{ MO} = \frac{\text{Peso muestra a } 105 \text{ }^{\circ}\text{C (g)} - \text{Peso muestra a } 550 \text{ }^{\circ}\text{C (g)}}{\text{Peso muestra a } 105 \text{ }^{\circ}\text{C (g)}} \times 100$$

Determinación de Carbono inorgánico

El contenido de CI fue determinado con el Calcímetro de Bernard. Esta metodología relaciona el CO₂ desprendido al agregar HCl (al 10%) en muestras de suelos que contengan carbonato, mediante la ecuación: (modificado de Allison y Moodie, 1965)

$$\% \text{ CI} = \frac{0,2 \text{ g de carbonato de calcio} \times \text{Volumen inicial (mL)}}{\text{Peso muestra (g)} \times \text{Volumen final(mL)}} \times 100$$

Para determinar si las muestras de suelo contienen carbonatos realizamos una prueba previa, donde a una pequeña fracción de la muestra agregándole dos gotas de HCL y sólo aquellas muestras que reaccionaron al HCL fueron a las que se le determinó el porcentaje de CI con el Calcímetro de Bernard. Según la reacción generada al agregar HCL el peso a usar de la muestra varió. En muestras con una reacción del 100% se utilizó 0,25 g, con 75% de reacción fue pesado 0,50 g, para 50% utilizamos 0,75 g y para una reacción mínima fue 1,00 g de muestra.

Análisis estadístico

Para determinar diferencias entre las distintas variables estudiadas en los tres rodales dominados por *A. germinans*, se aplicó el análisis de ANOVA de una vía junto con la prueba a posteriori de Gabriel, ya que el tamaño de las muestras son un poco distintas. Para los análisis de ANOVA que no cumplieron con la homogeneidad de varianza, aplicamos la prueba de Welch, y la prueba a posteriori de Games-Howell, por su precisión con muestras de distintos tamaños. Previo al análisis, los datos fueron analizados para ver si tenían una distribución normal y si cumplían con la homogeneidad de varianza, utilizando las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Las relaciones entre la biomasa y el carbono de las raíces con las características del suelo (MO, salinidad y pH) se

analizarán con el coeficiente r de Pearson. Se utilizará para todas las pruebas estadísticas un alfa de 0,05 y el programa SPSS versión 20. En los resultados mostrados se indica el error estándar para el conjunto de datos analizado.

RESULTADOS

Salinidad y pH del agua superficial e intersticial

La salinidad promedio del agua superficial e intersticial para los tres rodales fue de $22 \pm 3\text{‰}$ y valores entre 1 - 71‰.

Para los tres rodales la salinidad superficial promedio fue de $5 \pm 1\text{‰}$, con valores que varían de 1 a 14‰ (Tabla 2. Figura 6). R3 fue significativamente menor a los demás rodales ($F_{2, 19} = 60,364$; $p < 0,001$).

Por otro lado, la salinidad intersticial promedio de los rodales a 10 y 20 cm de profundidad fue de $30 \pm 3\text{‰}$, registrando valores entre 1 - 71‰. A 10 cm de profundidad, con una salinidad promedio de $16 \pm 3\text{‰}$ para los tres rodales, encontramos que R1 fue significativamente menor a los otros dos rodales ($F_{2, 20} = 7,620$; $p = 0,001$). La salinidad promedio a 20 cm de profundidad, para los tres rodales, fue de $43 \pm 4\text{‰}$, R1 fue significativamente menor que R2 y R3 ($F_{2, 21} = 18,285$; $p < 0,001$).

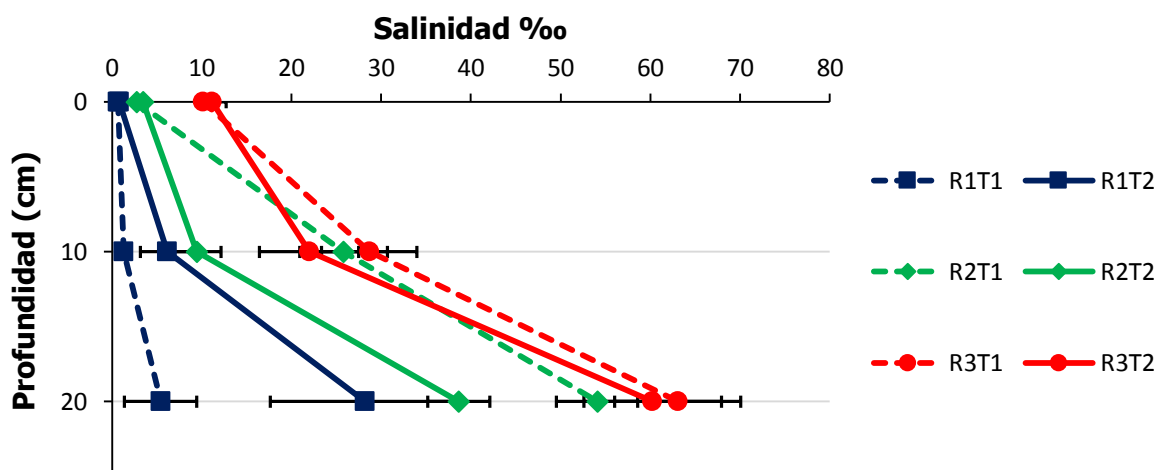


Figura 6. Salinidad promedio del agua superficial e intersticial según la profundidad para cada transecta de los tres rodales estudiados, en Laguna La Reina, Venezuela.

Tabla 2. Salinidad promedio, pH promedio, valores máximo y mínimo registrados en los tres rodales a las diferentes profundidades (Sup (0), 10 y 20 cm), en Laguna La Reina, Venezuela. R1= rodal 1; R2= rodal 2; R3= rodal 3; Prof: profundidad; Sup: superficial; \bar{x} , promedio; Min: mínimo; Max: máximo; Promedio general: promedio del agua superficial e intersticial para cada rodal.

Prof	SALINIDAD			pH		
	R1	R2	R3	R1	R2	R3
Sup						
\bar{x}	1 ± 0	3 ± 0,5	11 ± 0,7	6,81 ± 0,04	6,82 ± 0,06	7,09 ± 0,04
Min-Max	1	1 - 7	9 - 14	6,66 - 6,92	6,65 - 7,16	6,91 - 7,23
10 cm						
\bar{x}	4 ± 2	17 ± 4	26 ± 4	6,67 ± 0,2	6,25 ± 0,1	6,43 ± 0,2
Min-Max	1 - 12	5 - 39	11 - 39	5,60 - 7,03	5,38 - 6,69	5,75 - 6,95
20 cm						
\bar{x}	17 ± 7	46 ± 3	62 ± 5	6,65 ± 0,1	6,18 ± 0,1	6,13 ± 0,1
Min-Max	2 - 41	27 - 65	45 - 71	6,11 - 7,01	5,53 - 7,02	5,57 - 6,41
Promedio General	8 ± 3	23 ± 4	33 ± 6	6,70 ± 0,1	6,41 ± 0,08	6,55 ± 0,1

Al evaluar las interacciones entre transecta-profundidad y rodal-profundidad, fueron observadas diferencias significativas entre estos factores (Tabla 3).

El pH promedio del agua superficial e intersticial para los tres rodales fue de $6,52 \pm 0,06$ y valores entre 5,38 - 7,23. Lo que sugiere que el suelo, hasta 20 cm de profundidad, se encuentra en condiciones ligeramente ácidas.

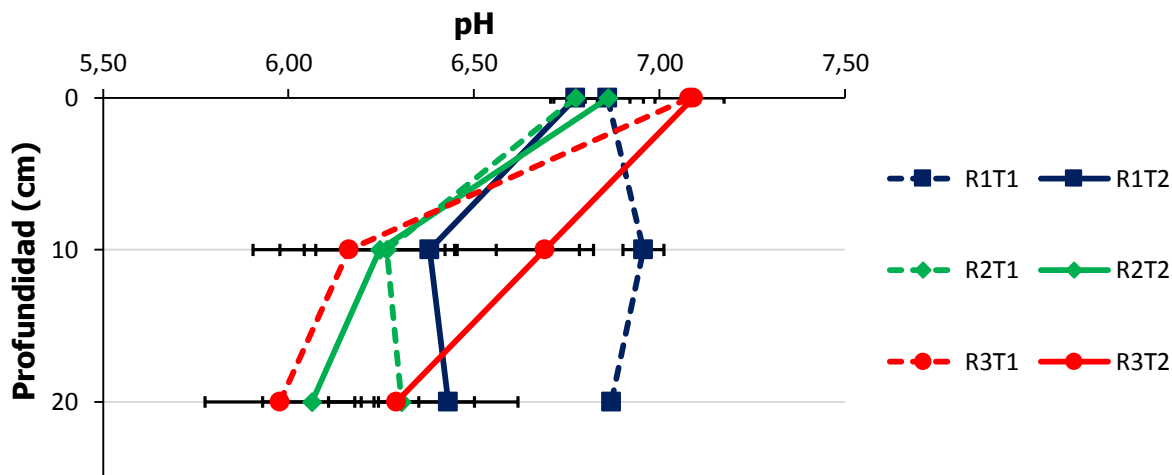


Figura 7. pH promedio del agua superficial e intersticial según la profundidad para cada transecta de los rodales estudiados, en Laguna La Reina, Venezuela.

Para los tres rodales el pH promedio del agua superficial fue de $6,89 \pm 0,04$, con valores entre 6,65 – 7,23(Tabla 2, Figura 7). R3 fue significativamente menor a los otros dos rodales ($F_{2, 19} = 6,365$; $p=0,008$).

El pH promedio del agua intersticial fue de $6,35 \pm 0,07$ para todas las profundidades de los tres rodales. A 10 cm de profundidad el pH varió de 6,57 a 7,03, con un promedio de $6,41 \pm 0,1$ sin diferencias significativas entre tres rodales ($F_{2, 20} = 1,542$, $p=238$). A 20 cm de profundidad el pH promedio fue de $6,29 \pm 0,01$, con valores entre 5,53 – 7,02, reportándose diferencias significativas en R1 y R2 ($F_{2, 21} = 3,667$, $p=0,043$).

Al evaluar la interacción del pH por transecta-profundidad y rodal-profundidad, ambas indicaron que no hay diferencias significativas entre estos factores (Tabla 3).

La salinidad y el pH del agua superficial y del agua intersticial mostraron una correlación negativa (Tabla 4).

Tabla 3. Resumen del ANOVA de dos vías realizado en muestras de salinidad y de pH del agua superficial e intersticial (10 y 20 cm de profundidad) por transectas y rodales para las profundidades en la Laguna La Reina, Venezuela.

Origen	gl	Salinidad		pH	
		F	p	F	p
Profundidad	2	112,927	0,000	15,323	0,000
Transecta	5	20,657	0,000	3,001	0,019
Profundidad x Transecta	10	4,434	0,000	1,139	0,353

Origen	gl	Salinidad		pH	
		F	p	F	p
Profundidad	2	79,767	0,000	14,558	0,000
Rodal	2	30,347	0,000	3,648	0,032
Profundidad x Rodal	4	5,658	0,001	1,879	0,126

Tabla 4. Matriz de coeficiente de correlación de Pearson entre salinidad de salinidad del agua superficial e intersticial (Sal_{agua}), salinidad del suelo (Sal_{suelo}), pH del agua superficial e intersticial (pH_{agua}), pH del suelo (pH_{suelo}), %MO del suelo (%MO), DA y %CO del suelo de las muestras extraídas en la Laguna La Reina, Venezuela.

	Sal_{agua}	Sal_{suelo}	pH_{agua}	pH_{suelo}	%MO	DA
Sal_{agua}	–	–	–	–	–	–
Sal_{suelo}	0,338**	–	–	–	–	–
pH_{agua}	-0,577**	-0,060	–	–	–	–
pH_{suelo}	-0,218	-0,539**	0,281**	–	–	–
%MO	-0,022	0,476**	0,091	-0,449**	–	–
DA	0,072	-0,450**	-0,040	0,469**	-0,875**	–
%CO	0,092	0,572**	0,101	-0,326*	0,807**	-0,820**

*p ≤ 0,05; **p ≤ 0,001.

Salinidad y pH del suelo

La salinidad en los primeros 10 cm del suelo aumentó de R1 a R3 (Tabla 4) y todos los rodales fueron significativamente diferentes, $F_{2, 69} = 68,103$; $p < 0,001$. Entre la salinidad del suelo y la salinidad del agua superficial e intersticial obtuvimos una correlación positiva (Tabla 4).

El pH promedio del suelo, de 0-10 cm, fue mayor en R2, seguido por R1 y luego por R3 (Tabla 5). R3 registró un pH significativamente menor a R1 y R2, $F_{2, 69} = 10,239$; $p < 0,001$. El pH del suelo se correlacionó positivamente con el pH del agua superficial y del agua intersticial a 10 y 20 cm de profundidad (Tabla 4).

La salinidad del suelo se correlacionó negativamente (Tabla 4) con el pH del suelo.

Tabla 5. DA, %MO, pH y salinidad del suelo de 72 muestras tomadas en Laguna La Reina, Venezuela. \bar{x} : promedio; Min: mínimo; Max: máximo; DA: densidad aparente; MO_s: materia orgánica del suelo; pH_s: pH del suelo, Sal_s: salinidad del suelo.

		Rodal			Promedio general
		R1	R2	R3	
DA (g/cm ³)	\bar{x}	0,46 ± 0,07	0,52 ± 0,05	0,34 ± 0,06	0,46 ± 0,03
	Min–Max	0,28 – 0,64	0,29 – 0,87	0,18 – 0,55	0,18 – 0,69
%COT	\bar{x}	6,24 ± 0,7	5,64 ± 0,6	13,26 ± 2	7,70 ± 0,7
	Min–Max	2,08 – 12,74	1,88 – 15,78	3,58 – 28,95	1,88 – 28,95
%MO_s	\bar{x}	19,54 ± 3	17,04 ± 2	26,23 ± 4	19,96 ± 2
	Min–Max	10,74 – 35,46	7,21–23,75	14,28 – 36,82	7,21 – 36,82
Sal_s (‰)	\bar{x}	13 ± 1	28 ± 2	74 ± 6	36 ± 3
	Min–Max	5 – 25	5 – 70	30 – 125	5 – 125
pH_s	\bar{x}	6,13 ± 0,2	6,28 ± 0,2	5,59 ± 0,1	6,07 ± 0,1
	Min–Max	5,55 – 6,63	5,76 – 7,58	5,02 – 7,58	5,02 – 7,58

Características del suelo

Densidad Aparente y Materia orgánica

La DA promedio fue mayor en R2, seguido por R1 y R3 (Tabla 5). Encontramos diferencias significativas entre R2 y R3 ($F_{2, 69} = 7,800$; $p = 0,001$)

El %MO promedio no fue constante en los tres rodales (Tabla 5). El mayor %MO fue obtenido en R3, seguido por R1 y R2. R3 fue significativamente menor a los otros dos rodales, $F_{2, 69} = 8,234$; $p = 0,001$.

La DA y el %MO de los primeros 10 cm del suelo mostró una relación inversa, con un $R^2 = 0,815$ (Figura 8).

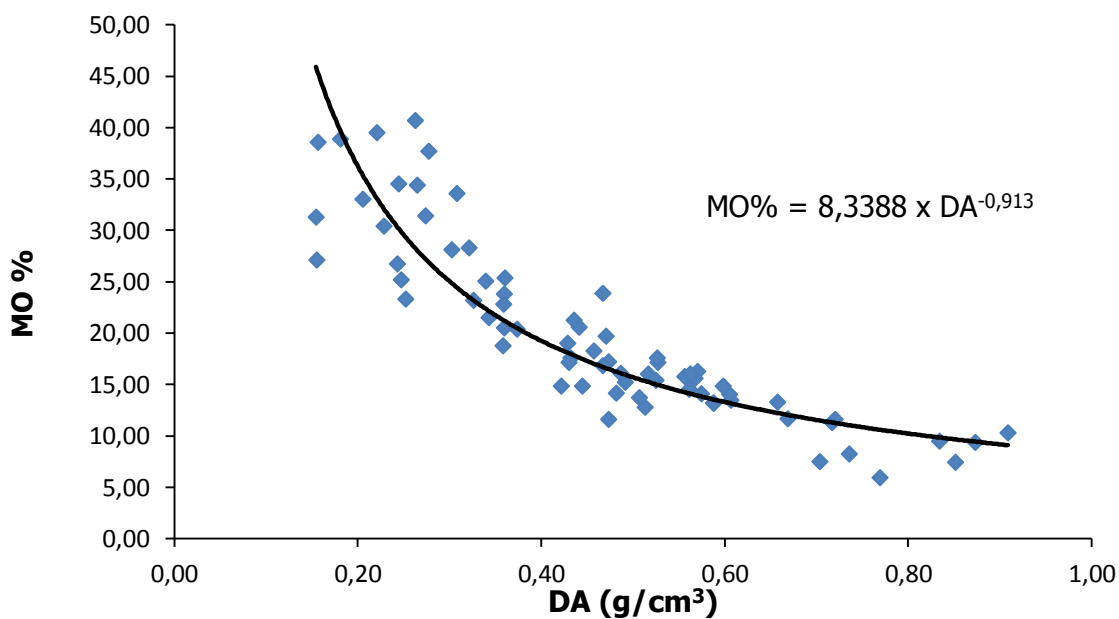


Figura 8. Relación entre la DA y el %MO de suelos de manglares de 72 muestras superficiales en Laguna La Reina, Venezuela.

Carbono Orgánico

El mayor %CO promedio fue encontrado en R3, seguido por R1 y R2 (Tabla 5). R3 fue significativamente menor a los demás rodales, $F_{2, 69} = 13,171$; $p = 0,007$.

El contenido de CO en el suelo varió entre los rodales (Figura 9). De los tres rodales R3 fue el que obtuvo mayor cantidad de CO (321,30 Mg CO/ha), con valores entre 213,97 - 446,66 Mg CO/ha. La concentración de CO promedio para R1 fue de 254,44 Mg CO/ha, con valores entre 176,70 - 334,61 Mg CO/ha, y en R2 fue de 242,25 Mg CO/ha (los valores variaron entre 170,55 - 360,74 Mg CO/ha). R3 fue significativamente mayor a los demás rodales, $F_{2, 69} = 11,561$; $p = 0,003$.

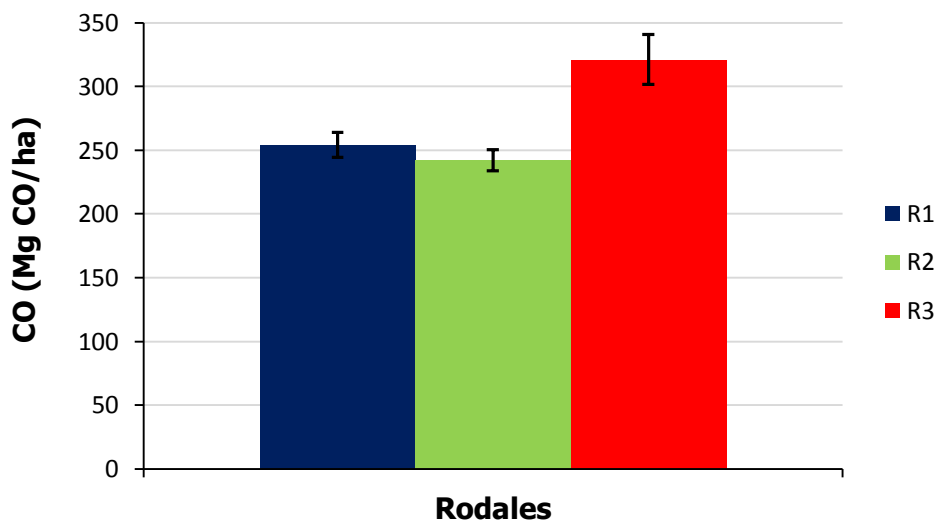


Figura 9. Carbono orgánico del suelo de los tres rodales estudiados en la Laguna La Reina, Venezuela. Se muestran las barras de error estándar.

Carbono inorgánico

De las 72 muestras estudiadas solo cinco reaccionaron al agregar HCL al 10%, lo que indica la presencia de carbonatos en sólo cinco de las 72 muestras. Las muestras que

reaccionaron al HCL se encontraban en los dos últimos puntos de la T1 de R2, cercanas a un salitral. El porcentaje de CI para estas muestras varió de 14,69% a 55,65%, con un promedio de 35,53% (Tabla 6).

Tabla 6. %CI de las cinco muestras que reaccionaron al HCL de las 72 muestras tomadas en la Laguna La Reina, Venezuela.

ID de la Muestra	%CI	ID de la Muestra	%CI
334D1	41,98	335D2	20,41
334D2	55,65	335D3	14,69
334D3	44,93		

Fraccionamiento y Biomasa de raíces

Al determinar la biomasa de las distintas fracciones en el suelo, F1 (Fracción de 0,25 – 0,50 mm de diámetro), F2 (Fracción >0,50 mm de diámetro) y una fracción que no se colectó con los tamices (<0,25 mm) llamada F0, obtuvimos que la fracción con mayor biomasa fue F0, seguido por F2 y F1 (Tabla 7, Figura 10).

No observamos diferencias significativas en F1 para los tres rodales, $F_{2, 69} = 2,795$; $p = 0,070$. Pero al comparar F2 entre los rodales encontramos diferencias significativas entre R1 y R3 ($F_{2, 69} = 2,921$; $p = 0,010$).

En cuanto a la presencia o ausencia de organismos y estructuras no fue igual para ambas fracciones (Figura 11). Encontrándose un mayor número de muestras con presencia de micas (97%) y con fragmentos de insectos (93%) en comparación con el cuarzo (31%) en F1.

Tabla 7. Biomasa de las fracciones por rodal y el promedio general de las 72 muestras tomadas en la Laguna La Reina, Venezuela. F0: fracción <0,25 mm; F1: fracción entre 0,25 – 0,50 mm; F2: fracción >0,50 mm; R1= rodal 1; R2= rodal 2; R3= rodal 3; \bar{x} : promedio; Min: mínimo; Max: máximo; Mo_r: materia orgánica de raíces.

Fracción	Rodal			Promedio general	
	R1	R2	R3		
F0 (g/m ²)	\bar{x}	9318 ± 1086	12768 ± 883	9236 ± 1364	11022 ± 646
	Min–Max	2583 – 18860	2751 – 24847	1208 – 21850	1208 – 24847
F1 (g/m ²)	\bar{x}	436 ± 22	649 ± 92	414 ± 34	537 ± 49
	Min–Max	179 – 580	270 – 3420	198 – 727	179 – 3419
	\bar{x}	1297 ± 124	1112 ± 95	899 ± 55	1104 ± 60
	Min–Max	360 – 2192	352 – 2651	491 – 1290	352 – 60
F2 (g/m ²)	<i>Agr. órgano–mineral</i>	623 ± 79	444 ± 51	255 ± 39	441 ± 37
	<i>Fauna</i>	6 ± 3	31 ± 18	1 ± 0,08	17 ± 9
	<i>Misceláneo</i>	467 ± 56	352 ± 36	447 ± 50	405 ± 26
	<i>Mineral</i>	1 ± 0,4	105 ± 50	3 ± 3	53 ± 25
	<i>Raíces</i>	201 ± 14	181 ± 11	193 ± 14	189 ± 7
	<i>%MO_r</i>	73 ± 1	74 ± 1	79 ± 1	76 ± 0,8

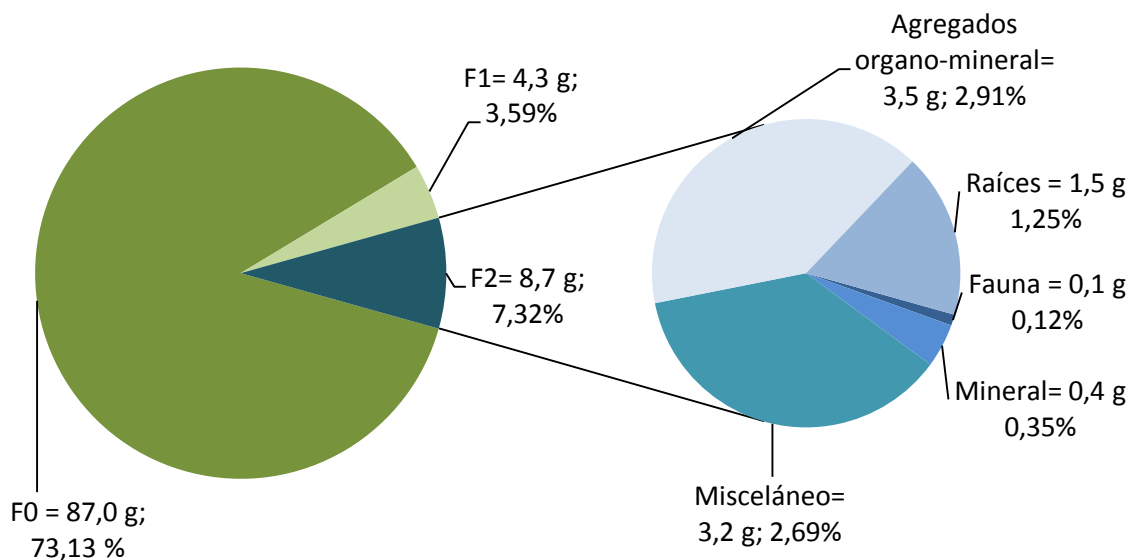


Figura 10. Representación en peso seco promedio en g y % de las distintas fracciones y de las categorías de F2, de 72 muestras recolectadas en Laguna La Reina, Venezuela. F0: fracción <0,25 mm; F1: fracción entre 0,25 – 0,50 mm; F2: fracción >0,50 mm.

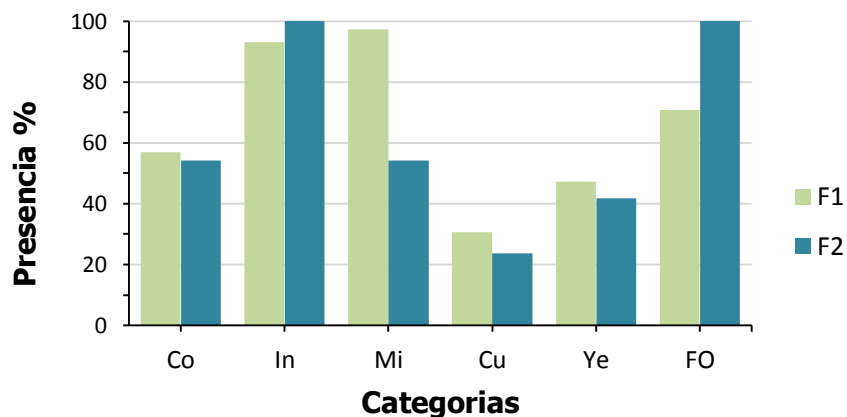


Figura 11. Presencia de organismos, minerales y material orgánico observados en muestras F1 y F2 provenientes de Laguna La Reina, Venezuela. Co: fragmentos de conchas; In: insectos; Mi: mica; Cu: cuarzo; Ye: yeso; FO: fragmentos de material orgánico proveniente de plantas; F1: fracción de 0,25-0,50 mm; F2: fracción >0,50 mm.

El 100% de las muestras de F2 contenían fragmentos de insectos y fragmentos de material orgánico proveniente de plantas. La mica fue la que se observó en un menor número de muestras en F2, solo en 24% de ellas (Figura 11).

Las muestras de F2 se dividieron en cinco categorías (Tabla 7, Figura 10). Para los tres rodales las categorías con mayor biomasa promedio fueron las de agregados órgano-minerales y la de misceláneos, las categorías de fauna y de minerales obtuvieron la menor biomasa promedio.

R3 fue significativamente menor a los otros dos rodales en la categoría de agregados órgano-minerales, $F_{2, 69} = 7,515$; $p < 0,001$. Para las categorías de minerales ($F_{2,69} = 2,111$; $p = 0,097$), misceláneos ($F_{2,69} = 2,131$; $p = 0,126$) y fauna ($F_{2,69} = 1,276$; $p = 0,071$) no observamos diferencias significativas entre los tres rodales.

La categoría raíces representó, en promedio, el 20,84% de la biomasa de F2 para todos los rodales, es decir, 188,61 g/m² (Tabla 7), y el 1,25% de la biomasa inicial de la muestra (Figura 10). No se observó ningún patrón en la biomasa de raíces a lo largo de los rodales ni diferencias significativas entre estos, $F_{2, 69} = 0,712$; $p = 0,494$.

El %MO en raíces obtenida por el método de LOI mostró una tendencia a disminuir de R3 a R1 (Tabla 7). Encontramos diferencias significativas entre R1 y R3, $F_{2, 69} = 3,691$; $p = 0,300$.

Concentración de C en raíces

La concentración de C en las raíces de los primeros 10 cm del suelo fue de 0,80 Mg/ha, con valores que entre 0,27 - 1,43 Mg C/ha, y no varió significativamente entre los tres rodales, $F_{2, 69} = 0,710$; $p = 0,495$ (Figura 12).

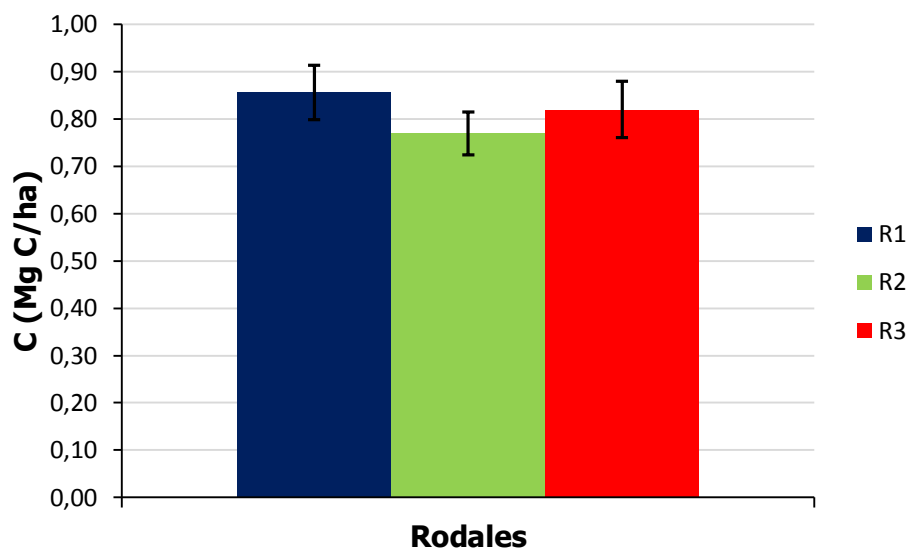


Figura 12. Concentración de C promedio en las raíces de los tres rodales de la Laguna La Reina, Venezuela. R1: rodal 1; R2: rodal 2; R3: rodal 3. Se muestran barras de error estándar.

DISCUSION

Salinidad y pH

La salinidad, tanto del agua superficial e intersticial y la del suelo, varía según distintos factores como la frecuencia e intensidad de la lluvia, la evaporación, la transpiración, la geomorfología del sistema y el flujo de agua superficial y/o subterránea (Marchand y col., 2004; FAO, 1994).

El género *Avicennia* puede encontrarse en suelos con salinidad intersticial entre 50 – 80‰, siendo así el género capaz de tolerar el mayor rango de salinidad (Imbert y col., 2000). Los otros dos géneros que se encuentran en la Laguna La Reina toleran rangos de salinidad intersticial entre 30 – 60‰, *Rhizophora*, y de 20 – 40‰, *Laguncularia* (Imbert y col., 2000).

La salinidad del agua, tanto superficial como intersticial, aumentó con la profundidad en los tres rodales, lo que indica una mayor presencia de agua dulce superficial que de agua de mar durante el muestreo (Cormier y col., 2015). Esta presencia de agua dulce posiblemente se deba al aporte de agua proveniente de las lluvias de los días previos y de la Laguna Loma del Viento, alimentada por la quebrada Las Flores y el río Curiepe, la cual inundó la Laguna La Reina mediante canales de agua superficiales y, posiblemente, por flujo de agua subterránea (Figura 13).

El género *Avicennia* tiene la habilidad de excretar un 40%, aproximadamente, de sales por las hojas a través de glándulas especializadas (Scholander y col., 1962; Waisel y col., 1986) y al llover estas sales son lavadas de la superficie de las hojas, acumulándose en el suelo. Luego, por el proceso de inundación en estos sitios se produce una migración

vertical de las sales lavadas, por los agujeros realizados por los cangrejos y por las raíces, debido a diferencia de densidad de éstas con el agua (Marchand y col., 2004; Ridd, 1996; Webster y col. 1996). Marchand y col. (2004) sugieren que la migración de las sales es un proceso lento, debido a la poca permeabilidad del suelo, lo que resulta en una acumulación de altas cantidades de sales en el suelo con el tiempo, lo que explicaría el aumento de la salinidad con la profundidad.

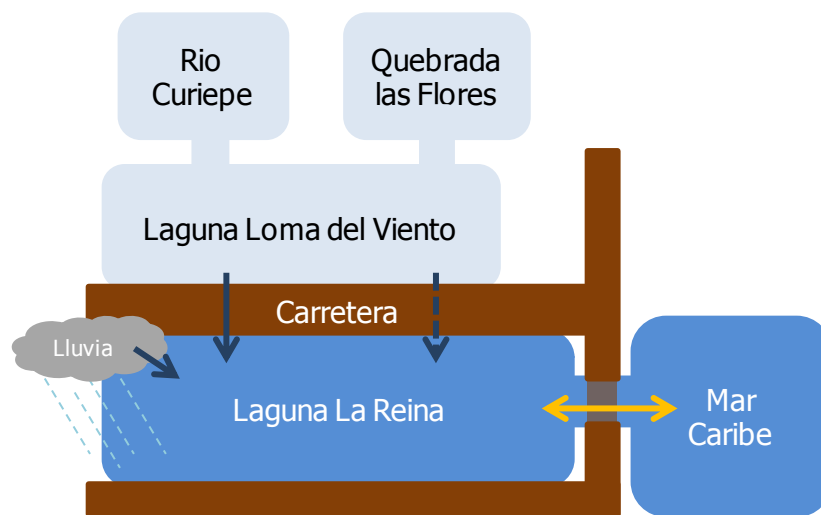


Figura 13. Esquema de las posibles entradas de agua en Laguna La Reina, Venezuela. Flecha naranja: agua de mar; Flecha azul: agua dulce; Flecha punteada: flujo de agua subterráneo; Flecha lisa: flujo de agua superficial.

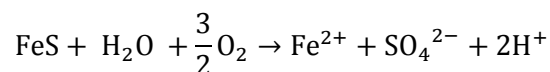
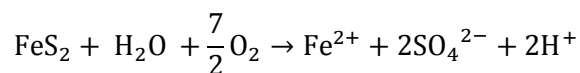
Las raíces del género *Avicennia* previenen que un 80% de iones de sales sean absorbidos por estas estructuras, debido al eficiente mecanismo de ultrafiltración que poseen (Waisel y col., 1986). Además, en meses lluviosos los manglares aumentan la tasa de transpiración, lo que conlleva al aumento de la cantidad de agua absorbida por las raíces y, a su vez, a un incremento de la exclusión de sales por estas estructuras (Alongi,

2008). Lo anteriormente dicho y el sistema de raíces que posee *A. germinans* podría también explicar el incremento de la salinidad con la profundidad.

Al observar los valores de salinidad del agua superficial e intersticial y la salinidad del suelo se puede ver una tendencia en aumentar de R1 a R3. Posiblemente se deba a la ubicación de los rodales con la influencia de flujos de agua dulce y de agua de mar en la laguna. Por los valores obtenidos de las salinidades (Figura 6, Tabla 4), se podría decir que R1 tenía mayor influencia de un flujo de agua dulce en comparación con R2 y R3.

En los ecosistemas de manglares, el pH del suelo es variable, puede ser tanto ácido como alcalino (pH de 5,8 - 8,5), y está determinado por factores como: la composición y concentración de componentes orgánicos e inorgánicos, la influencia de la marea, el contenido de agua del suelo y la actividad microbiana (Alongi, 2008).

Los resultados obtenidos del pH del suelo y del agua superficial e intersticial fueron menores a 7, lo que pudiera atribuirse a la oxidación de sulfuros de hierro (Fe_2S , FeS_2, \dots), generados por la descomposición de la MO, producto del intercambio de oxígeno de las raíces de *A. germinans* en los suelos anaeróbicos (Scholander y col., 1955; Thibodeau y Nickerson, 1986) y de los túneles de cangrejos (Baltzer, 1982) con el agua, que acidifican el agua intersticial y el suelo según las reacciones (Ferreira y col. 2007):



Los valores de pH, tanto del agua superficial como del agua intersticial, muestran una disminución con respecto a la profundidad lo cual podría deberse a la distribución de MO en el perfil del suelo. Los resultados obtenidos muestran una correlación negativa entre el pH del suelo y la MO del suelo (Tabla 4).

Por otro lado, la presencia de agua dulce en el suelo tiende a acidificar el agua intersticial, mientras que el agua de mar actúa como buffer aumentando el pH (Ben-Yaakov, 1973; Ferreira y col., 2007). Lo que pudiera indicar una mayor presencia de agua dulce que de agua de mar en el sitio estudiado.

Características del suelo

Densidad Aparente

La DA describe la porosidad y compactación del suelo (Keller y Hakansson, 2010), y puede variar según la textura del suelo, la densidad de minerales, la MO y penetración de raíces (USDA, 2013).

En los tres rodales la DA tendió a disminuir desde los puntos cercanos de la carretera hasta la parte interna del manglar (Figura 14), lo cual podría deberse a un mayor aporte de sedimentos proveniente de la carretera y del flujo de agua de la Laguna Loma del Viento. La DA del suelo se correlacionó positivamente con la concentración de sedimentos minerales ($r= 0,348$; $p= 0,003$), indicando que la presencia de sedimentos influye en la DA del suelo.

La relación entre la DA y la cantidad de sedimentos del suelo ha sido reportada por distintos autores. Stringer y col. (2016) obtuvieron una alta DA ($0,84 \text{ g/cm}^3$) en los suelos de manglares en el delta del río Zambezi en Mozambique, donde más del 68% del suelo

tenía una textura tipo limo. Por otro lado, en los bosques de manglar en la isla Chek Jawa, Singapur, Phang y col. (2015) reportaron una DA de $0,73 \text{ g/cm}^3$, en suelos dominados principalmente por sedimentos tipo arena (38%).

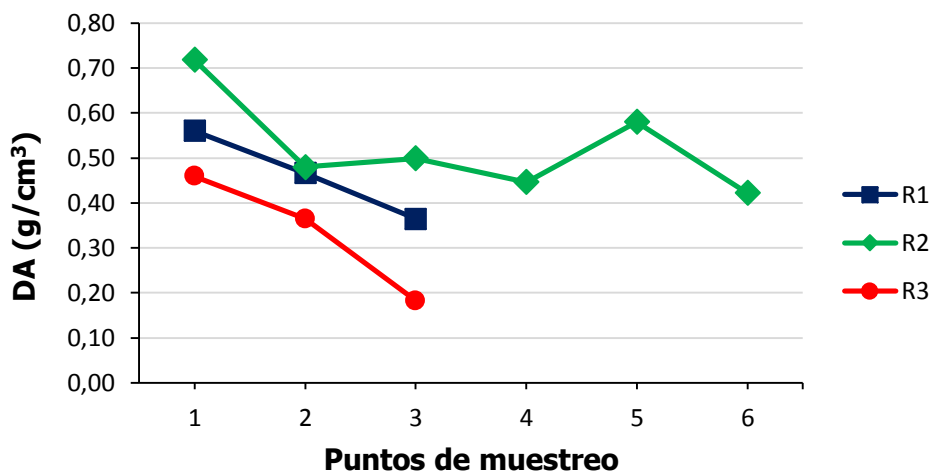


Figura 14. DA del suelo promedio por punto de muestreo de cada rodal en la Laguna La Reina, Venezuela. R1= rodal 1; R2= rodal 2; R3= rodal 3.

Otro factor que influye en la DA del suelo es la cantidad de MO que contenga (Keller y Hakansson, 2010). Los valores obtenidos en este estudio muestran una correlación negativa entre la DA del suelo y el %MO del suelo ($p < 0,001$. Tabla 4), indicando que a mayor cantidad de MO en el suelo, menor será la DA del mismo. La MO reduce la compactación e incrementa la porosidad del suelo aumentando la capacidad del suelo en retener agua y aire, lo que disminuye la DA (USDA, 2013).

La tendencia de R2 en disminuir la DA desde la carretera hacia la parte interna del manglar no es continua como en R1 y R3. Esto pudiera deberse a que los puntos de

muestreo 3 y 5 de R2 se encontraban cercanos a flujos de agua a través de caños, los cuales posiblemente aportan sedimentos al suelo y disminuyen la MO en estos puntos.

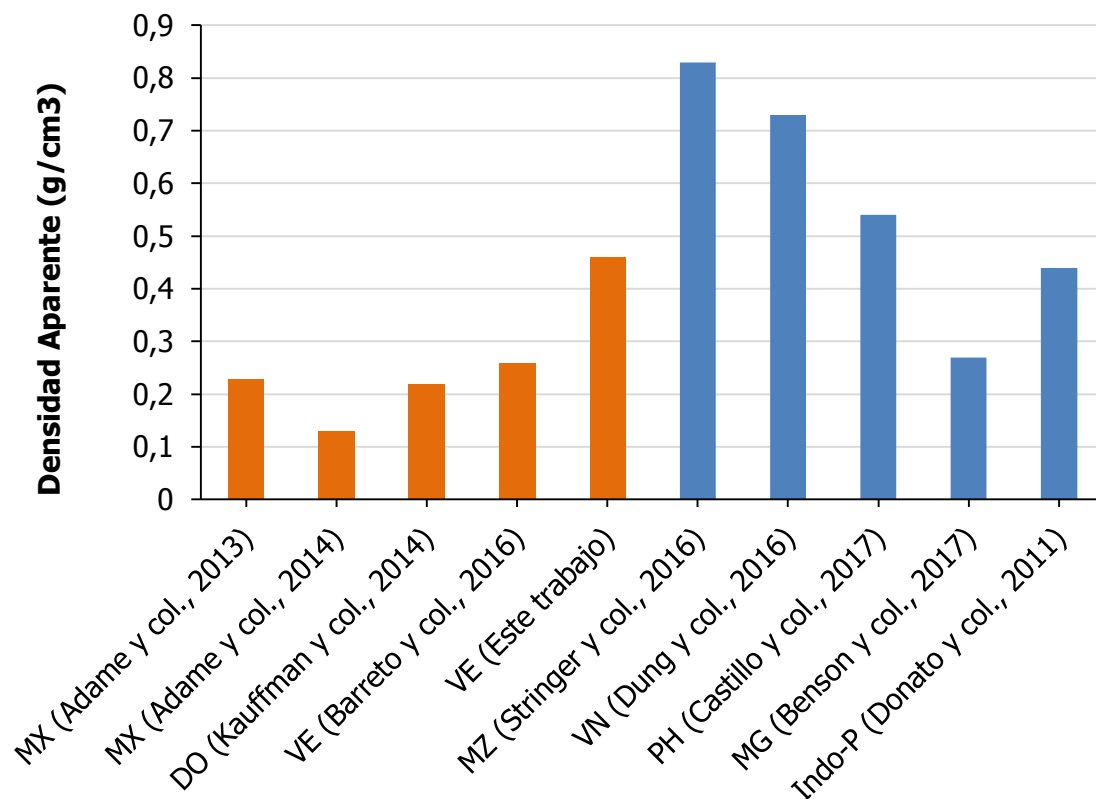


Figura 15. Densidad aparente (DA) del suelo reportada para diferentes localidades por distintos autores. Las barras naranjas indican estudios en la región del Atlántico y las barras azules en la región del Indo-Pacífico este. MX: México; DO: República Dominicana; VE: Venezuela; MZ: Mozambique; VN: Vietnam; PH: Filipinas; MG: Madagascar; Indo-P: Indo-Pacífico.

Si comparamos los valores de DA de este estudio con otros reportados, observamos que la DA del suelo no es igual para todos los ecosistemas de manglar (Figura 15). Esta diferencia se puede explicar, además de lo anteriormente mencionado, por la

profundidad a la que se toma la muestra. Estudios han reportado un aumento de la DA del suelo con respecto a la profundidad (Dung y col., 2016; Castillo y col., 2017; Benson y col., 2017). Los valores de DA reportados en la Figura 15 además de pertenecer a bosques con distintas especies, no son muestras extraídas a la misma profundidad (Tabla 8), lo cual posiblemente explique la diferencia de los datos.

Tabla 8. Profundidad de toma de muestra de DA y especies o géneros presentes en los bosques estudiados por distintos autores. Prof: profundidad.

Autor	Prof (cm)	Especies/Género
Adame y col. (2013)	15	<i>A. schaueriana, R. mangle, L. racemosa</i>
Adame y col. (2014)	10	<i>A. germinans, R. mangle, L. racemosa</i>
Kauffman y col. (2014)	15	<i>A. germinans, R. mangle, L. racemosa</i>
Barreto y col. (2016)	10	<i>A. germinans, R. mangle</i>
Este trabajo	10	<i>A. germinans, R. mangle, L. racemosa</i>
Stringer y col. (2016)	5-10	<i>A. marina, S. alba, R. mucronata, C. tagal, B. gymnosshiza, L. racemosa, H. littoralis, X. granatum</i>
Dung y col. (2016)	15	<i>A. alba, R. apiculata</i>
Castillo y col. (2017)	15	<i>Rhizophora</i>
Benson y col. (2017)	>100	<i>C. tagal, R. mucronata, B. gymnorhiza, A. marina.</i>
Donato y col. (2011)	>100	<i>Avicennia, Bruguiera, Sonneratia, Xylocarpus y Rhizophora</i>

Materia orgánica

La MO del suelo proviene de la descomposición de residuos de plantas en la parte superficial y la descomposición de raíces o de microorganismos en la parte subterránea del

suelo (Brady, 1974; Kristensen y col., 2008). El contenido de MO del suelo es mayor en las capas superficiales del suelo (Madi y col., 20117).

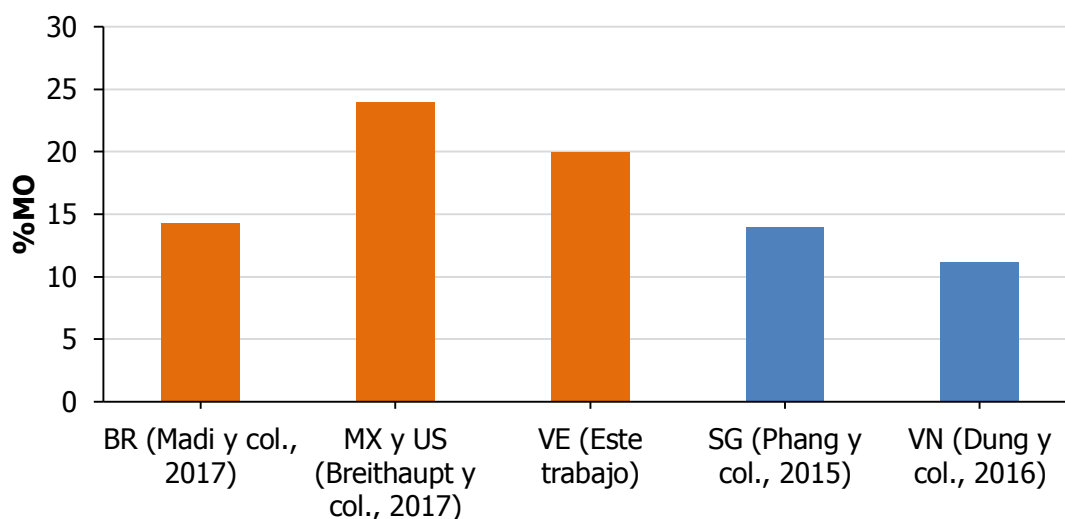


Figura 16. Materia orgánica (MO) reportada para diferentes localidades por distintos autores. Las barras naranjas indican estudios en la región del Atlántico y las barras azules en la región del Indo-Pacífico este. BR: Brasil; MX: México; US: Estados Unidos; VE: Venezuela; SG: Singapur; VN: Vietnam.

Aunque los suelos de manglar son altos en contenido de MO (Madi y col., 2017), pocos estudios reportan estos valores. El %MO obtenido en este trabajo (19,96%) es comparable con los obtenidos por otros autores en distintos ecosistemas de manglar (Figura 16). Tanto en la región del Atlántico como en la del Indo-Pacífico este los suelos de los bosques de manglar varían su contenido de MO, lo que posiblemente se deba a diferencias como la DA, la producción y distribución de las raíces subterráneas, género, edad del bosque y la frecuencia de inundación (Marchand y col., 2003; Kristensen y col., 2008; Keller y Hakansson, 2010; McKee, 2011).

Las raíces subterráneas de los distintos géneros de manglar son importantes en la contribución de MO del suelo debido a la rápida tasa de recambio que poseen y a la distribución características de éstas, lo cual permite una mayor concentración de raíces en las capas superficiales del suelo y a su vez una disminución de la MO con la profundidad (Chen y Twilley, 1990; Mckee, 2001; Marchand y col., 2003). Por lo general, los suelos en los ecosistemas de manglar se encuentran bajo condiciones de anoxia, lo que conlleva a una descomposición lenta de las raíces y a su vez a un incremento de la MO (Komiya y col., 2008).

Los valores de %MO reportados en la Figura 16 provienen de muestras tomadas en bosques con presencia de distintas especies y a distintas profundidades (Tabla 9).

Tabla 9. Profundidad de muestras de %MO y especies presentes en los bosques estudiados por distintos autores. Prof: profundidad.

Autor	Prof (cm)	Especies
Madi y col. (2017)	10	<i>A. schaueriana, R. mangle, L. racemosa</i>
Breithaupt y col. (2017)	40	<i>R. mangle, L. racemosa</i>
Este trabajo	10	<i>A. germinans, R. mangle, L. racemosa</i>
Phang y col. (2015)	100	<i>A. officinalis, R. apiculata</i>
Dung y col. (2016)	>200	<i>A. alba, R. apiculata</i>

Los periodos de inundación en los ecosistemas de manglar son largos, favoreciendo la acidificación de los suelos y su descomposición (Scholander y col., 1955; Thibodeau y Nickerson, 1986; Alongi, 2005), lo cual podemos ver en los resultados

obtenidos donde hay una relación significativamente negativa entre el %MO y el pH del suelo, $p < 0,001$.

La MO también está influenciada por la calidad y disponibilidad de nutrientes en la comunidad microbiana, ya que pueden inhibir o acelerar la descomposición de la MO. (Weiss y col., 2016). Un incremento de la disponibilidad de P en el suelo puede aumentar la descomposición de MO en el suelo (Feller y col., 2003).

Carbono Orgánico

El CO del suelo proveniente principalmente de la descomposición de residuos de tronco, ramas, hojas y raíces, el cual se almacena en los sedimentos es muy variable (Duarte y col., 2005).

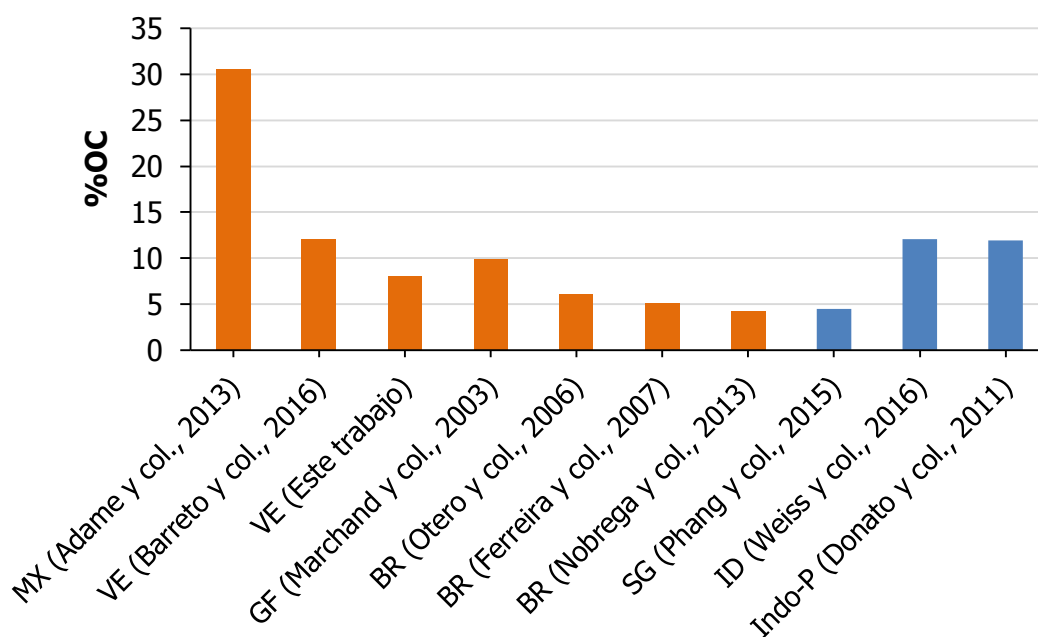


Figura 17. Carbono orgánico (CO) reportado para diferentes localidades por distintos autores. Las barras naranjas indican estudios en la región del Atlántico y las barras azules

en la región del Indo-Pacífico este. MX: México; VE: Venezuela; GF: Cuyana Francesa; BR: Brasil; SG: Singapur; ID: Indonesia; Indo-P: Indo-Pacífico.

El %CO del suelo obtenido en este trabajo (7,69%) entra en el rango reportado por otros autores tanto para la región este del continente Americano como para la región del Indo-Pacífico (Figura 17).

La variación del %CO en los distintos ecosistemas de manglar se puede explicar con distintos factores. La textura del suelo en los ecosistemas de manglares está relacionada con el CO (Jobbagy y col., 2000), ya que las partículas de arcilla en el suelo están relacionadas positivamente con el CO al poseer la capacidad de estabilizar y mantener la MO (Paul, 1984; Jobbagy y col., 2000).

Las condiciones anóxicas del suelo de los ecosistemas de manglar, producen un alto contenido de MO, lo que lleva a la acumulación de grandes cantidades de CO en el perfil del suelo (Middleton y Mckee, 2001; Chmura y col., 2003; Alongi y col., 2004). Los valores obtenidos en este estudio muestran una correlación positiva entre el %MO y el %CO ($p \leq 0,001$. Tabla 4). Como se mencionó anteriormente la MO varía con la profundidad y, ésta a su vez, con las especies presentes en el bosque, por lo que estos dos factores también influyen en el CO. Los valores reportados en la Figura 17 no pertenecen a una misma profundidad ni especies (Tabla 10).

Tabla 10. Profundidad de muestras de %CO y especies o géneros presentes en los bosques estudiados por distintos autores. Prof: profundidad.

Autor	Prof (cm)	Especies/Género
Adame y col. (2013)	>10	<i>A. schaueriana, R. mangle, L. racemosa</i>
Barreto y col. (2016)	10	<i>A. germinans</i>
Este trabajo	10	<i>A. germinans, R. mangle, L. racemosa</i>
Marchand y col. (2013)	>100	<i>A. officinalis, R. apiculata</i>
Otero y col. (2006)	>10	<i>A. schaueriana</i>
Ferreira y col. (2007)	10	<i>R. mangle</i>
Nobrega y col. (2013)	10	<i>R. mangle</i>
Phang y col. (2015)	100	<i>A. officinalis, R. apiculata</i>
Weiss y col. (2016)	100	<i>R. stylosa, S. alba, B. sexagunla, X. granatum</i>
Donato y col. (2011)	100	<i>Avicennia, Bruguiera, Sonneratia, Xylocarpus y Rhizophora</i>

El valor de CO de nuestro estudio es casi cuatro veces menor al reportado por Adame y col. (2014). Adame y col. (2014) reportan un CO mayor al 30%, lo cual se debe al alto contenido de P en el suelo cárstico de la península de Yucatán que incrementa la tasa de producción de hojarasca, lo que lleva al aumento del CO del suelo.

Carbono inorgánico

Los carbonatos son la forma más común en la que se presenta el CI, encontrándose frecuentemente en forma mineral como calcita (CaCO_3) y dolomita ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) (Schumer, 2002).

Pocos son los estudios en ecosistemas de manglar que analizan y reportan el contenido de CI del suelo. El CI obtenido en este estudio (35,53%) es mayor que los reportados por Barreto y col. (2016) para los primeros 10 cm de profundidad (1,3%), y por Adame y col. (2013) para los primeros 15 cm de profundidad (0,95%), lo cual puede ser el resultado de las condiciones del suelo como el agua y la disponibilidad de Ca^{2+} , magnesio Mg^{2+} y CO_2 (Guo y col., 2016).

Posiblemente la presencia de conchas de CaCO_3 , provenientes de crustáceos y de bivalvos, encontrados en los dos últimos puntos de muestreo de la transecta 2 de R2 favoreció la liberación de HCO_3^- y Ca^{2+} , por la reacción: $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ (Guo y col., 2016). El alto contenido de conchas encontradas en estos puntos de muestreo pudo haber provenido del salitral que se encontraba al final de R2.

Compartimiento de raíces

Biomasa de raíces

La biomasa de raíces contribuye, en términos generales, hasta el 60% de la biomasa total del árbol (Komiyama y col., 1987; Tamoooh y col., 2008), pero varía según la profundidad, el diámetro de las raíces, la geomorfología del sistema y los nutrientes (Feller y col., 2003; Tamoooh y col., 2008; Donato y col., 2011). Adicionalmente, el impacto de la marea y el sistema de raíces particular de cada género también determinan la biomasa de raíces subterráneas (Tamoooh y col., 2008).

Se ha reportado que la biomasa de raíces disminuye con la profundidad (Castañeda-Moya y col., 2011; Tamoooh y col., 2008; Xiong y col., 2017), lo cual posiblemente sea para la toma de nutrientes y de agua que se acumulan en grandes

concentraciones en las capas más externas del suelo, por la degradación de la MO (Claus y George, 2005). Aunque estudios sugieren una relación entre la biomasa de raíces, el contenido de MO y la DA del suelo (Chen y Twilley, 1999), nuestros resultados no muestran ninguna relación con la MO ($r= 0,075$; $p= 0,529$), ni con la DA ($r= -0,152$; $p= 0,203$) en los primeros 10 cm del suelo, posiblemente por la metodología empleada.

La disponibilidad de nutrientes en el suelo, como P y N, condicionan el crecimiento de las raíces y su biomasa (Feller y col., 2003; Lovelock y col., 2015). La limitación de nutrientes en el suelo de los manglares puede genera que hasta un 60% de la biomasa total del individuo se distribuya en las raíces (Naidoo 2009), es por esto que en los suelos donde hay disponibilidad limitada de nutrientes tienden a contener una mayor biomasa de raíces con respecto a la biomasa aérea (Adame y col., 2014).

Otro factor que influye en la biomasa de raíces es la salinidad del agua superficial, aunque no todos los autores concuerdan con esto (Krauss y col., 2013). El estudio realizado por Ball (1988) muestra un aumento de la biomasa de raíces al incrementar la salinidad del suelo intersticial, mientras que Sherman y col. (2003) concluyen que la salinidad, aunque se correlaciona débilmente, no es un factor importante que influye en la biomasa de raíces. Nuestro estudio no mostró una relación significativa de la biomasa de raíces con la salinidad intersticial del suelo ($r= -0,146$; $p= 0,231$).

Por otro lado, la frecuencia de inundación que ha sido reportada se relaciona negativamente con la biomasa de raíces, debido a la reducción de las condiciones del suelo (Castañeda-Moya y col., 2011).

Los resultados obtenidos con este trabajo (188,61 g/m²) representan una menor biomasa de raíces en comparación a otros estudios realizados (Figura 17). Lo cual podría ser el resultado de diferencias de los factores, que influyen la biomasa de raíces en los ecosistemas de manglar anteriormente explicados.

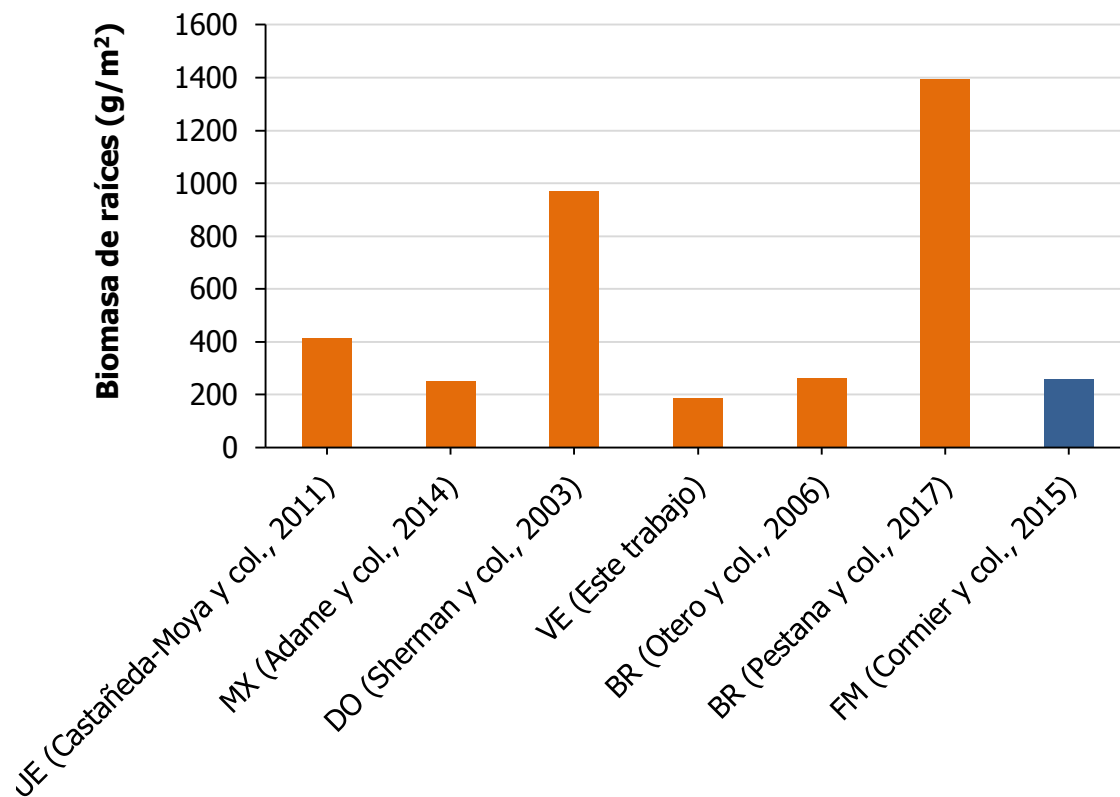


Figura 17. Biomasa de raíces reportada para diferentes localidades por distintos autores a una profundidad máxima de 50 cm. Las barras naranjas indican estudios en la región del Atlántico y las barras azules en la región del Indo-Pacífico este. UE: Estados Unidos; MX: México; DO: República Dominicana; VE: Venezuela; BR: Brasil; FM: Estados Federales de Micronesia.

Otero y col. (2006) reportan que para suelos de bosques de Brasil dominados por *A. shauerianna* la biomasa de raíces, tanto vivas como muertas, es aproximadamente 260 g/m² para raíces con diámetro menor a 0,5 mm en los primeros 10 cm del suelo, lo que se podría comparar con la señalada en este estudio. Posiblemente la biomasa obtenida en este trabajo y por Otero y col. (2006) represente la biomasa de raíces de alimentación, las cuales se ubican justo debajo de la superficie del suelo y se extienden en forma horizontal desde los neumatóforos (Purnobasuki, 2005).

La biomasa de raíces también varía según el diámetro que estas tengan, ya que no todos los estudios realizados utilizan el mismo criterio de clasificación (Adame y col., 2017). Por ejemplo, la biomasa reportada por Otero y col. (2006), Pestana y col. (2017) y por este estudio proviene de raíces con un diámetro menor a 0,50 mm, mientras que la biomasa obtenida por Castañeda-Moya y col. (2011), Sherman y col. (2003) y por Cormier y col. (2015) representan raíces con diámetro menor a 2 mm. Otros estudios, como el de Adame y col. (2014) utilizan ecuaciones alométricas para determinar la biomasa de todas las raíces, sin importar el diámetro que estas tengan.

Algunos autores utilizan ecuaciones alométricas que relacionan parámetros morfológicos superficiales (como altura del árbol, diámetro a la altura del pecho) con la biomasa subterránea de raíces no son precisas completamente, aun cuando hay ecuaciones específicas para especies, ecuaciones generales y ecuaciones para regiones biogeográficas determinadas (Njana y col., 2015; Adame y col., 2017). Adame y col. (2013) reportaron una biomasa de raíces de 15660 g/m² en la península de Yucatán en México, utilizando ecuaciones alométricas de Komiyama y col. (2005). Por su parte, Kauffman y col. (2011) reportaron para bosques de manglar en Micronesia una biomasa

de raíces de 24150 g/m², con el uso de las ecuaciones alométricas de Komiyama y col. (2005). Los resultados obtenidos con el uso de ecuaciones alométricas no son comparables con el reportado en este estudio, ya que hay diferencias en factores como el diámetro de las raíces y la profundidad.

Las dimensiones del núcleo que se utiliza para extraer las muestras de suelo es otro componente que determina la biomasa de raíces subterráneas, ya que limita el tamaño de raíces muestreadas (Castañeda-Moya y col., 2011), por lo que las dimensiones de los núcleos utilizados (5,1 cm de diámetro x 10 cm de longitud) y la profundidad a la que se tomaron las muestras (10 cm de profundidad) pudieron ser componentes responsables de los bajos valores de biomasa de raíces subterráneas obtenidas.

Adicionalmente, la diferencia de la biomasa de raíces reportada en este trabajo con respecto a los demás pudiera ser el resultado del sistema de raíces de las especies presentes en los sitios estudiados (Tabla 11).

La MO obtenida en este estudio indica que una gran cantidad de raíces (76%) de raíces se encontraba atravesando un proceso de descomposición, lo cual ha sido reportado anteriormente por otros autores (Alongi y Dixon, 2000; Otero y col., 2006). Esta acumulación de raíces en descomposición en la parte superficial del suelo, muestra una producción continua de raíces, podría cumplir la función de reservorio de nutrientes particulados en el suelo (Alongi y col., 2005).

Tabla 11. Profundidades a la que se tomo la muestra de raíces y especies presentes en los distintos ecosistemas que reportan biomasa de raíces por distintos autores. Prof: profundidad.

Autor	Prof (cm)	Especies
Castañeda-Moya y col. (2011)	45	<i>A. germinans</i> , <i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i> , <i>C. erectus</i> , <i>C. jamaicense</i>
Adame y col. (2014)	35	<i>A. germinans</i> , <i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i>
Sherman y col. (2003)	50	<i>A. germinans</i> , <i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i>
Este trabajo	10	<i>A. germinans</i> , <i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i>
Otero y col. (2006)	10	<i>A. schaueriana</i>
Pestana y col. (2017)	10	<i>A. germinans</i> , <i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i>
Cormier y col. (2015)	45	<i>R. apiculata</i> , <i>B. gymnorrhiza</i> , <i>X. granatum</i> , <i>S. alba</i> , <i>L. littorea</i> , <i>H. littoralis</i>

C de raíces

Los ecosistemas de manglares fijan y almacenan altas cantidades de C para la producción de raíces (Tamooh y col., 2008), pero este no es constante para todos los ecosistemas de manglares (Figura 18).

El C en las raíces puede variar por el cambio de la biomasa de raíces a consecuencia de la disponibilidad de nutrientes, las condiciones anaeróbicas del suelo, la salinidad intersticial del suelo, la profundidad y la frecuencia de inundación (Ball, 1988; Lovelock, 2008; Castañeda-Moya y col., 2011). Otra explicación a la variación de los valores reportados es la metodología utilizada para determinar la concentración de C en las raíces como: el uso de ecuaciones alométricas que relacionan la biomasa aérea con el

C en las raíces o la aplicación de relaciones entre la biomasa y el C de raíces (Santos y col., 2017). Los valores de Alongi y col. (2003), Tamooh y col. (2008), Donato y col. (2011), Phang y col. (2015) y por Benson y col. (2017) fueron obtenidos mediante el uso de ecuaciones alométricas, reportando así el C de raíces en todo el perfil del suelo. Por su parte, Santos y col. (2017) obtuvieron el C de raíces de los primeros 60 cm del suelo mediante la relación entre biomasa y C de raíces generada por Rodríguez y col. (2014).

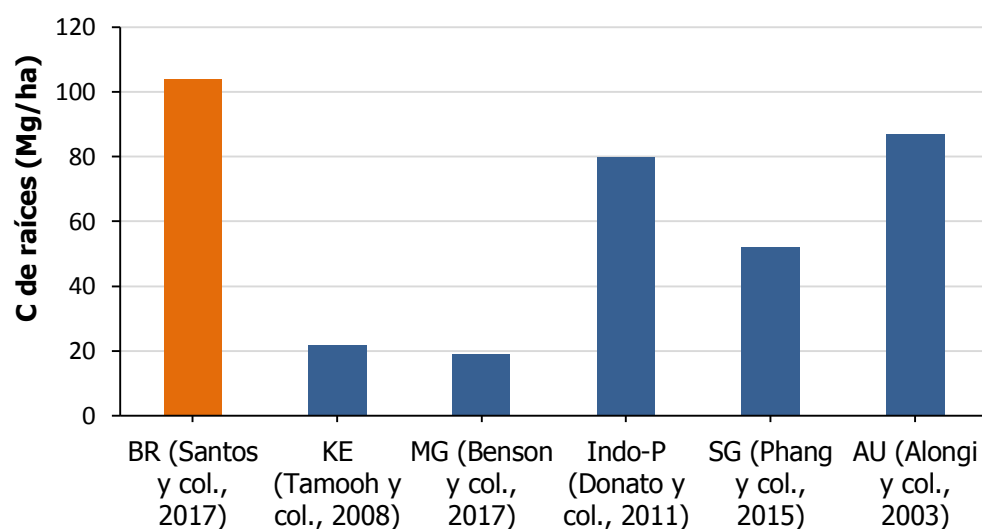


Figura 18. Carbono de raíces reportado para diferentes localidades por distintos autores. Las barras naranjas indican estudios en la región del Atlántico y las barras azules en la región del Indo-Pacífico este. BR: Brasil; KE: Kenia; MG: Madagascar; Indo-P: Indo-Pacífico; SG: Singapur; AU: Australia.

Los resultados mostrados en la Figura 18 no pertenecen a un mismo género, lo que posiblemente sea un factor que influya en el C de raíces debido a las diferencias que hay en los sistemas de raíces de los distintos géneros. Santos y col. (2017) reportan valores en bosques con presencia de *A. schaueriana*, *R. mangle* y *L. racemosa*, mientras

que los valores de Tamooh y col. (2008) y de Alongi y col. (2003) pertenecen a bosques dominados por *A. marina*. Para Benson y col. (2017) los datos obtenidos provienen de bosques dominados por *C. tagal*, con presencia de *R. mucronata*, *B. gymnorrhiza* y *A. marina*. En los bosques estudiados por Donato y col. (2011) se reportaron distintos géneros como *Avicennia*, *Bruguiera*, *Sonneratia*, *Xylocarpus* y *Rhizophora*. Por su parte, los valores reportados por Phang y col. (2015) son de bosques dominados por *A. officinalis* y *R. apiculata*.

El resultado de concentración de C de raíces en los primeros 10 cm de profundidad de bosques dominados por *A. germinans* obtenido en este estudio (0,8 Mg/ha), fue notablemente menor a los reportados por otros autores (Figura 18), pero esto pudo haberse debido a razones mencionadas anteriormente como: (1) la profundidad a la que se tomó la muestra, (2) las especies presente en los rodales, y/o (3) el uso de la relación de Rodríguez y col. (2014) para obtener la concentración de C en las raíces. Aunque Santos y col. (2017) también utilizaron la misma relación para determinar el C en las raíces que nosotros, posiblemente diferencias entre las especies en los ecosistemas estudiados y la profundidad analizada pudieron influir en los valores reportados.

CONCLUSION

La concentración de C de raíces y la biomasa de raíces obtenidos en este estudio son de gran importancia, por ser los primeros valores reportados para Venezuela. La biomasa de raíces obtenida es comparable con otros estudios para el género de *Avicennia* en los primeros 10 cm del suelo. La concentración de C de raíces reportado fue considerablemente menor a la publicada por otros estudios, lo cual puede haber sido subestimada por la relación utilizada para obtener el C en las raíces y la profundidad analizada, pero sin embargo da un indicio importante de cuál es la concentración de C de raíces en bosques de manglar dominados por *A. germinans* en Venezuela.

Nuestros resultados proporcionan evidencias que factores del suelo como la salinidad, el pH, la DA, la MO, la biomasa de raíces y la concentración de C de raíces no se distribuyen heterogéneamente en el suelo de los ecosistemas de manglares.

Con estos resultados se confirma una vez más la relación negativa que existe entre la MO con la DA, la MO con el pH y la salinidad y el pH, y la relación positiva entre la MO y el CO del suelo, sin embargo no se observa la relación descrita por distintos autores entre la biomasa de raíces y la salinidad.

RECOMENDACIONES

Para disminuir y eliminar errores en la estimación de biomasa de *A. germinans* sugerimos: (1) las muestras deberían de ser al menos de los primeros 45 cm de profundidad, (2) clasificar las raíces finas en <2 mm de diámetro, (3) comparar los resultados obtenidos con los generados con ecuaciones alométricas.

Para obtener la concentración de C de las raíces recomendamos el uso de un analizador elemental de C, ya que el uso de relaciones y ecuaciones alométricas para calcular la concentración de C puede que no den resultados precisos.

REFERENCIAS

- Adame, M. F., Kauffman, J. B., Medina, I., Gamboa, J. N., Torres, O., Caamal, J. P., Reza, M., y colaboradores. 2013. Carbon stocks of tropical coastal wetlands withing the karstic landscape of the Mexican Caribbean. *PLoS One*. **8(2)**.
- Adame, M. F., Teutli, C., Santini, N. S., Caamal, J. P., Zaldívar-Jiménez, A., Hernández, R., y Herrera-Silveira, J. A. 2014. Root biomass and production of mangroves surrounding a karstic oligotrophic coastal lagoon. *Wetlands*. **34(3)**: 479-488.
- Allison, L.E., y Moodie, C.D. 1965. Carbonate en *Methods of soil analysis*. Madison, USA.
- Almahasheer, H., Serrano, O., Duarte, C. M., Arias-Ortiz, A., Masque, P., e Irigoien, X. 2017. Low Carbon sink capacity of Red Sea mangroves. *Scientific Reports*. **7**: 9700.
- Alongi, D. 2008. *The energetics of mangrove forests*. Springer Science & Business Media.
- Alongi, D. D., y Dixon, P. P. 2000. Mangrove primary production and above-and below-ground biomass in Sawi Bay, southern Thailand. *Phuket Marine Biological Center*. **22**: 31-38.
- Alongi, D. M. 2005. Mangrove–Microbe–Soil Relations. *Interactions Between Macro- and Microorganisms en Marine Sediments* (eds E. Kristensen, R. R. Haese and J. E. Kostka). American Geophysical Union. Washington, D. C.
- Alongi, D. M. 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *The annual review of marine science*. **6**: 195-219.

- Alongi, D. M., Clough, B. F., Dixon, P., y Tirendi, F. 2003. Nutrient partitioning and storage in arid-zone forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina*. *Trees-Structure and Function*. **17(1)**: 51-60.
- Ball, M. C. 1988. Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation to growth, carbon partitioning, and salt balance. *Functional Plant Biology*. **15(3)**: 447-464.
- Baltzer, F. 1982. La transition eau douce-eau salée dans les mangroves. Conséquences sédimentologiques et géochimiques. *Mém. Soc. Géol.* **144**: 27-42.
- Barreto, M. B. 2008. Diagnostics about the state of mangroves in Venezuela: Case studies from the National Park Morrocoy and Wildlife Refuge Cuare. *Mangroves and Halophytes: Restoration and Utilisation. Tasks for Vegetation Sciences*. **43**: 51-64.
- Barreto, M. B., Mónaco, S. L., Díaz, R., Barreto-Pittol, E., López, L., y Peralba, M. D. C. R. 2016. Soil organic carbon of mangrove forests (*Rhizophora* and *Avicennia*) of the Venezuelan Caribbean coast. *Organic Geochemistry*. **100**: 51-61.
- Barreto, M. B., y Barreto-Pittol, E. 2012. First report of *Rhizophora racemosa* Meyer (*Rhizophoraceae*) in the mangrove forests of the Venezuelan Caribbean coast. *Interciencia*. **37(2)**: 133-137.
- Benson, L., Glass, L., Jones, T. G., Ravaoarinarotsihoarana, L., y Rakotomahazo, C. 2017. Mangrove Carbon Stocks and Ecosystem Cover Dynamics in Southwest Madagascar and the Implications for Local Management. *Forests*. **8(6)**: 190.
- Ben-Yaakov, S. 1973. pH buffering of pore water of recent anoxic marine sediments. *Limnology and Oceanography*. **18(1)**: 86-94.

- Bouillon, S., Borges, A. V., Castañeda-Moya, E., Diele, K., Dittmar, T., Duke, N. C., y Rivera-Monroy, V. H. 2008. Mangrove production and carbon sinks: a revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles*. **22(2)**.
- Brady, N. C. 1974. Organic matter of mineral soils. In: Buckman, H. O. and Brady N. C. ed. *The nature and properties of soils*. Macmillan Publishing Co., New York.
- Breithaupt, J. L., Smoak, J. M., Rivera-Monroy, V. H., Castañeda-Moya, E., Moyer, R. P., Simard, M., y Sanders, C. J. 2017. Partitioning the relative contributions of organic matter and mineral sediment to accretion rates in carbonate platform mangrove soils. *Marine Geology*. **390**: 170-180.
- Castañeda-Moya, E., Twilley, R. R., Rivera-Monroy, V. H., Marx, B. D., Coronado-Molina, C., y Ewe, S. M. 2011. Patterns of root dynamics in mangrove forests along environmental gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. *Ecosystems*. **14(7)**: 1178-1195.
- Castillo, J. A. A., Apan, A. A., Maraseni, T. N., y Salmo, S. G. 2017. Soil C quantities of mangrove forests, their competing land uses, and their spatial distribution in the coast of Honda Bay, Philippines. *Geoderma*. **293**: 82-90.
- Cerón-Bretón, J. G., Cerón-Bretón, R. M., Guerra-Santos, J. J., y Córdova-Quiroz, A. V. 2014. Estimation of Regional Carbon Storage Potential in Mangrove Soils on Carmen Island, Campeche, México.
- Chapman, V.J. 1970. Mangrove phytosociology. *Tropical Ecology*. **11(1)**: 1-19.
- Chen, R., y Twilley, R. R. 1999. A simulation model of organic matter and nutrient accumulation in mangrove wetland soils. *Biogeochemistry*. **44(1)**: 93-118.

- Chmura, G. L., Anisfeld, S. C., Cahoon, D. R., y Lynch, J. C. 2003. Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global biogeochemical cycles*. **17(4)**: 22.
- Claus, A., y George, E. 2005. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. *Canadian Journal of Forest Research*. **35(7)**: 1617-1625.
- Cormier, N., Twilley, R. R., Ewel, K. C., y Krauss, K. W. 2015. Fine root productivity varies along nitrogen and phosphorus gradients in high-rainfall mangrove forests of Micronesia. *Hydrobiologia*. **750(1)**: 69-87.
- DelVecchia, A. G., Bruno, J. F., Benninger, L., Alperin, M., Banerjee, O., y de Dios Morales, J. 2014. Organic carbon inventories in natural and restored Ecuadorian mangrove forests. *PeerJ*. **2**: e388.
- Donato, D. C., Kauffman, J. B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., y Kanninen, M. 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience*. **4(5)**: 293-297.
- Duarte, C. M., Middelburg, J. J., y Caraco, N. 2004. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences discussions*. **1(1)**: 659-679.
- Duke, N., Ball, M., y Ellison, J. 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology & Biogeography Letters*. **7(1)**: 27-47.
- Dung, L. V., Tue, N. T., Nhuan, M. T., y Omori, K. 2016. Carbon storage in a restored mangrove forest in Can Gio Mangrove Forest Park, Mekong Delta, Vietnam. *Forest Ecology and Management*. **380**: 31-40.

- Evans, D. E. 2003. Aerenchyma formation. *New Phytologist*. **161(1)**: 35-49.
- Ewel, K., Twilley, R., y Ong, J. I. N. 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecology & Biogeography Letters*. **7(1)**: 83-94.
- FAO. 1994. Status and trends in mangrove area extent worldwide. Forest Resources Division. FAO. Roma, Italia.
- FAO. 2007. The World's Mangroves 1980–2005. Forest Resources Division. FAO. Roma, Italia.
- FAO. 2017. Carbono Orgánico del Suelo: el potencial oculto. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura Roma, Italia.
- Feller, I. C. 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecological monographs*. **65(4)**: 477-505.
- Feller, I. C., McKee, K. L., Whigham, D. F., y O'Neill, J. P. 2003. Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. *Biogeochemistry*. **62(2)**: 145-175.
- Ferreira, T. O., Otero, X. L., Vidal-Torrado, P., y Macías, F. 2007. Redox Processes in Mangrove Soils under in Relation to Different Environmental Conditions. *Soil Science Society of America Journal*. **71(2)**: 484-491.
- Field, C. D. 1995. Impact of expected climate change on mangroves. *Hydrobiologia*. **295**: 75-81.
- Gilman, E. L., Ellison, J., Duke, N. C., y Field, C. 2008. Threats to mangroves from climate change and adaptation options: a review. *Aquatic botany*. **89(2)**: 237-250.

- Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L. L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, J., y colaboradores. 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography*. **20(1)**: 154-159.
- Grossman, R.B., y T.G. Reinsch. 2002. Bulk density and linear extensibility. *Methods of soil analysis, Part 4*. Madison, WI.
- Guo, Y., Wang, X., Li, X., Wang, J., Xu, M., y Li, D. 2016. Dynamics of soil organic and inorganic carbon in the cropland of upper Yellow River Delta, China. *Scientific reports*. **6**: 1-23.
- Heiri, O., Lotter, A. F., y Lemcke, G. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of paleolimnology*. **25(1)**: 101-110.
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E., y Telszewski, M. 2014. Coastal BlueCarbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows. Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature. Arlington, Virginia, USA.
- Imbert, D., Rousteau, A., y Scherrer, P. 2000. Ecology of mangrove growth and recovery in the Lesser Antilles: state of knowledge and basis for restoration projects. *Restoration Ecology*. **8(3)**: 230-236.
- IPCC. 2003. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry.

- Jiménez, J. A. 1981. The mangrove of Costa Rica: a physiognomic characterization. Tesis de M.S. en University of Miami. Coral Gables, FL.
- Jobbágy, E. G. y Jackson, R. B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*. **10**: 423–436.
- Kauffman, J. B., Donato, D. C., y Adame, M. F. 2014. Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares. CIFOR. Indonesia.
- Kauffman, J. B., Heider, C., Cole, T. G., Dwire, K. A., y Donato, D. C. 2011. Ecosystem carbon stocks of Micronesian mangrove forests. *Wetlands*. **31(2)**: 343-352.
- Keller, T., y Håkansson, I. 2010. Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma*. **154(3)**: 398-406.
- Khan, M. N. I., Suwa, R., y Hagihara, A. 2007. Carbon and nitrogen pools in a mangrove stand of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong: vertical distribution in the soil–vegetation system. *Wetlands Ecology and Management*. **15(2)**: 141-153.
- Komiyama, A., Ogino, K., Aksornkoe, S., y Sabhasri, S. 1987. Root biomass of a mangrove forest in southern Thailand. 1. Estimation by the trench method and the zonal structure of root biomass. *Journal of Tropical Ecology*. **3(02)**: 97-108.
- Komiyama, A., Ong, J. E., y Pongpan, S. 2008. Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany*. **89(2)**: 128-137.

- Komiyama, A., Pongpan, S., y Kato, S. 2005. Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology*. **21(4)**: 471-477.
- Krauss, K. W., Twilley, R. R., Doyle, T. W., y Gardiner, E. S. 2006. Leaf gas exchange characteristics of three neotropical mangrove species in response to varying hydroperiod. *Tree physiology*. **26(7)**: 959-968.
- Kristensen, E., Bouillon, S., Dittmar, T., y Marchand, C. 2008. Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review. *Aquatic Botany*. **89(2)**: 201-219.
- Lacerda, L.D., Conde, J.E., Kjerfve, B., ÁlvarezLeón, R., Alarcón, C., y Polanía, J. 2002. *American Mangroves. Mangrove Ecosystems, Function and Management*. Springer. Berlín, Alemania.
- Landaeta, L. J. 2016. Una propuesta de tipos pluviométricos para el estado Miranda, Venezuela. *Revistas de investigación*. **87(40)**: 267-294.
- Lovelock, C. E. 2008. Soil respiration and belowground carbon allocation in mangrove forests. *Ecosystems*. **11(2)**, 342-354.
- Lovelock, C. E., Simpson, L. T., Duckett, L. J., y Feller, I. C. 2015. Carbon budgets for Caribbean mangrove forests of varying structure and with phosphorus enrichment. *Forests*. **6(10)**: 3528-3546.
- Lugo, A. E. y Snedaker, S. C. 1975. Properties of a mangrove forest in southern Florida. *Inst. Food Agr. Sci., University of Florida*.
- Lugo, A. E., y Snedaker, S. C. 1974. The ecology of mangroves. *Annual review of ecology and systematics*. **5(1)**: 39-64.

- Madi, A. P. L. M., Boeger, M. R. T., y Reissmann, C. B. 2017. Description of the soil and root biomass of two subtropical mangroves in Antonina and Guaratuba Bay, Paraná State, Brazil. *Hoehnea*. **44(3)**: 328-335.
- Marchand, C., Baltzer, F., Lallier-Vergès, E., y Albéric, P. 2004. Pore-water chemistry in mangrove sediments: relationship with species composition and developmental stages (French Guiana). *Marine Geology*. **208(2)**: 361-381.
- Marchand, C., Lallier-Vergès, E. y Baltzer, F. 2003. The composition of sedimentary organic matter in relation to the dynamic features of a mangrove-fringed coast in French Guiana. *Est Coast Shelf Sci*. **56**: 119–130.
- Matsui, N. 1998. Estimated stocks of organic carbon in mangrove roots and sediments in Hinchinbrook Channel, Australia. *Mangroves and Salt Marshes*. **2(4)**: 199-204.
- McKee, K. L. 2001. Root proliferation in decaying roots and old root channels: a nutrient conservation mechanism in oligotrophic mangrove forests?. *Journal of Ecology*. **89(5)**: 876-887.
- McKee, K. L. 2011. Biophysical controls on accretion and elevation change in Caribbean mangrove ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **91(4)**: 475-483.
- McKee, K. L., Cahoon, D. R., y Feller, I. C. 2007. Caribbean mangroves adjust to rising sea level through biotic controls on change in soil elevation. *Global Ecology and Biogeography*. **16(5)**: 545-556.
- McKee, K. L., Mendelsohn, I. A., y Hester, M. W. 1988. Reexamination of pore water sulfide concentrations and redox potentials near the aerial roots of

Rhizophora mangle and *Avicennia germinans*. *American Journal of Botany*. **79(9)**: 1352-1359.

- McKee, K.L. 1993. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution: reciprocal effects?. *Journal of Ecology*. **81**: 477–487.
- Mcleod, E., Chmura, G.I., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C.M., Lovelock, C. E., y colaboradores. 2011. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **9**: 552–560.
- Middleton, B. A., y McKee, K. L. 2001. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *Journal of Ecology*. **89(5)**: 818-828.
- Nadelhoffer, K. J. 2000. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *The New Phytologist*. **147(1)**: 131-139.
- Naidoo, G. 2009. Differential effects of nitrogen and phosphorus enrichment on growth of dwarf *Avicennia marina* mangroves. *Aquatic Botany*. **90(2)**: 184-190.
- Nellemann, C., y Corcoran, E. 2009. Blue carbon: the role of healthy oceans in binding carbon: a rapid response assessment. United Nations Environment Programme, GRID-Arendal.
- Njana, M. A., Eid, T., Zahabu, E., y Malimbwi, R. 2015. Procedures for quantification of belowground biomass of three mangrove tree species. *Wetlands ecology and management*. **23(4)**: 749-764.
- Nóbrega, G. N., Ferreira, T. O., Artur, A. G., de Mendonça, E. S., Raimundo, A. D. O., Teixeira, A. S., y Otero, X. L. 2015. Evaluation of methods for quantifying

organic carbon in mangrove soils from semi-arid region. Journal of soils and sediments. **15(2)**: 282-291.

- Otero, X. L., Ferreira, T. O., Vidal-Torrado, P., y Macías, F. 2006. Spatial variation in pore water geochemistry in a mangrove system (Pai Matos island, Cananeia-Brazil). Applied Geochemistry. **21(12)**: 2171-2186.
- Passos, T. R., Artur, A. G., Nóbrega, G. N., Otero, X. L., y Ferreira, T. O. 2016. Comparison of the quantitative determination of soil organic carbon in coastal wetlands containing reduced forms of Fe and S. Geo-Marine Letters. **36(3)**: 223-233.
- Paul, E. A. 1984. Dynamics of organic matter in soils. Plant and soil. **76(1)**: 275-285.
- Phang, V. X., Chou, L. M., y Friess, D. A. 2015. Ecosystem carbon stocks across a tropical intertidal habitat mosaic of mangrove forest, seagrass meadow, mudflat and sandbar. Earth Surface Processes and Landforms. **40(10)**: 1387-1400.
- Purnobasuki, H. 2013. Characteristics of root caps in four root types of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. American Journal of Plant Sciences. **4(4)**: 853.
- Purnobasuki, H., y Suzuki, M. 2005. Aerenchyma tissue development and gas-pathway structure in root of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Journal of plant research. **118(4)**: 285-294.
- Ramírez, P., & Ramos, J. 1996. Lagunas costeras venezolanas. Universidad de Oriente. Centro Regional de Investigaciones Ambientales. Venezuela.
- Ridd, P. V. 1996. Flow through animal burrows in mangrove creeks. Estuarine, Coastal and Shelf Science. **43(5)**: 617-625.

- Robertson, A. I., y Alongi, D. M. 2016. Massive turnover rates of fine root detrital carbon in tropical Australian mangroves. *Oecologia*. **180(3)**: 841-851.
- Rodríguez, D. P., Hamacher, C., Estrada, G. C. D., y Soares, M. L. G. 2015. Variability of carbon content in mangrove species: Effect of species, compartments and tidal frequency. *Aquatic Botany*. **120**: 346-351.
- Santos, D., Estrada, G. C., Fernandez, V., Estevam, M. R., SOUZA, B. T., y Soares, M. L. 2017. First Assessment of Carbon Stock in the Belowground Biomass of Brazilian Mangroves. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **89(3)**: 1579-1589.
- Scholander, P. F., Van Dam, L., y Scholander, S. I. 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *American Journal of Botany*. **42(1)**: 92-98.
- Schumacher, B. A. 2002. Methods for the determination of total organic carbon (TOC) in soils and sediments. Ecological Risk Assessment Support Center. **2002**:
- Sebastiani, M., Sambrano A. y Villamizar, A. 1991. El análisis espacial y su relación con la escala de representación. Ejemplo de casos desde la perspectiva geográfica. *Acta Científica*. **42**: 24-32.
- Sherman, R. E., Fahey, T. J., y Martínez, P. 2003. Spatial patterns of biomass and aboveground net primary productivity in a mangrove ecosystem in the Dominican Republic. *Ecosystems*. **6(4)**: 384-398.
- Soil Survey Staff. 2014. Kellogg Soil Survey Laboratory Methods Manual. Soil Survey Investigations Report No. 42, Version 5.0. R. Burt and Soil Survey Staff (ed.). U.S. Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service.

- Soto, R., y Jiménez, J. A. 1982. Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. **30(2)**: 161-168.
- Stringer, C. E., Trettin, C. C., y Zarnoch, S. J. 2016. Soil properties of mangroves in contrasting geomorphic settings within the Zambezi River Delta, Mozambique. *Wetlands Ecology and Management*. **24(2)**: 139-152.
- Tamooh, F., Huxham, M., Karachi, M., Mencuccini, M., Kairo, J. G., y Kirui, B. 2008. Below-ground root yield and distribution in natural and replanted mangrove forests at Gazi bay, Kenya. *Forest Ecology and Management*. **256(6)**: 1290-1297.
- Thibodeau, F. R., y Nickerson, N. H. 1986. Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *American Journal of Botany*. **73(4)**: 512-516.
- Tomlinson, P. B. 1986. *The botany of mangroves*. Cambridge tropical biology series. Cambridge University Press, Cambridge, New York, USA.
- USDA. 2013. Soil Bulk Density/ Moisture/ Aeration, Soil Health – Guides for Educators. United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service.
- USDA. 2014.
- Vovides, A. G., Marín-Castro, B., Barradas, G., Berger, U., y López-Portillo, J. 2016. A simple and cost-effective method for cable root detection and extension measurement in estuary wetland forests. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **183**: 117-122.

- Waisel, Y., Eshel, A., y Agami, M. 1986. Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina*. *Physiologia Plantarum*. **67(1)**: 67-72.
- Walkley, A., y Black, I. A. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil science*. **37(1)**: 29-38.
- Webster, I. T., Norquay, S. J., Ross, F. C., y Wooding, R. A. 1996. Solute exchange by convection within estuarine sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **42(2)**: 171-183.
- Weiss, C., Weiss, J., Boy, J., Iskandar, I., Mikutta, R., y Guggenberger, G. 2016. Soil organic carbon stocks in estuarine and marine mangrove ecosystems are driven by nutrient colimitation of P and N. *Ecology and evolution*. **6(14)**: 5043-5056.
- Xiong, Y., Liu, X., Guan, W., Liao, B., Chen, Y., Li, M., y Zhong, C. 2017. Fine root functional group based estimates of fine root production and turnover rate in natural mangrove forests. *Plant and Soil*. **413(1-2)**: 83-95.