INTRODUCCION AL ESTUDIO DE LOS MANGLARES

José Cuatrecasas.

Con el nombre de manglar se designan ciertas asociaciones vegetales anfibias, leñosas y perennifolias, caracterizadas por una biología estrechamente especializada a singulares condiciones ecológicas que sólo se dan en las costas tropicales. Estos factores ecológicos limitadores de los manglares son: temperatura media elevada, con escasa oscilación; lluvias abundantes todo el año; intermitente inundación causada por la marea; mezcla del agua salina con la de los ríos en desembocaduras y deltas, favorecida por las mareas. El manglar se inunda periódicamente en la pleamar y emerge en seco con la misma periodicidad durante la bajamar; consecuencia de este fenómeno las plantas del manglar presentan una morfología especial que determina en ellas una fisonomía característica y espectacular. La más importante de las adaptaciones morfológicas es la relativa al gran desarrollo que adquieren en estas plantas las raíces aéreas de varios tipos, que en los casos más llamativos forman un sistema de zancos arqueados y ramificados que elevan la base del tronco hasta una altura a veces considerable (10 metros). La especial organización de estas raíces epígeas es lo que imprime singular efecto al manglar, cuyo conjunto constituye un espectáculo en verdad extraordinario, puesto que en el majestuoso escenario de una comunidad de este tipo se combina el laberíntico entrecruzamiento de los inmensos arcos vegetales sosteniendo una selva verde, con los efectos de las tranquilas aguas extendidas por los esteros reflejando luces y formas. El paisaje interior de un manglar maduro, silencioso, solitario, penumbroso, con escasos rayos incidentes, es un espectáculo que no tiene par en el mundo.

Ecología. — Los manglares son comunidades vegetales extendidas por todo el cinturón tropical, formando inmensos bosques y dilatados matorrales anfibios, que adornan con sus tonos siempre verdes los márgenes del océano y del complicado sistema de canales que se forman en los estuarios. No se asientan en las costas fuertemente azotadas por las olas o los vientos, pero se desarrollan fácilmente sobre los terrenos aluviales de las desembocaduras de los ríos sometidos a los efectos de las aguas entremezcladas de mar y río.

La palabra "manglar" significa formación de "mangles", y es un concepto sociológico. Pero por corresponder el mangle a una especial ecología, a veces se confunden el concepto morfológico con el ecológico. Siempre he pugnado por mantener separados estos conceptos, aun-

que la existencia del uno (el sociológico) dependa del segundo. Así, vulgarmente, llamaremos manglares a las comunidades vegetales constituidas por especies que son dominantes o acompañantes de un manglar típico. Siguiendo el principio de la sistematización de las comunidades vegetales desarrollado por Braun-Blanquet, todos los manglares del globo constituirían un gran "orden" de asociación (*Gesellschaftsordnung*), es decir, un gran complejo de asociación que denomino **Rhizophoretalia**. Esta incluye diversas alianzas, p. ej., el **Rhizophorion**, que a su vez comprende el conjunto de sinecias definidas por cada especie de **Rhizophora**. Estas son casi monoespecíficas: **Rhizophoretum brevis-tylae**, **Rhizophoretum mangleae**. Otras asociaciones son, p. ej., **Brugieretum gymnorhizae**, **Sonneratietyum albae**, **Avicennietum nitidae**.

Dadas las singulares exigencias ecológicas de los manglares, las especies que los forman son limitadas, a pesar de su inmensa área de distribución. Troll enumera 16 géneros de mangles correspondientes a 12 familias: Meliáceas, Bombáceas, Mirtáceas, Mirsináceas, Plumbagináceas, Acantáceas, Rubiáceas, Palmáceas, Verbenáceas, Rizoforáceas, Sonneratiáceas y Combretáceas. Las más importantes son las cuatro últimas, pero se puede considerar la de las Rizoforáceas como la más significativa, por su morfología, por el mayor número de especies y por la inmensa masa de sus asociaciones. A la lista mencionada debo agregar la de las Teáceas, de especial significación en el continente americano.

Los manglares se instalan principalmente en las costas planas, arenoso-arcillosas, cenagosas, con aguas relativamente tranquilas. En los golfos, ensenadas y deltas de los grandes ríos forman fajas marginales de miles de kilómetros y de anchura a veces considerable. También se encuentran en terrenos rocosos, desprovistos de barro, por ejemplo en terrenos coralíferos, pero entonces su desarrollo es más reducido. Durante la bajamar los manglares se quedan en seco y las raíces al aire. Durante la creciente el mar invade paulatinamente el manglar costero y al propio tiempo detiene y empuja el agua de los ríos que, mezclada y turbia, irrumpe por la red de canales laterales que forman intrincados laberintos entre el bosque de manglar, inundándolo hasta tanto que en pleamar el nivel del agua alcanza las ramas bajas de los árboles. Después de un momento de reposo se inicia el descenso, durante el cual tiene lugar el fenómeno de la precipitación de las partículas en suspensión de las aguas turbias inundantes; la precipitación de detritus y de los residuos orgánicos acarreados por el río se favorece en su mezcla con el agua salina y por el choque contra la trama de las raíces del manglar. Se ha demostrado que este constante abandono de substancias por las aguas en cada reflujo determina un progresivo levantamiento del suelo hasta producir la emergencia permanente del mismo. Troll y Dragendorff midieron en el este de Sumatra una sedimentación anual entre 15 y 36 mm. Una vez emergido el suelo y desalinizado por lixiviación,

los mangles desaparecen siendo sustituidos gradualmente por especies de la selva tropical, la cual acaba por instalarse. Así, pues, la **Rhizophoretalia** no representa la clímax geográfica; a pesar del inmenso desarrollo en volumen y extensión de estas comunidades, ellas no son más que las primeras etapas de una priserie (haloserie), usando la terminología de Clements. Sobre el papel que desempeñan los manglares levantando el suelo inundado y creando nuevas tierras se han hecho estudios en los Estados Unidos, siendo los más importantes los de J. H. Davis en Florida.

El suelo de los manglares que queda a la vista después del reflujo es un lodo negruzco, azulado, sumamente blando, pero completamente embebido (saturado) y compacto, con abundantes coloides, minerales y restos orgánicos, con sustancias putrefactas malolientes ricas en bacterias. El color azulado del lodo indica ausencia de oxígeno, abundancia de coloides y saturación. Algunas comunidades de manglar, según Warming, pueden hallarse en terrenos no inundables, pero siempre embebidos. Un factor importante del suelo es la salinidad, la cual varía según los lugares, aumentando en relación con la elevación del suelo, es decir, hacia el interior, hasta alcanzar un máximo en el que su concentración es superior a la que tiene en el agua marina (Troll). También la salinidad del agua de inundación varía desde el rompeolas hasta la parte más interior donde entra muy mezclada con la del río. En todo caso, la elevada presión osmótica del suelo, así como del agua en las zonas exteriores y medias, dificulta la absorción por las raíces, fenómeno, según Schimper, causante de la "sequía fisiológica" que acusa la xerofitia del medio. Ciertas especies pueden prosperar, al menos temporalmente en suelos desalados, pero varía de unas a otras el margen de tolerancia al respecto.

Adaptaciones. — Las adaptaciones morfológicas de los mangles son de dos tipos; uno relativo a los órganos vegetativos, el otro afecta a los órganos de multiplicación.

Para el mantenimiento del equilibrio hídrico de las plantas, en un medio fisiológicamente seco, éstas se protegen contra excesiva transpiración. Los estudios de Walter en el Africa oriental demostraron que la transpiración de los mangles es más bien baja; sus experimentos han puesto en evidencia los errores de investigaciones anteriores sobre la presión osmótica del jugo celular hechas por plasmolisis. Walter, empleando el método crioscópico, ha probado que los valores de la presión osmótica son constantes para cada especie, no presentándose las variaciones diurnas o anuales, ni siquiera estacionales que había señalado Faber, quien, por otra parte, dió valores muy altos. Según Walter, las diferencias de presión osmótica entre las especies se corresponden con las diferencias edáficas del medio a que están ligadas; el valor osmótico de una planta sería un reflejo del factor ecológico. Por ejemplo, en

la sucesión **Sonneratia alba** que ocupa el frente marino, a la que sigue formación de **Rhizophora mucronata**, a ésta una de **Ceriops candolleana** más interior, y por fin la de **Avicennia marina**, Walter encontró los siguientes valores osmóticos expresados en atmósferas: 33.9, 35.5, 36.7 y 62.0. Esta progresión es correlativa a las concentraciones de la solución del suelo correspondiente a cada una de las cuatro asociaciones.

Otro aspecto de la adaptación es que la presión osmótica de los mangles es superior a la del agua del mar. Dos tercios del valor de esta presión se debe al cloruro disuelto en el jugo celular; en las especies características de las aguas turbias el valor es inferior. Aunque las experiencias hechas por Troll muestran valores inferiores a los supuestos anteriormente, permiten explicar el suministro de agua por el solo efecto de la fuerza osmótica.

En todo caso, como que la concentración celular no excede en mucho a la del medio edáfico, las plantas necesitan protegerse contra la excesiva transpiración. Las ramas de los mangles son leñosas, las hojas gruesas y coriáceas, a veces algo carnosas, con la membrana epidérmica gruesa y fuertemente cutinizada, presencia de hidátodos, estomas hundidos, tejido acuífero muy desarrollado, cortas traqueidas reservatorias en las terminaciones de los nervios, largas células pétreas y mecánicas entre el tejido de empalizada; posición vertical de las hojas en algunas especies (**Sonneratia**), etc.

Los dispositivos morfológicos más interesantes de los mangles, a los que me he referido al definir el manglar, son los que ofrecen las raíces. Los más característicos son los que se presentan en la mayoría de los géneros, pero que en **Rhizophora** adquieren su máximo desarrollo. Son raíces epígeas en forma de grandes zancos (fúlcreos) arqueados, ramificados simpodialmente en un conjunto ondulado. En los manglares maduros pueden adquirir enorme robustez, formando en la base del tallo como un andamiaje de varios pisos que puede alcanzar hasta 10 metros de alto. Estas corpulentas raíces son duras y comprimidas lateralmente para aumentar su resistencia. La sección muestra un tejido parenquimatoso, esponjoso, medular, con células radiales de engrosamiento que lo protegen de la presión, y el tejido mecánico dispuesto circularmente en la periferia; la peridermis presenta abundantes lenticelas. Las raíces no penetran muy profundamente en el suelo y es necesario todo el sistema de sostén, que ocupa una gran área, para asegurar la estabilidad de cada árbol. Aun con ello los árboles grandes no resistirían aislados la fuerza del viento, por lo que aquí el factor colectivo, social, es esencial para la subsistencia del individuo; tanto las ramas como las raíces, intrincadamente, se apoyan entre sí.

En **Pelliceria** se forma un cono de fúlcreos en la base del tallo de más o menos 1 metro de alto, los cuales desarrollan un peridermo tan abundante que se confunde el de unos con otros, de tal modo que los fúlcreos quedan envueltos en su masa, siendo apenas aparentes. Así la

base del tronco de **Pelliceria** tiene un aspecto cónico, sólido, con irregulares surcos y salientes longitudinales; pero una sección del mismo muestra numerosas raíces cilíndricas de 1-3 cm. diám., empacadas en una peridermis bastante suberosa.

Otro tipo de raíces son las raíces terrífugas que presentan **Sonneratia**, **Avicennia**, etc. Son ramificaciones geotrópico-negativas de las raíces subterráneas, que crecen verticalmente emergiendo del suelo en forma de espárragos o bujías. Estas raíces terrífugas, conocidas corrientemente por "neumatóforos", son rectas y erguidas, de un largo aproximado de 20 cm., presentan abundantes lenticelas blanquecinas, y se consideran órganos respiratorios encargados de airear el sistema radical durante la bajamar. Otro tipo de raíces terrífugas es el de los codos, o raíces acodadas; forman como un codo o rodilla emergente del suelo en ángulo agudo y en una altura de hasta unos 10 cm. Se presentan en **Brugiera**. En Sudamérica este tipo de raíces lo he observado sólo en **Symphonia globulifera**, planta ajena al manglar y que forma parte de las asociaciones de selva pantanosa que le suceden en el interior. Las raíces acodadas se originan por un crecimiento geotrópico negativo del ápice de la raíz; una vez al aire el crecimiento se torna plagiotropo, y al fin geotrópico positivo; es un fenómeno todavía inexplicado.

Otro tipo de raíces es el de los cables o cuerdas, que naciendo del lado inferior de las ramas bajan a plomada a clavarse en el suelo. Ellas muestran la necesidad de la planta de incrementar la absorción y las ramas tratan de resolverla directamente.

En cuanto a la función de las raíces epigeas, los zancos o fúlcreos que nacen en dirección angular es evidente que tienen una misión mecánica que cumplir como estribos, pero los cables geófilos y las bujías terrífugas van en busca aquéllos del agua, más que del suelo, éstas del aire y quizás del agua. Recientemente Scholander, Dam y Scholander han demostrado que las raíces epígeas de **Avicennia** y **Rizophora** son órganos de ventilación, dando entrada al oxígeno por las lenticelas. Pero creo también posible que desempeñen un papel absorbente como raíces semiacuáticas. Es curioso que las raíces-cables de **Ceriops** cuando llegan al suelo cambian la dirección del crecimiento de positivo en plagiotropo.

El segundo grupo de adaptaciones singulares de los mangles es el de la **viviparidad**. Como protección de los embriones del medio salino en la mayoría de las especies de los manglares la semilla germina en el propio fruto, formándose el nuevo vástago antes de desprenderse de la planta madre. En **Rhizophora** los cotiledones quedan adheridos al fondo del fruto como una placenta de comunicación nutricia con la madre. De este modo se desarrolla el embrión formando un gran hypocótilo de forma porruda que puede alcanzar hasta 1 m. de largo. Luego, al desprenderse, se clava en el lugar, o bien flota un cierto tiempo durante el cual puede ser transportado a gran distancia. Otros géneros presentan un

grado más modesto de adaptación. En **Avicennia** se separa el embrión del resto de la semilla, quedando suelto en la cavidad del fruto; es verde y se mantiene unido a la placenta por un delgado filamento con el que efectúa la absorción. Otros géneros sin especial mecanismo tienen, sin embargo, un embrión muy grande con mayor desarrollo de lo que es corriente. Esto ocurre en **Pelliceria**, cuyo fruto, además, es muy pesado y puntiagudo, muy apto para fijarse, pero, a diferencia de **Rhizophora**, no es apto para viajar.

Fig. 1.—Distribución general de los manglares (|||||) y de **Pelliceria rhizophorae** (triángulo negro).

Distribución de los manglares

Como se dijo antes, las especies constituyentes de los manglares corresponden a un número limitado de familias, es decir, unas 13 que comprenden de 18 a 20 géneros. Cada género puede estar representado por una o por varias especies, y en este último caso las especies difieren morfológicamente poco entre sí. Esto indica que el factor ecológico es una fuerza tan considerable que ha conseguido imprimir a especies de muy diverso origen taxonómico una morfología especial y bastante homogénea que las distingue de las demás. Por otro lado el extremismo de las condiciones ecológicas y su homogeneidad a través de su inmensa área tropical, es causa de que la especiación esté poco desarrollada.

Al considerar los componentes de los manglares hay que distinguir entre las especies que son constituyentes fundamentales del manglar y las que se encuentran secundariamente entre el manglar, pero cuyo óptimo se halla en asociaciones fuera de él. Estas plantas hay que tener

las en cuenta en las estadísticas sociológicas de los manglares aun no siendo "mangles", y dar a su presencia su adecuada significación.

Entre la estructura y composición de las comunidades de la selva tropical normal y de las selvas de manglar existe un gran contraste; es el mismo que se aprecia entre un bosque tropical y un bosque de país frío. Aquí lo que llama la atención es la composición homogénea del manglar; generalmente está formado por asociaciones de una sola especie. Usualmente las comunidades monoespecíficas se distribuyen en mosaico según las diferencias edáficas antes señaladas. Dentro de la consocies de una especie pueden hallarse también individuos de otras especies, cosa rara, o pequeños grupos de otra especie, lo cual suele ser indicación de una diferencia edáfica.

Fig. 2.—Distribución zonal de tres sincies junto a la desembocadura del río Aji, brazo del río Naya, en la Costa del Pacífico. Los acarrees del río han elevado el suelo en la orilla del manglar, y en consecuencia ha aparecido una faja de iguanero (*Avicennietum*) en la parte más alta, y otra de comedero (*Laguncularietum*), en el mismo margen.

Las comunidades del Africa Oriental donde Walter hizo sus importantes investigaciones fisiológicas y ecológicas, forman varias asociaciones seriadas, correspondientes a una diversificación seriada de los suelos. Estas asociaciones son *Sonneratietum albae*, *Rhizophoretum mucronatae*, *Ceriopsetum candolleanae* y *Avicennietum marinae*; están constituidas por una especie dominante casi exclusiva, pero deben hallarse algunas otras especies anfibias acompañantes, muy esparcidas y algunas epífitas que en forma muy accesoria integran la asociación. Estas entidades sociológicas son las llamadas por Walter *Sonneratia*-Zone, *Rhizophora*-Zone, etc., con criterio ecológico y topográfico.

Fig. 3.—Viajando por un estero de la costa colombiana del Pacífico. Asociación de *Rhizophora brevistyla*. Nótese las raíces cables y las Bromeliáceas epífitas. (Foto Cuatrecasas 2196).

Warming señaló en sentido decreciente de la salinidad la siguiente sucesión: *Rhizophoretum*, *Avicennietum*, *Laguncularietum*, *Sonneratietum*, hasta llegar a la formación del helecho *Acrostichum*, que se extiende entre las asociaciones de tránsito con la selva no halófila.

Considerando la distribución de especies y géneros de mangles sobre el mapa mundi, los tratadistas distinguen dos grandes distritos, el oriental y el occidental.

El distrito oriental abarca todas las regiones intertropicales comprendidas entre Africa Oriental, Asia, Australia y Polinesia. Los manglares se salen del trópico alcanzando en ciertas costas hasta 30° de latitud a ambos lados del ecuador. El distrito occidental comprende las costas e islas de todo el Atlántico (Africa occidental y América oriental), y las costas occidentales del continente americano, incluyendo las islas Galápagos. Por el norte en el Pacífico llegan hasta Baja California (Bahía Angeles), y al sur hasta Tumbez y Zarumilla, en el Perú (28° 54' N. - 3° 30' S.); en el Atlántico el límite norte es Eau Gallie (Brevard County, Florida) 28° N. y Bermudas a 32° 25' N.; al sur llegan hasta Río de Janeiro a 22° 55' S.

Distrito Oriental. — Este distrito se caracteriza por su riqueza en especies, y tiene su mayor desarrollo en la India posterior y archipiélago malayo. Están representados 14 ó 15 géneros y más de 20 especies. Las descripciones y estadísticas sociológicas publicadas no son coincidentes en parte por no conocerse aún bien la taxonomía de algunos grupos.

El género más importante (en toda el área mundial) es *Rhizophora*, monografiado por Salvoza, quien admite 8 especies y 3 variedades. Aunque no son muy consistentes los caracteres en que se basa su clasificación, se pueden aceptar las especies consideradas, teniendo siempre presente que sus diferencias no son profundas. En el distrito oriental se encuentran grandes extensiones de consocios y asociados de *Rhizophora mucronata* (y sus tres variedades: *stylosa*, *selala* y *reducta*), *R. samoensis* y *R. apiculata*. También existe *R. mangle*, pero esta especie se introdujo de Florida a las islas Hawai. Al Africa oriental sólo llega *R. mucronata*. Los otros géneros de la familia representados son *Ceriops* con dos especies, *C. candolleana* y *C. roxburghiana*; *Kandelia*, con una especie, *K. rheedii*; *Bruguiera* con tres especies, *B. caryophyllodes*, *B. eriopetala*, *B. conjugata* y varias especies de *Cassipourea*, que Engler incluye entre los mangles. Entre las *Lythraceae* se encuentran las importantes *Sonneratia* con 4 especies, *S. acida*, *S. alba*, *S. caseolaris* y *S. apetala*. De las *Combretaceae* tienen importancia *Lumnitzera coccinea* y *L. racemosa*, de las *Verbenaceae* *Avicennia marina* y *A. officinalis*. Las *Meliaceae* están representadas por *Xylocarpus moluccensis* y *X. obovatus*. Las *Bombacaceae* tienen *Camptostemon philippinensis* y *C. schultzii*. Las *Myrtaceae* *Osbornia octodonta*. Las *Myrsinaceae* tienen *Aegiceras maius*, las *Plumbaginaceae* *Aegialitis annulata*, las *Acanthaceae* las especies herbáceas *Acanthus ebracteatus*, *A. ilicifolius* y las *Rubiaceae* ofrecen *Scyphiphora hydrophyllacea*. En los pantanos que bordean los manglares hacia el interior una palma de corto tallo, *Nipa fruticans*, forma densas asociaciones en compañía más o menos íntima de *Avicennia* y *Sonneratia*; y de densas greges del helecho *Acrostichum*.

Distrito Occidental. — Este distrito presenta un número mucho más limitado de géneros y especies constituyentes. La familia más representativa es también la de las Rizoforáceas, pero está presente sólo con un género típicamente manglar, **Rhizophora**. El género **Cassipourea**, si se considera integrante de algunas sinecias de manglar, es más bien elemento secundario y sin importancia social. La masa principal de los manglares de este distrito son las **Rhizophora**, a las que se agregan consocios de **Avicennia** (Verbenaceae), **Laguncularia** y **Conocarpus** (Combretaceae) y **Pelliciera** (Theaceae). Su mayor desarrollo lo adquieren en las costas africanas del Golfo de Guinea, en las islas del mar Caribe, en las Guayanas, en la desembocadura del Amazonas, por cuyo río se internan, y por la costa occidental desde Panamá al Ecuador. La unidad del distrito la establece la identidad o afinidad de las especies

Fig. 4.—Grandes mangles en baja mar en la costa colombiana del Pacífico. *Rhizophoretum brevistylae*. (Foto Cuatrecasas 2193).

integrantes. Esta afinidad es más estrecha entre los dos lados atlánticos, es decir, entre el oeste africano y el este americano, que entre las dos vertientes americanas atlántica y pacífica.

Las especies de *Rhizophora* que intervienen son *R. racemosa* en el occidente de Africa y en la costa oriental de América; *R. mangle* y *R. harrisonii* en esta misma costa oriental, y *R. brevistyla* y *R. samoensis* en la costa pacífica.

El género *Avicennia* está representado por *A. nitida*, ampliamente repartido en ambas costas de este continente; *A. schaueriana* en el lado atlántico y *A. bicolor* y *A. tonduzzi* en el Pacífico del mismo continente. En cambio la costa occidental africana tiene solamente *A. africana*, especie afín a *A. nitida*.

Laguncularia racemosa y *Conocarpus erecta* se extienden por todas las costas de este distrito. En cambio el género monotípico *Pelliceria* está localizado en la costa del Pacífico americano.

Manglares de la costa occidental de América del Sur.

Los manglares de la Costa del Pacífico americano se extienden desde la Baja California hasta el norte del Perú. Su máximo desarrollo se encuentra en las costas de Panamá, de Colombia y norte del Ecuador, cubriendo cientos de kilómetros cuadrados que forman una ancha faja litoral cruzada por una red de ríos y canales, llamados esteros. *Rhizophora brevistyla* (mangle rojo) es la especie que constituye las formaciones más importantes de estos manglares y ocupa, junto al mar, la posición más externa. El *Rhizophoretum brevistylae* cubre en la costa colombiana fajas de enorme anchura y al internarse kilómetros adentro, es posible contemplar el grandioso espectáculo del manglar maduro. Allí se pueden ver los mangles con tronco de 40 m. de altura y 1.50 m. de diámetro, elevado sobre un armazón de formidables raíces epígeas dispuestas en varios pisos de estribos y contrafuertes que pueden alcanzar una altura de 10 metros. La otra especie también presente, aunque escasa, es *R. samoensis*, pero falta el verdadero *R. mangle*, especie originalmente descrita en la Guayana. A lo largo de los esteros paralelos a la costa es posible encontrar diversas consocias de manglar en claras series ecológicas. Una sucesión muy frecuente es la de: 1o. *Laguncularietum racemosae* en el borde del estero, formando una masa, poco elevada y densamente hojosa. 2o. *Avicennietum nitidae* en segundo término, arboretum de mediana altura, consocias menos cerrada. 3o. detrás, *Rhizophoretum brevistylae*, arboretum alto, denso y extenso. No se han tomado todavía medidas edáficas. *Pelliceria rhizophorae* es un arbolillo llamado "piñuelo", angostamente piramidal, que aparece esporádico entre las otras asociaciones y especialmente en los bordes del *Rhizophoretum*, pero puede formar también consocias en lugares al parecer más firmes, rocosos, y más altos que aquellos en que se extiende el mangle rojo y penetra al interior. Las formaciones de *Co-*

nccarpus erecta suelen ser las más interiores o elevadas, en la serie espacial.

Entre las especies que se hallan esparcidas en los manglares, formando a veces grupos locales, se señalan una Mirsinácea: **Ardisia grana-tensis**, arbolito de escasa altura y copas verde-oscuras y densas, se le encuentra en zona intermedia y más bien conectada al **Conocarpetum**, pero se halla esporádico junto a **Rhizophorae** en lugares abiertos. Otro arbolito de ecología semejante es la rubiácea **Rustia occidentalis**. Con frecuencia asociada al **Avicennietum** se encuentra **Pavonia rhizophorae**, un arbusto, casi arbolito, que emerge poco del agua durante la pleamar.

Fig. 5.—Costa colombiana del Pacífico. Manglar de **Rhizophora brevistyla** en ecotonia con **Avicennia nitida**. En primer término (en baja mar), se observan el sin fin de raíces en bujía características de la **Avicennia** emergiendo del lodo.
(Foto Cuatrecasas 2185).

Frecuente en los márgenes anfibios en lugares abiertos se encuentra una melastomatácea: **Conostegia polyandra**. También el género **Cassipourea** está representado en la zona interior y elevada del manglar, siendo bastante frecuente a veces en pequeñas formaciones arbustivas, la especie **C. killipii** (ajo). Es notable que a pesar del general exclusivis-

mo de la flora del manglar, con frecuencia encontramos elementos pertenecientes a la ecología de la flora interior; tal ocurre con el "nato", **Mora oleifera**, que puede aparecer esporádicamente entre una formación de **Rhizophora**, y lo mismo diremos del "suela", **Pterocarpus officinalis**. Igualmente, a veces interfieren con el manglar algunas especies de **Euterpe**, cuya mayor expansión se halla en las selvas inundables del interior. El helecho **Acrostichum aureum** (chigua macho) constituye formaciones simorfiales al margen del **Rhizophoretum** en asociaciones viejas de éste con el terreno ya elevado.

Fig. 6.—Costa colombiana del Pacífico. Entre el manglar de **Rhizophora** un ejemplar con su típica base cónica (por su compacto paquete de raíces) de **Pelliceria rhizophorae**. (Foto Cuatrecasas 2188).

Componentes accesorios del manglar pueden ser otras especies, por ejemplo epífitas, algunas muy características como las compuestas **Tuberostylis rhizophorae** y **T. axillaris**, que trepan sobre las raíces epígeas o cuelgan del tronco y ramas bajas. Otras epífitas pueden ser frecuentes aunque no típicas del manglar como son algunas bromeliáceas, por ejemplo **Guzmania musaica**, **G. calamifolia** y orquidáceas como **Dichaea panamensis**.

Los datos y observaciones anotados, aun siendo parciales e incompletos, demuestran que los manglares de la costa del Pacífico presentan especies acompañantes para las que no hay homólogos en los manglares orientales y que un examen aún muy preliminar de los hechos conocidos señalan para el **Rhizophorion** de esta costa una importante serie de endemismos:

Rhizophora brevistyla
Pelliceria rhizophorae
Ardisia granatensis
Cassipourea killipii
Rustia occidentalis
Pavonia rhizophorae
Ccnostegia polyantha
Tuberostylis rhizophorae
Tuberostylis axillaris.

En cambio la presencia de **R. samoensis** indica una cierta relación florística con el distrito del Lejano Oriente.

Origen. — Respecto al origen genético y geográfico de los mangles, lo más probable es que lo tuvieron en el sur de Asia, en la región indomalaya, donde una inmensa superficie de costas favorecería su formación y diversificación. La existencia allí del mayor número de géneros y especies apoya esta presunción. No creo probable el origen africano del género **Rhizophora**, según opina Salvoza. Es más probable que las especies de **Rhizophora** se extendieron desde la India en dirección al este hacia América y África, probablemente en el Eoceno, cuando estaban separadas las Américas del norte y sur. En tal época se pudieron también difundir los ancestrales de las actuales **Avicennia**. Hay pruebas paleontológicas de la existencia de **Rhizophora**, **Conocarpus**, **Laguncularia** y **Avicennia** durante el Eoceno. Para mí, la extensa distribución geográfica del género **Rhizophora** indica una mayor antigüedad que **Ceriops** y **Brugiera**, plantas de la misma familia, dotadas de semejantes medios de propagación. La perfecta adaptación ecológica de las **Rhizophorae** explica la uniformidad de su tipología y las escasas modificaciones morfológicas de las especies. La presencia de **R. samoensis** en la costa pacífica americana corrobora la homogeneidad del área ge-

nérica no contradicha por la endémica *R. brevistyla*. En cambio, la lista de endemismos citados antes, resalta la importancia de la costa occidental pacífica como centro de especiación. Su más destacado elemento es, sin duda, el género *Pelliceria*. A primera vista parece que estas especies debieron haberse originado posteriormente a la elevación del istmo de Panamá en el Plioceno. No obstante, la morfología de *Pelliceria* sugiere un origen mucho más antiguo. La ausencia en la costa atlántica de estas especies de propagación más o menos acuática puede explicarse por la corriente oceánica en dirección oeste reconocida por los geólogos, que existía a través de la apertura de Panamá antes de formarse el istmo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- CUATRECASAS, J. 1947.—Vistazo a la vegetación del bajo Calima. Rev. de la Acad. Col. de C.E.F. y N. 7: 306-312 & 6 pl., Bogotá.
- CUATRECASAS, J. 1948.—Mangroves of the Pacific Coast of South America. "Abstract", mimeografiado por el Department of Botany Seminar, North-western University. — Solamente el "abstract" fué publicado. El original fué leído en una serie de "Lectures" en el Seminario de Botánica de Northwestern University, Chicago, en 1948. No fué publicado, si bien el escrito se prestó a varios colegas en consulta; entre ellos lo tuvo y levó en 1953 el Prof. Robert C. West, de Louisiana State University, quien en 1956 publicó un trabajo sobre los manglares del oeste de Colombia, que no he tenido en cuenta en el presente escrito "Introducción al estudio de los manglares"; este es una traducción casi intacta de aquella conferencia de 1948.
- DAVIS, J. H., 1940.—The Ecologic Role of Mangroves in Florida. Carnegie Institution of Washington, Publ. No. 517.
- ENGLER, A.—1910, 1921.—Die Pflanzenwelt Afrikas. Erster Band, I Heft; Dritter Band, II Heft. Leipzig.
- HOLDRIDGE, L. R.; LITTLE, E. L. & AL.—Forest Service of United States Dept. Agriculture, 1947. The Forest of Western and Central Ecuador, Washington.
- HOWE, M. A. 1911.—A little-known Mangrove of Panama. Journal New York Botanical Garden. 12: 61-72.
- SALVOZA, F. M. 1936.—Rizophora. Natural and Applied Science Bulletin, Univ. of Philippines, Manila.
- SCHIMPER, A. F. 1903.—Plant Geography upon a Physiological Basis. Oxford.
- SCHIMPER, A. F. & VON FABER, F. C. 1935.—Pflanzengeographie auf Physiologischer Grundlage, 5. Aufl. Jena.
- SCHOLANDER, R. F., DAM, L. & SCHOLANDER, S. I. 1955.—Gas exchange in the roots of Mangroves. Am. Journ. of Botany 42: 92.
- TROLL, W. 1942.—Die Mangrovegewachse, in "Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen". Erster Band, Dritter Teil. Berlin-Zehlendorf.
- WALTER, H. & STEINER, M. 1936.—Die Ökologie der Ost-Afrikanischen Mangroven. Zeitschrift fuer Botanik, 30. Band, Jena.
- WARMING, E. 1909.—Ecology of Plants. Oxford.
- WARMING, E. & GRAEBNER, P. 1933.—Lehrbuch der oekologischen Pflanzengeographie, vierte Auflage. Berlin.