

## HALOFITISMO EN PLANTAS DE LA COSTA CARIBE DE VENEZUELA: HALÓFITAS Y HALOTOLERANTES

**Halophytism in plants of the Caribbean coast of Venezuela: halophytes and halotolerants**

**Ernesto MEDINA<sup>1</sup>, Ana Marta FRANCISCO<sup>1</sup>, Robert WINGFIELD<sup>2</sup>  
y Olga Lucía CASAÑAS<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Apartado 21827, Caracas 1020-A. Venezuela

<sup>2</sup>Curador Herbario CORO, Instituto Tecnológico Alonso Gámero, Coro, estado Falcón  
emedina@ivic.ve

### RESUMEN

Para determinar su grado de halofitismo se analizó la composición mineral y de isótopos estables (<sup>13</sup>C y <sup>15</sup>N) de 18 especies de plantas de comunidades costeras, y de los suelos asociados en tres localidades del estado Falcón, Venezuela, en la carretera Coro-La Vela (COVE); y la costa oriental (COP) y la bahía de Tacuato (TAC), ambas en Paraguaná. Los suelos de COP presentaron textura arenosa y valores menores de N, P, K y Na. Los suelos de TAC mostraron mayor salinidad (Na, Mg y Ca) y los de COVE tenían concentraciones mayores de N y P, y textura arcillosa. Las especies de COP tenían las mayores concentraciones de Na, y eran más suculentas (*Sesuvium portulacastrum*, *S. edmondstonii*, *Batis maritima*, *Sarcocornia perennis* y *Heterostachys ritteriana*). *Chamaesyce mesembrianthemifolia* y *Croton punctatus* tenían cocientes K/Na > 1 (no halófitas). *Chamaesyce mesembrianthemifolia*, *Scaevola plumieri*, *Argusia gnaphalodes*, *Egletes prostrata*, *Suriana maritima* y *Gomphrena albiflora* son concentradoras relativas de K. Las especies calciófilas acumulan la mayor parte del Ca como oxalato insoluble (*Atriplex oestophora*, *G. albiflora* y *Alternanthera halimifolia*), o secuestrado como fosfatos y pectatos (*Croton punctatus*, *S. portulacastrum* y *S. edmondstonii*, *H. ritteriana*, *E. prostrata* y *Melochia crenata*). Las especies calciófilas presentaron una fracción de Ca soluble en agua 50% (*S. maritima*, *C. mesembrianthemifolia*, *S. plumieri*, *H. curassavicum*, *Sporobolus virginicus* y *B. maritima*). El  $\delta^{13}\text{C}$  reveló cinco especies con metabolismo fotosintético C4 (*A. halimifolia*, *G. albiflora*, *S. virginicus*, *C. mesembrianthemifolia* y *A. oestophora*). Los altos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  sugieren como fuente principal de N al  $\text{NO}_3$  del suelo. Este trabajo incluye una compilación de especies de plantas superiores de la costa caribeña de Venezuela con indicaciones sobre su carácter halofítico.

**Palabras clave:** Costa Caribe, halófitas, isótopos estables, psamófitas, relación K/Na

### ABSTRACT

To determine their degree of halophytism it was analyzed the mineral composition and stable isotopes (<sup>13</sup>C, and <sup>15</sup>N) of leaf material and associated soils of 18 species of coastal plant species in three locations in Falcon State, Venezuela (Coro-La Vela road, COVE; east coast of Paraguaná, COP, and Tacuato bay in Paraguaná, TAC). COP soils were sandy and had the lowest concentrations of N, P, K and Na. TAC soils showed higher salinity (Na, Mg and Ca), whereas those of COVE had higher N and P concentrations and clay texture. COP species had

the highest Na concentrations and were more succulent (*Sesuvium portulacastrum*, *S. edmondstonii*, *Batis maritima*, *Sarcocornia perennis* and *Heterostachys ritteriana*). *Chamaesyce mesembrianthemifolia* and *Croton punctatus* had leaf K/Na ratios  $> 1$  (non halophytes). *Chamaesyce mesembrianthemifolia*, *Scaevola plumieri*, *Argusia gnaphalodes*, *Egletes prostrata*, *Suriana maritima*, and *Gomphrena albiflora* were relative K accumulators. Calciophobes accumulated most Ca in form of water insoluble oxalate (*Atriplex oestophora*, *G. albiflora* and *Alternanthera halimifolia*), or sequestered in form of phosphates and pectates (*Croton punctatus*, *S. portulacastrum* and *S. edmondstonii*, *H. ritteriana*, *E. prostrata*, and *Melochia crenata*). Calciophile species had a water soluble Ca fraction  $\geq 50\%$  (*S. maritima*, *C. mesembrianthemifolia*, *S. plumieri*, *H. curassavicum*, *Sporobolus virginicus* and *B. maritima*). The  $\delta^{13}\text{C}$  values revealed five species with C4-photosynthesis (*A. halimifolia*, *G. albiflora*, *S. virginicus*, *C. mesembrianthemifolia* and *A. oestophora*). The positive values of  $\delta^{15}\text{N}$  suggest soil  $\text{NO}_3$  as the main N source. This paper includes a compilation of higher plant species of the Caribbean coast of Venezuela with indications of their halophytic character.

**Key words:** Caribbean coast, halophytes, K/Na ratios, psammophytes, stable isotopes

## INTRODUCCIÓN

La región costera litoral del mar Caribe se caracteriza por un clima marcadamente estacional, con precipitaciones menores de 1000 mm, temperaturas medias anuales superiores a los  $25^\circ\text{C}$ , y elevada carga radiacional. En Venezuela la costa Caribe está además caracterizada por la incidencia de los vientos alisios que se desplazan desde el NE y ENE y generan movimiento de arena en la fase terrestre y corrientes de agua en la costa (Fig. 1).

En Venezuela esta región presenta una gran diversidad de geoformas asociadas a la geología, topografía, y régimen de precipitación y escorrentía de cada región (Ellenberg 1978). La mayor extensión de la costa está constituida por playas arenosas con acantilados bajos. En áreas donde los sistemas montañosos bordean la línea de costa, se encuentran acantilados y pendientes abruptas intercaladas con playas arenosas y plataformas sedimentarias (Ellenberg 1985).

En las costas de playas arenosas, fuertemente influenciadas por la salinidad del agua de mar, marcada incidencia de aerosol marino, suelos arenosos con baja a muy baja disponibilidad de nutrientes, y reducida capacidad de retención de agua, se establecen poblaciones y comunidades de especies psamófitas (que crecen en suelos arenosos), frecuentemente halófitas (toleran, resisten, o requieren NaCl) (Breckle 2002). La caracterización ecofisiológica de estas especies requiere la medición de propiedades tales como fotosíntesis y transpiración, estructura de la superficie fotosintéticamente activa y distribución de asimilados para el desarrollo del sistema radical. Dada la complejidad de factores ambientales que determinan las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción, es indispensable analizar la características físico-químicas del suelo en el cual se establecen y desarrollan estas plantas, y la relación con la composición mineral de sus órganos fotosintéticos y de absorción de nutrientes (Albert 1982).

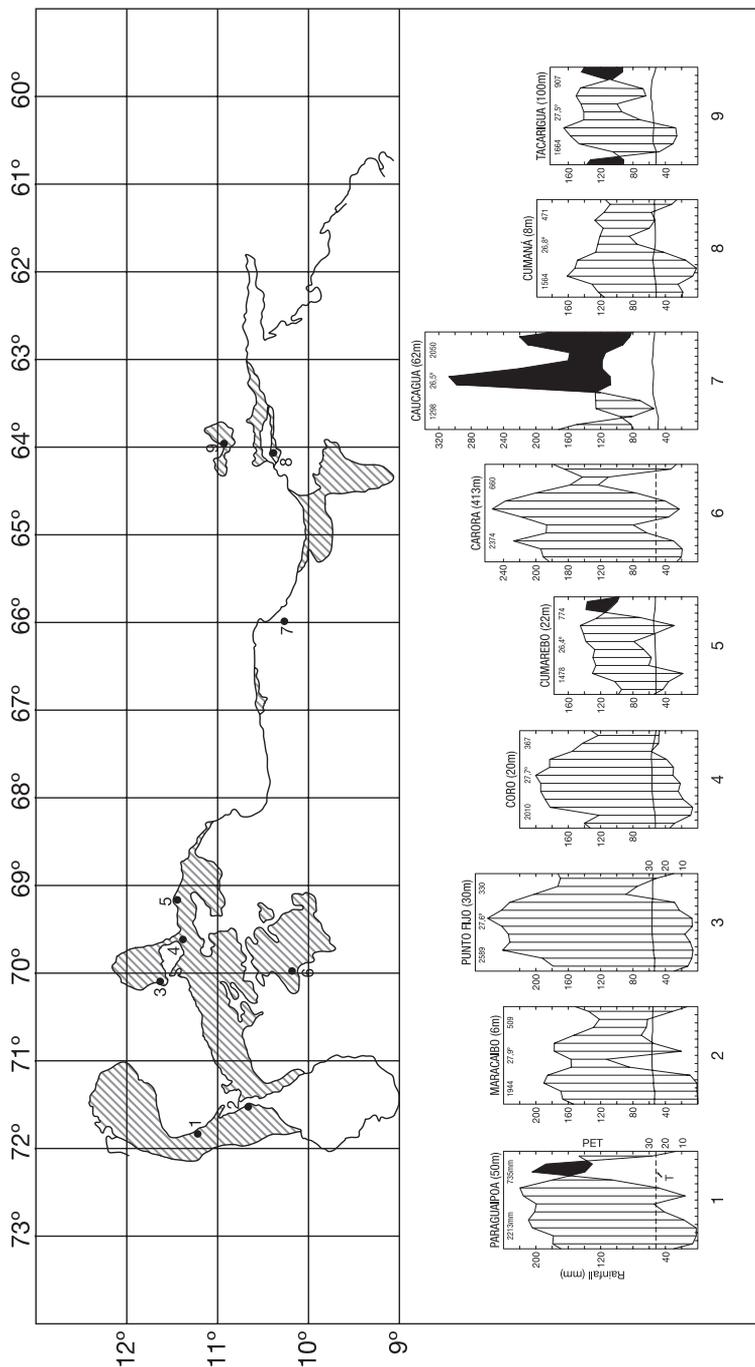
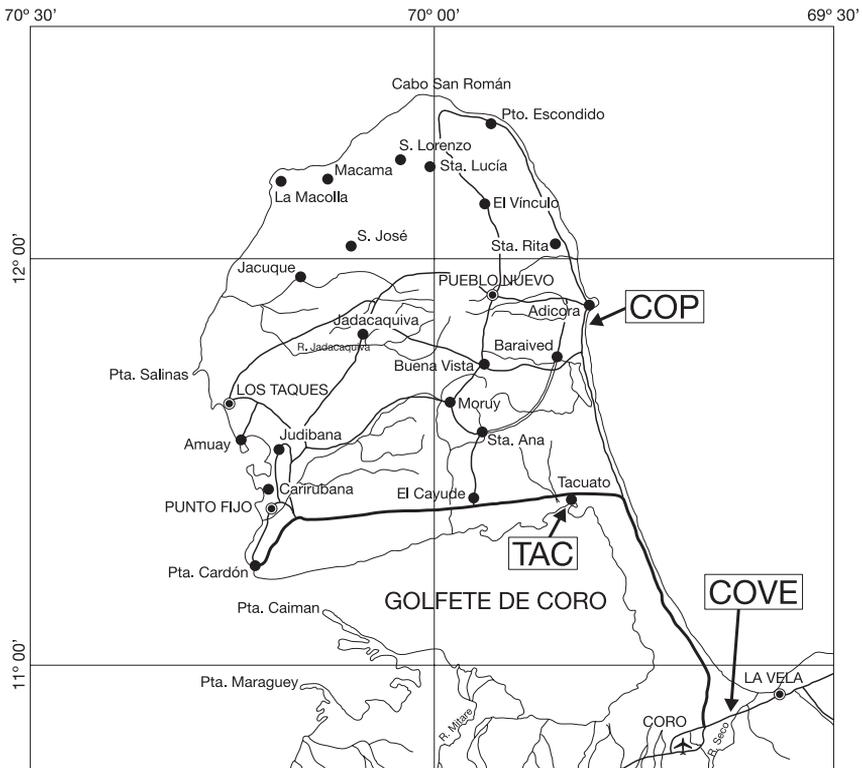


Fig. 1. Tipos climáticos de la costa Caribe de Venezuela (tomado de Medina *et al.* 1985)

En Venezuela, una de las zonas más extensas y de fácil acceso para el estudio de plantas psamófitas costeras o litorales es la península de Paraguaná del estado Falcón (Fig. 2). La costa oriental del istmo y la península están expuestas a la influencia de los vientos alisios que inciden casi perpendicularmente durante todo el año, y al impacto de oleaje fuerte. En esa región se encuentra el Parque Nacional Médanos de Coro, área donde se observa permanente desplazamiento de dunas que cruzan el extremo sur del istmo en dirección este-oeste. La actividad dunaria se observa a lo largo de la costa oriental del istmo y la Península, por lo menos hasta el sur de la población de Adícora (Fig. 2). El origen de estas dunas es aún objeto de discusión, pero hay evidencias que sugieren que el movimiento masivo de arena se deriva en parte de la deforestación de zonas costeras durante la época colonial, favorecido por la posición del área respecto a los alisios y las bajas precipitaciones en la región (Tamayo 1941; Walter 1973).



**Fig. 2.** Mapa de localización de las áreas de muestreo al noroeste de Coro (COVE), la bahía de Tacuato (TAC) y la costa oriental al sur de Adícora (COP).

Los estudios sobre la vegetación de la zona destacan la diversidad de ambientes y la composición de comunidades al norte del estado y en la Península

la (Tamayo 1941; Lasser & Vareschi 1957; Mateucci 1987), además han descrito las características fenológicas y la biología de polinización de la vegetación costera, incluyendo herbazales litorales, herbazales psamófilos y manglares (Lemus-Jiménez & Ramírez 2002, 2003). En estos trabajos sólo se hace una evaluación del carácter halofítico de las especies componentes con base en los sitios en donde crecen.

Estudios florísticos en las islas La Orchila (Aristeguieta 1956) y Margarita (Hoyos 1985), en el Parque Nacional Morrocoy (Steyermark *et al.* 1994) y la obra divulgativa de Vareschi (1979), Plantas entre Mar y Tierra, permiten elaborar una lista de halófitas de estas áreas de acuerdo a la apreciación de los autores y a la distribución espacial de las especies. El análisis de la vegetación de Paraguaná de Tamayo (1941) incluye listas de especies que se encuentran en playas y salinetas. Sin embargo, la determinación del comportamiento fisiológico de cada especie frente al estrés salino aún queda por determinar.

El presente trabajo tiene por objeto hacer un análisis florístico y ecofisiológico de un conjunto de especies que forman parte de la vegetación costera en ambientes litorales y suelos predominantemente arenosos en la costa oriental de la península de Paraguaná, estado Falcón. La meta específica es establecer parámetros para determinar el carácter halofítico de la vegetación basados en la composición de cationes totales y solubles, y utilizar la abundancia natural de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  como indicadores de metabolismo fotosintético (Medina *et al.* 1976), eficiencia de uso del agua (Farquhar *et al.* 1982) y disponibilidad de N y P (McKee *et al.* 2002). Además, se compiló una lista de especies de zonas costeras de Venezuela con el fin de llamar la atención sobre la importancia de este componente florístico y promover la investigación sobre su ecofisiología.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Las plantas fueron colectadas en tres áreas (Fig. 2): a) carretera Coro-La Vela (COVE, 11°27'30" Lat. N, 69°49'59" Long. O); b) carretera El Cruce-Adícora en la costa oriental de la península de Paraguaná (COP, 11°52'30" Lat. N, 69°48'45" Long. O); c) Bahía de Tacuato (TAC, 11°41'24" Lat. N, 69°49'59" Long. O). Estas áreas fueron seleccionadas por la abundancia de especies herbáceas y arbustivas y condiciones de perturbación relativamente bajas. Se hicieron colecciones de plantas en junio y diciembre de 2005 y de suelos en diciembre de 2005.

### Análisis de suelos

Se tomaron muestras superficiales de suelo (0-10 cm) próximo a las plantas colectadas (14 muestras en total). Las muestras fueron secadas al aire. Después de eliminar manualmente restos vegetales visibles las muestras se homogeneizaron y pasaron por un tamiz de poro de un 1 mm de diámetro.

Conductividad eléctrica: alcuotas replicadas de 1 g de suelo de cada mues-

tra se colocaron en tubos de centrífuga de 50 ml de capacidad, se suspendieron en 25 ml de agua desionizada, se agitaron por 1 h y luego se centrifugaron por 20 min a 2000 rpm. Se determinó la conductividad específica del sobrenadante ( $\text{mmohs cm}^{-1} \text{ g}^{-1}$ ) utilizando una celda de Au (Cole Palmer, E.C. meter 19101-00).

Cationes solubles: se determinó en extractos acuosos la concentración de cationes solubles (Na, K, Ca, Mg) por absorción atómica de llama (Varian Spectra AA mod. 55B).

Cationes totales: se determinaron mediante absorción atómica en una digestión ácida del material de suelo (réplicas de  $\approx 200$  mg de suelo con mezcla binaria de ácido sulfúrico: ácido perclórico, proporción 4:1 a  $180^\circ\text{C}$  por 40 min).

Fósforo total: se midió colorimétricamente en los digeridos ácidos (Murphy & Riley 1962).

Nitrógeno total: se midió según la técnica de microKjeldahl (Jackson 1964) en alícuotas replicadas de  $\approx 200$  mg de material tamizado.

### **Análisis de plantas**

Se colectaron hojas adultas por especie de al menos tres individuos diferentes en cada área. Las hojas se lavaron para eliminar residuos de arena y aerosol marino. Las muestras se pesaron (peso fresco) y se secaron en una estufa ventilada a  $60^\circ\text{C}$  por 48 h y se pesaron de nuevo (peso seco). Con estos valores se calculó el índice de succulencia ( $[(\text{peso fresco} - \text{peso seco})/\text{peso fresco}]$ ). Una submuestra de hojas se quemó en horno a  $550^\circ\text{C}$  para determinar la concentración de cenizas.

Cationes totales: se realizó la digestión de 50 mg de material seco y molido con mezcla binaria; los análisis de los cationes mayoritarios se hicieron de manera similar a la descrita para los suelos.

Cationes solubles: los cationes mayoritarios solubles en agua se extrajeron con agua caliente de 100 mg de material seco y molido. En estos extractos se determinó la concentración de cationes de igual manera a la descrita para suelos.

Isótopos de carbono y nitrógeno: réplicas de las muestras de hojas analizadas se enviaron al laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de Miami, Coral Gables. Los análisis de abundancia natural de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  se hicieron mediante espectrometría de masas. La metodología empleada con este fin se describe en: <http://penguin.bio.miami.edu/leo/Stable%20Isotopelab/INTROPAGE.htm>.

Fraccionamiento de calcio: muestras de material vegetal seco y molido (200 mg) se extrajeron sucesivamente durante 30 min en agua caliente ( $90^\circ\text{C}$ ), solución de NaCl 10%, ácido acético 2N y durante 12 h en HCl 2N. Las muestras fueron centrifugadas luego de cada extracción y la concentración de Ca en el sobrenadante se determinó por absorción atómica (Kinzel 1989).

Análisis estadístico: para determinar la significación de la diferencia entre medias se utilizó un análisis de varianza de una vía, y un test a posteriori de Tukey y Kramer HSD (JMP 2000).

## RESULTADOS

### Especies seleccionadas

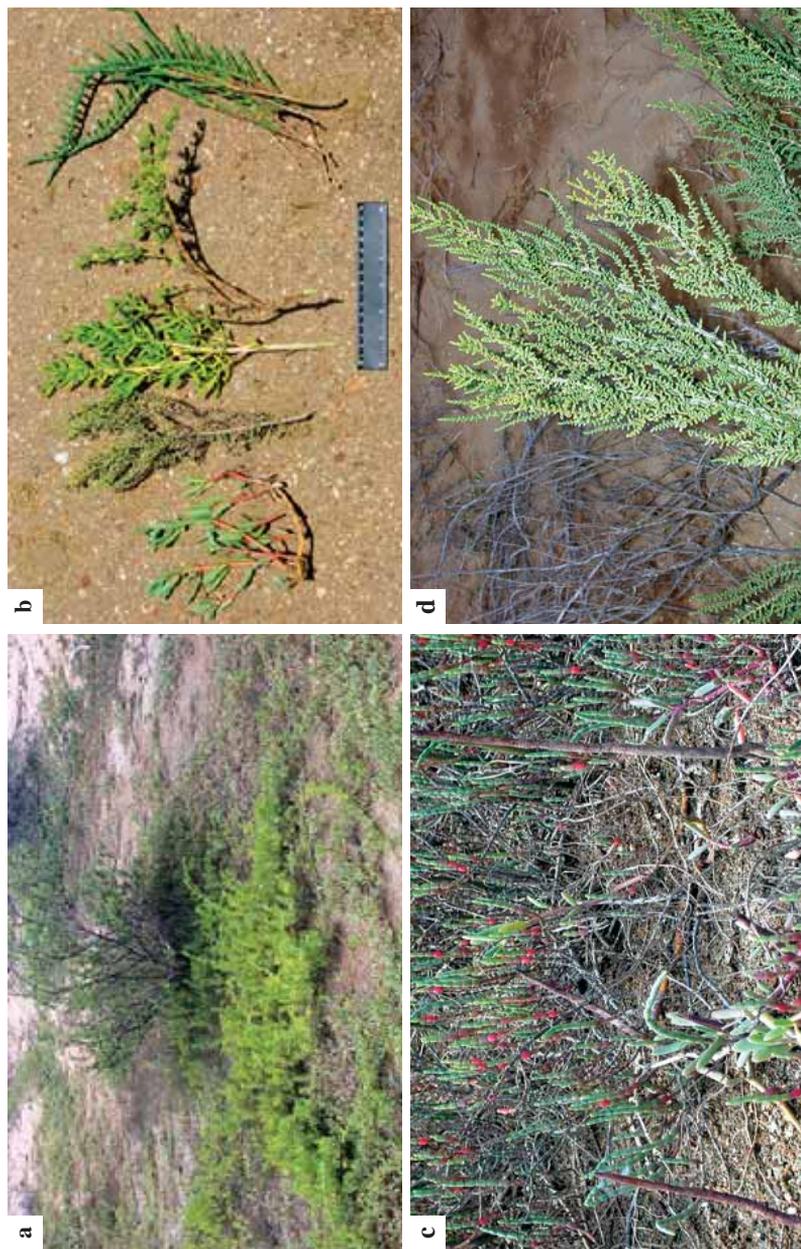
Se colectó un total de 18 especies distribuidas en 12 familias (Tabla 1). De acuerdo a las bases de datos consultadas, especies como *Sesuvium portulacastrum* (Fig. 4c, d), *Batis maritima*, *Heliotropium curassavicum* y *Sporobolus virginicus* tienen amplia distribución en zonas costeras salinas, cubriendo desde el sur de los Estados Unidos hasta Argentina. *Sesuvium edmondstonii* (Fig. 4a, b) parece restringida al noreste de Suramérica, mientras que *Sarcocornia perennis* (Fig. 3c) es una especie del sur del continente y *Melochia crenata* (Fig. 5a) aparece registrada sólo para el sur del Caribe, Jamaica y Puerto Rico. Asociada a esta especie se encuentra frecuentemente *Croton punctatus* (Fig. 5d). Las especies *Atriplex oestophora* y *Gomphrena albiflora* (Fig. 6b, c, d) están registradas sólo para el noroeste de Venezuela y en la vecina costa colombiana. Ambas pertenecen a la familia Amaranthaceae, con numerosas especies halofíticas en zonas subtropicales (Albert 1982). *Egletes prostrata* (Asteraceae) (Fig. 7c, d) pertenece a una familia cuyo comportamiento frente al estrés salino se conoce en detalle sólo para la especie *Aster tripolium* de la zona templada (Albert 1982). *Suriana maritima* y *Argusia gnaphalodes* (Fig. 8) son frecuentes en islas del Caribe y forman poblaciones vigorosas en suelos arenosos y sobre dunas móviles. En la Goajira colombiana se han descrito comunidades similares a las estudiadas aquí, especialmente en lo que concierne a las comunidades de halófitas suculentas (Rieger 1976).

### Análisis de suelos

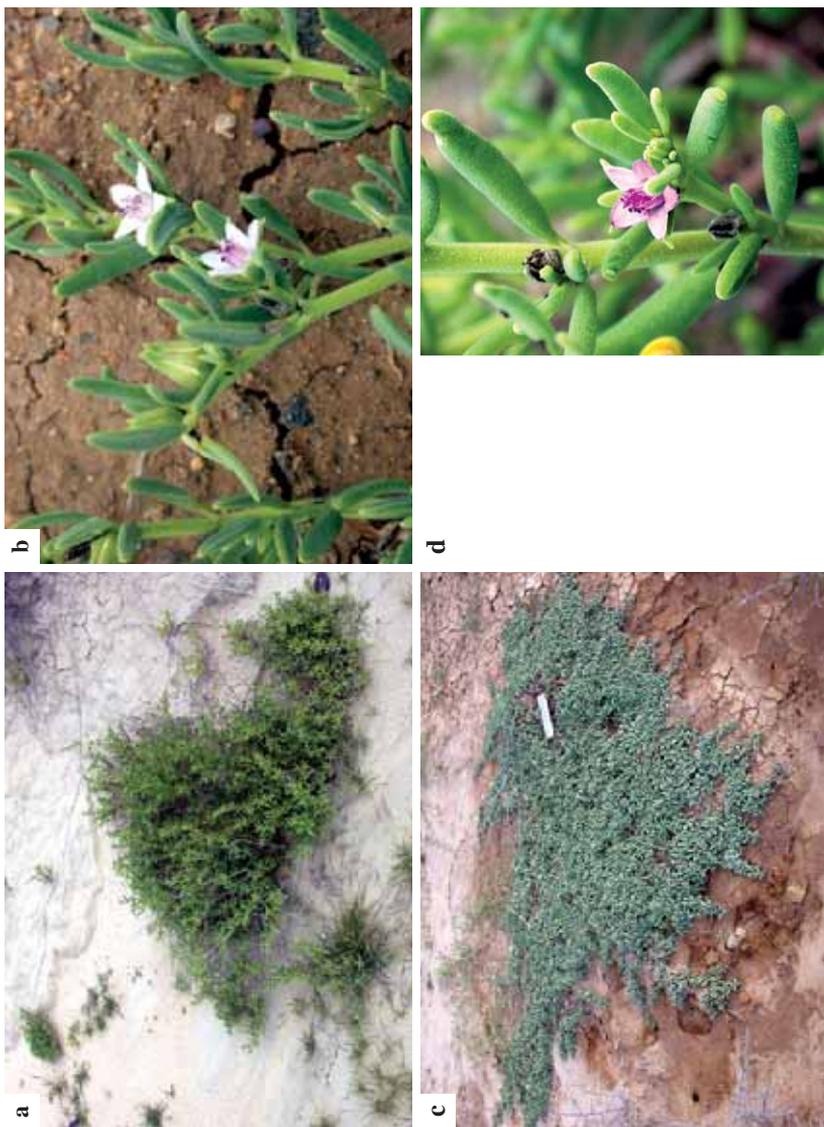
Los análisis revelaron diferencias asociadas a la textura del suelo evaluada al tacto. Los suelos de COP, de naturaleza arenosa, presentaron concentraciones significativamente menores de N, P, K y Na que los suelos arcillo-arenosos de TAC y los arcillosos de COVE (Tabla 2). Los suelos de la TAC tenían mayor concentración de Na, Mg y Ca y menor concentración de N, P y K comparados con las dos muestras de COVE. Los extractos de iones solubles reflejaron un patrón similar, aunque más variable (Tabla 3). Los mayores valores de conductividad específica y suma de cationes correspondieron en promedio a los suelos de TAC. Los suelos arenosos de COP presentaron los menores valores de iones extraíbles. La conductividad específica se correlacionó significativamente con la suma de cationes ( $r^2 = 0,966$ ) y con la concentración de Na ( $r^2 = 0,922$ ). Entre los cationes totales, Ca y Mg fueron los elementos presentes en mayor concentración, mientras que entre los solubles, Ca y Mg predominaron en COP, y Na dominó en COVE. En TAC las concentraciones fueron variables, pero Mg, Ca y Na se encontraron en concentraciones superiores a las de los otros suelos analizados. En términos absolutos las especies cuyas raíces están expuestas a mayores concentraciones salinas (como Na y  $\Sigma$ iones) son *G. albiflora*, *H. ritteriana*, *S. edmondstonii*, *S. perennis* y *B. maritima*, todas en TAC.

**Tabla 1.** Especies analizadas y su distribución en el continente americano (Tomado de la base de datos del Missouri Botanical Garden (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>) y contrastada con la base de datos del Herbario CORO; las familias siguen la disposición filogenética según Stevens 2006).

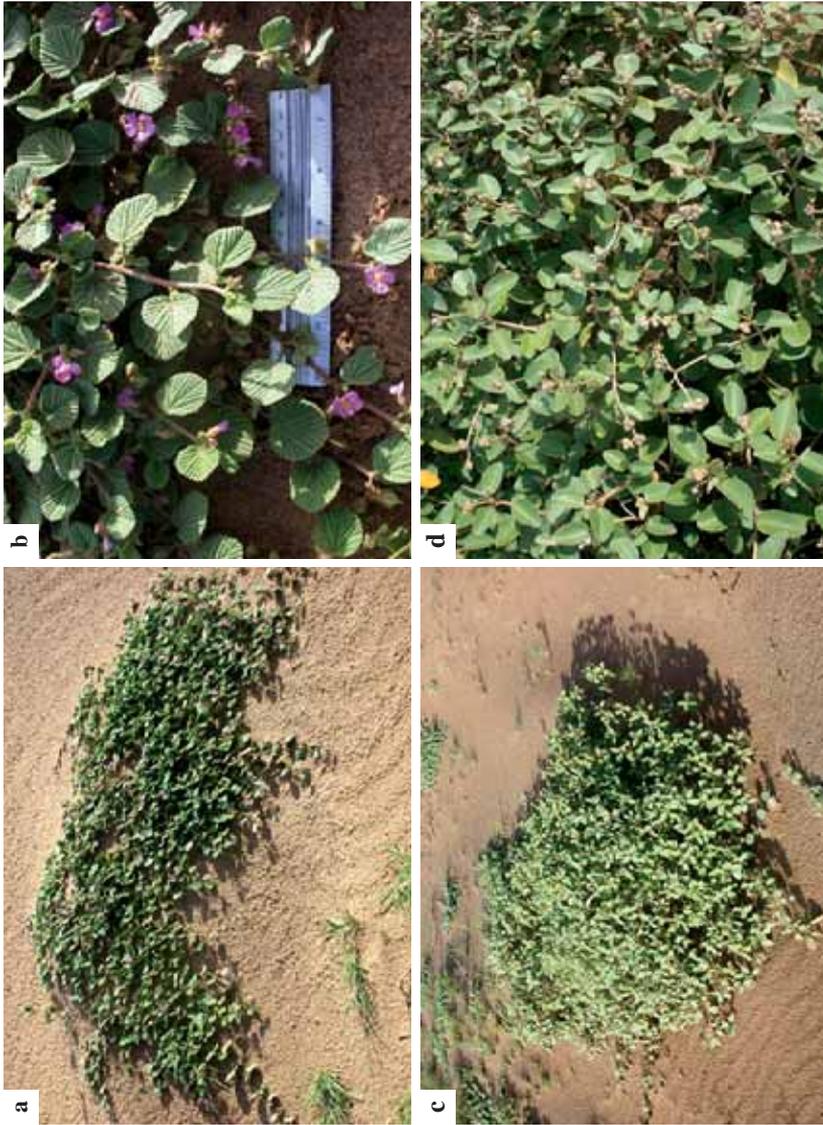
Familia	Especie	Distribución
Aizoaceae	<i>Sesuvium edmonstoneii</i> Hook.f. <i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.	Colombia, Ecuador (Galápagos), Curazao Panropical, subtropical
Amaranthaceae	<i>Alternanthera halimifolia</i> (Lam.) Pittier  <i>Atriplex oestophora</i> S.F.Blake <i>Gomphrena albiflora</i> Moq. <i>Heterostachys ritteriana</i> (Moq.) Ung-Sternb.	Aruba, Curazao, Bonaire, México, Guatemala, Panamá, Colombia, Ecuador (Galápagos), Perú, Chile, Cuba, Jamaica, Grenada Venezuela (noroeste desde La Vela hasta Zulúa) Aruba, Curazao Argentina, Paraguay, Perú, Colombia, Haití, República Dominicana Uruguay, Argentina
Asteraceae	<i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A.J.Scott ( <i>sensu lato</i> ) <i>Egletes prostrata</i> (Sw.) Kuntze	Venezuela, Aruba, Curazao, Trinidad, Tobago, Antillas menores, Islas Vírgenes, Jamaica, Haití, Colombia, Surinam
Bataceae	<i>Batis maritima</i> L.	Norte-, Centro-, Suramérica e islas del Caribe
Boraginaceae	<i>Argusia gnaphalodes</i> (L.) Heine. Frecuentemente como <i>Mallotonia</i> o <i>Tournefortia</i>	Norte- y Centroamérica, norte de Suramérica e islas del Caribe
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pes-caprae</i> L.	Panropical
Euphorbiaceae	<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i> (Jacq.) Dugand <i>Croton punctatus</i> Jacq.	Norte-, Centroamérica, Colombia, Brasil, islas del Caribe Norte de Suramérica, islas del Caribe
Goodeniaceae	<i>Scaevola plumieri</i> (L.) Vahl	Atlántico tropical, Ecuador (Galápagos)
Poaceae	<i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kunth	Panropical y subtropical
Simaroubaceae	<i>Suriana maritima</i> L.	Amplia distribución en todas las áreas costeras del Caribe
Sterculiaceae	<i>Melochia crenata</i> Vahl	Jamaica, Colombia, Venezuela, Perú



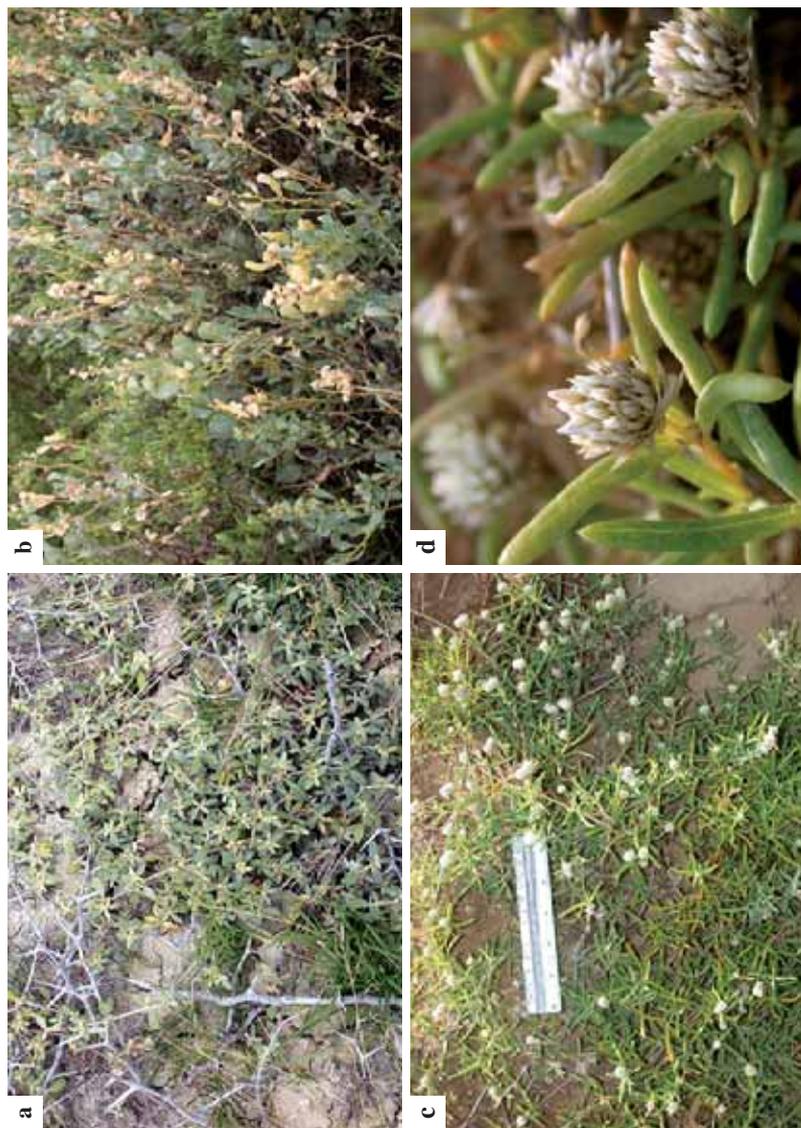
**Fig. 3.** a. Comunidad de halófitas en la bahía de Tacuato (TAC). b. Tipos de halófitas con tejido fotosintético marcadamente succulento. c. Población de *Sarcocornia perennis*. d. Detalle del fronde de *Heterostachys ritteriana*.



**Fig. 4.** Especies de *Sesuvium* en la bahía de Tacuato. **a, b.** *S. edmonstonii*; **c, d.** *S. portulacastrum*.



**Fig. 5.** Especies psamófitas sobre dunas a lo largo del istmo de Paraguana (COP). **a, b.** *Melochia crenata*; **c, d.** *Croton punctatus*.



**Fig. 6.** Especies de tipo cojín, adheridas a la superficie del suelo a lo largo de la carretera El Cruce-Adicora sobre arenas de playa y de dunas (COP). **a.** *Alternanthera halimifolia*; **b.** *Atriplex oestophora*; **c, d.** *Gomphrena albiflora*.



**Fig. 7.** Especies arbustivas sobre dunas a lo largo del istmo de Paraguana (COP). **a, b.** *Chamaesyce mesembrianthemifolia*; **c, d.** *Egletes prostrata*.



**Fig. 8.** Especies de halófitas en poblaciones localizadas a lo largo de la carretera Coro-La Vela (COVE). **a, b.** *Suriana maritima*; **c, d, e.** *Argusia gnaphalodes*.

**Tabla 2.** Elementos totales (mmol kg<sup>-1</sup>) en suelos superficiales (0-10 cm) de Coro y la península de Paraguaná.

Sitio de muestreo y especie	N	P	Na	K	Mg	Ca
Costa Oriental Paraguaná (COP)						
<i>Argusia gnaphalodes</i>	62	10	21	9	106	2266
<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	65	9	36	7	149	3237
<i>Egletes prostrata</i>	66	14	20	12	155	2298
<i>Scaevola plumieri</i>	68	10	35	8	173	3365
<i>Suriana maritima</i>	58	14	17	12	144	2036
Promedio	64	11	26	10	145	2640
Bahía Tacuato (TAC)						
<i>Alternanthera halimifolia</i>	226	22	38	87	680	5077
<i>Batis maritima</i>	95	16	167	71	626	6879
<i>Gomphrena albiflora</i>	110	17	399	185	1253	3105
<i>Heterostachys ritteriana</i>	127	14	220	229	1485	2830
<i>Sarcocornia perennis</i>	104	18	206	114	748	4224
<i>Sesuvium edmondstonii</i>	117	14	166	204	1228	3205
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	92	15	97	67	544	6647
Promedio	124	17	185	137	938	4567
Carretera Coro-La Vela (COVE)						
<i>Atriplex oestophora</i>	182	24	29	238	144	948
<i>Heliotropium curassavicum</i>	118	20	48	208	157	1347
Promedio	150	22	39	223	150	1147

**Tabla 3.** Conductividad específica (mmhos kg<sup>-1</sup>), densidad aparente (g cm<sup>-3</sup>) y concentración de iones solubles (mmol kg<sup>-1</sup>) de suelos de Coro y Paraguaná alrededor de las plantas estudiadas.

Sitio de muestreo y especie	Conductividad específica	Densidad aparente	Na	K	Mg	Ca	∑
Costa Oriental Paraguaná (COP)							
<i>Argusia gnaphalodes</i>	916	1,06	0,3	0,4	0,8	1,1	2,4
<i>Egletes prostrata</i>	911	1,37	0,1	0,5	0,7	1,8	3,1
<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	957	1,46	0,7	0,4	1,5	1,2	3,8
<i>Scaevola plumieri</i>	951	1,38	0,3	0,4	0,9	1,6	3,1
<i>Suriana maritima</i>	851	1,43	0,3	0,4	0,9	1,2	2,7
Promedio	917	1,61	0,3	0,4	1,0	1,4	3,0
Bahía Tacuato (TAC)							
<i>Alternanthera halimifolia</i>	3248	1,35	2,2	5,8	5,0	6,7	19,7
<i>Batis maritima</i>	11670	1,19	65,2	7,1	7,8	3,6	83,8
<i>Gomphrena albiflora</i>	90737	1,54	365,1	20,1	64,4	272,2	721,9
<i>Heterostachys ritteriana</i>	62661	1,60	190,7	15,6	16,1	216,7	439,1
<i>Sarcocornia perennis</i>	19448	1,43	107,9	10,5	7,8	4,4	130,6

**Tabla 3.** Continuación...

Sitio de muestreo y especie	Conductividad específica	Densidad aparente	Na	K	Mg	Ca	$\Sigma$
<i>Sesuvium edmondstonii</i>	62222	1,64	140,2	15,3	11,1	288	454,5
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	2463	1,45	5,6	6,5	2,1	1,4	15,6
Promedio	36064	1,45	125,3	11,6	16,3	113,3	266,5
Carretera Coro-La Vela (COVE)							
<i>Atriplex oestophora</i>	5758	1,54	21,6	11,0	1,0	6,5	40,1
<i>Heliotropium curassavicum</i>	6777	1,68	17,0	5,4	3,9	10,2	36,6
Promedio	6267	1,61	19,3	8,2	2,4	8,3	38,4

## Análisis de plantas

### 1. Suculencia y concentración de cenizas

El valor de suculencia promedio de todas las especies analizadas alcanzó a 78,2%, un valor relativamente elevado si se compara con comunidades de especies no halofíticas o no sometidas al efecto del aerosol marino (Tabla 4). Se consideraron como plantas suculentas aquellas que tenían un contenido foliar de agua por encima del promedio total. Las diferencias de contenido de agua entre los dos grupos resultaron significativas ( $p = 5\%$ , test de Tukey-Kramer, JMP 2000). Hubo una tendencia significativa de las especies suculentas a tener también un mayor contenido de cenizas (Fig. 9). En este conjunto de muestras las suculentas contenían más del doble de cenizas que las no suculentas. Estos parámetros parecen estar correlacionados fisiológicamente a través de los mecanismos de control de la concentración salina interna de estas plantas.

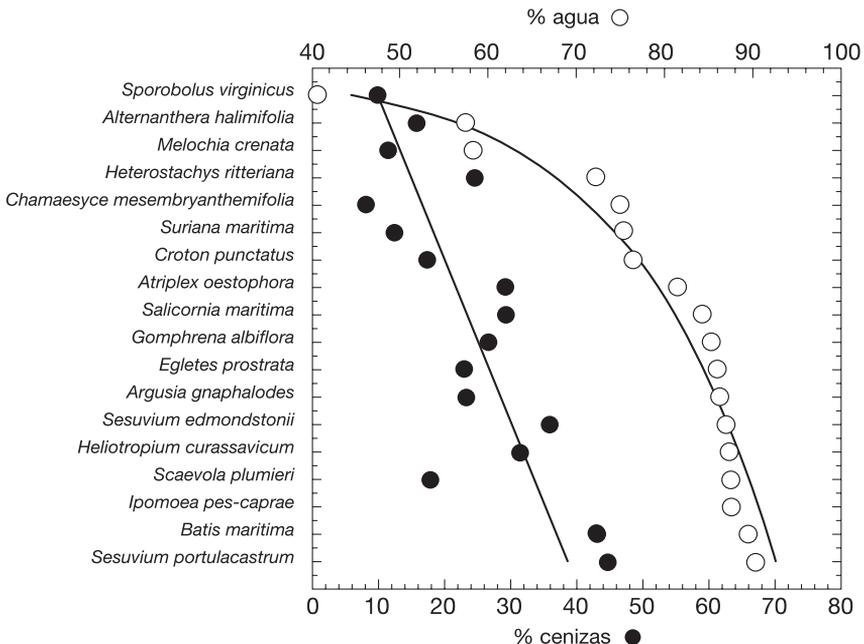
**Tabla 4.** Grado de suculencia expresado en % de agua y contenido de cenizas (%).

Especie	% Suculencia	% Cenizas
No-suculentas		
<i>Sporobolus virginicus</i>	40,7	10,1
<i>Alternanthera halimifolia</i>	57,5	16,0
<i>Melochia crenata</i>	58,4	11,8
<i>Heterostachys ritteriana</i>	72,4	24,7
<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	75,2	8,3
<i>Suriana maritima</i>	75,6	12,7
<i>Croton punctatus</i>	76,6	17,6
Promedio	65,2*	14,5*
Suculentas		
<i>Atriplex oestophora</i>	81,7	29,4
<i>Sarcocornia perennis</i>	84,5	29,6
<i>Gomphrena albiflora</i>	85,5	27,0
<i>Egletes prostrata</i>	86,3	23,4

**Tabla 4.** Continuación...

Especie (Suculentas)	% Suculencia	% Cenizas
<i>Argusia gnaphalodes</i>	86,6	23,5
<i>Sesuvium edmonstonii</i>	87,2	36,2
<i>Heliotropium curassavicum</i>	87,6	31,6
<i>Scaevola plumieri</i>	87,8	18,1
<i>Ipomoea pes-caprae</i>	87,9	-
<i>Batis maritima</i>	89,7	43,5
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	90,7	45,2
Promedio	86,9	30,8
Promedio total	78,2	23,9

\* Indica diferencias significativas entre grupos con  $p \leq 0,05$  (Prueba de Tukey-Kramer, JMP 2000)



**Fig. 9.** Suculencia (contenido de agua % de peso fresco) y concentración de cenizas (% de peso seco) en hojas de las especies estudiadas.

## 2. Concentración de elementos totales

El análisis de la concentración de elementos en plantas por sitio (Tabla 5) mostró un patrón asociado a la textura y salinidad del suelo. La localidad de COP

**Tabla 5.** Nutrientes totales (mmol kg<sup>-1</sup>) en tejido fotosintético de plantas costeras en los sitios muestreados.

Sitio de muestreo y especie	P	N	Na	K	Mg	Ca	K/Na	Ca/Mg	N/P
Costa Oriental Paraguaná (COP)									
<i>Argusia gnaphalodes</i>	41	1059	1613	293	786	467	0,18	0,6	26
<i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	74	1085	204	408	236	265	2,00	1,1	15
<i>Croton punctatus</i>	75	1651	229	634	419	455	2,76	1,1	22
<i>Egletes prostrata</i>	75	1444	2055	421	365	427	0,21	1,2	19
<i>Ipomoea pes-caprae</i>	47	1154	1223	380	137	95	0,31	0,7	25
<i>Melochia crenata</i>	103	1373	105	326	360	602	3,11	1,7	13
<i>Scaevola plumieri</i>	47	1220	2289	640	426	101	0,28	0,2	26
<i>Sporobolus virginicus</i>	42	1031	293	144	394	197	0,49	0,5	25
<i>Suriana maritima</i>	92	1023	763	90	366	350	0,12	1,0	11
Promedio (COP)	66	1227	975	371	388	329			
Bahía Tacuato (TAC)									
<i>Alternanthera halimifolia</i>	30	1345	804	434	1082	812	0,54	0,8	45
<i>Batis maritima</i>	30	907	5687	178	593	1040	0,03	1,8	30
<i>Gomphrena albiflora</i>	23	931	1883	624	1424	620	0,33	0,4	41
<i>Heterostachys ritteriana</i>	28	1473	4442	353	335	108	0,08	0,3	52
<i>Sarcocornia perennis</i>	31	1099	4435	249	283	61	0,06	0,2	36
<i>Sesuvium edmonstonii</i>	18	990	7758	332	382	216	0,04	0,6	56
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	22	600	6122	184	77	42	0,03	0,5	28
Promedio (TAC)	26	1049	4447	336	597	414			
Carretera Coro-La Vela (COVE)									
<i>Arriplex oestophora</i>	67	2444	4103	853	578	549	0,21	1,0	36
<i>Heliotropium curassavicum</i>	68	2039	2465	254	257	1483	0,10	5,8	30
Promedio (COVE)	68	2242	3284	554	418	1016			

tenía en promedio la menor concentración de Na, aunque se encontraron especies acumuladoras de Na como *S. plumieri*, *E. prostrata* y *A. gnaphalodes*. En TAC se encontraron las especies con mayor concentración de Na, que eran también las especies más suculentas.

Las plantas de COP y COVE se caracterizaron por presentar concentraciones de P más elevadas que las de TAC. Las dos especies de COVE mostraron altos niveles de P y N. *Batis maritima* y *H. curassavicum* resultaron ser las especies con mayor concentración de Ca total.

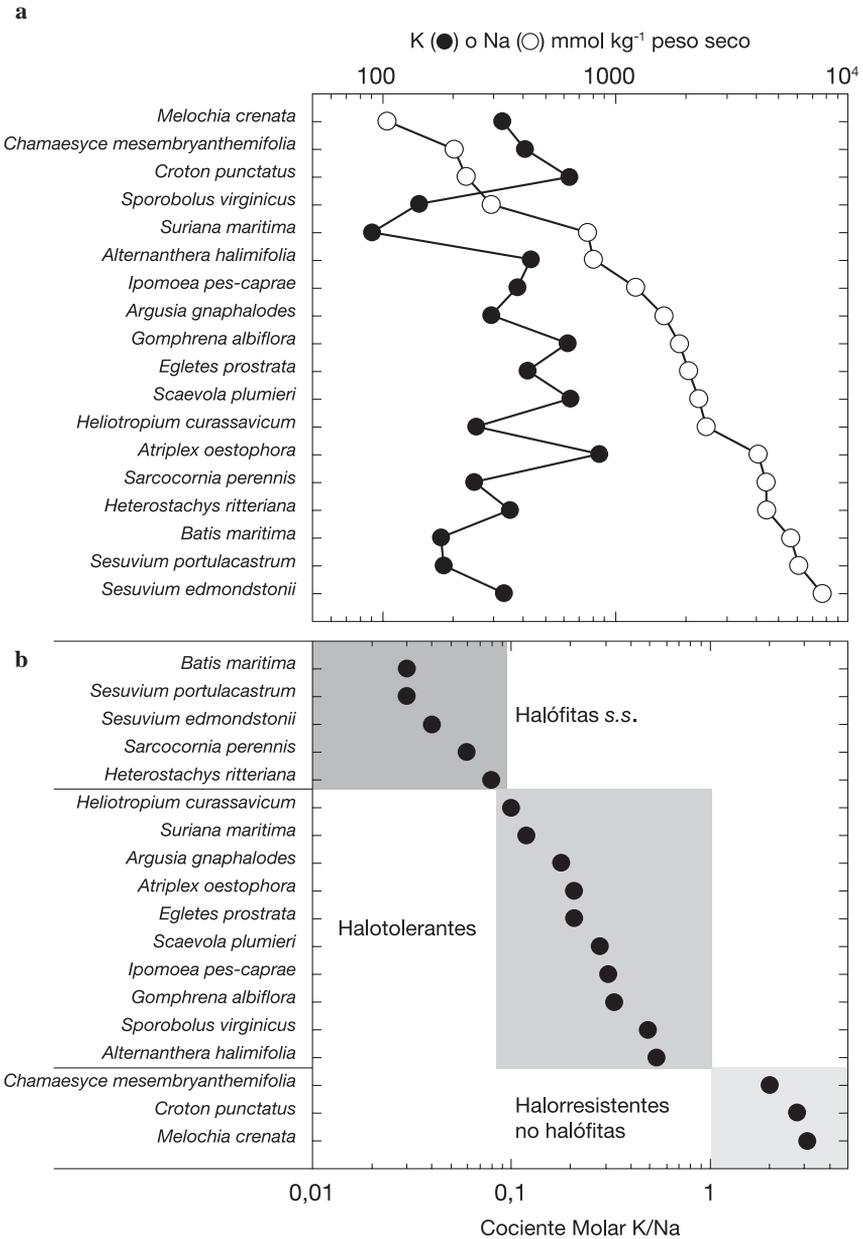
Los análisis de Na y K por unidad de peso seco mostraron que sólo tres especies presentaban concentraciones de K superiores a las de Na (Fig. 10). La concentración de Na varió en las especies analizadas en casi dos órdenes de magnitud mientras que la de K osciló alrededor de los 400 mmol kg<sup>-1</sup> (Fig. 10a). De acuerdo al cociente molar K/Na las especies pudieron separarse en halófitas *sensu stricto* ( $K/Na \leq 0,1$ ), que incluyeron las especies con órganos fotosintéticos más suculentos, halotolerantes ( $0,1 \leq K/Na \leq 1$ ) y halorresistentes no halófitas ( $K/Na > 1$ ). Estas últimas incluyeron a las euforbiáceas, *C. punctatus* y *C. mesembrianthemifolia* (Fig. 10b).

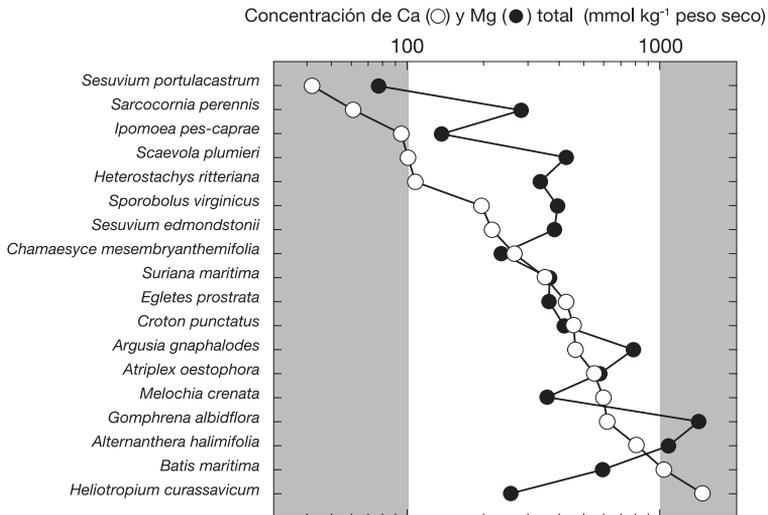
La distribución de concentraciones de Ca y Mg totales mostró mayor correlación entre estos elementos que la observada entre K y Mg. La concentración de Ca varió desde poco menos de 50 mmol kg<sup>-1</sup> en especies suculentas (*S. portulacastrum* y *S. maritima*) hasta sobrepasar 800 mmol kg<sup>-1</sup> en las amarantáceas *G. albiflora* y *A. halimifolia*, y las especies suculentas *B. maritima* y *H. curassavicum* (Fig. 11).

### 3. Concentración de elementos solubles

La concentración de iones en extractos de plantas mostró un patrón similar al obtenido con los elementos totales. Las plantas de TAC presentaron en promedio las mayores concentraciones de Na seguidas de COVE y COP (Tabla 6). Se observaron concentraciones de Na > 4.000 mmol kg<sup>-1</sup> en las especies suculentas *H. ritteriana*, *B. maritima*, *S. perennis* y las dos especies de *Sesuvium*. La concentración de K y Mg fue poco variable entre especies y sitios, mientras que la de Ca permitió separar tres grupos de plantas con concentraciones < 100 mmol kg<sup>-1</sup>, entre 100 y 150 mmol kg<sup>-1</sup>, y > 1.300 mmol kg<sup>-1</sup>, este último conformado por dos especies fuertemente acumuladoras, *B. maritima* y *H. curassavicum*.

Las especies acumuladoras de K en comparación con la disponibilidad relativa de K en el suelo fueron en orden decreciente *C. mesembrianthemifolia*, *S. plumieri*, *A. gnaphalodes*, *E. prostrata*, *S. maritima* y *G. albiflora* (Fig. 12). Las especies con menor acumulación relativa de K fueron las dos especies de *Sesuvium*, *S. perennis*, *B. maritima*, *H. ritteriana*, *H. curassavicum* y *A. oestophora*.

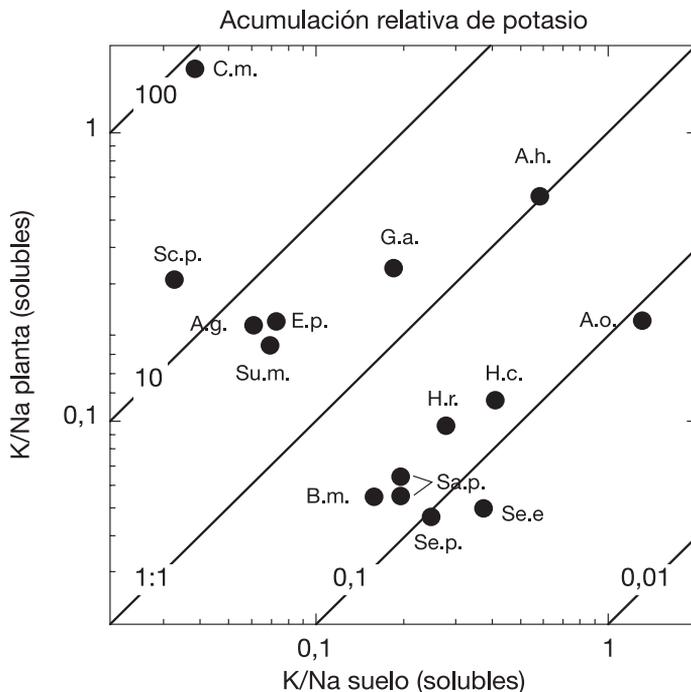




**Fig. 11.** Concentraciones foliares de Ca y Mg en las especies estudiadas ordenadas con respecto a la concentración creciente de Ca.

**Tabla 6.** Concentración de iones solubles (mmol kg<sup>-1</sup> peso seco) de plantas colectadas en los sitios muestreados.

Sitio de muestreo y especies	Na	K	Mg	Ca	K/Na	Ca/K
<b>Costa Oriental Paraguana (COP)</b>						
<i>Chamaesyce mesembryanthemifolia</i>	262	433	49	106	1,65	0,24
<i>Suriana maritima</i>	649	118	170	248	0,18	2,10
<i>Argusia gnaphalodes</i>	1411	299	421	133	0,21	0,44
<i>Egletes prostrata</i>	1789	393	80	67	0,22	0,17
<i>Scaevola plumieri</i>	2082	635	296	73	0,30	0,11
Promedio	1239	375	203	125		
<b>Bahía Tacuato (TAC)</b>						
<i>Alternanthera halimifolia</i>	722	430	648	36	0,60	0,08
<i>Gomphrena albiflora</i>	2064	691	910	35	0,33	0,05
<i>Heterostachys ritteriana</i>	4287	409	256	12	0,10	0,03
<i>Batis maritima</i>	4312	232	467	1431	0,05	6,17
<i>Sarcocornia perennis</i> (verde)	4405	276	218	58	0,06	0,21
<i>Sarcocornia perennis</i> (roja)	5068	275	283	50	0,05	0,18
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	5666	261	129	18	0,05	0,07
<i>Sesuvium edmonstonii</i>	7354	363	317	14	0,05	0,04
Promedio	4235	367	404	207		
<b>Carretera Coro-La Vela (COVE)</b>						
<i>Heliotropium curassavicum</i>	2189	254	135	1358	0,12	5,34
<i>Atriplex oestophora</i>	4037	881	344	40	0,22	0,05
Promedio	3113	568	240	699		



**Fig. 12.** Variación de la concentración relativa de K respecto a la disponibilidad total de K y Na en el suelo representadas de acuerdo a Breckle *et al.* (2002). La diagonal central indica que la concentración relativa de K en las plantas es idéntica a la medida en el suelo. Las diagonales por encima indican factores de acumulación de 10 y 100, las diagonales por debajo indican factores de reducción de la acumulación de K en favor del Na en la misma magnitud. A.g. = *Argusia gnaphalodes*, A.h. = *Althernanthera halimifolia*, A.o. = *Atriplex oestophora*, B.m. = *Batis maritima*, C.m. = *Chamaesyce mesembryanthemifolia*, E.p. = *Egletes prostrata*, G.a. = *Gomphrena albiflora*, H.c. = *Heliotropium curassavicum*, H.r. = *Heterostachys riteriana*, Sa.p. = *Sarcocornia perennis*, Sc.p. = *Scaevola plumieri*, Se.p. = *Sesuvium portulacastrum*, Se.e. = *Sesuvium edmondstonii*, Su.m. = *Suriana maritima*.

#### 4. Fraccionamiento de Ca

Las especies estudiadas constituyen un grupo heterogéneo respecto a la distribución del Ca en tejidos fotosintéticos. Las concentraciones más elevadas de Ca total correspondieron a las especies ya señaladas *B. maritima*, *H. curassavicum* y *A. gnaphalodes* (Fig. 13). Las dos primeras se caracterizaron porque la fracción soluble en agua representó más del 60% de Ca total. En las especies *C. punctatus*, *M. crenata*, *E. prostrata* y *A. gnaphalodes*, la fracción de Ca soluble en ácido acético representó más del 50% del Ca total. En las amarantáceas *G. albiflora*, *A. halimifolia* y *A. oestophora*, la fracción insoluble, presumiblemente

oxalato de Ca, fue la predominante. Las especies más suculentas presentaron concentraciones de Ca total por debajo de los 60 mmol kg<sup>-1</sup>. Sólo *H. curassavicum* y *B. maritima* se comportaron como calciótrofas estrictas.

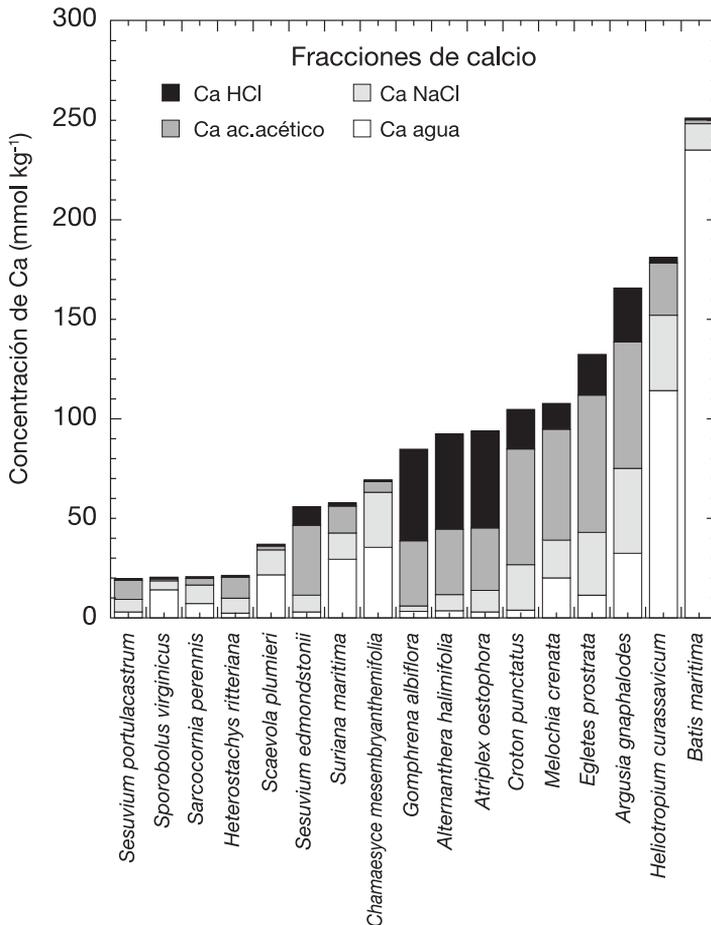


Fig. 13. Fraccionamiento de calcio de tejidos foliares de las especies estudiadas.

### 5. Abundancia isotópica de <sup>13</sup>C y <sup>15</sup>N

La abundancia natural de <sup>13</sup>C expresada como δ<sup>13</sup>C (‰) reveló la presencia de cinco especies de tipo fotosintético C4 que incluyen la gramínea *S. virginicus*, las amarantáceas *G. albiflora*, *A. halimifolia* y *A. oestophora*, y la euforbiácea *C. mesembryanthemifolia* (Tabla 7). Las demás especies presentaron cocientes isotópicos correspondientes a metabolismo fotosintético C3. Dentro de este grupo

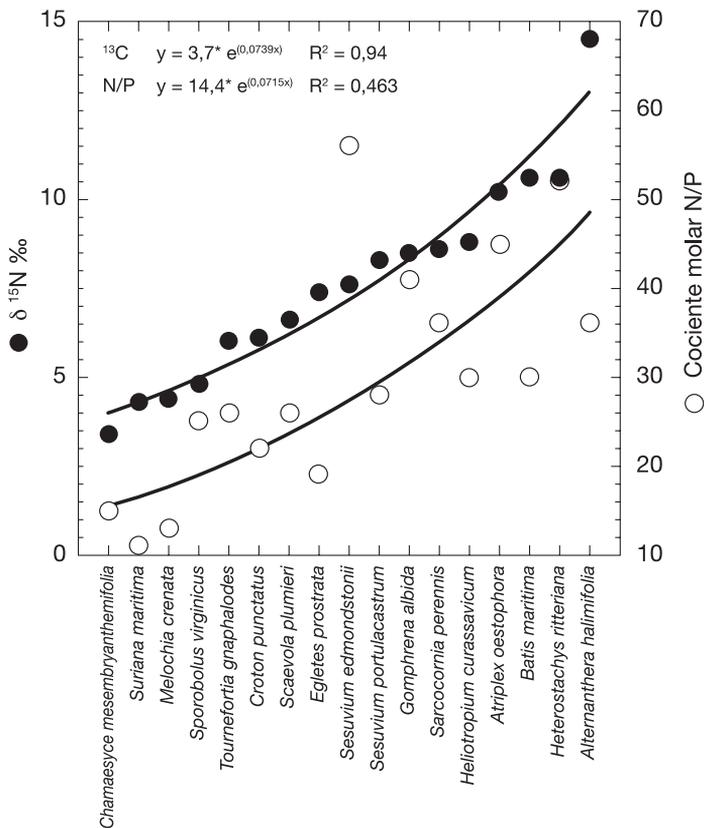
hay variaciones importantes en  $\delta^{13}\text{C}$  que revelan probablemente diferencias en eficiencia de uso de agua derivadas de estrés hídrico por sequía y/o salinidad. Las especies con mayor eficiencia de uso de agua ( $\delta^{13}\text{C} > -27\text{‰}$ ) fueron *A. gnaphalodes*, *S. maritima*, *S. portulacastrum*, *S. edmondstonii*, y las menos eficientes ( $\delta^{13}\text{C} \leq -30\text{‰}$ ) fueron *E. prostrata*, *C. punctatus* y *H. curassavicum*.

**Tabla 7.** Abundancia natural de isótopos estables en material foliar.

Sitio de muestreo y especies	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$
Costa Oriental Paraguaná (COP)		
<i>Egletes prostrata</i>	-31,2	7,4
<i>Croton punctatus</i>	-30,3	6,1
<i>Scaevola plumieri</i>	-27,9	6,6
<i>Melochia crenata</i>	-27,3	4,4
<i>Argusia gnaphalodes</i>	-26,5	6,0
<i>Suriana maritima</i>	-26,1	4,3
* <i>Sporobolus virginicus</i>	-14,6	4,8
* <i>Chamaesyce mesembrianthemifolia</i>	-14,2	3,4
Bahía Tacuato (TAC)		
<i>Heterostachys ritteriana</i>	-28,7	10,6
<i>Sarcocornia perennis</i>	-27,8	8,6
<i>Batis maritima</i>	-27,2	10,6
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	-26,2	8,3
<i>Sesuvium edmondstonii</i>	-24,0	7,6
* <i>Alternanthera halimifolia</i>	-14,2	14,5
* <i>Gomphrena albiflora</i>	-13,9	8,5
Carretera Coro-La Vela (COVE)		
<i>Heliotropium curassavicum</i>	-30,0	8,8
* <i>Atriplex oestophora</i>		
*(sombra)	-17,4	9,2
*(sol)	-16,1	10,2

\*Especies de tipo fotosintético C4.

Los cocientes isotópicos de nitrógeno fueron positivos, y variaron entre 3,5‰ en *C. mesembrianthemifolia* y 14,5‰ en *A. halimifolia*. Estos valores son de difícil interpretación sin un análisis detallado de las fuentes de N en el suelo, pero en este caso parecen indicar que estas plantas tienen suficiente abastecimiento de N del suelo, probablemente en forma de nitrato enriquecido en  $^{15}\text{N}$  en las capas superficiales del suelo. Los menores valores promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  se encontraron en las plantas de COP, en correspondencia con la menor disponibilidad de N y P en esos suelos. Esa distribución se aproxima bastante al patrón observado del cociente N/P en estas especies, el cual es un indicador del potencial de uso de N de un suelo determinado por la disponibilidad de P en el mismo (Fig. 14).



**Fig. 14.** Relación entre la abundancia natural de  $^{15}\text{N}$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ) y la relación molar N/P del tejido foliar.

## DISCUSIÓN

Las especies estudiadas constituyen un grupo heterogéneo respecto a succulencia foliar, concentración de elementos totales, relaciones iónicas y concentración de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Esta heterogeneidad ecofisiológica está relacionada con los ambientes en donde se desarrollan las distintas especies. Los suelos muestreados son más arenosos y menos salinos en el área COP sobre el istmo de Paraguaná, más arcillosos y más salinos en el área de TAC, mientras que los de COVE tienen salinidad intermedia y mayor concentración de N y P. También tiene importancia fisiológica que en los suelos de COP los cationes predominantes en el extracto acuoso son Ca y Mg, ya que ambos contrarrestan en parte el efecto del ión Na en los tejidos (Cramer 2002), permitiendo así el crecimiento de plantas a salinidades mayores.

Las especies colectadas en COP pueden considerarse psamófitas por su capacidad de establecerse en suelos inestables debido al efecto permanente de los vientos. Dentro de este grupo se encuentran también especies de bajo porte, casi arrosetadas, rastreras, o estoloníferas, tales como *C. mesembrianthemifolia*, *S. virginicus*, *E. prostrata*, *M. crenata*, *C. punctatus* e *I. pes-caprae*. El bajo porte es una característica que favorece el establecimiento de estas plantas en suelos arenosos. Las otras tres especies de este grupo (*S. plumieri*, *S. maritima* y *A. gnaphalodes*) son plantas fruticasas que pueden alcanzar hasta 1 m de altura, pero se establecen en dunas activas en las áreas relativamente protegidas del viento.

El análisis de la composición iónica de los extractos acuosos del material foliar permitió separar las especies de acuerdo a su grado de halofitismo (en este caso específicamente relacionado al Na), y calciofilia (concentración de Ca soluble). Las especies identificadas en este trabajo como halófitas estrictas son aquellas cuyo cociente molar K/Na < 0,1 (Albert 1982). En este grupo se encuentran las especies más suculentas, y todas se colectaron en TAC (*B. maritima*, *S. portulacastrum*, *S. edmondstonii* y *H. ritteriana*). Las especies no halófitas, o haloresistentes, tienen cocientes K/Na > 1, como *C. mesembrianthemifolia*, *C. punctatus* y *M. crenata*. Esta capacidad de acumulación de K en ambientes con alta salinidad contrarresta efectivamente la toxicidad citoplasmática de Na (Albert 1982; Breckle 2002). Las demás especies ocuparon una posición intermedia con cocientes K/Na entre 0,1 y 1, grupo que se denominó halotolerante. Una forma más efectiva de visualizar la capacidad de concentración de K en ambientes con alta disponibilidad de Na es la comparación entre el cociente molar K/Na de la planta con el mismo parámetro del suelo en el cual ésta desarrolla sus raíces. Los análisis de las plantas muestran que las especies suculentas identificadas como halófitas favorecen la acumulación de Na sobre la de K por un factor de 10. Lo mismo ocurre con *H. curassavicum* y *A. oestophora*, las cuales pueden ser clasificadas como halófitas acumuladoras de Na. En cambio, las especies *A. gnaphalodes*, *E. prostrata*, *S. maritima* y *G. albiflora* tienden a acumular K. Las acumuladoras de K más efectivas encontradas en este trabajo fueron *S. plumieri* por un factor de 30 y *C. mesembrianthemifolia* por un factor de 100. *Alternanthera halimifolia* se comportó como una especie neutra, cuya relación K/Na resultó idéntica a la de la fracción soluble del suelo.

La concentración de Ca total y Ca soluble permitió identificar tipos fisiológicos respecto a la acumulación de este catión. Las plantas se caracterizaron, de acuerdo a la relación molar de Ca y K solubles, en calciofobas (Ca/K < 1) y calciotróficas (Ca/K > 1) (Kinzel 1989). La relación Ca/K medida en este trabajo separa claramente los patrones de acumulación relativa de Ca en tres grupos de especies: calciofobas extremas, Ca/K < 0,1 (*H. ritteriana*, *S. edmondstonii*, *G. albida*, *A. oestophora*, *S. portulacastrum* y *A. halimifolia*); calciofobas intermedias, Ca/K entre 0,1 y 1,0 (*S. plumieri*, *E. prostrata*, *S. perennis*, *C. mesembrianthemifolia* y *A. gnaphalodes*); y calciofilas Ca/K > 1,0 (*S. maritima*, *H. curassavicum* y *B. maritima*).

El fraccionamiento de Ca confirmó el carácter calciofobo extremo de *A. oes-*

*tophora*, *A. halimifolia* y *G. albiflora*, pues más de 50% del Ca total de estas especies se encuentra en forma de oxalato. Las otras especies calciófilas extremas de acuerdo a su cociente Ca/K se distinguen porque más de 50% del Ca total se encuentra en forma de Ca extraíble con ácido acético, es decir en forma de fosfatos, pectatos, y otros compuestos similares de la pared celular (Kinzel 1989). El grupo con más de 50% del Ca total como Ca acético-soluble incluye a *E. prostrata*, *C. punctatus* y *M. crenata*. Este grupo de especies merece un análisis más preciso de las fracciones de Ca para establecer su naturaleza química específica. Además, debe destacarse la diferencia en acumulación de oxalato entre especies de Amaranthaceae, elevada en *A. oestophora* y ausente en las especies suculentas. Wiebe & Walter (1972) encuentran que las especies de Chenopodiaceae (actualmente Amaranthaceae) colectadas en lagos hipersalinos en Utah (EUA) se caracterizaron por un contenido bajo de Ca soluble, lo cual atribuyeron a la probable presencia de oxalato. En el caso de las especies estudiadas del estado Falcón esto es cierto para *A. oestophora* pero no para las especies suculentas.

Los resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  revelaron especies con metabolismo fotosintético C4 dentro de las amarantáceas, euforbiáceas y gramíneas (Medina *et al.* 1976).

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  mostraron una amplitud inesperada de más de 10‰ entre las especies estudiadas. Como ninguna de ellas es fijadora de nitrógeno, la variación de este parámetro sólo es atribuible a diferencias en el cociente isotópico de la fuente de N mineral en el suelo ( $\text{NO}_3$  o  $\text{NH}_4$ ) y a la disponibilidad misma de N. Los valores positivos apuntan hacia la utilización de  $\text{NO}_3$  enriquecido en  $^{15}\text{N}$  en las capas superficiales del suelo. Además, la disponibilidad de P en el suelo no parece limitar la utilización de N, y llama la atención la asociación positiva entre valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y la relación N/P de las hojas. Este resultado deberá confirmarse en trabajos posteriores.

### **Halófitas y psamófitas de la costa Caribe de Venezuela**

Como una contribución para futuros estudios ecofisiológicos de especies de zonas marino-costeras se compilaron en una tabla las especies conocidas para la costa caribeña de Venezuela y se evaluó su estatus ecofisiológico con base en la experiencia de los autores y la bibliografía disponible (Anexo 1). En el anexo se incluyen, hasta donde se conoce, las plantas que crecen en zonas costeras influenciadas por el aerosol marino y agua de mar intersticial, y que pueden crecer en suelos arenosos, inestables, actuando frecuentemente como formadoras y fijadoras de dunas. En ese anexo se reúne la información de numerosas publicaciones sobre material de Venezuela, y se añade información disponible para otras regiones caribeñas tanto continentales como isleñas. Para la compilación de este anexo la información recogida en el Herbario CORO a través de 28 años de trabajo continuo (R. Wingfield) ha sido esencial para definir las características ecológicas de las especies incluidas, así como también para suministrar, hasta donde fue posible, el nombre botánico actualizado de cada especie. El anexo incluye también especies introducidas, a veces invasoras, debidamente identificadas, que ya forman parte

integral de la vegetación natural de estas áreas. Esta información se considera de gran valor desde el punto de vista ecológico por las oportunidades que se abren para el estudio del fenómeno de invasiones en zonas áridas y semiáridas tropicales.

## AGRADECIMIENTOS

A los revisores de *Acta Botanica Venezuelica* quienes hicieron mejoras substanciales a la presentación de este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adams, C.D. 1972. *Flowering plants of Jamaica*. The University Press, Glasgow.
- Albert, R. 1982. Halophyten. In: *Pflanzenökologie und mineralstoffwechsel* (Kinzel, H., ed.), pp. 32-215. Ulmer Verlag. Stuttgart.
- Aristeguieta, L. 1956. Vegetación. In: *El Archipiélago de los Roques y la Orchila*. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. Ed. Sucre, Caracas.
- Breckle, S.-W. 2002. Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems. In: *Salinity: environment – plants – molecules* (Läuchli, A. & U. Lüttge, eds.), pp. 53-77. Kluwer Academic Publ. The Netherlands.
- Cramer, G.R. 2002. Sodium-Calcium interactions under salinity stress. In: *Salinity: environment – plants – molecules* (Läuchli, A. & U. Lüttge, eds.) pp. 205-227. Kluwer Academic Publ. The Netherlands.
- Duncan, W.H. & M.B. Duncan. 1987. *The Smithsonian guide to seaside plants of the Gulf & Atlantic coasts*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. & London.
- Ellenberg, L. 1978. Coastal types of Venezuela – an application of coastal classifications. *Z. Geomorph.* 22: 439-456.
- Ellenberg, L. 1985. Venezuela. In: *The world's coastline* (Bird, E.C.F. & M.L. Schwartz, eds.), pp. 105-114. Van Nostrand Reinhold Co. New York.
- Farquhar, G.D., M.H. O'Leary & J.A. Berry 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian J. Pl. Physiol.* 9: 121-137.
- Flora of North America Editorial Committee. 2003. *Flora of North America*. Vol. 4. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Godfrey, R.K. & J.W. Wooten. 1981. *Aquatic and wetland plants of Southeastern United States*. The University of Georgia Press, Athens, Georgia.
- Hoyos, J. 1985. *Flora de la Isla Margarita*. Monografía N° 34. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Caracas.
- JMP. 2000. *Statistical discovery software*. SAS Institute Inc.
- Jackson, M.L. 1964. *Análisis químico de suelos*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- Kinzel, H. 1989. Calcium in the vacuoles and cell walls of plant tissues. *Flora* 182: 99-125.

- Lasser, T. & V. Vareschi. 1957. La vegetación de los Médanos de Coro. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 17 (87): 223-272.
- Lemus-Jiménez, J.L. & N. Ramírez. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de la península de Paraguaná, Venezuela. *Acta Ci. Venez.* 53: 266-278.
- Lemus-Jiménez, L.J. & N. Ramírez. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Acta Ci. Venez.* 54: 97-114.
- Lindeman, J.C. 1953. *The Vegetation of the coastal region of Suriname*. Bibliothek der Rijksuniversiteit. Utrecht.
- Liogier, H.A. 1983. *La Flora de La Española*. Vol. 2. San Pedro de Macorís, República Dominicana.
- Liogier, H.A. 1994. *Descriptive flora of Puerto Rico and adjacent islands*. Vol. III. Editorial de la Universidad de Puerto Rico. San Juan.
- Mateucci, S. 1987. The vegetation of Falcón State, Venezuela. *Vegetatio* 70: 67-91.
- McKee, K.L., I.C. Feller, M. Popp & W. Wanek. 2002. Mangrove isotopic ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) fractionation across a nitrogen vs. phosphorus limitation gradient. *Ecology* 83:1065-1075.
- Medina, E., T. de Bifano & M. Delgado. 1976. Diferenciación fotosintética en plantas superiores. *Interciencia* 1: 96-104.
- Medina, E., E. Olivares & D. Marín. 1985. Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semi-arid tropical regions. *Medio Ambiente* 7: 91-102.
- Murphy, J. & J.P. Riley. 1962. A modified single method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27: 31-36.
- Rieger, W. 1976. *Vegetationskundliche Untersuchungen auf der Guajira-Halbinsel (Nord-Ost Kolumbien)*. Giessener Geographische Schriften. Heft 40. Geographisches Institut, Justus-Liebig Universität Giessen.
- Stevens, P.F. 2006. *Angiosperm phylogeny website*. Version 7, May 2006 <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Steyermark, J. y colaboradores. 1994. *Flora del Parque Nacional Morrocoy* (Manara, B., ed.). Fundación Instituto Botánico de Venezuela y Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI).
- Tamayo, F. 1941. Exploraciones botánicas en la Península de Paraguaná, estado Falcón. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 47: 1-78.
- Vareschi, V. 1979. *Plantas entre el mar y la tierra* (Armitano, E., ed.). Caracas.
- Walter, H. 1973. *Die Vegetation der Erde*. Bd. II. 3a. ed. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- Wiebe, H.H. & H. Walter. 1972. Mineral ion composition of halophytic species from Northern Utah. *Amer. Midl. Naturalist* 87: 241-245.
- Wunderlin, R.P. & B.F. Hansen. 2003. *Guide to the vascular plants of Florida*. 2<sup>nd</sup> ed. University Press of Florida. Gainesville.

**Anexo 1.** Halófitas y psamófitas de la costa Caribe de Venezuela. Basado en Tamayo (1941), Aristeguieta (1956), Hoyos (1985), Steyermark y colaboradores (1994), Lemus & Ramírez (2002) y revisión de R. Wingfield para Venezuela. Comparaciones para el Caribe y el Atlántico Norte con Adams (1972), Duncan & Duncan (1987), Flora of North America (2003), Godfrey & Wooten (1981), Lindeman (1953), Lio-gier (1983, 1994), Wunderlin & Hansen (2003). Las familias siguen la disposición filogenética de Stevens (2006).

Familia-Especies	Estatus
<b>Acanthaceae</b>	
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	H, M
<i>A. schaueriana</i> Moldenke	H, M
<b>Aizoaceae</b>	
<i>Sesuvium edmonstonii</i> Hook.f.	H,P
<i>S. portulacastrum</i> (L.) L.	H, P
<b>Amaranthaceae</b>	
<i>Alternanthera halimifolia</i> (Lam.) Pittier	Ht
<i>Atriplex oestophora</i> S.F.Blake	H
<i>A. cristata</i> Willd. (= <i>A. pentandra</i> Standl.)	H
<i>Gomphrena albiflora</i> Moq.	Ht
<i>Blutaparon vermicularis</i> (L.) Mears	H, MA
<i>Heterostachys ritteriana</i> (Moq.) Ung.-Sternb.	H, P
<i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A.J.Scott ( <i>Arthrocnemum/Salicornia</i> )	H
<b>Amaryllidaceae</b>	
<i>Crinum erubescens</i> Ait.	Ht, MA
<b>Apocynaceae</b>	
<i>Calotropis procera</i> (Aiton) W.T.Aiton	-, P *
<i>Rhabdadenia biflora</i> (Jacq.) Müll.Arg.	H, MA
<b>Asteraceae</b>	
<i>Egletes florida</i> Shinnery	-
<i>E. prostrata</i> (Sw.) Kuntze var. <i>glabrata</i> (DC.) Kuntze	Ht, P
<i>Gundlachia corymbosa</i> (Urb.) Bold.	H
<i>Oxycarpha suaedifolia</i> S.F.Blake	H
<b>Bataceae</b>	
<i>Batis maritima</i> L.	H, P
<b>Boraginaceae</b>	
<i>Argusia gnaphalodes</i> (L.) Heine ( <i>Mallotonia/Tournefortia</i> )	H, P
<i>Bourreria succulenta</i> Jacq.	Ht
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	Ht
<i>H. ternatum</i> Vahl	-,P
<i>Lennoa madreporoides</i> Lex.	-, P, parásita
<b>Combretaceae</b>	
<i>Conocarpus erectus</i> L.	H, MA
<i>Laguncularia racemosa</i> L.	H, M
<b>Convolvulaceae</b>	
<i>Ipomoea imperati</i> (Vahl) Griseb. (= <i>I. stolonifera</i> )	H, P
<i>I. pes-caprae</i> (L.) R.Br.	H, P
<b>Cruciferae</b>	
<i>Cakile lanceolata</i> (Willd.) O.E.Schulz	H, P
<b>Cymodoceaceae</b>	
<i>Halodule wrightii</i> Asch.	H, submersa

## Anexo 1. Continuación...

Familia-Especies	Estatus
<i>Syringodium filiforme</i> Kütz.	H, submersa
Cyperaceae	
<i>Cyperus articulatus</i> L.	Ht, pantano
<i>C. laevigatus</i> L.	Ht
<i>C. oxylepis</i> Steud.	Ht, P
<i>C. planifolius</i> Rich.	H
<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Ht
<i>E. mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Ht, pantano
<i>Fimbristylis cymosa</i> R.Br.	H, P
<i>F. ferruginea</i> (L.) Vahl	Ht
<i>F. spadicea</i> (L.) Vahl	-
<i>Schoenoplectus americanus</i> (Pers.) Schinz & Keller	-
<i>S. tabernaemontani</i> (C.C.Gmel.) Palla	Ht
Euphorbiaceae	
<i>Chamaesyce bombensis</i> (Jacq.) Small	H, P
<i>C. mesembrianthemifolia</i> (Jacq.) Dugand	Ht, P
<i>C. thymifolia</i> (L.) Millsp.	Ht, P
<i>Croton punctatus</i> Jacq.	Ht, P
<i>Hippomane mancinella</i> L.	H, P
Fabaceae	
<i>Caesalpinia bonduc</i> (L.) Roxb.	Ht, P
<i>Canavalia rosea</i> (Sw.) DC. (= <i>C. maritima</i> )	Ht, P
<i>Dalbergia ecastaphyllum</i> (L.) Taub.	Ht, P
<i>Senna italica</i> Mill.	-, P*
<i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers.	-, P
<i>T. littoralis</i> (Jacq.) Benth.	-, P
<i>T. senna</i> Kunth	-, P
<i>Vigna marina</i> (Burm.) Merr.	Ht
Goodeniaceae	
<i>Scaevola plumieri</i> Vahl	H, P
Hydrocharitaceae	
<i>Halophila baillonii</i> Asch.	H, submersa
<i>H. decipiens</i> Ostenf.	H, submersa
<i>Thalassia testudinum</i> K.D.Koenig	H, submersa
Malvaceae	
<i>Corchorus hirsutus</i> L.	Ht, P
<i>Melochia crenata</i> Vahl	Ht, P
<i>Pavonia paludicola</i> Nicholson	Ht, MA
<i>Talipariti tiliaceum</i> (L.) Fryxell var. <i>pernambucense</i> (Arruda) Fryxell	Ht
<i>Thespesia populnea</i> (L.) Correa	Ht, MA*
Molluginaceae	
<i>Mollugo verticillata</i> L.	Ht
Poaceae	
<i>Aristida venesuelae</i> Henrard	Ht, P
<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	Ht, P *
<i>C. echinatus</i> L.	Ht, P
<i>C. spinifex</i> Cav. (= <i>C. incertus</i> )	Ht, P
<i>Chloris barbata</i> Sw. (= <i>C. inflata</i> Link)	-, P

## Anexo 1. Continuación...

Familia-Especies	Estatus
<i>Leptochloa fusca</i> (L.) Kunth subsp. <i>fascicularis</i> (Lam.) N.Snow	-, P
<i>L. fusca</i> subsp. <i>uninervia</i> (Presl) N. Snow	Ht, P
<i>Leptophrium rigidum</i> Kunth	-, P
<i>Pappophorum krapovickasii</i> Roseng.	-, P
<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	H
<i>Spartina patens</i> (Aiton) Muhl.	H
<i>S. spartinae</i> (Trin.) Hitchc.	H, P
<i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lam.) Hitchc.	Ht, P
<i>S. virginicus</i> (L.) Kunth	H, P
<i>Uniola pittieri</i> Hack.	H, P
Polygonaceae	
<i>Coccoloba uvifera</i> (L.) L.	Ht, P
Portulacaceae	
<i>Portulaca halimoides</i> L.	H, P
<i>P. elatior</i> Rohrb.	Ht, P
Pteridaceae	
<i>Acrostichum aureum</i> L.	H, MA
Rhamnaceae	
<i>Condalia henriquezii</i> Bold.	Ht, P
Rhizophoraceae	
<i>Rhizophora mangle</i> L.	H, M
Rubiaceae	
<i>Erithalis fruticosa</i> L.	Ht
<i>Strumpfia maritima</i> Jacq.	Ht
Ruppiaceae	
<i>Ruppia maritima</i> L.	H, submersa
Sapindaceae	
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq. var. <i>viscosa</i>	Ht, P
Scrophulariaceae	
<i>Bontia daphnoides</i> L.	Ht, P
Surianaceae	
<i>Suriana maritima</i> L.	Ht, P
Tetrachondraceae	
<i>Polyprenum procumbens</i> L.	Ht, P
Typhaceae	
<i>Typha domingensis</i> Pers.	Ht, pantano
Verbenaceae	
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	-
Zygophyllaceae	
<i>Kallstroemia maxima</i> (L.) Hook. & Arn.	-, P
<i>Tribulus zeyheri</i> Sond. subsp. <i>macranthus</i> (Hassk.) Hadidi	Ht, P*
Totales	34 familias 73 géneros 97 especies

H = halófitas; Ht = halotolerantes y halorresistentes; P = psamófitas; M = especies de mangle; MA = especies asociadas a manglar; \* = especies introducidas; - = especie posiblemente halófito de acuerdo a su distribución costera sin información ecofisiológica.