



UNIVERSIDAD CENTRAL DE

VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

Condiciones edáficas de los herbazales halófitos de la isla La Tortuga Venezuela.

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela por el bachiller María de los Ángeles Marrero González como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología.

Tutor(a): Dra. María Beatriz Barreto

CARACAS, VENEZUELA

FEBRERO – 2013

DEDICATORIA

En memoria a Arelis María González Rodríguez.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresarle mi más profundo agradecimiento a:

Mi tutora, la profesora María Beatriz Barreto, por aceptarme en su laboratorio y permitirme realizar mi trabajo especial de grado. Gracias por su apoyo, por ser mi guía y acompañarme a lo largo de esta etapa de mi carrera.

La profesora Lourdes Suárez por su orientación, sus consejos y apoyo incondicional en la realización de este trabajo.

El Lic. Eduardo Barreto por su disposición, ayuda y colaboración en el desarrollo de este trabajo.

Al personal del laboratorio de Absorción Atómica del Instituto de Ciencias de la Tierra de la Universidad Central de Venezuela por toda la ayuda prestada en los análisis químicos realizados y su disposición a lo largo de mi trabajo.

El Prof. Ernesto Medina por su disposición, observaciones y sugerencias que constituyeron un aporte imprescindible para la culminación exitosa de este trabajo.

RESUMEN

En la isla La Tortuga y sus cayos, entre los que se destacan cayo Herradura y Los Tortuguillos, se desarrollan comunidades de plantas herbáceas adyacentes a sistemas de dunas en zonas topográficamente bajas y protegidas del efecto del viento y aerosol salino. Las especies observadas en estos herbazales halófitos que se disponen en grupos formando parches monoespecíficos son: *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth, *Batis maritima* L., *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., y *Sarcocornia ambigua* (Michx.) M.A. Alonso & M.B. Crespo.

Para comprender la relación entre la dominancia de la vegetación y diversos factores edáficos, se estimó la cobertura y altura de herbazales monoespecíficos de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* en cuadratas a lo largo de transectos establecidos en el eje de mayor longitud del parche de herbazal. En cada cuadrata fue tomada una muestra de suelo para determinar la densidad aparente, porcentaje de humedad, textura, salinidad, profundidad del nivel freático, pH, contenido de materia orgánica y cationes totales (sodio, potasio, magnesio y calcio). Los datos ambientales se analizaron mediante ANOVAs de una vía, y la relación entre los atributos de la vegetación y las variables edáficas mediante estadística multivariada (Análisis de Componentes Principales y Análisis de Correspondencia Canónica).

Los resultados obtenidos sugieren que a escala local la composición florística de las comunidades herbáceas responde principalmente a los cambios en la salinidad del suelo y profundidad del nivel freático. Los herbazales dominados por *Sporobolus* se localizan en zonas topográficamente más elevadas donde la salinidad del suelo es menor y la profundidad del nivel freático mayor. Por otra parte los herbazales dominados por *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* están asociados a sustratos significativamente más salinos y con altas concentraciones de sodio. El modelo de ordenación correspondiente al Análisis de Correspondencia Canónica demuestra que gran parte de la estructura comunitaria de los herbazales halófitos en la isla La Tortuga es explicada por diferencias en las condiciones del suelo donde las principales variables que modulan la vegetación son: la profundidad del nivel freático, salinidad, textura y pH de los suelos.

INDICE GENERAL

Contenido	Pág.
RESUMEN	i
INDICE GENERAL	ii
INDICE DE FIGURAS	iv
INDICE DE TABLAS	iv
I. INTRODUCCION	1
II. MARCO TEÓRICO	3
II.1. Dunas Costeras, ambientes y distribución	3
II.2. Dunas Costeras, tipos de vegetación.....	3
II.3. Dunas Costeras, zonación de la vegetación y sus causas	5
II.3.1. Zonación de la vegetación	5
II.3.2. Causas de la zonación	7
II.3.2.1. Salinidad	7
II.3.2.2. Enterramiento	8
II.4. Dunas Costeras y herbazales halófitos	8
III. ANTECEDENTES	13
IV. OBJETIVOS	15
IV.1. General.....	15
IV.2. Específicos.....	15
V. MATERIALES Y MÉTODOS	16
V.1. Área de estudio	16
V.1.1. Ubicación y descripción general	16
V.1.2. Clima	16
V.1.3. Origen de la isla.....	16
V.1.4. Vegetación	18
V.2. Metodologías.....	19

Contenido	Pág.
V.2.1. Estudios de campo	19
V.2.1.1. Muestreo	19
V.2.1.2. Vegetación	19
V.2.1.3. Suelo	19
V.2.2. Análisis de laboratorio	20
V.2.3. Análisis Estadísticos	25
VI. RESULTADOS.....	26
VI.1. Estructura de los herbazales halófitos	26
VI.2. Condiciones edáficas de los herbazales	27
VI.3. Correlación entre variables edáficas	33
VI.4. Relaciones entre la vegetación y las variables edáficas: contribución relativa de las condiciones del sustrato en la composición de los herbazales halófitos	35
VII. DISCUSIÓN.....	37
VII.1. Zonación y composición de los herbazales halófitos.....	37
VII.2. Variables edáficas	38
VII.3. Condiciones edáficas de los herbazales halófitos y estructura de la vegetación.....	39
VIII. CONSIDERACIONES FINALES.....	41
IX. BIBLIOGRAFÍA.....	42
X. ANEXOS	48
A. Herbazales de <i>Sporobolus</i> y <i>Batis</i> , en Punta Arenas (TPA), isla La Tortuga.	48
B. Herbazales de <i>Sesuvium</i> y <i>Sarcocornia</i> en Punta Arenas (TPA), isla La Tortuga.	49
C. Ubicación de los herbazales de <i>Sporobolus</i> , <i>Batis</i> , <i>Sesuvium</i> <i>Sarcocornia</i> en los sitios de muestreo en los cayos Tortuguillo Oeste (TGO) y Tortuguillos Este (TGE).	50
D. Ubicación de los herbazales de <i>Sporobolus</i> , <i>Batis</i> , <i>Sesuvium</i> y <i>Sarcocornia</i> en Punta Arenas (TPA), isla La Tortuga	51

INDICE DE FIGURAS

<i>Figura</i>	<i>Pág.</i>
1. Distribución general de Dunas Costeras en el mundo	4
2. Comunidades de plantas halófitas de los herbazales de la isla La Tortuga	12
3. Localización de los sitios de muestreo	17
4. Muestra de suelo para densidad aparente	20
5. Tamices empleados en análisis granulométrico.....	21
6. pHmetro Oakton	22
7. Método de pasta saturada.	23
8. Mufla Digital	24
9. Diagrama de ordenación de las variables edáficas (PCA)	34
10. Ordenación de los atributos estructurales de la vegetación y las variables edáficas (CCA)	36

INDICE DE TABLAS

<i>Tabla</i>	<i>Pág.</i>
1. Clasificación de las especies de plantas halófitas características del Caribe	18
2. Cobertura y altura de los herbazales halófilos de <i>Sporobolus</i> , <i>Batis</i> , <i>Sesuvium</i> y <i>Sarcocornia</i>	26
3. Características físicas de los suelos de los herbazales halófitos	28
4. Características químicas de los herbazales halófitos	29
5. Características Físico-químicas de los suelos de los herbazales halófitos por sitio de muestreo	30
6. Características Físico-químicas de los suelos de los herbazales halófitos por especie dominante	32
7. Matriz de correlación de las variables edáficas	33
8. Factor de inflación de la varianza de las variables edáficas consideradas en el Análisis de Correspondencia Canónica	35

I. INTRODUCCIÓN

La isla La Tortuga y sus cayos, entre los que se destacan cayo Herradura y Los Tortuguillos, constituyen un archipiélago, que forma parte de las Dependencias Federales de Venezuela. Es la segunda isla más grande del país, con una superficie aproximada de 155 Km² (Hernández, 2010). Las variaciones edáficas, geomorfológicas y climáticas del archipiélago, generan un mosaico de tipos de vegetación donde encontramos comunidades de manglares costeros, bosques xerófilos bajos, arbustales xerófilos litorales y **herbazales litorales halófitos y psamófilos** (Huber y Alarcón, 1988). Las comunidades de herbazales halófitos y psamófilos en las cuales se enfoca el presente trabajo son propios de sistemas de dunas arenosas.

Los sistemas de dunas arenosas forman parte de un ecosistema único que representa una transición espacial entre los ambientes continentales y marinos. Estos sistemas son característicos de **islas** y ambientes terrestres costeros, dominados por el aporte de sedimentos por el efecto del viento, el oleaje y las mareas (Martínez y col, 2004).

La naturaleza dinámica de los ambientes de dunas arenosas debido a la influencia constante de perturbaciones naturales como fuertes vientos y tormentas, influye sobre los procesos de erosión y acreción del sustrato. Estos procesos y fuerzas actúan conjuntamente y de forma diferencial desde la línea de costa hacia el continente, generando una **heterogeneidad espacial en las condiciones del sustrato** que da a lugar a un mosaico de tipos de vegetación (Hesp, 2004; Maun, 2004).

Hasta la fecha las investigaciones realizadas principalmente en zonas templadas y en el paleotrópico, demuestran la existencia de un patrón en la distribución espacial de las especies de comunidades halófitas y psamófilas, como respuesta a la variación de los distintos **factores** bióticos, **abióticos y edáficos** (Araujo y Pereira, (sf); Álvarez y col., 2001; Bornman y col., 2004) en los ecosistemas de dunas costeras. Dentro los principales factores ambientales están la topografía y edad del sustrato, influencia del aerosol marino, movimiento de arenas, desarrollo del suelo, salinidad, lámina de agua y nivel freático (Willis y col., 1959; Sauer, 1976; Doing, 1985; Barbour y col., 1985; Álvarez y col., 2001; Bornman y col., 2004), así mismo otros como el pH del suelo, contenido de materia

orgánica, porcentaje de humedad y nutrientes han mostrado un importante papel en la composición y distribución espacial de la vegetación (Oosting y Billings, 1942; Olson 1958; Holton y Johnson, 1979).

En general la distribución espacial de plantas halófitas en respuesta a los distintos factores ambientales ha sido muy bien estudiada en las zonas templadas (Ungar, 1991, 2008; Khan y Ungar, 2000), sin embargo, en los herbazales y arbustales halófilos de las zonas tropicales, particularmente en el neotrópico las investigaciones son insuficientes.

Para la isla La Tortuga poco se ha publicado de la vegetación y flora y hasta la fecha no se encuentra compilaciones de trabajos realizados en los ecosistemas de dunas costeras en los cuales la dinámica de la comunidad, geomorfología, factores ambientales e interacciones bióticas se integren, por lo que este estudio representa un aporte al conocimiento de la flora, estructura y condiciones del suelo de las comunidades de plantas de herbazales halófitos y psamófilos en ambientes insulares.

II. MARCO TEÓRICO

II.1. Dunas costeras, ambientes y distribución.

Las dunas costeras forman parte de un ecosistema único que representa una transición espacial entre los ambientes continentales y marinos. Estos sistemas se pueden encontrar en cualquier isla y ambiente terrestre dominado por el aporte de sedimentos producto del efecto del viento, el oleaje y mareas (Martínez y col, 2004).

Una de las características más excepcionales de estos ecosistemas marinos-costeros es su gran variabilidad en términos de dimensiones geomorfológicas, heterogeneidad espacial y diversidad de especies (Martínez y col, 2004, Kim y Yu 2009). Los climas y biomas en los que se desarrollan las dunas costeras son muy diversos, cubriendo hábitats ecológicos desde latitudes polares hasta los trópicos, y climas secos donde se desarrollan desiertos, hasta climas muy húmedos característicos de bosques lluviosos tropicales (Fig. 1) (Snead, 1972; Van der Maarel, 1993a, b; Kelletat, 1995).

En las latitudes tropicales estos ambientes eólicos costeros se encuentran ampliamente distribuidos. En general se han reportado dunas en el sureste de Asia, Indonesia, Tailandia, Filipinas, costas de África, India y Australia. En el neotrópico encontramos estos sistemas en Florida y grandes dunas móviles, semimóviles y estabilizadas en México (península de Yucatán) y Brasil. En Venezuela podemos encontrarlas en la península de Paraguaná, en las islas de Margarita y La Tortuga. En el resto del Caribe se observan dunas en las islas de Cuba, archipiélago de las Bahamas, y las islas Turcas y Caicos (Hesp, 2004).

II.2. Dunas costeras, tipos de vegetación

Los ambientes marino-costeros de los sistemas de dunas arenosas se caracterizan por la constante influencia de perturbaciones naturales; procesos como la erosión y la acreción, los cambios en el nivel del mar, el aerosol salino y el efecto del viento actúan constantemente y determinan la formación de distintas comunidades vegetales (Araujo y Pereira, (sf); Hesp, 2004). Todos estos procesos y fuerzas actúan conjuntamente y de forma diferencial desde la línea de costa (zona de mayor exposición), hacia zonas más internas y protegidas, generando una **heterogeneidad espacial en las condiciones del sustrato** que da a lugar a un mosaico de tipos de vegetación, estableciéndose desde plantas de hábito herbáceo y arbustivo hasta árboles (Baskin y Baskin, 2001, Greaver y Sternberg 2006).

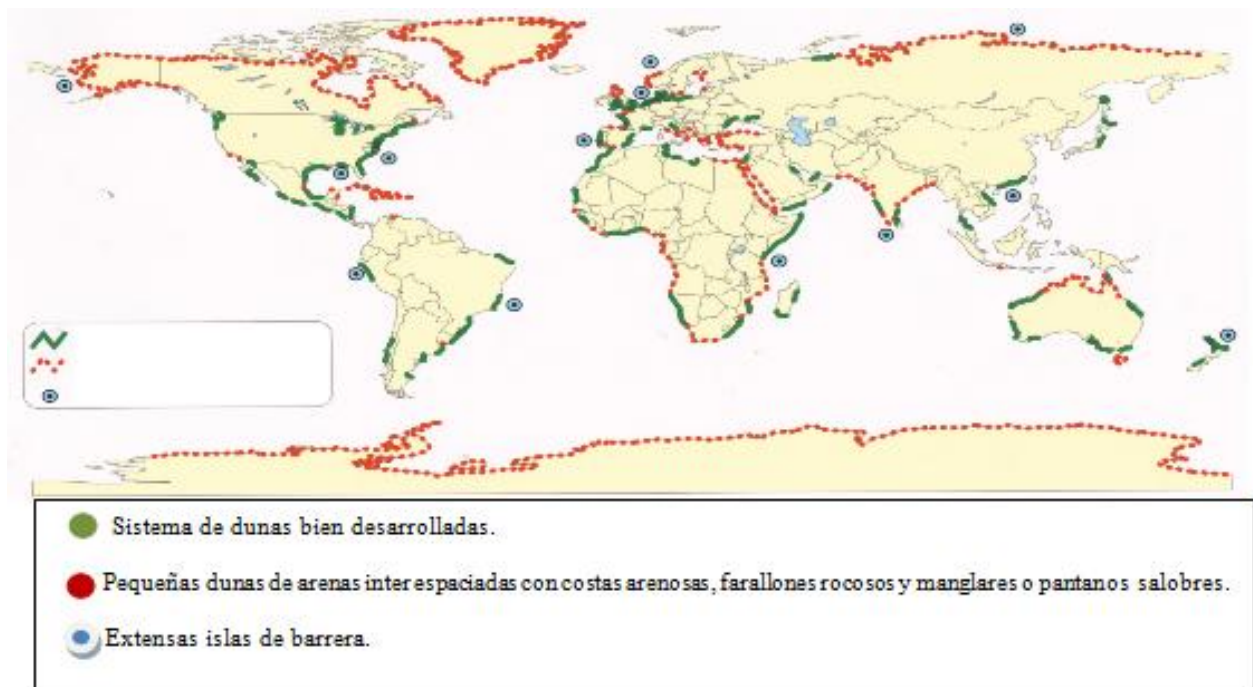


Fig. 1. Distribución generalizada de dunas costeras en el mundo. La distribución coincide con la aparición en el mundo de playas de arena dominadas por el efecto de las olas y con sistemas de barreras costeras. Tomado y modificado de Martínez y col. (2004).

La alta heterogeneidad ambiental de los ecosistemas de dunas costeras provee una gran variedad de hábitats especializados para muchos organismos. La flora y fauna encontrada en estos ambientes está muy influenciada por la movilidad del sustrato, temperaturas extremadamente altas, sequía, inundación por la marea, salinidad y limitaciones de nutrientes, y como respuesta a estas condiciones limitantes poseen ciertas características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento (Martínez y col, 2004).

El éxito de las especies que habitan los sistemas de dunas parece estar asociado a la adaptación que presentan a la combinación de los distintos factores y las condiciones extremas. A macro-escala la composición florística varía con la latitud y la temperatura, a micro-escala la composición, cobertura y fisionomía de la vegetación está relacionada con las condiciones del suelo contraladas principalmente por la geomorfología (Kim y Yu, 2009). La compleja relación entre la geomorfología, el suelo y la vegetación ha sido bastante estudiada como factor clave formador de patrones y procesos ecológicos, tal complejidad se puede visualizar como una cadena de causas entre los fenómenos geomorfológicos, condiciones del suelo y patrones en la vegetación (Kim y Yu, 2009).

II.3. Dunas costeras, zonación de la vegetación y sus causas.

II.3.1. Zonación de la vegetación

Los ambientes de costas arenosas se caracterizan por una heterogeneidad ambiental que es causada en parte por la diversidad geomorfológica (Kim y Yu, 2009). Los factores que modifican los sistemas de dunas costeras son básicamente el viento, oscilaciones del nivel del mar y la presencia o ausencia de la vegetación. En estos procesos, el tiempo es también un factor importante actuando en la evolución y el desarrollo de la línea de costa. En estos ambientes sedimentarios, un perfil de suelo, representa una serie de tiempo, desde playas recientes hasta playas más antiguas a menudo estabilizadas. Los factores mencionados anteriormente crean una gran variedad de formas del terreno que van desde dunas altas y bermas de playas, donde la lámina de agua se encuentra muy por debajo de la superficie del suelo, hasta planicies que se encuentran menos elevadas y que pueden estar permanentemente inundadas. Esta variedad de ambientes se ve reflejada en la diversidad de tipos de vegetación (Moreno-Casasola 1986, Moreno-Casasola y Castillo 1992, Alarcón y Cuenca 2005, Lane y col, 2008).

Las relaciones entre la geomorfología, el suelo, y las diferentes unidades de vegetación son impulsadas por factores extrínsecos como el viento y factores intrínsecos como el relieve de la duna (medida indirecta de la profundidad del nivel freático) (Kim y Yu, 2009). Los procesos eólicos son responsables de la entrada del aerosol salino y el transporte de los granos de arena desde las fuentes externas, afectando principalmente la fisionomía de la vegetación y las características del suelo (Kim y Yu, 2009).

Existe un gradiente natural en estos ecosistemas desde la costa hasta las zonas internas de la isla o del continente. Gradientes espaciales resultantes de la cercanía del océano en los cuales varían factores como el aerosol salino, la velocidad del viento, y transporte de sedimentos (Sykes y Wilson, 1991), entre otros, y gradientes temporales dados principalmente por la edad del sustrato. Nuevas dunas se forman en las zonas oceánicas de las islas, y a medida que se mueven gradualmente hacia la parte interna de las islas o del continente, las dunas tienen más edad y por lo general son más bajas, estas escalas de tiempo varían entre 100 a 1000 años (Araujo y Pereira, sf, Miller y col. 2009).

Estos gradientes determinan la formación y diferenciación de tres grandes zonas: dunas frontales, inter-dunas y dunas internas. Las más nuevas y de gran longitud son las dunas frontales, estas se crean en las zonas más expuestas al océano donde los sedimentos son depositados, la acción de las olas y el viento generalmente actúan como constructores de las dunas frontales, produciendo lentamente zonas elevadas y depresiones (Miller y col, 2009). Las áreas inter-dunas, adyacentes a dunas frontales, son zonas topográficamente menos elevadas, donde ocurren grandes depositaciones de sedimentos y como consecuencia presentan menor profundidad del nivel freático (Miller y col, 2009). Finalmente las dunas internas son zonas menos perturbadas, tanto las dunas frontales como las inter-dunas protegen a las dunas internas y son las áreas de mayor estabilidad y de menor estrés (Miller y col, 2009).

La riqueza y composición de las especies así como su abundancia difieren entre hábitats, las dunas frontales perturbadas con mayor frecuencia presentan la menor riqueza de especies. Las áreas de inter-dunas se caracterizan por la dominancia de gramíneas coloniales tolerantes al lavado excesivo del agua de mar y la mayor diversidad está asociada a las dunas internas o áreas más protegidas que presentan una geomorfología más estable (Martínez y col, 2004, Miller y col, 2009).

La vegetación que se establece en cada zona difiere en cuanto a florística y fisionomía, debido en parte al grado de exposición, intensidad de la perturbación y concentración de los nutrientes (Miller y col, 2009). Diferencias morfológicas y funcionales entre las especies pueden explicar por qué algunas sobreviven a las condiciones adversas de las dunas costeras, y por qué otras especies son más abundantes en zonas o micro-hábitats específicos del sistema (Ripley y Pammenter, 2004).

Desde un punto de vista funcional cada zona descrita presenta un grupo de plantas distintivas adaptadas a las condiciones particulares del área. En la actualidad se han descrito tres grupos importantes de plantas: constructores de dunas, estabilizadores tolerantes al entierro y estabilizadores intolerantes al entierro (Ehrenfeld, 1990; Stallins, 2005). Los constructores de dunas tienen un rápido crecimiento vertical luego de un evento de depositación de sedimentos, los tallos y raíces de estas plantas ayudan a estabilizar las dunas frontales en formación.

Las plantas tolerantes a la depositación de arenas soportan el lavado excesivo y la inundación por las mareas, adicionalmente estas plantas se caracterizan por tener una red particular de rizomas que estabilizan las zonas bajas (inter-dunas) afectadas por las tormentas de mareas. Por último, las plantas estabilizadoras intolerantes al entierro, son generalmente especies de vida más larga que se encuentran en dunas fijas e inter-dunas en zonas interiores más protegidas.

II.3.2. Causas de la zonación

Existe mucha controversia acerca de cuál es el factor principal en determinar la zonación de las comunidades vegetales en los sistemas de dunas arenosas; Wilson y Sykes (1999) demostraron en un trabajo realizado en el norte de Nueva Zelanda que la depositación de sedimentos y la salinidad del suelo son los principales factores ambientales que pueden limitar el crecimiento de las plantas a lo largo de dunas arenosas en un gradiente isla-océano. Otros factores que explican la distribución, composición y abundancia de la vegetación en ambientes de dunas arenosas son la humedad del sustrato (Sykes y Wilson, 1991; Miller y col, 2009), la elevación con respecto al nivel medio del mar (Sykes y Wilson; 1991), la posición topográfica (Kim y Yu, 2009; Miller y col., 2009), el contenido de nutrientes (Miller y col, 2009) y las perturbaciones (Miller y col 2009).

II.3.2.1. Salinidad

Las sales pueden afectar a las plantas de dos formas: a través de la salinidad de la rizósfera lo cual dificulta la absorción del agua, así como la toma de ciertos iones que pueden ser tóxicos para algunas especies; y mediante el aerosol salino el cual deseca las hojas, un factor de suma relevancia en plantas perennes las cuales están sometidas constantemente a dicho estrés (Wilson y Sykes, 1999).

Los cambios en la topografía con la distancia desde la costa hacia la parte interna en las distintas zonas de dunas arenosas están acompañados por cambios en la salinidad del sustrato. Las entradas de agua dulce por inundación desde el continente y por lluvias actúan como moduladores de salinidad en estos ambientes (Forbes y col 2008). Sin embargo en dunas arenosas desarrolladas en climas muy secos o en ambientes insulares, el efecto del aerosol salino, la percolación y/o movimiento vertical ascendente del agua de mar determinan la salinidad del suelo.

Las diferencias en la topografía, combinadas con la distancia desde la costa crea un mosaico de ambientes hipersalinos, salinos y no salinos, que explica en parte la zonación de la vegetación observada en dunas arenosas de ambientes marino-costeros (Wilson y Sykes, 1999; Medina y col, 1988).

II.3.2.2. “Enterramiento”

El enterramiento de las plantas es un evento recurrente en estos ambientes eólicos debido a la actividad de las olas y el viento. Las olas depositan grandes cantidades de sedimentos a la playa que luego son transportadas tierra adentro por vientos con velocidades superiores a los 16 Km/h (Maun, 2004). Este proceso afecta todos los aspectos de las plantas, y el microambiente del suelo como la temperatura, humedad, densidad aparente, salinidad, disponibilidad de nutrientes, pH, niveles de oxígeno y radiación. La alteración física del micro ambiente puede incrementar los microorganismos del suelo, cambiar el radio entre microorganismos aerobios y anaerobios, disminuir la formación de micorrizas, incrementar la respiración y disminuir la tasa de fotosíntesis (Maun, 2004).

El estrés por el enterramiento con arena en estos ambientes es muy frecuente, la intensidad del estrés es mayor en las dunas frontales con respecto a las inter-dunas, y de muy baja intensidad en las dunas posteriores y estables, Maun y Perumal (1999) proponen que la tolerancia diferencial al enterramiento por las distintas especies de plantas en las dunas costeras, puede ser una de las principales causas de la zonación.

Es importante tener en cuenta que cualquiera que sea el factor ambiental en determinar la disposición espacial de los distintos tipos de vegetación, las tolerancias ambientales de las especies a dicho factor debe estar correlacionada con su posición a lo largo de la zonación.

II.4. Dunas costeras y herbazales halófitos

La especies de plantas halófitas (plantas que sobreviven y se reproducen en ambientes donde la concentración de NaCl es mayor a 200 mM (Flowers y Colmer, 2008) constituyen el 1% de la flora mundial, algunas de estas especies muestran un crecimiento óptimo en condiciones salinas, mientras que otras crecen de manera óptima en la ausencia de sal. La tolerancia de todas las plantas halófitas a la salinidad se basa en la absorción controlada y la compartimentación de iones sodio (Na^+), potasio (K^+) y cloruro (Cl^-) y la síntesis de solutos orgánicos (Flowers y Colmer, 2008).

Los suelos de los sistemas de dunas costeras son naturalmente salinos producto de la inundación periódica con agua de mar, o bien por la penetración de las sales que se mueven con la brisa marina (Hagemeyer, 1997; Medina y col., 2008). En función del grado de salinidad de estos suelos una gran variedad de comunidades de plantas halófitas logran establecerse.

La alta salinidad de los suelos representa una gran restricción en el desarrollo de las plantas debido a que exhiben entre otras características un bajo potencial hídrico que limita la disponibilidad del agua (Taiz y Zeiger, 2002). Muchas comunidades de plantas completan su ciclo de vida en estos ambientes debido a adaptaciones morfológicas y funcionales que permiten su desarrollo en estos suelos salinos (Baskin y Baskin, 2001; Flowers y Colmer, 2008).

Algunas de las especies de plantas halófitas características de los ambientes costeros del neotrópico son: *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth, *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., *Batis maritima* L. y *Sarcocornia ambigua* (Michx.) M.A. Alonso & M.B. Crespo (Lonard y Judd, 1997; Medina y col, 2008; Lonard y col, 2011).

II.4.1. *Sporobolus virginicus*

Sporobolus virginicus (Fig. 2a) pertenece a la familia de las Poaceae. Esta gramínea se distribuye en las costas de África, Oeste de India, Australia, Estados Unidos, México, e islas del Caribe, crece en una amplia variedad de sustratos que abarcan desde texturas arenosas hasta arcillosas (FAO, consulta en línea).

Sporobolus es una de las especies de plantas estabilizadoras de dunas en ambientes marino-costeros, y se dispone espacialmente sobre las bermas de playa y aquellas zonas sobre el límite de la marea alta debido a que no es tolerante a inundaciones prolongadas (FAO, consulta en línea). Crece sobre suelos ligeramente salinos, es considerada una gramínea halotolerante (Medina y col., 2008) y la presencia de glándulas salinas en las hojas le permite secretar iones sodio aunque no existen evidencias de la acumulación de este ión en respuesta a la alta salinidad (Marcum y Murdoch, 1992; Bell y O`Leary, 2003).

II.4.2. *Batis maritima*

Batis maritima (Fig. 2b) es una planta perteneciente a la familia de las Bataceae, que incluye a un solo género: *Batis*, con solo dos especies. Este subarbusto de 0,1-1,5 m de altura se desarrolla en las costas tropicales y subtropicales de Norteamérica, América central, norte de sur América e islas del Caribe (Lonard y col, 2011). El sustrato sobre el cual se establece esta planta varía desde arenas calcáreas y silíceas, hasta suelos arcillosos (Lonard y col, 2011). *Batis* es característica de los pantanos salobres y dunas costeras, su disposición está restringida a aquellas zonas protegidas de la acción del viento, donde la depositación de sedimentos es mínima (especie no tolerante al entierro por arena), también se encuentra en los márgenes de planicies salobres sujetas a inundación en épocas de mayor precipitación, y muchas veces asociada a sustratos hipersalinos (Lonard y col, 2011; Medina y col, 1989). Las adaptaciones al estrés salino de esta especie incluyen la succulencia, alta presión osmótica y acumulación de iones Na^+ y Cl^- en las hojas (Medina y col, 1989).

II.4.3. *Sesuvium portulacastrum*

Sesuvium portulacastrum (Fig. 2c) es una especie que pertenece a la familia de las Aizoaceae. Esta planta herbácea se encuentra distribuida en las costas de los cinco continentes, presente en muchas islas tropicales así como en playas subtropicales, es considerada una especie pionera en las zonas adyacentes a la costa donde el movimiento de arena está influenciado por la prevalencia del viento (Lonard y Judd, 1997). *Sesuvium* crece frecuentemente en zonas topográficas posteriores a la costa justo sobre el límite de marea alta, es tolerante al aerosol salino y al enterramiento por la arena (Lonard y Judd, 1997).

Esta especie logra establecerse en una gran variedad de sustratos que incluyen piedra caliza, corales (en pozos de marea), arena y playas no consolidadas. Las raíces de esta planta estolonífera pueden extenderse 15-30 cm en el suelo, mientras que numerosas raíces adventicias desarrolladas en los nodos sólo penetran 2-6 cm dentro del suelo (Lonard y Judd, 1997).

Sesuvium presenta una serie de adaptaciones que le permiten sobrevivir en condiciones de alta salinidad (toleran concentraciones de 200-900 mM de cloruro de sodio), entre las destacan la succulencia, incorporación de iones Na^+ y producción de oxalatos en las hojas (Lonard y Judd 1997; Medina y col, 1989).

II.4.4. *Sarcocornia ambigua*

Sarcocornia ambigua (Fig. 2d) es una planta perteneciente a la familia de las Chenopodiaceae. Este subarborescente se encuentra distribuido en las costas de sur América (Medina y col, 2008). Crece generalmente en zonas intermedias o bajas de los pantanos salobres en condiciones de suelos con un buen drenaje, donde no se den altas condiciones de reducción del sustrato (Davy y col, 2006). Es una planta colonizadora de sustratos de textura arenosa característicos de las primeras etapas de la sucesión en pantanos salobres, formando grupos de un metro o más de diámetro (Davy y col, 2006). *Sarcocornia* puede desarrollarse en suelos con grandes fluctuaciones en la salinidad, presentando como adaptaciones a estas condiciones hojas y tallos succulentos y capacidad de osmoregulación mediante la acumulación de compuestos orgánicos e iones inorgánicos en las vacuolas, manteniendo un bajo potencial hídrico en los tejidos (Davy y col, 2006).

En Venezuela estas cuatro especies de plantas halófitas son características de los ambientes de dunas arenosas. Alarcón y Cuenca (2005) en las dunas arenosas costeras de la Península de Paraguaná, definen cinco posiciones topográficas empleando como criterio la composición florística. Estas posiciones corresponden a: crestas de dunas, pendientes de dunas, depresiones de dunas, médanos y planicies. Las especies consideradas en el presente estudio representan la flora característica de las planicies, dominadas por hierbas succulentas de las familias Aizoaceae (*Sesuvium*), Bataceae (*Batis*) y Chenopodiaceae (*Sarcocornia*) (Colmenares, 2009, Alarcón y Cuenca 2005, Ricardi 2000)

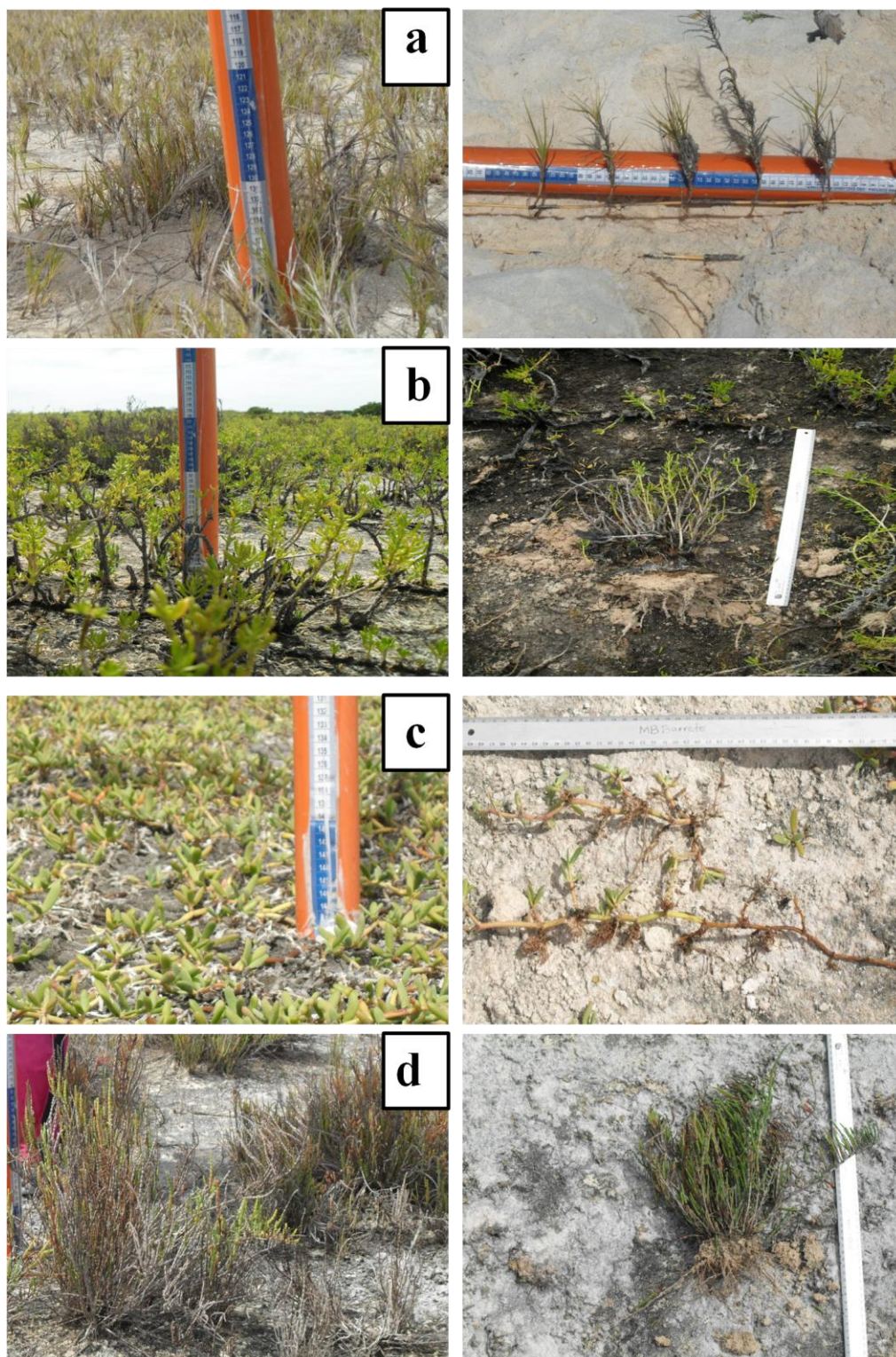


Fig. 2. Comunidades de plantas halófitas de los herbazales en la Isla La Tortuga. a) *S. virginicus*, b) *B. maritima*, c) *S. portulacastrum* y d) *S. ambigua*. Fotos María Marrero.

III. ANTECEDENTES

Numerosas investigaciones han examinado la disposición de plantas halófitas en respuesta a distintos factores ambientales (Ungar, 1991; Khan y Ungar, 2000). En la mayoría de los ecosistemas marinos-costeros de zonas templadas se han podido determinar patrones en la disposición espacial de las especies a lo largo de gradientes ambientales, sin embargo, en los herbazales halófitos de zonas tropicales, particularmente en el neotrópico las investigaciones son insuficientes como para dilucidar los posibles patrones en la distribución de las especies y sus causas.

Sykes y Wilson (1991), en una investigación de la vegetación asociada a los sistemas de dunas costeras en Nueva Zelanda, encontraron mediante herramientas de correlación múltiple, y correlación canónica entre la vegetación y distintos factores ambientales que los principales factores que afectan los patrones de la estructura de la comunidad son un complejo de variables relacionadas con la distancia desde el mar, elevación de la marea, alcalinidad y humedad del suelo.

Álvarez y col. (2001) en la laguna La Mata, España evaluaron una serie de factores edáficos; contenido de humedad de los suelos, pH, concentración de iones Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ y K^+ , nivel freático y duración de la inundación, a lo largo de un gradiente topográfico desde la zona más baja ubicada en el borde de la laguna de mayor inundación, hasta el límite superior donde no se observaba la lámina de agua, con estos datos y los resultados de los aspectos florísticos se establecieron las posibles relaciones entre cada una de las variables ambientales y las especies identificadas mediante un análisis de correspondencia canónica (CCA), encontrando como variables que explican la zonación de estas comunidades el periodo de inundación, la salinidad total y la relación $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$.

Pennings y Moore (2001) realizaron sus estudios en Georgia USA y previamente en Rhode Island, encontrando que no sólo afectaba la distribución de las especies aspectos abióticos como el estrés a la inundación, sino que existía un complejo de factores bióticos determinantes como la competencia interespecífica, lo cual fue demostrado a través de experimentos en campo.

En el sur de Sudáfrica, en la desembocadura del Río Orange trabajos dirigidos por Bornman y col. (2004), evidenciaron como un factor determinante de la distribución espacial de la vegetación la profundidad del nivel freático debido a que representaba la principal fuente de agua en este ambiente desértico. A su vez, esta profundidad del agua subsuperficial estaba correlacionada con la salinidad de los suelos, por lo que este parece ser uno de aspectos contribuyentes en la zonación de las especies.

Investigaciones más recientes sugieren que la dinámica de la vegetación en pantanos salobres depende de la limitación de factores estresantes, principalmente la salinidad de los suelos y la disponibilidad de oxígeno afectada por la presencia de la lámina de agua en el gradiente de inundación (Silvestri y col., 2005).

En Venezuela muy pocos sistemas de dunas han sido estudiados en detalle como para dilucidar cuál de los posibles factores es el más importante, sin embargo, Medina y col. (1989) llevaron a cabo una investigación en el estado Falcón donde evaluaron distintas unidades de vegetación, desde manglares y comunidades de plantas halófitas, pasando por diferentes unidades de vegetación halofóbica, hasta los bosques deciduos. En el perfil realizado a través del área de estudio encontraron que las especies más representativas de cada unidad de vegetación muestran un patrón de distribución asociado con la posición topográfica y la fluctuación en la lámina de agua (Medina y col, 1989). Cambios muy sutiles en el nivel del suelo, en el orden de 5-20cm, determinaban cambios en la salinidad e inundación, y de esta manera la coexistencia de especies de plantas halofíticas y halofóbicas (Medina y col, 1989).

Existen una serie de explicaciones a estos patrones en la distribución de las especies en donde no sólo juegan un papel importante factores abióticos como el estrés salino y la inundación, sino también factores bióticos como la competencia, no obstante casi todos los patrones observados en la naturaleza son el resultado de un complejo de múltiples factores y procesos actuando simultanea y sinérgicamente.

IV. OBJETIVOS

IV.1. OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la cobertura y los suelos de herbazales halófilos dominados por *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth, *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., *Batis maritima* L. y *Sarcocornia ambigua* (Michx.) M.A. Alonso & M.B. Crespo, en ambientes arenosos de la isla La Tortuga (Venezuela).

IV.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

Estimar la cobertura de herbazales halófilos de *Sporobolus*, *Sesuvium*, *Batis* y *Sarcocornia*.

Cuantificar las condiciones edáficas: textura, densidad aparente, porcentaje de humedad, nivel freático, pH, conductividad, salinidad, contenido de materia orgánica y concentración de cationes (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^{+} y K^{+}) de herbazales halófilos de *Sporobolus*, *Sesuvium*, *Batis* y *Sarcocornia*.

Estudiar la relación entre la composición y estructura de los herbazales halófilos dominados por *Sporobolus*, *Sesuvium*, *Batis* y *Sarcocornia* y las variables edáficas.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

V.1. ÁREA DE ESTUDIO

V.1.1. Ubicación y descripción general

La isla La Tortuga pertenece a las dependencias federales de Venezuela, está ubicada en el mar Caribe frente a la costa centro-oriental venezolana a **10°56'50" latitud Norte** y **65°18'50" longitud oeste**, presenta una superficie aproximada de 155 Km² ubicándose como la segunda isla más grande de Venezuela. El relieve es predominantemente plano donde la mayor altura no supera los 40 msnm (Méndez, 2007).

La isla cuenta con una serie de islotes, entre los que se destacan en el extremo noroccidental cayo Herradura y Los Tortuguillos, ambos muy cerca de la isla La Tortuga (Hernández 2010) (Fig. 3) con suelos de arenas calcáreas.

V.1.2. Clima

No se tienen datos climáticos de La Tortuga debido a la ausencia de estaciones meteorológicas. La estación más cercana, La Orchila presenta una precipitación promedio anual de 320 mm (1959-1989). Los meses de mayor precipitación son noviembre y diciembre con una pluviosidad promedio de 60 mm y 54 mm respectivamente y la temperatura media anual registrada es de 27 °C (1960 – 1989) (INAMEH, en línea).

V.1.3. Origen de la isla

En la isla se encuentran dos formaciones geológicas: formación La Tortuga y formación Cerro Gato. El componente litológico está dominado por calizas cristalinas, macizas porosas y compactas. La superficie de la isla está conformada por tres terrazas, la terraza I corresponde al miembro Punta Piedras donde aflora la formación La Tortuga, la terraza II representa a la formación Cerro Gato y la terraza III corresponde a la unidad superior más antigua de la formación La Tortuga (PDVSA, 2005, consulta en línea).

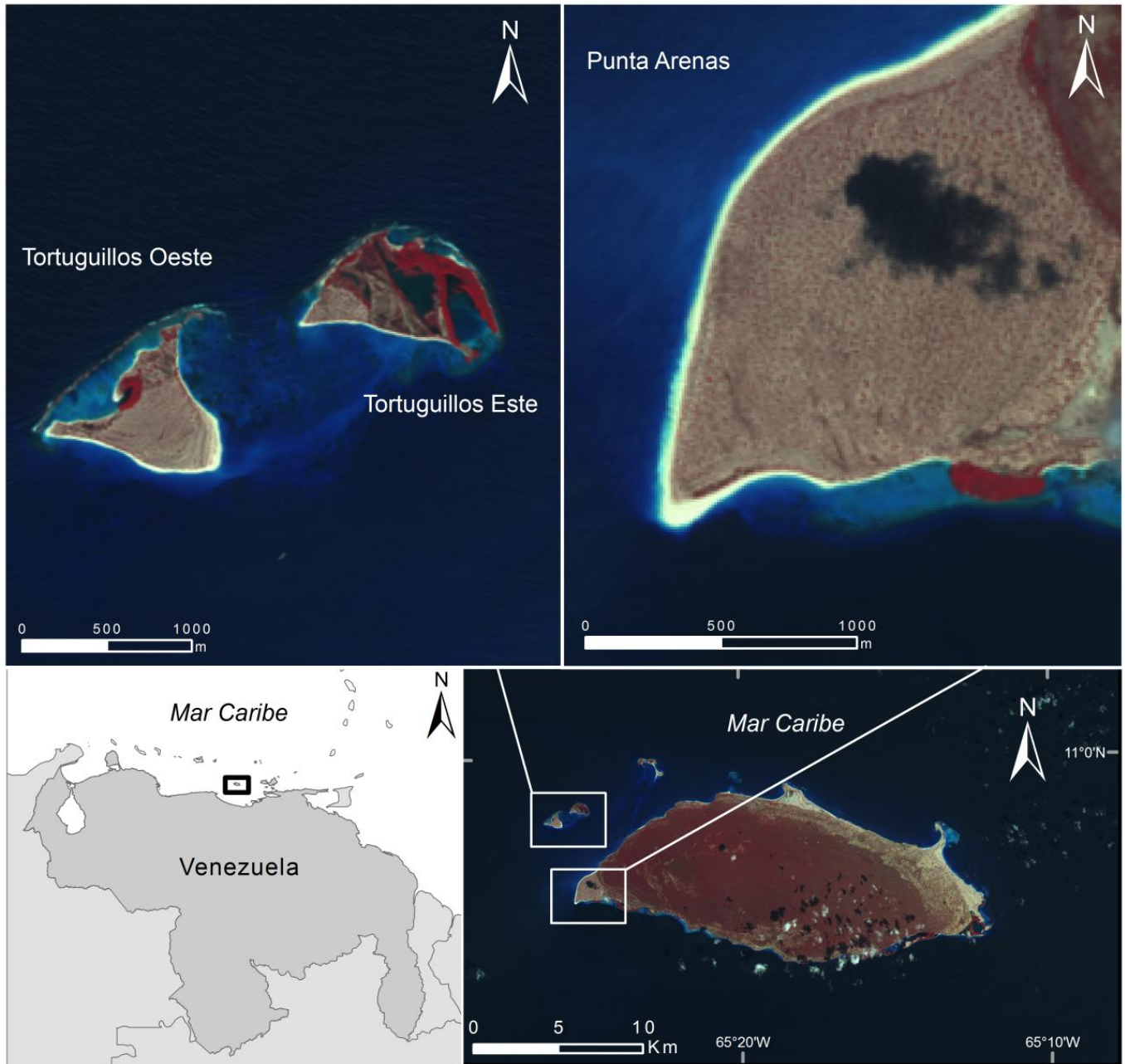


Fig. 3. Localización de los sitios de muestreo, en el extremo oeste Punta Arenas y al noroeste de la Isla cayos Tortuguillo Este y Oeste. Elaborado por Eduardo Barreto-Pittol

V.1.4. Vegetación

Huber y Alarcón (1988) reportan para la isla la tortuga cuatro unidades de vegetación: herbazales halófitos y psamófilos, arbustales xerófilos litorales, bosques xerófilos bajos y manglares costeros, siendo la primera unidad el objeto de estudio en este trabajo.

Las comunidades de plantas de los herbazales halófitos en la isla y en sus cayos asociados están dominadas por *Sporobolus virginicus*, *Sesuvium portulacastrum*, *Batis maritima* y *Sarcocornia ambigua* (tabla 1.), estas cuatro especies se encuentran dispuestas en grupos formando parches monoespecíficos de forma alargada y gran tamaño (con diámetros comprendidos entre 25-50m), también pueden observarse otras especies de hierbas en muy baja cobertura como *Capraria biflora* L., y en ocasiones arbustos aislados o en pequeños grupos de *Conocarpus erectus* L., *Scaevola plumieri* (L.) Vahl. y *Jaquinia armillaris* Jacq.(Anexo A y B). Estas cuatro comunidades de plantas herbáceas se desarrollan en dunas estabilizadas. *Sporobolus* y *Sesuvium* se establecen en dunas frontales, móviles y poco estabilizadas donde la depositación de sedimentos, el viento y aerosol salino como factores desecantes afectan la estructura y fisionomía de la vegetación, así como también en dunas estabilizadas alcanzando una mayor cobertura. *Batis* y *Sarcocornia* se observan en dunas estabilizadas y protegidas del viento, o adyacentes a los márgenes de bosques de manglares de *Avicennia germinans* L. y *Rhizophora mangle* L. Cada uno de los herbazales estudiados se encuentran en zonas internas de la islas y cayos donde se localizan dunas estabilizadas y planicies adyacentes a parches de manglar que le proveen protección del viento.

Tabla 1. Clasificación y Características de las especies de plantas halófitas comunes en las dunas costeras del Caribe (USDA, consulta en línea).

Nombre científico	Familia	Habito de crecimiento	Forma y orientación	Color de la flor	Duración
<i>Sporobolus virginicus</i>	Poaceae	Gramínea	Erecta	Marrón	Perenne
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	Aizoaceae	Herbácea	Decumbente	Rosa-Morada/Blanca	Perenne
<i>Batis marítima</i>	Bataceae	Sub arbusto	Erecta	Verde/Blanca	Perenne
<i>Sarcocornia ambigua</i>	Chenopodiaceae	Sub arbusto	Erecta		Perenne

V.2. METODOLOGÍA

V.2.1. Estudios de campo

V.2.1.1. Muestreo

El muestreo se realizó en la isla La Tortuga en el sector Punta Arenas (TPA) y en sus cayos adyacentes Tortuguillo Este (TGE) y Tortuguillo Oeste (TGO). En cada localidad se escogieron los herbazales mono-específicos de mayor extensión dominados por *Sporobolus*, *Sesuvium*, *Batis* y *Sarcocornia*. En las localidades de TPA y TGE se seleccionaron ocho herbazales, dos herbazales dominados por *Sporobolus*, dos por *Sesuvium*, dos por *Batis* y dos herbazales por *Sarcocornia*. En TGO se muestrearon sólo tres herbazales, dos de ellos dominados por *Sporobolus*, y uno dominado por *Batis* (Anexo C y D)

En cada herbazal sobre un transecto en sentido del diámetro de mayor longitud, se establecieron cinco cuadratas de 1x1 m espaciadas por distancias de 5 m ó 10 m en función de la longitud total del herbazal (5m en los herbazales cuyo diámetro medía menos de 25m, y 10m en aquellos que medían más de 50m). En cada parcela se estimaron los atributos estructurales de la vegetación y se determinaron variables hidro-edáficas.

V.2.1.2. Vegetación

En cada cuadrata se estimó el porcentaje de cobertura total y por especie, tomando en cuenta tanto la parte verde de la planta como la seca. Para la altura de la planta se tomaron cuatro medidas de forma aleatoria con una cinta métrica.

V.2.1.3. Suelo

En cada parcela se tomó una muestra superficial de suelo de 0-10 cm de profundidad con tubos de PVC de 2" de diámetro interno para determinar la densidad aparente (DA) y el porcentaje de humedad inicial del suelo (Fig. 4). Para la estimación de la textura, pH del suelo, conductividad específica, salinidad, contenido de materia orgánica, y concentración de sodio (Na^+), potasio (K^+), calcio (Ca^{2+}) y magnesio (Mg^{2+}) se tomó una muestra de suelo de 0-20 cm de profundidad con ayuda de un barreno.

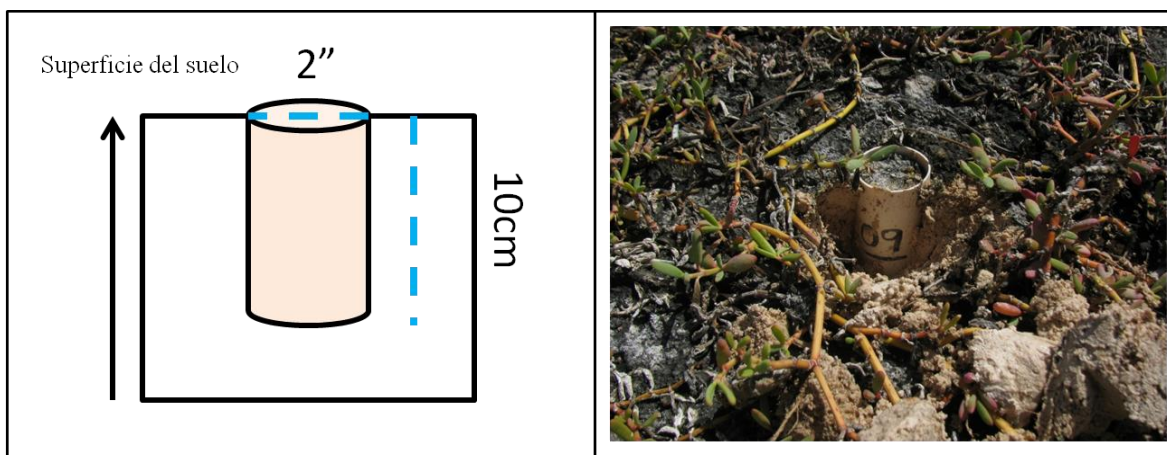


Fig. 4. Toma de la muestra de suelo para la determinación de densidad aparente. Foto Eduardo Barreto-Pittol

Se midió la profundidad del agua freática con una vara graduada, para ello se abrió un orificio de 1m de profundidad por cada cuadrata con ayuda del barreno, y luego de transcurridas 48 h se tomaron las medidas de profundidad de la lámina de agua.

En aquellas parcelas donde había agua freática se tomo una alícuota para medir el pH con un pHmetro de campo HANNA (modelo HI 991301) y la salinidad con un refractómetro digital.

V.2.2. Análisis de laboratorio

En el laboratorio se determinó la masa húmeda de las muestras de suelo en los cilindros de PVC para DA en una balanza de 0,01g de precisión. Una vez pesadas las muestras se colocaron a secar al aire (cubiertas con papel para permitir la evaporación del agua y evitar la contaminación de las muestras). El peso se monitoreó hasta obtener un valor constante.

La densidad aparente se calculo por la relación entre la masa seca de la muestra y el volumen ocupado.

$$DA = \frac{\text{masa seca (g)}}{\text{Volumen del cilindro (cm}^3\text{)}}$$

El análisis granulométrico fue realizado con tamices de 2,00 mm, 0,71 mm y 0,425 mm con los que se obtuvo la fracción de arena media, y con cribas de 0,212 mm, 0,180 mm y 0,045 mm para la estimación de la fracción de arenas finas. En este análisis se pesaron 0,500-0,250 Kg de suelo seco (los primeros 20 cm de suelo, muestra obtenida en campo con ayuda de un barreno). Cada muestra se colocó en agitación por 15 minutos en la serie de tamices (del de mayor apertura hasta el menor) (Fig. 5). Con los pesos de cada fracción fue calculado el porcentaje de las mismas. Para el resto de los análisis de las variables del suelo se utilizó la fracción obtenida por granulometría con un tamaño de partículas < 2,00 mm.

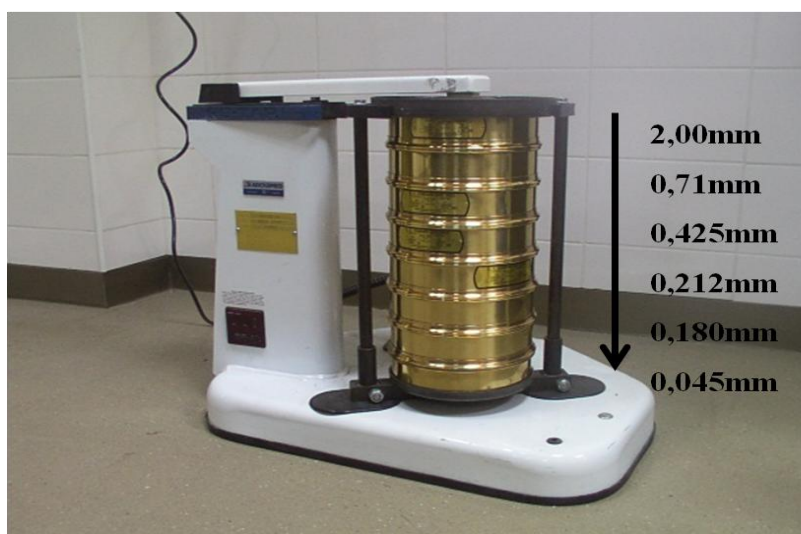


Fig. 5. Tamices empleados en el análisis granulométrico de las muestras de suelo.

La textura de los suelos se determinó por el método del hidrómetro (Bouyouco 1962). Se pesaron 100 g de suelo seco a los cuales se añadió 50 ml de una solución de pirofosfato de sodio 0,02N, esta suspensión se dejó en reposo 10 min, posteriormente se añadieron 200 ml de agua destilada y se colocó en agitación por 15min, transcurrido el tiempo se transfirió la mezcla a un cilindro graduado de 1 L y se aforó con agua destilada. Se midió la gravedad específica (g/L) con un hidrómetro de alta sensibilidad así como también la temperatura de la solución a los 40 s, 2 h y 24 h. El blanco se preparó con 50 ml de pirofosfato de sodio 0,02N llevándolo a 1 L con agua destilada.

Se corrigieron las lecturas de la gravedad específica con la temperatura de la solución según la siguiente ecuación:

$$\text{Lectura real} = \text{medida leída (g/L)} + (\text{temperatura medida (°C)} - 20^{\circ}\text{C}) \times 0,36 \text{ g/L}^{\circ}\text{C}.$$

Los cálculos del porcentaje de arena, limo y arcilla se muestran a continuación, para ello se tomaron los valores corregidos de gravedad específica.

$$\% \text{ de arcilla} = \frac{\text{lectura del hidrómetro (g/L) a las 2h} \times 100}{\text{Peso de la muestra (g)}}$$

$$\% \text{ de limo} + \text{arcilla} = \frac{\text{lectura del hidrómetro (g/L) a los 40s} \times 100}{\text{Peso de la muestra (g)}}$$

$$\% \text{ de arena} = 100 - (\% \text{ de limo} + \text{arcilla})$$

El pH y la conductividad específica se determinó rehidratando 3 g de suelo seco en 15 ml de agua deionizada (relación 1:5). La suspensión se agitó manualmente durante 5 min y luego se dejaron en reposo por 14 h, transcurrido el tiempo se midió en el sobrenadante el pH y la conductividad con pHmetro Oakton con un electrodo para pH y otro para conductividad (Fig. 6).



Fig. 6. pHmetro empleado para la medición de pH y conductividad específica en las muestras de suelo.

La salinidad de las muestras de suelo se estimó por el método de pasta saturada (Zhangy y col., 2005). Se pesaron 5 g de suelo seco en un vaso de precipitado de 25 ml, con ayuda de un gotero se añadió agua deionizada gota a gota hasta saturar la muestra, en este punto la

muestra presenta una consistencia pastosa, brillante que no se adhiere a las paredes del beacker. El suelo saturado se filtró por succión con papel de filtro de grado cualitativo, el filtrado se recolectó en tubos de centrifuga de 15 ml (Fig. 7) y finalmente se midió la salinidad con un refractómetro digital en una alícuota de 400 μ L.

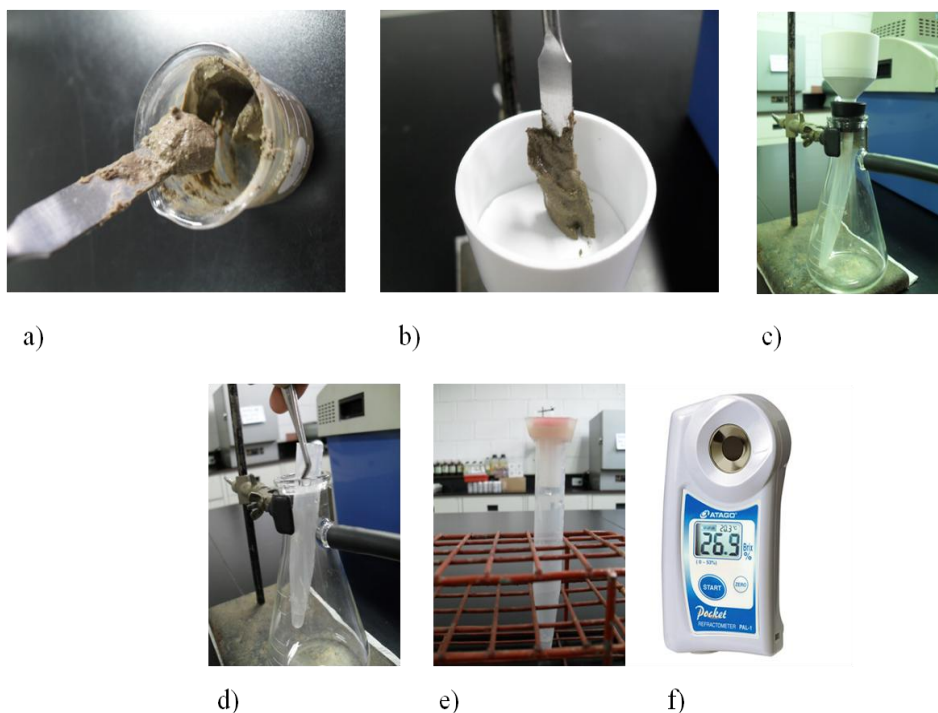


Fig. 7. Método de Pasta saturada a) Muestra de suelo saturada con agua deionizada, b) y c) Filtración de la muestra por succión, d) y e) recolección del filtrado en tubos Falcon, f) refractómetro digital empleado para la cuantificación de la salinidad. Fotos Maria Marrero.

El % de humedad, de materia orgánica y de carbonatos totales en las muestras de suelo se estimó por ignición (Heiri y col., 2001). Se pesaron 5 g de suelo seco en crisoles de cerámica previamente lavados con ácido clorhídrico (HCl) 4M (por 24h), secados en la estufa a 110°C (durante 24h) y pesados en una balanza analítica de 0,0001g de precisión. Las muestras se introdujeron en una mufla digital a 105°C por 2½h, transcurrido el tiempo se colocaron en un desecador hasta alcanzar temperatura ambiente luego de lo cual se pesaron y por diferencia de peso (pérdida de masa) se estimó el % de humedad.

Terminada la primera etapa las muestras se colocaron en la mufla nuevamente por 2½h a 450°C, y se repitió el procedimiento anterior para estimar por diferencia de peso el

contenido de materia orgánica. Finalmente el porcentaje de carbonatos totales se evaluó incinerando las muestras a 750°C por 2½h (Fig. 8). Cada uno de intervalos de los tiempos en el ensayo fue contado a partir de haber alcanzado la mufla la temperatura indicada.



Fig. 8. Muestras de suelo en mufla digital a 750 °C. Foto Maria Marrero.

Para la determinación de la concentración total de cada uno de los cationes en las muestras de suelo se realizó una digestión con HCl 4M. Se pesaron 400mg de suelo seco en vasos de precipitado de 50ml y posteriormente se agregaron 10ml de HCl 4M, dejando la muestra en digestión por 20-30min. La solución obtenida se filtró y se recolectó el filtrado en balones de 100ml los cuales fueron aforados con agua deionizada.

La concentración de K^+ , Na^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} fue determinada en un equipo de absorción atómica. La concentración de iones K^+ y Na^+ fue cuantificada por la técnica de emisión a la llama, mientras que la concentración de Ca^{2+} y Mg^{2+} por absorción atómica con una lámpara combinada de Ca^{2+}/Mg^{2+} . En ambos casos el método empleado fue el de curvas de calibración. Por interpolación se cuantificó la concentración de los respectivos iones en cada muestra.

V.2.3. Análisis estadístico

Las diferencias entre las variables del sustrato (hidro-edáficas) y la vegetación entre localidades y tipo de herbazales fueron evaluadas con la técnica de ANOVA de una vía (Daniel, 2002) y la prueba a posteriori de Tukey, los supuestos para aplicar esta prueba son normalidad de los residuales la cual fue evaluada gráficamente y homocedasticidad evaluada con la prueba de Levene (Daniel, 2002). En aquellos casos donde no se cumplieron los supuestos requeridos por el ANOVA, fue aplicada la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (Siegel y Castellan, 1995). El programa utilizado en estos análisis fue el STATISTICA 7.

La relación entre los aspectos florísticos y estructurales de la vegetación con las variables ambientales fue evaluada mediante herramientas multivariadas. Inicialmente se aplicó un Análisis de Componentes Principales (PCA) (Afifi y Clark, 1996) a la matriz de parámetros ambientales (variables hidroedáficas) para reducir el número de variables en función de su comportamiento, el propósito de este análisis fue reducir dimensionalidad al sistema minimizando la multicolinealidad o redundancia entre las variables medidas (Legendre y Legendre, 2000), para este análisis se utilizó el programa PAST (Hammer, 2001).

La relación entre los atributos estructurales de la vegetación con las variables edáficas se exploró mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) (Ter Braak, 1986) dada la distribución unimodal de las especies en función de los parámetros ambientales. Previo a realizar el diagrama de ordenación se seleccionaron las variables edáficas que mejor explican la estructura de la comunidad con el programa PRIMER 6.1.13, para ello se empleó la rutina BEST (BioEnv) que arroja como resultado la mejor combinación de variables que explican los patrones espaciales de la vegetación. Finalmente para el diagrama de ordenación se empleó el programa CANOCO versión para Windows 4.5.

VI. RESULTADOS

VI.1. Estructura de los herbazales halófilos

Los atributos estructurales de la vegetación estimados en los herbazales halófilos de la isla La Tortuga fueron cobertura por especie y altura. La cobertura de los herbazales en las tres localidades (TGO, TGE y TPA) varían entre un 28 y 87% (Tabla 2). La cobertura para todas las especies fue menor en TPA. Los herbazales dominados por *Batis* presentaron altos porcentajes de cobertura (64%, $p < 0,05$, $n=25$), mientras que la cobertura de los herbazales de *Sporobolus*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* no mostraron diferencias significativas.

La altura de los herbazales conformados por especies de habito erecto, *Sporobolus*, *Batis* y *Sarcocornia*, vario entre 20 a 60 cm, y los herbazales de *Sesuvium*, planta con habito rastrero o decumbente, poseen alturas menores a 6 cm. *Batis* fue la especie con mayor altura promedio para todas las localidades.

Tabla 2. Cobertura y altura de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* en los transectos establecidos en los tres sitios: TGO, TGE y TPA. Los resultados representan la media $\pm$ desviación estándar, $n=5$

Sitio	Especies	Transecto	Cobertura (%)		Altura (cm)	
TGO	<i>Sporobolus</i>	1	54	$\pm$ 21	38	$\pm$ 2
		2	51	$\pm$ 20	29	$\pm$ 7
	<i>Batis</i>	1	87	$\pm$ 18	57	$\pm$ 3
TGE	<i>Sporobolus</i>	1	74	$\pm$ 6	34	$\pm$ 3
		2	45	$\pm$ 7	31	$\pm$ 3
	<i>Batis</i>	1	87	$\pm$ 11	49	$\pm$ 3
		2	57	$\pm$ 8	45	$\pm$ 5
	<i>Sesuvium</i>	1	45	$\pm$ 9	3	$\pm$ 1
		2	47	$\pm$ 15	6	$\pm$ 2
	<i>Sarcocornia</i>	1	46	$\pm$ 12	24	$\pm$ 2
		2	54	$\pm$ 18	24	$\pm$ 4
TPA	<i>Sporobolus</i>	1	35	$\pm$ 17	24	$\pm$ 5
		2	42	$\pm$ 22	22	$\pm$ 5
	<i>Batis</i>	1	44	$\pm$ 17	32	$\pm$ 11
		2	40	$\pm$ 8	34	$\pm$ 3
	<i>Sesuvium</i>	1	39	$\pm$ 13	3	$\pm$ 1
		2	42	$\pm$ 13	5	$\pm$ 2
	<i>Sarcocornia</i>	1	38	$\pm$ 11	31	$\pm$ 6
		2	28	$\pm$ 16	26	$\pm$ 4

VI.2. Condiciones edáficas de los herbazales.

Las características físico-químicas cuantificadas permiten establecer las condiciones edáficas sobre las cuales se desarrollan los herbazales halófitos en la Isla La Tortuga y cayos adyacentes.

Los herbazales de *Sporobolus* se desarrollan en sustratos de menor salinidad (Tabla 3), asociados a su vez con una mayor profundidad del agua freática y menor humedad, por su parte los herbazales de *Sesuvium*, *Batis* y *Sarcocornia* están asociados a sustratos altamente salinos y a una menor profundidad del nivel freático. Los cuatro tipos de herbazales caracterizados en este estudio se desarrollan en suelos arenosos con bajo porcentaje de partículas finas como limo y arcillas. Los suelos del sector TPA mostraron mayor contenido de partículas finas.

El pH del suelo varía entre 7,65 (ligeramente alcalinos) y 8,91, valores característicos de sustratos calcáreos (Tabla 4). Los herbazales dominados por *Batis* y *Sarcocornia* se encuentran en sustratos de mayor alcalinidad, mientras que herbazales de *Sporobolus* y *Sesuvium* están asociados a sustratos de menor pH. Las altas concentraciones de sodio en estos suelos explican parcialmente las diferencias encontradas. En los suelos de los herbazales dominados por *Sporobolus* el porcentaje de materia orgánica fue más bajo, de igual forma la concentración total de iones como sodio y potasio. Entre los diferentes tipos de herbazales y localidades no se observaron diferencias en el porcentaje de carbonatos y concentración de calcio en los suelos (Tabla 3).

Tabla 3. Características físicas de los suelos de los herbazales halófitos.

Sitio	Especies	Transecto	Suelo						Agua freática			
			DA (g/cm ³)	LimA (%)	Humedad (%)	Salinidad (‰)	NF (cm)	Salinidad (‰)				
TGO	<i>Sporobolus</i>	1	1,14 ± 0,05	5 ± 2	15 ± 4	10 ± 4	53 ± 6	23 ± 4				
		2	1,07 ± 0,09	4,5 ± 0,2	15 ± 3	10 ± 3	49 ± 6	28 ± 3				
	<i>Batis</i>	1	1,10 ± 0,05	5,3 ± 1,9	13 ± 4	24 ± 8	44 ± 11	44 ± 2				
TGE	<i>Sporobolus</i>	1	1,17 ± 0,04	0,0 ± 0,0	9 ± 1	7 ± 3	64 ± 4	36 ± 2				
		2	1,15 ± 0,07	0,4 ± 0,8	6 ± 2	2 ± 0	58 ± 8	37 ± 2				
	<i>Batis</i>	1	1,05 ± 0,05	4,1 ± 1,7	18 ± 1	32 ± 4	35 ± 1	44 ± 1				
		2	1,10 ± 0,04	2,4 ± 0,3	16 ± 1	39 ± 10	35 ± 2	52 ± 1				
	<i>Sesuvium</i>	1	1,26 ± 0,03	2,8 ± 1,1	10 ± 1	29 ± 1	48 ± 2	50 ± 2				
		2	0,89 ± 0,15	8,6 ± 2,0	18 ± 4	29 ± 13	28 ± 4	43 ± 2				
	<i>Sarcocornia</i>	1	1,23 ± 0,15	3,2 ± 2,2	15 ± 1	38 ± 8	42 ± 5	52 ± 4				
		2	1,10 ± 0,08	3,3 ± 1,9	16 ± 2	28 ± 1	33 ± 3	50 ± 3				
TPA	<i>Sporobolus</i>	1	1,06 ± 0,08	5,2 ± 3,0	11 ± 2	14 ± 7	48 ± 6	47 ± 1				
		2	1,06 ± 0,09	2,0 ± 1,2	6 ± 3	6 ± 2	63 ± 5	44 ± 2				
	<i>Batis</i>	1	1,30 ± 0,14	19,2 ± 3,2	17 ± 3	77 ± 17	20 ± 3	54 ± 14				
		2	1,37 ± 0,09	20,2 ± 3,6	15 ± 2	86 ± 7	17 ± 2	58 ± 8				
	<i>Sesuvium</i>	1	1,23 ± 0,06	22,4 ± 3,5	19 ± 2	48 ± 8	21 ± 1	60 ± 9				
		2	1,21 ± 0,11	21,3 ± 2,4	20 ± 3	40 ± 17	20 ± 1	52 ± 9				
	<i>Sarcocornia</i>	1	1,58 ± 0,10	16,0 ± 2,0	14 ± 1	42 ± 6	29 ± 1	55 ± 12				
		2	1,62 ± 0,10	17,2 ± 1,7	17 ± 3	47 ± 17	26 ± 1	52 ± 7				

Densidad aparente (DA), porcentaje de limo mas arcilla (LimA), porcentaje de humedad y salinidad. Nivel freático (NF) y salinidad del agua freática de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* en los transectos establecidos en los tres sitios: TGO, TGE y TPA. Son presentados los valores de la media ± desviación estándar, **n=5**.

Tabla 4. Características químicas de los suelos de los herbazales halófitos.

Sitio	Especies	Transecto	pH	MO (%)	Carbonatos (%)	Na ⁺ (mol/Kg)	K ⁺ (mol/Kg)	Ca ²⁺ (mol/Kg)	Mg ²⁺ (mol/Kg)
TGO	Sporobolus	1	7,66 ± 0,15	1,88 ± 0,15	17,53 ± 4,35	171,66 ± 24,92	6,35 ± 0,73	9852,05 ± 480,75	271,27 ± 43,81
		2	8,33 ± 0,34	2,12 ± 0,13	29,85 ± 1,66	190,92 ± 26,66	6,41 ± 1,51	8776,80 ± 788,50	389,72 ± 88,94
	Batis	1	7,93 ± 0,04	2,69 ± 0,25	28,46 ± 1,95	293,95 ± 66,43	9,47 ± 1,30	8681,17 ± 406,95	209,09 ± 25,87
TGE	Sporobolus	1	8,05 ± 0,38	2,22 ± 0,03	29,21 ± 2,59	182,27 ± 19,50	4,55 ± 0,70	9690,42 ± 560,96	215,36 ± 15,89
		2	8,01 ± 0,09	1,93 ± 0,07	24,43 ± 2,04	191,32 ± 82,01	3,02 ± 0,63	9727,96 ± 584,53	458,14 ± 57,47
	Batis	1	7,92 ± 0,22	2,35 ± 0,21	15,38 ± 3,67	324,98 ± 17,06	9,86 ± 0,45	9699,71 ± 1020,13	448,07 ± 56,89
		2	8,94 ± 0,05	2,51 ± 0,17	30,14 ± 2,94	373,16 ± 54,81	11,04 ± 1,23	9906,75 ± 428,60	451,42 ± 64,83
	Sesuvium	1	8,82 ± 0,12	2,22 ± 0,16	27,67 ± 3,67	241,05 ± 73,76	9,88 ± 0,68	9393,05 ± 442,22	317,56 ± 47,05
		2	8,38 ± 0,22	3,00 ± 0,36	27,03 ± 5,53	323,75 ± 76,88	9,56 ± 1,64	9407,54 ± 437,59	445,48 ± 34,54
	Sarcocornia	1	8,67 ± 0,05	2,31 ± 0,25	22,31 ± 3,94	336,90 ± 35,32	10,46 ± 1,09	9457,11 ± 513,94	349,71 ± 80,48
		2	8,81 ± 0,15	2,44 ± 0,15	33,41 ± 2,62	321,51 ± 30,20	10,23 ± 1,04	10098,02 ± 1089,74	380,24 ± 37,41
	TPA	Sporobolus	1	7,97 ± 0,46	2,29 ± 0,17	19,57 ± 3,58	208,30 ± 38,58	8,46 ± 1,83	9188,28 ± 271,48
2			7,80 ± 0,16	2,19 ± 0,15	22,58 ± 2,72	167,21 ± 15,65	7,06 ± 1,43	8865,53 ± 1254,20	193,58 ± 19,03
Batis		1	8,91 ± 0,33	3,41 ± 0,18	29,23 ± 2,69	459,22 ± 189,86	18,90 ± 2,21	8888,83 ± 2818,81	514,63 ± 100,75
		2	8,91 ± 0,20	2,99 ± 0,07	23,14 ± 1,98	547,54 ± 38,07	16,92 ± 0,66	7666,21 ± 301,14	471,41 ± 92,65
Sesuvium		1	8,04 ± 0,44	3,35 ± 0,39	27,37 ± 5,76	340,37 ± 49,48	12,84 ± 1,18	6380,32 ± 1311,02	392,66 ± 41,99
		2	7,65 ± 0,37	2,94 ± 0,30	21,95 ± 1,09	290,73 ± 66,29	11,53 ± 1,89	6532,35 ± 747,70	467,40 ± 156,18
Sarcocornia		1	8,43 ± 0,33	2,38 ± 0,44	15,84 ± 6,13	304,77 ± 48,55	13,36 ± 0,99	8265,98 ± 455,86	830,36 ± 94,82
		2	8,82 ± 0,25	1,99 ± 0,28	15,49 ± 2,48	329,82 ± 52,16	12,45 ± 1,61	7307,90 ± 977,60	698,97 ± 265,56

pH, porcentaje de materia orgánica (MO), porcentaje de carbonatos totales y concentración total de cationes (sodio, potasio, calcio y magnesio) de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia*, en los tres sitios: TGO, TGE y TPA. Son presentados los valores de la media ± desviación estándar, **n=5**

En la Tabla 5 se presentan el valor promedio por sitio (TGO, TGE, TPA) de las variables físico-químicas del suelo determinadas para cada tipo de herbazal.

Tabla 5. Características físico-químicas de los suelos de los herbazales halófitos por sitio de muestreo.

	TGO			TGE			TPA		
DA (g/cm ³)	1,10	± 0,07	^a	1,12	± 0,14	^a	1,30	± 0,22	^b
Aren (%)	94,99	± 1,45	^a	96,88	± 2,86	^a	84,53	± 7,65	^b
Aren_Med (%)	89,92	± 4,41	^a	81,27	± 12,15	^b	79,05	± 12,26	^b
Aren_Fin (%)	9,59	± 4,47	^a	14,51	± 11,43	^a	16,44	± 10,80	^a
LimA (%)	5,01	± 1,45	^a	3,12	± 2,86	^a	15,47	± 7,65	^b
Hum (%)	14,90	± 4,04	^a	13,93	± 4,74	^a	15,54	± 5,03	^a
Nfre (cm)	48,60	± 8,11	^a	43,06	± 12,56	^a	29,03	± 15,65	^b
pH_S	7,98	± 0,35	^a	8,45	± 0,43	^b	8,32	± 0,58	^b
pH_fre	7,44	± 0,23	^a	7,47	± 0,17	^a	7,50	± 0,23	^a
Cond_S (mS/cm.kg)	4599,56	± 2951,04	^a	8116,26	± 4187,15	^a	12709,79	± 6701,79	^b
Sal_P (‰)	15,07	± 8,60	^a	26,06	± 14,45	^a	45,38	± 28,08	^b
Sal_Int (‰)	31,87	± 10,10	^a	45,95	± 6,76	^b	53,55	± 9,73	^c
MO (%)	2,23	± 0,39	^a	2,37	± 0,34	^{ab}	2,69	± 0,58	^b
CO ₃ ²⁻ _Tot (%)	25,28	± 6,31	^{ab}	26,20	± 6,14	^a	21,90	± 5,73	^b
Na ⁺ (mol/Kg)	218,84	± 68,77	^a	286,87	± 84,17	^b	331,00	± 137,99	^b
K ⁺ (mol/Kg)	7,41	± 1,89	^a	8,58	± 3,00	^a	12,69	± 3,98	^b
Ca ²⁺ (mol/Kg)	9103,34	± 770,01	^a	9672,57	± 661,23	^a	7886,92	± 1551,96	^b
Mg ²⁺ (mol/Kg)	290,03	± 94,94	^a	383,25	± 94,59	^b	480,42	± 228,73	^b

Densidad aparente (DA), arena (Aren), arena media (Aren_Med) arena fina (Aren_Fin), limo mas arcilla (LimA), humedad (Hum), nivel freático (Nfre), pH del suelo (pH_S), pH del agua freática (pH_fre), conductividad específica del suelo (Cond_S), salinidad pasta saturada del suelo (Sal_P), salinidad del agua intersticial (Sal_Int), materia orgánica (MO) y concentración total de cationes (sodio, potasio, calcio y magnesio), en los tres sitios de muestreo (TGO, TGE y TPA). Resultados de la prueba paramétrica ANOVA de una vía (Hum y Ca²⁺) y no paramétrica métrica Kruskal-Wallis (resto de las variables edáficas). Valores de la media entre columnas con distintas letras difieren estadísticamente ($p < 0,05$) ± desviación estándar (TGO n=15, TGE y TPA n=40)

Los sectores TGO y TGE presentan condiciones edáficas similares que difieren del sector TPA. La DA, el porcentaje de arena y limo así como la profundidad del nivel freático, conductividad específica, salinidad del suelo y concentración de iones calcio y potasio son las variables que presentan este comportamiento (Tabla 5). Por otra parte se observa que el pH de los suelos, la concentración de sodio y magnesio son similares entre TGE y TPA pero difieren estadísticamente del sector TGO. Las variables que no presentan diferencias estadísticamente significativas entre los sitios de muestreo son el porcentaje de humedad de los suelos, fracción de arenas finas y pH del agua freática. La DA, el porcentaje de limo, conductividad específica salinidad de los suelos y concentración de potasio son mayores en TPA, mientras que el porcentaje de arena, la concentración de calcio y profundidad del nivel freático fueron menores. El pH de los suelos es más alcalino en TGE y TPA, igualmente se encontraron mayores valores en el contenido de materia orgánica, sodio y magnesio.

Las variables hidro-edáficas medidas difieren en los tipos de herbazal independientemente del lugar de muestreo (Tabla 6). Los herbazales de *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* presentan condiciones hidroedáficas similares que difieren estadísticamente de los herbazales dominados por *Sporobolus*. Los mayores valores de porcentaje de arena y profundidad del nivel freático se encuentran asociados a los herbazales dominados por *Sporobolus*, acompañado de los menores valores de porcentaje de limo, conductividad específica, salinidad del suelo y del agua intersticial y concentración de sodio, potasio y magnesio. El porcentaje de arenas finas y carbonatos no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los distintos tipos de herbazales.

Tabla 6. Características físico-químicas de los herbazales halófitos por especie dominante.

	<i>Sporobolus</i>			<i>Batis</i>			<i>Sesuvium</i>			<i>Sarcocornia</i>		
DA (g/cm ³)	1,11	± 0,08	^a	1,19	± 0,15	^{ab}	1,15	± 0,18	^{ab}	1,38	± 0,25	^b
Aren (%)	97,10	± 2,64	^a	89,71	± 8,28	^b	86,21	± 8,86	^b	90,06	± 7,09	^b
Aren_Med (%)	87,68	± 11,17	^a	82,61	± 11,04	^{ab}	72,68	± 11,64	^b	80,61	± 8,38	^b
Aren_Fin (%)	11,56	± 11,57	^a	14,07	± 8,48	^a	18,92	± 12,76	^a	15,23	± 7,47	^a
LimA (%)	2,90	± 2,64	^a	10,29	± 8,28	^b	13,79	± 8,86	^b	9,94	± 7,09	^b
Hum (%)	10,91	± 4,75	^a	16,31	± 3,08	^b	17,33	± 4,98	^b	16,03	± 2,56	^b
Nfre (cm)	56,09	± 8,11	^a	30,40	± 11,34	^b	29,35	± 11,59	^b	34,60	± 6,83	^b
pH_S	7,97	± 0,34	^a	8,52	± 0,53	^{bc}	8,22	± 0,53	^{ac}	8,68	± 0,26	^b
pH_fre	7,56	± 0,21	^a	7,35	± 0,23	^b	7,51	± 0,13	^{ab}	7,50	± 0,11	^{ab}
Cond (mS/cm.kg)	2630,07	± 1736,82	^a	14233,33	± 5521,62	^b	12405,00	± 4242,45	^b	10960,00	± 1742,20	^b
Sal_P (‰)	8,62	± 5,44	^a	52,02	± 27,26	^b	37,03	± 13,53	^b	39,20	± 11,83	^b
Sal_Int (‰)	35,46	± 9,02	^a	50,58	± 8,65	^b	51,60	± 9,01	^b	52,75	± 6,77	^b
MO (%)	2,10	± 0,19	^a	2,79	± 0,42	^b	2,88	± 0,51	^b	2,28	± 0,33	^a
CO ₃ ²⁻ _Tot (%)	23,86	± 5,37	^a	25,27	± 6,15	^a	26,01	± 4,73	^a	21,76	± 8,33	^a
Na ⁺ (mol/Kg)	185,28	± 39,95	^a	399,77	± 128,32	^b	298,97	± 73,10	^b	323,25	± 40,92	^b
K ⁺ (mol/Kg)	5,97	± 2,11	^a	13,24	± 4,16	^b	10,95	± 1,88	^b	11,62	± 1,75	^b
Ca ²⁺ (mol/Kg)	9350,17	± 790,56	^a	8968,53	± 1495,89	^{ab}	7928,31	± 1686,67	^b	8782,25	± 1329,73	^{ab}
Mg ²⁺ (mol/Kg)	300,40	± 108,45	^a	418,93	± 128,55	^b	405,77	± 98,64	^b	564,82	± 250,66	^b

Densidad aparente (DA), arena (Aren), arena media (Aren_Med) arena fina (Aren_Fin), limo mas arcilla (LimA), humedad (Hum), nivel freático (Nfre), pH del suelo (pH_S), pH del agua freática (pH_fre), conductividad específica del suelo (Cond_S), salinidad pasta saturada del suelo (Sal_P), salinidad del agua intersticial (Sal_Int), materia orgánica (MO) y concentración total de cationes (sodio, potasio, calcio y magnesio), de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia*. Valores de la media entre columnas con distintas letras difieren estadísticamente ($p < 0,05$) ± desviación estándar (*Sporobolus* n=30, *Batis* n=25, *Sesuvium* n=20, *Sarcocornia* n=20). Resultados de la prueba paramétrica ANOVA de una vía (pH del agua freática y concentración de carbonatos) y no paramétrica Kruskal-Wallis (resto de las variables ambientales).

VI.2. Correlación entre variables ambientales

Las correlaciones existentes entre las diferentes variables ambientales permiten la reducción de la dimensionalidad en el sistema. Los resultados de las variables con una alta correlación se presentan en la Tabla 7.

Tabla 7. Correlación de las variables físico-químicas

	Aren	Lim.	LimA	Hum	Nfre.	Cond_S.	Sal_P.	Sal_int	MO	Na+_mol.	K+_mol.
Aren		1,26E-68	0	1,17E-21	1,91E-19	9,56E-18	5,41E-16	1,81E-06	2,49E-11	2,78E-08	1,58E-17
Lim.	-0,98		1,26E-68	9,51E-22	5,10E-20	5,17E-19	2,23E-18	2,33E-06	3,69E-11	6,21E-10	5,03E-19
LimA	-1,00	0,98		1,17E-21	1,91E-19	9,56E-18	5,41E-16	1,81E-06	2,49E-11	2,78E-08	1,58E-17
Hum	-0,79	0,79	0,79		1,68E-17	2,99E-26	1,61E-20	7,98E-11	2,47E-15	2,10E-12	2,33E-16
Nfre.	0,79	-0,79	-0,79	-0,76		3,43E-27	9,01E-21	4,49E-10	1,45E-15	8,23E-15	4,21E-21
Cond_S.	-0,74	0,76	0,74	0,84	-0,87		9,35E-45	2,26E-15	2,69E-18	2,29E-23	4,74E-39
Sal_P.	-0,71	0,75	0,71	0,78	-0,80	0,94		4,47E-11	1,17E-12	1,74E-25	1,75E-38
Sal_int	-0,48	0,48	0,48	0,62	-0,61	0,72	0,63		7,02E-09	1,99E-09	4,66E-11
MO	-0,62	0,61	0,62	0,70	-0,73	0,75	0,65	0,57		1,08E-09	3,97E-13
Na+_mol.	-0,48	0,58	0,53	0,64	-0,71	0,81	0,83	0,59	0,13		1,88E-22
K+_mol.	-0,74	0,76	0,74	0,72	-0,81	0,92	0,92	0,63	0,32	0,80	

Arena (Aren), limo (lim), limo mas arcilla (LimA), humedad (Hum), nivel freático (Nfre), conductividad específica del suelo (Cond_S), salinidad pasta saturada del suelo (Sal_P), salinidad del agua intersticial (Sal_Int), materia orgánica (MO) y concentración total de cationes (sodio y potasio) de los suelos de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia*. En la Tabla se presentan los valores del coeficiente de regresión, y su nivel de significancia estadística (probabilidades asociadas).

La correlación entre las variables ambientales medidas fue alta para la mayor parte de ellas. El porcentaje de arena mostró una correlación negativa y altamente significativa con el contenido de limo y de partículas finas (Limo y arcillas= LimA), debido a que son variables complementarias. De igual forma se obtuvo una alta correlación negativa entre la profundidad del nivel freático y la humedad de los suelos. La conductividad específica, la salinidad intersticial y la salinidad de la pasta saturada del suelo están correlacionadas, al igual que la concentración total de sodio y potasio. Se observan altas correlaciones positivas entre el porcentaje de humedad de los suelos y aquellas variables relacionadas con la salinidad como conductividad y concentración de iones sodio, lo cual sugiere que el agua freática en estos herbazales es rica en sales. También se encuentran fuertes correlaciones negativas entre el contenido de arena y variables como la conductividad específica, humedad y salinidad de los suelos.

Técnicas de estadística multivariada como el análisis de componentes principales (PCA) permiten obtener una ordenación de las muestras en función de las condiciones ambientales (hidro-edáficas), así como permiten observar la correlación entre las distintas variables ambientales (Fig. 9). Las variables representadas en el gráfico fueron pre-seleccionadas según el coeficiente de correlación entre ellas como un primer paso para reducir la dimensionalidad del sistema (Tabla 7).

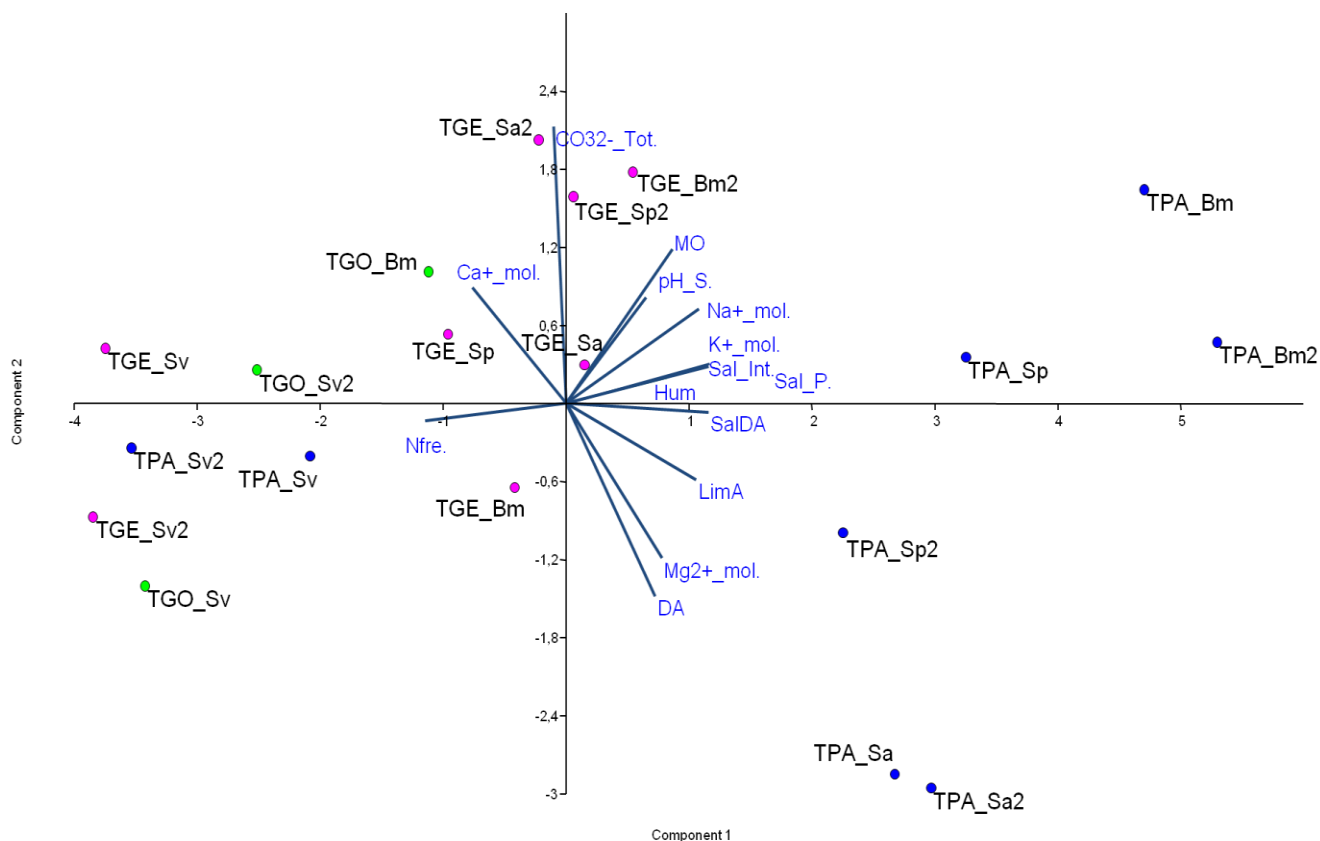


Fig. 1. Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables ambientales (hidro-edáficas) en los tres sitios (TGO, TGE, TPA) de los herbazales de *Sporobolus* (Sv), *Batis* (Bm), *Sesuvium* (Sp) y *Sarcocornia* (Sa) (60% de la varianza acumulada en los dos primeros ejes, primer eje 48%, resto de los ejes 13%). Variables ambientales: densidad aparente (DA), nivel freático (Nfre), humedad (Hum), limos más arcillas (LimA), salinidad pasta saturada del suelo (Sal_P), salinidad del agua intersticial (Sal_int), salinidad del suelo expresada en volumen (SalDA), carbonatos totales (CO₃²⁻_Tot), sodio (Na⁺), potasio (K⁺), calcio (Ca²⁺) y magnesio (Mg²⁺). La profundidad del nivel freático, el porcentaje de humedad de los suelos, así como la salinidad expresada en volumen de suelo son las tres variables más correlacionadas con el primer eje de ordenación. En el segundo eje el porcentaje de carbonatos totales es la variable con mayor correlación.

Se observa una ordenación de las muestras en función de las diferentes localidades (Fig. 9). Las muestras del sector TPA están asociadas a sustratos con mayor salinidad y menor profundidad del nivel freático a diferencia de las muestras de TGO. Los herbazales dominados por *Sporobolus* presentan condiciones edáficas muy similares independientemente del lugar de muestreo, se observa que las comunidades herbáceas donde domina esta especie están asociadas a sustratos de menor salinidad. Las condiciones de los herbazales del sector TGE son más similares a aquellas encontradas en TGO.

Las variables ambientales presentan una alta correlación, la salinidad de los suelos y agua intersticial, el porcentaje de humedad y concentración de potasio están positivamente correlacionadas entre sí, y negativamente con la profundidad del nivel freático y concentración de iones sodio y potasio. El contenido de materia orgánica se correlaciona fuertemente con el pH de los suelos, y la concentración de calcio y magnesio se correlacionan negativamente.

VI.3. Relaciones entre la vegetación y las variables ambientales: contribución relativa de las condiciones del sustrato en la composición de los herbazales halófitos.

Con la finalidad de identificar los patrones por las diferencias en la composición florística y estructura de la vegetación de los distintos herbazales en función de las variables hidroedáficas medidas se empleó como técnica de ordenación el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Con el programa CANOCO se seleccionaron las mejores variables ambientales que pueden explicar de forma parcial la estructura comunitaria (Tabla 8), con dichas variables se obtuvo el diagrama de ordenación (Fig. 10) el cual ilustra las principales relaciones entre las especies y las variables ambientales.

Tabla 8. Variables hidroedáficas (ambientales) seleccionadas en el modelo de CCA y los valores del factor de inflación de la varianza (VIF).

Variable	VIF
Na ⁺	6,31
MO	2,91
Sal_int	2,49
pH_S	2,21
Nfre	7,48
LimA	3,83

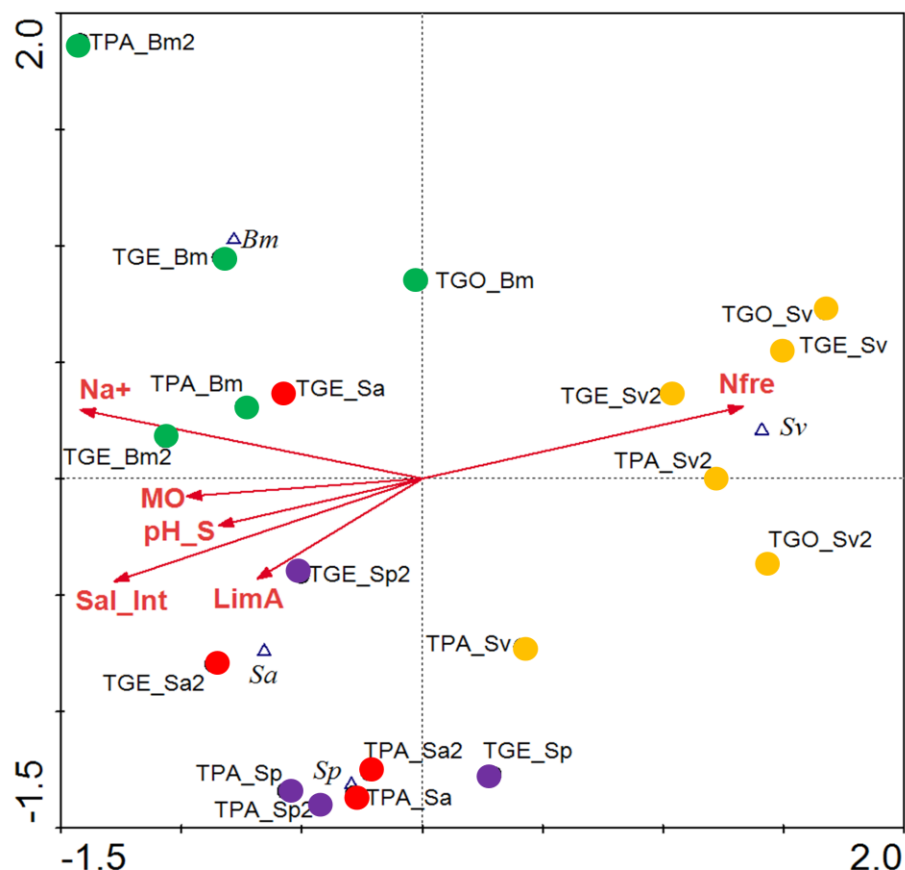


Fig. 10. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de los herbazales de *Sporobolus* (Sv), *Batis* (Bm), *Sesuvium* (Sp) y *Sarcocornia* (Sa) en los tres sitios (TGO, TGE, TPA). (Inercia total= 2,631, Inercia explicada por el modelo= 1,775, $p < 0,05$ en todos los ejes de la ordenación). Variables ambientales: Sodio (Na⁺), materia orgánica (MO), salinidad intersticial (Sal_Int), pH del suelo (pH_S), nivel freático (Nfre), limos más arcillas (LimA).

Se observa una clara agrupación de los atributos del suelo a lo largo del primer eje de ordenación, la concentración de sodio, salinidad intersticial, pH del suelo, contenido de materia orgánica y fracción de partículas finas, están correlacionadas negativamente con la profundidad del nivel freático. Los herbazales de *Sporobolus* tienen un mayor desarrollo en sustratos con una menor salinidad. Los herbazales dominados por *Batis*, *Sarcocornia* y *Sesuvium* están asociados a sustratos con mayor porcentaje de partículas finas, mayor salinidad, pH y concentración de sodio.

VII. DISCUSION

VII.1. Zonación y composición de los herbazales halófilos

Los resultados muestran que las comunidades de herbazales halófilos en los cayos y zonas de acumulación de arena en isla de La Tortuga se localizan en sitios protegidos de la acción de tensores característicos de los ambientes de dunas arenosas, como lo son el aerosol salino y el viento. En las imágenes de satélite disponibles para el área de estudio (SPOT 5 y Google Earth, Anexo C y D) y de las observaciones realizadas durante el muestreo, notamos que en los ambientes de dunas la vegetación dominante son los arbustales con una cobertura muy baja, y los herbazales se encuentran en la parte posterior de las dunas, y en sitios donde vegetación más densa y alta le confieren cierto grado de protección contra el viento.

En TGO los herbazales de *Sporobolus* se encuentran rodeados por una comunidad de arbustales excepto por el extremo este donde están protegidos por la berma de la playa. El herbazal de *Batis* crece adyacente a una franja de *Avicennia germinans*, rodeado de herbazales de *Sporobolus* y pequeños parches de *Conocarpus erectus*. Los herbazales muestreados en TGE se encuentran protegidos del efecto del viento por manglares de *A. germinans*, *R. mangle*, *Laguncularia racemosa* y *C. erectus*. Estos rodales están asociados a lagunas internas híper-salinas. Los herbazales de las cuatro especies consideradas forman pequeños parches monoespecíficos, y en algunos casos parches mixtos con dominancia de una especie. En TPA los herbazales están restringidos a zonas protegidas por la terraza de la isla en dirección noreste y al oeste por un sistema de dunas arenosas colonizadas por arbustales de muy baja cobertura. De igual forma que en TGE los herbazales se disponen en un patrón de mosaicos. La composición florística de estos herbazales es muy baja, restringida a las cuatro especies consideradas en este estudio. En las planicies arenosas de la península de Paraguaná de igual forma la composición de los herbazales halófilos, característicos de esta forma de terreno, está dominada por hierbas suculentas de los géneros *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* (Alarcón y Cuenca, 2005; Colmenares, 2009).

En general la cobertura de los distintos herbazales en la Tortuga, fue muy variable. Los herbazales de *Batis* son los de mayor desarrollo, cobertura y altura. La cobertura de los herbazales de *Sporobolus*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* está entre 28 y 74 %. Godfrey y Herchenderer (1985), en Sand Cay, Bermudas, en un transecto de 100 m de longitud desde la línea de costa hacia la parte interna del cayo, encontraron que las especies *S. virginicus* y *S. portulacastrum* están distribuidas en las partes más bajas topográficamente entre los 70 a 90 m, protegidas por dunas arenosas cuya altura relativa es de 2,5m. La cobertura de *S. virginicus* en dicho estudio fue menor a 25%, mientras que la de *S. portulacastrum*, incrementó desde 10% a más de 50% a los 80m del transecto que se corresponde a sitios adyacentes a una laguna de marea.

VII.2. Variables ambientales

La mayor parte de las variables hidroedáficas cuantificadas mostraron una alta correlación estadísticamente significativa. La humedad de los suelos y la profundidad del nivel freático están correlacionadas con las características texturales. Porcentajes importantes de partículas de arena le confieren un mayor drenaje a los suelos y una menor capacidad de retención de agua. El contenido de agua en suelos arenosos es un factor limitante para el establecimiento y desarrollo de las plantas, debido a su alta porosidad y baja capacidad de retención (Maun, 2009). Diversos autores señalan que el nivel freático es uno de los factores que explican la distribución de las especies en sistemas de dunas arenosas (Espejel, 1992; Borman y col., 2002).

Aquellas variables que miden el contenido total de sales (salinidad del suelo y del agua freática) y la concentración de cationes como sodio y potasio, también presentan una fuerte correlación. La concentración de sodio en el agua de mar es de 10,7‰ y la de potasio 0,38 ‰. En los herbazales estudiados, la concentración de sodio varía entre 4,3 y 9,7 ‰, y la de potasio está entre 0,23-0,51‰. Lo cual indica que el agua de mar es la entrada predominante de estos elementos, y el principal componente del balance hídrico de los herbazales.

La humedad de los suelos es mayor en las zonas donde el nivel freático está más cerca de la superficie. En los sitios donde la profundidad del nivel freático está más cercana a la superficie, la salinidad de los suelos y la concentración de sodio y potasio son más altas. En la Isla la Tortuga, así como en sus cayos adyacentes los únicos aportes de agua dulce provienen de las precipitaciones. Las condiciones observadas en la vegetación, nos indican que la precipitación es muy baja. Por lo tanto, la entrada de agua de mar por flujo lateral representa la principal fuente de agua disponible para la vegetación. El balance entre las entradas por aerosol salino, flujo lateral del agua de mar, precipitación y evaporación determinan la salinidad del suelo.

La profundidad del nivel freático y el porcentaje de materia orgánica se correlacionan negativamente. Niveles freáticos cerca de la superficie, ocasionan inundaciones estacionales o periódicas por cambios en la marea, las condiciones resultantes de relativa hipoxia del suelo determinan una menor tasa de descomposición y por ende la acumulación de la materia orgánica.

El modelo obtenido selecciona como variables que explican de forma parcial las diferencias encontradas en la composición florística y estructura de los herbazales halófitos de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* en la Isla La Tortuga y sus cayos adyacentes, la profundidad del nivel freático, la salinidad intersticial, la concentración de iones sodio, el pH, el porcentaje de partículas finas (limos y arcillas) y el contenido de materia orgánica. La ordenación obtenida con el CCA muestra que la composición florística y estructura de la vegetación es explicada en un 67% por estas variables ambientales (Fig. 10).

VII.3 Condiciones edáficas de los herbazales halófitos y estructura de la vegetación

Los herbazales caracterizados en este estudio se encuentran sobre planicies y zonas protegidas del efecto del viento y aerosol salino como factores desecantes, no obstante, a nivel local las variaciones en la topografía pueden explicar las diferencias observadas en las condiciones de los suelos de los distintos tipos de herbazal. *Sporobolus* se ubica en zonas topográficamente más elevadas donde el nivel freático esta a mayor profundidad. Contrariamente las especies *Batis*, *Sesuvium*, y *Sarcocornia* se desarrollan en zonas menos elevadas donde la profundidad del nivel freático es menor. Medina y col (1989) en

planicies costeras reportan que pequeñas variaciones en la topografía comprendidas entre 5-40cm son suficientes para generar cambios en las condiciones de los suelos donde se establecen diferentes especies de plantas. En sistemas de dunas arenosas de Corea del Sur, la forma del terreno y los procesos geomorfológicos (eólicos) controlan las características del suelo y estas a su vez influyen los patrones de colonización y dominancia de las especies (Hyden y col., 1995; Kim y Yu, 2009; Kim y Zheng, 2011).

La salinidad de los suelos asociados a *Sporobolus* varía desde 2-14‰. En contraste, la salinidad de suelos bajo *Batis*, *Sesuvium*, y *Sarcocornia* fue superior a 24‰. Las diferencias en los valores de salinidad medidos en el suelo pueden atribuirse por las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que presentan cada una de ellas. *Sporobolus virginicus* es una planta halotolerante (Medina y col., 2008), que a diferencia de *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* no presenta succulencia en las hojas ni acumula sodio en sus tejidos, una de las adaptaciones de *Sporobolus* ante el estrés salino es la secreción de sales a través glándulas en las hojas (Marcum y Murdoch, 1992; Bell y O`Leary, 2003). Li y col. (2008) señalan la capacidad de sobrevivencia de esta especie bajo condiciones de alto estrés salino en cortos periodos de tiempo. Marcum y Murdoch (1992) encontraron un máximo desarrollo de *Sporobolus virginicus* en suelos con concentraciones de 9‰ de cloruro de sodio.

Por otra parte, las especies suculentas, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia*, tienen un máximo crecimiento en suelos con concentraciones desde 12‰-30‰ de cloruro de sodio, aunque toleran concentraciones superiores a 60‰ (Hamed y cols, 2008; Redondo-Gómez y cols, 2006). Estudios llevados a cabo por Medina y cols. (2008; 1989), reportan la acumulación de sodio en el material foliar de *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia*, como estrategia que permite afrontar el estrés salino. En el modelo de ordenación, los herbazales dominados por suculentas se establecen en suelos con un alto contenido de sodio, factor clave en la diferenciación de las condiciones ambientales entre especies de halófitas suculentas y no suculentas (Fig. 10).

Las variables ambientales como la salinidad, porcentaje de partículas finas y materia orgánica explican parcialmente las diferencias en la composición florística de los herbazales halófitos conformados por plantas suculentas (*Sesuvium*, *Batis* y *Sarcocornia*) y por no suculentas (*Sporobolus*). El patrón de dominancia de *Sporobolus* parece estar controlado en gran medida por la topografía y la profundidad del nivel freático, esta variable a su vez está relacionada con la elevación y la salinidad del suelo. Por otra parte, las variables del suelo y del agua freática cuantificadas, no definen las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollan las tres especies de suculentas. Procesos mediados por interacciones bióticas u otras variables ambientales no consideradas en el presente estudio, podrían explicar el patrón de dominancia de las especies suculentas en el mosaico de vegetación de los herbazales halófilos de La Tortuga.

VIII. CONSIDERACIONES FINALES

Las comunidades de plantas halófitas y psamófilas son estimadas por su capacidad de establecerse en suelos salinos, de muy bajo contenido de nutrientes y materia orgánica, y en condiciones adversas de alto estrés hídrico, características estas cada vez más comunes debido al manejo inadecuado de los suelos y a la agricultura intensiva practicada en los últimos años. No obstante a pesar del potencial valor ecológico y económico como recurso génico, este tipo de comunidades han sido muy poco estudiadas, de aquí la necesidad de fomentar las investigaciones básicas que permitan un mejor entendimiento y comprensión de su funcionamiento en los ecosistemas. En Venezuela a pesar de ser un país con una gran extensión de línea de costa, las investigaciones en el área son escasas.

Este trabajo representa un aporte en el estudio de la estructura de las comunidades herbáceas que se establecen en dunas arenosas de ambientes calcáreos, si bien, parte de la estructura de estas comunidades es explicada por los diferentes atributos hidro-edáficos medidos, quedan muchas interrogantes que responder. Factores no considerados en este trabajo pueden estar afectando la estructura y composición de los herbazales halófitos en la isla; características nutricionales de los suelos como contenido nitrógeno y fósforo, variaciones temporales de las condiciones hidroedáficas como salinidad y profundidad de la lámina de agua, interacciones bióticas, atributos geomorfológicos y características fisiológicas de las diferentes especies de plantas, son algunos de los factores que deben ser estudiados con detalle si queremos tener una comprensión total e integral del funcionamiento del sistema.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Afifi, A.A. y Clark, V. 1996. Computer-Aided Multivariate Analysis. 3ed. Chapman & Hall, London, 455 p.
- Alarcon, C., Cuenca, G. 2005. Arbuscular mycorrhizas in coastal sand dunes of the Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Mycorrhiza* **16**: 1-9.
- Alvarez, J., Ortiz, R., Alcaraz, A. 2001. Edaphic characterization and soil ionic composition influencing plant zonation in a semiarid Mediterranean salt marsh. *Geoderma* **99** : 81-98.
- Araujo, D.S.D., Pereira, M.C.A. (s.f.). Sandy Coastal Vegetation. *Tropical Biology and Conservation Management*. **IV**. Tomado de:
- Araujo, D.S.D., Pereira, M.C.A. (s.f.). Sandy Coastal Vegetation. *Tropical Biology and Conservation Management*. **IV**. Tomado de <http://www.eolss.net/outlinecomponents/International-Commission-Tropical-Biology-Natural-Resources>.
- Barbour, M., DeJong, T., Pavlik, V. 1985. In “Physiological Ecology of North American Plant Communities”. (Shabot, B., Mooney, H.) 296-322.
- Baskin, C., Baskin, J. 2001. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. ACADEMIC PRESS. San Diego, USA.
- Bell, H.L., J.W. O`Leary 2003. Effects of Salinity on Growth and Cation Accumulation of *Sporobolus virginicus* (Poaceae). *American Journal of Botany* **90**: 1416–1424.
- Bornman, T.G., Adams, J.B., Bate, G.C. 2002. Freshwater Requirements of a Semi-arid Supratidal and Floodplain Salt Marsh. *Estuaries* vol. 25, No. 6B, p. 1394-1405.
- Bornman, T.G., Adams, J.B., Bezuidenhout, C. 2004. Adaptations of salt marsh to semi-arid environments and management implications for the Orange River mouth
- Bornman, T.G., Adams, J.B., Bezuidenhout, C. 2004. The influence of floodplain geohydrology on the distribution of *Sarcocornia pillansii* in the Olifants Estuary on the West Coast, South Africa. *Journal of Arid Environments* **56**: 603–625.

- Colmenares, M. 2009. Caracterización Fisonómico-Florística de la Vegetación de Dunas Costeras en el Sector Sur-Este de la Península de Paraguaná. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Daniel, W. 2002. Bioestadística Base para el Análisis de la Ciencia de la Salud. 4º Edición. LIMUSA WILEY. México.
- Davy, A., Bishop G., Mossman, H., Redondo-Gómez, S., Castillo, J., Castellanos, E., Luque, T., Figueroa, M. 2006. Biological flora of the British isles: *Sarcocornia perennis* (Miller) A.J. Scott. *Jour Ecol.* **94**: 1035-1048.
- Doing, H. 1885. Coastal foredune zonation and succession in various parts of the world. *Vegetatio*. **61**: 65-75.
- Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier-island vegetation. *Rev Aquat Sci.* **2**: 437-480.
- Flowers, T., Colmer, T. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phyt.* **179**: 945–963.
- Forbes, M.G., Alexander, H.D., Dunton, K.H. 2008. Effects of pulsed riverine versus non-pulsed wastewater inputs of freshwater on plant community structure in a semi-arid salt marsh. *Wetlands*, Vol 28, No 4, p 984-994.
- Greaver, T.L., Sternberg, L.L. 2006. Linking marine resources to ecotonal shifts of water uptake by terrestrial dune vegetation. *Ecology* **87**, No 9, p.2389-2396.
- Hagemeyer, J. 1997. Salinization-a problem of global scale. In: Plant ecophysiology (Prasad, M., ed.). 173-205.
- Hamed, K.B., Messedi, D., Ranieri, A. 2008. Diversity in the response of two potential halophytes (*Batis maritima* and *Crithmum maritimum*) to salt stress. *Birkhäuser Verlag/Switzerland*. P. 71-80.
- Hernández, N. 2010. Dependencias Federales. Tomado de: GEO Geografía de la división político- territorial del país (fundación polar). cap 60.
- Hesp, P.A. 2004. Coastal dunes in the Tropics and Temperate Regions: Location, Formation, Morphology and Vegetation Processes. Coastal Dunes, Ecology and Conservation. Martinez, M.L., Psuty, N. (Eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. *Ecological studies*, Vol **171**. 29-49

- Holton, B., Johnsom, A. 1979. Dune scrub communities and their correlation. *Biogeogr.* **6**: 317-328.
- Huber, O. y Alarcón, C. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela 1/2000000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Dirección General de Información e Investigación del Ambiente. Dirección de Suelos Vegetación y Fauna. División de Vegetación.
- Hyden, B., Santos, M., Shao, G., Kochel, R. 1995. Geomorphological Controls on Coastal Vegetation at the Virginia Coast Reserve. *Geomorphology* **13**: 283-300.
- Kelletat, D. 1995. Atlas of coastal geomorphology and zonality. J Coastal Res Spec Issue 13.
- Khan MA, Ungar IA, Showalter AM. 2000. The effect of salinity on the growth, water status, and ion content of a leaf succulent perennial halophyte, *Suaeda fruticosa* (L.) Forssk. *Journal of Arid Environments* **45**: 73–84.
- Kim, D., Yu, K. 2009. A conceptual model of coastal dune ecology synthesizing spatial gradients of vegetation, soil, and geomorphology. *Plant Ecol* 202: 135-148.
- Kim, D., Zheng, Y. 2011. Scale-dependent predictability of DEM-based landform attributes for soil spatial variability in a coastal dune system. *Geoderma* **164** : 181–194.
- Lane, C., Wright, S., Roncal, J., Machinski, J. 2008. Characterizing Environmental Gradients and Their Influence on Vegetation Zonation in a subtropical Coastal Sand Dune System. *Journal of Coastal Research*. **24**: 213-224.
- Legendre, P. y L. Legendre 1998. *Numerical Ecology. Second English edition*. Elsevier Science. The Netherlands.
- Li, X., Seliskar, D.M., Gallagher, J.L. 2008. Cellular responses to salinity of two coastal halophytes with different whole plant tolerance: *kosteletzkya virginica* (l.) presl. and *sporobolus virginicus* (l.) kunth. *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants*. Capitulo 13. 187-200.
- Lonard, R.I., Judd, F.W. 1997. The Biological Flora of Coastal Dunes and Wetlands. *Sesuvium portulacastrum* (L). *Journal of Coastal Research*. Vol **13** , No 1, p.96-104.

- Lonard, R.I., Judd, F.W., Stalter, R. 2011. The biological Flora of Coastal Dunes and Wetlands: *Batis maritima* C. Linnaeus. *Journal of Coastal Research*. Vol **27**. No. 3, p. 441-449.
- Lüttge, U., Popp, M., Medina, E., Cram, W.J., Diaz, M., Griffiths, H., Lee, H.S., Schäfer, C., Smith, J.A., Stimmel, K.H. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. *New Phytol.* Vol 111, p.283-291.
- Marcum, K.B., Murdoch, C.L. 1992. Salt tolerance of the coastal salt marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *New Phytol.* **120**. 281-288.
- Martínez, M.L., Psuty, N.P., Lubke, R.A. 2004. A Perspective on Coastal Dunes. Martínez, M.L., Psuty, N. (Eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. *Ecological studies*, Vol **171**. 3-10
- Maun, M.A. 2004. Burial of Plants as a Selective Force in Sand Dunes. Coastal Dunes, Ecology and Conservation. Martínez, M.L., Psuty, N. (Eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. *Ecological studies*, Vol **171**. 119-135
- Maun, M.A., Perumal J. 1999. Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecol Lett* 2:14–18.
- Medina, E., Cram, W.J., Lee, H.S.J., Lüttge, U., Popp, M., Smith, J.A.C., Diaz, M. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. *New Phytologist*. Vol 111, No 2, p 293-307.
- Medina, E., Francisco, A.M., Wingfield, R., Casañas, O.L. 2008. Halofitismo en Plantas de la costa Caribe de Venezuela: Halófitas y Halotolerantes. *Acta Bot. Venez.* **31**: 49-80.
- Miller, T.E., Gornish, E.S., Buckley, H.L. 2009. Climate and coastal dune vegetation: disturbance, recovery, and succession. Springer Science+Business Media B.V. *Plant Ecology*. DOI 10.1007/s11258-009-9626-z.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* **65**:67–76
- Moreno-Casasola, P., Castillo, S. 1992. Dune Ecology on the Eastern Coast of Mexico. En: U Seeliger (ed) Coastal Plant communities of Latin America. Chapter 19. 309-321.

- Olson, J. 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. gaz.* **119**: 125-170.
- Oosting, J., Billings, W. 1942. Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes. *Ecology*. **23**: 131-142.
- Pennings, S., Moore, D. 2001. Zonation of shrubs in western Atlantic salt marshes. *Oecologia* **126** : 587-594.
- Redondo-Gómez, S., Wharmby, C., Castillo, J.M., Mateos-Naranjo, E., Luque, C.J., Cires, A., Luque, T., Davy, A.J., Figueroa, M. E. 2006. Growth and photosynthetic responses to salinity in an extreme halophyte, *Sarcocornia fruticosa*. *Physiologia Plantarum*. **128**: 116-124.
- Ricardi, M. 2000. Visión Fitogeográfica de Venezuela, Ediciones Plántula Venezuela.
- Ripley, B.S., Pammenter, N.W. 2004. Physiological Characteristics of Coastal Dune Pioneer Species from the Eastern Cape, South Africa, in Relation to Stress and Disturbance. Coastal Dunes, Ecology and Conservation. Martinez, M.L., Psuty, N. (Eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. *Ecological studies*, Vol **171**. 137-154.
- Sauer, J. 1976. Problems and prospects of vegetational research in coastal environments. *Geosci man*. **14**: 1-16.
- Siegel S. y N. J. Castellan 1995. *Estadística No Paramétrica Aplicada a la Conducta*. Editorial Trillas. México. 437 pp.
- Silvestri, S., Defina A., Marani, M. 2004. Tidel regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuar coast shelf s*. **62**: 119-130.
- Snead, R. E. 1972. Atlas of world physical features. Wiley, New York.
- Stallins, J.A. 2005. Stability domains in barrier island dune systems. *Ecol Complex* **2**: 410 – 430
- Sykes, M., Wilson, J. 1991. Vegetation of a coastal sand dune system in southern New Zealand. *Journal of vegetation Science* **2**: 531-538.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2002. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc Publishers. 3ra Edición. España.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. *Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis*. *Ecology* **67**: 1167-1179.

- Ungar IA. 1991. *Ecophysiology of vascular plants*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press.
- Van der Maarel, E. 1993a. Dry coastal ecosystems: polar regions and Europe. Elsevier, Amsterdam.
- Van der Maarel, E. 1993b. Dry coastal ecosystems: Africa, America, Asia and Oceania. Elsevier, Amsterdam.
- Willis, J.A., Folkes, B.F., Hope-Simson, J.F., Yemm, E.W. 1959. *J. Ecol.* **47**: 1- 24.
- Wilson, J.B., Sykes, M.T. 1999. Is Zonation on coastal sand dunes determined primarily by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. *Ecology Letters*. **2**: 233-236.
- Zhang H., Schroder J. L., Pittman J. J., Wang J. J., Payton M. 2005. Soil Salinity Using Saturated Paste and 1:1 Soil to Water Extracts. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69:1146–1151.

Recursos electrónicos:

- INAMEH en línea [<http://www.inameh.gob.ve/>]. [Consultado el día 25 de Noviembre de 2011].
- PDVSA en línea [<http://www.pdv.com/lexico/t42w.htm>]. [Consulta: 25 de Noviembre de 2011].
- FAO, *Sporobolus virginicus*, tomado de: <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Gbase/data/pf000328.htm>. [Consulta: 14 de Diciembre de 2012].
- Usda Plants Database. <http://plants.usda.gov/java/> [Consulta: 5 de Abril de 2012].

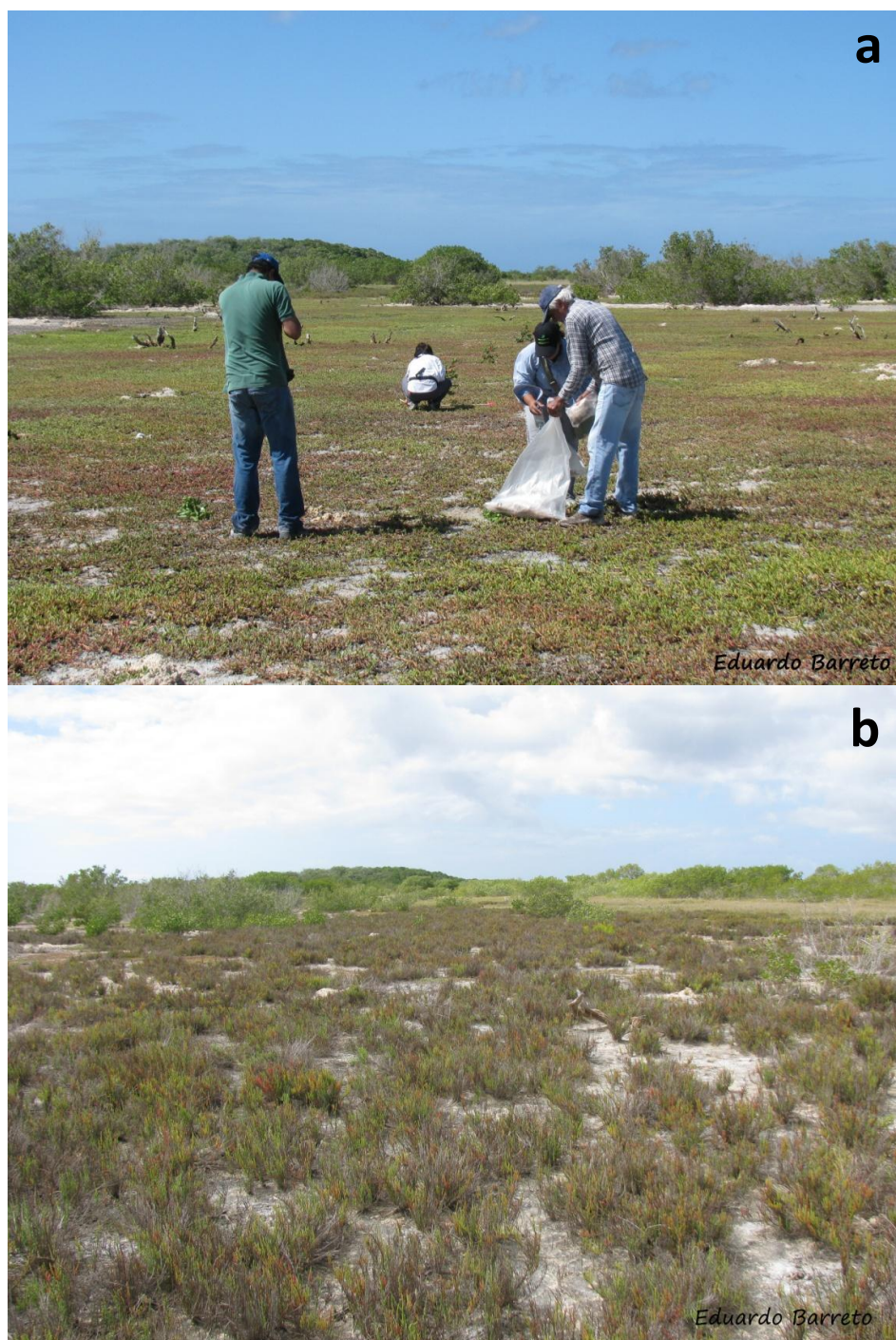
X. ANEXO

Anexo A. Herbazales de *Sporobolus* y *Batis*, en Punta Arenas (TPA), isla La Tortuga.



a) Herbazal de *Sporobolus* en TPA, al fondo manglares. b) Herbazal de *Batis* en TPA. Fotos de Eduardo Barreto-Pittol.

Anexo B. Herbazales de *Sesuvium* y *Sarcocornia* en Punta Arenas (TPA), isla La Tortuga.



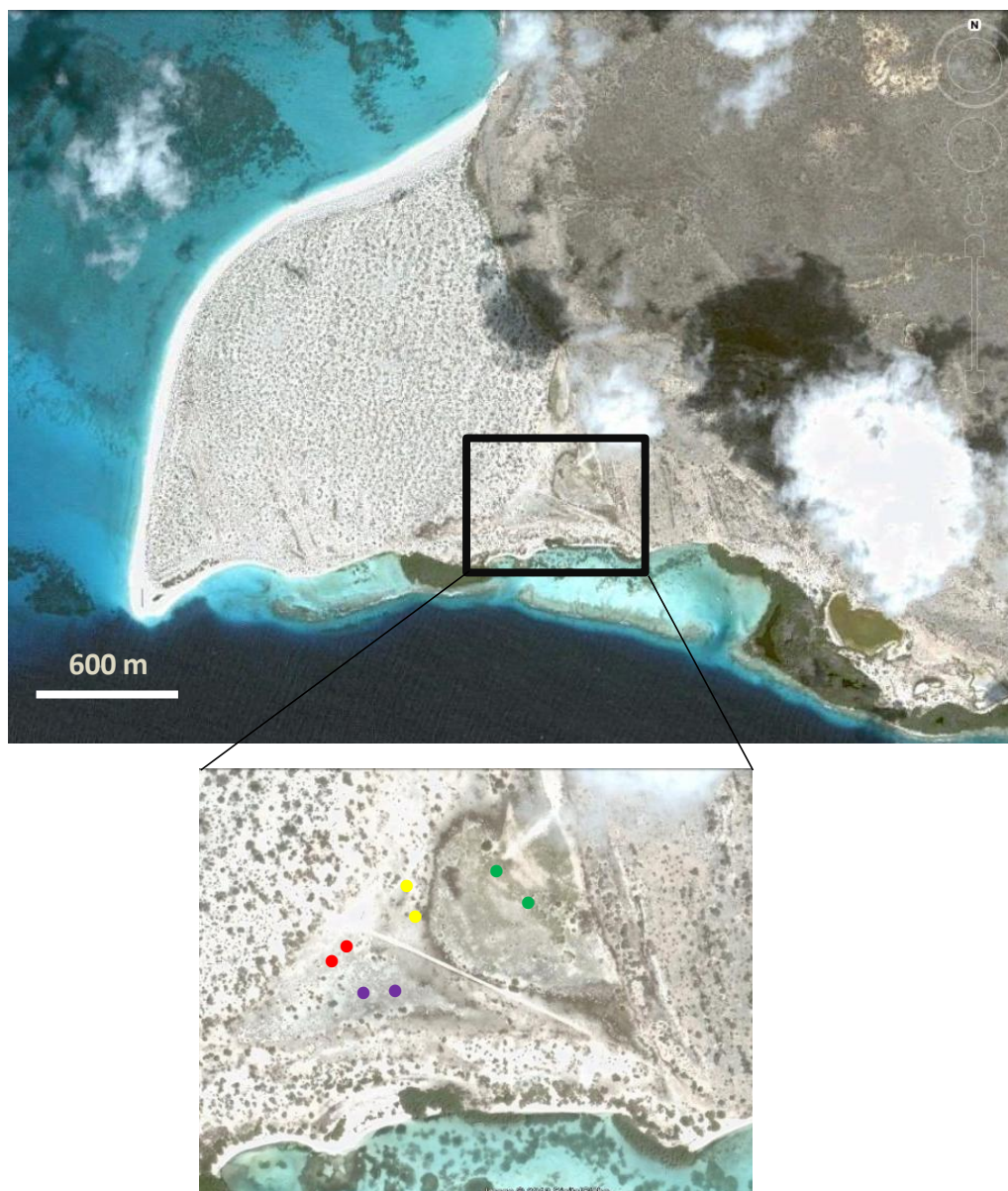
a) Herbazal de *Sesuvium* en TPA, b) Herbazal de *Sarcocornia* en TPA, al fondo herbazal de *Sporobolus* y manglares. Fotos de Eduardo Barreto-Pittol.

Anexo C. Ubicación de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* *Sarcocornia* en los sitios de muestreo en los cayos Tortuguillo Oeste (TGO) y Tortuguillos Esta (TGE).



a) Tortuguillos Oeste (TGO), y b) Tortuguillos Este (TGE). Transecto 1 (T1) , Transecto 2 (T2) ● *Sporobolus*, ● *Batis*, ● *Sesuvium*, ● *Sarcocornia*. Imagen de Google Earth.

Anexo D. Ubicación de los herbazales de *Sporobolus*, *Batis*, *Sesuvium* y *Sarcocornia* en Punta Arenas (TPA), isla La Tortuga.



Sector Punta Arenas (TPA) de la isla La Tortuga. Transectos en herbazales de:
● *Sporobolus*, ● *Batis*, ● *Sesuvium*, y ● *Sarcocornia*. Imagen de Google Earth.