

IMPORTANCIA DE LOS MANGLES COMO FUENTE DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PARA MOLUSCOS ABUNDANTES EN BAHIA MALAGA.

Juan Sebastián Giraldo Vaca

Departamento de Biología, Universidad del Valle, A.A.25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: juan.giraldo.vaca@correounivalle.edu.co

Jaime Ricardo Cantera Kintz

Departamento de Biología, Universidad del Valle, A.A.25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: jaime.cantera@correounivalle.edu.co

Diana del Pilar Medina Contreras

Departamento de Biología, Universidad del Valle, A.A.25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: diana.medina@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Diferentes estudios en los últimos años han tratado de probar o negar la hipótesis de la exportación de materia orgánica del manglar (mangrove outwelling) mostrando el papel que tiene el detritus producido por el mangle como base trófica para diferentes comunidades de invertebrados. Con el objeto evaluar la importancia de los mangles como fuente de productividad primaria para las especies más abundantes de moluscos halladas en la zona de estudio, se realizaron colectas de malacofauna en la época transicional entre la temporada seca y la temporada lluviosa en el ecosistema estuarino El Sande en la región exterior de Bahía Málaga. Se extrajeron muestras de músculo del pie de los gasterópodos y el músculo abductor de los bivalvos hallados en altas densidades en la zona. Posteriormente se procedió a determinar la huella isotópica de los individuos, encontrando que los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ oscilaron entre 3,9‰ y 8,8‰ y de $\delta^{13}\text{C}$ entre -23,2‰ y -16,4‰. De igual manera, se recolectaron las principales fuentes de productividad, 3 especies de mangle (*Rhizophora* sp., *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*), hojarasca, macroalgas, detritus, y seston cuyos valores se encontraron entre -31,1‰ y -26,6‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y entre -1,4‰ hasta 4,2‰ para $\delta^{15}\text{N}$. Los resultados indican una dieta que podría estar compuesta por aportes de diferentes fuentes de carbono, debido a la alta disponibilidad de recursos que ofrecen los manglares, de esta manera los mangles no serían considerados como la única fuente de productividad primaria para las especies de moluscos del ecosistema.

Palabras clave: Isotopos estables, enriquecimiento trófico, nivel trófico, Outwelling, exportación, detritus, Moluscos..

ABSTRACT

Several studies in recent years have tried to approve or deny the hypothesis export of organic matter mangrove (mangrove outwelling) showing the role of the detritus produced by the mangroves as a trophic basis for different invertebrate communities. In order to assess the importance of mangroves as a source of primary productivity for the most abundant species of molluscs found in the study area,

collections malacofauna in the transitional period between the dry season and the rainy season were made in the estuarine ecosystem The Sande in the outer region of Bahia Malaga. foot muscle samples of gastropods and bivalves abductor muscle found in high densities in the area were removed. Then we proceeded to determine the isotopic fingerprint of individuals, finding that $\delta^{15}\text{N}$ isotopic values ranged from 3.9‰ to 8.8‰ and -23.2‰ and $\delta^{13}\text{C}$ between -16.4‰. Similarly, the main sources of productivity, 3 species of mangrove (*Rhizophora* sp., *Laguncularia racemosa*, *Mora oleifera*), litter, macroalgae, detritus, and seston whose values between -31.1‰ met and -26 were collected, 6‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and between -1.4‰ to 4.2‰ for $\delta^{15}\text{N}$. The results indicate a diet that could be composed of contributions from different carbon sources, due to the high availability of resources provided by the mangroves, so the mangroves would not be considered as the only source of primary productivity for species of mollusks ecosystem.

Keywords: Stable isotopes, trophic enrichment, trophic level, Outwelling, export, detritus, phytobenthos, Mollusks..

INTRODUCCIÓN

Los trabajos en biología marina relacionados con la dinámica trófica de los ecosistemas altamente productivos, como el manglar (Bouillon *et al.* 2008; Alongi. 2009), han despertado interés en la comunidad científica desde hace muchos años, pues el entendimiento de estos procesos permite hacer una aproximación al desarrollo de las relaciones ecológicas que se puedan dar en el ecosistema. Uno de los debates más concurrenidos en este tema, gira en torno a una hipótesis sugerida por Odum en 1968, quien sugirió que la alta productividad de los árboles de mangle soporta las redes tróficas de los sistemas aledaños debido al reciclaje de los nutrientes derivados de la materia orgánica producida por ellos, principalmente en forma de hojarasca que es descompuesta por microorganismos y que es expulsada de los manglares y regresada por las corrientes de marea (outwelling). Sin embargo, estudios más recientes han indicado que otros productores primarios (fitoplancton, microalgas) pueden ser más importantes debido a su mayor calidad nutricional y digestibilidad en comparación con la materia de los mangles (Christensen *et al.* 2001; Bouillon *et al.* 2002).

Se ha sugerido, que el aporte nutricional ofrecido por los mangles a través de la caída de hojas se ve representado en el detritus que constituye la base trófica para muchas cadenas alimentarias

en estos sistemas (Rivera-Arriaga *et al.* 2003). Sin embargo, el papel que desempeña el manglar como base trófica ha sido discutido en diferentes publicaciones, algunas de ellas reportan que la materia orgánica de los manglares subsidian las redes alimentarias costeras (Jennerjahn & Ittekkot 2002; Dittmar *et al.* 2004) mientras que otros no lo comparten (Bouillon *et al.* 2004; Kieckbusch *et al.* 2004; Kon *et al.* 2007) aduciendo este papel a otras fuentes de productividad como microalgas o fitoplancton. Aún así, los manglares son de vital importancia para el ecosistema pues más allá de los aportes de materia orgánica al sistema, las raíces del mangle son hábitat de plantas, algas e invertebrados (Manson *et al.* 2005) inclusive de bacterias que se fijan a ellos para realizar sus procesos de descomposición.

En el Pacífico colombiano, se han realizado estudios que revisan contenidos estomacales a los individuos con el objetivo de determinar los aportes tróficos que puede recibir del sistema (Ruiz. 1990; Salinas. 1996; Mateus 1997). Este método es poco aplicable en moluscos donde no quedan rastros claros del origen de los alimentos en el tracto digestivo, haciendo poco fiables los resultados acerca de sus posibles fuentes de recursos. Actualmente las técnicas en ecología trófica arrojan resultados con mayor grado de certeza, por ejemplo los análisis de isótopos estables con frecuencia se han utilizado en el estudio de redes alimentarias estuarinas mostrando con detalle las fuentes de energía de apoyo de las comunidades acuáticas (Bouillon *et al.* 2004; Connolly *et al.* 2005). Mediante el seguimiento de la huella de carbono, este método proporciona información sobre las fuentes de alimentos asimilados por los organismos a lo largo de su vida, además de evaluar la amplitud del nicho trófico de las especies (Bearhop *et al.* 2004; Newsome *et al.* 2007).

Generalmente los isótopos existen en diferentes proporciones y con distintos valores entre los diferentes organismos, debido al factor de enriquecimiento trófico (FET) o factor de discriminación trófica, el cual se basa en las diferencias de la composición isotópica entre el tejido del consumidor y su dieta. Este factor varía entre especies, entre tejidos de una misma especie y entre dietas. Algunos

investigadores han tratado de ponderar ese factor de enriquecimiento mediante estudios realizados en diferentes especies en distintos ambientes, obteniendo un valor de 3.4 ‰ en el $\delta^{15}\text{N}$ (Post 2002). El objetivo principal de este trabajo es hacer un análisis del flujo trófico en un manglar del Pacífico colombiano, tomando como modelo de estudio las especies más abundantes de moluscos halladas en él; teniendo en cuenta el desconocimiento de las dinámicas tróficas en ambientes tropicales y el aporte que pueda realizar un estudio de este tipo al debate sobre la exportación de nutrientes desde los manglares. Los objetivos específicos de este trabajo fueron: 1) determinar el papel que juega el manglar como fuente de carbono para las especies de moluscos y 2) evaluar otras posibles fuentes de recursos primarios que estén aprovechando estos organismos.

MÉTODOS

El muestreo se realizó en la región central de la costa Pacífica colombiana en el estero conocido como El Sande (3° 55' 14" N -78° 77' 19" W), al sur de Bahía de Málaga. Esta bahía está situada en la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y presenta dos periodos muy lluviosos con una precipitación cercana a los 7.000 mm durante 228 a 298 días de lluvia al año y una humedad relativa de 80-90 % (Lobo-Guerrero, 1993). Es formada por rocas consolidadas del periodo Terciario y plataformas de sedimentos móviles cuaternarios. En ella abundan los acantilados rocosos, planos lodosos, playas arenosas y planos lodosos de composición areno-fangosa, fangosa y fango-rocosa. La temperatura superficial del agua fluctúa a lo largo del año entre 26°C y 29°C mientras la salinidad oscila entre 15 a 24 durante la bajamar, y de 20 a 28 durante la pleamar (INVEMAR. 2006). El manglar localizado en el estero es de tipo ribereño con una profundidad entre 2 m y 6 m y salinidades cercanas a 27, se caracteriza por presentar dominancia de *Rhizophora* sp. con algunos individuos de *Mora oleífera* y *Laguncularia racemosa*. Algunos de los árboles alcanzan alturas cercanas a 40

m y el bosque en general se encuentra ligeramente intervenido por acción antrópica. Durante 2014 se realizaron salidas de campo en la época climática de transición entre estación lluviosa y seca. En cada salida se seleccionaron aleatoriamente individuos de cada especie de mangle encontrado y se tomaron muestras de hojas por cada árbol escogido, a cada una de las hojas se les retiro la nervadura y los sedimentos que traían adheridos a su superficie. Las muestras de macroalgas se obtuvieron de las raíces de los de mangles. Se tomaron muestras de hojarasca y detritus directamente del sustrato pues son subproductos que participan en los procesos biológicos estudiados, como las comunidades microbiológicas que tienen su propia huella isotópica. El seston se colectó con una red de filtro de 23 μm haciendo arrastres a lo largo del canal principal. En cuanto a los organismos consumidores, la colecta se realizó manualmente en diferentes puntos del manglar, procurando mantener un rango de tallas similar con el objetivo de reducir la variabilidad ontogénica. Posterior a la colecta, los organismos permanecieron 24 horas en un acuario buscando que completaran su proceso de digestión y evacuaran su contenido estomacal. Todas las muestras fueron transportadas en hielo hasta el laboratorio donde se preservaron a -21°C en una nevera Thermo Scientific hasta el momento que se inició el proceso de preparación. Las muestras se lavaron cuidadosamente procurando eliminar cualquier tipo de elemento ajeno al organismo, posteriormente se clasificaron de acuerdo a su origen (animal o vegetal), se identificaron taxonómicamente y se separaron para iniciar el proceso de secado y deshidratación. Para este proceso se utilizó un horno a una temperatura de 65°C en el que los tejidos permanecieron durante un periodo de 48 horas. En el caso de los gasterópodos, se obtuvo una muestra del músculo del pie, a los bivalvos se les realizó la extracción del músculo abductor. Se utilizó el tejido muscular solamente, ya que su tasa de cambio lenta integra efectos de la alimentación durante meses y excluye los efectos de la variabilidad a corto plazo (Gearing, 1991). Cuando las muestras se secaron, se maceraron en un mortero de ágata hasta que el tejido deshidratado quedó lo más fino y homogéneo posible. De cada uno de los individuos, se

obtuvo una submuestra de 0,5mg que se depositó en una cápsula de estaño para su posterior análisis isotópico. Estos análisis fueron realizados en un espectrómetro de masas de razones isotópicas, Delta V Plus, acoplado a un Analizador Elemental de combustión, modelo ECS 4010 marca Costech Instruments en el Instituto politécnico Nacional, Centro de Investigaciones Marinas CICIMAR en La Paz, Baja California Sur. Los valores de isótopos estables se calcularon mediante la siguiente ecuación (Park & Epstein, 1961).

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ó } \delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(R \text{ muestra}/R \text{ estándar}) - 1] \times 1000.$$

Dónde: R muestra para $\delta^{15}\text{N}$ es la proporción entre sus isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$; mientras que para $\delta^{13}\text{C}$ es la proporción de los isótopos $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Los estándares empleados para R estándar fueron Pee Dee Belemnite (PDB) para el carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y el valor de concentración de nitrógeno en la atmósfera para el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (Fry, 2008). Se calculó la relación carbono-nitrógeno para cada una de las muestras. Cuando los valores eran mayores a 3,5 % los datos de carbono se normalizaron de acuerdo con las fórmulas propuestas por Post *et al.* 2007; esto con el objetivo de reducir la variabilidad que puede ocasionar el contenido de lípidos en las muestras. La ecuación de normalización para los tejidos de origen animal consiste en:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalizado}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{notratado}} - 3.32 + 0.99 \times \text{C:N}$$

donde $\delta^{13}\text{C}_{\text{notratado}}$ corresponde a la medida original de $\delta^{13}\text{C}$ de la muestra y C:N la proporción entre los valores de carbono y de nitrógeno. En el caso de las muestras provenientes de los productores la normalización se realizó cuando la relación carbono-nitrógeno presentaba valores superiores al 40 %, la fórmula que facilitó el ajuste (Post *et al.* 2007, Abrantes & Sheaves 2010) es:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalizado}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{notratado}} - 5.83 + 0.14 \times \text{C:N}$$

(Post *et al.* 2007, Abrantes & Sheaves 2010). Una vez normalizados los valores de carbono, se realizaron gráficos $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ con los valores isotópicos promedio de productores primarios y

consumidores. De igual manera, se calculó el nivel trófico para cada uno de consumidores siguiendo la fórmula propuesta por Post (2002)

$$NT = \lambda + (\delta^{15}N_{consu} - \delta^{15}N_{base})/3.4$$

donde λ es la posición trófica del organismo usado para el $\delta^{15}N_{base}$, $\delta^{15}N_{consu}$ corresponde al promedio de $\delta^{15}N$ de la especie de consumidor, al cual se le está calculando el nivel trófico, $\delta^{15}N_{base}$ corresponde al promedio $\delta^{15}N$ de la especie usada como base de la red trófica y 3.4 correspondiente al valor de fraccionamiento trófico del nitrógeno (Post *et al.* 2002). Finalmente, se realizó un análisis de proporciones de consumo de fuentes de productividad primaria y el aporte que realiza cada una de ellas al tejido de los individuos estudiados, mediante modelos mixtos bayesianos usando el programa R junto con el paquete estadístico para análisis de isotopos estables SIAR. Para los análisis se agruparon los datos en las siguientes categorías para los productores: Mangles, Macroalgas, Hojarasca, seston, y detritus. En el caso de los consumidores se tomaron cada una de las especies como una categoría: *Littoraria zebra*, *Cerithidea pulchra*, *Crassostrea columbiensis*, *Anadara similis*, *Anadara tuberculosa*, *Polymesoda inflata*, y *Leukoma asperrima*. Para la estimación de las proporciones se usaron intervalos bayesianos con un 95 % de credibilidad (Parnell *et al.* 2010).

RESULTADOS

La composición isotópica de los productores primarios del estero El Sande reportó valores de $\delta^{13}C$ que van desde -31,3‰ hasta -26,6‰ y $\delta^{15}N$ desde -1,1‰ hasta 4,1‰. Los productores que presentaron los valores menos enriquecidos fueron los mangles, cuyo valor más bajo se observó en *Mora oleifera* con $\delta^{13}C$ -31,2‰ seguido de *Laguncularia racemosa* con $\delta^{13}C$ de -29,2‰ y la especie predominante en la zona, *Rhizophora* sp. con un valor de $\delta^{13}C$ de -28,9‰.

Los valores isotópicos de los mangles presentaron poca variación con respecto al carbono, sin

embargo se observa una variación importante en nitrógeno pues los valores para *Mora oleifera* son negativos mientras que para las otras dos especies de mangles son positivos. En cuanto a las macroalgas se reportaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares a los encontrados para los mangles, $-30,6\text{‰}$ para *Boodleopsis verticillata* y $-29,1\text{‰}$ para las algas pertenecientes al complejo de algas, *Catenella impudica*, *Bostrychia radicans* y *Caloglossa leprieurii* (CaBosCa). Entre las otras posibles fuentes de productividad primaria, se encuentran los valores más enriquecidos de carbono, donde el seston reporta valores de $\delta^{13}\text{C}$ de $-26,9\text{‰}$ y el detritus un valor de $-28,1\text{‰}$. El valor de $\delta^{13}\text{C}$ para la hojarasca resulto similar a los valores reportados para los mangles y las algas, $-30,2\text{‰}$. En cuanto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ se observa un rango entre $-1,1\text{‰}$ y $3,5\text{‰}$, estos valores corresponden a los mangles donde la especie más abundante de la zona *Rhizophora* sp. cuenta con el valor más alto, $3,5\text{‰}$, mientras que el valor más bajo se encuentra en *Mora oleifera* con $\delta^{15}\text{N}$ de $-1,1\text{‰}$. Para las algas los valores fueron de $2,1\text{‰}$ para la especie *Boodleopsis verticillata* y $2,9\text{‰}$ para CaBosCa. En cuanto a las otras fuentes se encontraron los valores más bajos con $1,8\text{‰}$ para la hojarasca, $-0,1\text{‰}$ para el detritus así como $1,7\text{‰}$ para el seston. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se encuentran ilustrados en la figura I.

Los valores isotópicos de los consumidores para $\delta^{15}\text{N}$ se encontraron en un rango de $3,9\text{‰}$ y $8,8\text{‰}$ mientras $\delta^{13}\text{C}$ reporto datos entre $-16,4\text{‰}$ y $25,7\text{‰}$. Los valores más enriquecidos de carbono fueron hallados en *Cerithidea pulchra* ($-17,5\text{‰}$), los más bajos en *Littoraria zebra* ($-22,3\text{‰}$). Las otras especies presentaron promedios cercanos, *C. columbiensis* obtuvo un valor de $-19,0\text{‰}$, *A. similis* $-19,0\text{‰}$, *A. tuberculosa* $-18,7\text{‰}$, *Leukoma asperrima* $-20,3\text{‰}$ y *Polymesoda inflata* $-20,3\text{‰}$. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ muestran un mínimo de $4,9\text{‰}$ y un máximo de $8,1\text{‰}$ pertenecientes a *Littoraria zebra* y *Leukoma asperrima* respectivamente. Las demás especies se mantuvieron con valores por encima de 7‰ presentando una variación muy baja en sus promedios, *C. columbiensis* arrojó un $7,3\text{‰}$, *A. similis* $7,9\text{‰}$ y *A. tuberculosa* $7,6\text{‰}$. Los valores isotópicos de nitrógeno y de carbono se muestran representados en la figura II.

Los intervalos bayesianos de credibilidad (95 %) señalan porcentajes máximos de posibilidad de aporte de carbono por parte de las fuentes a los consumidores en general inferiores al 40 %, (Figura III), para todas las especies de consumidores, exceptuando el seston y las algas en algunos casos, resultados más influenciados por el valor de $\delta^{15}\text{N}$ que no refleja relaciones de consumo sino de jerarquía trófica. Esto significa que la máxima probabilidad de que los productores primarios estudiados aporten carbono a los consumidores se encuentra reflejada en el mayor valor del intervalo obtenido. Los resultados muestran para *L. zebra* por ejemplo, una probabilidad de aporte de todos los grupos de productores entre el 0 y el 42 %, lo cual incluye la posibilidad de que esta especie reciba 0 % del carbono de estas fuentes. Para el caso de *C. pulchra* los aportes podrían venir de todas las fuentes que se rastrearon en porcentaje similar, coincidiendo con *L. zebra* cuya dieta evidencia que el organismo tiene una probabilidad de aprovechar el carbono de todas las fuentes e incluso otras que no se estudiaron en el presente trabajo. *C. columbiensis* muestra una posible preferencia por el seston con respecto a los otros productores lo que coincidiría con sus hábitos filtradores, aunque aparentemente las algas también podrían estar aportando cerca del 40 % del carbono, esta relación está influenciada por los valores de nitrógeno y además de ello biológicamente no es correcta. En cuanto a *A. similis* y *A. tuberculosa* los aportes de las fuentes fueron similares, encontrando probabilidades de consumo de cada fuente menor al 40 %. Finalmente *L. asperima* y *P. inflata* muestran una contribución proporcionada de todos los productores con un aporte bajo de detritus. En general se puede observar que tanto los gasterópodos como los bivalvos presentan proporciones de consumo que tienden a ser similares, también se puede observar que el recurso menos usado por los bivalvos es el detritus, cuya explotación sugiere ser mayor por parte de los gasterópodos. Los valores de carbono de los consumidores se encuentran en un rango mucho más enriquecido que el de las fuentes, sugiriendo que existen otros productores que están aportando a su dieta y los cuales no fueron estudiados en el presente trabajo. Es posible que en el caso de los filtradores se trate de

aportes fitoplanctónicos que poseen una huella de carbono más enriquecida con respecto a mangles y algas y en el caso de alimentadores de depósito y herbívoros se podría tratar de bacterias y hongos y de microfitobentos.

Se realizó una revisión bibliográfica comparando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de ecosistemas de manglar en otros lugares del mundo, dando relevancia a los individuos pertenecientes a los mismos géneros que los implicados en este estudio. Los datos fueron de manglares en Australia, Brasil, Ken-ya, Panamá y México. En dichos estudios se encontraron datos isotópicos de productores primarios como mangles (*Rhizophora* sp.), Macroalgas, microfitobentos (Posible productor primario en otros sistemas y que en el presente trabajo no fue evaluado, y detritus, así como de consumidores como *Crassostrea* sp., *Anadara* sp., *Littoraria* sp., y *Cerithidea* sp. Los valores encontrados se encuentran resumidos en la Tabla I

DISCUSIÓN

Los rangos de N y C encontrados en el estuario El Sande se encuentran dentro del rango de valores reportados en otros manglares del mundo. Los altos valores de los marcajes isotópicos del carbono y que no se encontraron en el presente estudio, en general son influenciados por el aporte que realizan los pastos marinos que no se encuentran presentes en el sitio de estudio (Lorenagan *et. al* 1997; Abrantes, 2009). En el caso de los mangles se observa poca variabilidad pues la diferencia entre Australia y Panamá cuyos estudios presentan los valores extremos es menor a 2‰. En el caso del microfitobentos sugerido como una de las fuentes primarias más importantes para manglares presento valores que oscilaron en un rango más amplio, sin embargo esta fuente primaria no fue evaluada en el presente trabajo y constituye una nueva inquietud de investigación para sistemas de

manglar en el Pacífico de Colombia. Al incluir los valores de *M. oleifera* se tiene que los mangles del Pacífico Colombiano muestran los valores más bajos de carbono, sin embargo incluir esta especie dentro de las cifras es discutible ya que para numerosos autores no corresponde una especie de mangle. Por otro lado la especie dominante, *R. mangle*, presenta valores similares a los reportados para los manglares en distintos sitios, las diferencias que se generan entre ellos son menores a 1 %, sugiriendo similitud entre sistemas explicadas posiblemente por las condiciones parecidas en la composición del suelo además de condiciones como la humedad del ambiente, la disponibilidad de nutrimentos, la temperatura, la salinidad y la concentración de CO₂ atmosférico cuyas variaciones influyen sobre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Dawson *et al.* 2002). También puede verse influenciado por el metabolismo particular de las especies que se compararon, teniendo en cuenta que las rutas metabólicas son fundamentales para los datos de carbono por la manera en que este es asimilado por las plantas. En cuanto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentaron variaciones menores. Los mangles se mantuvieron en el mismo nivel trófico que las especies halladas para Australia y Panamá. De igual forma la variación del microfitobentos fue mínima pues los valores hallados para Australia presentaron diferencias menores al 1 % respecto a los valores de otro lugares en el pacifico como Panamá. Tanto el detritus como las macroalgas reportaron la mayor variabilidad en los datos de $\delta^{15}\text{N}$ pues el detritus oscilo con diferencias cercanas al 3 %. A pesar que como productores primarios se incluyen el detritus y la hojarasca, que son subproductos de los mangles, es importante abordar el papel que tienen los microorganismos sobre los procesos de descomposición de la materia. Estudios realizados por Daniel & Robertson (1990) muestran los efectos del detritus exportado sobre una comunidad bacteriana adyacente a un manglar, concluyendo que las altas concentraciones de taninos asociados con detritus de manglar pueden disuadir a la colonización de comunidades bacterianas. Es probable que las asociaciones positivas entre detritus y el resultado de los cultivos bacterianos, por prestación de heterogeneidad espacial coloquen los productos de descomposición bacteriana

como fuente nutricional del manglar. Al observar los resultados obtenidos, se puede ver una clara diferencia entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del detritus y de los mangles a pesar de que su enriquecimiento en carbono es similar, esto puede atribuirse al tiempo que permanecen la hojarasca y el detritus en el agua, pues los valores de los mangles muestran valores de nitrógeno cercanos al estándar atmosférico. La estabilidad de las comunidades de estuarios depende en parte de la disponibilidad de alimentos para sus diferentes componentes, así como de la estabilidad de interacciones tróficas entre los diferentes ecosistema. En el presente estudio se encontró que los productores primarios ofrecían una amplia gama trófica para las especies residentes, lo que podría ser un indicador de alta productividad primaria neta y exportación de detritus hacia los sistemas aledaños, además de ofrecer alta disponibilidad de recursos de diversas fuentes. Sin embargo la utilización de la materia orgánica en las cadenas tróficas es un tema ampliamente debatido pues dicha utilización puede variar dependiendo de diferentes variables, como la geomorfología, la distancia de los organismos a la fuente de producción de detritus, la salinidad y las mareas extremas (Savage *et al.* 2012). Las características físicas del sitio de trabajo hacen que constantemente se dé un lavado de la zona que arrasa con diferentes fuentes de materia orgánica que se encuentran en el suelo del manglar en un rango aproximado de 12 horas, generando periodos donde la disponibilidad de ciertos recursos es variada, propiciando la búsqueda de diferentes fuentes de alimento. Este mismo régimen mareal permite que constantemente se de una mezcla de material vegetal junto con otras fuentes de productividad que posteriormente se vuelven recursos disponibles para los moluscos lo que podría explicar la dieta heterogénea. Otro fenómeno que favorece la explotación de recursos es el amplio espectro de condiciones ambientales que pueden soportar los moluscos por ejemplo algunos que se cultivan exhiben una tolerancia amplia a factores como la temperatura y la salinidad, en ocasiones muy por encima de las condiciones a las que estarían expuestos en su entorno natural (FAO, 2006). Por parte de los consumidores se encontraron estudios para Australia (*Littoraria* sp., *Cerithidea* sp.), Panamá

(*Anadara* sp., *Crassostrea* sp.) y Brasil (*Littoraria* sp.) con un rango de Carbono diferente para las especies de moluscos pertenecientes al mismo género con respecto a las estudiadas en el Pacífico Colombiano, lo que indica que la estructura trófica de ecosistemas de manglar puede variar así se trate de sistemas que aparentemente son similares (Abrantes 2009, Giarrizzo 2011, Viana *et al.* 2014). El valor de carbono encontrado en las especies filtradoras de los géneros *Anadara* y *Crassostrea* fue más enriquecido con respecto al resto de los consumidores en el trabajo de Panamá, lo que podría indicar aportes de origen marino que son más enriquecidos (Abrantes 2009, Viana *et al.* 2014) y de igual manera en el presente trabajo ya que las especies de estos géneros presentaron valores de carbono también enriquecidos con respecto a las fuentes y a la mayoría de los consumidores. Los resultados encontrados para los marcajes isotópicos de los moluscos indican que a grandes rasgos a partir de los valores de nitrógeno podemos encontrar dos grupos principales de moluscos con niveles tróficos similares: por un lado están los gasterópodos *Littoraria zebra*, y *Cerithidea pulchra* que se encuentran agrupándose en un nivel $\delta^{15}\text{N}$ inferior a 6,5‰; y por otro lado están los bivalvos ocupando niveles tróficos superiores, evidenciando diferencias basadas en sus hábitos alimenticios, ya que las especies de gasterópodos estudiadas son de hábitos herbívoros y alimentadores de depósito y los bivalvos son filtradores quienes tienen la posibilidad de consumir recursos como plancton y seston que son productos primarios más derivados a los que pueden obtener los gasterópodos sobre sustratos como raíces, rocas o suelo. Es importante aclarar que, a pesar que los resultados sugieren una probabilidad de aporte máxima de todas las fuentes de productividad que se acerca al 40 %, este resultado debe ser analizado correctamente ya que, así como puede existir una probabilidad de aporte de productores primarios del 40 %, puede que esta probabilidad sea 0 % que corresponde al intervalo sugerido por los análisis estadísticos que se realizaron. Esto explica porque los resultados arrojan que existe la probabilidad de que organismos filtradores estén recibiendo aportes alimenticios de productores como las macroalgas, relación que desde una interpretación biológica no existe por

lo tanto el resultado que se valida corresponde al 0 % sugerido en el intervalo. Al remitirnos a los gasterópodos podemos ver una clara diferencia entre sus razones isotópicas de carbono a pesar de la similitud en los marcajes de nitrógeno. Una de las posibles razones por las que *Littoraria zebra* y *Cerithidea pulchra* se encuentran en un rango de carbono diferente a pesar de mostrar un nivel trófico muy similar, radica en la zonación vertical que se ha podido observar en campo con estas dos especies, *L. zebra* se encuentra en las raíces de manglar a partir del límite que impone la marea cuando crece, mientras que *C. pulchra* es un organismo que comúnmente se captura en el suelo del manglar sin pasar al límite que marca la marea, lo que podría explicar los valores encontrados de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, este fenómeno puede verse favorecido por las adaptaciones que pueda tener cada uno de estos organismos, posiblemente la exposición prolongada al agua sea un factor tolerable para *C. pulchra* o puede que sus estrategias para la explotación de recursos hayan favorecido que no se dieran relaciones de competencia entre estas 2 especies. En cuanto al nivel trófico de los organismos, calculado bajo el criterio de Post (2002), se encontró que todos los gasterópodos estaban ubicados en el segundo nivel trófico mientras los organismos filtradores se encontraban en el tercero. Esto coincide con sus hábitos alimenticios, pues se esperaría que los marcajes de nitrógeno de los bivalvos filtradores ocuparan un nivel más alto, debido a que la fuente de recursos primarios estaría más expuesta a procesos de descomposición que el material vivo del que se puede alimentar un molusco herbívoro. A manera de conclusión es importante resaltar la diversidad de fuentes que pueden ser encontradas en el ecosistema estuarino El Sante, para ser explotadas por los moluscos. Se sugiere una repartición de recursos incluyendo los mangles que en la hipótesis de Odum era sugeridos como la más importante y prácticamente la única fuente de carbono para este tipo de sistemas. Por otra parte, el papel que desempeña como hábitat para los organismos y como lugar de fijación para comunidades bacterianas hace que estos árboles sean fundamentales para los procesos ecológicos y tróficos que se llevan a cabo en este sitio.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad del Valle, que ha sido testigo y pilar del proceso que implica una carrera profesional, al grupo de investigación Ecomanglares, a las comunidades locales de Bahía Málaga. También quiero agradecer a mi familia, especialmente a mi madre, mi hermano, y mi abuela, quienes me han apoyado en todas las decisiones que he tomado y me han animado a mantenerme firme en el camino de la academia. Finalmente quiero agradecer a mis amigos, que me aconsejaron constantemente tanto en el ámbito académico como el ámbito emocional.

LITERATURA CITADA

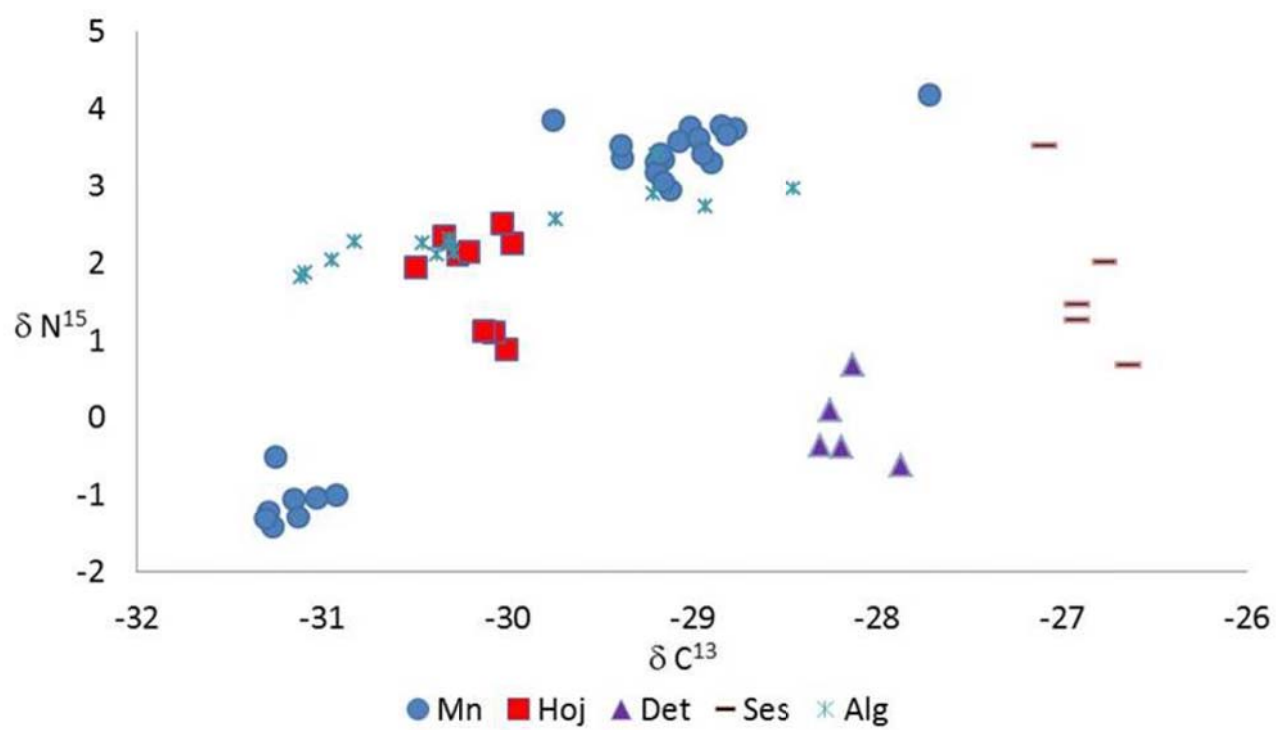
- Alongi, D. M. (2009) *The energetics of mangrove forests*. Heidelberg: Springer. 216 p.
- Alfaro, A. (2008). Diet of *Littoraria scabra* while vertically migrating on mangrove trees: Gut content, fatty acid, and stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(4), pp.718-726.. *Marine algae of California*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Bachock, Z., Filipe, P. and Tsuchiya, M. (2003). The diet of the mud clam *Geloina coxans* (Mollusca, Bivalvia) as indicated by fatty acid markers in a subtropical mangrove forest of Okinawa, Japan. *Experimental marine biology and ecology*, 292, pp.187-197.
- Bouillon, S., Borges, A. V., Castaneda, E., Diele, K., Dittmar, T. (2008) Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem Cycles* 22: pp.1-12.
- Cantera, J. R., R. Neira, & C. Ricaurte, (1998). "Bioerosión en la costa Pacífica Colombiana: un estudio de la biodiversidad, la ecología y el impacto de los animales destructores de acantilados rocosos sobre el hombre" *Fondo FEN Colombia*.
- Daniel, P. A. & Robertson M. (1990) Epibenthos of mangrove waterways and open embayments community structure and the relationship between exported mangrove detritus and epifaunal standing stocks *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31: pp.599-619
- Dawson, T. E., & Brooks, P. D. (2001). Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5: pp.429 -436
- Dawson, T. E., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., Pajonk, H.T., Kiehl, J., (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual review of ecology and systematics*. 33:pp.507-559
- Dittmar T, Lara R. J., (2004) Driving forces behind nutrient and organic matter dynamics in a mangrove tidal creek in north Brazil. *Estuarine Coastal Shelf*. 52: 249- 259

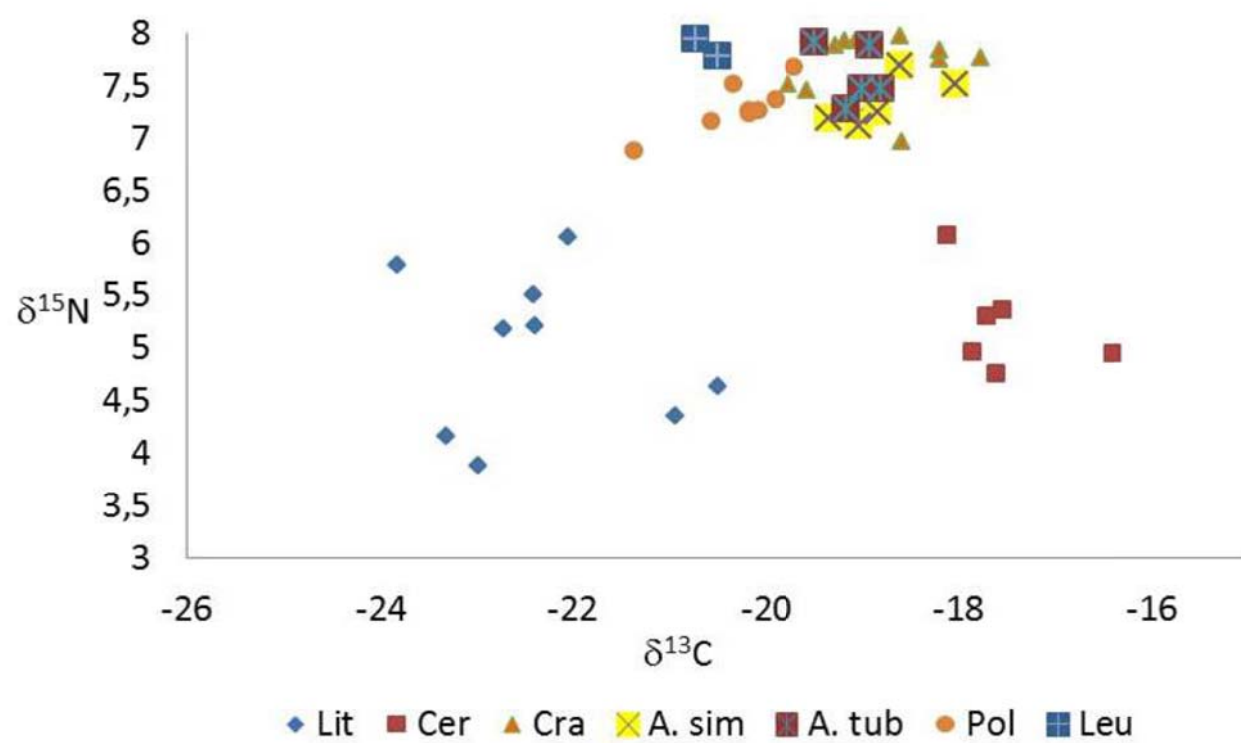
- Espinoza, S., Gil-Agudelo, D., Candelo, C. and Zapata, L. (2009). Las piangueras en la Costa Pacífica Colombiana: investigación participativa para la conservación de la piangua y la actividad económica de este recurso biológico. : Vicepresidencia de la República, Comisión Colombiana del Océano, Observatorio del Pacífico colombiano, pp.159-167
- Frias, J., (1981). Informe asesoría técnica en el cultivo de ostión de mangle, *Crassostrea columbiensis* Hanley 1846. Escuela superior politécnica del litoral. p.15.
- Fry, B., (2006). “*Stable isotope ecology*”. New York. Springer, 123-129pp
- Gearing, J. N., (1991). The study of diet and trophic relationships through natural abundance 13. *Carbon Isotope Techniques*. Academic Press, 31: pp. 201–218.
- Hogarth, P.J., (1999). “*The Biology of Mangroves*”. Oxford University Press, New York. 215-22 pp
- INVEMAR., (2009). Informe del Estado de los Ambientes y Recursos Marinos y Costeros en Colombia. *Serie de Publicaciones Periódicas* 8: p.244
- Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura INPA., (2000): *Boletín Estadístico Pesquero*. Bogotá, en prensa
- Jennerjahn, T. C, Ittekkot, V., (2002) Relevance of mangroves for the production and deposition of organic matter along tropical continental margins. *Naturwissenschaften* 89: pp.23–30.
- Kon, K., Kurokura, H., Hayashizaki, K. (2007). Role of microhabitats in food webs of benthic communities in a mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series*. 340: 55-62.
- Lepoint, G., Dauby, P., & Gobert, S., (2004). “Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Marine pollution bulletin*. 49:pp. 887 -891.
- Lobo-Guerrero, A., (1993) “*Hidrología e hidrogeología: Colombia Pacífico Tomo I*” Fondo FEN Colombia, Santa Fe de Bogotá. pp.120-134
- Mancera, J. E., (2003). The contribution of mangrove outwelling to coastal food webs as a function of environmental settings. Tesis doctoral, University of Louisiana at Lafayette, Lafayette, EE.UU pp8
- Manson, F.J., Loneragan, N.R., Skilleter, G.A., & Phinn, S.R., (2005). An evaluation of the evidence for linkages between mangroves and fisheries: a synthesis of the literature and identification of research directions. *Oceanography marine Biology Annual Review* 43: pp.483-513
- Mateo, M. A., Cebrian, J., Dunton, K. H., And Mutchler, T., (2006). “*Carbon flux in seagrass ecosystems*.” Dordrecht, Springer. pp159 -192
- Mateus Solarte, Baltazar. “Estudio Del Contenido Estomacal De Cuatro Especies De Langostinos En La Costa Pacifica Colombiana : *Penaeus Vannamei* Boone(1931), *Penaeus Occidentalis* Streets (1871), *Penaeus Stylirostris* Stimpson (1871), *Penaeus Californiensis* Holmes 1900 (Crustacea : Penaeidae) (1997)”. Pregrado. Universidad del valle, (1997)
- Ometto, J., Flanagan, H., Martinelli, I., Moreira, L., Higuchi, M. & Ehleringer, N. (2002). Carbon isotope discrimination in forest and pasture ecosystems of the Amazon Basin, Brazil. *Global Biogeochemical Cycles*, 16: p.1109
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*. 5(3): pp. 1–5

- Polis, G.A., Strong, D.R., (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*. 147:pp.813–846.
- Primavera, J.H. (1996). Stable carbon and nitrogen isotope ratios of Penaeid juveniles and primary producers in a riverine mangrove in Guimaras, Philippines. *Bulletin of Marine Science*. 58:pp. 675-683
- Rivera-Arriaga E, Lara-Dominguez A. L., Villalobos G. J., Yanez-Arancibia A. (2003). Trophodynamic ecology of two critical habitats (seagrasses and mangroves) in Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico. In: Zeller D, Booth S, Mohammed E, Pauly D (eds) From Mexico to Brazil: Central Atlantic fisheries catch trends and ecosystem models. Fisheries Centre Research Reports. University of British Columbia. Vancouver. 11:Pp. 245–254
- Ruiz, J. J. (1990). Estudio Del Contenido Estomacal En El Camaron Blanco *Penaeus Occidentalis* Streets (Crustacea: Peneidae) En La Ensenada De Tumaco (Narino)". Pregrado. Universidad del valle, 1990.
- Savage C, Thrush, S.F., Lohrer, A.M., Hewitt, J.E. (2012). Ecosystem Services Transcend Boundaries: Estuaries Provide Resource Subsidies and Influence Functional Diversity in Coastal Benthic Communities. 7(8): 42-70.
- Sasekumar, A., V., Chong, M. U., Leh, R. D (1992). Mangroves as a habitat for fish and prawns. *Hydrobiologia*. 247: pp.195-207.
- Salinas Escobar, Sandra Patricia (1996). Contenido Estomacal Y Habitos Alimenticios De La Carduma *Cetengraulis Mysticetus* (Gunther, 1866) en el Pacifico Colombiano. Pregrado. Universidad del valle.
- Turner, R.E. (1989). Factors affecting the relative abundance of shrimp in Ecuador. In: Stephen Olsen and Luis Arriaga (eds.), Establishing a Sustainable Shrimp Mariculture Industry in Ecuador. University of Rhode Island, Technical Report Series. pp. 121-139.
- Turner, R.E. (1989). Factors affecting the relative abundance of shrimp in Ecuador. In: Stephen Olsen and Luis Arriaga (eds.), Establishing a Sustainable Shrimp Mariculture Industry in Ecuador. University of Rhode Island, Technical Report Series. pp. 121-139.

Tabla 1. Valores isotópicos promedio de nitrógeno y de carbono para otras localidades del mundo en donde se encuentran especies similares en los manglares

Especie	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Estudio
Manglares	Australia	-28,1	2,4	Abrantes 2009
	Brazil	-28,4	3,1	Giarrizzo 2011
	Australia	-28,7	3,4	Lorenagan 1997
	México	-29,71	-	Sepulveda <i>et al.</i> 2014
	Panamá	-29,2	3,7	Viana <i>et al.</i> 2014
	Kenya	-28,4	-	Gatune 2012
	Colombia	-29,5	3,4	Presente estudio 2015
Microfitobentos	Australia	-22,8	2,9	Abrantes 2009
	Kenya	-25,2	3	Gatune 2012
Detritus	Brasil	-28,2	7,1	Giarrizzo 2011
	México	-19,6	-	Sepulveda <i>et al.</i> 2014
	Panamá	-25,4	4,7	Viana <i>et al.</i> 2014
	Colombia	-28,2	0,1	Presente estudio 2015
Macroalgas	Brasil	-25,4	4,4	Giarrizzo 2011
	Australia	-23	1,7	Lorenagan 1997
	Panamá	-30,7	1,2	Viana <i>et al.</i> 2014
	Colombia	-29,4	2,5	Presente estudio 2015
<i>Littoraria</i> sp.	Australia	-24,7	6	Abrantes 2009
	Panamá	-20,8	5,4	Viana <i>et al.</i> 2014
	Brasil	-25,3	3,5	Giarrizzo 2011
	Colombia	-22,3	4,9	Presente estudio 2015
<i>Cerithidea</i> sp.	Australia	-20,2	6,9	Abrantes 2009
	Panamá	-15,7	4,2	Viana <i>et al.</i> 2014
	Colombia	-17,6	7,4	Presente estudio 2015
<i>Anadara</i> sp.	Panamá	-16,6	7,4	Viana <i>et al.</i> 2014
	Colombia	-19,1	7,6	Presente estudio 2015
<i>Crassostrea</i> sp.	Panamá	-18,1	8,2	Viana <i>et al.</i> 2014
	Colombia	-18,9	7,9	Presente estudio 2015





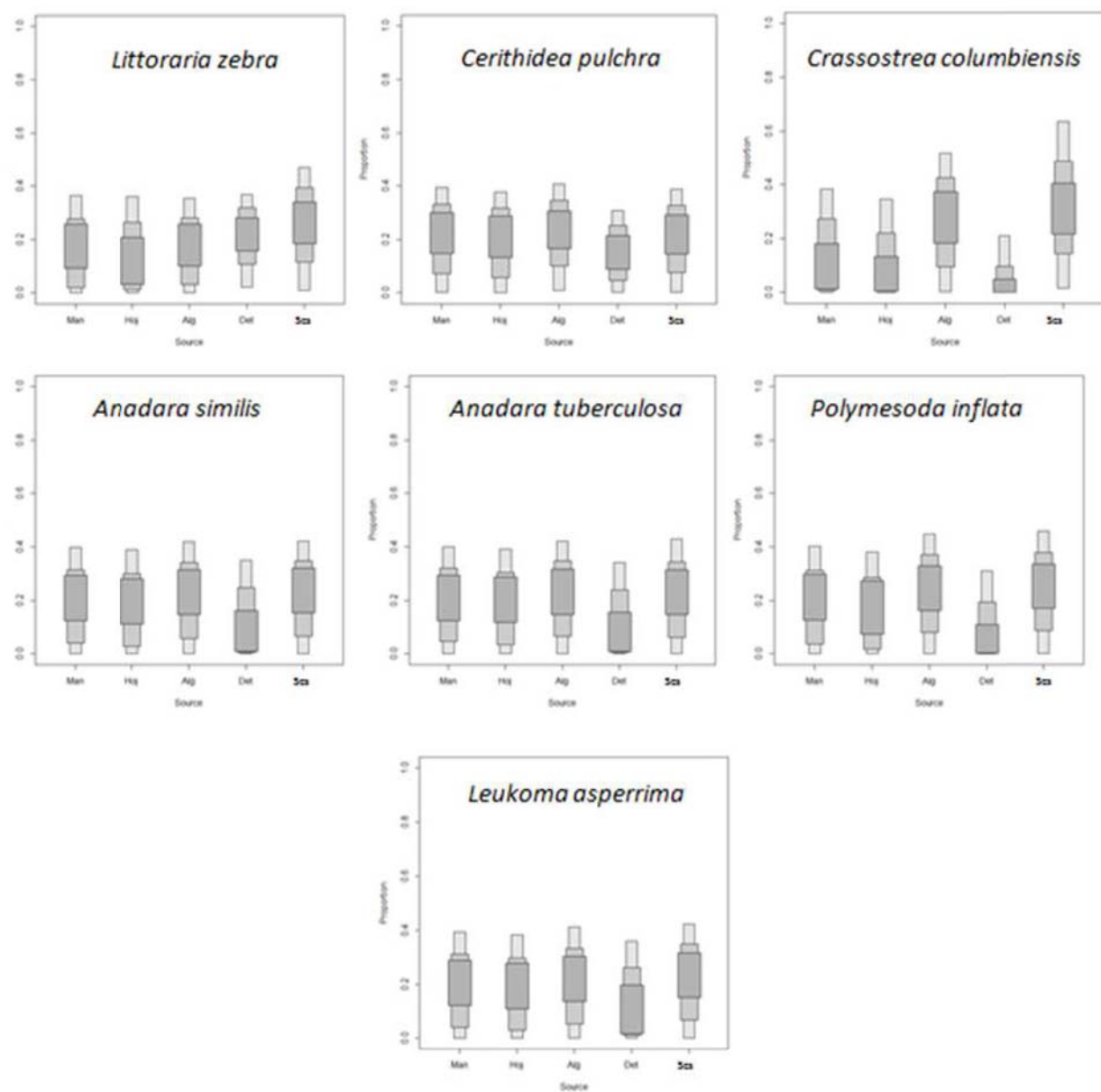


Figura 1. Relación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para los productores primarios. Mn: Mangles, Hoj: Hojarasca, Alg: Macroalgas, Det: Detritus, Ses: Seston

Figura 2. Relación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ Para los consumidores. Lit: *Littoraria zebra*, Cer: *Cerithidea pulchra*, Cra: *Crassostrea columbiensis*, A. sim: *Anadara similis*, A. tub: *Anadara tuberculosa*, Pol: *Polymesoda inflata*, Leu: *Leukoma asperrima* colectados en el estero El sande, Pacífico colombiano.

Figura 3. Distribución de los consumidores respecto a su recurso primario las barras de color más claro indican el intervalo de credibilidad del 95 % que arroja el análisis SIAR en R. Los grupos corresponden a las siguientes categorías: Mn: Manglares; Hj: Hojarasca; Alg: Macroalgas; Det: detritus; Ses: seston.