

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

Morfofisiología del género *Rhizophora* en la Reserva Natural Isla Juan Venado, Pacífico de Nicaragua

Morphophysiological of the genus *Rhizophora* in the Juan Venado Island Nature Reserve, Pacific of Nicaragua

Claudia María Dolmus-Bustillo¹, José Ignacio García Plazaola², Beatriz Fernandez-Marin³

¹ Doctora en Agrobiología Ambiental, Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua (UNAN-León)/ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7280-939X> / claudia.dolmus@ct.unanleon.edu.ni

² Doctor en Ciencias Biológicas / Universidad del País Vasco, Euskal Herriko Unibertsitatea España (UPV/EHU) / ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6498-975X> / Joseignacio.garcia@ehu.es

³ Doctora en Vegetal y Ecología / Universidad del País Vasco, Euskal Herriko Unibertsitatea España (UPV/EHU) / ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9951-0489> / bfernamm@ull.es



RESUMEN

Los manglares son ecosistemas únicos que crecen en aguas salobres en las fronteras de los litorales tropicales; representan un enorme valor científico, ecológico, económico y cultural. En Nicaragua representan una gran fuente de recursos económicos para las poblaciones locales. Las especies más afectadas por la tala son *Rhizophora mangle* L., *Rhizophora harrisonii* y *Rhizophora racemosa* G. Mey. Debido a que estas especies presentan características fenotípicas similares su separación como especie es difícil. Por lo que el objetivo de este trabajo fue diferenciar morfofisiológicamente las tres especies del género *Rhizophora*. Para llevar a cabo este estudio se utilizaron muestras foliares de las especies *R. mangle*, *R. harrisonii* Leechm y *R. racemosa* provenientes de la Isla Juan Venado. Se realizaron comparaciones morfológicas y análisis de pigmentos y tocoferoles. La actividad de los sistemas fotoprotectores, resultaron ser muy variables intraespecíficamente. El contenido total de tocoferoles fue muy diferente entre las tres especies siendo *R. racemosa* la de máxima concentración y *R. harrisonii* la de menor. El papel del γ -tocopherol en la tolerancia a la salinidad podría ser responsable de las diferencias interespecíficas. La distinta composición en tocoferoles podría ser utilizada como parámetro bioquímico de distinción interespecífica.

Palabras clave: rhizophora, morfología, HPLC (High Performance Liquid Chromatography), tocoferoles.

Abreviaturas: A: Anteraxantina, Chl a: Clorofila a, Chl b: Clorofila b, cm: Centímetro, DAP: Diámetro a la altura del Pecho, E.S.: Error Estándar, Fv/Fm: Máxima eficiencia fotoquímica del PSII, HPLC: (High Performance Liquid Chromatography), Cromatografía Líquida de Alta Resolución, L: Luteína, Lx: Luteína epóxido, M: Molar, m: Metro, mm: Milímetro, N: Neoxantina, nm: Nanómetro,

ABSTRACT

Mangroves are unique ecosystems that grow in brackish waters on the borders of tropical coastlines; represent an enormous scientific, ecological, economic and cultural value. In Nicaragua they represent a great source of economic resources for local populations. The species most affected by logging are *Rhizophora mangle* L., *Rhizophora harrisonii* Leechm and *Rhizophora racemosa* G. Mey. Because these species have similar phenotypic characteristics, their separation as a species is difficult. Therefore, aims to this work was to morphophysiologically differentiate the three species of the genus *Rhizophora*. The foliar samples of the species *R. mangle*, *R. harrisonii* and *R. racemosa* from Juan Venado Island were used. Morphological comparisons and analyzes of pigments and tocopherols were performed. The activity of the photoprotective systems turned out to be highly variable intraspecifically. Total tocopherol content was very different among the three species, with *R. racemosa* being the highest concentration and *R. harrisonii* the lowest. The role of γ -tocopherol in salinity tolerance could be responsible for the interspecific differences. The different tocopherol composition could be used as a biochemical parameter for interspecific distinction.

Keywords: Rhizophora, morphology, HPLC (High Performance Liquid Chromatography), tocopherols

Recibido: 14 de marzo del 2022
Aceptado: 7 de octubre del 2022



Copyright 2022. Universidad Nacional Agraria (UNA).

Los artículos de la revista La Calera de la Universidad Nacional Agraria, Nicaragua, se comparten bajo términos de la licencia Creative Commons: Reconocimiento, No Comercial, Compartir Igual. Las autorizaciones adicionales a las aquí delimitadas se pueden obtener en el correo edgardo.jimenez@ci.una.edu.ni

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

ppm: Partes por millón, Toc: Tocoferoles, V: Violaxantina, Z: Zeaxantina, VAZ: Violaxantina, Anteraxantina y Zeaxantina, α -toc: Alfa-tocoferol, β -toc: Beta-tocoferol, δ -toc: Delta-tocoferol, γ -toc: Gamma-tocoferol, μ l: Microlitro.

En el continente americano existen aproximadamente 10 especies de árboles de manglar (Field, 1995), estas especies pertenecen a las familias Avicenniaceae, Combretaceae, Pteridaceae y Rhizophoraceae. Algunas especies de mangle se pueden considerar especies ingenieras, ya que estabilizan el sustrato y áreas someras de las costas creando nuevos hábitats para otras especies animales y vegetales, si bien su crecimiento no se extiende mucho más allá de la línea de costa (Bossi y Cintron, 1989). De hecho, al ser un ecosistema dominado por especies leñosas, los manglares en Nicaragua representan una gran fuente de recursos económicos para las poblaciones locales donde las especies más afectadas por la tala son las especies del género *Rhizophora*.

Nicaragua por su posición geográfica posee manglares en sus dos costas, siendo siete especies arbóreas las que predominan: *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaerth. (mangle blanco), *Avicennia germinans* L., *Avicennia bicolor* Standl. (palo de sal), *Conocarpus erectus* L. (botoncillo), *Rhizophora mangle* L., *Rhizophora harrisonii* Leechm, y *Rhizophora racemosa* G. Mey, (mangle colorado)

A nivel mundial en el género *Rhizophora* se agrupan nueve especies (Tomlinson, 1999), este género está distribuido desde México hasta Ecuador, en el Caribe y en las costas de Brasil, en Nicaragua en la zona del Pacífico, podemos encontrar las especies *R. mangle*, *R. racemosa* y *R. harrisonii*, donde *R. mangle* domina en distribución ampliamente sobre las otras dos.

La descripción fenotípica generalizada para las especies *R. mangle*, *R. harrisonii* y *R. racemosa*, nombrados comúnmente como manglares colorados, es que estas especies se caracterizan por ser árboles o arbustos de tierra litorales con numerosas raíces tipo aéreas, descendiendo de las ramas (Stevens *et al.*, 2001). La altura de los árboles en este tipo de bosque oscila desde los 5-20 m de altura. Estas especies son vivíparas, lo que significa que la germinación ocurre cuando el embrión se encuentra todavía dentro del fruto y prendido del árbol progenitor (Sussex, 1975), llamándose propágulo al fruto con radícula. *Rhizophora mangle*, es común en pantanos costeros salobres y está distribuido en ambas costas (Stevens *et al.*, 2001); *Rhizophora harrisonii*, esta especie es rara en manglares de la costa pacífica. La posición de *R. harrisonii* es morfológica y ecológicamente intermedia ente *R. mangle* y *R. racemosa*, lo que hace suponer su origen híbrido. *Rhizophora racemosa* no se ha diferenciado claramente de *R. harrisonii*; es una especie rara en manglares costeros, en sitios salobres. *Rhizophora racemosa* es una especie que la encontramos tierra

adentro en los litorales del Pacífico de Nicaragua y Ecuador y desde el Caribe hasta Brasil (Stevens *et al.*, 2001).

Las características morfológicas que permiten diferenciar a *R. harrisonii* de *R. racemosa* se asocian con la longitud y ancho de la inflorescencia, el número de flores, pero sobre todo por los diferentes números ramificaciones que presentan entre las tres especies. Según Jiménez (1994), estas características son elementos genéticamente muy plásticos. En el campo es posible distinguir inflorescencia y hojas con las características de estos tipos, pero es más frecuente aún encontrar inflorescencia y hojas con una marcada mezcla de estas características, incluso en un mismo árbol. La ausencia de una clara diferenciación en las características diagnósticas de estas especies hace muy difícil su separación en el campo.

Al encontrar que las tres especies del género *Rhizophora* presentan en principio características fenotípicas similares, las cuales hacen difícil su separación como especie, el objetivo propuesto para este trabajo es el de diferenciar morfofisiológicamente las tres especies del género *Rhizophora*, lo cual puede tener importancia para futuros diseños de estrategias de conservación del mangle colorado presente en las costas del Pacífico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y lugar de estudio. El estudio se realizó con datos fenotípicos y material vegetal del género *Rhizophora* presente en la Reserva Isla Juan Venado (Nicaragua) ubicada a los 13° 66' y 13° 56' de Latitud Norte y entre 49° 80' 00" y 51° 33' 00" de Longitud Oeste según el Ministerio de Recursos Naturales y del Ambiente (MARENA *et al.*, 2002) (Figura 1).



Figura 1. Mapa de la Reserva Natural Isla Juan Venado (RNIJV). Los puntos rojos señalan los 11 puntos muestreados a lo largo de la isla. Autor: Carlos Solís (2022). Fuente: (Google Earth Satellite).

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

Diseño experimental. El diseño experimental fue el siguiente: se realizó una comparación morfológica de las especies tomando datos morfológicos de 99 árboles muestreados a lo largo de la isla, por otro lado, se hizo un recuento de lenticelas con muestras de 5 árboles por especies. La identificación y diferenciación taxonómica de las especies se realizó mediante la revisión bibliográfica de La Flora de Nicaragua de Stevens *et al.* (2001).

Morfología vegetal. Los datos fenotípicos se obtuvieron de 99 árboles en total a partir de los 11 puntos de muestreos que se realizaron a lo largo de la isla, se georreferenciaron los puntos muestreados (Figura 1); las características fenotípicas tomadas fueron: altura total del árbol, altura de la raíz fúlcra principal, grosor del tronco como diámetro a la altura del pecho (DAP), longitud total y anchura de la hoja, longitud del peciolo, número de lenticelas presente en la hoja, largo total de la inflorescencia, número de ramificaciones en la inflorescencia y longitud del pedúnculo floral.

El recuento de lenticelas se realizó en el envés de hojas de las tres especies. Debido a las grandes diferencias en densidad de lenticelas el sistema de conteo se adecuó a cada especie de la siguiente manera. Para *R. mangle* se contaron las lenticelas presentes. En una superficie de 1 cm² en *R. harrisonii* y en *R. racemosa* en una superficie de 2 cm². Para cada especie se realizó la densidad de lenticelas en cinco hojas.

Extracción de pigmentos. La extracción de pigmentos para las especies *R. mangle*, *R. harrisonii* y *R. racemosa* se realizó a partir de material vegetal obtenido de las hojas que previamente se había medido Fv/Fm. Los discos foliares se seleccionaron al menos de 5 árboles de cada especie. Se recolectaron teniendo presente tres variables; (i) de cualquier parte de la hoja, (ii) con y (iii) sin lenticelas. Los discos se conservaron con sílice gel para transportarlos al laboratorio de Fisiología Vegetal de la Universidad del País Vasco según el método de Esteban *et al.* (2009) para realizar la extracción de pigmentos.

Análisis de pigmentos. Los espectros de absorción de cada pigmento se registraron de 250 a 700 nm. La integración de los cromatogramas se realizó a 445 nm con el software Empower 2000. Los tiempos de retención y factores de conversión son los mismos que en García-Plazaola y Becerril (2001). Este método permite la separación de los pigmentos siguientes: neoxantina (N), violaxantina (V), luteína epóxido (Lx), anteraxantina (A), luteína (L), zeaxantina (Z), clorofila b (Chl b), clorofila a (Chl a), α -caroteno (α -car) β -caroteno (β -car). La separación de pigmentos se realizó por HPLC con una columna de fase reversa C18 (Waters Spherisorb ODS1, 4,6 x 250 mm, Massachusetts, USA.), según el método de García-

Plazaola y Becerril (1999), con las modificaciones descritas en García-Plazaola y Becerril (2001). La temperatura de la columna se mantuvo a 35 °C. Durante el proceso de HPLC las muestras se mantuvieron a 4 °C en un compartimento refrigerado. La identificación y la cuantificación se llevaron a cabo con un detector de fotodiodos (PDA). Para cada muestra los pigmentos se eluyeron siguiendo un siguiente gradiente de solventes (ver detalles en metodología). Durante el procesamiento en el HPLC, las muestras se mantuvieron a 4 °C en un compartimento refrigerado.

Análisis de tocoferoles. La detección de tocoferoles (Toc) se realizó con un detector de fluorescencia Waters 474. El método utilizado para la separación tocoferoles, la detección y cuantificación fue el mismo que en García-Plazaola y Becerril (1999 y 2001).

Los discos foliares se colocaron en tubos eppendorf de 2 ml, incorporando nitrógeno líquido para congelar completamente los tejidos y así impedir que la muestra vegetal se siga degradando, al mismo tiempo facilita la homogenización con el homogenizador Tearor 985370 (BioSpec, Bartslesville, USA) del tejido vegetal con acetona al 95 % (1500 μ L). Se centrifugó a 13200 rpm durante 20 minutos a 4 °C, el sobrenadante se colocó en un nuevo tubo eppendorf y se filtró con filtros de 0.2 μ m de PTFE (Teknokroma, Barcelona, España), colocándose en viales para su medida en el HPLC.

Estadística. Se realizaron estadísticas con el programa SPSS versión 17.0 donde se realizaron dos pruebas estadísticas: cálculo del valor de significación para las correlaciones de los parámetros de caracterización fenotípica y morfológica; análisis de varianzas (ANOVA) para la heterogeneidad de los pigmentos analizados de las tres especies de *Rhizophora*, ($p < 0.05$). Antes del análisis ANOVA se comprobaron la homogeneidad de varianza con la prueba de Levene y la normalidad de los datos con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para los datos no paramétricos se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Comparación de la morfología de las tres especies. Como se muestra en la Figura 2 se puede observar que las características fenotípicas foliares son caracteres plásticos y que en si no diferencian las tres especies. Comparando la longitud total de las hojas para las tres especies (Figura 2 A, D), la máxima longitud es de 20 cm.

Las hojas presentaron un peciolo con longitudes variables que no las agrupan como especies. En cambio, teniendo en cuenta la característica de anchura de las hojas se puede decir que *R. racemosa*, seguido por *R. mangle* presentan hojas anchas, mientras que *R. harrisonii* puede

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

tener hojas angostas o amplias como *R. racemosa* y *R. mangle*. Este hecho puede hacer que *R. harrisonii* sea clasificado erróneamente como una de las otras dos especies, cuando estos son clasificados por características fenotípicas de las hojas.

A diferencia de las hojas, una característica fenotípica que si se puede tomar en consideración para la clasificación de las tres especies es la inflorescencia. Ese es el caso de la longitud de pedúnculo floral (Figura 2B), *R. mangle* presentó una longitud menor que *R. harrisonii* en tanto que *R. racemosa* uno mayor. El número de ramificaciones (Figura 2E) presente en la inflorescencia también permitió la distinción entre especies, debido a que *R. mangle* presentó de 1-2 ramificaciones, *R. harrisonii* de 3-5 y *R. racemosa* de 5-6 ramificaciones, siendo esta característica de hecho, la principal característica fenotípica para diferenciar las tres especies.

La medida del Diámetro a la altura del pecho (DAP), es proporcional a la altura total del árbol (Figura 2C), donde se puede observar que cuanto más alto es el árbol presenta un mayor DAP. Lo mismo se puede atribuir a la altura de la raíz principal (Figura 2F) ya que por lo general cuanto más alto sea el árbol, la raíz tendrá una mayor longitud. En el caso de *R. mangle* estas relaciones no son tan claras, alcanzando además menor altura total que las otras dos especies.

Para la mayoría de los datos morfológicos se presentó una correlación positiva, siendo para la longitud del pedúnculo floral y el ancho de la hoja las características que mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las tres especies. La longitud del peciolo, el DAP y la longitud de la raíz principal, en cambio sólo presentaron diferencias significativas entre *R. harrisonii* y *R. racemosa*. Respecto al número de ramificaciones de la inflorescencia solamente *R. harrisonii* mostró diferencia significativa con el resto de las especies.

El género *Rhizophora* tiene un alto grado de variación poblacional como resultado de las variadas condiciones del ambiente tales como la concentración salina en el agua y las

intensidades de irradiancia bajo las que las plantas de este género crecen. De acuerdo con Duke y Allen (2006), todas las especies del género *Rhizophora* tienen formas similares en cuanto a la morfología del árbol. Esta plasticidad morfológica que varía de acuerdo al ambiente en el que el árbol se desarrolle hace que no siempre se puedan distinguir entre las especies del género. Esto ha resultado en controversias sobre su clasificación taxonómica (Breteler, 1977).

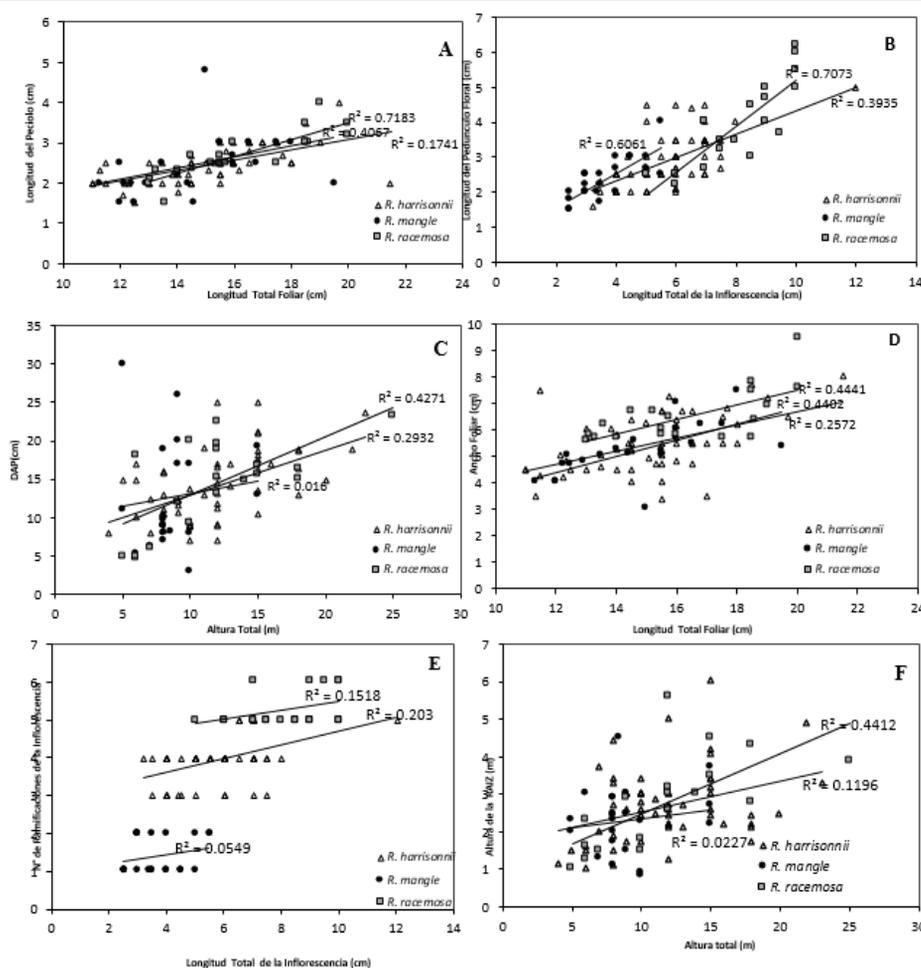


Figura 2. Comparación fenotípica de caracteres morfológicos entre las especies *R. mangle*, *R. harrisonii* y *R. racemosa*. Longitud de la hoja (cm) (A) y Ancho de la hoja (cm) (D) en relación con el largo total de la misma. Longitud del Pedúnculo (cm) (B) y Número de ramificaciones de Inflorescencia (E) comparados con el largo total de la inflorescencia (cm). Ancho del tronco (DAP) (cm) (C) y Longitud de la raíz principal (m) (F) en comparación a la altura total del árbol (m).

Las tres especies de *Rhizophora* citadas para las costas de América Latina (*R. mangle*, *R. harrisonii* y *R. racemosa*), poseen características fenotípicas similares. Estas especies pueden adaptarse y desarrollarse en una variedad de condiciones: desde rocas hasta depósitos cenagosos y desde lugares con agua dulce, la mayor parte del año, hasta

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

en áreas donde la salinidad del suelo es superior a 21 g/L (Bossi y Cintron, 1989; Lugo, 1981). Sin embargo, hay ciertas diferencias ecológicas entre especies: *R. mangle* se desarrolla mejor en los suelos poco profundos y cenagosos bajo la influencia de las mareas (Chapman, 1976), en cambio *R. harrisonii* y *R. racemosa* crecen en lugares que tengan proximidad a una fuente de agua dulce (Duke y Allen, 2006). Al comparar las características fenotípicas entre las tres especies, unas de las características variables que podemos tomar en consideración y relacionar con el ambiente en el que se desarrollan las especies del género *Rhizophora* es la de la altura total, que muestra que los árboles con mayor altura son los de *R. harrisonii* y *R. racemosa*. En cualquier caso, hay que aclarar que esto siempre va en dependencia del lugar donde se desarrolle la especie, ya que por observaciones de campo cuando éstas últimas especies se desarrollan en aquellos lugares donde *R. mangle* compite y crece mejor no logran superar su altura.

Otra diferencia importante se observó en densidad de lenticelas en el envés de las hojas (Figura 3). En *R. mangle* el número de lenticelas por cm² resultó ser el doble en comparación con *R. harrisonii* y *R. racemosa*, siendo este último el que presenta menor cantidad de lenticelas. Si bien no hubo diferencias significativas entre ambas especies (*R. harrisonii* y *R. racemosa*) ($p > 0.05$).

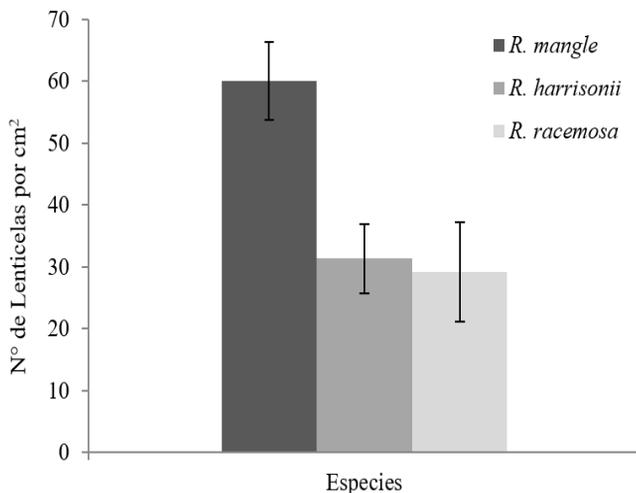


Figura 3. Número de lenticelas por cm² presentes en el envés de las hojas según especie. Se muestran las medias ± E.S (n≥5).

La cantidad de lenticelas también varía incluso en el mismo árbol, presentando mayor cantidad de lenticelas las hojas que están en contacto constante con el agua salada y con menor cantidad las hojas que se encuentran en las partes más altas del árbol. Esta distribución de las lenticelas es lógica considerando la función que ejercen las lenticelas, ya que son estructuras permeables al aire, pero no al agua lo cual facilita la respiración de las hojas que tienen contactos más frecuentes con aguas salobres (Prahl, 1989).

Fotoprotección en las especies del género *Rhizophora*

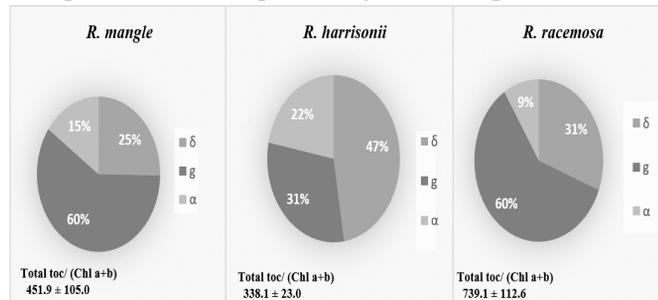


Figura 4. Contenido total (mmol mol Chl⁻¹) y composición de tocoferoles (δ, γ, α) en hojas para las especies *R. mangle*, *R. harrisonii* y *R. racemosa*. Se muestran valores medios ± ES. (n=5).

Los tocoferoles en las hojas de las tres especies de mangle mostraron diferencias tanto en el contenido como en la proporción entre los distintos tipos de tocoferoles. La especie que presentó mayor contenido del total de tocoferoles fue *R. racemosa* con 739.1 ± 112.6 (mmol mol Chl⁻¹) seguida por *R. mangle* 451.8 ± 105.0 (mmol mol Chl⁻¹), la Figura 4 nos muestra que para δ-toc, γ-toc y α-toc las tres especies tienen diferentes proporciones. Para γ-toc no hubo diferencia entre *R. mangle* y *R. racemosa*, en cambio para δ-toc y α-toc en las tres especies el contenido fue diferente.

El contenido de α-toc fue similar para las tres especies *R. mangle* 67 (mmol mol Chl⁻¹), *R. harrisonii* 74 (mmol mol Chl⁻¹) y *R. racemosa* 66 (mmol mol Chl⁻¹). *R. harrisonii* al presentar mayor contenido de α-toc y menor contenido de γ-toc en comparación a las otras dos especies, hace que *R. harrisonii* se diferencie de las otras dos especies a nivel bioquímico.

Además de tener diferentes contenidos en L y VAZ, la diferencia más notable entre las tres especies fue en el contenido de tocoferoles. Estas moléculas son antioxidantes lipofílicos que se sintetizan los organismos fotosintéticos y hongos (Sattler *et al.*, 2006). Existen cuatro formas de tocoferol (α, β, γ, y δ), de los cuales α-toc es la de mayor actividad antioxidante y la predominante en hojas (Munné-Bosch, 2005) El contenido de α-tocoferol aumenta bajo condiciones ambientales desfavorables (Chrost, *et al.*, 1999), lo que indica su importancia fisiológica. En cooperación con otros antioxidantes α-tocoferol contribuye a la preservación de un adecuado estado redox en el cloroplasto durante la respuesta de las plantas al estrés (Munné-Bosch, 2005). Un número de estudios sugieren que la acumulación de α-tocoferol está relacionada con la tolerancia al estrés y una reducción está asociada con susceptibilidad al estrés (Leipner *et al.* 1999; Munné-Bosch y Alegre, 2000). Sin embargo, la caída de γ-tocoferol metiltransferasa en plantas modificadas genéticamente (que cataliza la conversión de la γ-tocoferol en el α-tocoferol), provoca una acumulación de γ-tocoferol en lugar de α-tocoferol, y resulta en una mayor tolerancia a estrés osmótico y disminución de la tolerancia al estrés salino

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

(Abbasi *et al.*, 2007). En las tres especies de *Rhizophora* es llamativo su alto contenido de γ -tocoferol que no suele estar presente en hojas, aunque si en semillas (Foryer y Noctor, 2003) (Figura 4). La acumulación de γ -toc en lugar de α -toc en *Rhizophora* podría representar una respuesta al estrés salino. Pese a que el pool total de tocoferoles fue diferente en las tres especies, el contenido de α -toc fue muy similar. El α -toc es el tocoferol de mayor actividad antioxidante (Munné-Bosch, 2005), esto indica que las tres especies se encuentran sometidas a un nivel de estrés oxidativo similar. El contenido bajo de α -tocoferol en las tres especies también puede estar relacionado con la edad de la hoja, ya que el contenido de α -tocoferol es bajo en hojas jóvenes y aumenta con la edad de la hoja (Lichtenthaler, 1981; Szymánska y Kruk, 2008 a y b).

Al parecer *R. harrisonii* es la especie que tolera mejor el estrés por presentar menor contenido de tocoferoles en total y por presentar mayor porcentaje de α -tocoferol, mientras que la especie que se encuentra con mayor estrés es *R. racemosa* al no tener su entorno óptimo para su pleno desarrollo.

La diferencia ecológica de las tres especies podría reflejarse en un diferente nivel y demanda de fotoprotección. Sin embargo, las diferencias fueron pequeñas y tan solo se observaron para los contenidos de pigmentos fotosintéticos como L y VAZ (Figura 5). Tanto L como VAZ tienen función fotoprotectora. Los pigmentos VAZ participan en el ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams y Adams, 1996) y la L está involucrada en la estructura y organización complejas de la antena (Yan *et al.*, 2007) además tiene un papel fotoprotector (Dall'Osto *et al.*, 2006; Yan *et al.*, 2007) y una importante función como antioxidante (Peng *et al.*, 2006). Esto nos indica que *R. racemosa* y *R. mangle* ocupan lugares expuestas a mayor radiación solar en comparación a *R. harrisonii*. Pese a las diferencias ecológicas entre las especies, las condiciones de iluminación no parecen relacionarse con el potencial fotoprotector de cada especie puesto que no se observó correlación significativa entre el porcentaje de la transparencia del dosel y el contenido en pigmentos fotosintéticos de las especies de *R. mangle* y *R. harrisonii* (Figura 5). Esta poca plasticidad de los sistemas fotoprotectores en relación con el ambiente lumínico, se puede atribuir a que aunque sean diferentes especies y presenten diferentes ecologías en cuanto a su hábitat, estas son especies que se adaptan a cualquier medio de las otras especies del género *Rhizophora*, adoptando así características fenotípicas similares y con ello la fotoprotección puede deberse más a características morfológicas que a la cantidad de contenido de pigmentos fotosintéticos.

CONCLUSIONES

Las características morfológicas de las hojas y la presencia de lenticelas no son fiables para la diferenciación de las especies del género *Rhizophora* del Pacífico de Nicaragua, ya que estas características son adaptables al medio donde el árbol se desarrolle.

Rhizophora harrisonii presentó menor contenido de gamma tocoferol (γ -toc) lo que podría relacionarse con su peor tolerancia al estrés salino. Además, pese a existir diferencias en el contenido total de tocoferol, la cantidad de alfa-tocoferol (α -toc) fue similar en las tres especies, lo que indica que están sometidas a un nivel similar de estrés oxidativo.

El contenido de tocoferoles puede ser una herramienta para la clasificación de estas especies principalmente para separar a *R. harrisonii* y *R. racemosa* como especies. Aunque estas dos especies son las que presentan mayor similitud en cuanto a las características morfológicas e incluso en las ramificaciones de las inflorescencias, su distinta composición en tocoferoles podría convertirse como parámetro bioquímico de distinción interespecífica.

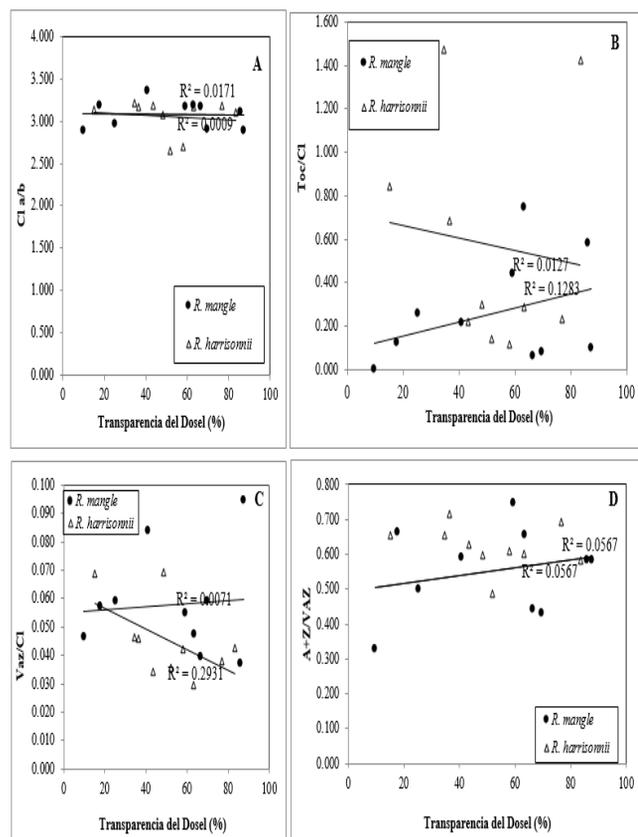


Figura 5. Respuesta al porcentaje de transmitancia del dosel de los parámetros indicativos de fotoprotección en hojas de *Rhizophora mangle* y *R. harrisonii*, ($n > 5$). Mol Clorofila a/mol Clorofila b (Chl a/b; A); mol Tocoferol/mol Clorofila Toc/Chl; B); mol (Violaxantina+Anteraxantina+Zeaxantina)/mol Clorofila(a+b) (VAZ/Chl(a+b); C); mol Anteraxantina+Zeaxantina/ mol Violaxantina+Anteraxantina+Zeaxantina (A+Z/VAZ; D).

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbasi, A. R., Hajirezaei, M., Hofius, D., Sonnewald, U., & Voll, L. M. (2007). Specific roles of α - and γ - tocopherol in abiotic stress responses of transgenic tobacco. *Plant Physiology*, 143(4), 1720–1738. <https://doi.org/10.1104%2Fpp.106.094771>
- Bossi, R. y Cintron, G. (1989). *Manglares del Gran Caribe. Hacia un Manejo Sostenible*. Asociación para la conservación del Caribe.
- Breteler, F. J. (1977). America's Pacific species of Rhizophora. *Acta Botanica Neerlandica*, 26(3), 225-230
- Chapman, V. J. (1976). *Mangrove vegetation*. J. Cramer.
- Chrost, B., Falk, J., Kernebeck, B., Molleken, H., & Krupinska K. (1999). Tocopherol biosynthesis in senescing chloroplasts—a mechanism to protect envelope membranes against oxidative stress and a prerequisite for lipid remobilization?. En J. H. Argyroudi-Akoyunoglou & H. Senger (Eds.), *The chloroplast: from molecular biology to biotechnology* (pp. 171–176). Kluwer Academic Press.
- Dall' Osto, L., Lico, C., Alric, J., Giuliano, G., Havaux, M., & Bassi, R. (2006). Lutein is needed for efficient chlorophyll triplet quenching in the major LHCII antenna complex of higher plants and effective photoprotection in vivo under strong light. *BMC Plant Biology*, 6. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-32>
- Demmig-Adams, B., & Adams, W. W. (1996). The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1(1), 21-26. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)80019-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)80019-7)
- Duke, N. C., & Allen, J. A. (2006). *Rhizophora mangle, R. samoensis, R. racemosa, R. × harrisonii (Atlantic-East Pacific red mangroves)*. https://www.doc-developpement-durable.org/file/Culture/Arbres-Bois-de-Rapport-Reforestation/FICHES_ARBRES/Arbres-non-classes/Rhizophora-AEP.pdf
- Esteban, R., Baloguer, L., Manrique, E., Rubio de Casas, R., Ochoa, R., Fleck, I., Pintó-Marijuan, M., Casals, I., Morales, D., Jiménez, M. S., Lorenzo, R., Artetxe, U., Becerril, J. M., & García-Plazaola, J. I. (2009). Alternative methods for Sampling and Preservation of photosynthetic pigments and tocopherols in plant material from remote locations. *Photosynth Res*, (101), 77-88. <https://doi.org/10.1007/s11120-009-9468-5>
- Field, C. D. (1995). *Journey Amongst Mangroves*. International Society for Mangrove Ecosystem.
- Foryer, C. H., & Noctor, G. (2003). Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes, and mitochondria. *Plant Physiology*, 119(3), 355–364. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x>
- García-Plazaola J.I., & Becerril J.M. (2001). Seasonal changes in photosynthetic pigments and antioxidants in beech (*Fagus sylvatica*) in a Mediterranean climate: implications for tree decline diagnosis. *Functional plant biology. Australian Journal Plant Physiologist*, 28(3), 225-232. <https://doi.org/10.1071/PP00119>
- García-Plazaola, J. I., & Becerril, J. M. (1999). A rapid HPLC method to measure lipophilic antioxidants in stressed plants: simultaneous determination of carotenoids and tocopherols. *Phytochemical Analysis*, 10(6), 307-313
- Jiménez, J. (1994). *Los manglares del Pacífico Centroamericano*. EFUNA.
- Leipner, J., Frachebound, Y., & Stamp, P. (1999). Effect of growing season on the photosynthetic apparatus and leaf antioxidative defenses in two maize genotypes of different chilling tolerance. *Environmental Experimental Botany*, 42(2), 129–139.
- Lichtenthaler, H. K., Prenzel, U., Douce, R., & Joyard, J. (1981). Localization of prenylquinones in the envelope of spinach chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta*, 641(1), 99-105.
- Lugo, A. E. (1981). The inland mangroves of Inagua. *Journal of Natural History*, 15(5), 845-852.
- Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales, Comanejo de Areas Protegidas, United States Agency for International Development y Fundación Nicaragüense para la Conservación y el Desarrollo. (2002). *Plan de Manejo de la Reserva Natural Isla Juan Venado*.
- Munné-Bosch, S. (2005). The role of α -tocopherol in plant stress tolerance. *Plant Physiology*, 162(7), 743–748. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.022>
- Munné-Bosch S., & Alegre I. (2000). Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants. *Planta*, (210), 925-931. <https://doi.org/10.1007/s004250050699>
- Prahl, H. B. (1989). *Manglares de Colombia*. Villegas Editores.
- Peng, C. L., Lin, Z. F., Su, Y. Z., Lin, G. Z., Dou, H. Y., & Zhao, C. X. (2006). The antioxidative functions of lutein: electron spin resonance studies and chemical detection. *Functional Plant Biology*, 33(9), 839-846.
- Sattler, S. E., Mene-Saffrane, L., Farmer, E. E., Kischke, M., Mueller, M. J., & DellaPenna, D. (2006) Nonenzymatic lipid peroxidation reprograms gene expression and activates defense markers in Arabidopsis tocopherol-deficient mutants. *Plant Cell*, 18(12), 3706–3720. <https://doi.org/10.1105%2Ftpc.106.044065>
- Sussex, I. (1975). Growth and metabolism of the embryo and attached seedling of the viviparous mangrove, *Rhizophora mangle* L. *American Journal of Botany*, 62(9), 948-953. <https://doi.org/10.2307/2441639>
- Stevens, W. D., Ulloa, C., Pool, A. y Montiel, O. M. (2001). *Flora de Nicaragua. Introducción Gimnospermas y angiospermas*. Missouri Botanical Garden.

RECURSOS NATURALES Y AMBIENTE

- Szymńska, R., & Kruk, J. (2008a). Tocopherol content and isomers' composition in selected plant species. *Plant Physiol Biochem*, 46(1), 29–33. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.10.009>
- Szymńska, R., & Kruk, J. (2008b). Plastochromanol, a 'new' lipophilic antioxidant in Arabidopsis leaves, is synthesized by tocopherol cyclase. The effect of high-light on the level of prenyllipid antioxidants. En J. F. Allen, E. Gantt, J. H. Golbeck & B. Osmond (Eds.), *Photosynthesis. Energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis* (pp. 1579–1582). Springer
- Tomlinson, P. B. (1999). *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press.
- Yan, H., Zhang, P., Wang, C., Liu, Z., & Chang, W. (2007). Two lutein molecules in LHCII have different conformations and functions: Insights into the molecular mechanism of thermal dissipation in plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 355(2), 457- 463. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2007.01.172>