

## Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica

Ricardo Soto y Jorge A. Jiménez

Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica y Museo Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica. América Central.

(Recibido para su publicación el 28 de junio de 1982)

**Abstract:** The salinity gradient in the mangrove swamps of a bay in Guanacaste, Costa Rica is closely related to edaphic and climatic conditions and greatly affects the floristic composition, zonation and structural characteristics of the mangrove community. High salinities stunt growth, and reduce the basal area of the individual trees and the size of the leaves. Tolerance of some species to high salinity was greater than previously known; *Avicennia germinans* was found growing in areas of up to 155‰, with annual averages of 100.5‰.

Las comunidades de mangle en la Costa Pacífica de Centro América han sido poco estudiadas. Weyl (1953) describió someramente las comunidades de mangle en las costas de El Salvador. También Lotschert (1955), describió la composición florística y la zonación de las comunidades de mangle en la Laguna de Jaltepeque, El Salvador. West (1977) comentó sobre la zonación y el desarrollo estructural de las comunidades de mangle en Centro América. Pool *et al.* (1977) describieron las características fisonómicas de dos comunidades en la Costa Pacífica de Costa Rica. Godoy (1980) estudió la distribución y composición de un manglar en la costa Pacífica de Guatemala. Castaing *et al.* (1980) comentan brevemente sobre algunas características ecológicas de los manglares en la Costa Pacífica de Costa Rica.

En la mayor parte de estos estudios se ha dado poca atención a la relación entre el desarrollo estructural de las comunidades y los factores ambientales. La gran influencia de la salinidad del suelo sobre los procesos fisiológicos de las especies de mangle ha sido reconocido ampliamente. La concentración de sales en el suelo puede influenciar la concentración de iones en los tejidos (Rains y Epstein, 1967) que puede modificar el potencial osmótico en los tejidos (Scholander *et al.*, 1965); y afectar el balance metabólico del nitrógeno, reduciendo la síntesis proteica (Mizrachi *et al.*, 1980).

Como resultado de estos efectos se ha informado de cambios notables en el desarrollo estructural de algunas especies y en su distribución espacial en la comunidad (Holdridge, 1940; Taylor, 1959; Macnae, 1966; Bacon, 1970. Blasco *et al.*, 1975; Lugo *et al.*, 1975; Gale, 1975; Pascua, 1980).

En 1980 Cintron *et al.*, informaron sobre la reducción en el área basal y la altura, asociadas a cambios anatómicos en las plantas.

El presente estudio tiene como objeto describir la composición florística, el desarrollo estructural y los patrones de zonación de una pequeña formación de mangle en la Costa Pacífica de Costa Rica. Las características analizadas en la vegetación fueron correlacionadas con parámetros edáficos y climáticos en un intento por determinar los factores responsables de la fisonomía de la comunidad.

### MATERIAL Y METODOS

**Area de estudio:** El estudio fue realizado en las cercanías de Puerto Soley, Bahía Salinas, Provincia de Guanacaste, en la costa Pacífica de Costa Rica aproximadamente 11° 36' N y 85° 40' W (Fig. 1). Climáticamente, el área está incluida dentro de la provincia húmeda de la zona tropical seca (Tosi, 1969). La precipitación anual promedio es de 1978 mm y la temperatura 25.4 C (Fig. 2).



Fig.1. Manglar de Puerto Soley, en el Sector del transecto 1, donde se muestra el salitral y el aumento de la altura de la vegetación conforme se aleja de éste.

El manglar está situado sobre una planicie costera arenosa y distribuido alrededor de un canal bifurcado directamente conectado con el mar. El área recibe influencia de agua dulce de tres arroyos intermitentes que drenan una cuenca de aproximadamente 20 km<sup>2</sup>. A cada lado del canal se encuentra una franja de unos 40 m de ancho de *Rhizophora mangle* L. y *R. harrisonii* Leechman, este último domina las áreas más consolidadas. Esta zona se encuentra separada de otra de *Avicennia germinans* (L.) L., localizada tierra adentro, por medio de un corredor en el cual sólo se encuentran plántulas de *Rhizophora* y *Avicennia*. Las plantas de la franja de *A. germinans* disminuyen en altura conforme se alejan del canal. En los bordes de esta zona hay individuos de *A. germinans* reproductivos (con frutos), que presentan alturas de escasos 25 cm. Rodeándola se encuentra un salitral, completamente desprovisto de vegetación, a su vez rodeado por una angosta franja de vegetación de manglar donde individuos pequeños de *A. germinans* ceden lugar, tierra adentro, a individuos más grandes de *Avicennia bicolor* Standley; *Conocarpus erectus* L. y *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. (Fig. 3). Mezclados con estas especies, pero en menor

densidad, se encuentran *Capparis odoratissima* Jacquin, *Randia* sp. y *Tamarindus indica* L. *Capparis odoratissima* fue observado en áreas cubiertas durante la pleamar y muchas veces se encontró a la orilla de los canales. Por el contrario *Randia* sp. está limitada a terrenos fuera del alcance de la pleamar.

En áreas donde el manglar es menos denso pero aún recibe el efecto de la pleamar se encuentran formando un manto denso: *Sesuvium portulacastrum* L., *Blutaparon vermiculare* (L.) Mears., *Jouvea straminea* Fournier y *Fimbristylis spadicea* (L.) Vahl.

Esta angosta zona de vegetación es sustituida por una vegetación típica de suelos no salinos donde es abundante *Fimbristylis spadicea* (L.) Vahl; *Heliotropium curassavicum* L., *Loeselia ciliata* L., *Capparis odoratissima* Jacquin, *Blutaparon vermiculare* (L.) Mears., *Tevethia ovata* (Cav.) A.D.C., *Ximenia americana* L., *Egletes viscosa* (L.) Less, *Turnera ulmifolia* L. y *Jouvea straminea*.

En el límite de marea alta, cerca de la playa son especialmente comunes *J. straminea*, *Canavalia maritima* (L.) Thouars, *Ipomoea pescaprae* (L.) Roth, *Caesalpinia Bonduc* (L.) R. Br. y *Prosopis juliflora*.

**Análisis de la vegetación:** Con el objeto de determinar el desarrollo estructural de la vegetación se utilizó el método de cuadrantes referi-

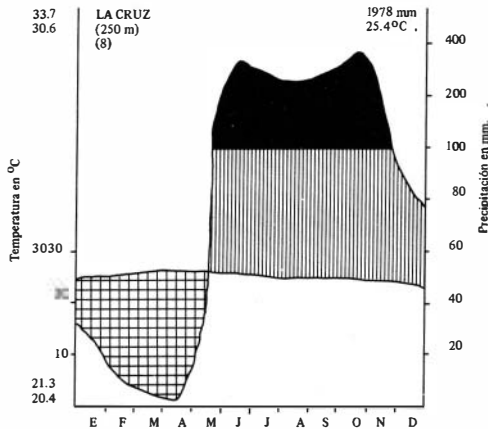


Fig. 2. Diagrama climático de la Cruz, Guanacaste, a 3 km de Puerto Soley.

dos a un punto central (Cottam y Curtis, 1956). Se estableció un total de 30 puntos (120 cuadrantes) a intervalos de 10 m, distribuidos a lo largo de tres transectos perpendiculares al canal. Combinando los valores de altura, área basal, densidad y abundancia de la vegetación en las líneas establecidas, se calculó el Índice de Complejidad de Holdridge (I.C.H.; Holdridge, 1967).

Además se calcularon los Valores de Importancia (V.I.; Curtis y McIntosh, 1951) para cada especie con base en las densidades, dominancias y frecuencias relativas de cada especie.

Para calcular el efecto de la salinidad en el tamaño de las hojas, se seleccionó tres categorías de tamaño de plantas, en tres ambientes de salinidad diferentes. En cada parcela se recolectó una muestra inicial de unas 2000 hojas de las que se tomó una submuestra de 100 a 200 para medir el largo y ancho de la lámina y el largo del peciolo.

**Análisis de suelo:** A lo largo del transecto 1 se perforaron 11 agujeros con un barreno de 12 cm de diámetro y 70 cm de largo. En cada hoyo se midió la salinidad intersticial en partes por mil, utilizando un refractómetro manual (American Optical, modelo 110419), durante períodos de marea baja. En aquellos agujeros donde se encontraron salinidades mayores de 160‰ se notó el índice de refracción a 30°C y este valor se transformó a salinidades en partes por mil por medio de una Tabla de Índices de Refracción (Smith, 1974). Se repitió las mediciones de muestreo, en diciembre de

1979, mayo, julio, octubre y diciembre de 1980 y abril de 1981.

De cinco de los núcleos extraídos a lo largo del transecto 1 se tomaron muestras de sedimento a 10 cm y a 50 cm de profundidad, que fueron analizadas posteriormente para medir la textura y el contenido de materia orgánica del sustrato. Muestras de 15 g fueron digeridas en HCl al 5%, luego lavadas y tamizadas siguiendo la técnica de tamizado húmedo (Folk, 1974). El material fue subdividido de acuerdo con su tamaño. Los granos mayores de 0.0625 mm fueron considerados arenosos y los menores limos. Se homogenizaron muestras de suelo de 1 g, que se incineraron posteriormente a 500°C por un período de 4 horas para determinar el contenido de materia orgánica.

**Análisis de Cuenca:** Los datos climatológicos del área fueron obtenidos de la estación meteorológica situada en La Cruz a 3 km del área de estudio. Para determinar el área de la cuenca se utilizaron mapas topográficos, escala 1:50000, usando un medidor de áreas (Hayoshi Denco Co., Modelo AAM-5), y fotografías aéreas para estudiar los cambios en la estructura de la vegetación.

## RESULTADOS Y DISCUSION

En el Cuadro 1 y Fig. 4 se observa un gradiente de salinidad muy pronunciado que aumenta desde 35‰ en el margen del canal y desde 8‰ en el límite de la vegetación de agua dulce hasta 163‰ en el centro del salitral (agujeros 4 y 5). Este tipo de gradiente en la salinidad intersticial es bastante común en manglares de zonas áridas. Cintron *et al.* (1980) presentan datos similares para algunos manglares de la costa suroeste de Puerto Rico y las Islas Vírgenes y Semeniuk (1980) informa de gradientes de 32 a 42‰ en las costas de Australia.

El gradiente salino en nuestro sitio está probablemente muy relacionado con las características climáticas y edáficas del lugar. La existencia de un período prolongado de sequía, temperaturas altas (Fig. 2) y un sustrato principalmente arenoso en muchas áreas (Cuadro 2), favorecen una tasa de evaporación acelerada, con la consecuente acumulación de sales en el suelo. El efecto de un mayor contenido de arena favorece a salinidades altas y se puede apreciar mejor al comparar los porcentajes de la

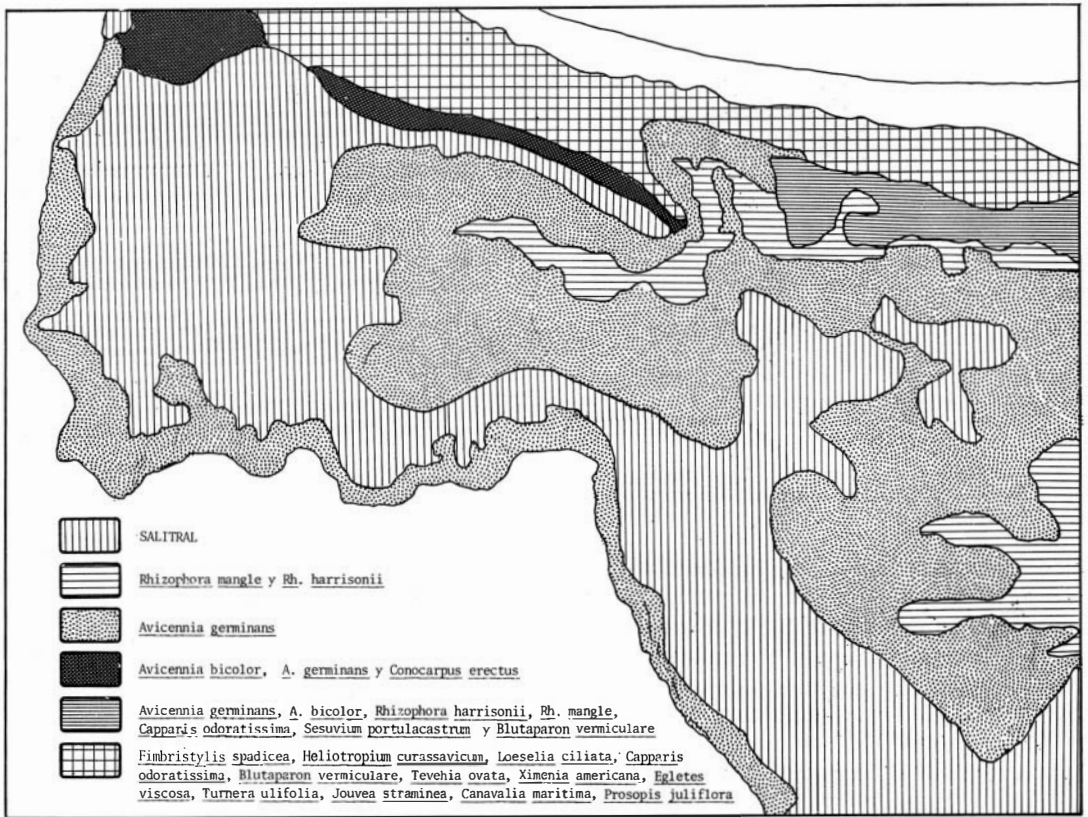


Fig. 3. Distribución de la vegetación en el manglar de Puerto Soley.

composición granulométrica a lo largo de la línea muestreada (Cuadro 2) con los valores de salinidad del Cuadro 1, observándose que las salinidades más altas coinciden con los sitios más ricos en partículas más gruesas.

Si a los parámetros anteriores se agregan el reducido suministro de agua dulce, debido al poco caudal y a la periodicidad de los riachuelos que irrigan el área y una baja precipitación promedio anual, con una época seca bien definida (Fig. 2), se hace más evidente cómo es que aumenta la concentración salina en esos sustratos.

El hecho de que las salinidades sean relativamente estables a lo largo del año, especialmente en el área del salitral, probablemente se deba al poco efecto de las mareas, la ausencia de corrientes de agua dulce suficientemente fuertes para infiltrar y lavar los suelos, y aunque es un suelo arenoso, en la superficie se forma una capa bastante impermeable, producto de la

cimentación de la arena por microalgas, principalmente cianofíceas.

El mayor contenido de materia orgánica del sustrato en aquellos lugares cubiertos por vegetación (Cuadro 3) se explica tanto por la producción de hojarasca como por la descomposición de las raíces.

La distribución de las especies de mangle presenta una estrecha relación con el gradiente de salinidad en el suelo. Las especies del género *Rhizophora* crecen principalmente a la orilla del canal, donde la salinidad del suelo promedio es 57,5‰ o menos. Estas especies, sin embargo, se ven expuestas a salinidades hasta de 78‰ en algunas épocas del año. *A. germinans* crece principalmente en suelos más salinos y más alejados de los canales: se le encontró creciendo en salinidades hasta de 155‰, aunque el promedio anual fue de 100,5‰.

Los valores del V.I. de las diferentes especies también son muy afectadas por la salinidad. En análisis de vegetación (Cuadro 4) se observa que *A. germinans* presenta el mayor V.I., 45,5%; seguido por *R. harrisonii* y *R. mangle* con

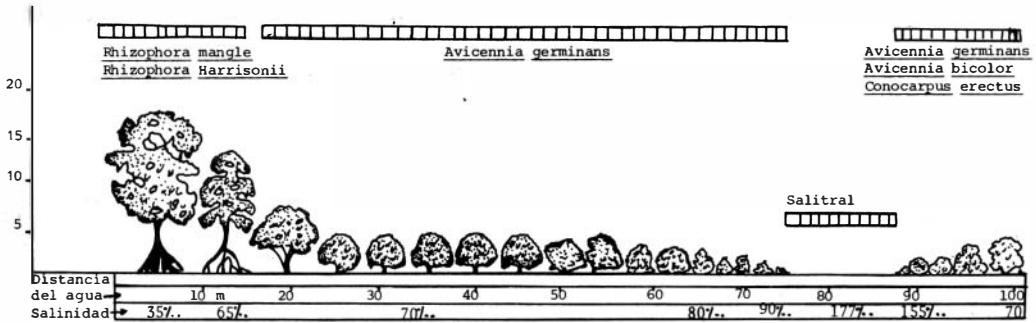


Fig. 4. Distribución de la vegetación en relación con un gradiente de salinidad y la naturaleza del sustrato en el manglar de Puerto Soley, Guanacaste, Costa Rica.

valores de 295% y 25%, respectivamente. El mayor V.I. alcanzado por *A. germinans* se puede justificar porque es una de las especies mejor adaptadas para tolerar variaciones mayores de salinidad y temperatura.

Estos patrones de desarrollo estructural muy pobres son característicos de manglares creciendo en sitios áridos y con poco suministro de agua dulce por ríos o arroyos. Resultados similares han sido informados por Cintron *et al.* (1978); Pool *et al.* (1977) para el área del Caribe y por Jiménez (1981) para el Pacífico Norte de Costa Rica.

El valor obtenido del I.C.H. de 17,5 (Cuadro 4) es bajo y es indicador, principalmente, de plantas pequeñas. La altura máxima alcanzada por plantas de *A. germinans* fue de 5 m ( $X=2,8$  m); los valores de área basal varían entre 100 y 200 cm<sup>2</sup>. Las especies de *Rhizophora* presentan un mayor desarrollo estructural, encontrándose individuos hasta de 19 m ( $X=8$  m).

Con respecto al tamaño, se observó una correlación inversa entre el tamaño de las plantas y la concentración salina en el suelo ( $r=,92$ ;  $p=,02$ ;  $F=35,2$ ). El área basal también estuvo inversamente correlacionada con la salinidad del suelo ( $r=,92$ ;  $p=,02$ ;  $F=37,14$ ). No se encontró correlación estadísticamente significativa respecto a la densidad de la vegetación, aunque la tendencia general fue a una mayor densidad en lugares con poco desarrollo estructural en sitios de salinidades altas.

El efecto de la salinidad también se manifiesta en el tamaño de las hojas (ancho y largo de la lámina y largo del peciolo) que se muestra en el Cuadro 5. Las hojas más grandes se encuentran en aquellas plantas con un mayor desarrollo estructural, creciendo en sitios de salinidades

más bajas. Este patrón de reducción del tamaño de las hojas en individuos que crecen en zonas de salinidades altas, puede ser el resultado de una tendencia a reducir la pérdida de agua por transpiración al reducir el área foliar. Las hojas pequeñas son difusores de energía más eficientes y pierden menos agua por unidad de superficie que las hojas grandes (Barbour *et al.*, 1980). Sin embargo, no puede eliminarse la posibilidad de que este cambio morfológico sea el resultado de una limitación en el crecimiento a causa de la concentración salina. Esta disminución podría justificarse en el hecho de que las salinidades muy altas pueden afectar el balance metabólico y reducir, entre otras cosas, la síntesis de proteínas (Mizrachi *et al.*, 1980).

También se observó, aunque no se tienen datos cuantitativos, que las hojas grandes típicas de árboles de sitios de baja salinidad presentan un mayor grado de herbivorismo que las hojas de plantas enanas en sitios más salinos, donde prácticamente el efecto de herbívoros es nulo. Estas observaciones, aunque preliminares, contradicen las de Johnstone (1980) quien no encontró relación entre la concentración de cloruros en el tejido de las hojas y el grado de herbivorismo. Sin embargo, las altas salinidades en las que crece *A. germinans* en Puerto Soley y el hecho de que esta especie incorpora sal en los tejidos, pueden explicar las diferencias observadas en el grado de herbivorismo.

Aun cuando en estudios previos se informó de poblaciones de *A. germinans* creciendo en salinidades de 90‰ (Macnae, 1968), de 58‰ (Giglioli y King, 1967), de 85‰ (Cintron *et al.*, 1978), no hubo valores tan altos como los expuestos en este trabajo. Los últimos autores consideran que la presencia de manglares está limitada a suelos con salinidades inferiores a 90‰. Ellos respaldan sus argumentos en los estudios de Scholander *et al.* (1965) quienes encontraron que la presión osmótica de la savia

CUADRO 1

Valores de salinidad en los meses de muestreo en once agujeros del transecto 1.  
Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica

Dist. del canal (m)	Agujero	Fecha de muestreo						$\bar{X}$	D.S.
		5-12-79	21-5-80	26-7-80	10-10-80	10-12-80	27-4-81		
100	1	8	60	70	18	10	52	36,33	27,46
95	2	58	128	130	28	32	112	81,83	47,53
90	3	78	122	155	78	72	98	100,5	32,44
85	4	150	176	160	150	150	155	156,83	10,20
80	5	155	176	177,4	160	155	160	163,90	10,17
70	6	88	90	93	80	74	84	84,83	8,99
60	7	64	88	90	90	72	80	80,66	10,78
50	8	60	94	80	62	65	74	72,5	12,99
30	9	42	78	70	45	45	65	57,5	15,39
20	10	38	48	65	32	32	45	43,33	12,48
5	11	35	35	35	35	35	35	35,00	

CUADRO 2

Textura del suelo en cinco agujeros del transecto 1, dividiendo los núcleos en dos secciones: los primeros 10 cm de profundidad (superior) y a 50 cm de profundidad (inferior)

Textura	Agujero										
	No. 1		No. 2		No. 3		No. 8		No. 10		
	Superior %	Inferior %	Superior %	Inferior %	Superior %	Inferior %	Superior %	Inferior %	Superior %	Inferior %	
2 mm			0,15	0,13	0,17			0,94	0,83		
1 mm	0,49	0,75	0,98	1,14	1,40	1,93	0,81	0,12	0,00	0,00	
710 $\mu$	1,62	1,34	1,41	2,16	4,24	3,57	,95	0,74	,41	1,10	
500 $\mu$	4,36	2,58	3,81	4,66	7,18	5,97	3,42	3,79	1,50	2,17	
250 $\mu$	29,32	30,87	31,32	32,85	30,58	26,27	10,78	11,34	10,66	20,48	
125 $\mu$	43,15	48,51	46,95	46,32	36,70	41,34	25,86	26,27	28,02	27,33	
63 $\mu$	11,66	11,40	10,80	8,75	9,86	13,46	21,00	23,36	15,05	13,83	
63 $\mu$	9,40	4,56	4,58	3,99	9,86	7,46	37,17	33,46	43,53	33,10	

de los manglares solamente les permitía extraer agua de soluciones hasta 2,4 veces la concentración del agua de mar normal. Sin embargo, otros investigadores han encontrado una gran variación en las presiones osmóticas entre especies y especímenes de *Avicennia*. Estudios realizados por Blum (1941), Bole y Bharucha (1954); Leshem y Levison (1972) y von Faber (1923) indican que estas especies son capaces de extraer agua de soluciones salinas de 63<sup>o</sup>/oo, 97<sup>o</sup>/oo y 228<sup>o</sup>/oo, respectivamente. Esta gran variación en las presiones osmóticas sugiere la existencia de ecotipos en las especies de

*Avicennia*, hipótesis que podrían vincularse con algunos de los problemas taxonómicos que presenta el género.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Adolfo Corrales, Luisa Valenciano, Jiselle Thompson, Adriana Chavarría, Karina, Ricardin y Gretel y Luis Fernando Corrales por su ayuda en el trabajo de campo, a Luis Diego Gómez P. por la revisión del manuscrito, a Marlen López y Flor María Vargas por el trabajo de mecanografía.

CUADRO 3

Contenido de materia orgánica (M.O.) en cinco agujeros del transecto 1 para salinidad: Superior, primeros cm. inferior a 50 cm de profundidad

Distancia Del canal (m)	Hueco No.	M.O. Superior (%)	M.O. Inferior (%)	Salinidad X(‰)	Especies
100	1	5,39	8,68	70	<i>A. bicolor</i> <i>C. erectus</i>
95	2	2,24	2,30	130	<i>A. germinans</i> <i>A. bicolor</i>
85	4	3,68	1,47	160	
50	8	18,38	20,0	80	<i>A. germinans</i>
20	10	20,80	18,5	65	<i>R. mangle</i> <i>R. harrisonii</i>

CUADRO 4

Análisis de la vegetación del manglar de Puerto Soley  
La Cruz, Guanacaste, Costa Rica

Especie	Dominancia Relativa (%)	Frecuencia Relativa (%)	Densidad Relativa (%)	Valor de Importancia (V.I.)
<i>A. germinans</i>	19,0	60,0	58,0	45,5
<i>R. harrisonii</i>	47,0	19,0	22,5	25,5
<i>R. mangle</i>	34,0	22,0	19,0	25,0

Densidad de árboles en el área estudiada	170,77 árboles/0,1 ha.
Área basal	1,97 m <sup>2</sup> /0,1 ha.
Altura promedio de las plantas en el lugar	17,33 m
Número de especies*	3
Índice de complejidad	17,5

\* Aunque en esta localidad existen otras especies, tanto de la vegetación nuclear como de la vegetación marginal, por su baja frecuencia no aparecen en las muestras.

CUADRO 5

Variación en el tamaño de las hojas de *Avicennia germinans*  
en medios de diferente salinidad intersticial

Altura de los árboles	Largo de la hoja (CM)	Ancho máximo de la hoja (cm)	Largo del peciolo (cm)	Ámbito de salinidad
Menos de 2 m	No. de hojas = 100	100	0,89	75-43 <sup>o</sup> /oo
	Promedio = 4,40 cm	1,45	0,78	
	D.S. = 0,95	0,24	0,22	
de 5 a 7 m	No. hojas = 102	102	1,02	62-65 <sup>o</sup> /oo
	Promedio = 6,36	2,06	1,27	
	D.S. = 2,18	0,52	0,30	
Árboles de 10 a 12 m	No. hojas = 168	168	1,68	24-36 <sup>o</sup> /oo
	Promedio = 10,23 cm	2,55 cm	1,6	
	D.S. = 38,6	0,42	0,29	

## RESUMEN

En un estudio de la composición florística, patrones de zonación y desarrollo estructural en un manglar de la Costa Pacífica de Costa Rica se encontró que el sitio presenta un ejemplo claro del efecto de un gradiente de salinidad sobre el desarrollo estructural y los patrones de zonación en una comunidad de mangle. Las salinidades altas afectan el desarrollo estructural en los individuos: se reduce la altura, el área

basal y el tamaño de las hojas. La tolerancia de las especies de mangle a salinidades altas parece ser mayor de lo que anteriormente se ha informado. Se encontró a *Avicennia germinans* creciendo en áreas de hasta 155<sup>o</sup>/oo con promedios anuales de 100,5<sup>o</sup>/oo.

## REFERENCIAS

- Bacon, P. R. 1970. The Ecology of Caroni Swamp, Trinidad. Spec. Pub. Central Statistical Off., Trinidad. 68 p.
- Barbour, M.G., J.H. Burk & W.D. Pitts. 1980. Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc. California. 604 p.
- Blasco, F., C. Caratini, S. Chanda, & G. Thanikaimoni. 1975. Main characteristics of Indian mangroves, p. 8-11. In G.E. Walsh, S. C. Snedaker. H.J. Teas (eds.). Proc. Int. Symposium in Biology and Management of Mangroves. Univ. of Florida, Gainesville.
- Bole, P.V., & F.R. Bharucha. 1954. Osmotic relations of the leaves of *Avicennia alba* Bl. J. Univ. Bombay 22: 50-54.
- Castaing, A, J.M. Jiménez, & C.R. Villalobos. 1980. Observaciones sobre la ecología de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica y su relación con la distribución del molusco *Geloina inflata* (Philippi). Rev. Biol. Trop., 28: 323-339.
- Cintron, G., C. Goenaga, & A.E. Lugo. 1980. Observaciones sobre el desarrollo del manglar en costas áridas. In Estudio científico e impacto humano en el ecosistema de manglares. UNESCO. Montevideo.
- Cintron, G., A.E. Lugo, D.J. Pool, & G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. Biotropica, 10: 110-121.
- Cottam, G., & J.T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, 37: 451-460.
- Curtis, J., & R.P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 32: 476-498.
- Faber, F. C. von. 1923. Zur Physiologie der Mangroven. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 41: 227-234.
- Folk, R. L. 1974. Petrology of Sedimentary Rocks. Hemphill Publishing Co. Texas. 182 p.
- Gale, J. 1975. Water balance and gas exchange of plants under saline conditions. In A. Poljakoff-Mayher & J. Gale (eds.). Plants in saline environments. Springer - verlag. N.Y. 213 p.

- Giglioli, M.E., & D.F. King. 1967. The mangrove swamps of Keneba, Lower Cambia River Basin. *J. Appl. Ecol.*, 3: 1-19.
- Godoy, J.C. 1980. Distribución, composición florística y análisis estructural del manglar de las Lisas. Tesis de Grado, Universidad de San Carlos, Guatemala.
- Holdridge, L.R. 1940. Some notes on the mangrove swamps of Puerto Rico. *Caribb. For.*, 1:19-29.
- Holdridge, L.R. 1947. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.
- Jiménez, J.A. 1981. The mangroves of Costa Rica: A physiognomic characterization. Master's Thesis, University of Miami, Coral Gables, Florida, U.S.A.
- Johnstone, I.M. 1980. Consumption of leaves by herbivores in mixed mangrove stands. *Biotropica*, 13: 252-259.
- Leshem, Y., & E. Levison. 1972. Regulation mechanisms in the salt mangrove *Avicennia marina* growing in the Sinai littoral. *Ecol. Plant.*, 7: 167-176.
- Lötshert, W. 1955. La vegetación de El Salvador. *Comun. Inst. Trop. Invest. Cient.*, 4:65-79.
- Lugo, A.E., G. Evink, M. Brinson, A. Broce, & S. Snedaker. 1975. Diurnal rates of photosynthesis, respiration and transpiration in mangrove forests of South Florida, *In* F. B. Golley & E. Medina (eds.). *Tropical ecological Systems*. Springer-Verlag. N.Y. 335 p.
- Macnae, W. 1966. Mangroves in Eastern and Southern Australia. *Aust. J. Bot.*, 14: 67-104.
- Macnae, W. 1968. A General account of the fauna and flora of mangrove swamps and forests in the Indo-Western Pacific region. *Advances in Marine Biology*, 6: 73-270.
- Mizrachi, D., R. Pannier, & F. Pannier. 1980. Assessment of Salt Resistance Mechanisms as determinant physio-ecological parameters of zonal distribution of mangrove species. *Bot. Mar.*, 23: 289-296.
- Pascua, N.B. 1980. Características filosociológicas de los manglares en el Parque Nacional Tayrona, p. 33-45. *In* Estudio Científico e impacto Humano en el Ecosistema de Manglares. UNESCO, Montevideo.
- Pool, D.J., S.C. Snedaker, & A.E. Lugo. 1977. Structure of mangrove Forests in Florida, Puerto Rico, México and Costa Rica. *Biotropica*, 9: 194-212.
- Rains, D.W., & E. Epstein. 1967. Preferential absorption of potassium by leaf tissue of the mangrove *Avicennia marina*: an aspect of halophytic competence in coping with salt. *Austr. J. Biol. Sci.*, 20: 847-857.
- Smith, F.G. Walton, ed. 1974. *Handbook of Marine Sciences*. Vol. I. CRC Press.
- Semeniuk, V. 1980. Mangrove zonation along an eroding coast line in King Sound, Northwestern Australia. *J. Ecol.*, 68: 789-812.
- Scholander, P.F., H.T. Ha, E.E. Bradstreet, & E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148: 339-345.
- Taylor, B.W. 1959. The classification of low land swamp communities in northeastern Papua. *Ecology*, 40: 703-711.
- Tosi, J.A. 1969. República de Costa Rica, Mapa Ecológico. Escala 1: 750000. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.
- West, R.C. 1977. Tidal salt-marsh and mangal formations of Middle and South America. *In* V.J. Chapman (ed.). *Wet Coastal Ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company. N.Y. 428 p.
- Weyl, R. 1953. In den Mangroven El Salvador. *Natur. u. Volk*, 83: 120-130.