

## El manglar y otras asociaciones vegetales de la laguna de Gandoca, Limón, Costa Rica

Marta Coll<sup>1</sup>, Ana Cecilia Fonseca<sup>2</sup> y Jorge Cortés<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, España. Correo electrónico: martacoll@yahoo.com

<sup>2</sup>Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica. 2060 San José, Costa Rica.

<sup>3</sup>Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. 2060 San José, Costa Rica.

(Recibido 01-II-2001. Revisado 30-VII-2001. Aceptado 30-VIII-2001)

**Abstract:** Six plant associations were identified at Gandoca Lagoon by photointerpretation and field verification: a) mangroves, b) palm trees swamp, and palm trees with *Acrostichum aureum* and *A. danaefolium*, c) mixed palm trees, d) very humid tropical rain forest, and e) tropical beach vegetation. The mangroves cover 12.5 ha surrounding the lagoon and extend 2 km up the Gandoca River. *Rhizophora mangle* (red mangrove) was the dominant species, with *Avicennia germinans* (black mangrove), *Laguncularia racemosa* (white mangrove) y *Conocarpus erectus* (buttonwood) also present. Moving inland the mangroves grade into a tropical rain forest. Gandoca, the largest and best preserved mangrove of Caribbean Costa Rica, tripled its area from 1976 to 2000. Possible causes include sedimentation and the Limón earthquake, which may have subside the lagoon area.

**Key words:** Caribbean, Costa Rica, Gandoca lagoon, wetlands, mangrove, plant association.

La laguna Gandoca es la laguna más extensa de la costa Caribe sur de Costa Rica. La laguna es-tá rodeada por el manglar más extenso y menos alterado de esta costa, y el único manglar de Costa Rica, junto con el manglar del Parque Nacional Corcovado, donde se han preservado algunas zonas continuas de bosque y manglar (Jiménez y Soto 1985, Cortés 1991). La laguna es uno de los principales criaderos de sábalo (*Megalops atlanticus*) en Costa Rica (Chacón 1993), y los juveniles del sábalo se consideran raros o ausentes en la costa Caribe de América Central. La laguna está también habitada por manatíes (*Trichechus manatus*), una especie en peligro de extinción, y muchos peces de agua dulce (TNC 1998).

En el manglar de Gandoca se encuentra una gran diversidad de cangrejos, algas, esponjas y ascidias típicas de manglares. Además, se encuentra el único banco natural de ostión de mangle (*Crassostrea rhizophorae*) del Caribe de Costa Rica (Cabrera *et al.* 1983). El Cuadro 1 muestra los datos existentes sobre el manglar de Gandoca que han sido recogidos utilizando el protocolo de CARICOMP (Programa para el Monitoreo de la Productividad Marino Costera del Caribe) (Fonseca y Cortés en prep.). Según estos datos se ha observado que la mayor producción de hojarasca (1999) en el manglar de Gandoca se registra en julio. El nivel del agua en el manglar puede alcanzar hasta 33 cm sobre el suelo y la salinidad promedio del agua es de

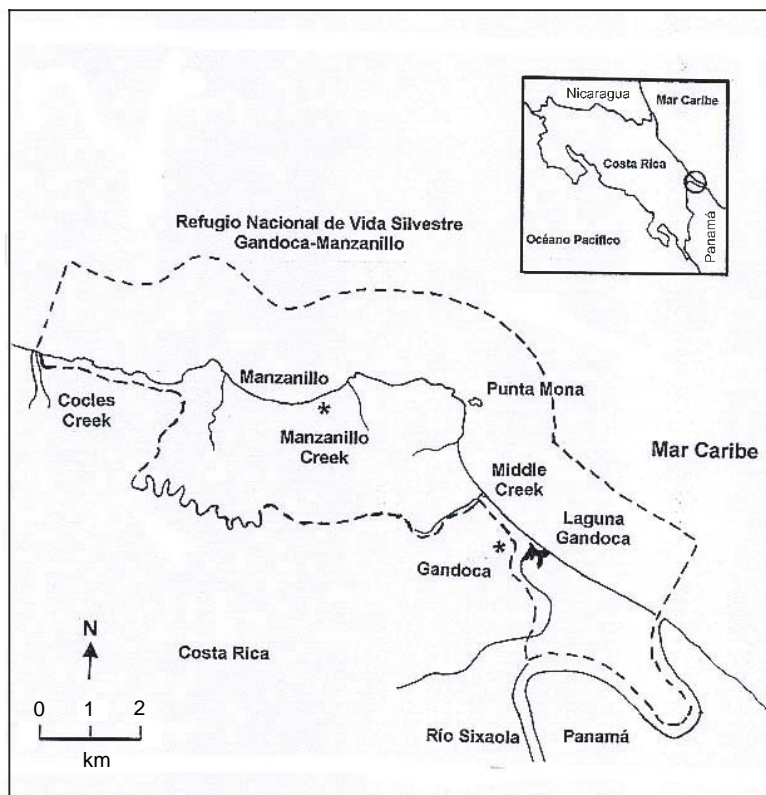


Fig. 1. Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, Limón, Costa Rica. Modificado de MIRENEM-UICN/ORMA (1994).

#### CUADRO 1

##### *Productividad del manglar de Laguna Gandoca, 1999*

##### **Árboles:**

Densidad promedio (ind ha <sup>-1</sup> )	930±150 (n=28)
Altura promedio (m)	12.3±3.0 (n=28)
Volumen promedio (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	326.9±170.4 (n=28)
Área basa promedio (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	21.83±9.65 (n=28)

##### **Plántulas:**

Altura promedio (cm)	36.85±13.55 (n=52)
Área basa promedio (g)	8.30±5.32 (n=52)

##### **Tasa de producción promedio (1999):**

Hojarasca general (g m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup> )	3.63 ± 0.79 (n=210)
Hojas (%)	67
Flores (%)	13
Brácteas (%)	7
Frutos (%)	7
Ramas (%)	6
Otro tipo de materia orgánica (%)	0.21

Modificado de Fonseca y Cortés (en prep.).

7 ppm. Según la clasificación de Lugo y Snedaker (FAO 1994), en el manglar de Gandoca se encuentran principalmente comunidades de manglar de borde y fluviales.

La laguna y el manglar de Gandoca son de gran importancia para el Caribe de Costa Rica por su valor ecológico, sin embargo, han sido muy poco estudiados y la información disponible sobre la zona es escasa. El objetivo de este estudio es describir y caracterizar la Laguna Gandoca, mediante la identificación de las principales asociaciones vegetales y la definición e interpretación de la evolución de la cobertura del área de manglar.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

Gandoca se encuentra en las inmediaciones del Valle del Sixaola, dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, Limón, Costa Rica (Fig. 1). Las precipitaciones oscilan

Fig. 2. Vegetación de Laguna Gandoca, donde se indican las principales asociaciones vegetales y los transectos realizados para la comprobación de campo (Las letras A-H indican las secciones del manglar identificadas). Marzo de 2000.

entre los 2 500 y 3 100 mm anuales y temperaturas promedio entre 25 y 27°C (Herrera 1985).

En la primera etapa del estudio se analizó una fotografía aérea tomada el 16 de marzo del 2000, por Federico Chavarría Kopper, a escala 1: 9 000. Ésta fue interpretada siguiendo principios formulados para la fotointerpretación de manglares (FAO 1994, UNESCO 1998) y en ella se identificaron las posibles áreas de vegetación características de la laguna.

En la segunda etapa del estudio, se realizaron transectos de exploración para la comprobación de campo de la información generada mediante la fotointerpretación. Durante los transectos, recorridos en barca o a pie (Fig. 2), se identificó y fotografió el tipo de asociación vegetal según la interpretación de la fotografía anteriormente analizada y se comprobaron varias posiciones mediante el Sistema de Posicionamiento Geográfico (GPS modelo Magellan<sup>TM</sup> NAV DLX-10<sup>TM</sup>).

En la tercera etapa del estudio se procedió a corregir y ampliar la información cartográfica computarizada mediante la información adquirida en los períodos de trabajo de campo. En segundo lugar se realizó el mapa de vegetación de Laguna Gandoca (Fig. 2) mediante la aplicación del software BILKO-Unesco para Windows (*Remote Sensing distance-learning 1999. Applications of Satellite and Airborne image data to Coastal Management*) y los programas Corel Draw 8.0 y Corel Photo-Paint 8.0 Image, para Windows. Las áreas de manglar se encuentran divididas en zonas de la A a la H para facilitar su descripción posterior.

En la cuarta etapa del estudio se analizaron tres fotografías aéreas de la zona tomadas en años anteriores (IGN 1976, escala 1: 7 500, y 1992, escala 1: 6 250, TNC 1997, escala 1: 15 000), para determinar la evolución del manglar durante los últimos veinte y cuatro años (Fig. 3). El análisis de dichas imágenes también fue realizado mediante la aplicación del software anteriormente mencionado.

## RESULTADOS

### Asociaciones vegetales en Laguna Gandoca (Fig. 2):

1. Manglar: El manglar actualmente cubre un área de 12.5 hectáreas y está formado principalmente por *Rhizophora mangle* (mangle rojo) y, en menor proporción, por *Avicennia germinans* (mangle salado o negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y *Conocarpus erectus* (mangle botón).

En la Fig. 2 se pueden observar las diferentes áreas detectadas con vegetación de manglar (A-H). *R. mangle* se encuentra en todas las áreas identificadas, se presenta en las inmediaciones del espejo de agua de la laguna y se extiende tierra adentro. En la mayoría de los casos las áreas de *R. mangle* presentan un sólo estrato vertical. Sin embargo, en algunas zonas, la regeneración de *R. mangle* y de *Acrostichum aureum* y *A. danaeifolium* (helechos de manglar) es importante y configura un segundo estrato poco denso. Las otras tres especies de mangle han sido observadas en las secciones B, C, F y G y son escasas, pero alcanzan alturas notables, entre los 10 y los 15 metros.

En las secciones A y B se detectó de forma clara una zonación de la vegetación de manglar: *R. mangle* se encuentra en las zonas de mayor influencia acuática, es decir, en las inmediaciones del espejo de agua de la laguna, seguido, a medida que la influencia acuática se reduce, de *L. racemosa* y *C. erectus*. Éstas dos últimas especies conforman una franja pequeña de manglar que colinda con la vegetación típica de playa. No se encontró una franja definida de *A. germinans*.

La sección H corresponde a una pequeña extensión de mangle rojo que se encuentra a 2 km de la desembocadura de la laguna, en el río Gandoca, y se comienza a ver a partir de la fotografía de 1997 (Fig. 3).

2. Palmar pantanoso y palma con helecho de manglar: En la periferia del manglar se pueden detectar dos formaciones vegetales comunes en toda la laguna. En primer lugar, se encuentra el palmar pantanoso que se sitúa en la zona contigua a la vegetación de manglar, el cual está anegado y dominado por *Raphia taedigera*. En segundo lugar se encuentra la palma con helecho de manglar. La asociación de *R. taedigera* con *A. aureum* y *A. danaeifolium* se sitúa principalmente en los márgenes del espejo de agua de la laguna. En menor proporción, en los márgenes de la laguna también se encuentra *Monstera tenuis* (mano de tigre), gran cantidad de bejucos como *Allamanda canthartica*, *Rhabadenia biflora*, *Lonchocarpus glabrescens*, abundantes lirios de agua como *Eichornia crassipes* y pastos.

3. Palmar mixto: A medida que uno se aleja del espejo de agua, *R. taedigera* se mezcla con el bosque tropical. Consecuentemente se ha identificado una asociación vegetal de transición entre los palmares pantanosos y el bosque húmedo tropical, la cual se ha denominado palmar mixto. Esta se caracteriza por presentar un sustrato más firme al del palmar pantanoso y, en algunos casos, tiene mayor elevación.

4. Bosque muy húmedo tropical: El palmar mixto, a medida que uno se aleja hacia tierra adentro, va transformándose en bosque muy húmedo tropical, de acuerdo con las Zonas de Vida de Holdridge (Tosi 1969), coincidiendo con un leve ascenso del relieve topográfico hacia el sudeste y el paso de sustrato pantanoso a

Fig. 3. Evolución de la cobertura del manglar en Laguna Gandoca entre 1976 y 2000 (las secciones sombreadas corresponden al manglar).

sustrato firme. Este bosque es básicamente de carácter secundario ya que antiguamente se desarrollaban cultivos de cacao, de maíz y se extraía madera. En la actualidad, el bosque tropical está desarrollándose y le ha ganado espacio a dichas plantaciones actualmente abandonadas. Hacia el este de la laguna, alrededor del antiguo camino a Sixaola existen parches de bosque húmedo tropical primario.

En estas zonas se encuentra una gran diversidad de especies arbóreas y arbustivas. Los autores de este artículo han identificado individuos de *Cecropia obtusifolia* (guarumo), *Camposperma*

*panamensis* (árbol de orej), *Prioria copaifera* (cativo), *Pentaclethra macroloba* (gavilán), *Symphonia globulifera* (cerillo), *Grias cauliflora* (tabacón), *Carapa guinensis* (caobilla), *Ficus bullenoi* (higuerón), *Ocotea austini* (aguacatillo) y *Luehea seemannii* (guácimo colorado).

5. Vegetación típica de playa: Hacia la playa el manglar y el palmar son reemplazados por vegetación típica de playa como *Terminalia catapa* (almendros), *Cocos nucifera* (cocoteros) y *Coccoloba uvifera* (uva de playa). Ésta se sitúa en una franja de 2 a 10 m de ancho a lo largo de la línea de costa.

**Evolución de la cobertura vegetal de manglar:** En la Fig. 3 se muestra la evolución de la cobertura vegetal de manglar desde agosto de 1976 hasta marzo de 2000. En ésta se puede ver que el área de manglar aumentó desde 1976 de 4.1 ha a 12.5 ha en 2000; es decir, la superficie del manglar se triplicó en veinte y cuatro años. Todas las secciones de manglar (de la A a la H, Fig. 2) experimentaron un crecimiento notable. La expansión se dio tierra adentro y hacia la laguna, expansión mediante la cual la vegetación de manglar va substituyendo a la vegetación que se encuentra a su alrededor, el palmar pantanoso y la asociación *R. taedigera* con *A. aureum* y *A. danaeifolium*. En la Fig. 3, se puede observar como se han cerrado dos de los canales secundarios de la laguna (canal suroeste y canal este) por los cuales ya no se puede navegar.

## DISCUSIÓN

**Asociaciones vegetales en Laguna Gandoca:** El manglar de Laguna Gandoca es pequeño si se compara con las asociaciones vegetales que se encuentran en el Pacífico de Costa Rica (Sáenz y Madrigal 1998), sin embargo representa el último sitio de la costa Caribe de Costa Rica con una asociación de manglar y una transición manglar-bosque relativamente en buen estado.

En el manglar existe un claro dominio del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) respecto a las restantes especies de manglar existentes. Sin embargo, los individuos localizados de las restantes especies de mangle son de gran tamaño. En el suelo del manglar se mantienen algunas poblaciones de *Hymenocallis littoralis*, el bejuco *Rhabadenia biflora* y la orquídea *Brassalova nodosa*. Además, en la laguna y sus alrededores abundan las lianas (más de 25 especies) (McCarthy y Valverde inédito).

En cuanto a la salinidad promedio del agua (7 ppm, Fonseca y Cortés en prep.), se puede afirmar que es relativamente baja si se compara con la salinidad registrada en los manglares del Pacífico de Costa Rica (Jiménez y Soto 1985, Mainardi 1996, Sáenz y Madrigal 1998). Esta salinidad relativamente baja podría explicar la elevada altura de los árboles (Dawes 1981) la cual es de  $12.3 \pm 3.0$  m (Fonseca y Cortés en prep.).

En la zonificación típica de los manglares de la región Caribe (Dawes 1981) se encuentra a *R. mangle*, seguido de *A. germinans*, *L. racemosa* y *C. erectus*, sin embargo en el manglar de la Laguna Gandoca no se encontró una franja de *A. germinans*. La ausencia de una franja definida de esta especie puede relacionarse con fenómenos de competencia entre las diferentes especies de mangle y con posibles cambios en el nivel del agua y la salinidad. Al parecer, *A. germinans* es abundante en regiones más secas y de mayor salinidad, como el Pacífico norte de Costa Rica (Jiménez y Soto 1985), pero no es buen competidor en áreas de baja salinidad como el manglar en estudio.

Investigaciones realizadas en Belice han demostrado la complejidad de factores que intervienen en la zonación de *R. mangle* y *A. germinans* (Rützler y Feller 1999). Únicamente los propágulos de *R. mangle* son capaces de asentarse en las zonas donde los fenómenos de inmersión en agua salobre son mayores y la disposición de oxígeno en el sustrato es menor. *R. mangle* en estos casos sobrevive y prolifera, mientras que *A. germinans* presenta una alta mortalidad y es menos competitivo en esta zona, presentando a su vez un mayor índice de herbivorismo. La diferencia en la depredación (por insectos o cangrejos, principalmente) que sufren los propágulos de las diferentes especies de manglar puede ser un patrón significativo en la zonación de las especies en esta región (Smith 1987). Así, *R. mangle* puede estar creciendo en las zonas donde la influencia de la laguna es alta y en las zonas más elevadas y con menor influencia acuática los fenómenos de herbivorismo pueden haber favorecido a *L. racemosa* y *C. erectus*.

En el palmar pantanoso muchas especies arbóreas encuentran dificultad para adecuarse a las inundaciones periódicas. Las palmas de *R. taedigera* son individuos muy bien adaptados a crecer en estos sitios, incluso con la capacidad de germinar bajo el agua, y con un comportamiento muy agresivo propiciado por sus hojas de más de 12 m de largo, que impiden el establecimiento de otras especies (Anderson y Mori 1967, Urquhart 1999, McCharty y Valverde inédito).

Los árboles encontrados en el palmar mixto sobresalen del dosel formado por *R. taedigera*

aproximadamente a 10 m de altura y algunos de estos llegan hasta 30 m. Las especies más conspicuas son *Dolbergia brownei* (varilla negra), *Cecropia obtusifolia* (guarumo), *Camposperma panamensis* (árbol de orey), *Prioria copaifera* (cativo), *Pentaclethra macroloba* (gavilán), *Symphonia globulifera* (cerillo), *Spondias radkolferi* (jobo), *Tabebuia rosea* (roble de sabana), *Sapium glandulosum* (yos), *Grias cauliflora* (tabacón), *Calophyllum brasiliensis* (cedro maría), *Carapa guinensis* (caobilla), *Ficus bullenoi* (higuerón), *Pterocarpus affinalis* (sangrillo), *Ocotea austinii* (aguacatillo) y *Luehea seemannii* (guácimo colorado). Bajo el dosel de la palma crece una serie de arbustos y hierbas de forma aislada dentro de los que destacan *Montrichardia arborescens*, *Cyclanthus bipartitus* y *Carludovica palmata*. Además es posible observar parches de individuos de *Spathiphyllum friedrichstalli* (cala) y *Dieffenbachia* sp. (sainillo) en algunos sitios (McCarthy y Valverde inédito).

**Evolución de la cobertura vegetal de manglar:** Hay varias hipótesis en cuanto al crecimiento identificado en el manglar desde 1976. Por un lado, posiblemente el establecimiento del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo (1985) garantizó su protección y consecuente recuperación. Sin embargo, según informantes de las comunidades vecinas, la madera de mangle no ha sido explotada de manera sistemática ni antes ni después del establecimiento del Refugio (Coll 2000).

La principal hipótesis en relación con el crecimiento del manglar es que se haya producido una expansión de la vegetación hacia la laguna por un aumento en la sedimentación. La distribución de los manglares es el resultado de varios factores, pero uno de los más importantes es la acumulación de sedimentos en el sustrato (Kricher 1999). El aumento en la acumulación de sedimentos puede haber sido producto de la deforestación de las cuencas de los ríos que la alimentan (R. Soto, com. pers. 2000). Sin embargo, el análisis de los usos del suelo de la cuenca del Río Gandoca y del terreno adyacente, mediante las cuatro fotografías analizadas en el estudio, no ha detectado cambios bruscos de cobertura vegetal que justifiquen la erosión del suelo y la sedimentación de la laguna (Coll 2000).

Adyacente a la cuenca del Río Gandoca se encuentra una gran extensión de terreno en el cual se cultiva el banano de forma intensiva. Sin embargo, durante el estudio no se ha detectado que los canales de las fincas bananeras estén conectados al río Gandoca, lo que podría provocar fuertes aportes de sedimento en épocas de grandes lluvias y habría contribuido a la acumulación de sedimentos en la laguna. El aislamiento del sistema de drenaje de las fincas bananeras con relación a la laguna se ve reforzado por el hecho de que los primeros análisis químicos realizados en las aguas de la laguna, en superficie y en fondo, no han detectado sustancias utilizadas para la fertilización y prevención de plagas en el cultivo del banano en Costa Rica. Todas las sustancias analizadas (Organoclorados, Organofosforados y Piretroides) han presentado concentraciones por debajo de los niveles de detección (Coll 2000).

Según Denyer (1998), el Río Sixaola cambió su rumbo durante el Holoceno, dejando como huella de la desembocadura antigua lo que hoy es la Laguna Gandoca. Así, ésta se asienta en un terreno de materiales de relleno del antiguo cauce del río, y ahora es alimentada por el río Gandoca. Se sugiere que el terremoto de Limón del 22 de abril de 1991 pudo contribuir al crecimiento del manglar. Cuando se produjo el terremoto, la mayoría de la costa sufrió levantamientos de alrededor de 0.5 m (Denyer 1998), sin embargo, los materiales de relleno de la zona de la laguna se compactaron y esta área se hundió. Un hundimiento del área de la laguna equivaldría a un aumento en el nivel del mar, y esto podría haber estimulado la expansión de los manglares.

Los recuerdos de los habitantes de la comunidad de Gandoca refuerzan la teoría del hundimiento de la zona de la laguna y abogan a favor de esta hipótesis. Según ésta la expansión del manglar sería en dos direcciones, tierra adentro y hacia los canales. Se precisa de estudios más detallados para obtener evidencias confirmatorias.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo y ayuda de la comunidad de Gandoca en el trabajo de campo y, de forma especial, a Aquiles Rodríguez y

José Luis Velázquez, los cuales han puesto sus barcas a disposición de los investigadores. Federico Chavarría Kopper colaboró de manera esencial proporcionando la fotografía aérea de la laguna de Gandoca de marzo de 2000. El personal administrativo del CIMAR proporcionó ayuda logística importante. La Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) colaboraron en el financiamiento de la investigación, conjuntamente con el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica.

### RESUMEN

Mediante la aplicación de técnicas de foto-interpretación para manglares, el establecimiento de transectos de exploración y la comprobación de campo, se han identificado seis asociaciones vegetales principales en la Laguna Gandoca, Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, Limón, Costa Rica: a) El manglar, b) El palmar pantanoso y palma con helecho de manglar, c) El palmar mixto, d) El bosque muy húmedo tropical y e) La vegetación típica de playa. La vegetación de mangle cubre un área de 12.5 ha, se sitúa en las inmediaciones del espejo de agua de la laguna y se adentra hasta 2 km en el río Gandoca. *Rhizophora mangle* (mangle rojo) es la especie dominante y, en menor proporción se encuentra *Avicennia germinans* (mangle salado o negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y *Conocarpus erectus* (mangle botón). El manglar de la Laguna Gandoca es el manglar más extenso y mejor conservado de la costa Caribe de Costa Rica y su área se ha triplicado en los últimos 24 años. Varias hipótesis se plantean para dar explicación a este crecimiento, las cuales se relacionan con un posible aumento en la sedimentación de la cuenca del río Gandoca o con el terremoto de Limón, que pudo afectar la compactación de los materiales de relleno de la zona de la laguna, causando un hundimiento.

### REFERENCIAS

- Anderson, R. & S. Mori. 1967. A preliminary investigation on *Raphia* palm swamps, Puerto Viejo, Costa Rica. *Turrialba* 17: 221-224.
- Cabrera, P.J., E. Zamora M. & O. Pacheco. 1983. Crecimiento y madurez sexual de *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828) cultivada en sistema suspendido en Estero de Vizcaya, Limón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32: 167-169.
- Chacón, D. 1993. Aspectos biométricos de una población de sábalo *Megalops atlanticus* (Pisces: Megalopidae). *Rev. Biol. Trop.* 41: 13-18.
- Coll, M. 2000. Evaluación ambiental del manglar de Gandoca, Limón, Costa Rica. Situación actual y propuestas para una gestión integrada. Tesis de Licenciatura en Ciencias Ambientales de la Universidad Autónoma de Barcelona, España. 167 p.
- Cortés, J. 1991. Ambientes y organismos marinos del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, Limón, Costa Rica. *GEOISTMO* 5: 62-68.
- Dawes, C. J. 1981. *Marine Botany*. Wiley Interscience, Nueva York. p. 517-527.
- Denyer, P. 1998. Historic-prehistoric earthquakes, seismic hazards and Tertiary and Quaternary geology of the Gandoca-Manzanillo National Wildlife Refuge, Limón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46. Supl. 6: 237-250.
- FAO. 1994. Directrices para la ordenación de los manglares. Subdirección de Desarrollo de Recursos Forestales, Santiago de Chile, Chile. 347 p.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. In Gómez, D.C. (ed.). *Vegetación y Clima de Costa Rica*. Vol. 2. EUNED, San José, Costa Rica. 118 p.
- IGN. 1976. Fotografía aérea en blanco y negro de agosto de 1976 de Laguna Gandoca, escala 1: 7 500. Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica.
- IGN. 1992. Fotografía aérea en blanco y negro de junio de 1992 de Laguna Gandoca, escala 1: 6 250. Instituto Geográfico Nacional, San José, Costa Rica.
- Jiménez, J.A. & R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33: 25-37.
- Kricher, J. 1999. *A Neotropical Companion. An Introduction to the Animals, Plants and Ecosystems of the New World Tropics*. Princeton University, Chichester, West Sussex. 451 p.
- Mainardi, V. 1996. El manglar de Térraba-Sierpe en Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. *Inf. Téc.* 28: 91 p.
- MIRENEM-UICN/ORMA. 1994. Importancia de los ecosistemas de humedales de Gandoca-Manzanillo, Talamanca, Limón. In Memoria taller de participación y consulta de la Estrategia Nacional de Conservación y Desarrollo Sostenible de Humedales. MIRENEM, UICN/ORMA. San José, Costa Rica. 130 p.



- Rützler, K. & C. Feller. 1999. Mangrove swamp communities: an approach in Belize. p. 39-50. *In* Yáñez-Aracibia, A. & A.L. Lara-Domínguez (eds.). Ecosistemas de manglar en América tropical. Instituto de Ecología, A.C., México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS, Silver Spring, Maryland.
- Sáenz, A. & M. Madrigal. 1998. Amenazas, beneficios y perturbaciones de los manglares del pacífico de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Univ. Nacional, Heredia, Costa Rica. 90 p.
- Smith, T. J. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* 68: 266-273.
- TNC. 1997. Fotografía aérea en color de febrero de 1997 de Laguna Gandoca, escala 1: 15 000. San José, Costa Rica.
- TNC. 1998. Evaluación ecológica rápida del Corredor Biológico Talamanca-Caribe. ProAmbiente/The Nature Conservancy, Washington, D.C. 226 p.
- Tosi, J. 1969. Mapa ecológico según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Escala 1: 750 000. CCT, Costa Rica.
- UNESCO. 1998. Applications of Satellite and Airborne Image Data to Coastal Management. Seventh Computer-Based Learning Module. BILKO for Windows. UNESCO, París.
- Urquhart, G. 1999. Long-term persistence of *Raphia taedigera* Mart. swamps in Nicaragua. *Biotropica* 31: 565-569.