

Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica

Jorge A. Jiménez R.

Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica.

Ricardo Soto S.

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

(Recibido para su publicación el 31 de octubre de 1984)

Abstract: Mangrove communities along the Pacific coast of Costa Rica can be separated in three distinctive zones: North, Central and South Pacific. North Pacific communities show lower structural development and fewer species than the others. Maximum structural development is observed in the South Pacific communities and the highest diversity in the Central Pacific. These forests show intermediate characteristics in terms of structure and species composition. Rain and runoff seem to be the main agents controlling structural development and diversity. Marginal species should be considered as typical components of mangrove communities.

A pesar de la gran cantidad de estudios florísticos sobre los manglares, el total de las especies que componen su vegetación es controversial. Chapman (1970) y Walsh (1974) informan de 55 especies pertenecientes a 16 géneros de 11 familias y Lugo y Snedaker (1974) enumeran un total de 75 especies, 32 géneros y 23 familias.

Esta discrepancia se debe en parte a la taxonomía controversial de varios géneros y, especialmente, a la falta de criterios para delimitar un manglar en su borde interno. En éste se encuentra generalmente una zona de transición en la que las especies halófitas se mezclan con especies de ambientes salobres o de agua dulce. Este ecotono es el resultado de un gradiente de salinidad e inundación que se desplaza respondiendo a fluctuaciones estacionales en la intensidad de las lluvias, el viento, el caudal de los ríos y la amplitud de las mareas (Brinson *et al.*, 1974).

Esta gran variabilidad (incluso local) en los regímenes climáticos e hidrológicos a los que se ve expuesto un manglar, hace difícil la obtención de una clara idea sobre sus componentes típicos y su clasificación. Así como la composición florística es afectada por factores climáticos e hidrológicos, la fisonomía de la vegetación

también varía de un sitio a otro; esta influencia es incompleta y a veces contradictoria. Mientras que Pannier y Pannier (1977) sugirieron que el área de los manglares en Sur América está relacionada con la existencia de climas áridos o lluviosos, Chapman (1976, p. 16) afirma que "... los manglares no dependen de la precipitación para un adecuado crecimiento, ya que las mareas proveen abundantemente agua". Pool *et al.* (1977) informaron que la falta de escorrentía (en términos de agua dulce y nutrientes) determina el limitado desarrollo de los manglares en climas áridos. Van Steenis (1962) y Chapman (1976), sin embargo, propusieron que la ausencia de comunidades de mangle en climas áridos es debida a la falta de sustratos colonizables, producto del reducido aporte sedimentario de los ríos. A pesar de que los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica se encuentran entre los más desarrollados y diversos de América, son muy pocos los estudios realizados en ellos. En los trabajos de West (1977) y Pool *et al.* (1977) hay descripciones generales de la vegetación. Soto y Jiménez (1982) describieron más detalladamente la estructura de una comunidad en el Pacífico de Costa Rica. El presente estudio tiene como objetivo describir y cuantificar las características estructurales y la

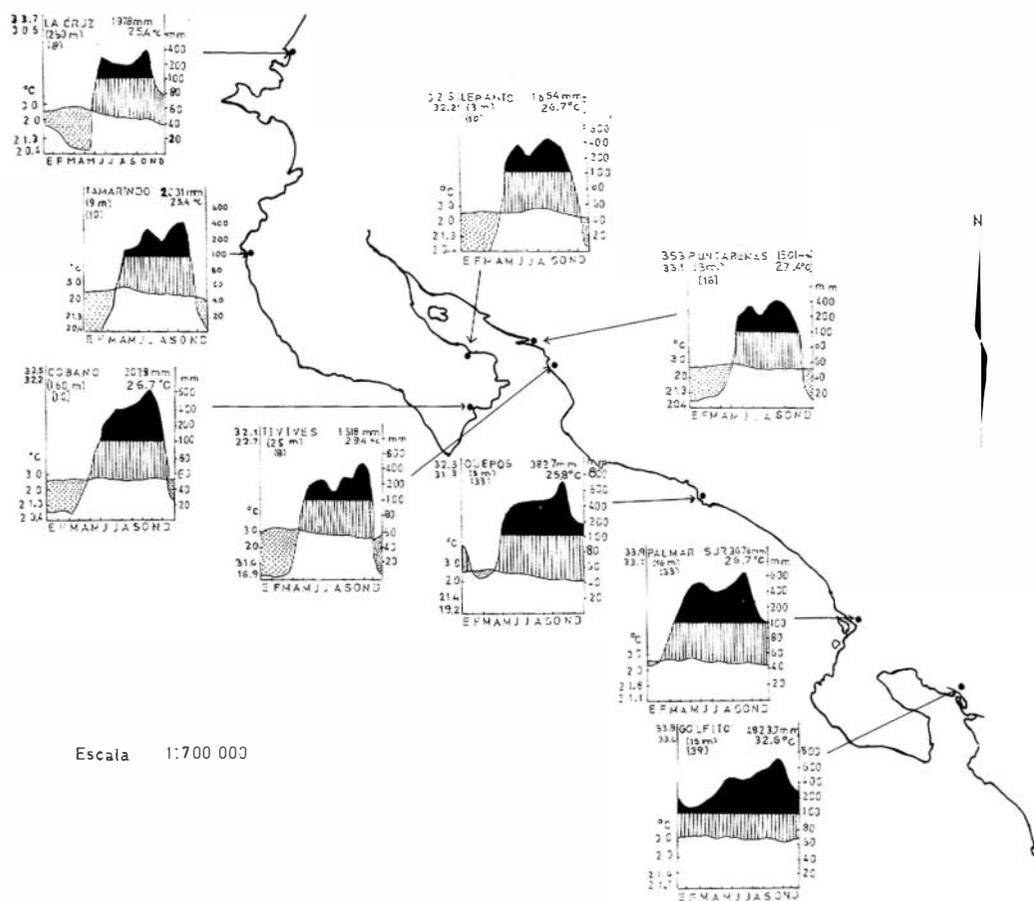


Fig. 1. Localización y climatograma de cada manglar analizado: Soley (La Cruz), Tamarindo, Pochote (Cóbano), Jicaral (Lepanto), Puntarenas, Quepos, Sierpe (Palmar Sur).

composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica; así como determinar la influencia de factores climáticos e hidrológicos sobre ellas.

MATERIAL Y METODOS

La información florística es el resultado de colecciones sistemáticas realizadas en los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica desde el año 1969 hasta el presente; así como de la revisión de colecciones depositadas en el Herbario Nacional de Costa Rica (C.R.) y el Herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (U.S.J.).

El análisis estructural fue realizado en 7 manglares ubicados a lo largo de la costa Pacífica de Costa Rica. Puerto Soley, Tamarindo, Pochote, Jicaral, Puntarenas, Quepos y Sierpe: (Fig. 1). La localización de los sitios fue escogida de manera que se cubriera la mayor can-

tidad posible de regiones pluviales. Los datos climatológicos y el área de la cuenca riberrina asociada a cada sitio se resumen en el Cuadro 1. El área de la cuenca fue calculada con base en mapas topográficos (1:50.000), fotografías aéreas y un medidor de área Hayashi Denco, modelo AAM-5.

Los datos climatológicos y fluviométricos (Cuadro 2) fueron obtenidos de los registros del Servicio Meteorológico Nacional y del Instituto Costarricense de Electricidad, respectivamente. Los primeros fueron utilizados en la construcción de climatogramas (Walter *et al.*, 1975) (Fig. 1).

Las evaluaciones estructurales de la vegetación fueron llevadas a cabo fijando 30 puntos a lo largo de cortes transversales perpendiculares a los canales (Cottam y Curtis, 1956); excepto en Pochote y Sierpe donde fueron establecidos 28 y 51 puntos, respectivamente (total 1036

árboles). La longitud de cada corte dependió del ancho de la banda de vegetación que bordeaba el canal. Se utiliza un índice de similitud de Sorensen (Muelle-Dubois y Ellenberg, 1974). Se incluye especies que crecen en suelos con salinidad superior al 5⁰/oo en todo el año.

A lo largo de cada transecto se midió la salinidad intersticial aproximadamente cada 10 metros, en períodos de marea baja utilizando un refractómetro óptico. Los valores de salinidad pueden ser considerados valores máximos para cada sitio ya que las mediciones fueron hechas a finales de la estación seca (mayo-julio).

CARACTERISTICAS DE LA COSTA PACIFICA

El establecimiento y desarrollo óptimo de los manglares depende principalmente de la existencia de áreas someras, protegidas del oleaje; de intensas y prolongadas lluvias, así como de abundante escorrentía.

La gran variedad de accidentes geográficos de la costa Pacífica de Costa Rica (ensenadas, bahías, estuarios) provee zonas protegidas del oleaje. La presencia de extensos deltas, especialmente en la sección sur de la costa, asegura un abundante suministro de agua dulce, nutrimentos y sedimentos. Debido a los amplios ámbitos de mareas en esta costa (aprox. 3 m) extensas áreas son, además, influenciadas por agua salada.

La costa Pacífica de Costa Rica se ha dividido tradicionalmente en tres regiones climáticas distintas: el Pacífico Norte, el Pacífico Central y el Pacífico Sur. Las diferencias entre estas regiones se deben básicamente a variaciones en la intensidad y distribución de las lluvias, ya que la temperatura es un elemento estable a lo largo de la costa (Fig. 1).

En cada una de estas regiones se observan subregiones climáticas definidas. En el Pacífico Norte, que se extiende de la frontera con Nicaragua hasta el Norte de Tivives, se observan dos subregiones:

- a) la zona al norte de Tamarindo y la parte interna del Golfo de Nicoya que se caracterizan por una estación seca muy prolongada y una precipitación anual de 1500 a 2000 mm y
- b) la parte sur de la Península de Nicoya y una pequeña sección al sur de la Ciudad de Puntarenas que muestran una estación seca más

reducida y una precipitación anual de 2000 a 3000 mm (Fig. 1).

El Pacífico Central, considerada una zona de transición, se extiende desde el sur de Tivives hasta Quepos. Dentro de esta Región, el segmento de costa entre Tivives y Parrita, presenta una estación seca moderada y una precipitación promedio anual entre 1637 mm (Tivives) y 2995 mm (Parrita). A la altura de Quepos (3827 mm/año) el período de sequía es aún más corto. En la región al sur de Quepos, se observa un aumento en la precipitación y la reducción del período seco se acentúa. Palmar Sur presenta una precipitación anual de 3676 mm y Golfito de 4256 mm anuales.

Los caudales de los ríos que desembocan sobre esta costa, también muestran patrones regionales definidos (Cuadro 2). En el Pacífico Norte, a excepción del Tempisque, los caudales son pequeños y marcadamente estacionales. La mayoría de los ríos pequeños se seca durante la época seca, favoreciéndose la formación de esteros negativos. En el Pacífico Central y Pacífico Sur los ríos presentan caudales de mayor volumen y con poca diferencia entre estaciones.

CLASIFICACION DE LA VEGETACION

Se agrupa la vegetación en 3 tipos, de acuerdo a la dependencia entre sus distribuciones, características biológicas y salinidad del suelo e intensidad de inundación (Cuadro 3).

Barth (1982) y Fosberg (1975) presentan una clasificación similar, pero en el presente trabajo se incluye una definición más amplia para cada categoría y se agrega la de vegetación marginal facultativa.

a. *Vegetación nuclear* (VN).

Especies tradicionalmente reconocidas como manglares. Distribución completamente ligada a la influencia del agua de mar. Sólo accidentalmente, algunos individuos se encuentran fuera de la zona de influencia de las mareas. Comprenden la mayor parte de la biomasa vegetal, alcanzan los mayores índices de importancia en cada sitio, y presentan la mayoría de las adaptaciones que caracterizan a la vegetación del manglar (viviparidad, tolerancia a altas concentraciones salinas, raíces aéreas, glándulas excretoras de sal).

CUADRO 1

Datos climatológicos, área de cuenca y ámbitos de salinidad asociados a cada sitio estudiado

Sitio	Precipitación anual (mm)	Área de cuenca (Km ²)	Salinidad (‰)
Quepos	3827	458,0	10-30
Sierpe	3676	660,0	4-30
Pochote	3029	12,3	20-60
Tamarindo	2030	84,3	32-51
Soley	1978	20,0	35,90
Jicaral	1654	1,6	34,85
Puntarenas	1500	230,0	30-35

CUADRO 2

Caudal promedio anual de los principales ríos de la costa pacífica de Costa Rica según datos del Instituto Costarricense de Electricidad

Río	Número de años observados	Caudal promedio en m ³ /segundo
Tempisque	10	27,37
Abangares	12	5,43
Naranjo	12	30,32
Grande de Tárcos	13	83,73
Parrita	11	28,92
Grande de Térraba	13	340,69

b. Vegetación marginal (VM).

Especies adyacentes a la vegetación nuclear; en suelos elevados, irrigados por aguas salobres o en los bordes de los salitrales. Distribución ligada a la vegetación nuclear, aunque se encuentran algunas veces fuera de este ambiente. Cuando la salinidad es menor que la del agua de mar y/o la intensidad de inundación es poca, estas especies pueden crecer mezcladas con la VN. Presentan adaptaciones como lenticelas y dispersión hidrocórica.

c. Vegetación marginal facultativa (VMF)

Ocasionalmente asociada al manglar, pero mayormente fuera de este ambiente. Mayormente en un manglar bajo condiciones constantes de bajas salinidades, o cuando el área ha sido alterada. No presenta ninguno de los síndromes característicos de la vegetación típica del manglar.

Vegetación Nuclear

La Vegetación Nuclear de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica está constituida por *Rhizophora mangle* L., *Rhizophora harrisonii* Leechman (Rhizophoraceae); *Avicennia*

bicolor Standley, *Avicennia germinans* (L.) L., *Avicennia tonduzii* Moldenke (Avicenniaceae); *Laguncularia racemosa* Gaerth (Combretaceae) y *Pelliciera rhizophorae* Triana y Planchon (Pelliceriaceae) (Cuadro 3).

De estas especies, las del género *Rhizophora*, *L. racemosa* y *A. germinans* se distribuyen en toda la costa Pacífica, aunque presentan variaciones fisonómicas y estructurales en las diferentes regiones climáticas. *R. harrisonii* es la más abundante de este género. En el Pacífico Sur y Central alcanza alturas de hasta 35 m, con un fuste muy erecto y una corteza gris claro y lisa. En el Pacífico Norte en pocas ocasiones alcanza 20 m de altura, su corteza es gris oscura con fisuras hasta de 1 cm de profundidad y puede exfoliar en placas pequeñas.

En esteros de zonas áridas, asociados a ríos caudalosos que no se secan durante la época seca, como en el bajo Tempisque y Tamarindo, la especie puede alcanzar hasta 25 m de alto, pareciéndose más a los individuos del Pacífico Sur que a los de los manglares vecinos de la Península de Nicoya.

Cuando *R. harrisonii* crece junto con *R. mangle*, normalmente lo hace detrás de esta última especie, en suelos más consolidados. En algunos manglares como los de Tivives y Sierpe, puede crecer en la orilla de los canales, en las secciones erosionadas de los meandros donde el suelo es más consolidado; nunca lo hace en la parte convexa (el suelo es más inestable).

Rhizophora mangle crece principalmente a la orilla de los canales donde el suelo es más suave e inestable. Parece variar poco con el clima. Las plantas de lugares áridos, sin embargo, tienen la corteza más oscura con fisuras de hasta 1 cm de profundidad, exfoliando en placas pequeñas. Las hojas son más pequeñas en el Pacífico Norte que en el Pacífico Central y Sur. Cuando crece en suelos muy inestables, presenta un hábito postrado, con muchas raíces fúlcreas a lo largo de un tronco, la mayoría de las veces, difícil de identificar.

Laguncularia racemosa presenta bajas frecuencias a lo largo de la costa. En el Pacífico Norte, las plantas son pequeñas, normalmente no mayores de 12 m de alto, con una copa ancha y ramificado desde muy abajo. La corteza es fisurada y a veces exfolia en tiras largas y angostas. En la región sur puede alcanzar hasta 25 m de alto, con un fuste erecto, y una copa terminal; la corteza es gris, lisa o con fisuras apenas evidentes.

CUADRO 3

Distribución regional de los manglares de la costa pacífica de Costa Rica
 (VN: Vegetación nuclear, VM: Vegetación marginal, VMF: Vegetación marginal facultativa,
 PN: Pacífico Norte, PC: Pacífico Central, PS: Pacífico Sur, A: árbol, Ab: Arbusto,
 L: liana, H: Hierba, Pa: Palma; S o/o: Máxima salinidad a la que se ha encontrado la planta)

	S0/00	VN	VM	VMF	PN	PC	PS	A	Ab	L	H	Pa
<i>Acrostichum aureum</i>	60		X		X	X	X					X
<i>Acrostichum danaefolium</i>	10			X		X	X					X
<i>Annona glabra</i>	20		X		X	X	X	X				
<i>Avicennia bicolor</i>	90	X			X	X		X				
<i>Avicennia germinans</i>	100	X			X	X	X	X				
<i>Avicennia tonduzii</i>	30	X				X	X	X				
<i>Bactris minor</i>	15			X	X	X	X					X
<i>Capparis odoratissima</i>	35			X	X	X			X			
<i>Capparis flexuosa</i>	10			X		X	X		X			
<i>Carapa guianensis</i>	10			X		X	X	X				
<i>Clerodendrum pittierii</i>	65		X		X	X	X					X
<i>Cocoloba caracasana</i>	5			X	X	X	X	X				
<i>Conocarpus erecta</i>	90		X		X	X	X	X				
<i>Crinum erubescens</i>	35			X			X					X
<i>Dalbergia brownei</i>	10		X		X	X	X		X			
<i>Dendrosicus latifolius</i>	25			X	X	X	X	X				
<i>Echinocloa polistachia</i>	5			X		X	X					X
<i>Elais oleifera</i>	5			X			X					X
<i>Entada polistachia</i>	15			X	X	X	X			X		
<i>Fimbristylis spadicea</i>	45	X			X	X	X					X
<i>Heliotropium curassavicum</i>	35		X		X	X						X
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	35		X		X	X	X	X				
<i>Hipomane mancinella</i>	25			X	X	X	X	X				
<i>Hymenocallis pedalis</i>	35		X		X	X	X					X
<i>Hymenocallis litoralis</i>	35		X		X	X	X					X
<i>Laguncularia racemosa</i>	90	X			X	X	X	X				
<i>Machaerium sp.</i>	10		X				X					X
<i>Mariscus ligularis</i>	18			X	X	X	X					X
<i>Mimosa pigra</i>	10			X	X	X	X		X			
<i>Montrichardia arborescens</i>	15			X		X	X					X
<i>Mora oleifera</i>	25		X			X	X	X				
<i>Muelleria frutescens</i>	30		X		X	X	X		X			
<i>Pavonia spicata</i>	15		X		X	X	X		X			
<i>Pelliciera rhizophorae</i>	37	X				X	X	X				
<i>Phloxerus vermicularis</i>	39		X		X	X						X
<i>Phryganocidia phellosperma</i>	25		X		X	X	X			X		
<i>Pithecelobium dulce</i>	35			X	X	X	X		X			
<i>Prosopis juliflora</i>	35			X	X	X		X				
<i>Pterocarpus officinalis</i>	15			X		X	X	X				
<i>Rhabdadenia biflora</i>	15		X		X	X	X				X	
<i>Rhaphia taedigera</i>	5			X			X					X
<i>Rhizophora mangle</i>	65	X			X	X		X				
<i>Rhizophora harrisonii</i>	65	X			X	X	X	X				
<i>Scirpus californicus</i>	10		X		X						X	
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	40		X		X	X	X					X
<i>Tabebuia palustris</i>	25		X		X	X	X		X			
<i>Uniola pittieri</i>	15		X		X	X	X					X

Totales: 7 21 19 33 42 41 18 8 3 15 3

Avicennia germinans, presente en toda la costa Pacífica, pero es más abundante en el Pacífico Seco. En esta región no alcanza alturas mayores de 15 m, excepto en sitios con abundante escorrentía. En Tivives y el Bajo Tempisque puede alcanzar hasta 22 m de altura y 70 cm de DAP. En el Pacífico Norte presentan ramificación simpodial, corteza fisurada, gris oscuro o casi negra y hojas pequeñas, menores de 15 cm de largo. En sitios con salinidades muy altas es frecuente encontrar ejemplares enanos (Soto y Jiménez, 1982). En el Pacífico Sur y Central puede alcanzar hasta 30 m de alto y 12 m de DAP. Hojas hasta de 25 cm de largo y 8 de ancho, corteza más lisa color gris claro, y es raro observar ramificación simpodial.

Las otras dos especies de *Avicennia* tienen distribución más restringida.

Avicennia bicolor es abundante en el Pacífico Seco y escasa en el Pacífico Central. Su límite sur de distribución se encuentra en los alrededores de la desembocadura del Río Tárcoles, aunque reaparece en los alrededores de Aguadulce, Panamá. Crece generalmente en el borde interno del manglar en salinidades entre 5 ‰ y 90 ‰. Standley (1970) la registró a 90 metros sobre el nivel del mar. En lugares como Palo Verde, Puerto Humo y Tivives, la especie puede formar rodales puros con individuos de hasta 26 m de alto y 1.60 m DAP.

Avicennia tonduzii presenta un patrón opuesto al de *A. bicolor*. Se distribuye de Tivives hacia el sur, en manglares de zonas más húmedas, donde puede alcanzar hasta 30 m de altura y 1 m de DAP. La especie requiere revisión taxonómica, ya que podría ser *A. germinans*.

Pelliciera rhizophorae es abundante en manglares del Pacífico Central y Sur, escasa o ausente en los del Pacífico Norte (Jiménez, en prensa). Generalmente alcanza 20 m de alto, aunque se han encontrado árboles de 35 m en la zona de Parrita.

Vegetación Marginal: Árboles y Arbustos

Clerodendrum pittierii (Verbenaceae). Característica de zonas costeras secas, distribución restringida a manglares del Pacífico Norte y parte del Pacífico Central, aunque observada en el Pacífico Sur en sitios cercanos a Puerto Jiménez. En Punta Morales al borde de salitres en suelos con salinidad hasta de 64 ‰.

Conocarpus erecta L (Combretaceae). Presente en toda la costa, y abundante en el Pacífico

Norte y la parte norte del Central. Generalmente en el borde interno del manglar o la berma de las playas, en sitios inundados únicamente por las pleamares más altas; en muchos casos nunca recibe influencia directa de las mareas. Prácticamente ausente en el Pacífico Sur, donde es más común en la berma de las playas y rara en los manglares.

Mora oleifera (Triana) Duke (Leguminosae). Abundante en manglares del Pacífico Sur, donde puede formar rodales casi puros de varias hectáreas de extensión. En el borde interno del manglar o en la parte superior de los estuarios, donde las salinidades son más bajas. Algunas veces con la VN en salinidades hasta de 25 ‰, como en Parrita que es su límite norte de distribución. En algunas localidades, como en la Península de Osa, se le puede encontrar hasta en elevaciones de 300 m.

Annona glabra L. (Annonaceae). Normalmente asociada a manglares, aunque es posible encontrarla en otras asociaciones, principalmente en tierras bajas costeras.

Hibiscus tilaceus L. y *Pavonia spicata* Killip (Malvaceae). En toda la costa Pacífica. *Hibiscus tilaceus* sólo es menos común a salinidades superiores al agua de mar normal. *Pavonia spicata*: suelos salobres en toda la Costa Pacífica, más abundante en zonas del Pacífico Sur. Una especie similar, *Pavonia rhizophorae* Killip, en manglares de la Costa Pacífica en Panamá y Colombia.

Vegetación Marginal: Hierbas del Manglar

Acrostichum aureum L. (Polypodiaceae); *Crinum erubescens* Soland; *Hymenocallis littoralis* Salisb; *Hymenocallis pedalis* Herb. (Liliaceae); *Phloxerus vermicularis* (L.) R. Brown (Amaranthaceae); *Sesuvium portulacastrum* (L.) (Aizoaceae); *Heliotropium curassavicum* L. (Boraginaceae); *Fimbristylis spadicea* (L.) Vahl. y *Scirpus Californicus* (C. D. Meyer) Steudel (Cyperaceae) constituyen la flora marginal herbácea más común en el Pacífico.

Tabebuia palustris Hemsl. (Bignoniaceae); *Muellera frutescens* (Aublet) Standley; *Dalbergia brownei* (Jacq.) Urban y *Machaerium* sp. (Leguminosae) son arbustos comunes en el Pacífico Sur y Central, también presentes en el Pacífico Central y Norte (Tamarindo, desembocadura del Tempisque, Golfo de Nicoya y Tivives).

Tabebuia palustris, crece en sitios de salinidades bajas, mezclada con la VN en el borde interno y en algunas oportunidades en el margen de los canales.

Machaerium sp. Únicamente en el delta Sierpe-Térraba, donde ocupa una posición similar a la de *D. brownei*. En Río Sierpe en la parte superior de los estuarios, lejos de la costa, en salinidades inferiores a 10⁰/oo. Tal vez también en la Península de Osa.

Muellera frutescens, tiene distribución y requerimientos ambientales similares a los de *T. palustris*.

Dalbergia brownei, abundante en el Pacífico Sur y Central, menos frecuente en el Golfo de Nicoya, y ausente en el Pacífico Norte. Generalmente en el frente del manglar, en la parte superior de los esteros, con salinidad inferior a 10⁰/oo.

De las dos especies de helechos asociadas a manglares, *A. aureum* es la más común en el Pacífico de Costa Rica. En lugares secos sólo plantas aisladas o pequeñas poblaciones, algunas veces en salinidades hasta de 60⁰/oo. En regiones de mayor precipitación y baja salinidad pueden formar poblaciones extensas (Parrita, Sierpe y Térraba).

De las tres especies de lirios de nuestros manglares, *H. littoralis* es la más fácil de distinguir. Prácticamente en todos los manglares del Pacífico, abundante en regiones húmedas y de salinidad baja. Ausente en esteros negativos. Las otras dos especies de lirio en sitios más húmedos del Pacífico Central y Sur.

Phloxerus vermicularis. Principalmente en parte posterior de los manglares y sitios abiertos, en suelos que pueden quedar inundados durante la pleamar con agua de salinidad hasta del 39⁰/oo. Típica de zonas secas del Pacífico Central y Norte. No en los manglares del Sur.

Sesuvium portulacastrum, crece en condiciones parecidas a las de *P. vermicularis* pero con mayor distribución. También en parte alta de playas o en sustratos costeros de arena.

Heliotropium curassavicum. Suelos salinos y alcalinos, asociada a manglares. En borde interno de manglares del Pacífico Norte y Central.

Fimbristylis spadicea. Borde interno de todos los manglares de la Costa Pacífica, salinidades desde cero (regiones húmedas) hasta 60⁰/oo (salitrales de algunos esteros negativos). Poblaciones más extensas en el Pacífico Sur, especialmente en áreas alteradas del borde interno.

Uniola pittieri Hackel. Común en playas arenosas de la costa Pacífica. Algunas veces asociada a manglares en suelos arenosos e inundados sólo durante las pleamares más altas, ej. Puerto Soley y Tivives.

Scirpus californicus Solamente en la desembocadura del río Tempisque, en suelos fangosos, poco consolidados y con baja salinidad. En lugares como Isla Pájaros puede formar franjas de 6 m de ancho.

El género tiene varias especies en los marismas de Norte América, desde donde pudo ser dispersada por las aves migratorias acuáticas que llegan hasta las lagunas de Palo Verde y otros lugares al bajo Tempisque.

Vegetación Marginal: Bejuco del Manglar

Dos especies en el Pacífico de Costa Rica: *Phryganocydia phellosperma* (Hemsl.) Sandw. (Bignoniaceae) y *Rhabdadenia biflora* (Jacq) Mull. (Apocynaceae).

P. phellosperma: en toda la Costa Pacífica, excepto esteros negativos del Pacífico Norte. Abundante en regiones húmedas del Pacífico Central y Sur. Crece como trepadora sobre árboles de mangle (hábito característico de un bejuco), o como arbusto en planicies de fango descubiertas de otro tipo de vegetación. En salinidades de 0 a 20‰.

R. biflora. Distribución costera amplia, en manglares y otros tipos de asociaciones. Como *P. Phellosperma*, en toda la Costa Pacífica, aunque parece no tolerar salinidades tan altas como *P. phellosperma*. En Pacífico Sur abunda en el borde interno del bosque, o en parte superior de los estuarios con salinidad normalmente inferior a 10⁰/oo.

Vegetación Marginal Facultativa: Árboles y Arbustos del Manglar

Es poco estudiada. La información aquí presentada es preliminar.

Carapa guianensis Aublet (Meliaceae). Especie taxonómica y ecológicamente cercano al género *Xylocarpus* de los manglares del Indopacífico. En el Pacífico Sur y parte Sur del Central; donde solamente llegan las pleamares más altas, salinidad inferior al 10%. En Parrita junto a *P. rhizophorae*, *A. germinans*, *L. racemosa* y *Bactris major* Jacq.

Mimosa pigra L. (Legumisocae). Principalmente en lugares alterados, terrenos inundados

y ambientes de agua dulce. En manglares en sitios deforestados influenciados por aguas con salinidades inferiores a 10%. Común en zonas húmedas del Pacífico Central y Sur; también se encuentra en la desembocadura del Río Tempisque y otros sitios del Golfo de Nicoya.

Dendrosicus latifolius (Mill) A. Gentry (Bignoniaceae). Común en zonas costeras, en manglares y otros ambientes. En manglares, común en borde interno o la orilla de canales, si la salinidad es baja. En toda la costa Pacífica.

Hippomane mancinella L. (Euphorbiaceae). Zonas costeras, principalmente parte alta de playas, donde sólo ocasionalmente alcanzan las pleamares altas. A veces en borde interno en pocos casos asociado a la VN.

Distribución en todo el Pacífico.

Cocoloba caracasana (Polygonaceae): distribución similar a *H. mancinella*.

Pterocarpus officinalis Jacq. (Leguminosae). Abundante en manglares del Caribe de Costa Rica, asociada a la VN (Jiménez, 1981).

En Pacífico Sur abundante en el borde interno (Osa, Sierpe y Terraba). Posiblemente abundante en Parrita y Quepos antes de que estos manglares fueran alterados. En Bosque Tropical Húmedo (Tosi, 1969), en borde interno del manglar o en bosque vecino hasta a 600 m.s.n.m. Salinidades hasta de 15 ‰.

Pithecelobium dulce (Rorb), Benth, *Prosopis juliflora* (SW) D.C. (Leguminosae), *Capparis odoratissima* Jacq. (Capparidaceae). Tierras bajas calientes y secas. En borde interno; berma de playas, mezclada con la VN e inclusive en orilla de canales. Se conoce poco sobre sus adaptaciones a ambientes salinos, pero son frecuentes en suelos inundados durante la pleamar en salinidades menores de 35 ‰. Abundantes en Pacífico Seco y parte norte del Central, escasas o ausentes en manglares del Sur.

Prosopis juliflora, *C. odoratissima* y *P. dulce*. Principalmente en zona de transición entre VN y vegetación de ambientes no salinos, en sitios solamente inundados durante pleamares altas o en berma de playas. En áreas de salinidad baja, a la orilla de canales (inundados durante pleamares en Tivives, en la desembocadura del Río Jesús María). Algunos individuos en el sur del país; abundantes en parte norte del Pacífico Central y Norte.

Capparis flexuosa (L.) L. (Capparidaceae). Distribución restringida a manglares de Caldera, Tivives y el Río Tempisque.

Capparis odoratissima. Muchas veces mezclada con la VN en sitios de baja salinidad (Tivives, bajo Tempisque) o en orilla de canales en salinidades hasta del 35 ‰ (Puerto Soley).

Vegetación Marginal Facultativa: Hierbas y Bejucos del Manglar

Montrichardia arborescens (L) Schott (Araceae). Zonas costeras, sitios pantanosos. En salinidad baja en manglares como Sierpe y Terraba.

Mariscus ligularis L. (Cyperaceae). Rara en la mayoría de los manglares de la Costa Pacífica, salinidades hasta del 18 ‰.

Echinocloa polistachia (H.B.K) Hitch y *E. Colonum* (L) Link (Graminae). Introducidos como pasto en muchas zonas bajas y suelos pantanosos. A veces en parte posterior u orilla de canales con salinidad baja.

De los helechos asociados a manglares, *Acrostichum danaefolium* Langsd & Fish (Polipodiaceae) es el menos común. Frecuente en ambiente de agua dulce, zonas costeras y alturas hasta de 1.000 m.s.n.m. Ocasionalmente en manglares de zonas húmedas.

Entada polistachia (L) D.C. (Leguminosae). Distribución similar a otras especies de lianas. En desembocadura del R. Tempisque, Golfo de Nicoya, Tivives y Quepos.

Vegetación Marginal Facultativa: Palmas del Manglar

Bactris minor Jacq., *Elaeis oleifera* (H.B.K.) Cortés; *Raphia taedigera* Martius (Palmae). *B. minor* la de distribución más amplia, en manglares y otros ambientes. En toda la costa pacífica en la parte de atrás de los manglares, excepto esteros negativos del Pacífico Norte, donde la salinidad aumenta hacia el interior (Jiménez, 1981). Algunas veces, en terrenos poco salinos, junto con la VN.

Elaeis oleifera y *R. taedigera*. En pantanos de agua dulce, algunas veces en el borde interno, en algunos sitios del Pacífico Sur.

La totalidad de especies asociadas a manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica se presenta en el Cuadro 3.

Los índices de similitud son superiores al 50% indicando que se están comparando asociaciones vegetales similares (Cuadro 3). Las diferencias evidentes corresponden al Pacífico Norte y Sur, zonas que difieren principalmente

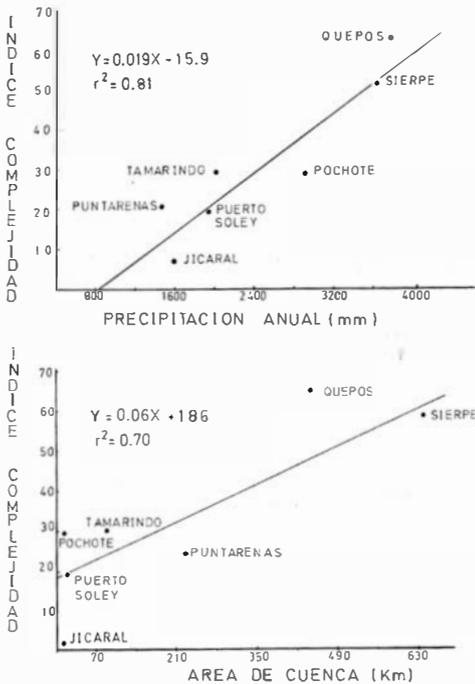


Fig. 2. Correlación entre la precipitación y el área de cuenca asociada a cada sitio y el índice de complejidad calculado.

en la composición de la VM. De las 21 especies enlistadas como VM sólo 15 son comunes a ambas zonas. Índices similares son observados para VN, VMF, y el total de especies entre las 3 regiones climáticas, resultando siempre diferencias más grandes entre el Pacífico Norte y Sur. La zona más diversa en toda las categorías florísticas es el Pacífico Central, con un total de 42 especies y una mayor similitud de VN y VMF, con el Pacífico Sur. La mayor similitud, en cuanto a VM, es con el Pacífico Norte.

Características Estructurales

Las características estructurales empleadas en el Índice de Complejidad de Holdridge se resumen en los Cuadros 5 y 6. Las áreas basales encontradas variaron entre 7 y 35 m²/ha, las densidades entre 910 y 2370 árboles por hectárea.

Los índices de complejidad fueron mayores en el Pacífico Sur y los menores en el Golfo de Nicoya. El área de la cuenca riberrina asociada a cada sitio fue utilizada como una expresión de la cantidad de escorrentía. Una correlación sig-

nificativa (p: 0.01, F = 21.8) fue encontrada entre los valores de precipitación y el índice de Complejidad (Fig. 2). El área de la cuenca riberrina mostró una correlación significativa con el Índice de Complejidad (p: 0.05, FF = 11.5).

Sitios expuestos a abundante precipitación y/o escorrentía (formaciones húmedas) mostraron diferente fisionomía que los de formaciones secas. Los perfiles idealizados (Fig. 3 y 4) marcan estas diferencias. En sitios secos (Fig. 3), la altura de la vegetación decrece marcadamente conforme aumenta la distancia a los canales, y las salinidades del suelo aumentan de 35 ‰ en las márgenes del canal a 80-100 ‰ en el borde interno del manglar. En sitios húmedos (Fig. 4) la altura de la vegetación no tiene patrón definido y las salinidades del suelo decrecen de 35 ‰, a orillas del canal, a 5 o 0 ‰ en el borde interno del manglar.

La zonación de la vegetación nuclear difiere también. En formaciones secas (Fig. 3) se observa una clara separación de especies. Las especies de *Rhizophora* bordean los canales, en suelos que no exceden el 65 ‰ de salinidad.

Avicennia spp. y *L. racemosa* ocupan los suelos más elevados con salinidades de hasta 100 ‰. En formaciones húmedas (Fig. 4) la localización es similar, aunque no se observa una separación tan definida. En estas extensas formaciones es frecuente encontrar algunos individuos de *Avicennia* y *L. racemosa* en áreas ocupadas por *Rhizophora* o *P. rhizophorae*.

DISCUSION

La influencia del clima en la estructura y composición florística de los manglares ha sido previamente mencionada. Macnae (1966) informa de una mayor riqueza de especies en áreas del indopacífico con más de 2000 mm/año de lluvia. Lot-Helgueras *et al.* (1975) y West (1977) muestran que hay una reducción en el número de especies asociada a descensos en la temperatura promedio del aire. Pool *et al.* (1977) encuentran relación directa entre la intensidad de la precipitación y el desarrollo estructural de los manglares en el Caribe. En la costa Pacífica de Costa Rica tanto la composición florística como la estructura de los manglares parecen estar determinadas por los factores climáticos e hidrológicos del sitio. Las mayores alturas, diámetros de copa y áreas basales de los árboles se encontraron en sitios expuestos a un abundante suministro de agua dulce, debido a

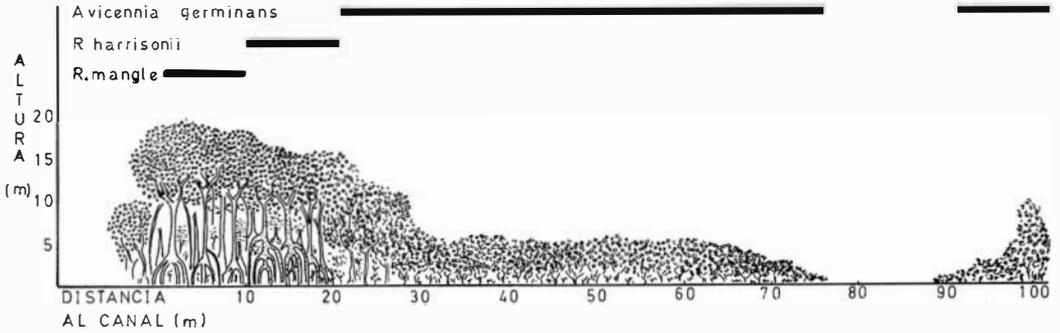


Fig. 3. Perfil idealizado de la vegetación típico de sitios secos del Pacífico Norte.

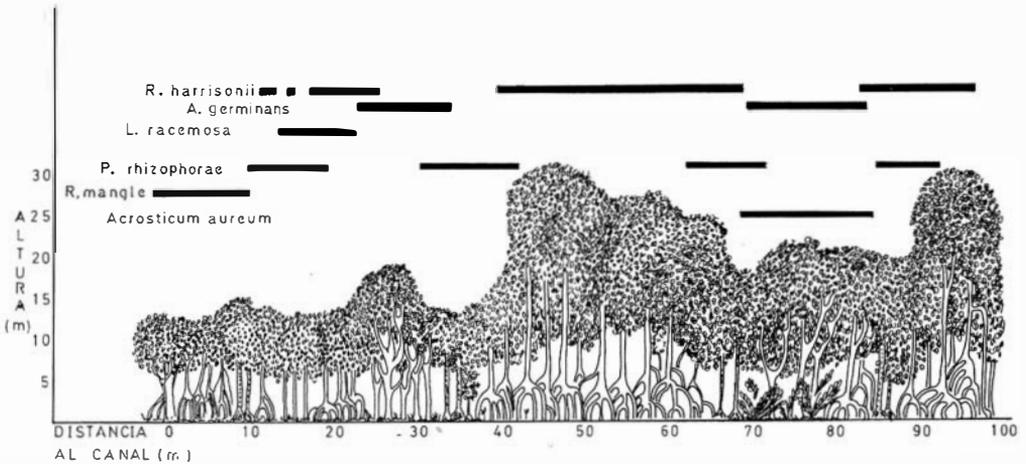


Fig. 4. Perfil idealizado de la vegetación típico de sitios húmedos del Pacífico Sur.

escorrentía o prolongada estación lluviosa. En estos sitios, las sales acumuladas en el suelo por evaporación son lixiviadas y una mayor cantidad de nutrientes se incorporan al sistema (Hicks & Burns, 1975; Cintron *et al.*, 1978). Esto se evidencia en un mayor desarrollo estructural ya que los factores limitantes son menos intensos. Algunos sitios del Pacífico Sur como Parrita y Sierpe son típicos ejemplos.

En el Pacífico Norte, donde las lluvias son menores, estacionales, y se combinan con pequeñas cuencas de drenaje, los manglares muestran desarrollos estructurales reducidos. Un ejemplo de combinación negativa es el manglar de Jicaral, donde las alturas y las áreas basales son marcadamente menores que en los otros sitios.

En manglares como los de Puntarenas, donde la precipitación es menor que en el Pacífico Sur pero la escorrentía es abundante se observan

desarrollos estructurales comparativamente más altos. Las secciones del bosque directamente bajo el efecto de las aguas riberinas muestran desarrollos estructurales comparables a los de manglares de zonas más lluviosas. Sin embargo, en el borde interno, donde la influencia del río no es tan marcada, se observan salinidades altas en el suelo y un desarrollo estructural limitado de la vegetación.

Otras características del manglar también parecen estar ligadas al régimen climático e hidrológico de cada sitio. Los manglares del Pacífico Norte son de reducida extensión y están dominados por comunidades "tipo borde" (*sensu* Lugo & Snedaker, 1974).

Esta relación entre el clima y la extensión de los manglares ha sido observada también por Pannier (1977) en los manglares de Sur América. En el Pacífico Norte, las salinidades del suelo son casi siempre mayores que las del agua

CUADRO 4

Comparación de los índices de similitud Sorensen entre los diferentes componentes florísticos y las diferentes regiones climáticas de los manglares de la costa pacífica de Costa Rica

Vegetación nuclear	
Pacífico Central y Pacífico Norte	83,3
Pacífico Central y Pacífico Sur	92,3
Pacífico Sur y Pacífico Norte	72,7
Vegetación marginal	
Pacífico Central y Pacífico Norte	91,9
Pacífico Central y Pacífico Sur	86,5
Pacífico Sur y Pacífico Norte	83,3
Vegetación marginal facultativa	
Pacífico Central y Pacífico Norte	76,9
Pacífico Central y Pacífico Sur	84,8
Pacífico Sur y Pacífico Norte	59,25
Total de especies	
Pacífico Central y Pacífico Norte	85,3
Pacífico Central y Pacífico Sur	89,2
Pacífico Sur y Pacífico Norte	72,9

CUADRO 5

Características estructurales de cada sitio estudiado

Sitio	Altura promedio (m)	Altura máxima (m)	Promedio diámetro copa (m)
Soley	5,2	19,0	3,6
Tamarindo	10,7	18,0	3,7
Pochote	7,5	21,0	4,3
Jicaral	3,3	10,0	3,1
Puntarenas	8,8	10,0	3,7
Quepos	15,6	28,0	4,9
Sierpe	10,8	26,0	4,0

de mar y aumentan tierra adentro. Estos sitios están generalmente rodeados por salitrales con salinidades del suelo que pueden sobrepasar el 170⁰/oo (Soto y Jiménez, 1982). La vegetación es afectada por las condiciones edáficas siendo común una reducción en las alturas y áreas basales de los árboles conforme aumenta la distancia del canal (Fig. 3). En estos sitios, el género *Avicennia* ocupa las partes internas del manglar y muestra los más altos valores de importancia (Jiménez, 1981).

En los manglares del Pacífico Sur se encuentran los manglares más extensos del país, asociados generalmente a grandes "complejos deltáticos". Los manglares son de tipo ribereño; las salinidades del suelo son menores que las del agua de mar y disminuyen tierra adentro. En el borde interno de los manglares se observa una amplia zona de traslape donde la VM se mezcla con la VN.

La composición florística y la distribución de especies parecen estar determinadas por los mismos factores que afectan la estructura de la vegetación. El mayor número de especies es observado en los manglares del Pacífico Central (Cuadro 3). Las especies dominantes en el Pacífico Sur (ej. *P. rhizophorae*) se encuentran con especies típicas del Pacífico Norte (p. ej. *A. bicolor*). Esta naturaleza de ecotono se evidencia en un mayor número de especies de VN (7) y de VM (19).

En sitios secos del Pacífico Norte el número de especies es menor, y contrasta con el Pacífico Sur, especialmente con respecto a la VMF que es casi dos veces más diversa. Esta mayor diversidad está probablemente relacionada con las menores salinidades del Pacífico Sur, donde

CUADRO 6

Datos estructurales empleados en el cálculo del índice de complejidad (I.C.) de Holdridge (1967) para cada sitio

Sitio	Densidad (arb./0,1 ha)	Área basal (m ² /0,1 ha)	Altura (m)	Número de especies	I.C.
Soley	170,1	1,97	17,3	3	17,5
Tamarindo	91,8	3,75	18,0	5	30,7
Pochote	122,0	2,1	20,0	6	30,7
Jicaral	177,3	0,7	9,6	5	6,23
Puntarenas	237,0	2,0	10,0	5	23,5
Quepos	185,0	2,9	24,0	5	65,3
Sierpe	160,0	2,7	25,4	5	54,3

los procesos de competencia interespecífica son probablemente más importantes que los factores limitantes (salinidad, precipitación) que dominan en el Pacífico Norte. La importancia de escorrentía abundante es también evidente en los patrones de diversidad. Los sitios del Pacífico Norte están asociados a abundantes escorrentías y muestran una diversidad comparable con la del Pacífico Sur. Tal es el caso de los manglares del Tempisque en los que se encuentran especies, como *P. rhizophorae*, típicas del Pacífico Sur.

Este estudio sugiere que muchas de las especies de la vegetación marginal están obligatoriamente asociadas a los manglares, y deben ser incluidas como parte de la vegetación propia de este ecosistema. La dependencia entre la distribución de muchas de las especies marginales y la vegetación nuclear sugiere un largo proceso evolutivo que se hace evidente en la presencia de adaptaciones tales como viviparidad en *Crinum* e *Hymenocallis*, frutos flotantes en *T. palustris*, *P. phellosperma* y *D. latifolius* (bignoniaceae). Las especies del género *Tabebuia* que viven en suelos no salinos, tienen semillas pequeñas y aladas que son dispersadas por el viento. En cambio *T. palustris* que vive en manglares, presenta grandes semillas suberosas, con dispersión hidrocórica, el sistema más eficiente para una planta de manglar. En *P. phellosperma* se encuentra una adaptación similar. La mayoría de los bejucos de la familia bignoniaceae, tienen semillas aladas muy livianas y con dispersión anemocórica; por el contrario *P. phellosperma* que está principalmente asociada a la comunidad de manglar, tiene semillas grandes y suberosas con dispersión hidrocórica. *Muellera frutescens* presenta también adaptaciones al ambiente del manglar. *M. frutescens* además de presentar frutos suberosos, con la semilla muy unida a la cubierta corchosa, son utriculiformes, de tal manera que cada semilla funciona como una unidad de dispersión empacada en un "flotador". Esta adaptación es muy diferente a la de la mayoría de las vainas de esta familia que se abren y liberan las semillas al medio. También presenta muchas lenticelas en el tronco, especialmente en el área que queda sumergida durante la pleamar, y tolera salinidades algo superiores al 30⁰/oo.

La visión tradicional del manglar, como un sitio con límites definidos y con pocas y especializadas especies, debe ser reevaluada a la luz de más recientes análisis.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro más sincero agradecimiento al Dr. Manuel Murillo, a la Dirección del Museo Nacional, a la Dirección de la Escuela de Biología de la Universidad Nacional, por el apoyo logístico brindado. Al Dr. Vic Klemas, por el apoyo económico brindado con fondos de la Fundación Tinker, y por el suministro incondicional de literatura siempre que lo hemos necesitado.

REFERENCIAS

- Brinson, M.M., L.G. Brinson, & A.E. Lugo. 1974. The gradient of salinity, its seasonal movement and ecological implications for the lake Isabal - Río Dulce ecosystem, Guatemala. *Bull. Mar. Sc.*, 24: 533-544.
- Chapman, V.J. 1970. Mangrove phytosociology. *Trop. Ecol.*, 11: 3-19.
- Chapman, V.J. 1976. Mangrove vegetation. J. Gramer, Germany. 447 p.
- Cintron, G., A.E. Lugo, D.J. Pool, & G. Morris. 1978. Mangrove of arid environments in Puerto Rico and Adjacent islands. *Biotropica*, 10: 112-121..
- Cottam, G. y J.T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37: 451-460.
- Fosberg, F.R. 1975. Phytogeography of Micronesian mangroves. *In: G. Walsh, & S. Snedaker (eds.). Proc. Intl. Symp. Biol. Manag. Mangroves, Inst. Food and Agric. Sciences, Florida.*
- Hicks, D.B., & L.A. Burns. 1975. Mangrove metabolic response to alternations of natural freshwater drainage to southwestern Florida estuaries. *In: G. Walsh, & S. Snedaker (eds.). Proc. Intl. Symp. Biol. Manag. Mangroves, Inst. Food and Agric. Sciences, Florida.*
- Holdrige, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. 206 p.
- Jiménez, J.A. 1981. The mangroves of Costa Rica: a physiognomic characterization. MSc. Thesis. Coral Gables, Florida, University of Miami. 131 p.
- Jiménez, J.A. 1985. A hypothesis to explain the reduced range of the mangrove *Pelliciera rhizophorae*. *Biotropica*, 16: 304-308.
- Lot-Helgueras, A., C. Vázquez-Yañez, & F. Menéndez. 1974. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf coast of

- México. *In* G. Walsh & S. Snedaker (eds.). Proc. Intl. Symp. Biol. Mang. Mangr. Inst. Food and Agric. Sci., Florida.
- Lugo, A.E. & S.C. Snedaker. 1974. The Ecology of Mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 39-64.
- Macnae, W. 1966. Mangroves in eastern and southern Australia. *Aust. J. Bot.*, 14: 67-104.
- Mueller-Dombois, D., & H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons, New York. 547 p.
- Pannier, F., & R.F. Pannier. 1977. Interpretación fisiológica de la distribución de manglares en las costas del continente Suramericano. *Interciencia*, 2: 153-161.
- Pool, DBJ., S.C. Snedaker, & A.E. Lugo. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, México and Costa Rica. *Biotrópica*, 9: 195-212.
- Soto, R. & J.A. Jiménez. 1982. Análisis fisionómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 30: 161-168.
- Standley, P.C. & L.O. Williams. 1970. Flora of Guatemala. *Fieldiana, Botany*, 24. Part. 9: 176-179.
- Van Steenis, C.G. 1962. The distribution of mangrove plant genera and its significance for palaeogeography. *Proc. Koninklijke Nederlandse Ak. Wetenschappen Ser. C: Biol. & Med. Sci.*, 65: 164-169.
- Walsh, G.E. 1974. Mangroves: a review. *In* R.J. Reimold & W.H. Quoen (eds.). *Ecology of Halophytes*. Academic Press. 605 p.
- Walter, H., E. Harnickell & D. Mueller-Dombois. 1975. Climate-diagram maps of the individual continents and the ecological climatic regions of the earth. Supplement to: *The Vegetation Monographs*. Springer-Verlag, New York.
- 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. 428 p.