

Variación de algunas características foliares de *Avicennia germinans* (L.) L. (Avicenniaceae) en un gradiente climático y de salinidad *

Ricardo Soto y Luis F. Corrales

Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica San José, Costa Rica.

(Recibido el 22 de octubre de 1986)

Abstract We discuss the relationship between the size and shape of leaves of *Avicennia germinans* growing in different climatic and saline conditions. Plants from drier sites and with higher salt concentrations showed a reduction of leaf area and modified general leaf shape. Elliptical-obovate leaves and those abovate with acute-obtuse or obtuse apices were more common in those environments.

La forma de utilización de los recursos críticos por parte de las plantas, en un ambiente particular, debe estar sujeta a una fuerte selección. Aquellos individuos de la población que logran optimizar el uso de los recursos limitantes tendrán una probabilidad más alta de estar representados en la siguiente generación. Los fenotipos que logren maximizar su supervivencia y reproducción serán favorecidos en cada condición ambiental particular.

El estudio de la morfología general de las plantas y de sus partes es fundamental para entender muchos fenómenos en ecología vegetal. Un caso importante es el de la salinidad que induce cambios en el metabolismo, anatomía y morfología general. Estos cambios se pueden interpretar como adaptaciones de las plantas que aumentarían sus oportunidades de resistir el estrés impuesto por la salinidad. Alternativamente, dichas modificaciones se podrían considerar como signos de daño y desequilibrio de los procesos vitales; sin embargo, las modificaciones anatómicas y fisiológicas en las halófitas comúnmente se consideran como producto de los procesos selectivos generadores de adaptaciones a la salinidad (Poljakoff-Mayber 1975).

Muchas halófitas responden a los niveles altos de salinidad del suelo con un aumento de

los solutos en las células para evitar una disminución de la turgencia de éstas. Además, las concentraciones altas de sales como NaCl reducen la transpiración, posiblemente como resultado de una mayor resistencia estomática y del mesofilo a la pérdida de vapor de agua (Winter 1973).

Algunas plantas como *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) pasan de fotosíntesis C₃ a CAM cuando crecen en salinidades muy altas, en condiciones naturales o de laboratorio (Winter 1973).

Concentraciones altas de compuestos nitrogenados muy solubles como la prolina, betanina y colina presentes en muchas halófitas, sugieren una función importante en los mecanismos de tolerancia a la salinidad (Stewart y Lee 1974; Storey y Jones 1975).

Además de provocar cambios en la fisiología, la salinidad también induce cambios en la morfología de las plantas, Strogonov (1962, en Poljakoff-Mayber 1975) y Waisel (1972), atribuyen a la salinidad cambios estructurales, en suculencia, número y tamaño de los estomas, aumento en el espesor de la cutícula, lignificación temprana, desarrollo de tilosa, inhibición de la diferenciación y cambios en el número y el diámetro de los vasos del xilema.

Algunas plantas cultivadas, como el tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill), son muy sensi-

* Contribución No. 124 del CIMAR.

bles a la salinidad. Plantas de tomate cultivadas en suelos con un 0.1% de cloruro por peso seco, disminuyeron su crecimiento en un 50% y el peso de los frutos por planta se redujo en un 90% (Strogonov 1962 en Poljakoff-Mayber 1975). El área foliar de plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris*) sembradas en suelos salinos se reduce entre un 20 y 40%, encontrándose que el efecto de la salinidad es inversamente proporcional a la edad de las plantas (Meir y Poljakoff-Mayber 1970).

El efecto de la salinidad en el crecimiento de plantas de manglar se ha documentado ampliamente (Macnae 1968; Cintron *et al.* 1978; Soto y Jiménez 1982; Jiménez y Soto 1985). Walter y Steiner (1936) asociaron la suculencia en hojas de *Sonneratia* con la presencia de cloruros en el suelo. Por su parte, Stance (1966) y Sidhu (1975) afirmaron que la presencia de una cutícula gruesa, una capa de cera, estomas hundidos y la distribución de las células cutinizadas y esclerenquimatosas en sus hojas (incluida la epidermis), son características de plantas xerofíticas que se han desarrollado como respuesta a la sequedad fisiológica (provocada por los altos niveles de sales en el sustrato) en los ambientes de manglar. Camilleri y Ribi (1983) encontraron que el espesor y la relación peso húmedo a peso seco en *Rhizophora mangle* L era mayor en plantas que en sitios de salinidad constantemente alta.

Con el fin de explicar las diferencias en el tamaño de las hojas de plantas de una misma especie bajo condiciones ambientales diferentes, se han planteado dos hipótesis principales; una establece que el tamaño ha evolucionado como una respuesta selectiva para regular la temperatura de éstas, al mantenerlas cerca del nivel óptimo para la fotosíntesis (Taylor y Sexton 1970; Taylor 1971, 1975 -en Givnish y Vermeij 1976—. Este modelo tiene el inconveniente de no considerar la adaptabilidad de la fotosíntesis a diferentes temperaturas, que de hecho está sujeta a selección (Parkhurst y Loucks 1972). La segunda hipótesis, propuesta por Parkhurst y Loucks (1972) establece que el tamaño de la hoja maximiza la eficiencia en la utilización del agua (gramos de dióxido de carbono asimilados por gramo de agua invertido) en las condiciones en que crece la planta.

Givnish y Vermeij (1976) modificaron la segunda hipótesis y propusieron que es más adecuado utilizar la diferencia entre la ganancia fotosintética y el costo de la transpiración, en

lugar de considerar la razón de gramos de carbono asimilados por gramo de agua invertido, en la estimación del valor adaptativo de los diferentes tamaños de hojas.

En este trabajo se describe el efecto de la salinidad y el clima sobre la morfología general y el área foliar de plantas de *Avicenni germians* (L.) L. en cinco localidades de la costa pacífica de Costa Rica.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo se realizó en cinco localidades de la costa pacífica de Costa Rica (Fig. 1) que fueron seleccionadas con base en las características de precipitación y a su ubicación en el mapa de Zonas de Vida (*sensu* Holdridge 1978).

En Puerto Soley y Salinas, donde existe un gradiente en la altura de las plantas en relación con la salinidad del sustrato (Jiménez 1981; Soto y Jiménez 1982; Muñoz 1986) se establecieron cuatro áreas de trabajo; utilizando como criterio de selección el tamaño promedio de las plantas: Plantas menores de 1.0m, de 1.0 a 2.5m, de 2.5 a 5.0m y de más de 10.0m de altura. En ambas localidades se seleccionaron 10 árboles en cada una de las áreas señaladas (un total de 40 árboles en cada localidad). De éstos se tomó una muestra de hojas (aproximadamente 400) de la parte externa de la copa. Posteriormente, siguiendo el método de cuarteo se redujo cada muestra a 100 hojas. A cada una de las hojas así seleccionadas se le asignó un número y se eligieron 10 hojas de cada muestra con una tabla de números aleatorios. La longitud y el ancho de las hojas fueron medidos al milímetro más cercano. El área fue cuantificada con un medidor de áreas Licor, modelo LI-3100, SR. NO. LAM 266-8102. Además, las hojas fueron clasificadas de acuerdo con su forma general y del tipo de ápice, siguiendo los criterios de Lawrence (1955).

En las localidades restantes solamente se tomaron muestras de árboles de más de 10m de alto con el fin de homogenizar al máximo las características de los árboles en cada región para el análisis de la influencia climática. El proceso de selección y análisis de las hojas fue el mismo que se utilizó en las localidades anteriores.

La salinidad promedio en cada sitio de muestreo se determinó con base en mediciones de la salinidad intersticial, en un mínimo de 5 puntos de muestreo (agujeros), empleando un

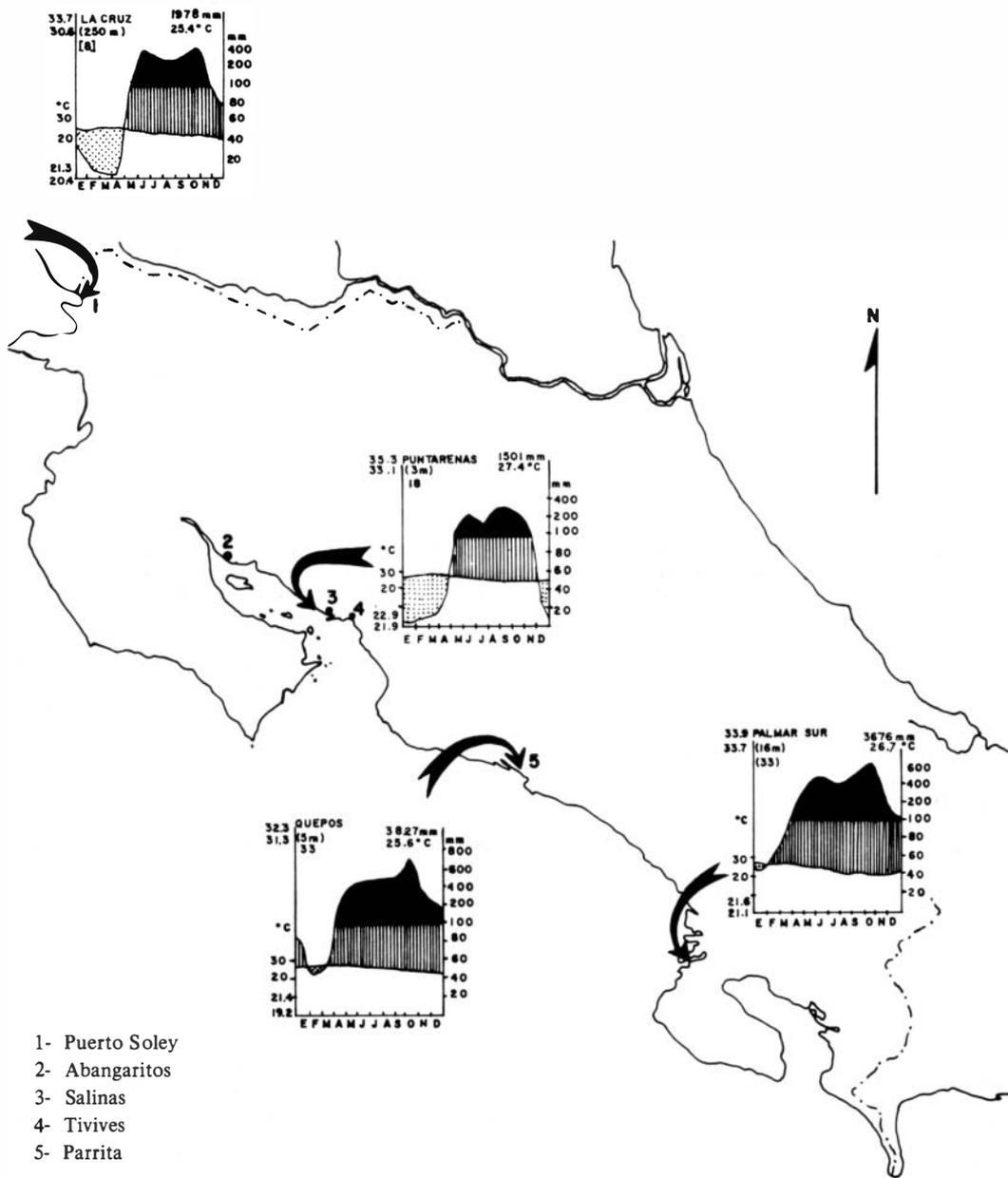


Fig. 1. Localidades de estudio y sus climogramas

refractómetro Goldberg T/C American Optical, modelo No. 10423.

Los datos climatológicos utilizados en la construcción de los climogramas se tomaron de los registros del Servicio Meteorológico de Costa Rica. Para una descripción detallada de las localidades y en general, de los manglares de la costa pacífica de Costa Rica, se recomienda,

ver: Jiménez (1981), Soto y Jiménez (1982); Jiménez y Soto (1985).

RESULTADOS

Con el propósito de determinar el grado de variación de la morfología foliar entre árboles de cada una de las localidades estudiadas se

CUADRO 1

Longitud, anchura y área foliar de hojas de Avicennia germinans (L.) L. en un gradiente de salinidad, expresado como categorías de altura de las plantas (I = menor de 1.0 m, II = de 1.0 a 2.5 m, III = de 2.5 a 5.0 m y IV = 10.0 m) en Puerto Soley, Guanacaste y Salinas, Puntarenas, Costa Rica

Categoría Localidad Pto Soley	N	Sal. %	Longitud				Características foliares			Area	
			x	D.S.	C.V.	x	Ancho D.S.	C.V.	x	D.S.	C.V.
I	100	80-90	39.9	5.50	0.76	17.5	2.10	0.26	4.68	1.01	0.22
II	100	60-70	53.0	4.86	0.45	19.5	1.23	0.08	7.13	1.04	0.15
III	90	35-45	60.1	4.34	0.31	21.8	1.46	0.10	9.10	0.81	0.07
IV	100	35	91.7	21.80	5.20	28.6	2.75	0.29	16.91	2.00	0.24
Salinas											
I	100	70-80	59.6	7.47	0.94	22.7	2.98	0.39	4.48	1.80	0.38
II	100	55-60	63.1	13.61	2.94	23.1	2.96	0.38	8.93	2.25	0.56
III	100	40-45	75.4	7.95	0.84	27.1	4.13	0.63	12.23	2.78	0.64

CUADRO 2

Longitud, ancho y área foliar promedio en cm y cm² respectivamente de hojas de Avicennia germinans (L.) L. en árboles mayores de 10 m de altura en cinco localidades de la costa Pacífica de Costa Rica (el valor máximo y mínimo, son el promedio de 10 hojas por árbol)

Puerto Soley	x	S	Valor máximo x por árbol	Valor mínimo x por árbol
Longitud	8.50	1.13	9.45	8.14
Ancho	2.83	0.40	3.26	2.50
Area	18.99	2.00	19.33	13.45
Abangaritos				
Longitud	10.97	1.43	11.96	9.81
Ancho	3.85	.59	4.34	3.22
Area	28.65	7.04	32.21	24.81
Salinas				
Area	17.56	4.73	16.51	8.67
Tivives				
Longitud	12.56	3.80	14.46	10.58
Ancho	3.80	0.56	4.35	3.17
Area	32.85	4.47	41.61	28.40
Parrita				
Area	39.78	7.21	50.38	24.16

procedió a comparar la longitud, el ancho y el área con análisis de varianza simples. Una vez evaluado el comportamiento de las varianzas, se calcularon regresiones simples, cuadráticas y, mediante transformaciones de las variables, se realizó un análisis exploratorio adicional con el fin de determinar cuáles parámetros foliares

eran mejores predictores del área de las hojas. También se realizaron análisis no paramétricos (coeficiente de correlación de Kendall) para determinar las características globales de asociación del ancho, la longitud y el área de las hojas de *A. germinans* con la salinidad del suelo. Se indican además, los valores correspondientes

CUADRO 3

Composición porcentual de la forma de la hoja de *Avicennia germinans* (L.) L. en cinco localidades de la costa Pacífica de Costa Rica

Localidad y categorías de altura de las plantas

Localidad y categorías de altura de las plantas	Elípticas Angostas		Elípticas Anchas		Elípticas Ovoides		Ovoides		Elípticas Obovoides		Obovoides		N Total
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	
Puerto Soley													
-1.0 m	1	2.5	27	67.5	-	-	-	-	4	10.0	8	20.0	40
1.0 a 2.5 m	15	15.0	72	72.0	-	-	-	-	12	12.0	1	1.0	100
2.5 a 5.0 m	31	34.8	49	55.0	-	-	-	-	6	6.7	3	3.4	89
>= 10.0 m	51	51.0	40	40.0	7	7.0	-	-	2	2.0	-	-	100
(%) promedio		25.8		58.6									
Abangaritos													
>= 10.0 m	26	28.9	52	57.8	3	3.3	7	9.1	2	2.2	-	-	90
Salinas													
1.0 m	9	9.5	63	66.3	2	2.1	-	-	18	18.9	3	3.2	95
10 a 2.5 m	8	8.1	50	50.5	1	1.0	2	2.0	28	28.3	10	10.1	99
2.5 a 5.0 m	18	18.4	63	64.3	-	-	-	-	9	9.2	8	8.2	98
>= 10.0 m	45	52.3	27	31.0	5	5.8	-	-	8	9.3	1	1.2	86
(%) promedio		53.1		53.1		3.0				16.4		5.7	
Tivives													
>= 10.0 m	59	65.5	31	34.4									90
Parrita													
>= 10.0 m	62	66.6	14	15.0	16	17.2	1	1.1					93

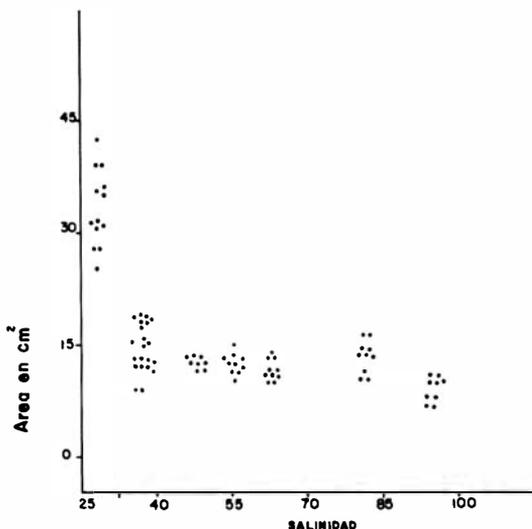


Fig. 2. Área foliar de *A. germinans* (en cm²) vs. Salinidad del sustrato. (partes por mil.), en cinco localidades de la costa Pacífica de Costa Rica.

al coeficiente de correlación de Pearson.

Los análisis de varianza de hojas de *Avicennia germinans* que crecen en diferentes condiciones de salinidad, muestran diferencias estadísticamente significativas ($0.05 > p$) entre los valores promedio del ancho, el largo, y el área foliar de los árboles situados dentro de una misma localidad.

La longitud, el ancho y el área de las hojas de *A. germinans* presentan una relación inversa con la salinidad del suelo en las dos localidades donde se estudió la misma, Puerto Soley y Salinas (Cuadro 1 y 2; Fig. 2).

El análisis de estos mismos parámetros en árboles de más de 10m de altura, en las cinco localidades, muestra que las hojas más pequeñas corresponden a las plantas de las localidades más áridas; además, el tamaño de las hojas aumenta conforme se incrementa la precipitación y disminuye el período de déficit hídrico (Fig. 1, cuadro 2). Lo anterior sugiere una rela-

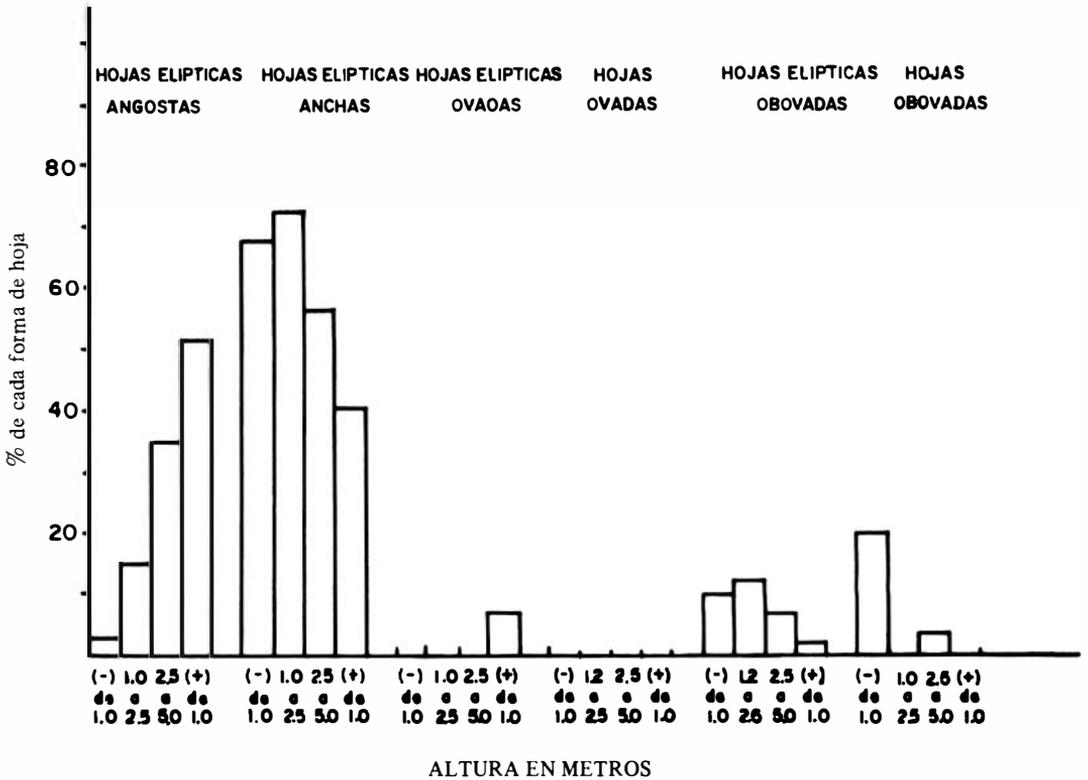


Fig. 3. Distribución porcentual de la forma de las hojas de *Avicennia germinans* (L.) L. en relación con la altura de plantas creciendo en suelos de diferente salinidad. Puerto Soley, Guanacaste, Costa Rica.

ción tanto con la salinidad como con el clima.

Las hojas de Puerto Soley y Salinas presentan una mayor variabilidad de longitud, anchura y área foliar conforme disminuye la salinidad, reflejada en un aumento de la altura de las plantas (Cuadro 1). Esto podría estar relacionado con una mayor variabilidad en las condiciones microambientales. También las plantas más grandes presentan una mayor variabilidad interna en relación con las más pequeñas (Ryder 1964).

La forma general de las hojas parece que responde también a cambios en la salinidad (Cuadro 3, Fig. 3 y 4). Las formas elípticas angostas y las elípticas anchas son dominantes especialmente en las plantas de mayor altura; pero en las plantas más pequeñas que viven en los sitios de salinidades más altas, hay una proporción mayor de hojas elípticas obovadas y abovadas. Estas formas de hojas no están presentes o son sumamente raras en las plantas mayores de 2.5 m de alto.

Un patrón similar se observa en la forma del

ápice; la forma aguda parece ser el modelo general que caracteriza a la especie. Sin embargo, en plantas de menos de 2.5m de alto, que crecen en sitios áridos y con suelos muy salinos, son más comunes las formas de ápices agudo-obtusos y obtusos (Fig. 5 y 6).

Tanto la forma general de la hoja (Fig. 7) como la forma del ápice (Fig. 8) no presentan dominancia de formas específicas para las distintas localidades (diferente clima), sino que dominan patrones generales que caracterizan a la especie; formas elípticas angostas y elípticas anchas y ápices agudos. La ecuación que mejor estima el área foliar de *A. germinans* es la que incluye como predictores el ancho y largo de la lámina (Cuadro 4, fig. 9).

Las correlaciones de rangos de Kendall indican que existen relaciones inversas y perfectas entre la concentración de sales del sustrato, con la longitud y el ancho de las láminas foliares de plantas pertenecientes a las diferentes localidades (r de Pearson longitud-salinidad = -0.904 , r de Pearson ancho-salinidad = -0.894).

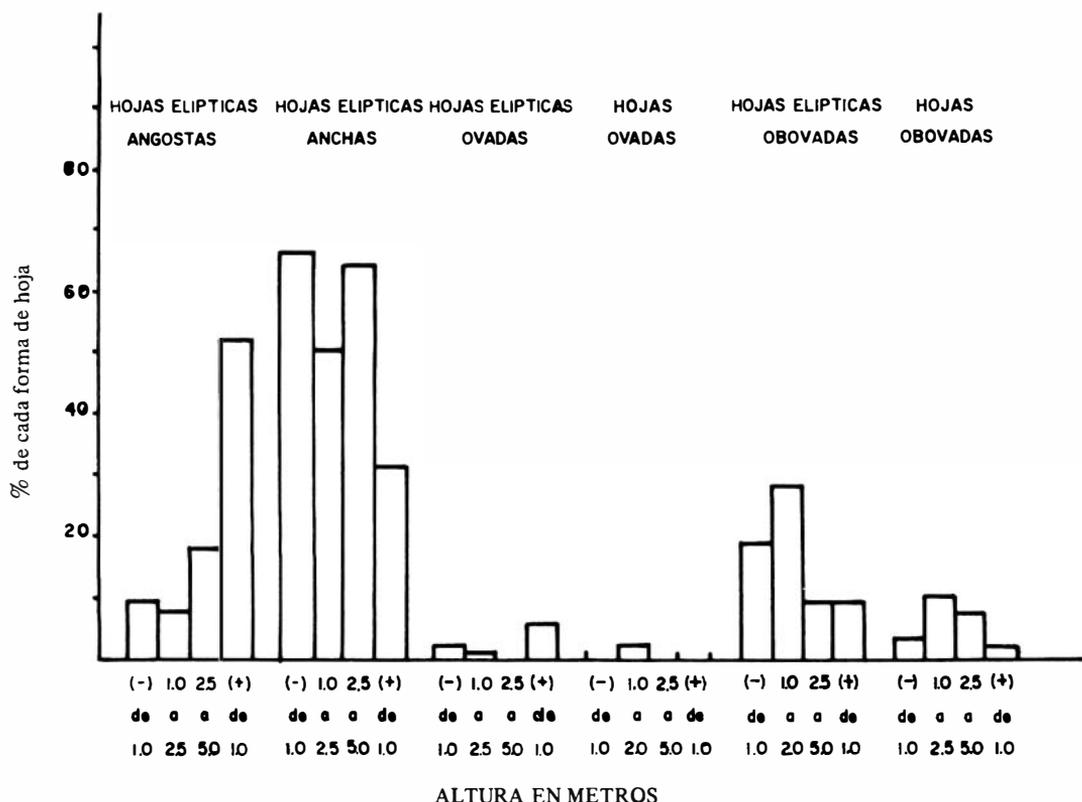


Fig. 4. Distribución porcentual de la forma de la hoja de *Avicennia germinans* (L.) L en relación con la altura de plantas creciendo en suelos de diferente salinidad. Salinas Puntarenas, Costa Rica.

DISCUSION

Cualquier modelo de selección natural supone algún parámetro que es optimizado y las restricciones con las cuales el organismo tiene que operar (Orianas y Solbrig 1977). De esta forma, las plantas de *A. germinans* que viven en sitios muy secos y suelos con potenciales hídricos muy bajos (salinidades altas), estarían sujetas a presiones selectivas que modifican su estructura general para vivir en esas condiciones. Esta es la respuesta que se observa en los datos de los cuadros 1 y 2 y figura 2. En Puerto Soley, el promedio de área foliar de las plantas que crecen en sitios muy salinos es hasta cuatro veces menor que en el resto (Cuadro 1). Un patrón similar se observó en las plantas de Salinas.

Las características foliares que favorecen la fotosíntesis, tales como la conductividad foliar alta, los niveles de hidratación altos y las áreas foliares grandes, también generan tasas altas de

transpiración que son desventajosas en un ambiente donde es difícil obtener agua. Por lo tanto, en condiciones donde los potenciales hídricos de los suelos son bajos, las plantas tienden a reducir el área foliar (Nestler 1977; Longstreth y Novel 1979; Orianas y Solbrig 1977; Hardisky *et al.* 1983).

Nestler (1977) encontró que la altura de las plantas de *Spartina alterniflora* era una función de la concentración de sales en el sustrato Hardisky *et al.* (1983); trabajando con los mismo especie, encontraron una disminución en la biomasa y el contenido de humedad en las hojas, cuando aumentaba la salinidad del suelo.

Macnae (1966), Cintrón *et al.* (1978), Soto y Jiménez (1982); entre otros, han informado de plantas enanas y manglares de baja complejidad estructural en sitios áridos y en suelos con salinidades altas.

No solamente se detectan modificaciones en la altura total de las plantas, como respuesta a las salinidades altas; también se producen otros

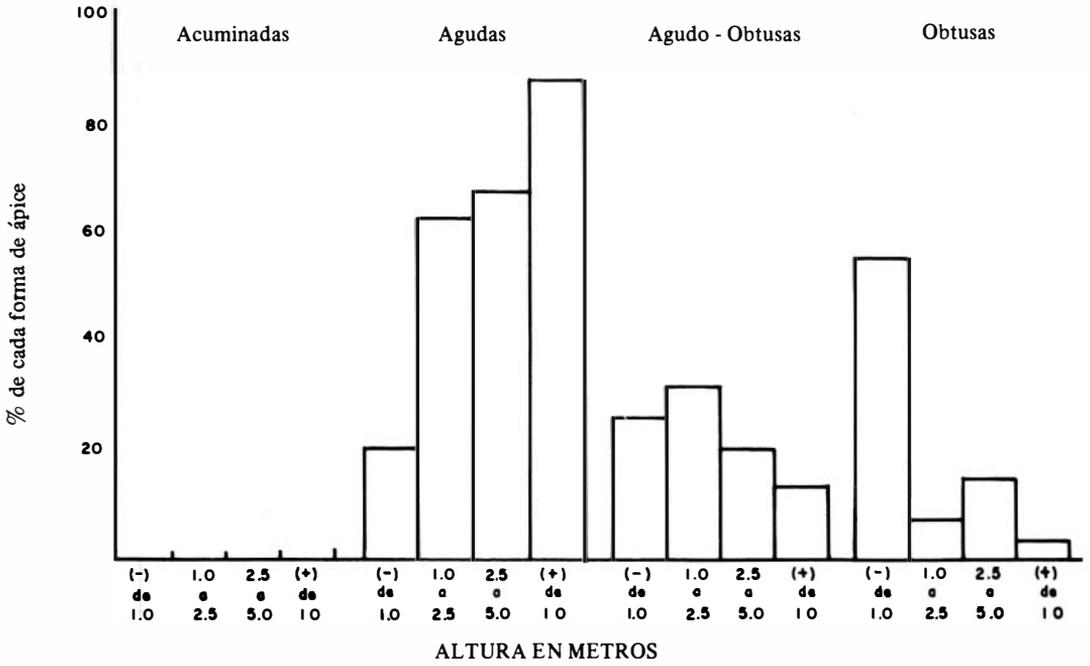


Fig. 5. Distribución porcentual de la forma del ápice de las hojas de *Avicennia germinans* (L.) L. en relación con la altura de plantas creciendo en suelos de salinidad diferente. Puerto Soley, Guanacaste, Costa Rica.

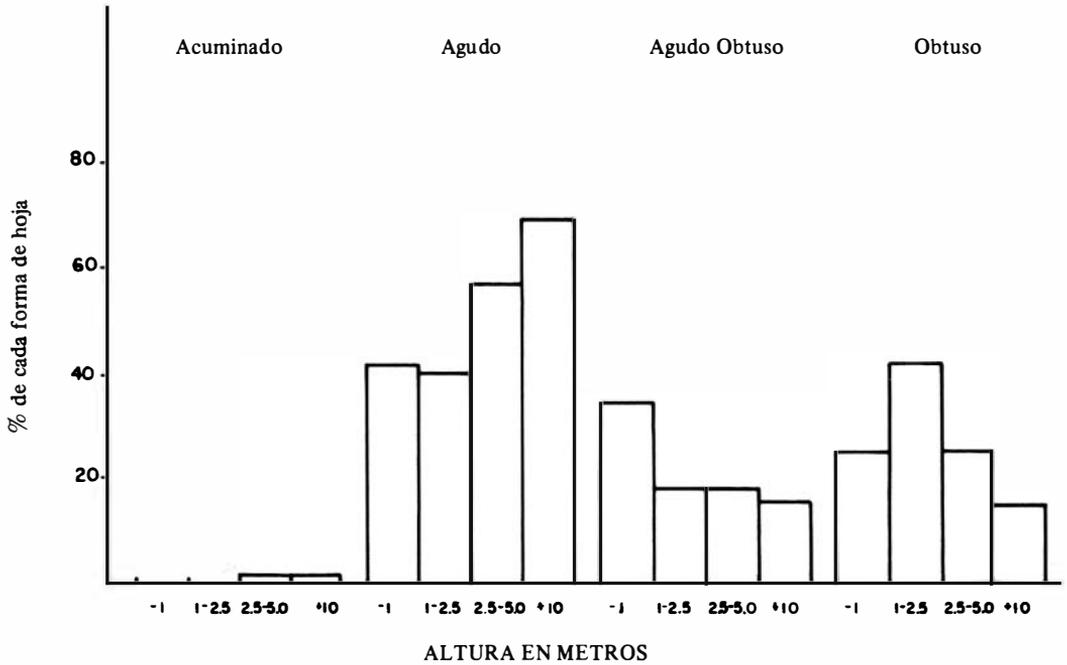


Fig. 6. Distribución porcentual de la forma del ápice de las hojas de *Avicennia germinans* (L.) L. en relación con la altura de plantas que crecen en suelos de diferente salinidad. Salinas, Puntarenas, Costa Rica.

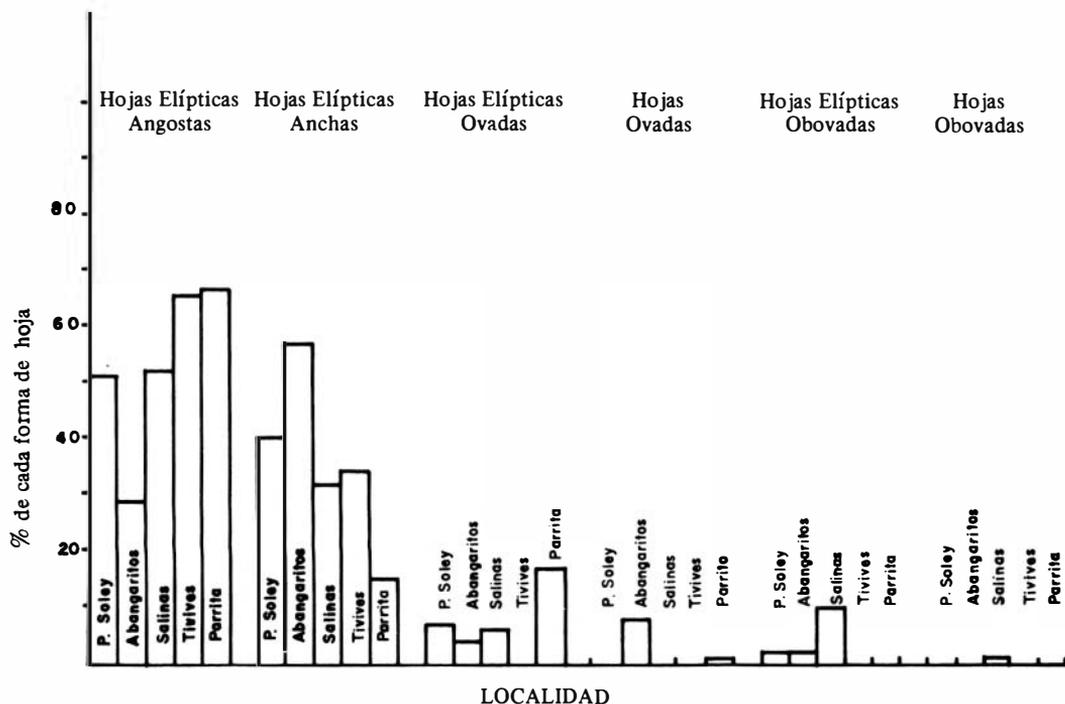


Fig. 7. Distribución de frecuencias de la forma de las hojas de *Avicennia germinans* (L.) L en cinco localidades de la costa Pacífica de Costa Rica.

cambios antómicos y estructurales importantes. Creemos que la reducción en el área foliar de *A. germinans* en condiciones ambientales donde es difícil la obtención de agua del suelo, tiene dos ventajas principales: permite la pérdida de calor por convección más eficientemente y a su vez obtiene una mayor ganancia fotosintética por gramo de agua invertido en el proceso. Esto es crítico en los ambientes donde además de los problemas causados por la escasez de agua, los niveles de radiación solar son elevados, lo cual genera temperaturas altas alrededor de la hoja, en ocasiones muy por encima de la temperatura del medio.

Las hojas pequeñas con una relación perímetro-área mayor, son parte de la solución a estos problemas (regular la temperatura sin invertir mucha agua en el proceso), pues las hojas reducidas son más eficientes reirradiadores del calor por convección (Knoerr y Gay 1965). Estos autores también observaron que las hojas más pequeñas, además de perder calor por convección más eficientemente, lograban mantener una temperatura más cercana a la del medio. Por otra parte, si la reducción del área foliar en suelos muy salinos favorecen la reirra-

dición del calor por convección entonces las plantas estarán economizando agua, dado que la disminución de la temperatura por calor latente de evaporación constituirá una proporción menor de reirradiación total originada en la hoja (Knoerr y Gay 1965).

Con respecto a la presencia de hojas más pequeñas en los árboles mayores de 10 m de alto en los sitios más áridos (Cuadro 2, fig. 2), es posible que se relacione con la necesidad de disminuir los gastos de agua, especialmente durante los meses en que existe un desbalance hídrico marcado (Fig. 1).

Vogel (1968) observó que las hojas de sol de *Quercus alva* L. eran más pequeñas que las de sombra, y afirmó que esto es una modificación importante para evitar la pérdida de agua en las hojas más expuestas. No obstante, dejó abierta la posibilidad de que esto también sea una respuesta a otros factores del medio. En general, creemos que las explicaciones ofrecidas para las plantas de una gradiente muy marcada de salinidad en Puerto Soley y Salinas, son también válidas cuando se comparan regiones climáticas.

Creemos que la dominación de hojas elípticas angostas y elípticas anchas y de ápices

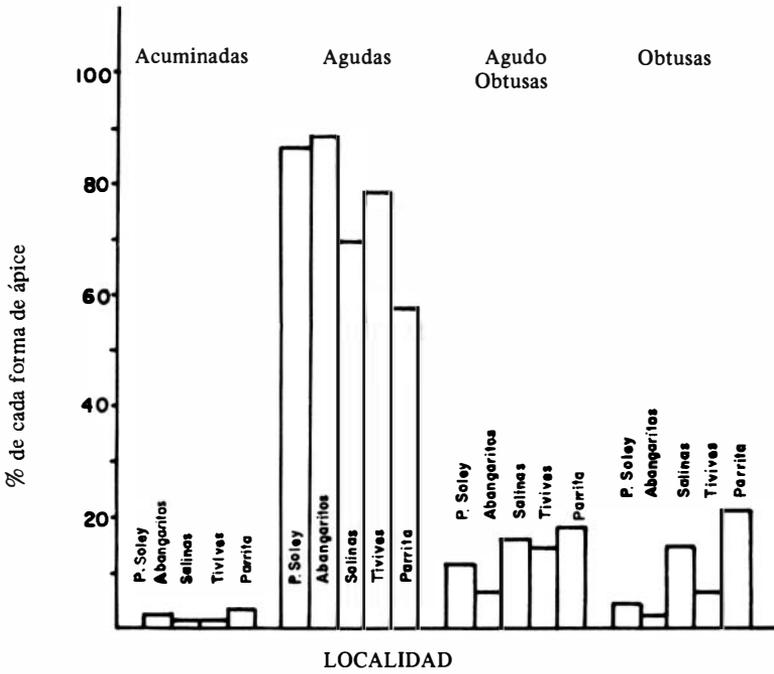


Fig. 8. Distribución porcentual de formas del ápice de hojas de *Avicennia germinans* (L.) L en cinco localidades de la costa Pacífica de Costa Rica.

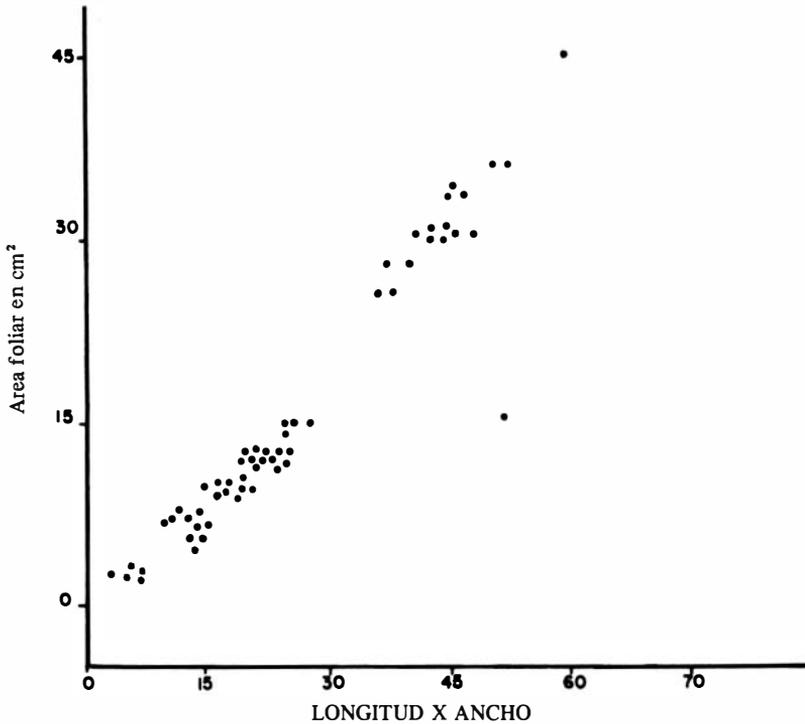


Fig. 9. Area foliar de *Avicennia germinans* (L.) L vs el producto de la longitud x ancho de la lámina. Promedio de 100 árboles, 10 hojas en cada árbol, en cinco localidades de la costa Pacífica de Costa Rica.

CUADRO 4

Valores de regresión para el cálculo del área foliar (cm) de hojas de *Avicennia germinans* (L.) L. en varias condiciones de salinidad, en cinco localidades de la costa pacífica de Costa Rica

Predictor	b	Largo = X1	Ancho = X2	Salinidad = X3	r	g.1
largo y ancho	-32.2	0.295X1	0.820X2	*	95.0%	87
ancho	-2.0	*	0.919X2	*	50.8%	88
largo	-8.2	0.328X1	*	*	54.4%	89
salinidad	1.59	*	*	-0.0104X3	71.2%	84

agudos en la mayoría de las localidades y ambientes estudiados responden a restricciones genéticas características de la especie y que posiblemente se produjeron en las condiciones ambientales típicas en las cuales se originó la especie. A pesar de que hojas lobuladas serían las reirradiadoras de calor más eficiente (Vogel 1968), las limitaciones genéticas deben actuar generando genotipos que se manifiestan como las aproximaciones más eficientes, con tales restricciones. No esperaríamos observar hojas lobuladas originadas de novo, sino modificaciones básicas de la morfología típica, como ocurre en las plantas menores de 2.5 m de altura. En las plantas bajas (suelos hipersalinos y climas más áridos), la proporción de hojas elípticas obovadas y obovadas con ápices agudo-obtusos y obtusos es mayor que en sitios con sustratos de menor salinidad (Cuadro 3, Fig. 3, 4, 5, 6, 7 y 8).

Aún cuando no tenemos evidencia experimental suficiente, creemos que al igual que la reducción en el área foliar, las modificaciones en la forma general y del ápice de las hojas de condiciones extremas de salinidad y climas áridos, les confieren un valor adaptativo mayor.

Vogel (1968) mencionó que el círculo es la figura menos eficiente como radiador de calor (comparado con otras figuras con área similar). Esta es la figura que más se asemeja a una hoja elíptica obovada u obovada con ápice agudo-obtuso. Lo anterior parece contradecir las predicciones teóricas. Una mejor explicación sólo podrá ser planteada con evidencia experimental.

La ecuación que mejor predice el área foliar de *A. germinans* es la que considera el ancho y largo de la lámina simultáneamente (Cuadro 4, fig. 9). Dicho resultado podría ser muy útil en estudios ecológicos donde se necesite manejar

muestras muy grandes o cuando se realizan prácticas de campo con grupos de estudiantes. Creemos que sería conveniente generar ecuaciones simples para realizar estimaciones morfológicas para especies de manglar y de otros ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado, en parte, con fondos de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, Proyecto No. 808-85-0022. También se recibió el apoyo económico de V. Klemas de la Universidad de Delaware. Se agradece el apoyo logístico ofrecido por la dirección del Museo Nacional de Costa Rica y de M. Murillo, del CIMAR. La cooperación de Loreta Roselli, Lizeth Díaz, Manuel Santana y Ricardo Hernández fue importante.

RESUMEN

Se discute la relación existente entre el tamaño y la forma de las hojas de *Avicennia germinans* (L.) L. según las condiciones climáticas y de salinidad. Se encontró que en los sitios más salinos y áridos las hojas eran más pequeñas y de forma general modificada. Las hojas elípticas obovadas, las obovadas y con el ápice agudo obtuso u obtuso eran más abundantes en este tipo de ambiente.

REFERENCIAS

- Camilleri, J.C. & G. Ribí. 1983. Leaf thickness of mangroves (*Rhizophora mangle*) growing in different Salinities. *Biotropica* 15: 139-141.

- Cintrón, G.; A.G. Lugo; D.J. Pool & G. Morris. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica* 10: 110-121.
- Givnish, T. y G.J. Vermeij. 1976. Size and shape of liana leaves. *The American Naturalist* 110: 743-778.
- Hardisky, M.A.; V. Klemas y R. Smarth, 1983. The influence of soil salinity, growth form, and leaf moisture on the spectral radiance of *Spartina alterniflora* Canopies. *Photogrammetric Engineering and remote sensing* 48: 77-83.
- Holdridge, L.R. 1981. *Ecología basada en zonas de vida*. (Trad. del inglés) por Humberto Jiménez Saa. (Primera edición). IICA.San José, Costa Rica. 216 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.
- Jiménez, J.A. y R. Soto. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical. Biología Tropical* 33(1): 25-37.
- Gnoerr, H.R. y L.W. Gay. 1965. Leaf energy balance. *Ecology* 46: 17-24.
- Longstreth, D.J. y P.S. Novel. 1979. Salinity effects on leaf anatomy Consequences for photosynthesis. *Plant Physiology* 63: 700-703.
- MacNae, W. 1968. A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forest in the Indo-West Pacific Region. *Adv. Mar. Biol.* 6: 730-270.
- Meir, A. y A. Poljakoff-Mayber. 1970. Effects of various salinity regimes on growth, leaf expansion and transpiration rates. *Soil Sci.* 104: 26-32.
- Muñoz, A. 1986. Efecto de la salinidad en las concentraciones foliares de cenizas, fósforo y nitrógeno en *Avicennia germinans* (L.) L. *Práctica Dirigida*. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica.
- Nestler, Y. 1977. Interstitial salinity as a cause of Ecophenis variation in *Spartina alterniflora*. *Estuarine and Coastal marine Sciences*: 707-714.
- Orians, G. N. y O. T. Slobring. 1977. A cost income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *The American Naturalist* III (980): 677-690.
- Parkhurst, D.F. y O.L. Loucks. 1972. Optimal leaf size interactions to environment. *J. Ecol.* 60: 505-532.
- Poljakoff-Mayber, A. 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a Response to Salinity in: Poljakoff-Mayber, A y Gates, J. (eds). *Plants in saline environments*. Springer-Verlag, N.Y. pp. 97-117.
- Ryder, V. 1954. On the morphology of leaves. *The Botanical Review* 20: 263-267.
- Sidhu, S. 1975. Structure of epidermis and stomatal apparatus of some mangrove species. In G.E. Walsh, S.C. Snedaker y H.J. Teas (eds). *Proceedings of the International simposium on Biology and Management of Mangroves*. Inst. of Food and Agricultural Sci. Univ. of Florida, Gainesville, USA.
- Soto, R. J.A. Jiménez. 1982. Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 30: 161-168.
- Stance, C.A. 1966. The use of epidermal characters in phylogenetic considerations *New Phytologist* 65: 304-318.
- Stewart, G.R. y J.A. Lee. 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *PLANTA.* 120: 279-289.
- Storey, R. y R.G. Wyn Jones. 1975. Betaine and choline levels in plants and their relationships to NaCl stress. *Plant. Sci. Lett.* 4: 161-168.
- Vogel, S. 1968. "Sun leaves" and "shade leaves": differences in convective heat dissipation. *Ecology* 49: 1203-1204.
- Weisel, Y. 1972. *Biology of halophytes*. New York. Academic Press.
- Walter, H. y M. Steiner. 1936. Die Okologie der Ost-Africanischen Mangroven. *Zeitschrift für Botanik* 30: 65-193.
- Winter, K. 1973. Zum problemder ausbildung des Crassulaceansaurestoffwechsels bei *Mesembryanthemum crystallinum* unter NaCl. *gin fluss. Planta* 109:135-145.