

Avicennia germinans (L.) L. Mangle prieto

Avicenniaceae Familia de las avicencias

Jorge A. Jiménez y Ariel E. Lugo

Avicennia germinans (L.) L., el mangle prieto, es un árbol de los manglares de las costas americanas (fig.1) que tolera un gran espectro de salinidad del suelo (23, 30). En la América tropical, se le usa como una fuente de combustible y como material de construcción y postes de bajo costo (16, 28, 59). La especie se considera como una estabilizadora de los suelos (5, 63).

HABITAT

Area de Distribución Natural y de Naturalización

El mangle prieto ocurre en la mayoría de los manglares de las áreas costeras americanas. Se le puede encontrar a través de las costa del Golfo de México y desde el norte de la Florida (latitud 29° 53' N.) hasta Espiritu Santo, en Brasil (aproximadamente la latitud 23° S.). En las costas del Océano



Figura 1.—Un árbol maduro de mangle prieto, *Avicennia germinans*.

Pacífico en la América del Norte y del Sur, crece desde Punta de Lobos, en México (latitud 30° 15' N.), hasta el sur de Punta Malpelo, en Perú (latitud 3° 40' S.) (15, 64).

El mangle prieto crece en áreas inundadas por la marea con aguas saladas o salobres. Crece bien en bosques en hoyadas en suelos con un gran espectro de salinidad (23, 32). El mejor desarrollo estructural se alcanza en los bosques ribereños tropicales (23). El mangle prieto crece también en las porciones internas con un menor flujo de los bosques ribereños y de las márgenes. En estas áreas, muestra una marcada preferencia por los suelos más altos y secos (55). En los límites de la distribución geográfica de los manglares, los mangles prietos ocupan la margen de los bosques (31).

Clima

Los mangles prietos crecen en una gran variedad de climas. Crecen en las zonas de vida tropical y subtropical seca, húmeda y muy húmeda, con un amplio espectro de precipitación (desde 800 a 7000 mm por año).

La especie es sensible a las heladas, pero se le considera como la especie de mangle más tolerante a las bajas temperaturas (16). En su límite de distribución norte, los mangles prietos mueren cuando las temperaturas caen bajo el punto de congelación (entre -3 y -11 °C) (31, 64). En estas áreas, las alturas de los árboles son menores que la de los árboles que crecen en las latitudes inferiores. El mangle prieto es la especie dominante en los sitios con climas áridos, en donde la salinidad del suelo excede las 40 partes por mil (9).

Suelos y Topografía

La distribución del mangle prieto se ve altamente influenciada por los cambios en la microtopografía y los cambios consiguientes en la inundación de los suelos y su salinidad (8, 14).

La especie se puede encontrar por lo usual en las áreas bajas, tierra adentro a partir de la margen de los manglares. Sin embargo, crece también tierra adentro en áreas ligeramente elevadas, en donde la inundación por las mareas es menos frecuente. Los suelos aquí se encuentran cubiertos por unos pocos centímetros de agua continuamente estancada o se ven inundados solamente unas pocas veces por año (de 213 a 432 mareas por año, 10; de 152 a 158 mareas por año, 58).

El mangle prieto crece en suelos arenosos, cenagosos o arcillosos. Se le encuentra en arcillas fuertemente oxidadas o en suelos con unas altas concentraciones de piritita (2). Los suelos bajo los mangles prietos tienen un contenido de materia orgánica del 2 al 25 por ciento (23), pero los valores pueden llegar hasta el 58 por ciento (34, 58); el contenido de nitrógeno es bajo, alrededor del 0.4 por ciento (20).

La especie puede crecer en los suelos cuya salinidad varía entre 0 y 100 partes por mil (51). Bajo unas salinidades del

suelo altas el desarrollo estructural se ve suprimido (9). Las hojas excretan sal a través de glándulas especializadas y pueden verse cubiertas por la sal, contribuyendo de esta manera a una hojarasca salada (33).

Cobertura Forestal Asociada

El mangle prieto se puede encontrar en rodales puros o en una asociación estrecha con otras especies de mangle dentro de su distribución. Crece junto con *Rhizophora mangle* L., *R. harrisonii* Leechm., *R. racemosa* G.F.W. Meyer, *Avicennia tonduzzii* Moldenke, *A. schaueriana* Stapf & Leechm., *A. bicolor* Standl., *Laguncularia racemosa* Gaertn. y *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl.

En los bosques en hoyadas, en donde las salinidades son de alrededor de 30 a 40 partes por mil, el mangle prieto crece con el mangle blanco (*L. racemosa*); si las salinidades del suelo son de más de 50 partes por mil, el mangle prieto será dominante (8). En áreas con una salinidad del suelo baja, el mangle prieto se puede encontrar asociado con *Pterocarpus officinalis* Jacq., *Mora oleifera* (Triana) Duke, *Conocarpus erecta* L. y el helecho *Acrostichum aureum* Troll, Sloane, Hooker.

CICLO VITAL

Reproducción y Crecimiento Inicial

Flores y Fruto.—Las flores se encuentran en inflorescencias axilares y terminales, con 1 a 15 pares de flores por espiga. Son pequeñas (de 1 a 2 cm de ancho), sésiles y con brácteas imbricadas. La corola tiene cuatro lóbulos. Los pétalos son amarillos o de color crema a blanco, por lo general con un color amarillento en la entrada del tubo de la corola (15, 38). La fragante flor, que es polinizada por los insectos, tiene un ovario de dos células; cada lóculo contiene dos loculitas (39). La florescencia es esporádica a través del año, aunque se pueden observar máximos bien marcados (36, 45). La madurez sexual se alcanza cuando las plantas tienen de 2 a 3 m de altura (26).

La especie se considera como vivípara debido a que la germinación ocurre cuando el embrión se encuentra todavía encerrado dentro del fruto. Una plántula distintiva se desarrolla antes de la caída del fruto del árbol progenitor. La expansión de los cotiledones y el desarrollo de hojas plumulares es evidente (54).

Tres de los cuatro óvulos son abortados, produciendo un fruto con una sola semilla. El fruto es oblongo o elíptico, con un peso aproximado de 1.1 g y una longitud promedio de 1.8 cm (6). Se han reportado árboles produciendo más de 300 frutos por año (14).

Las plántulas flotan al caer y son transportadas por las corrientes de las mareas. El propágulo desprende su pericarpio y produce raíces dentro de un período de 3 semanas después de la dispersión (45). Las plántulas de *Avicennia* pueden verse anegadas (10). El establecimiento se ve limitado a las áreas sobre el nivel del agua durante la marea baja (64). La turbulencia de las aguas inhibe el desarrollo de las raíces y las altas temperaturas del agua (de 39 a 40 °C) que duran por más de 48 horas son letales a las plántulas (37).

Se han reportado unas densidades de 0.07 plántulas/m² (34, 58) y unas tasas de establecimiento de 0.06 plántulas/

m²/año (4). Las cohortes de las plántulas de mangle prieto exhiben una supervivencia de hasta el 30 por ciento (17, 46).

Reproducción Vegetativa.—El mangle prieto rebrota bien al ser cortado, siempre que el tocón no se encuentre sumergido (36). Las técnicas de acodo aplicadas a esta especie han tenido poco éxito; solamente el 6 por ciento de los árboles produjeron raíces y raicillas (6).

Etapas del Brinzal hasta la Madurez

Crecimiento y Rendimiento.—El crecimiento del mangle prieto se caracteriza por un crecimiento continuo de los ejes (de acuerdo al modelo de Attim, 19). La ramificación es difusa, con ejes secundarios ligeramente oblicuos (26). Se producen anillos de crecimiento y el número de anillos y el diámetro promedio de la sección parecen mostrar una relación. Sin embargo, el número de anillos no está relacionado a la edad (18). Las mediciones del diámetro con respecto a la edad para los individuos de mangle prieto en el Caribe muestran un diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) promedio de 8.6, 12.2 y 19.1 cm para árboles de 10, 20 y 50 años, respectivamente (43).

El plantado de plántulas silvestres (de 0.6 m de alto) ha dado unos resultados pobres (21). *Avicennia* spp. en la región Indo-Pacífica se planta usando plántulas durante los períodos de marea baja (56).

Las plantas de 0.5 a 1.5 m de alto, transplantadas con un terrón 1.5 veces más ancho que la altura del árbol, tuvieron una buena recuperación (44). Los brinzales podados crecieron 3.9 veces más rápidamente que los controles sin podar (44). La estatura del árbol varía enormemente, con algunos individuos maduros (activos en la reproducción) con una altura de solamente 20 cm y otros creciendo a una altura de 36 m con un d.a.p. de 1.8 m (fig. 2). Las condiciones climáticas



Figura 2.—Distribución del mangle prieto, *Avicennia germinans*, en el Nuevo Mundo.

y edáficas son responsables por esta variabilidad (9, 23). En el Caribe, los bosques de mangle prieto por lo general no exceden los 15 m, a pesar de que se pueden encontrar individuos de hasta 30 m de altura en la costa muy húmeda de la América Central. Los bosques en hoyadas mono-específicos de mangle prieto en el sur de la Florida tienen unas áreas basales de 12.5 a 21.2 m²/ha y la densidad arbórea varía entre 2,467 y 6,511 árboles/ha (34, 58).

En los bosques ribereños en Venezuela, las parcelas dominadas por los mangles prietos tuvieron unos volúmenes madereros de hasta 350 m³/ha (35). En Puerto Rico, el incremento en diámetro anual periódico fue de 0.42, 0.46 y 0.51 cm por año en tres rodales similares en un período de 37 años después de la tala rasa (62). El crecimiento en área basal periódico (tabla 1) disminuyó con la edad. Estos resultados provienen de mangles prietos creciendo en rodales dominados por el mangle blanco (*L. racemosa*).

En los bosques ribereños de Venezuela se usan parcelas de 20 por 300 m rotadas cada 30 años como unidades para el manejo (35). *Avicennia* spp. en la India han sido usadas con un sistema de corta masiva y unas rotaciones de 15 a 25 años. En este caso, se dejan de 50 a 60 árboles por hectárea como fuentes de semillas para la regeneración (16).

Se han medido unas tasas de producción primaria netas de entre 0.94 y 2.7 gC/m²/día en los bosques de mangle prieto creciendo en aguas con un bajo contenido de cloro (de 5 a 16 partes por mil) (7). La producción primaria bruta (que promedia 8.62 gC/m²/día (33) aumenta junto con el contenido de cloro de entre 5 y 16 partes por mil (7). La producción de madera en un bosque perturbado fue de 1.74 g/m²/día (33). El índice de complejidad (22) de los rodales de mangle prieto en el sur de la Florida disminuyó de 40 a 3.4 cuando la salinidad del suelo aumentó de 40 a 65 partes por mil (34, 58). La pérdida de agua por medio de la transpiración en los mangles prietos fue de 2.53 mm por día, comparada con 4.19 mm por día para rodales adyacentes de mangle colorado (33).

Comportamiento Radical.—El mangle prieto se

caracteriza por un sistema radical subterráneo superficial con raíces hundidoras ("sinker roots") y pneumatóforos con geotropía negativa que se desarrollan a partir de raíces laterales horizontales (24). Unas raíces blandas y delgadas emergen ocasionalmente del tronco de los árboles viejos (39, 50). Los pneumatóforos son responsables por los procesos de intercambio de gases (30, 49). Se ha medido una densidad promedio de 672 pneumatóforos/m² en los bosques en hoyadas del sur de la Florida (4, 58). Sin embargo, el número de pneumatóforos en la realidad es altamente variable (2). La altura de los pneumatóforos aumenta con la profundidad de las aguas (29).

La biomasa radical en el género *Avicennia* puede constituir hasta el 65 por ciento de la biomasa arbórea total (11). Las raíces fibrosas constituyen aproximadamente el 50 por ciento, mientras que los pneumatóforos y las raíces laterales constituyen aproximadamente el 25 por ciento cada uno de la biomasa radical total (11). Unas altas tasas de producción de raíces permiten el establecimiento de la especie en las tierras costeras que aumentan rápidamente a través de depósitos y permiten a la vez su ajustamiento a la sedimentación rápida (64).

Reacción a la Competencia.—El mangle prieto se considera como intolerante a la sombra y es incapaz de regenerarse incluso bajo una sombra moderada (45, 61). En áreas en donde existe un flujo constante, el mangle prieto se ve dominado por otras especies de mangle. En las partes internas del bosque bajo unas condiciones de baja salinidad del suelo, las especies de agua salobre, tales como *Pterocarpus officinalis* y *Mora oleifera*, compiten con éxito con el mangle prieto (16).

Agentes Dañinos.—El barrenador de la madera *Sphaeroma terebrans* Bate ha sido encontrado en las raíces expuestas del mangle prieto (48). Los hongos *Alternaria alternata* y *Phytophthora* spp. han sido reportados como la causa de la defoliación y muerte de las especies australianas de *Avicennia* (13, 41). La infestación de las hojas y la defoliación debido a los cóccidos *Icerya seychellarum* Westw. y la oruga *Cleora injectaria* Walker han sido observadas en *Avicennia* spp. en el Indo-Pacífico (40, 42). Es común el observar una alta actividad de los minadores de las hojas en los árboles de mangle prieto.

El mangle prieto es muy susceptible a los cambios en los patrones hidrológicos. Las sequías o las inundaciones pueden causar una mortalidad extensa (3). La especie es volcada con facilidad por los vientos y muere con la exposición a unas bajas concentraciones de herbicidas basados en auxinas (57, 60). La madera es susceptible al ataque por las termitas de la madera seca (28). Otros reportan que la madera es resistente a las termitas, pero que es dañada severamente por los hongos y la polilla de mar (1, 52).

USOS

El mangle prieto se usa como una fuente de leña y carbón en muchas áreas costeras de la América Tropical. Se le usa también para vigas de bajo costo, marcos para puertas, botes, muelles, postes de embarcaderos, postes de telégrafo y alambrado eléctrico y traviesas de ferrocarril (16, 28, 59). La madera responde de manera adecuada a la impregnación con creosote (1) y con preservativos de borato cromado encobrado y arsenato cromado encobrado (25).

Tabla 1.—Crecimiento en el área basal en tres manglares en Puerto Rico talados en 1937. *Avicennia* constituyó del 2 al 6 por ciento de los tallos en 1938 y del 20 al 30 por ciento en 1975*

Período	<i>Laguncularia racemosa</i>	<i>Avicennia germinans</i>	Total
Años	----- m ² /ha/año -----		
1938-1945	nd †	nd	0.18
	nd	nd	1.20
	nd	nd	1.48
1945-1949	2.80	0.44	3.24
	2.17	0.37	2.54
	0.92	0.29	1.21
1951-1955	0.77	0.58	1.35
	0.71	0.31	1.02
	0.63	0.48	1.11
1955-1975	0.67	0.08	0.75
	0.94	0.12	1.06
	0.71	-0.04	0.67

*Información adaptada de Weaver 1979 (61).

† No disponible.

La madera tiene un peso específico de 0.8 a 1.0 y un encogimiento radial y tangencial de 7.1 y 10.2 por ciento, respectivamente. Su dureza y módulo de ruptura se clasifican como moderados (1, 53). La madera del mangle prieto es tosca y posee una fibra desigual. El duramen contiene un compuesto de lapachol que le otorga una coloración amarillenta (36). El parénquima de la madera es escasamente paratraqueal y las fibras de la madera tienen por lo usual unas paredes gruesas (47).

La madera del mangle prieto ha sido reportada como adecuada para los tableros de partículas y la pulpa para papel (53). La pulpa se puede obtener con éxito usando el proceso de soda; sin embargo, se deberá mezclar con otros tipos de madera debido al corto tamaño de sus fibras (47). El contenido de alfa-celulosa es por lo general del 69 por ciento. La madera responde de manera adecuada al secado al aire.

La madera del mangle prieto se ha reportado como difícil de trabajar (47), pero otros (1) la han descrito como adecuada para el aserradero. Se observó una poca abrasión en las sierras de acero usadas para cortar la madera de mangle prieto a 22 m/s y con un corte a un ángulo de 40° (1).

La corteza del mangle prieto se usa como una fuente de taninos, a pesar de que el contenido de tanino soluble es de solamente del 5.5 al 12.7 por ciento, calculado en base al peso en seco. Las infusiones de la corteza se utilizan como un astringente. La resina se usa para el tratamiento de úlceras, hemorroides, diarreas y tumores (16). Las especies del género *Avicennia* son favorecidas por los apicultores ya que contribuyen a la producción de una miel de buena calidad (12). Las semillas germinadas son comestibles cuando cocidas, pero venenosas cuando crudas (28). Se puede obtener sal para la cocina o para la mesa a partir del follaje cubierto de sal (28).

El suelo bajo los bosques de *Avicennia* ha sido reportado como adecuado para la reclamación de tierras en África. Los bajos contenidos de sulfuro y de materia orgánica de estos suelos previenen la reducción drástica en el pH observada después del drenaje de los suelos en otros manglares (20).

El mangle prieto se considera como un estabilizador del suelo. En las áreas cerca de la línea de la marea alta promedio, se cree que el mangle prieto reduce la velocidad de las corrientes y promueve la sedimentación (5, 63). A lo largo de las costas con un declive agudo, los mangles prietos son responsables por la retención del material depositado (2, 63).

El mangle prieto puede también ser un rápido productor de hojarasca. Las tasas de producción de hojarasca en los manglares mono-específicos muestran unas temporadas bien marcadas con una producción máxima durante la temporada lluviosa. Las tasas máximas fluctúan entre 2.5 y 3.3 g/m²/día, mientras que las tasas mínimas varían entre 0.4 y 0.5 g/m²/día (34, 58). Las tasas anuales de producción de hojarasca en bosques mono-específicos de mangle prieto en el sur de la Florida promedian de 4.5 a 4.7 t/ha (34, 58). La descomposición de este material resulta en un detrito altamente nutritivo que sostiene la producción secundaria en los esteros cercanos (58). La materia orgánica se lixivia de las hojas de mangle prieto con facilidad y posee una relación de carbono a nitrógeno baja que resulta en unas altas tasas de descomposición (34, 58). Estas condiciones ayudan al desarrollo de una red alimenticia compleja que incluye a muchas especies de peces, moluscos y crustáceos comercialmente importantes (58).

GENETICA

El género *Avicennia* ha sido revisado por Moldenke (38, 39). Este autor separó el género de la Verbenaceae, creando la nueva familia Avicenniaceae. Se han reportado cuatro especies de *Avicennia* en la América Tropical: *A. germinans* (L.) L., *A. bicolor* Standl., *A. tonduzzii* Moldenke y *A. schaueriana* Stapf & Leecm. Little (27) mantiene a *A. nitida* en vez de *A. germinans* (L.) Stearn. Muchos autores consideran a *A. africana* P. Beauv., una especie dominante a lo largo de la costa del África Occidental, como la misma especie que *A. germinans* (L.) L.

La especie es altamente polimórfica y existen grandes variaciones entre las poblaciones que crecen bajo diferentes condiciones. El tamaño de las hojas es uno de los parámetros más variables; alguna de esta variación se debe a la salinidad del suelo.

LITERATURA CITADA

1. Arroyo, Joel P. 1970. Propiedades y usos posibles de los mangles de la región del Río San Juan en la reserva forestal de Guarapiche. Boletín del Instituto Latino-Americano de Investigación y Capacitación. 33/34: 53-76.
2. Augustinus, P.G.E.F.; Slager, S. 1971. Soil formation in swamp soils of the coastal fringe of Surinam. Geoderma. 6: 203-211.
3. Bacon, Peter R. 1970. The ecology of Caroni Swamp, Trinidad. Special Publication. Port of Spain, Trinidad and Tobago: Central Statistical Office. 68 p.
4. Banner, A. 1977. Revegetation and maturation of restored shorelines in Indian River. En: Proceedings, 4th annual conference on restoration of coastal vegetation in Florida. Tampa, FL: Environmental Studies Center, Hillsborough Community College: 13-44.
5. Carlton, Jeffrey M. 1974. Land-building and stabilization by mangroves. Environmental Conservation. 1(4): 285-294.
6. Carlton, Jeffrey M.; Moffler, Mark D. 1978. Propagation of mangroves by air-layering. Environmental Conservation. 5(2): 147-150.
7. Carter, Michael R.; Burns, Lawrence A.; Cavinder, Thomas R. [y otros]. 1973. Ecosystems analysis of the Big Cypress Swamp and estuaries. EPA 904/9-74-00Z. Atlanta, GA: U.S. Environmental Protection Agency. [s.f.].
8. Cintrón, Gilberto; Lugo, Ariel E.; Martínez, Ramón. 1985. Structural and functional properties of mangrove forests. En: D'Arcy, W.G.; Correa A., M.D., eds. The botany and natural history of Panama. St. Louis, MO: Missouri Botanical Garden: 53-68.
9. Cintrón, Gilberto; Lugo, Ariel E.; Pool, Douglas J.; Morris, Greg. 1978. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. Biotropica. 10(2): 110-121.
10. Clarke, Lesley D.; Hannon, Nola J. 1970. The mangrove swamp and salt marsh communities of the Sydney District. III. Plant growth in relation to salinity and waterlogging. Journal of Ecology. 58: 351-369.

11. Clough, B.F.; Attiwill, P.M. 1975. Nutrient cycling in a community of *Avicennia marina* in a temperate region of Australia. En: Walsh, G.; Snedaker, S.C.; Teas, H., eds. Actas, international symposium on biology and management of mangroves. Gainesville, FL: University of Florida: 137-146.
12. Chakrabarti, K.; Chaudhuri, A.B. 1972. Wildlife biology of the Sunderbands forests: honey production and behaviour pattern of the honeybee. *Science and Culture*. 38(6): 269-276.
13. Chandrashekar, M.; Ball, M.C. 1980. Leaf blight of grey mangrove in Australia caused by *Alternaria alternata*. *Transactions of the British Mycological Society*. 75(3): 413-418.
14. Chapman, V.J. 1944. 1939 Cambridge University expedition to Jamaica. *Journal of the Linnean Society of London*. 12: 407-533.
15. Chapman, V.J. 1970. Mangrove phytosociology. *Tropical Ecology*. 11(1): 1-19.
16. Chapman, V.J. 1976. Mangrove vegetation. Vaduz, Lichtenstein: J. Cramer. 447 p.
17. Davis, John H. 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. *Papers of the Tortugas Laboratory (Carnegie Institution)*. 32: 303-412.
18. Gill, A. Malcolm. 1971. Endogenous control of growth-ring development in *Avicennia*. *Forest Science*. 17(4): 462-465.
19. Hallé, F.; Oldeman, R.A.A.; Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. New York: Springer-Verlag. 441 p.
20. Hesse, P.R. 1961. Some differences between the soils of *Rhizophora* and *Avicennia* mangrove swamp in Sierra Leone. *Plant and Soil*. 14: 335-461.
21. Holdridge, L.H. 1940. Some notes on the mangrove swamps of Puerto Rico. *Caribbean Forester*. 1(4): 19-29.
22. Holdridge, L.H. 1967. Life zone ecology. Rev. ed. San José, Costa Rica: Tropical Science Center. 206 p.
23. Jenik, Jan. 1978. Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. En: Tomlinson, P.B.; Zimmerman, Martin H., eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge: Cambridge University Press: 323-349.
24. Jiménez, Jorge Arturo. 1981. The mangrove of Costa Rica: a physiognomic characterization. Coral Gables, FL: University of Miami. 130 p. Tesis de M.S.
25. Karstedt, P.; Liese, W. 1973. Protection of mangrove wood with water-borne preservatives. *Holz als Roh- und Werkstoff*. 31(2): 73-76.
26. Lescure, Jean Paul. 1980. Ecological aspects of the mangrove forest in French Guiana. En: *Memorias del seminario sobre el estudio científico e impacto humano en el ecosistema de manglares*. Montevideo, Uruguay: Unesco, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe: 76-93.
27. Little, E.L., Jr. 1961. *Avicennia nitida* (Nomenclature). *Phytologia*. 8(2): 49-57.
28. Little, E.L., Jr.; Wadsworth, F.H. 1964. Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Agric. Handb.* 249. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. 548 p.
29. Lugo, Ariel E. 1981. The inland mangroves of Inagua. *Journal of Natural History*. 15(5): 845-852.
30. Lugo, Ariel E.; Evink, Gary; Brinson, Mark M. [y otros]. 1975. Diurnal rates of photosynthesis, respiration and transpiration in mangrove forests of south Florida. En: Golley, Frank B.; Medina Ernesto, eds. *Tropical ecological systems*. New York: Springer-Verlag: 335-350.
31. Lugo, Ariel E.; Patterson-Zucca, Carol. 1977. The impact of low temperature stress on mangrove structure and growth. *Tropical Ecology*. 18(2): 149-161.
32. Lugo, Ariel E.; Snedaker, Samuel C. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 39-64.
33. Lugo, Ariel E.; Snedaker, Samuel C. 1975. Properties of a mangrove forest in southern Florida. En: Walsh, G.; Snedaker, S.C.; Teas, H., eds. Actas, international symposium on biological management of mangroves. Gainesville, FL: University of Florida: 170-212.
34. Lugo, Ariel E.; Twilley, Robert R.; Patterson-Zucca, Carol. 1980. The role of mangrove forests in the productivity of coastal ecosystems in south Florida. Gainesville, FL: Center for Wetlands, University of Florida; final report to U.S. Environmental Protection Agency, Corvallis Environmental Research Laboratory, Corvallis, OR; contract R806079010. 281 p.
35. Luna Lugo, Aníbal. 1976. Manejo de manglares en Venezuela. *Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano*. 50: 41-56.
36. Marshall, R.C. 1939. *Silviculture of the trees of Trinidad and Tobago*, British West Indies. London: Oxford University Press. 247 p.
37. McMillan, Calvin. 1971. Environmental factors affecting seedling establishment of the black mangrove on the central Texas coast. *Ecology*. 52(5): 927-929.
38. Moldenke, Harold. 1973. Avicenniaceae. En: Woodson, Robert E., Jr.; Schery, Robert W., eds. *Flora of Panama*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 60: 149-154.
39. Moldenke, Harold N. 1975. Additional notes on the genus *Avicennia*. VI. *Phytologia*. 32(5): 436-457.
40. Newberry, D. McC. 1980. Infestation of the coccid, *Icerya seychellarum* Westw. on the mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Viernh. on Aldabra Atoll, with special reference to tree age. *Oecologia*. 45(3): 325-330.
41. Pegg, K.G.; Gillespie, N.C.; Forsberg, L.I. 1980. *Phytophthora* sp. associated with mangrove death in central coast Queensland. *Australian Plant Pathology*. 9(3): 6-7.
42. Piyakarnchana, T. 1981. Severe defoliation of *Avicennia alba* B1. by larvae of *Cleora injectaria* Walker. *Journal of the Scientific Society of Thailand*. 7(1): 33-36.
43. Puerto Rico Water Resources Authority. 1972. Aguirre power plant complex, environmental report. WRAES-8. 198 p.
44. Pulver, Terry R. 1976. Transplant techniques for sapling mangrove trees, *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* and *Avicennia germinans* in Florida. *Florida Marine Research Publications*. 22: 1-14.
45. Rabinowitz, Deborah. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica*. 10(1): 47-57.
46. Rabinowitz, Deborah. 1978. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. *Journal of Ecology*. 66: 45-51.
47. Record, Samuel J.; Hess, Robert W. 1943. *Timbers of the new world*. New Haven, CT: Yale University Press. 640 p.
48. Rehm, Andrew E. 1976. The effects of the wood-boring isopod *Sphaeroma terebrans* on the mangrove communities of Florida. *Environmental Conservation*. 3(1): 47-57.
49. Scholander, P.F.; Van Dam, L.; Scholander, S.I. 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *American Journal of Botany*. 42: 92-98.

50. Snedaker, Samuel C.; Jiménez, Jorge A.; Brown, Melvin S. 1981. Anomalous aerial roots in *Avicennia germinans* L. in Florida and Costa Rica. *Bulletin of Marine Science*. 31(2): 467-470.
51. Soto, Ricardo; Jiménez, Jorge A. 1982. Análisis fisionómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*. 30(2): 161-168.
52. Southwell, C.R.; Bultman, J.D. 1971. Marine borer resistance of untreated woods over long periods of immersion in tropical waters. *Biotropica*. 3(1): 81-107.
53. Surinam Forest Service. 1955. Surinam timber. 2^a ed. Paramaribo. 93 p.
54. Swamy, B.G.L.; Padmanabhan, D. 1961. Notulae Embryologicae 1. The functions of endosperm in *Avicennia officinalis*. *Current Science*. 11: 424-425.
55. Thom, Bruce G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology. Tabasco, México. *Journal of Ecology*. 55: 301-343.
56. Troup, R.S. 1921. The silviculture of Indian trees. Oxford: Clarendon Press. Vol. 2.
57. Truman, R. 1961. The eradication of mangroves. *Australian Journal of Science*. 24: 198-199.
58. Twilley, Robert C. 1982. Litter dynamics and organic carbon exchange in black mangrove (*Avicennia germinans*) basin forests in a southwest Florida estuary. Gainesville, FL: University of Florida. 260 p. Disertación doctoral.
59. Uphof, J.C. 1968. Dictionary of economic plants. Germany: Verlag von J. Cramer. 591 p.
60. Wadsworth, F.H.; Englerth, G.H. 1959. Effects of the 1956 hurricane on forests in Puerto Rico. *Caribbean Forester*. 20(1 & 2): 38-51.
61. Watson, J.G. 1928. Mangrove forests of the Malay Peninsula. *Malayan Forest Records*. 6(24): 125-149.
62. Weaver, Peter L. 1979. Tree growth in several tropical forests of Puerto Rico. Res. Pap. SO-152. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 15 p.
63. Wells, John T.; Coleman, James M. 1981. Periodic mudflat progradation, northeastern coast of South America: a hypothesis. *Journal of Sedimentary Petrology*. 51(4): 1069-1075.
64. West, Robert C. 1977. Tidal salt-marsh and mangal formations of Middle and South America. En: Chapman, V.J., ed. *Ecosystems of the world. Wet coastal ecosystems*. Oxford: Elsevier Scientific Publishing Co.: 193-213. Vol. 1.