

NOTAS SISTEMATICAS DE LAS DIFERENTES ESPECIES DE MANGLE DEL PACIFICO COLOMBIANO

Por **Henry von Prah**
Departamento de Biología
Universidad del Valle - Cali

INTRODUCCION

Con el término de "mangle" se conoce a una serie de plantas, no necesariamente relacionadas entre sí, que se caracterizan por presentar adaptaciones particulares que les permiten ocupar sustratos anaeróbicos e inestables expuestos a la acción de las mareas; esto último es indispensable para el normal desarrollo de *Rhizophora*. Todas estas condiciones y en especial la capacidad de vivir en medios expuestos al agua salada, son intolerables para otras comunidades vegetales.

A pesar del bajo número de especies que conforman el ecosistema "manglar", su sistemática no es del todo clara y se presentan frecuentemente confusiones, especialmente en los géneros *Avicennia* y *Rhizophora*.

Durante mucho tiempo se consideró a *Avicennia nitida* como la única especie existente, tanto para América como la costa occidental de África. Moldenke (1960) sin embargo restringe a *Avicennia nitida* para las costas americanas e introduce una nueva especie, *Avicennia africana*, para la costa occidental de África. Vu van Cuong (1964) considera a *Avicennia germinans* como especie válida para América en lugar de *A. nitida*, confirmando a *A. africana* para la costa occidental de África, a pesar de que la gran mayoría de los taxónomos vegetales afirmaban que se trataba de especies estrechamente relacionadas. Chapman (1970) supone que esta posible "confusión" se debe en gran parte al activo proceso de especiación en la que se encuentra este género.

Hoy en día se reconocen para el Pacífico americano tres especies válidas de acuerdo a la revisión de Moldenke (1973) que son: *Avicennia germinans* (= *A. nitida*?), *A. tonduzii* y *A. bicolor*.

Una situación similar se presenta en las especies del género *Rhizophora*, poco estudiadas en el Pacífico colombiano. Salvoza (1936) y Cuatrecasas (1958) consideran que *Rhizophora brevistyla* y *R. samoensis* son las especies dominantes en el Pacífico colombiano, faltando completamente el verdadero mangle rojo, *R. mangle*. Gregory (1958) en su estudio de la flora de Panamá incluye las especies *Rhizophora mangle*, *R. samoensis* y *R. brevistyla*. Pero Hou (1960) considera en su revisión del género *Rhizophora*, que *R. brevistyla* es una variedad de *R. harrisonii* y que *R. samoensis* es una variedad de *R. mangle*. West (1956 y 1977) afirma que en el Pacífico colombiano sólo existe la especie *R. harrisonii*. Hernández y Mullen (1976) reportan para el Pacífico colombiano a *Rhizophora mangle*, *R. samoensis*, *R. brevistyla*, *R. harrisonii* y *R. racemosa*. Como se puede apreciar, existe un alto grado de confusión en la sistemática de este grupo, que se acentúa aun más si se tiene en cuenta que Breteler (1969) afirma que *R. harrisonii* es una especie intermedia resultante de la hibridización entre *R. mangle* y *R. racemosa*; pero esto se complica ya que Hou (1960) afirma que *R. racemosa* tiene una alta distribución en la costa occidental de África, en donde es la especie dominante, siendo ésta menor en la costa del Atlántico americano, no existiendo reportes para el Pacífico.

Con este trabajo pretendemos llamar la atención alrededor de la sistemática de estas especies y presentar nuestros puntos de vista, considerando en nuestro estudio

para el Pacífico colombiano las especies de *Rhizophora mangle*, *R. harrisonii* y posiblemente a *R. racemosa*.

MATERIALES Y METODOS

Se examinó gran cantidad de material durante más de 5 años de trabajo, tanto en el campo, como laboratorio, lo mismo que muestras de herbario, con el fin de obtener bases sistemáticas sólidas. Las identificaciones se ajustan a los últimos criterios taxonómicos. Así para el género *Rhizophora* se trabajó con las revisiones de Hou (1960) y Chapman (1976); para el género *Avicennia* se utilizó el trabajo de Moldenke (1973); para *Laguncularia* y *Conocarpus* se consideró el trabajo de Exell (1958), y para el género *Pelliciera* se consultó la revisión de Kobuski (1951).

Las redesccripciones en forma de diagnóstico, se acompañan con dibujos detallados, con el propósito de permitir futuras identificaciones.

FAMILIA COMBRETACEAE

Laguncularia racemosa (Linnaeus) Gaertner

Sinonimia:

Conocarpus racemosus L.

Schousboa commutata Spreng.

Laguncularia obovata Miq.

Nombre Común: Comedero (Pacífico colombiano), Mangle Blanco.

Descripción.- Arbustos o árboles de unos 15 m. de altura. Las hojas son simples, coriáceas, ligeramente carnosas y ovales, de unos 70 mm. de largo, redondeadas en los extremos. Los peciolos miden de 10 a 15 mm. de longitud con dos glándulas de sal de 2 a 4 mm. hacia el ápice. Las flores son pequeñas, en forma de campana, con dos pequeñas bracteolas elípticas hacia el ápice, las cuales se abren en un cáliz persistente ampuliforme provisto de 5 lóbulos anchos e imbricados. Hay 5 pétalos blanco-verdosos, pubescentes de unos 3 mm. de largo, más cortos que los lóbulos del cáliz. 10 estambres, dispuestos en dos ciclos, alternándose un estambre corto con uno largo. Las anteras tienen forma de corazón con pliegues y rugosidades, insertados cerca del margen del disco, el cual es carnoso y está provisto de 10 rayos. Polen granuloso de color amarillo dorado. El ovario es infero y unilocular, estilo filiforme con estigma capital y entero. Nectarios basales. Los frutos son indehiscentes de 15 a 20 mm. de largo, dispuestos en racimos; son carnosos con sépalos persistentes. Vivíparos.

Habitat.- Esta especie se encuentra generalmente sobre playones fangosos y fangoarenosos a lo largo de las orillas de los esteros, delante de las formaciones de *Avicennia*.

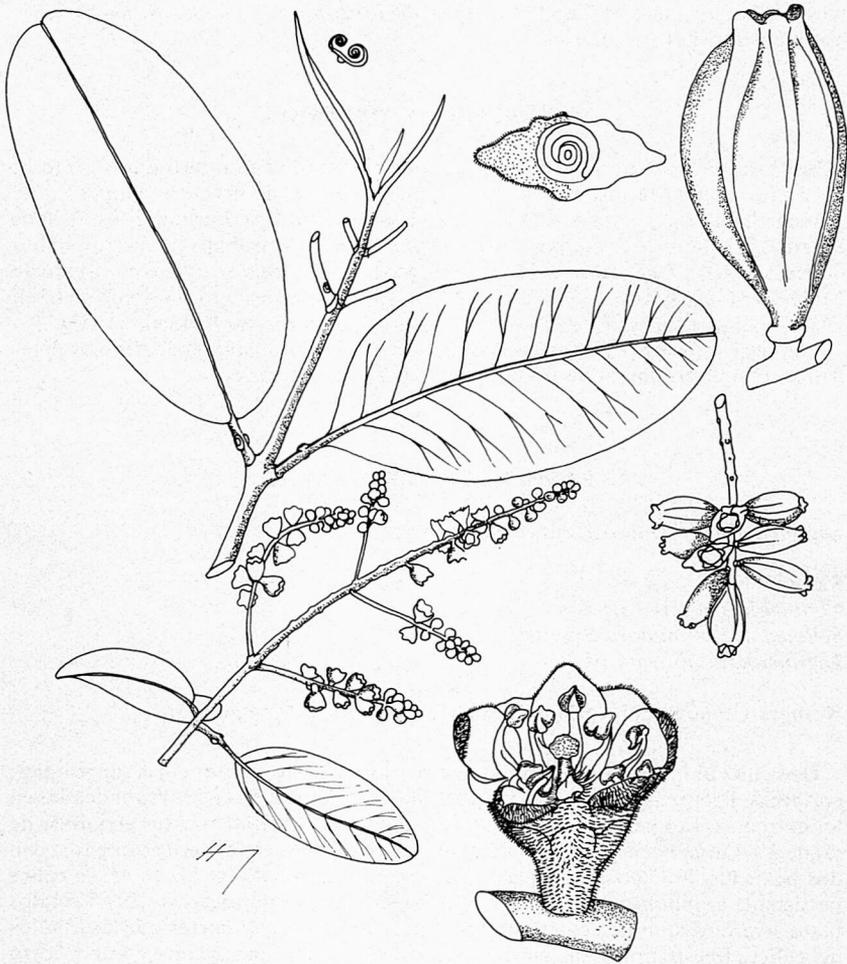


Fig. 1.- Detalle de *Laguncularia racemosa*. Forma general de las hojas, racimos florales, detalle de la flor, frutos en racimo y detalle de un fruto embrionado.

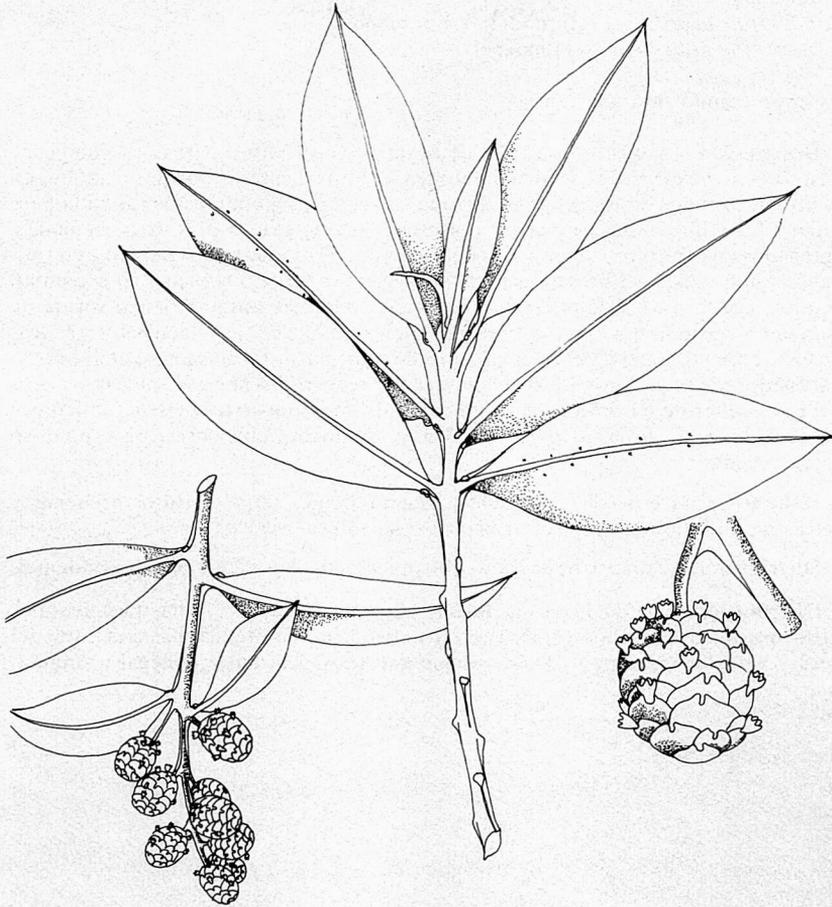


Fig. 2.- Detalle de *Conocarpus erectus*. Tipos de hojas, incluyendo las glándulas de sal en la base foliar. Racimo con frutos, detalle de frutos.

Conocarpus erectus Linnaeus

Sinónimos:

Conocarpus acutifolius Humboldt y Bonpland*Conocarpus pubescens* Schumacher

Nombre común: Mangle Jelí

Descripción.- Arbustos o árboles de hasta 10 m. de altura. Hojas alternadas de hasta 10 cm. de longitud, de forma oblonga o elíptica, enteras, obtusas o agudas en la punta, peciolo de unos 4 mm. de longitud con dos glándulas de sal en la base foliar. Las flores son pequeñas y presentan brácteas ovadas o lanceoladas, agregadas en capítulos subglobosos de 3 a 5 mm. de diámetro, los panículos terminales son densos; las flores en general son de color verde o blanco y no presentan pétalos; con 5 a 10 estambres biserials en donde las anteras tienen forma de corazón. Ovario unilocular de 1 mm. de longitud, estilo cubierto con pelos y rodeado en la base por un disco carnoso. Frutos de color púrpura, coriáceos, densamente agrupados, de unos 3 por 3.5 mm., coriáceos y recurvados hacia el apex, con restos del cáliz adherido e imbricados en un conjunto subgloboso o de estructura cónica de 10 a 15 mm. de largo por 7 a 13 mm. de ancho; con pericarpo esponjoso aerenquimático.

Habitat.- Esta especie se encuentra generalmente sobre sustratos arenosos y detrás de dunas, en donde se forman pocetas intermareales.

Distribución.- Zonas tropicales y subtropicales de América y África occidental.

Distribución.- Desde Daytona Beach, Florida, Bahamas, Indias Occidentales hasta Brasil. En el Pacífico americano se extiende desde México hasta el norte del Perú y las Islas Galápagos. Costa occidental de África, entre Senegal y Angola.



Fig. 3.- Forma general de un arbusto de *Conocarpus erectus*.

FAMILIA AVICENNIACEAE

Avicennia germinans (Linnaeus)

Sinónimos:

Avicennia nitida Jacq.

Avicennia elliptica Holm.

Avicennia tomentosa Jacq.

Avicennia meyeri Miq.

Nombre común: Iguanero (Pacífico colombiano), Mangle Negro.

Descripción.- Árboles de más de 20 m. de altura, de corteza oscura, aunque los troncos jóvenes, lo mismo que ramas tiernas, presentan una cobertura pubescente.



Fig. 4.- Detalle de *Avicennia germinans*. Forma general de las hojas y racimos florales, forma de los frutos embrionados y detalle de la flor.

Las hojas son generalmente estrechas y elípticas, oblongas o lanceoladas, unas tres veces más largas que anchas o menos, a veces con los márgenes enrollados hacia el lado abaxial. Las hojas se caracterizan por una coloración verde opaca por el haz, mientras que el envés está cubierto con cortos pelos (tomentosos) de color gris-verdoso.

Las flores son sésiles y opuestas, agrupadas a lo largo del raquis, formando hasta 15 pares, con pequeñas brácteas verde claro; cáliz verdoso con 5 lóbulos ovados de 3 a 5 mm. de largo por 2 a 3 mm. de ancho, con la superficie externa pubescente y el lado interno liso. Hay 5 sépalos imbricados y elípticos; la corola es blanca con tonalidades amarillentas hacia la base, dividida en 4 lóbulos, en donde dos son desiguales y generalmente de 12 a 20 mm. de largo. Hay cuatro estambres insertos en la base del tubo de la corola, anteras de color negro. El ovario es pequeño con un estigma bilobulado. El fruto es una cápsula oblicua con exocarpo carnoso dehiscente con dos valvas de unos 20 a 40 mm. de largo; embrión vivíparo con una radícula pubescente.

Las raíces son largas y horizontales con respecto al suelo, caracterizándose por emitir raíces secundarias llamadas pneumatóforos, que funcionan como estructuras intercambiadoras de gases, lo que le permite ocupar suelos anaeróbicos.

Habitat.- Esta especie ocupa los playones fangosos y fangoarenosos, generalmente detrás del cinturón de *Rhizophora*, en donde ocupa suelos más elevados y estabilizados.

Distribución.- Florida, Bahamas, Indias Occidentales, hasta Brasil. En el Pacífico americano se extiende desde México hasta el norte del Perú. África occidental.

Observaciones.- *Avicennia germinans* presenta un estilo que sobrepasa los estambres; las hojas son lanceoladas, con una relación de tres veces el largo por el ancho o menor, siendo una longitud promedio unos 15 cm. *Avicennia tonduzii* se diferencia de *A. germinans*, porque tiene un estilo relativamente corto, por lo menos más corto que los estambres. Las hojas son estrechas y lanceoladas, con una relación de tres a cinco veces el largo por el ancho.

Avicennia tonduzii Moldenke

Nombre común: Iguanero (Pacífico colombiano), Mangle Negro

Descripción.- Árboles de unos 12 m. de altura o más, generalmente frondosos, con ramas tetragonales; las ramas más jóvenes son pubescentes. Las hojas son numerosas de un color verde brillante en la superficie (haz) y gris en el envés, oblongas o elongadas e incluso elípticas de 73 a 170 mm. de longitud y de unos 16 a 48 mm. de ancho; enteras, obtusas o agudas apicalmente.

Las inflorescencias son axilares, formándose ramificaciones compactas. Las flores son sésiles, cáliz verdoso pubescente; cinco sépalos imbricados de 2.5 mm. de largo, redondeados apicalmente y densamente vellosos; corola cilíndrica, lisa, dividida en 4 lóbulos, con 4 estambres insertos a unos 0.5 mm. de la base del tubo de la corola; los filamentos miden unos 1.5 mm. de largo. El estilo mide 0.75 mm. de largo y es mucho más corto que los estambres.

Distribución.- Pacífico tropical americano.

Nota.- Según Moldenke (1973) esta especie es muy semejante a *Avicennia africana*.

FAMILIA RHIZOPHORACEAE

Rhizophora mangle Linnaeus

Sinónimo:

Rhizophora samoensis Salvoza

Nombre común: Mangle, Mangle Rojo.

Descripción.- Árboles de hasta más de 30 m. (en el Pacífico colombiano) con troncos relativamente rectos cuando crece en rodales, de 80 cm. de diámetro. La corteza es gris clara, relativamente lisa; corteza interior rosada, corazón café rojizo. Madera con un peso específico de 0.9 a 1.2, sin anillos de crecimiento.

Las hojas se agrupan en las zonas apicales de las ramas, con internudos cortos, yemas de hasta 10 cm. de largo, cubiertas con un par de escamas estipulares verdes, que envuelven a las hojas en desarrollo; internamente la estípula presenta, hacia la base, una doble hilera de glándulas mucilaginosas y al desprenderse dejan una cicatriz anular. Los peciolos están ligeramente aplanados y miden de 5 a 25 mm. de largo. Las hojas son opuestas, sin pubescencias, de hasta 20 cm. de largo y unos 10 cm. de ancho, puntas romas con el borde ligeramente enrollado hacia abajo. Las panículas miden de 3 a 14 cm. de largo por unos 10 cm. de ancho, caracterizándose por ramificarse en dos pedúnculos largos y angulares con 2 ó 4 flores. El hipanto de la flor es una campana amarilla de unos 5 mm. de largo con 4 sépalos carnosos de hasta 10 mm. de largo; son persistentes en el fruto. Hay 4 pétalos angostos de unos 7 mm. de largo, de color blanco o café claro, lanosos por dentro y doblados hacia abajo; hay 8 estambres de unos 5 mm.; el pistilo presenta un ovario ínfero, cónico en el ápice, con dos óvulos en cada celda, estilo delgado de unos 4 mm. de largo, estigma con 2 lóbulos. La semilla única germina dentro del fruto cónico, desarrollándose un hipocótilo largo de color verde con tonalidades café hacia la región apical. Este embrión alcanza un promedio de longitud de unos 25 cm.

Este árbol desarrolla raíces en forma de zancos y raíces aéreas pendulares, que se originan en las ramas.

Habitat.- Esta especie se desarrolla frecuentemente sobre bordes marinos y estuarinos, con sustratos inestables, expuestos a la acción de las mareas, pero no expuestos directamente al oleaje y ésta es una de las razones por las cuales se les encuentra generalmente detrás de barras arenosas, las cuales amortiguan el oleaje y el depósito de arena. También ocupan playas limosas y fangosas a lo largo de las zonas de desembocaduras de los ríos.

Distribución.- Se distribuye en ambas costas de América Tropical, extendiéndose en el Pacífico americano desde México hasta la zona de Tumbes, en el norte de Perú, Islas Galápagos. Costa occidental de África tropical. En el Indo-Pacífico se presenta en las Islas de Nueva Caledonia, Fidji y Tonga.

Observaciones.- *Rhizophora mangle* se caracteriza por racimos florales relativamente pequeños, con un máximo de dos bifurcaciones y un número generalmente no superior de 4 flores por racimo.

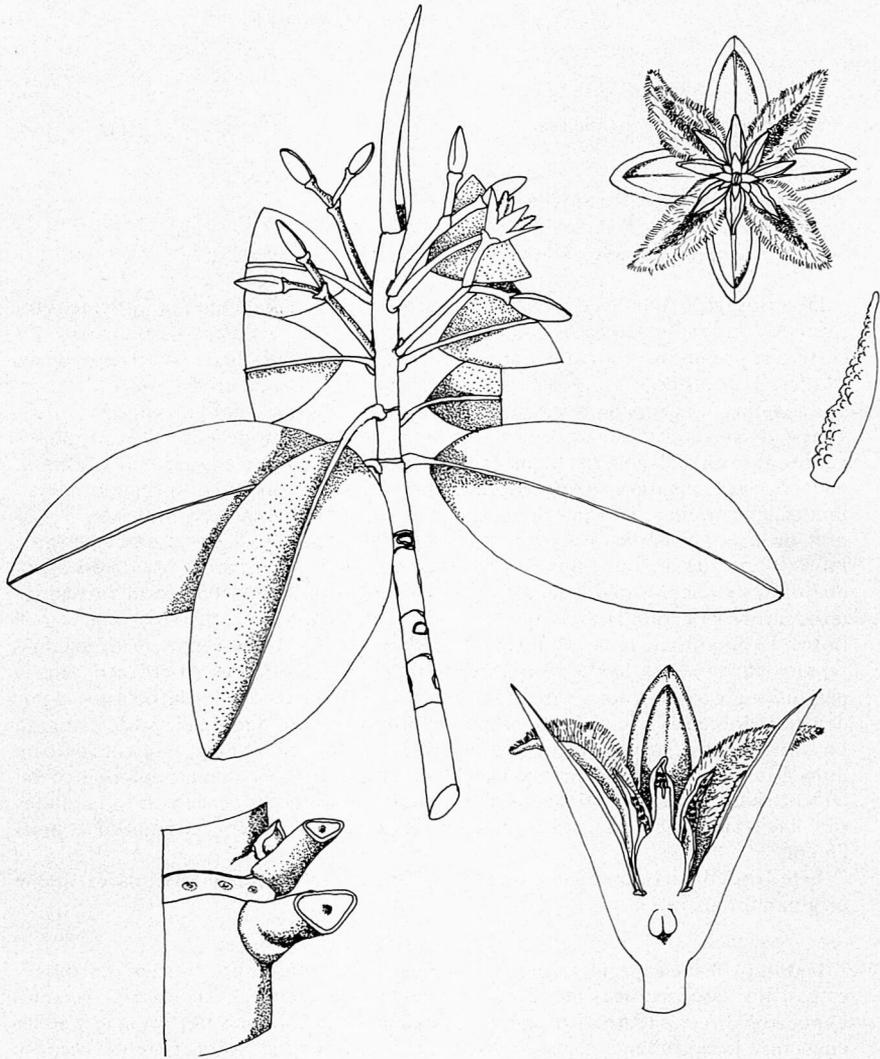


Fig. 5.- Detalle de *Rhizophora mangle*. Forma general de las hojas y racimos florales. Detalle que muestra un anillo foliar con yema floral. Detalle de las flores y anteras.

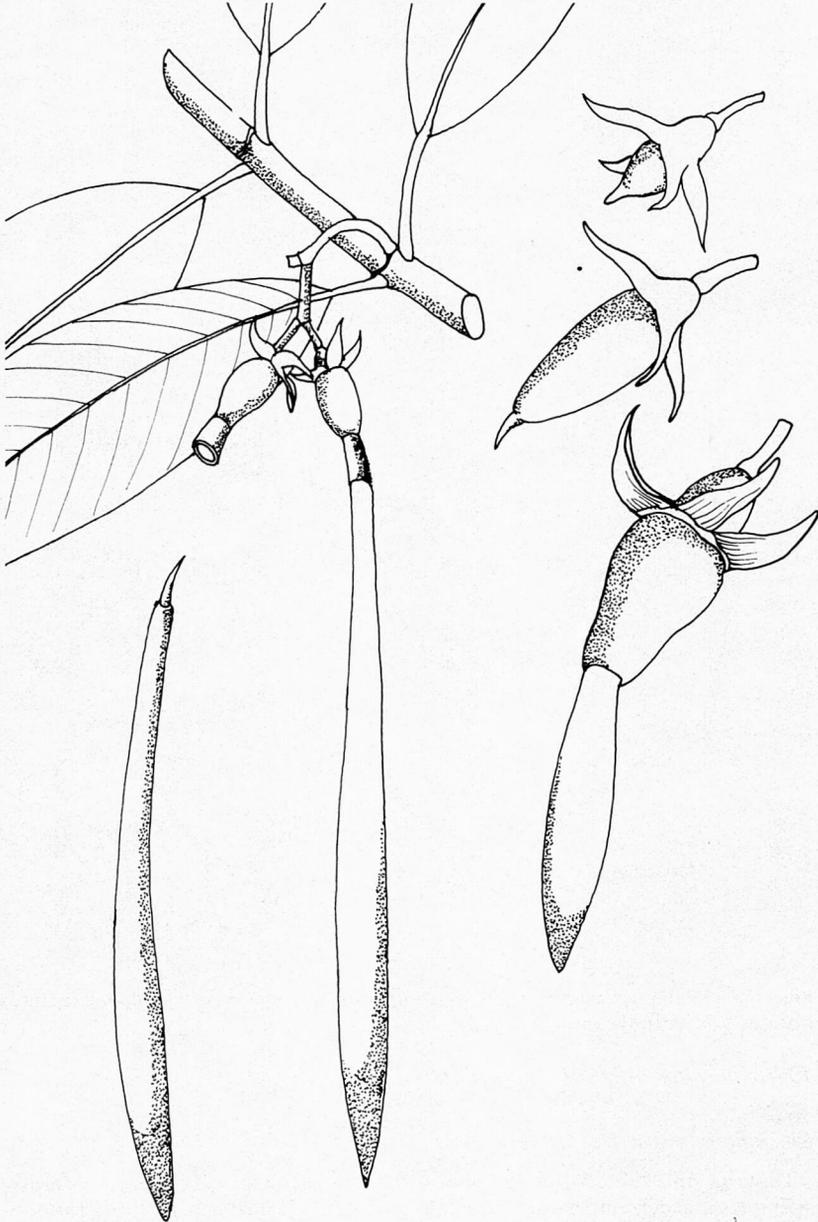


Fig. 6.- Desarrollo del fruto y embrión de *Rhizophora* sp.

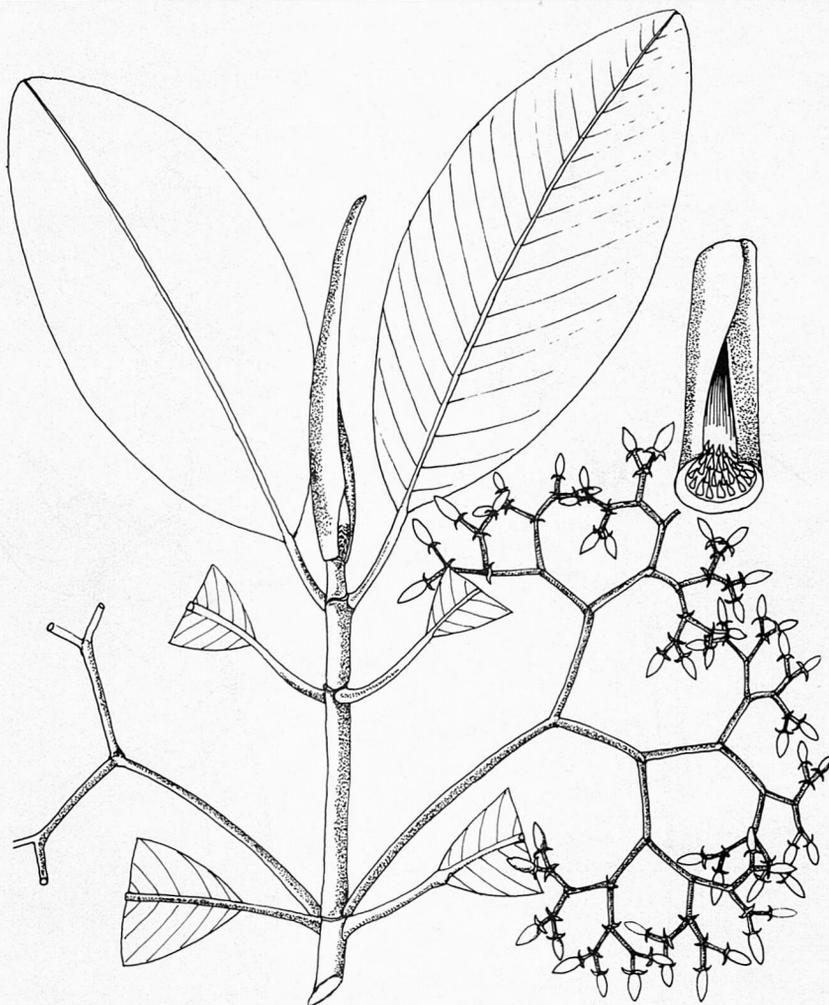


Fig. 7.- Detalle de *Rhizophora harrisonii*. Forma general de las hojas y racimos florales y la estípula (aumentada).

Rhizophora harrisonii Leechman

Sinónimo:

Rhizophora brevistyla Salvoza

Descripción.- Pedicelos de 5 a 7 mm. de largo. Hojas elípticas con el apex obtuso, ligeramente decurrente hacia los peciolo, miden de 15 a 20 mm. de largo. Inflorescencia con ramificaciones dicotómicas múltiples, siempre con más de 2 ó 4 flores (como en *R. mangle*), siendo un número normal el de 15 a 20 flores; pedúnculo primario de 15 a 35 mm. de largo con pedicelos de 3 a 10 mm. Yemas florales ovoides, sépalos de 8 a 8.5 mm. de largo por 3.5 a 4 mm. de ancho, pétalos involutos de 6 a 7 mm. de largo por 1.5 mm. de ancho, estambres de 8.5 de largo. Las brácteas

son agudas con la nervadura central de los sépalos de color rojizo. Radícula de unos 30 cm. de largo.

Habitat.- El mismo que *R. mangle*.

Distribución.- Desde Costa Rica, hasta Túmbez en el norte de Perú.

Observaciones.- *Rhizophora harrisonii* se diferencia de otras especies de mangle por sus racimos florales, con múltiples bifurcaciones, con abundantes flores (por lo menos más de 4 por racimo).

Rhizophora racemosa G.F.W. Meyer

Descripción.- Esta especie se caracteriza por presentar pedicelos de 3 a 4 mm. de largo, obtusos en el apex. Embriones largos, de más de 30 cm. de longitud, pudiendo alcanzar tallas de hasta 60 cm.

Distribución.- Esta es la especie más común en la costa de Africa occidental, siendo menos frecuente en América; según Ding Hou (1960) no se ha reportado para el Pacífico americano.

Observaciones.- Esta especie se diferencia de las demás por sus pedicelos cortos y robustos y por sus embriones extremadamente largos, alcanzando incluso más de 60 cm. de longitud.

FAMILIA THEACEAE

Pelliciera rhizophorae Triana y Planchon

Nombre común: Piñuelo, Mangle Piñuelo.

Descripción.- Árboles, de hasta unos 15 m. de altura, con tronco relativamente recto y pocas ramificaciones, estas se concentran hacia la región apical; el tronco se ensancha hacia la base, en donde se desarrollan fuertes raíces tabloides a manera de contra-fuerzas, cubiertas con lenticelas de color café claro; todo el tejido interno, con excepción de los tubos conductores, es esponjoso y juega un papel muy importante en la fisiología del intercambio de gases. Hojas sésiles oblanceoladas, agrupadas en la región apical de las ramas, coriáceas, con cutícula cerosa, acuminadas, con un borde denticulado. Estos denticulos le dan al borde interno de la hoja un aspecto aserrado y corresponden a los restos de glándulas secretoras, las cuales una vez secas adquieren este aspecto aserrado, desprendiéndose incluso de la hoja. Hacia la base de las hojas aparece un par de estructuras glandulares que parecen corresponder a nectarios extraflorales. Las flores se desarrollan envueltas en dos grandes brácteas de color rojizo o rosadas; las flores son sésiles, solitarias, hermafroditas de unos 70 mm. de largo y en extremo delicadas; hay 5 sépalos glabros, deciduos de unos 10 mm. de longitud, 5 pétalos blancos, agudos en la punta y anchos hacia la base. 5 estambres con anteras alargadas; los filamentos están soldados a hendiduras presentes en la columna del estilo; el pistilo es cónico de unos 70 mm. de largo; el estilo se mantiene durante todo el proceso ontogénico del fruto. Ovario bilocular, con un lóculo abortado. Fruto provisto de un grueso mucron flotante esponjoso, armado de un espolón, y cubierto externamente con lenticelas; mide unos 90 mm. de ancho; la semilla es grande con cotiledones carnosos.

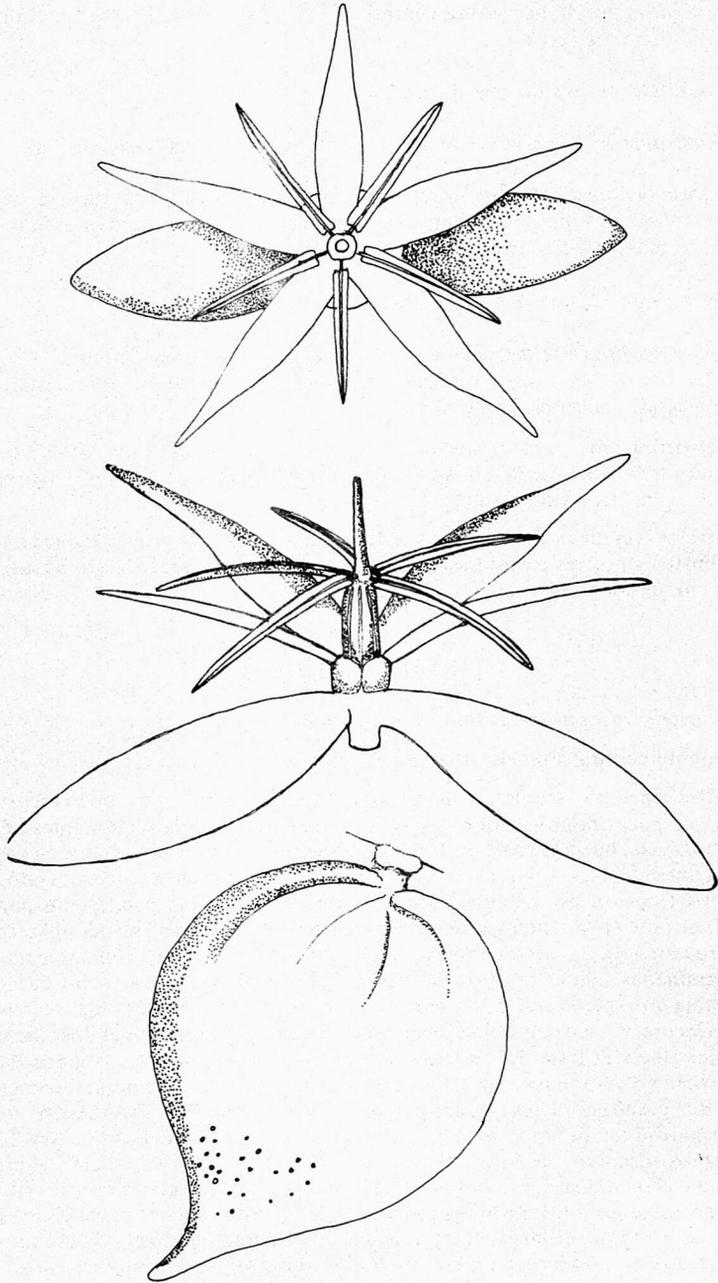


Fig. 8.- Detalle floral y fruto de *Pelliciera rhizophorae*.

Notas: Las flores son polinizadas o visitadas frecuentemente por colibrís del género *Amazilia*, existiendo además una estrecha asociación con hormigas del género *Azteca*.

Habitat.- Este mangle se encuentra generalmente sobre bancadas estabilizadas hacia la desembocadura de los ríos, o sobre sustratos terciarios erosionados, como los que se encuentran en Buenaventura y Bahía Málaga. Existen grandes rodales en la Ensenada de Utría.

Distribución.- Kobuski (1951), Pannier y Pannier (1977), dan la distribución de *Pelliciera rhizophorae* sólo para el Pacífico americano, entre Costa Rica y el Golfo de Guayaquil, incluyendo la zona de Túmbez. Pero recientemente, Calderón-Sáenz (1983) reporta esta especie para el Caribe colombiano, en la Bahía de Cartagena.

Las otras especies de mangle, como *Pelliciera rhizophorae*, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus* y *Mora megistosperma* no presentan mayores dificultades sistemáticas y se reconocen fácilmente en el campo.

En este trabajo incluimos a *Mora megistosperma* ("Nato") dentro de los manglares, por ser un árbol tolerante al agua salobre y poseer adaptaciones para ocupar sustratos anaeróbicos y fangosos, características estas comunes a todos los manglares. Además, sus semillas se dispersan por el agua y germinan rápidamente, utilizando una estrategia bastante similar a la de *Pelliciera rhizophorae*. Pero realmente la comunidad de Nato forma parte del bosque de transición, entre los pantanos de agua salada y dulce, compartiendo este habitat con comunidades de *Euterpe* spp. (Naidí), palmas que incluyen pneumatóforos (como los de *Avicennia*) en sus raíces superficiales, lo que les permite ocupar sustratos anaeróbicos.

Esperamos que con este trabajo básico se despierte el interés por la sistemática de estos grupos y con trabajos posteriores se pueda aclarar del todo, la sistemática de estas especies.

FAMILIA CAESALPINACEAE

Mora megistosperma (Pittier) Britton y Rose

Sinónimo:

Mora oleifera

Nombre común: Nato, mangle Nato, Nato Rojo.

Descripción.- Árboles de más de 30 m. de altura, con fuertes raíces tabloides, ramificadas y cubiertas con lenticelas. Corteza café rojiza, albura crema y duramen rojo oscuro.

Las hojas son paripinadas, alternas con dos pares de folíolos opuestos ovados, coriáceos y glabros, base asimétrica y ápice agudo; miden unos 15 cm. No hay estípulas. Las flores son blancas, dispuestas en espigas, son axiales y terminales. El fruto es una legumbre en forma de riñón, de unos 30 cm. de largo, generalmente con una o dos semillas; son dehiscentes. La semilla presenta un mucrón flotante, lo que determina sus mecanismos de dispersión. Anclado en el sustrato germinan rápidamente, abriéndose dos gruesos cotiledones.

Habitat.- Esta especie se asocia frecuentemente con bosques de *Avicennia* y *Rhizophora*, encontrándose generalmente en sustratos estabilizados, pero anaeróbicos, expuestos a mareas con aguas salobres de menos de 20 partes por mil; forma parte del típico bosque de transición.

Distribución.- Zonas inundables, expuestas a agua dulce y salobres del Pacífico americano, entre Costa Rica y el Golfo de Guayaquil.

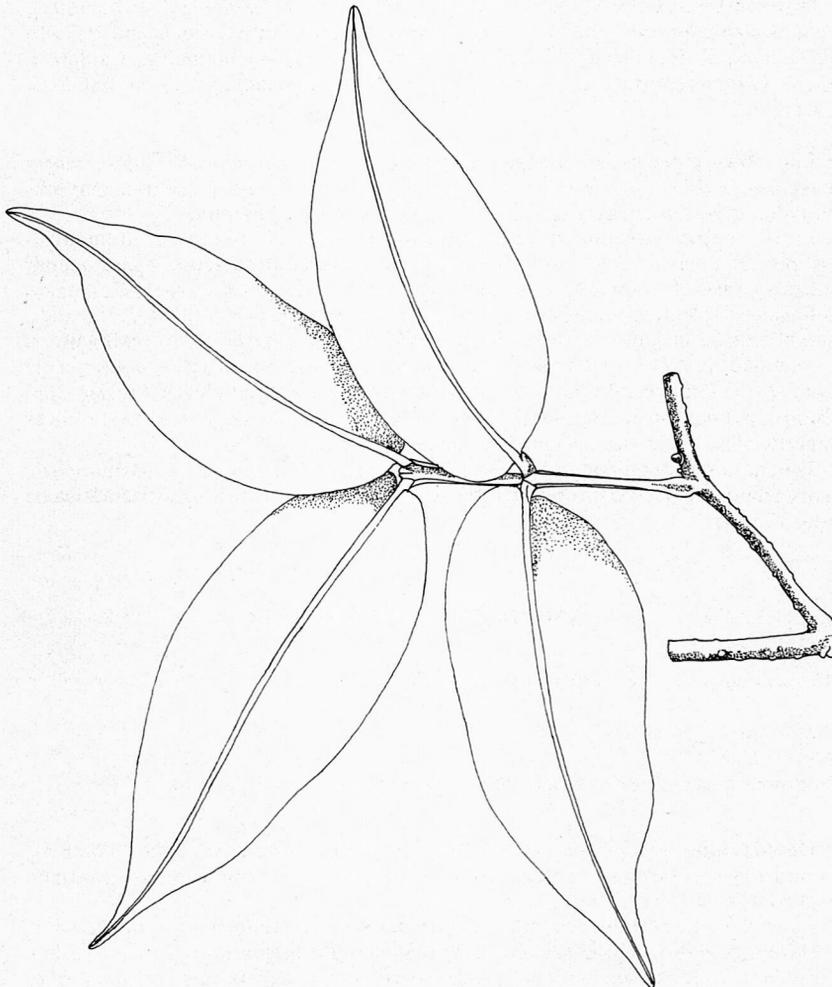


Fig. 9.- Detalle foliar de *Mora megistosperma*.



Fig. 10.- Árboles de Nato (*Mora megistosperma*) en el medio. Se pueden observar las fuertes raíces tabloides conocidas localmente como "bambas".

DISCUSION

Cuando se trabaja en el campo se aprecia claramente la dificultad que existe para diferenciar correctamente las diferentes especies de *Rhizophora* en el Pacífico colombiano, ya que es muy frecuente encontrar árboles con características intermedias o no bien definidas e incluso en un mismo árbol se pueden encontrar sensibles variaciones. A pesar de todas estas dificultades se acepta como regla más o menos efectiva que *Rhizophora mangle* presenta inflorescencias con un número máximo de 4 flores y embriones de 25 cm. de longitud, mientras que *Rhizophora harrisonii* presenta inflorescencias muy ramificadas con abundantes flores (más de 4) y embriones de unos 30 cm. de largo. *Rhizophora racemosa* se reconoce por sus pedicelos cortos, que no sobrepasan los 4 mm. de longitud y tienen embriones de hasta 65 cm. de largo.

Pero todos estos aspectos requieren de más investigación y esto se aprecia claramente al examinar la revisión del género *Rhizophora* que hace Ding Hou (1960)

Las diferencias entre *Avicennia germinans* y *A. tonduzii* tampoco son fáciles de reconocer en el campo, ya que se basan fundamentalmente en la longitud del estilo con respecto a los estambres, característica esta no siempre bien definida, lo que lleva a identificaciones subjetivas. La relación entre el largo y ancho de la hoja también sufre variaciones, pero se cumple en un alto número de casos, siendo un criterio bastante útil.

BIBLIOGRAFIA

- Breteler, F.J. 1969. The Atlantic species of *Rhizophora*. Acta Bot. Neerl. 18 (3): 431-441.
- Calderón - Sáenz, E. 1983. Hallazgo de *Pelliciera rhizophorae* Triana y Planchon (Theaceae) en la costa del Atlántico, con observaciones taxonómicas y biogeográficas preliminares. Boletín Museo del Mar, No. 11: 100-111.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Colombiana Cienc. Exactas, Fis., Nat. 10: 221-264.
- Chapman, V.J. 1970. Mangrove phytosociology. Trop., Ecol. 11: 1-19.
- Chapman, V.J. 1976. Mangrove Vegetation. J. Cramer, Germany. 447 pp.
- Exell, A. W. 1958. Flora of Panamá (COMBRETACEAE). Annals of the Missouri Botanical Garden, Vol. 45, No. 2: 162-164.
- Gregory, D.P. 1958. Rhizophoraceae. Annals of the Missouri Botanical Garden, 45: 13-140.
- Hernández, A. y K. Mullen. 1976. Productividad primaria neta en un manglar del Pacífico colombiano. Memorias del Seminario sobre el Océano Pacífico Sudamericano, Universidad del Valle-Cali, 665-687 pp.
- Hou, Ding. 1960. A review of the genus *Rhizophora*, with special reference to the Pacific species. Blumea, Vol. X. No. 2: 626-634.
- Kobuski, C.L. 1951. Studies on the THEACEAE, XXIII: Genus *Pelliciera*. J. Arn. Arb. XXXII: 256-267.
- Moldenke, H.N. 1960. Materials toward a Monographs of the Genus *Avicennia* I. Phytologia 7: 123-168.
- Moldenke, H.N. 1973. Flora of Panamá. AVICENNIACEAE. Vol. 60, No. 1: 149-154.
- Pannier, F. y R.F. Pannier. 1977. Interpretación fisioecológica de la distribución de manglares en las costas del continente sudamericano. Interciencia 2, No. 3: 153-161.
- Salvoza, F.M. 1936. *Rhizophora*. Nat. Appl. Sci. Bull. Univ. Philippines 5: 179-237.
- Vu Van Cuong, H. 1964. Nouveautés pour la Flora du Camboge, du Laos, et de Vietnam (Rhizophoraceae, Sonneratiaceae, Myrtaceae). Addisonia 4: 343-347.
- West, R.C. 1956. Mangrove Swamps of the Pacific Coast of Colombia. Ann. Assoc. Am. Geogr. 46: 98-121.
- West, R.C. 1977. Tidal salt-marsh and mangal formations of middle and south America. En Ecosystems of the World. Vol I Wet Coastal ecosystems (V.V. Chapman ed.) Amsterdam-Oxford-New York, Elsevier Publ. Company.: 193-212.