



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**FACTORES EDÁFICOS EN LA ESTRUCTURA
DE LA VEGETACIÓN ACUÁTICA DE LOS
BORDOS DE PLAYA (CORDONES LITORALES)
EN LOS PANTANOS DE CENTLA, TABASCO.**

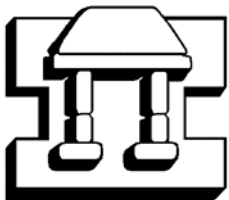
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

OSCAR LUIS HERNÁNDEZ MARTÍNEZ



IZTACALA

DIR. TESIS: M en C. PEDRO RAMÍREZ GARCÍA ARMORA

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, EDO. MÉXICO

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*A mí amada familia con todo mi corazón,
por todo el amor, infinita paciencia y apoyo que siempre me han brindado. De manera muy
especial a mis padres, Aída y Manuel. Y aún más en especial a mi Mamá.*

*A María con amor,
porque en la calidez de su amor e infinita comprensión encontré el refugio de
ensueño que había esperado y buscado desde siempre.*

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Aída y Manuel, por su infinita paciencia y comprensión, y por todo lo que me han dado y porque gracias a su apoyo he llegado hasta este punto de mi vida.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte de su gran comunidad.

A mi asesor, el M. en C. Pedro Ramírez García Armora; por todo el apoyo, paciencia y amistad que a lo largo de estos años me ha demostrado. Le agradezco todo el tiempo que ha invertido en mí.

Al laboratorio de Vegetación Acuática, por permitirme el uso de su equipo e instalaciones para la realización de este trabajo. Sobre todo, al Dr. Antonio Lot, por permitirme ser parte de grupo de trabajo.

A la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, por el apoyo brindado para la realización de este trabajo, por medio del proyecto “Evaluación espacial y temporal de la vegetación acuática de los bordos de playa (cordones litorales), en los Pantanos de Centla, Tabasco”.Clave 99-06-004-T.

Al personal de la Estación Biológica “Tres Brazos”, por la infraestructura y apoyo otorgados durante el trabajo de campo.

Al M. en C. Francisco Ramos Durón, por su apoyo en el procesamiento de las muestras suelo.

Al Dr. Agustín Quiroz Flores, M en C. Gabriel Gutiérrez Granados y muy en especial a la Biól. María del Carmen Flores Carmona, por sus valiosos comentarios, observaciones e indicaciones que contribuyeron en gran medida al enriquecimiento de este trabajo.

A mis compañeras y amigas del laboratorio de vegetación acuática: a Tere, por su ayuda en mis primeros pasos en el uso de la computadora y, a Fátima Godínez, por las interminables caminatas y aventuras por los Pantanos de Centla.

A mis hermanas: Nancy, Adriana, Soco, Caty, Marce y Myrna, y hermanos: Manuel y Javier, por todo lo que me han dado y hemos aprendido juntos.

A mi amada María, por todo el amor, paciencia, comprensión, ayuda, tiempo y porque gracias a ella este trabajo pudo llegar a feliz término. Con todo mi ser gracias María.

A mis Maestros y amigos de FES Iztacala: Panchito y Daniel, por todos los excelentes momentos de enseñanza dentro y fuera de las aulas de clase, y por su invaluable amistad.

A Gema Ugarte Briones, gracias de pensamiento, palabra y corazón, por todo, absolutamente por todo.

Y finalmente, a todas aquellas personas e instituciones, ausentes y presentes que de alguna forma han contribuido o han estado involucrados en mi formación académica, profesional y personal.

Gracias a todos

CONTENIDO

	Pág.
RESÚMEN -----	1
INTRODUCCIÓN -----	2
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA -----	6
MARCO DE REFERENCIA -----	6
Definición de Humedal -----	6
Clasificación de Humedales -----	7
Suelos de Humedales-----	10
Vegetación de los humedales -----	12
Formas de vida-----	14
ANTECEDENTES: -----	15
Vegetación acuática -----	15
Vegetación acuática en el estado de Tabasco-----	16
Estudios realizados en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla -----	18
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO -----	19
ASPECTOS FÍSICOS -----	19
Localización geográfica-----	19
Clima -----	19
Fisiografía y topografía -----	21
Geología -----	22
Hidrología -----	23
Edafología -----	23
ASPECTOS BIÓTICOS -----	25
Flora -----	25
Comunidades de Hidrófitas-----	26
Selva Mediana Subperennifolia de <i>Bucida buceras</i> L. (Pukteal) -----	27
Selva Baja Subperennifolia de <i>Haematoxylon campechianum</i> (Tintal) -----	28
Manglar-----	28
Matorral de <i>Dalbergia brownii</i> (Mucal) -----	29
Palmar de <i>Acoelorrhaphe wrightii</i> (Tasistal) -----	29
Palmar de <i>Sabal mexicana</i> (Guanal)-----	29
Vegetación riparia-----	30
Cultivos y potreros -----	30
Fauna -----	30

	Pág.
OBJETIVOS -----	32
Objetivo general.-----	32
Objetivos particulares.-----	32
MATERIALES Y MÉTODOS -----	33
FASE DE GABINETE-----	33
FASE DE CAMPO-----	33
Selección de los sitios de muestreo-----	33
Suelo-----	34
Vegetación-----	34
FASE DE LABORATORIO-----	36
ANÁLISIS ESTADÍSTICO-----	37
RESULTADOS -----	38
SUELO-----	38
Nitrógeno total (NTk)-----	39
Fósforo total (PTk)-----	41
pH-----	43
Materia orgánica (M.O.)-----	45
Densidad aparente (D.Ap)-----	47
Textura-----	49
VEGETACIÓN-----	52
Composición florística-----	52
Estructura de la comunidad-----	52
CORRELACIÓN ENTRE SUELO-VEGETACIÓN-----	58
Análisis de Correlación-----	58
Análisis Discriminante-----	61
Análisis de Componentes Principales-----	66
DISCUSIÓN -----	72
SUELO-----	72
Propiedades del suelo-----	73
VEGETACIÓN-----	81
Composición florística-----	81
Estructura de las comunidades de hidrófitas y tolerantes.-----	82
CONCLUSIONES -----	85
BIBLIOGRAFIA -----	86

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

	Pág.
Tabla 1. Clasificación simplificada de Humedales-----	8
Tabla 2. Humedales de especial importancia en México-----	9
Tabla 3. Valor promedio de las características químicas y físicas del suelo -----	38
Tabla 4. Composición florística de la comunidad de hidrófitas y tolerantes -----	54
Tabla 5. Matriz de correlación entre las variables químicas y físicas del suelo y parámetros estructurales de la vegetación-----	60
Tabla 6. Estadísticos de prueba de las funciones discriminantes para las variables analizadas del suelo-----	61
Tabla 7. Coeficientes canónicos estandarizados de las variables analizadas del suelo para cuatro funciones discriminantes -----	62
Tabla 8. Estadísticos de prueba de las funciones discriminantes para las especies con mayor dominancia -----	64
Tabla 9. Coeficientes canónicos estandarizados de las especies de hidrófitas y tolerantes analizadas para cuatro funciones discriminantes-----	64
Tabla 10. Eigenvalores y porcentajes de la matriz de correlación de las variables abióticas y bióticas de los sitios de estudio -----	66
Tabla 11. Matriz de correlación entre variables originales y componentes principales -----	67
Tabla 12. Eigenvalores y porcentajes de la matriz de correlación de las variables abióticas y bióticas de los sitios de estudio -----	69
Tabla 13. Matriz de correlación entre variables originales y componentes principales -----	70
Figura 1. Localización del área de estudio -----	20
Figura 2. Temperatura y precipitación pluvial media anual-----	21
Figura 3 a-e. Variación del nitrógeno total del suelo y de la tabla de agua -----	40
Figura 3 f. Valor promedio del nitrógeno total del suelo-----	40
Figura 4 a-e. Variación del fósforo total del suelo y de la tabla de agua -----	42

	Pág.
Figura 4 f. Valor promedio del fósforo total del suelo -----	42
Figura 5 a-e. Variación del pH del suelo y de la tabla de agua -----	44
Figura 5 f. Valor promedio del pH del suelo-----	44
Figura 6 a-e. Variación de la materia orgánica del suelo y de la tabla de agua-----	45
Figura 6 f. Valor promedio de la materia orgánica del suelo -----	46
Figura 7 a-e. Variación de la densidad aparente del suelo y de la tabla de agua -----	48
Figura 7 f. Valor promedio de la densidad aparente del suelo -----	48
Figura 8 a-e. Variación del tamaño de partícula del suelo y de la tabla de agua -----	51
Figura 8 f. Valor promedio del tamaño de partícula -----	51
Figura 9. Variación del valor de importancia de hidrófitas y tolerantes -----	56
Figura 10. Logaritmo del valor de importancia de hidrófitas y tolerantes-----	57
Figura 11. Diagrama de dispersión de los cinco sitios en las dos funciones discriminantes para las variables del suelo analizadas-----	63
Figura 12. Diagrama de dispersión de los cinco sitios en las dos funciones discriminantes para las especies de hidrófitas y tolerantes analizadas -----	65
Figura 13. Proyección de las variables activas (suelo) y suplementarias (hidrófitas) en dos dimensiones -----	67
Figura 14. Proyección en dos dimensiones de los sitios de muestreo con base en los dos primeros componentes principales -----	68
Figura 15. Proyección de las variables activas (suelo) y suplementarias (hidrófitas) en dos dimensiones -----	70
Figura 16. Proyección en dos dimensiones de los sitios de muestreo con base en los dos primeros componentes principales -----	71

RESUMEN

Los humedales se encuentran entre los ecosistemas más importantes sobre la tierra. Proporcionan una gran variedad de servicios a la naturaleza y al ser humano, lo que les confiere un gran valor desde el punto de vista tanto ecológico como socioeconómico. Además, se llevan a cabo complejos procesos biológicos y ecológicos entre sus principales componentes que permiten el desarrollo de una gran diversidad. Las complejas interacciones entre los principales componentes de un humedal hacen que estos hábitats figuren entre los ecosistemas más productivos de la tierra. El suelo, el agua y la vegetación acuática son tres de los componentes más sobresalientes de este ecosistema. La interacción entre estos es de gran importancia, ya que sobre todo las variaciones en las propiedades físicas y químicas del suelo influyen en la distribución de las hidrófitas

El objetivo principal del presente trabajo fue evaluar la influencia de algunas propiedades químicas y físicas del suelo sobre los parámetros estructurales de la vegetación acuática de los cordones litorales de los Pantanos de Centla, Tabasco. Para esto se seleccionaron cinco sitios representativos de las comunidades de hidrófitas y se analizaron: 1) las propiedades químicas y físicas del suelo determinando el porcentaje de nitrógeno total (NT), fósforo total (PT), materia orgánica (MO), pH, densidad aparente, textura y color en húmedo y seco 2) la estructura de la vegetación evaluando la frecuencia relativa, densidad relativa, dominancia relativa, valor de importancia (VI); y 3) la relación entre las variables fisicoquímicas del suelo y estructurales de la vegetación.

Los suelos del área de estudio presentaron contenidos de MO altos y muy altos (11-54 %), concentraciones de nutrimentos de bajas a moderadas (NT 0.40-1.91 %; PT 0.093-0.137 %), pH de ligero a moderadamente ácido (6.36-5.44), colores oscuros, texturas finas, dominando las de tipo migajón-arcillosa y migajón-arcillo-arenosa. Por otra parte, las especies de hidrófitas más sobresalientes por su VI fueron: *Cladium jamaicense* (32.9 %), *Typha domingensis* (21.9 %), *Cyperus articulatus* (21.9 %), *Thalia geniculata* (6.6 %), *Eleocharis interstincta* (59.1 %), *Ipomoea jalapa* (1.9), *Polygonum sp.* (5.4) y la gramínea *Setaria scheelei* (50.5 %). El análisis estadístico mostró que existen correlaciones significativas ($p < 0.05$) entre el nitrógeno total, materia orgánica, textura y densidad aparente del suelo y los parámetros estructurales de *C. jamaicense* y *E. interstincta*.

INTRODUCCIÓN

Los humedales son áreas naturales que pueden ser encontradas en casi cualquier parte del mundo, y en todos los climas. Estos pueden variar en tamaño, desde un estanque pequeño hasta grandes extensiones. Debido a la amplia distribución y las condiciones ambientales en las cuales aparecen los humedales, el término “humedal” puede interpretarse en forma diferente por diferentes autores. Sin embargo, existen, tres características principales que deberán ser consideradas para caracterizar un humedal: 1) la presencia de agua en forma permanente o temporal, 2) suelos hidromorficos y 3) la presencia de vegetación y/o organismos únicos adaptados a dichas condiciones húmedas (Delgado y Stedman, 2004).

La importancia de los humedales ha variado con el tiempo. En el periodo carbonífero, es decir, hace 350 millones de años, cuando predominaban los ambientes pantanosos, los humedales produjeron y conservaron muchos combustibles fósiles, carbón y petróleo de los que hoy dependemos (Mitsch, y Gosselink, 1993). Los humedales situados a orillas de los grandes ríos como el Tigris, Éufrates, Níger, Nilo, Indo y Mekong, nutrieron las grandes civilizaciones de la historia. Estos humedales aportaron pescado, agua para beber, tierras de pastoreo, vías de transporte, y como ocupaban un lugar en la mitología, el arte y la religión, llegaron a formar parte integrante de la vida cultural de los primeros pueblos (Gren, 1995).

Los humedales han sido descritos como *los riñones de la naturaleza*, a causa de las funciones que pueden desempeñar en los ciclos hidrológicos y químicos, y como *supermercados biológicos*, en razón de las extensas redes tróficas y la rica diversidad biológica que sustentan (Mitsch y Gosselink, 1993).

Las complejas interacciones entre los principales componentes de un humedal como son: el agua, los suelos, la topografía, los microorganismos, las plantas y los animales hacen que estos hábitats figuren entre los ecosistemas más productivos de la tierra. Las características de estos sistemas se pueden agrupar en componentes, funciones, y propiedades (Mitsch y Gosselink, 1993). Los seres humanos pueden explotar estos

componentes directamente como productos (peces, madera, especies de fauna y flora silvestres) o beneficiarse indirectamente de las interacciones de los componentes, expresadas como funciones: protección contra tormentas, recarga de acuíferos, retención de sedimentos y agentes contaminantes, retención de nutrimentos, evaporación, control de crecidas y/o inundaciones (Barbier *et al.*, 1997).

En este sentido la vegetación acuática es uno de los principales componentes dentro de este complejo sistema. El estudio de este tipo de vegetación es básico debido a que ejerce una función de trampa o cedazo para la retención de sedimentos, por su capacidad de absorber nutrientes y otras formas de contaminación, por servir de hábitat, resguardo (Sculthorpe, 1967; Little, 1979; Barbier *et al.*, 1997), y en general como alimento para varios organismos a diferentes niveles tróficos, ya que en la mayoría de los casos son los únicos productores primarios, además de proporcionar oxígeno para la respiración. En gran medida también contribuyen al equilibrio del medio acuático, actuando como bombas en la circulación y flujo de nutrimentos, tomándolos del sedimento y liberándolos con la muerte y descomposición de los tejidos vegetales, formándose con ellos materia orgánica (Wetzel, 1983). Asimismo, al estabilizar el sedimento evitan la erosión de los bordes de los cuerpos de agua, ocasionada por el viento y el oleaje (Haynes, 1980).

Las comunidades vegetales ligadas al medio acuático o al suelo más o menos saturado con agua, son muy variadas. Muchas de ellas son difíciles de estudiar y aún de describir, pues a menudo se presentan en forma dispersa, mal definida y ocupan superficies limitadas.

Frecuentemente, las plantas y comunidades acuáticas tienen una tolerancia bastante limitada con respecto a los factores ambientales y sólo se desarrollan si se presentan una serie de condiciones indispensables para su existencia, dentro de un determinado intervalo de temperatura, luminosidad, pH, salinidad y concentración de oxígeno (Rzedowski, 1978). Por otro lado, Huetz (1983) consideró a la naturaleza física del sedimento como un factor importante para el establecimiento de las comunidades de hidrófitas.

Es importante señalar que las características del suelo ejercen una gran influencia sobre la morfología y fisiología de las plantas. El suelo es muy complejo y dinámico, sus características y efectos varían en el espacio y tiempo, y por las condiciones del medio ambiente (Aguilera, 1989).

El crecimiento y desarrollo de las plantas está fuertemente influido por las características del suelo, principalmente porque sus condiciones físicas y químicas afectan el desarrollo radicular de la planta (Wild, 1992). La distribución de las raíces es importante porque al ramificarse ocupan una masa de suelo mayor que el volumen de la atmósfera que abarca el tallo (Daubenmire, 1979). El resultado de esto es el estrecho contacto entre la superficie del sedimento y la planta, lo cual es muy importante ya que la planta depende del sedimento para su fijación y para obtener el suministro continuo de minerales que cumplen muy diversas funciones (Medina, 1977; Daubenmire, 1979). Debido a esto, el estudio del sedimento exige gran atención porque tanto éste como la planta ejercen una influencia mutua debido al mencionado contacto, pero también a causa de la gran complejidad y naturaleza dinámica del sedimento (Daubenmire, 1979).

Por otro lado, es importante señalar que las propiedades biofísicoquímicas de los suelos influyen en el fenotipo de las plantas, germinación de semillas, desarrollo de las plántulas, densidad y distribución, viabilidad de las partes vegetativas y reproductivas, consistencia, profundidad y distribución de la raíz, resistencia a sequía o heladas, ciclo vegetativo, contenido de nutrimentos, palatabilidad para el hombre, el ganado y fauna silvestre e influyen también en los ciclos tróficos (Aguilera, 1989).

En este contexto tenemos que el factor edáfico es tan importante para las plantas acuáticas como para las terrestres (Daubenmire, 1979; Wild, 1992), ya que las variaciones del sedimento del fondo del agua influyen enormemente en la distribución de las plantas acuáticas que crecen en los cuerpos de agua (Pearsall, 1920). Por esta razón es necesario conocer y comprender las interrelaciones que se dan dentro del suelo y que involucran un conjunto de procesos físicos, químicos y biológicos a los que se encuentra ligada íntimamente la fertilidad edáfica. Es por ello que la evaluación de las propiedades físicas y

químicas proporciona criterios confiables para efectuar una valoración de los principales factores que intervienen en la distribución, propagación y desarrollo de la vegetación acuática.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

MARCO DE REFERENCIA

Definición de Humedal

El término “humedales” se refiere a una amplia gama de hábitats interiores, costeros y marinos que comparten ciertas características. De hecho existen más de cincuenta definiciones diferentes en relación con los humedales. La Convención de Ramsar, define a los humedales como: "Extensiones de marismas, pantanos, turberas o aguas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluyendo las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros”, definición que es adoptada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Mitsch y Gosselink, 1993).

La definición de los humedales consta de tres elementos principales:

- 1) Los humedales se caracterizan por la presencia de agua.
- 2) Los suelos de los humedales suelen poseer características peculiares que los distinguen de las tierras secas adyacentes.
- 3) Los humedales sustentan una vegetación adaptada a las condiciones de humedad (plantas hidrófitas).

Toledo *et al.* (1987) definen a los pantanos o humedales como depósitos de agua de poca profundidad, que son permanentes o temporales, que varían en extensión a lo largo del año, con temperaturas variables durante el día y a través del año, alimentados por agua de lluvia o manantiales que pueden tener salida hacia el mar y presentar un exceso de materiales sedimentados y no consolidados.

Los humedales son indispensables para el mantenimiento del delicado equilibrio global que hace posible la vida en la tierra. Las variaciones en temperatura y profundidad

de la tabla de agua durante el año, propician la generación de una gran cantidad de material vegetal en descomposición, el cual es degradado por bacterias y otros microorganismos presentes en el agua y en el suelo. La intensidad de este proceso produce un flujo constante de elementos nutritivos a partir de la interfase entre el sedimento y el agua. Estos nutrimentos y los componentes orgánicos generados al mismo tiempo, propician la formación y el mantenimiento de una multitud de cadenas y redes tróficas, las cuales constituyen la riqueza de los humedales (Toledo *et al.*, 1987).

Los humedales son considerados a menudo ecotonos o zonas de transición entre un sistema terrestre y uno acuático, esta posición los convierte en sistemas con una alta productividad (Mitsch y Gosselink, 1993), en ellos se establecen principalmente vegetación hidrófita; se localizan en áreas donde los suelos son natural o artificialmente inundados o saturados por agua durante la mayor parte del año y son comunes en los deltas de los ríos, estuarios, planicies, áreas con marea, depresiones y terrazas de tierras onduladas (Neue *et al.*, 1994).

Los humedales se ubican en todos los continentes (excepto en la Antártida) y en todos los climas, desde el trópico hasta la tundra; se estima que su extensión en el mundo abarca un 6 % (8.2 millones de Km²), de los cuales el 56 % se encuentra en regiones tropicales y subtropicales (Bazilevich *et al.*, 1971 y Malby y Turner, 1983, citados por Mitsch y Gosselink, 1993).

Clasificación de Humedales

En la figura 1 se puede observar de manera simplificada el sistema de niveles jerárquicos que adopta y sigue la Convención de Ramsar para la clasificación de humedales (Scott, 1989 en Barbier *et al.*, 1997), para el cual se contemplan las siguientes convenciones:

Ámbito: es la naturaleza ecosistémica más amplia en origen y funcionamiento.

Sistema: Los humedales naturales se subdividen según la influencia de factores hidrológicos, geomorfológicos, químicos o biológicos.

Subsistema: Los humedales naturales se subdividen dependiendo del patrón de circulación del agua.

Clase: Se define con base en los descriptores de la fisonomía del humedal, como formas de desarrollo dominantes o características del sustrato, tales como textura y granulometría en caso de no estar cubiertos por plantas.

Subclase: Depende principalmente de aspectos biofísicos particulares de algunos sistemas o de la estructura y composición de las comunidades bióticas presentes.

Tabla 1. Clasificación simplificada de Humedales.

Sistema	Clase y subclase
Marino	Aguas marinas someras Lecho marino Arrecifes de coral Playas rocosas Playas de arena y grava
Estuario	Aguas estuarinas Planos lodosos intermareales Pantanos salados Manglares
Lacustre/palustre	Lagunas salinas y salobres Lagunas costeras dulces
Fluvial	Ríos/ arroyos permanentes Deltas interiores, Ríos/Arroyos intermitentes Planicies inundables
Lacustre	Lagos dulces permanentes Lagos dulces estacionales Lagos y Pantanos salinos permanentes/ estacionales
Palustre	Pantanos y ciénegas dulces permanentes Turberas abiertas Humedales alpinos Pantanos arbustivos Bosque pantanoso dulce Ojos de agua, Oasis Ciénega estacional dulce
Geotérmico	Humedales geotérmicos
Acuicultura	Estanques de peces, crustáceos, moluscos
Agropecuario	Estanques y charcas de granjas Tierra irrigada, arrozales Tierra arable estacionalmente inundada
Urbano e industrial	Salinas Reservorios Fosas de grava Sistemas de aguas negras Hidroeléctricas

En México, el INE (1993) ha identificado 65 humedales de especial importancia, la mayoría localizados principalmente en Sonora, Sinaloa, Nayarit, la Península de Yucatán y el Golfo de México, algunos de éstos se pueden observar en la Tabla 2:

Tabla 2. Humedales de especial importancia en México (INE, 1993).

Nombre	Estado	Superficie aproximada (ha)
Ensenada del Pabellón	Sinaloa	80 000
Complejo Lagunar Topolobampo	Sinaloa	55 000
Laguna Santiaguillo	Durango	30740
Laguna Madre	Tamaulipas	200 000
Pantanos de Centla	Tabasco	302 700
Río Lagartos	Yucatán	48 000
Marismas Nacionales	Nayarit y Sinaloa	200 000
La Encrucijada	Chiapas	80 000
Complejo Lagunar de Alvarado	Veracruz	280 000
Laguna de Babicora	Chihuahua	20 000
Laguna Los Mexicanos	Chihuahua	3 000
Zonas Húmedas de Guanajuato	Guanajuato	12 000
Bahía de San Quintín	Baja California	17 000
Lago de Cuitzeo	Michoacán	45 000
Lago de Chapala	Jalisco	112 500
Delta del Río Colorado	Sonora y Baja California	200 000
Laguna de Términos	Campeche	100 000
Laguna Tamiahua	Veracruz	105 000
Humedal de Tláhuac	Distrito Federal	800
Bahía de Santa María	Sinaloa	138 000
Laguna de Bustillos	Chihuahua	10 000
Lagunas Fierro y Redonda	Chihuahua	80
Celestún	Yucatán	60 000
Laguna Ojo de Liebre	Baja California Sur	50 000
Bahía de San Ignacio	Baja California Sur	60 000
Bahía Magdalena	Baja California Sur	170 000
Presa Guadalupe Victoria	Durango	280
Estero El Soldado	Sonora	200
El Palmar	Yucatán	40 177
Cuatrociénegas	Coahuila	110 000
Zonas Húmedas de Sian Ka'an	Quintana Roo	450 000
Yalahau	Quintana Roo	85 000

Suelos de Humedales

Los suelos de humedales se caracterizan por presentar influencia de agua en el perfil o estar anegados permanentemente o de manera temporal. A menudo son descritos como suelos hídricos, orgánicos o histosoles y gley, los cuales se componen de restos de plantas en varios estados de descomposición, que se acumulan como consecuencia de las condiciones anaeróbicas, producto de la permanencia de agua o condiciones de drenaje deficiente (Mitsch y Gosselink, 1993; Palma-López y Cisneros, 1997).

Estos suelos convierten a los humedales en grandes exportadores de materia orgánica y nutrimentos, que contribuyen a sostener las cadenas tróficas y una parte variable de la producción de sistemas adyacentes (Toledo *et al.*, 1987).

Histosoles

Buckman y Brady, (1977), mencionan que de acuerdo al porcentaje de contenido orgánico que tengan los suelos de los humedales pueden ser considerados como minerales si tienen menos del 20 % de materia orgánica u orgánicos si el contenido va del 20 ó 25 % hasta, en algunos casos, el 90 a 95 %.

Las características y propiedades de los histosoles difieren de otras unidades de suelos debido a la acumulación de material orgánico. Esta acumulación se encuentra en los primeros 120 cm de profundidad y sus características están determinadas por el tipo de vegetación, del grado de descomposición de esta materia (Millar *et al.*, 1975) y de las condiciones de anegamiento (Palma- López y Cisneros, 1997).

De manera particular, en el estado de Tabasco, los suelos hídricos o histosoles ocupan de manera individual 37,313.9 ha (1.51 % de la superficie del estado), pero asociado con las subunidades de Gleysoles eútricos y Gleysoles mólicos ocupan una superficie de 341,078.1 ha (13.78 % de la superficie total del estado). Prácticamente esta asociación abarca la parte principal de la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla.

Fisiográficamente se ubican en una gran superficie cóncava con pendientes no mayores a 1 %. El material parental es una mezcla de aluviones recientes y sedimentos lacustres y palustres.

Gleysoles

Suelos formados de materiales no consolidados, que presentan propiedades hidromórficas (FitzPatrick, 1984), y gléyicas (saturación con agua durante ciertos periodos durante el año o todo el año y que manifiestan procesos evidentes de reducción o una reducción asociada a la segregación del hierro, dichos procesos se pueden observar en el perfil por la presencia de colores azulosos o verdosos, ya sea como color dominante o como moteado asociado con colores rojizos, amarillentos u ocres), dentro de los primeros 50 cm de profundidad (Palma-López y Cisneros, 1997).

Gleysoles mólicos

Las características principales de esta subunidad son las siguientes: horizonte A friable y enriquecido por el material orgánico en proceso de descomposición, por lo que tienen altos contenidos de nutrimentos y materia orgánica; presentan texturas arcillo limosas, son suelos profundos, sin embargo, el manto freático se encuentra cercano a la superficie la mayor parte del año, por lo que la verdadera profundidad de enraizamiento es menor a la que podría esperarse.

Desde el punto de vista de uso actual, este es dominado por la vegetación acuática (popales, tulares, tasistales, etc.), las selvas medianas inundables (apompales, estribales, etc.), manglares y los pastos resistentes a los altos contenidos de humedad del suelo. Fisiográficamente se localizan en zonas bajas con pendiente plana a ligeramente cóncava inferior a 0.5 % (Palma-López y Cisneros, 1997).

Gleysoles éutricos

Los gleysoles éutricos son muy parecidos a los gleysoles mólicos, con excepción de que estos no presentan un horizonte A tan enriquecido en materia orgánica y por lo tanto su

consistencia no es tan friable, esto se debe a que la vegetación no es tan abundante y aportadora de residuos como en los gleysoles mólicos. En general son suelos profundos ricos en nutrimentos, y con manto freático elevado.

Fisiográficamente se localizan en partes más elevadas, pero con inundación prolongada la mayor parte del año. Se relacionan con las unidades geomorfológicas de cordones litorales y pantanos de agua dulce inundados permanentemente; se asocian a vegetación hidrófita emergente, selvas medianas subpennifolias, matorrales inundables y selvas bajas espinosas (Palma-López y Cisneros, 1997).

Vegetación de los humedales

Las plantas hidrófitas o acuáticas, típicas de los sistemas de humedales, son aquellas que crecen en agua o en suelos saturados o cubiertos por agua (Sculthorpe, 1967). Estas presentan distintas adaptaciones morfológicas, fisiológicas o reproductivas que les permiten tener una mayor tolerancia y sobrevivencia a las condiciones que se presentan en los humedales, como por ejemplo, las condiciones hidrológicas que varían de un estado de saturación estacional a inundación (MDEQ, 2001).

En muchas de las plantas de humedales, mientras que los tallos y hojas se encuentran expuestos a la atmósfera, de la misma forma que en cualquier planta estrictamente terrestre, el sistema de raíces precisa funcionar adecuadamente en un medio desprovisto de oxígeno, y en el caso de los manglares en un ambiente salino. Entre las adaptaciones más evidentes se destacan aquellas de naturaleza estructural que conciernen al problema de aportar el oxígeno a las raíces que crecen en suelos o sedimentos anaeróbicos (Quevedo, 1995). El principal mecanismo estructural es el desarrollo de espacios intercelulares aéreos llamados aerénquimas (Mitsch y Gosselink, 1993; Armstrong *et al.*, 1994). Esto facilita la difusión de oxígeno, internamente, desde las partes aéreas de la planta hasta las raíces; en plantas típicamente terrestres el área de estos espacios o poros intercelulares es de 2 a 7 %, mientras que en especies de humedales la porosidad abarca hasta el 60 % del volumen de la planta (Mitsch y Gosselink, 1993; Kvet y Westlake, 1998).

El desarrollo de raíces proyectadas por sobre el nivel de inundación (neumatóforos) en hidrófitas leñosas como el mangle negro (*Avicennia germinans*), es una adaptación morfológica asociada a proveer una respiración adecuada entre tejidos radiculares (raíces) sumergidos y la atmósfera. La presencia de poros agrandados, llamados lenticelas, en la corteza de las raíces de zanco del Mangle rojo (*Rhizophora mangle*) permite el intercambio de gases entre la atmósfera y los tejidos leñosos de este mangle (Quevedo, 1995).

La flora de los humedales costeros, como es el caso de los manglares en el trópico, encara también el elemento tensor de la presencia de sales. Las especies hidrófitas capaces de funcionar adecuadamente ante esto, se reducen a sólo unas cuantas que contienen mecanismos muy especializados en su fisiología. Algunas cuentan con células especializadas en sus raíces las cuales son capaces de bloquear la entrada de sodio (tóxico) y sin embargo permitir la entrada del potasio (un macronutriente esencial) para moverse libremente por la planta. Otras carecen de este mecanismo pero son capaces de secretar sales incorporadas a través de glándulas especializadas en las hojas. El mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) muestra dos glándulas secretoras de este tipo en la base de sus hojas (Quevedo, 1995)

Algunas especies de hidrófitas presentan características reproductivas que les permiten establecerse y crecer en suelos saturados o inundados (MDEQ, 2001). Los mecanismos de reproducción en algunas especies de la flora de humedales son de sumo interés en el estudio de como colonizan y se establecen estas comunidades de plantas. En algunas de estas especies las semillas germinan mientras están contenidas en los frutos y éstos, a su vez, se encuentran adheridos a la planta adulta (viviparidad) (Quevedo, 1995). Mientras que otras especies producen semillas cuya viabilidad llega a ser hasta de 20 años o más (MDEQ, 2001). Por otro lado, hay plantas de humedales que se reproducen también por mecanismos vegetativos. A través del desarrollo de tallos corredores o rizomas, se desarrollan nuevas colonias a partir de los individuos adultos ya establecidos. En el caso de las hidrófitas herbáceas, este mecanismo muchas veces se combina con la reproducción por medio de semillas dispersadas por la velocidad y extensión de las corrientes características del humedal (Quevedo, 1995).

Formas de vida

Para facilitar su estudio y poder clasificarlas, se han agrupado teniendo en cuenta su morfología y fisiología siguiendo la clasificación hecha por Sculthorpe (1967).

Hidrófitas enraizadas emergentes

Estas plantas se encuentran enraizadas al sustrato y gran parte de ella sobresale del agua, manteniendo sus estructuras reproductoras en el aire (Lot, 1991).

Hidrófitas enraizadas de hojas flotantes

Las hidrófitas enraizadas de hojas flotantes son plantas herbáceas perennes que viven arraigadas al suelo o sustrato con sus hojas flotando sobre la superficie del agua sostenidas por largos pecíolos flexibles y con los órganos reproductores flotantes o aéreos (Sculthorpe, 1967). Crecen en suelos anegados permanentemente, en lagunas, canales de flujo lento y charcas ligeramente profundas en los pantanos (Lot, 1991; Ocaña y Lot, 1996).

Hidrófitas enraizadas sumergidas

Estas hidrófitas se caracterizan por estar o no enraizadas al sustrato, pero siempre con sus estructuras vegetativas sumergidas. En algunos casos los órganos reproductores salen a la superficie para efectuar su función (Lot, 1991). Habitan en sitios que van de someros a profundos en lagos, lagunas, canales y ríos de cauce lento (Bonilla-Barbosa y Novelo, 1995).

Hidrófitas libremente flotadoras

Presentan formas muy diversas desde plantas de gran tamaño con roseta de hojas aéreas y/o flotantes y con raíces sumergidas bien desarrolladas a pequeñas. Son plantas que flotan en la superficie, con muy pocas raíces o ninguna. Los órganos reproductores son flotantes o aéreos pero muy raramente sumergidos (Sculthorpe, 1967). Estas plantas se desarrollan en aguas someras, tranquilas y protegidas entre otras plantas acuáticas de mayor talla y son dispersadas por los vientos y corrientes (Lot, 1991).

ANTECEDENTES

Vegetación acuática

Los trabajos de investigación sobre la flora y la vegetación de ambientes acuáticos nacionales han sido pocos, contándose sólo con algunos trabajos.

Es importante señalar que los estudios realizados se basan principalmente en aspectos descriptivos de la vegetación, listados florísticos y en mucho menor grado los aspectos ecológicos o etnobotánicos. Por otra parte, el poco conocimiento que se tiene es muy diverso ya que se ha estudiado más una región que otra, o bien un tipo específico de vegetación acuática.

De los trabajos que se han realizado en nuestro país sobre la flora y la vegetación acuática, sobresalen el listado florístico de las familias de monocotiledóneas y dicotiledóneas acuáticas estrictas de México (Lot, 1986); la revisión del género *Potamogeton* (Potamogetonaceae) para México (González, 1989); el estudio de la descripción de la vegetación acuática de las zonas inundables de México (Lot y Novelo, 1990), la diversidad de la flora acuática de México (Lot *et al.*, 1998), el catálogo de angiospermas acuáticas de México (Lot *et al.*, 1999) y el manual de hidrobotánica (Ramos *et al.*, 2004).

De las contribuciones realizadas para el Valle de México, destacan las descripciones morfológicas de las familias de Lemnáceas (Bravo, 1930) y Ninfáceas (Blackaller, 1937); el estudio de la flora y las principales asociaciones en el Valle de México (Ramírez-Cantú, 1939), las plantas acuáticas útiles del Valle de México (Miranda, 1980), el sistema de chinampas en el sureste (Novelo y Gallegos, 1988), y el estudio de las gramíneas lacustres y palustres (González, 1985).

En el estado de Puebla, se han realizado estudios ecológicos de la vegetación acuática de la Laguna de Epatlán (Ramírez-Cantú, 1942) y del tular en la laguna de San Felipe Xochiltepec (Rioja, 1942), así como la descripción de la vegetación de seis lagos

cráter (Ramírez-García y Novelo, 1984), y su relación con parámetros físicos y químicos del agua y del sedimento (Ramírez-García y Vázquez, 1989).

Para el estado de Michoacán, se han llevado a cabo estudios de la flora y la descripción de la vegetación acuática en Chandio (Romero, 1963), y Cuitzeo (Rojas, 1991).

Para el estado de Veracruz, se tienen los estudios de la flora y la vegetación acuática en el sureste (Orozco y Lot, 1976), en Nevería (Gutiérrez, 1985) y la flora acuática del estado (Lot, 1991).

Para el sureste de México se tienen los estudios de las monocotiledóneas acuáticas de Chiapas (Ramírez-García, 1991), y el tular como elemento de la vegetación de las zonas inundables del noreste de Campeche (Rico-Gray, 1982).

Para otros estados del país, se han llevado a cabo estudios de descripción de la flora y de la vegetación acuática en el lago de Texcoco, Estado de México (Rzedowski, 1957), en la Laguna de Tecocomulco, Hidalgo (Lot y Novelo, 1978), en la Presa Rodrigo Vargas y sus afluentes, Nuevo León (Moreno, 1984), en el Lago de Chapala, Jalisco (Borges *et al.*, 1984), en la Laguna de Yuriria, Guanajuato (Ramos, 1991), en las lagunas de Zempoala, Morelos (Bonilla-Barbosa, 1992), en el Lago Coatetelco, Morelos (Miganjos, 1993) y el río Lerma, Estado de México (Ramos, 1999).

Vegetación acuática en el estado de Tabasco

El primer estudio sobre la vegetación acuática vascular para el estado de Tabasco fue realizado por West (1966), en particular sobre la flora de los pantanos de Tabasco y la porción oeste de Campeche.

Quiroz en 1977, realizó un estudio preliminar de la relación suelo-vegetación en la zona de Balancan-Tenosique. En este estudio describe de manera general algunos parámetros edáficos y la relación que presentan con diferentes asociaciones vegetales.

Lot *et al.* (1978) y Cáliz de Dios (1991), realizaron estudios de la descripción de la flora y la vegetación acuática de Nacajuca.

Duever y Sprunt (1978), realizaron un análisis del ecosistema del delta del Usumacinta, donde proponen varias alternativas para la región, ya que examinaron la geología, clima, hidrología, productividad acuática, comunidades de plantas y actividades humanas.

López-Mendoza (1980), mencionó los tipos de vegetación y su distribución en el estado de Tabasco y norte de Chiapas. En este trabajo señala de manera general las relaciones entre las principales asociaciones vegetales de la región con variables climáticas y edáficas. Por otro lado, Cowan (1983) publicó un listado florístico de todo el estado. Mientras que, González en 1985 realizó un inventario de las plantas acuáticas y sus usos en la región de la cuenca del Usumacinta.

Chávez (1986), realizó estudios sobre las dicotiledóneas acuáticas y sub-acuáticas de Tabasco y Quintana Roo.

Lot y Novelo (1988), llevaron a cabo la descripción de la flora y vegetación acuática de Tabasco y Campeche.

Moreno (1999), evaluó la influencia de la vegetación sobre las propiedades físicas y químicas de los histosoles en los humedales de la cuenca baja del Río Tonalá en Tabasco.

Estudios realizados en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla

Manzano en 1989, realizó una regionalización geomorfológica y cartográfica; caracterizando las unidades geomorfológicas y sistemas terrestres que integran el delta del Usumacinta.

López-Hernández y Pérez en 1993, elaboraron una guía para la interpretación de la naturaleza de los pantanos, donde proponen herramientas para la planificación de áreas silvestres de acuerdo a las características y circunstancias de Tabasco.

Molina en 1996, analizó el papel de los microorganismos fotosintéticos como productores primarios en suelos inundados, así como las características físicas y químicas de estos suelos e investigó la relación que puede existir entre ambos.

Enríquez en 1997, realizó un estudio geomorfológico y de impacto ambiental, donde caracterizó los sistemas terrestres a partir de la cartografía geomorfológica y de uso de suelo, además de determinar la velocidad de erosión en la costa tabasqueña y la caracterización de los impactos ambientales en la vegetación y uso de suelo, así como las modificaciones del flujo de agua superficial.

Cámara-Córdova (2000), estudió los suelos aluviales de esta Reserva. Este trabajo propone elementos para la comprensión de la génesis de los suelos hidromórficos estudiados, así como su diversidad morfológica.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Aspectos Físicos

Localización geográfica

La Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla (RBPC) se localiza al noreste del estado de Tabasco, abarcando 302,706 hectáreas que representan el 12.27% de la superficie total de la entidad. La RBPC se encuentra en su mayor parte dentro del municipio de Centla y parte de los municipios de Jonuta, Macuspana y Centro (IREBIT, 1994). El área de estudio forma parte de la RBPC, los Bordos de Playa (cordones litorales) se localizan al norte de la Reserva entre los paralelos 18°24'40'' y 18°33'06'' de latitud norte y, entre los meridianos 92°39'06'' y 92°27'42'' de longitud oeste (Figura 1).

Clima

De acuerdo a la clasificación de Koopen, modificada por García (1988) se presentan tres tipos de climas: Aw''ig, Amw''ig y Am(f)w''(i)g, los cuales están indicados para las estaciones climatológicas de: Frontera, Tres Brazos y Jonuta, respectivamente. (INEGI, 1996).

La precipitación media anual oscila entre 1,489.0 y 1,580.5 mm, con una temperatura máxima extrema anual entre los 34.7 °C y los 37.2 °C. Los promedios mensuales de las tres estaciones climatológicas indican máximos de precipitación que están separados por un periodo relativamente seco que ocurre en julio y agosto, también indican que marzo y abril son los meses más secos. Por otra parte, los nortes no afectan fuertemente el clima de Tabasco, pero su influencia es notoria al generar una importante cantidad de lluvia en invierno. La mayor parte de las tormentas ocurren de diciembre a enero registrándose de 3 a 5 nortes cada mes, pudiendo descender la temperatura hasta 10 °C y una vez que pasa el frente regresa el calor gradualmente a su nivel anterior (SEMARNAP-INE, 2000).

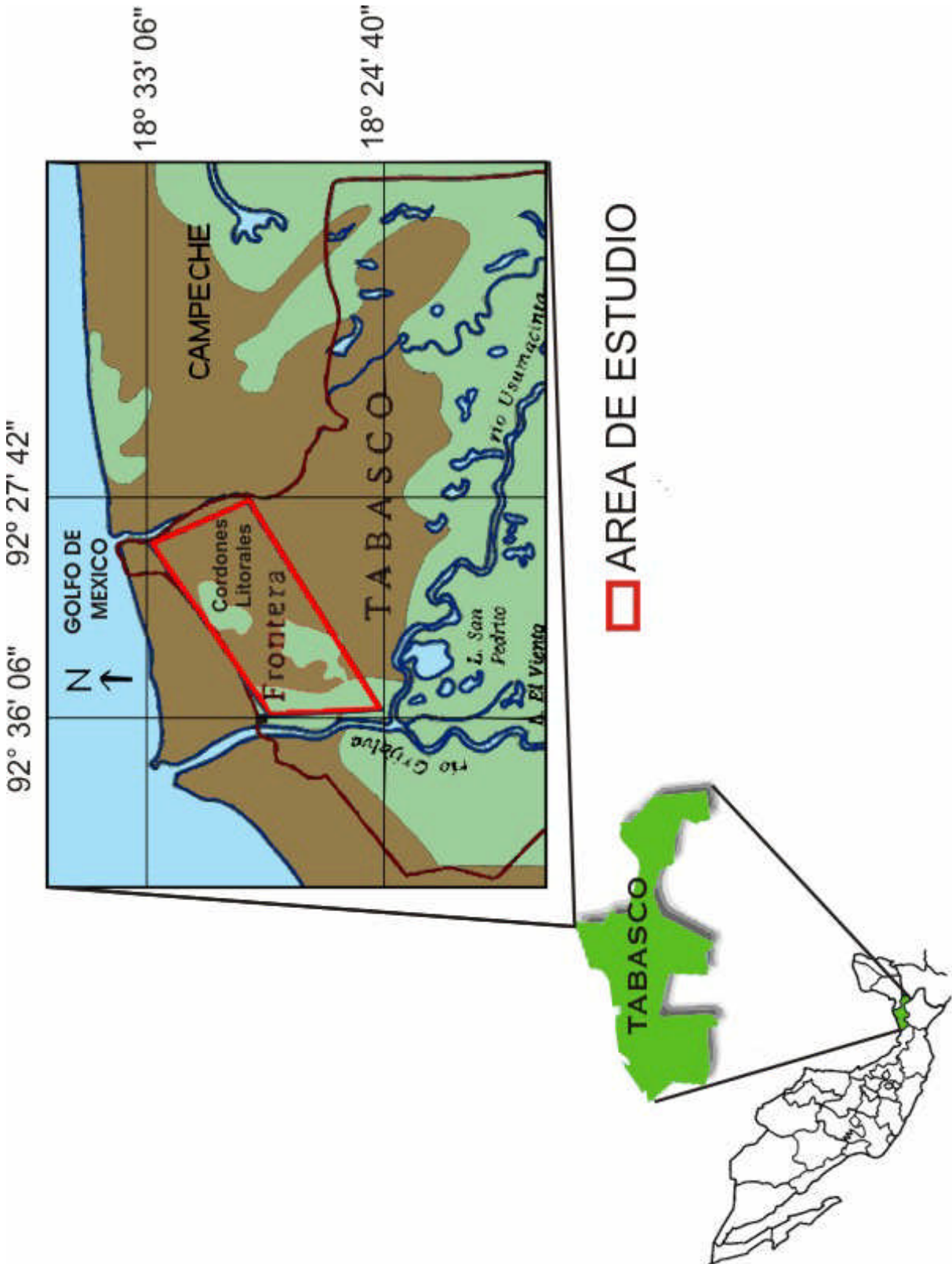


Figura 1. Localización del área de estudio en los cordones litorales de los Pantanos de Centla, Tabasco.

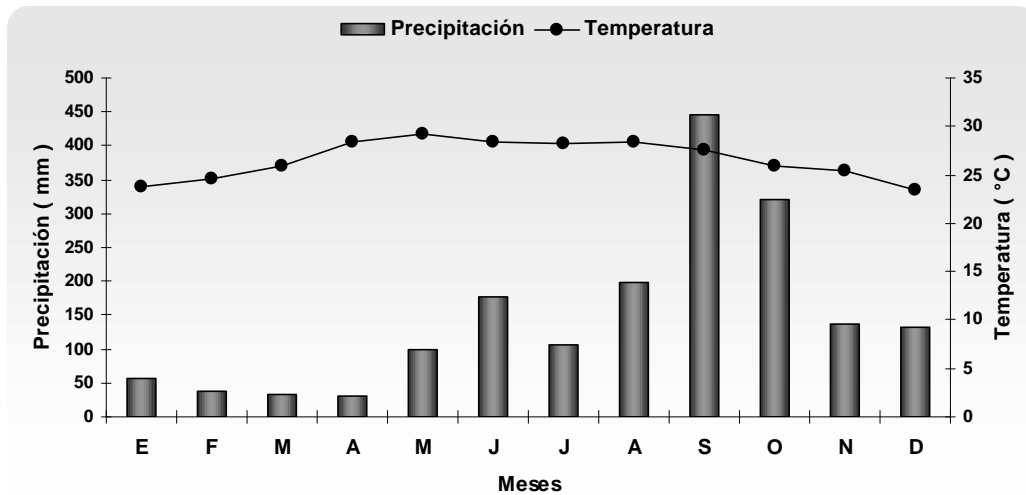


Figura 2. Temperatura y precipitación pluvial media anual para los Pantanos de Centla, Tabasco. Fuente INEGI (1996) y Gobierno del Estado de Tabasco (Inédito).

Fisiografía y topografía

Los Pantanos de Centla se ubican en la provincia fisiográfica “Llanura Costera del Golfo Sur” y en la subprovincia “Llanuras y Pantanos Tabasqueños”; predominan las topofomas de llanura de barreras (playas) hacia la costa, y sobre toda la llanura costera inundable. La topografía es plana con rango altitudinal de 0 m.s.n.m. junto al Golfo de México, a 7 m.s.n.m. al sur junto al río Bitzal; pero también se localizan sitios de -1. m.s.n.m. en las extensas depresiones entre llanuras fluviales (INEGI, 1989).

De acuerdo con Zavala (1988, 1993) y el IREBIT (1994), el sistema presenta cuatro unidades geomorfológicas: llanura litoral, llanura fluviomarina, fluvioalustre y la llanura fluvial. La zona de estudio se ubica en la unidad geomorfológica “Llanura litoral”, misma que a continuación se describe.

Llanura litoral

Abarca el 9.1% de la reserva y se localiza al norte de la misma, en una franja paralela a la línea de costa que penetra 6 km en la zona norte y hasta 12 km tierra adentro en la zona oeste. Esta unidad fue originada por la acumulación de sedimentos fluviales aportados por los ríos Usumacinta, San Pedro y San Pablo y Grijalva, los que fueron removidos y distribuidos por las olas de la costa, las corrientes y los vientos. Son depósitos de arena poco consolidados que forman una llanura de cordones litorales con diferente desarrollo morfológico, que indica la posición que ocupó la línea de costa durante el Cuaternario reciente hasta llegar a su posición actual. Esta llanura presenta las siguientes unidades geomorfológicas menores:

- a) Cordones litorales inundados permanentemente.
- b) Depresiones entre cordones litorales inundados permanentemente.
- c) Cordones litorales inundados temporalmente.
- d) Cordones litorales no inundados.

Geología

Los Pantanos de Centla se localizan en la provincia geológica del sureste de México, dentro de la subprovincia de la cuenca terciaria del sureste. Es una de las más importantes de México desde el punto de vista geológico, ya que es el centro de conjunción de diferentes alineamientos tectónicos así como la comunicación con la península de Yucatán. Dentro de esta subprovincia están las cuencas del terciario de Tabasco.

La reserva está representada por depósitos aluviales y palustres de edad cuaternaria de origen sedimentario, éstos son el resultado del sistema fluvial Usumacinta-Grijalva que drena la Reserva. A lo largo de la costa Tabasqueña en el Golfo de México, se ubican sedimentos litorales como producto de la última regresión marina (SEMARNAP-INE, 2000).

Hidrología

La RBPC se encuentra ubicada en la región hidrológica Grijalva-Usumacinta. Abarca parte de tres cuencas: Usumacinta al norte y centro de la reserva; Laguna de Términos, al este y río Grijalva-Villahermosa, al sur y oeste de la reserva, siendo ésta última la más extensa.

Los ríos más importantes de la reserva son el Grijalva, con un volumen anual de 27,013 millones de metros cúbicos y el Usumacinta con un volumen anual de 55,832 millones de metros cúbicos, que lo convierte en el más caudaloso de México.

En lo que respecta a sistemas lénticos en la reserva se localizan 110 cuerpos de agua dulce con una superficie de 13,665 ha, destacando las zonas centro y sur donde se concentran el 84% de las lagunas, tales como: El Viento, El Campo, San Pedrito, Chichicastle, Tintal, Concepción, Tasajera y el Retiro; ocupando depresiones entre los ríos Usumacinta y San Pedro y San Pablo; y las lagunas el Chochal, Narvárez y Alegre al este.

En cuanto a las lagunas costeras destacan la del Cometa, que drena hacia el río San Pedro y San Pablo; el Coco, hacia el Grijalva, y el Corcho (municipio del Centro) que desaloja sus aguas hacia la laguna Santa Anita (SEMARNAP-INE, 2000).

Edafología

Los suelos de la reserva son el resultado de la influencia de tres factores fundamentales: la acumulación aluvial de sedimentos, el agua aportada por los ríos debido a las altas precipitaciones en la cuenca media y alta, así como a los tipos de vegetación. Palma-López *et al.* (1985) al igual que el INEGI (1986), determinaron para la reserva cinco unidades edáficas, dentro de las cuales el Gleysol mólico y Gleysol éutrico son las mejor representadas.

Fluvisol éútrico (Je). Ocupa el 16.4 % de la reserva, son de textura migajón-arcillo-arenosa y arcillo-arenosa en los primeros 20 cm, pH moderadamente alcalino, de moderado a alto contenido de materia orgánica, fértiles, aunque a veces con bajos o medianos contenidos fósforo asimilable.

Asociación de Gleysol mólico y Gleysol éútrico (Gm+Ge). Ocupan el 73.9 % de la reserva, siendo los más importantes por su extensión. Palma-López *et al.* (1985) los describe con características hidromórficas en todo el perfil, de coloración gris y textura fina. El Gleysol mólico presenta un horizonte superficial rico en materia orgánica debido a la acumulación de hojarasca e inundación casi todo el año. El gleysol éútrico se localiza en áreas algo más elevadas, pero con inundación prolongada la mayor parte del año.

Regosol éútrico (Rg). Ocupa el 1.5 % de la reserva y se localiza al norte y noroeste, en las unidades de la llanura litoral inundables temporalmente. Son de textura arenosa, pH neutro, moderado contenido de materia orgánica, pobres a medianamente fértiles.

Solonchac gleyco (Zg). Ocupan el 2 % de la reserva y se localizan en la llanura fluvio-marina y llanura fluvial baja. Son de textura arenosa junto a los cordones litorales, o fina en planicies aluviales; con pH moderadamente alcalino, ricos en materia orgánica en la capa superficial, poco fértiles, y con limitantes por inundaciones y acumulación de sales.

Aspectos Bióticos

Flora

Los recursos florísticos que se hallan en la RBPC responden a la distribución del agua, las geoformas y tipos de suelo, además de depender de una manera muy importante del clima. (INIREB, 1987).

Del análisis de especies colectadas y reportadas para la zona que ocupa la RBPC se han identificado 569 especies, distribuidas en 118 familias y agrupadas en 9 asociaciones principales tanto de monocotiledóneas como dicotiledóneas de los sistemas acuáticos y terrestres (López-Hernández y Maldonado, 1992), mismas que a continuación se describen.

A. Comunidades de Hidrófitas

- 1) Asociación de hidrófitas emergentes
- 2) Asociación de hidrófitas flotantes
- 3) Subacuática

B. Selva Mediana Subperennifolia de *Bucida buceras* (Pukteal)

C. Selva Baja Subperennifolia de *Haematoxylon campechianum* (Tintal)

D. Manglar

E. Matorral de *Dalbergia brownii* (Mucal)

F. Palmar de *Acoelorrhapha wrightii* (Tasistal)

G. Palmar de *Sabal mexicana* (Guanal)

H. Vegetación riparia

I. Cultivos y potreros

Comunidades de Hidrófitas

Las comunidades hidrófitas ocupan más de la tercera parte de la región de los Pantanos de Centla, por lo que son las formaciones mejor desarrolladas y más extendidas dentro de la reserva.

Para facilitar su conocimiento se han agrupado en tres tipos diferentes siguiendo la clasificación hecha por algunos autores para vegetación similar en zonas inundables de México y del sur de Veracruz (Orozco y Lot, 1976).

Vegetación hidrófita emergente

Como neal, se agrupa a la asociación que mayor territorio ocupa dentro del área. El neal también conocido en el estado como espadañal, ocupa terrenos de dos zonas geomórficas de la Reserva, las llanuras de cordón litoral y su mejor hábitat conocido como llanura palustre y lagunar de agua dulce.

El neal presenta por lo general una altura que puede ser desde 1 a 3 m, la misma que varía de acuerdo a la profundidad en que se encuentre. La especie dominante en el neal es *Typha domingensis* (hierba que se arraiga al sustrato); casi por lo general se compone de masas puras aunque se presentan algunas áreas en donde se asocia con el chintul (*Cyperus articulatus*) y con la siba (*Cladium jamaicense*) con la que forma asociaciones casi puras conocidas localmente como sibal (área de El Espadañal al noreste de Frontera).

Otra de las asociaciones que se encuentran en muy baja proporción es el hojillal o popal formado por *Thalia geniculata*, hierba hidrófita que crece de 1 a 2 m, ésta frecuentemente se halla inmersa como masas puras dentro del pantano junto con *Typha domingensis*.

Vegetación hidrófita flotante

Algunas de las especies que conforman este tipo de vegetación en Centla son las siguientes: *Eichornia crassipes* (jacinto), *Lemna minor* (oreja de ratón), *Nymphaea ampla*, *N. odorata*, (hoja de sol), *Nelumbo lutea*, *Pistia stratiotes* (lechuga de pantano), *Heteranthera sp.*, *Cabomba sp.*, *Salvinia sp.*, entre otras (West, *et al.*, 1985).

Vegetación subacuática (hidrófitas sumergidas)

El mejor tipo de vegetación subacuática reconocido localmente está representado por *Ceratophyllum demersum* (Sargazo), *Ceratophyllum echinatum* y *Utricularia gibba.*, otra de las asociaciones reconocidas es el cintillal donde conviven dos especies *Vallisneria americana* (cintilla) y *Potamogeton sp.* (SEMARNAP-INE, 2000).

Selva Mediana Subperennifolia de *Bucida buceras* L. (Pukteal)

La selva mediana subperennifolia de *Bucida buceras* o pukteal, junto con las comunidades de hidrófitas y el manglar tienen gran importancia en el área. El pukteal se encuentra en la zona como amplias franjas, manchones y pequeños islotes entre la vegetación acuática con la que se delimita naturalmente. Ocasionalmente puede asociarse con la selva baja subperennifolia (tintal) o bien establecerse como un bosque mixto en las zonas de manglar (SEMARNAP-INE, 2000).

Selva Baja Subperennifolia de *Haematoxylon campechianum* (Tintal)

La presencia del tintal en Centla lo determinan las constantes crecientes de agua que sufre la región. El desarrollo de su elemento dominante *Haematoxylon campechianum* (Palo de tinte o de Campeche) se da en sitios con topografía plana o tierras bajas de la llanura fluvial baja, la cual se caracteriza por poseer un drenaje deficiente y contener materiales arcillo-limosos que le permiten mantener un alto grado de humedad (SEMARNAP-INE, 2000).

Manglar

La estructura del manglar está conformada con los elementos característicos presentes en el estado de Tabasco, con el orden siguiente:

Rhizophora mangle a la orilla de ríos y lagunas costeras de los Pantanos de Centla en donde presenta su mayor densidad y ocasionalmente en lagunas continentales. Cuando se encuentra sobre los bordos de los ríos es muy común encontrarlo asociado a las siguientes especies riparias: *Citharexylum hexangulare* (palomillo), *Dalbergia brownii* (muco), *Chrysobalanus icaco* (icaco), *Pithecellobium lanceolatum* (tucuy) e *Inga fassicalix* (chelele).

Avicennia germinans se establece atrás de la línea formada por el mangle rojo y se presenta a manera de masas puras, pero es más frecuente formando bosques mixtos.

Laguncularia racemosa y *Conocarpus erecta* aparecen donde la salinidad aparentemente es baja. En este caso el mangle se asocia francamente con la selva mediana subperennifolia, el mucal, tintal y las comunidades hidrófilas (SEMARNAP-INE, 2000).

Matorral de *Dalbergia brownii* (Mucal)

El matorral de *Dalbergia brownii* es reconocido en toda la región de los Pantanos de Centla por ser esta una especie característica. Se le localiza conviviendo con el pukteal, manglar, tintal y comunidades hidrófitas con las cuales forma ecotonos o áreas de enlace entre ellas (SEMARNAP-INE, 2000).

Palmar de *Acoelorrhaphe wrightii* (Tasistal)

Acoelorrhaphe wrightii forma masas puras que poseen alturas entre los 4 y 5 m aproximadamente, dejando una distancia entre uno y otro manchón muy variable y que aproximadamente es de 10 a 15 m. Los tasistales se encuentran enfangados la mayor parte del año y se presume que quizá la existencia del palmar se deba a dos causas principales, la primera a la inundación constante de que son objeto sus elementos y la segunda a que esté presente una concentración de sales (López-Mendoza., 1980).

Palmar de *Sabal mexicana* (Guanal)

Queda reunido bajo este nombre una porción de vegetación de elementos de la Familia Arecaceae dominado por *Sabal mexicana*, que se establece gracias a las constantes quemadas hechas para la siembra e inducción de pastos efectuadas en su área de distribución, esto coincide con las áreas que han sido más impactadas por la acción humana y la producción agropecuaria de la región. Esta comunidad prospera en los terrenos mejor drenados de toda el área, los cuales corresponden a llanuras fluviales bajas con suelos reconocidos como fluvisoles (SEMARNAP-INE, 2000).

Vegetación riparia

Las especies que representan básicamente a esta vegetación en el área son el sauzo o sauce (*Salix chilensis*), el chelele (*Inga spuria* e *Inga fissicalyx*), el tucuy (*Pithecellobium lanceolatum*), el gusano (*Lonchocarpus hondurensis*, *Lonchocarpus sp.*), el palomillo (*Cytharexylum hexangulare*), el tinto (*Haematoxylon campechianum*) y el muco (*Dalbergia brownii*) (SEMARNAP-INE, 2000).

Cultivos y potreros

La inducción y cultivo de pastizales es quizá la actividad que mayor impacto ha causado en la zona en cuanto a su extensión y es representada por *Digitaria decumbens* (pangola), *Cynodon dactylum* (estrella de África), *Pennisetum purpureum* (gigante), *Panicum maximum* (privilegio), *Echinochloa polystachya* (alemán), *Paspalum paniculatum* (camalote), *Leersia hexandra* (pelillo), *P. conjugatum* (grama amarga) (SEMARNAP-INE, 2000).

Fauna

La fauna del delta Usumacinta-Grijalva destaca por mantenerse en buen estado de conservación (SEMARNAP-INE, 2000). De acuerdo con Duever y Sprunt (1978), la abundancia y homogénea distribución de las aves acuáticas de estos pantanos, nos hablan del buen estado de salud del ecosistema.

En base a INIREB 1986 y el IREBIT 1994, entre otros estudios se estima que habitan en el área por lo menos 52 especies de peces, 68 de reptiles, 27 de anfibios, 104 de mamíferos y 255 especies de aves.

La fauna de vertebrados terrestres en el área de los Pantanos de Centla, se encuentra muy bien representada. De esta manera, se tiene que las aves son el grupo mejor representado contando con 47 familias, y 255 especies, abarcando especies tanto residentes como migratorias y de hábitos acuáticos y terrestres. En orden de importancia, según el número de especies, siguen los mamíferos con 36 familias, 77 géneros y 104 especies (SEMARNAP-INE, 2000).

Los peces que habitan en la zona se presentan en diferentes tipos de hábitats, existiendo los propios de sistemas lénticos y lóticos, así como los que toleran diferentes grados de salinidad, tales como los dulceacuícolas, los eurhialinos y estenohialinos. En el listado de peces se incluyen 26 familias, y 52 especies (SEMARNAP-INE, 2000).

Los reptiles en el área están representados por 20 familias y 68 especies. En cuanto a los anfibios, están representados por 8 familias y 27 especies dentro de las que predominan *Rhynophrynus dorsalis*, *Bufo horribilis* y *B. valliceps*, *Rana pipiens* y *R. palmipes*, entre otros (SEMARNAP-INE, 2000).

OBJETIVOS

Objetivo General

- Evaluar algunas propiedades físicas y químicas del suelo y su influencia directa sobre la estructura de la vegetación acuática de los cordones litorales de los Pantanos de Centla.

Objetivos Particulares

- Determinar algunas de las propiedades físicas y químicas del suelo como son: Nitrógeno total, fósforo total, pH, materia orgánica, densidad y textura.
- Describir la estructura de las comunidades de hidrófitas. Evaluando la densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa.
- Determinar el grado de asociación entre la estructura de las hidrófitas del área de estudio con las características físicas y químicas de los suelos inundados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fase de Gabinete

En la primera etapa de la investigación se realizó una revisión de la literatura con énfasis en suelos y vegetación de humedales, además se consultó información sobre los métodos analíticos para la evaluación de las propiedades físicas y químicas de los suelos y de los parámetros estructurales de la vegetación.

La selección del área de estudio, se realizó con base en la carta topográfica escala 1:50 000 de INEGI (1999), además de las visitas que se realizaron a la zona de estudio antes de la etapa de muestreo.

Fase de campo

Selección de los sitios de muestreo

A partir de las observaciones efectuadas se seleccionaron cinco sitios representativos de la vegetación acuática de los cordones litorales: El Espadañal, El Faisán, Santa Cruz, Nuevo Centla y Frontera; sitios en donde se realizaron 7 visitas con duración de cinco días cada una, entre los meses de marzo del 2000 y agosto del 2001, para realizar los levantamientos de la estructura de la vegetación, obtener las muestras de suelo y medir la variación de la tabla de agua durante el periodo de estudio. De esta manera fue posible cubrir las dos estaciones climáticas contrastantes que se registran en el área de estudio (época de seca de marzo a junio y lluvia de julio a noviembre).

En cada uno de los sitios seleccionados se levantaron de manera perpendicular a los cordones litorales tres transectos con una longitud de 50 m cada uno, con lo cual se obtuvo

un total de 15 transectos por visita. De esta manera se levantaron un total de 105 transectos para el área de estudio. Con el empleo de una tabla de números aleatorios se eligieron 9 números de entre 0 y 50 que representaron el punto de muestreo dentro del transecto donde se llevó a cabo el levantamiento de la estructura de la vegetación, además de la medición del nivel de agua.

Suelo

Para obtener las muestras de suelo se seleccionaron tres puntos que estuvieron equitativamente distribuidos a lo largo de cada uno de los transectos. Con lo cual se obtuvieron 63 muestras de suelo por sitio para el periodo de estudio, generando de ésta manera 315 muestras para la zona.

Las muestras de suelo se obtuvieron por medio de barrenación de la capa superficial, de 0 a 30 cm de profundidad, con un nucleador de acero de 10 cm de diámetro x 35 cm de largo, en cada uno de los puntos, una vez que se obtuvieron las muestras se almacenaron en bolsas de polietileno, con su identificación correspondiente para su traslado al laboratorio en donde se llevaron a cabo los análisis físicos y químicos correspondientes (Aguilera, 1989).

Vegetación

Estructura de la vegetación

Para llevar a cabo la evaluación de los parámetros estructurales de la comunidad de hidrófitas, como ya se mencionó, se eligieron de manera aleatoria 9 puntos de muestreo dentro de un transecto de 50 metros para cada uno de los sitios seleccionados.

La caracterización de estructura de la vegetación se realizó con base en la estimación de la cobertura presente en 1m², para lo cual se emplearon simultáneamente 4 cuadros de aluminio de 50 cm x 50 cm, con subdivisiones de 4 celdas de 25 cm cada una, de acuerdo con el modelo propuesto por Mueller-Dombois y ElleMBER (1974) para herbáceas, para cada punto de muestreo de los sitios seleccionados.

La cobertura de una especie se determinó como el número de celdas de 25 cm ocupadas (total o parcialmente) en un área de 1 m² y el resultado obtenido es expresado como proporción.

Para la determinación de la densidad se empleó la fórmula basada en Brower y Zar (1977); tomando en cuenta sólo a los individuos que se encontraron dentro del cuadrante:

$$\text{Densidad} = \frac{\text{No. de individuos}}{\text{Área muestreada}}$$

$$\text{Densidad Relativa} = \frac{\text{No. de individuos de una especie}}{\text{Total de individuos de todas las especies}} \times 100$$

Para determinar la frecuencia se empleó una distribución sistemática siguiendo un patrón regular de muestreo de acuerdo al método propuesto por Mueller-Dombois y ElleMBER (1974):

$$\text{Frecuencia} = \frac{\text{No. de cuadrantes en los que se encuentra la especie}}{\text{No. total de cuadrantes}}$$

$$\text{Frecuencia Relativa} = \frac{\text{Valor de frecuencia por especie}}{\text{Total de frecuencia de todas las especies}} \times 100$$

Para determinar la dominancia se utilizó el método empleado por Greig-Smith (1983) el cual se obtiene de la multiplicación de la cobertura de cada especie por la densidad de la misma, es decir:

$$\text{Dominancia} = (\text{Densidad de cada especie}) \times (\text{Cobertura de cada especie})$$

$$\text{Dominancia Relativa} = \frac{\text{Dominancia por especie}}{\text{Dominancia total de todas las especies}} \times 100$$

El valor de importancia se obtuvo de la sumatoria de la densidad, dominancia y frecuencia relativas de la especie en cuestión, dividida entre 300 y multiplicada por 100 (el valor de 300 resulta de la ponderación de 100 % de la densidad, de 100 % de la frecuencia y de 100 % de la dominancia) (Pool *et al.*, 1977)

Fase de Laboratorio

Esta fase fue realizada en el Laboratorio de Vegetación Acuática del Instituto de Biología, UNAM.

Preparación de la muestra de suelo

Se colocaron las muestras en bandejas de plástico para su secado a la sombra y temperatura ambiente, removiéndolas regularmente, con el fin de agilizar el proceso. Una vez seco el suelo, se retiraron restos vegetales y animales, para luego ser molido manualmente en un mortero y cernido a través de un tamiz de malla No. 10. A las muestras, se les practicaron los siguientes análisis químicos y físicos:

- Nitrógeno Total. Método Kjeldahl macro y titulación con ácido sulfúrico valorado (Chapman y Pratt, 1973).
- Fósforo Total. Digestión húmeda y determinación colorimétrica por el método del ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962).
- pH. Método potenciómetro, utilizando una relación suelo-agua 1:5 (Bates, 1954; Willard *et al.*, 1958),
- Materia Orgánica. Método de oxidación húmeda y titulación con sulfato ferroso valorado (Walkley y Black, 1947).
- Textura. Método del hidrómetro (Bouyoucos, 1936); las clases texturales del suelo se establecieron de acuerdo al triángulo de textura según el USDA (Porta *et al.*, 1994)
- Densidad Aparente. Método volumétrico o de la probeta (Desarrollado por Beaver, 1963 en Muñoz *et al.*, 2000).
- Color en seco y húmedo. Por la técnica de comparación con las tablas de color Munsell (Munsell, 1975)

Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron para determinar si existían diferencias significativas a nivel espacial y temporal, así como para determinar si existía correlación entre los parámetros del suelo y la estructura de la vegetación. Se calculó el promedio, error estándar y coeficiente de variación para los análisis químicos y físicos del suelo y el promedio de los parámetros estructurales de la vegetación. Además se realizó análisis de varianza, correlación y discriminante entre los resultados obtenidos de las variables químicas y físicas del suelo y de los parámetros estructurales de la vegetación (dominancia, densidad y frecuencia relativa). Para esto se utilizó el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc.).

RESULTADOS

SUELO

En la Tabla 3, se muestran los valores promedio de los parámetros químicos y físicos de las muestras de suelo. Sobresalen los altos contenidos de nitrógeno total (NTk %), fósforo total (PTk %) y materia orgánica (M.O. %) para el sitio el Espadañal, donde alcanzó valores de 1.91 %, 0.102 % y 54 %, respectivamente. Otras características de la capa superficial del suelo (30 cm.) fueron los colores oscuros en seco y húmedo (café muy oscuro, gris muy oscuro y negro) en todos los sitios, así como bajas densidades aparentes (D.Ap. g/cm³), de manera particular en los sitios Nuevo Centla, Frontera y Espadañal, donde sus valores fueron de 0.71, 0.61 y 0.43 g/cm³ respectivamente. El pH fue de ligero a moderadamente ácido y las clases texturales predominantes fueron migajón-arcillo-arenosa y migajón-arenosa.

Tabla 3. Valor promedio \pm EE de las características químicas y físicas de los suelos en los cordones litorales de los Pantanos de Centla, Tabasco.

	Espadañal	Faisán	Santa Cruz	Nuevo Centla	Frontera
NTk (%)	1.91 \pm 0.09	0.89 \pm 0.19	0.40 \pm 0.03	1.20 \pm 0.11	1.64 \pm 0.18
PTk (%)	0.10 \pm 0.01	0.12 \pm 0.01	0.09 \pm 0.00	0.14 \pm 0.01	0.11 \pm 0.01
M.O. (%)	54.05 \pm 1.48	24.25 \pm 3.45	11.50 \pm 0.99	31.32 \pm 2.48	39.05 \pm 4.48
pH	6.24 \pm 0.04	6.30 \pm 0.06	6.36 \pm 0.08	6.29 \pm 0.07	5.44 \pm 0.11
Arena (%)	63.25 \pm 1.14	63.97 \pm 1.38	59.24 \pm 1.33	69.00 \pm 0.99	61.00 \pm 2.41
Limo (%)	17.25 \pm 0.98	11.80 \pm 0.59	13.11 \pm 0.30	11.30 \pm 0.76	11.00 \pm 0.48
Arcilla (%)	19.51 \pm 0.46	24.00 \pm 0.58	27.65 \pm 1.32	20.00 \pm 0.75	28.00 \pm 2.38
D.Ap. (g/cm ³)	0.43 \pm 0.01	0.82 \pm 0.03	0.95 \pm 0.04	0.71 \pm 0.03	0.61 \pm 0.03
Textura	Migajón arenoso	Migajón-arcillo arenoso	Migajón-arcillo arenoso	Migajón arenoso	Migajón-arcillo arenoso
Color Seco	café muy oscuro 10 YR 2/2	gris oscuro 10 YR 6/1	gris oscuro 10 YR 6/1	café muy oscuro 10 YR 2/2	café muy oscuro 10 YR 2/2
Color Húmedo	negro 10 YR 2/1	gris muy oscuro 10 YR 3/1	gris muy oscuro 10 YR 3/1	negro 10 YR 2/1	negro 10 YR 2/1

Nitrógeno total (NTk)

Se observaron diferencias significativas ($F_{4, 30} = 8.9$; $p < 0.001$) entre las concentraciones de nitrógeno total del suelo de los sitios de estudio. Las concentraciones más altas de NTk del suelo durante el periodo de estudio se registraron en Nuevo Centla y Faisán durante el mes de julio/00, 2.23 % y 1.94 % respectivamente, y para el Espadañal y Frontera en abril/01, 2.45 % y 2.39 % respectivamente. Mientras que para Santa Cruz fue en diciembre/00 con 0.70 %. Cabe señalar que estos valores coinciden con una tabla de agua cuyo valor estuvo alrededor de los 20 cm de profundidad. De manera contraria, las concentraciones más bajas se registraron en Frontera, Espadañal, Faisán y Santa Cruz, en el mes de marzo/00 con valores de 0.97 %, 0.78 %, 0.37 % y 0.21 %, respectivamente, y en Junio/01 para Nuevo Centla con 0.37 % (Figuras 3 a-e).

En la Figura 3 f, se muestran los valores promedio de NTk del suelo para el periodo de estudio en cada uno de los sitios seleccionados. En esta figura se observa que el valor más alto de NTk se registró en el Espadañal con 1.91 %, seguido de Frontera y Nuevo Centla con 1.64 % y 1.20 % respectivamente, y con valores que fueron considerablemente más bajos se encuentra Faisán con 0.89 % y por último Santa Cruz con 0.40 %, estos últimos valores fueron en proporción 2 y 4.8 veces menores que el valor del Espadañal.

Los resultados indican que el NTk del suelo registró un elevado coeficiente de variación (C.V.) durante todo el periodo de estudio en la mayoría de los sitios (Figuras 3 a-e). Los sitios con el mayor C.V. fueron el Faisán (65.1 %) y Nuevo Centla (55.8 %) debido principalmente a que sus concentraciones estuvieron fluctuando en un intervalo de 0.36 % a 1.94 %, para el primer sitio, y de 0.37 % a 2.23 % para el segundo. También se puede observar que Santa Cruz presentó una menor variación en sus valores de NTk con respecto a los dos sitios anteriores, registrando de esta manera un menor C.V. (38.5 %). Por otro lado, los C.V. más bajos fueron para el Espadañal (2.3 %) y Frontera (28.9 %), debido principalmente a que mostraron valores más constantes durante todo el periodo de estudio; así, para el Espadañal las concentraciones de NTk estuvieron cercanas o

ligeramente por arriba del 2.0 % en 5 de las 7 salidas, y en Frontera la tendencia fue similar sólo que las concentraciones de NTK estuvieron alrededor del 1.5 %.

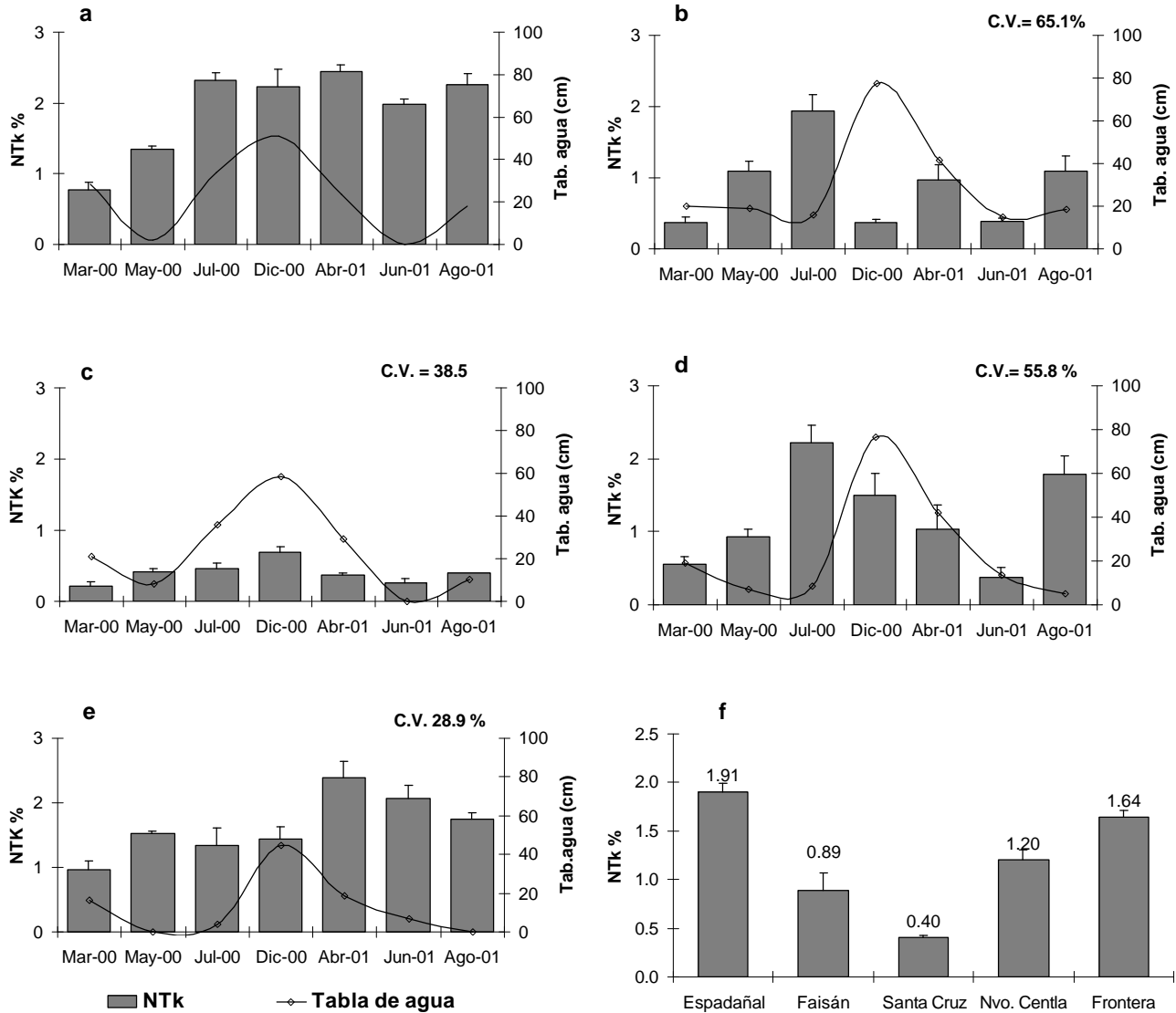


Figura 3 a-e. Variación del nitrógeno total del suelo (\pm EE) y de la tabla de agua durante el periodo de estudio. **a:** Espadañal, **b:** Faisán, **c:** Santa Cruz, **d:** Nuevo Centla, **e:** Frontera; **f,** valor promedio del nitrógeno total del suelo (\pm EE) para cada uno de los sitios seleccionados en el área de estudio.

Fósforo total (PTk)

La variación en las concentraciones de fósforo total del suelo entre los sitios de muestreo fue mínima y no se observaron diferencias significativas entre sí ($F_{4, 30} = 1.4$; $p = 0.27$). Las concentraciones más altas de PTK del suelo, durante el periodo de estudio, se presentaron en Nuevo Centla y Frontera en marzo/00 con valores de 0.228 % para el primero y de 0.160 % para el segundo, en tanto que, para el Espadañal y Santa Cruz fueron en mayo/00 con 0.165 % y 0.120 % respectivamente, y para Faisán en abril/01 con 0.228 %. Estos resultados mostraron un patrón similar al que presentó el NTK del suelo con respecto a la profundidad de la tabla de agua, cuyo valor estuvo alrededor de los 20 cm. Por otro lado, las concentraciones más bajas de PTK del suelo se registraron en Frontera, Espadañal y Santa Cruz en el mes de julio/00 con valores de 0.081 %, 0.076 % y 0.055 % respectivamente, mientras que para Nuevo Centla y Faisán fueron en junio/01 con valores de 0.078 % y 0.067 % respectivamente (Figuras 4 a–e).

En la Figura 4 f, se muestra el valor promedio de PTK del suelo para el periodo de estudio en cada uno de los sitios de seleccionados, en ésta se puede apreciar que la concentración promedio más alta se presentó en Nuevo Centla con un valor de 0.137 %, con valores ligeramente menores estuvieron Faisán, Frontera y Espadañal con 0.130 %, 0.111 % y 0.102 % respectivamente y por último, el valor más bajo de PTK del suelo para el periodo de estudio se presentó en Santa Cruz con 0.093 % que fue proporcionalmente 1.5 veces más bajo que el valor de Nuevo Centla.

Asimismo, en las Figuras 4 a-e, se puede observar que el PTK del suelo presentó un amplio C.V. debido principalmente a que las concentraciones no mostraron un patrón constante en ninguno de los sitios a lo largo del periodo de estudio. Los C.V. más altos fueron para los sitios Faisán (48.4 %), Nuevo Centla (38.3 %) y ligeramente más bajo para Espadañal (30.2 %), donde las concentraciones de PTK se presentaron en un intervalo de 0.067 % a 0.228 %, de 0.078 % a 0.228 % y de 0.093 a 0.117 % respectivamente. Por otro lado, los C.V. más bajos fueron para los sitios Frontera (24.2 %) y Santa Cruz (23.4 %) debido principalmente a que las concentraciones de PTK del suelo fueron más constantes

durante todo el periodo de estudio, de tal forma que éstas estuvieron alrededor o ligeramente por arriba del 1.5 % para el primer caso y de 0.40 % para el segundo en 4 de las 7 fechas de muestreo.

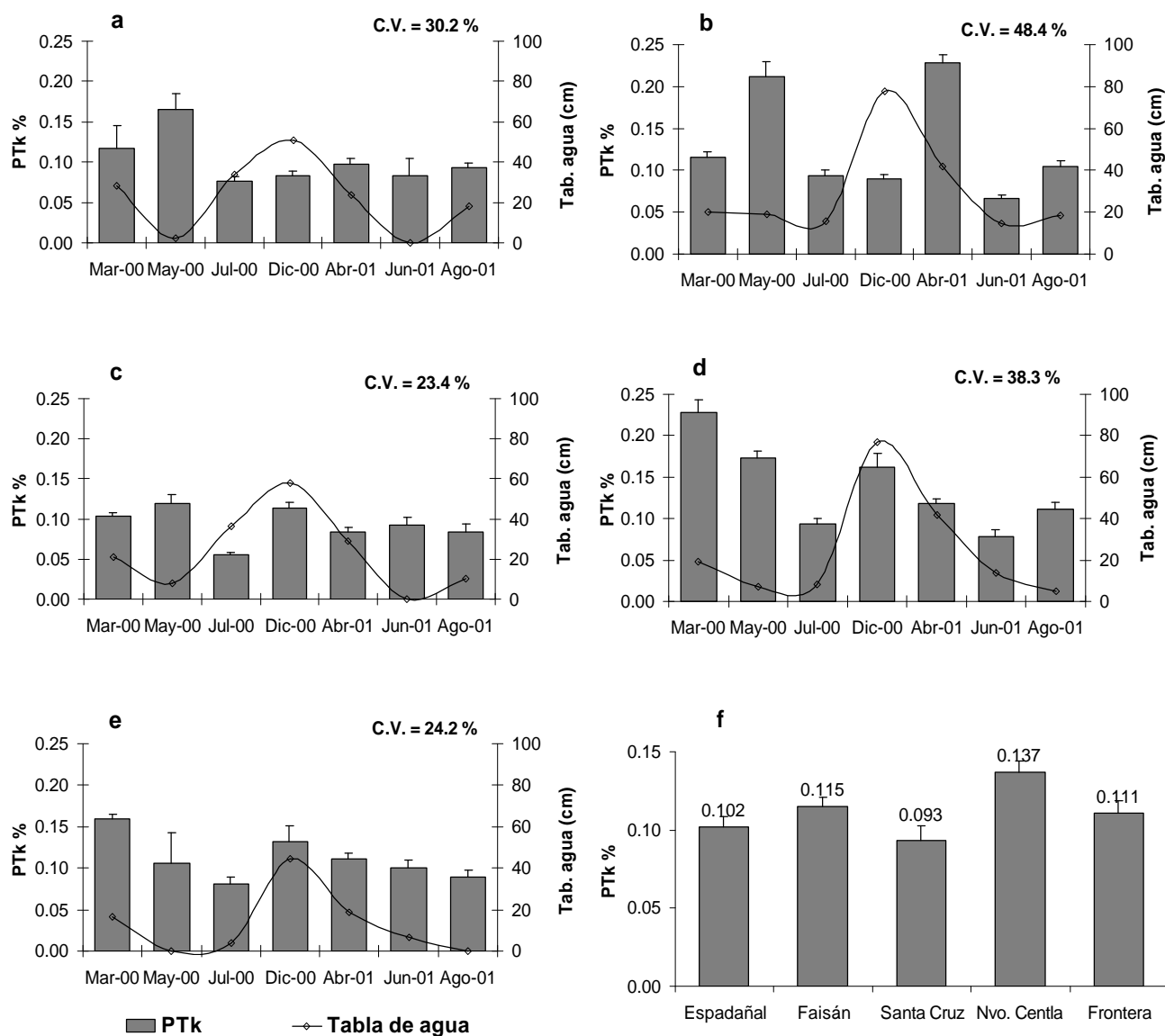


Figura 4 a-e. Variación del fósforo total del suelo (\pm EE) y de la tabla de agua durante el periodo de estudio. **a:** Espadañal, **b:** Faisán, **c:** Santa Cruz, **d:** Nuevo Centla, **e:** Frontera; **f,** valor promedio del fósforo total del suelo (\pm EE) para cada uno de los sitios seleccionados

pH

El pH del suelo fue la variable que presentó la menor variación con respecto a sus valores y en comparación con las demás variables estudiadas, sin embargo, mostró diferencias significativas ($F_{4,30} = 7.6$; $p < 0.001$) entre los sitios de muestreo. Los valores más altos de pH del suelo durante el periodo de estudio se presentaron en el mes de marzo/00 para Frontera (5.7), en diciembre/00 para Faisán (6.8) y, en junio/01 para Santa Cruz (7.0), Nuevo Centla (6.8) y Espadañal (6.6). Por otro lado, los valores más bajos de pH del suelo se registraron en el mes de mayo/00 para los 5 sitios seleccionados, coincidiendo con uno de los meses (mayo/00) que presentó una tabla de agua menor a los 20 cm de profundidad (Figuras 5 a-e).

En la Figura 5 f, se observa el valor promedio de pH del suelo para el periodo de estudio en cada uno de los sitios seleccionados. Aquí, el valor más alto fue para Santa Cruz (6.4), seguido de Faisán y Nuevo Centla (6.3), Espadañal (6.2) y, por último Frontera (5.4), que presentó el pH más ácido de todos los sitios.

El pH del suelo mostró el C.V. más bajo de los diferentes parámetros estudiados en todos los sitios seleccionados a lo largo del periodo de estudio. Sin embargo, hubo sitios que presentaron un C.V. más alto que otros. En las Figuras 5 a-e, se puede observar que los sitios con el C.V. más alto fueron Santa Cruz (7.4 %), Faisán (7.0 %) y Nuevo Centla (5.9 %), debido principalmente a la disimilitud de los valores de pH del suelo registrados durante el periodo de estudio, ya que estos estuvieron en un intervalo de 5.5 a 7.0, 5.6 a 6.8, y de 5.9 a 6.8, respectivamente. En la misma figura, se puede observar que los C.V. más bajos fueron para Frontera (5.4 %) y Espadañal (3.5 %) debido principalmente a que los valores de pH estuvieron en un intervalo de 4.8 a 5.7 para el primer sitio y de 5.9 a 6.6 para el segundo, presentando de esta forma una menor variación del pH del suelo durante todo el periodo de estudio con respecto al resto de los sitios.

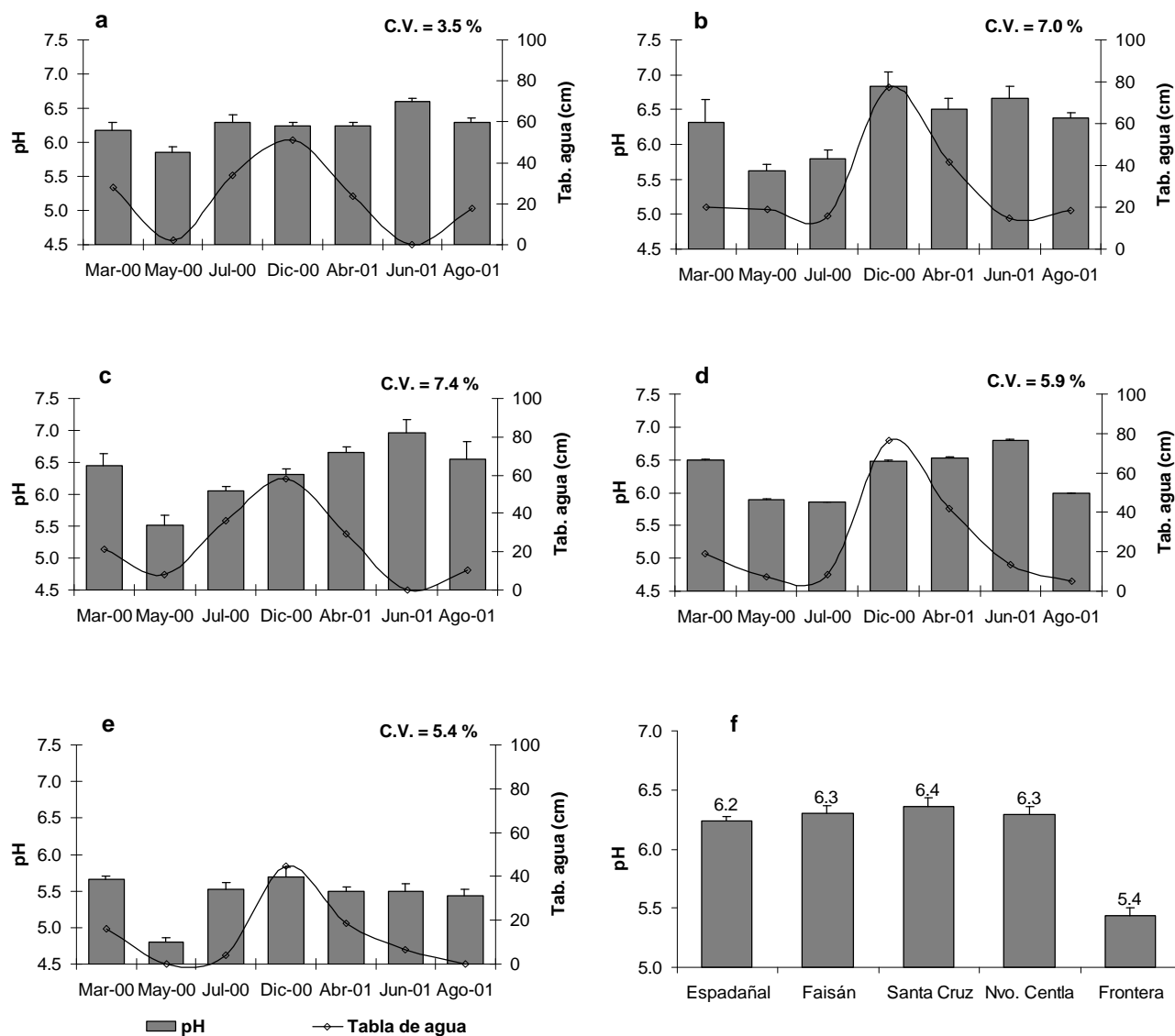


Figura 5 a-e. Variación del pH del suelo (\pm EE) y de la tabla de agua durante el periodo de estudio; **a:** Españañal, **b:** Faisán, **c:** Santa Cruz, **d:** Nuevo Centla, **e:** Frontera; **f,** valor promedio del pH del suelo (\pm EE) para cada uno de los sitios seleccionados en el área de estudio.

Materia orgánica (M.O.)

Mostró grandes variaciones y diferencias significativas ($F_{4, 30} = 9.5$; $p < 0.001$) entre los sitios de estudio. Los porcentajes más altos de M.O. del suelo durante el periodo de estudio se presentaron para Espadañal, Frontera, Faisán y Santa Cruz en el mes de mayo/00 con 70 %, 59 %, 56 % y 21 % respectivamente, mientras que para Nuevo Centla fue en julio/00 con 52 %. Cabe señalar que estos valores se presentaron cuando la tabla de agua estuvo alrededor de los 20 cm de profundidad. Por otra parte, los porcentajes más bajos de M.O. del suelo se observaron en Frontera en diciembre/00 con 23 %, en tanto que, para Espadañal fue en abril/01 con 41 %, y para Nuevo Centla, Faisán y Santa Cruz en junio/01 con 9 %, 7 % y 5 % respectivamente (Figuras 6 a-e).

En la Figura 6 f, se puede apreciar el valor promedio de la M.O. del suelo para el periodo de estudio en cada uno de los sitios seleccionados. En esta figura se observa que el mayor porcentaje de M.O. del suelo se presentó para Espadañal con 54 %, con porcentajes relativamente menores estuvieron Frontera y Nuevo Centla con 39 % y 31 % respectivamente, y con valores que fueron considerablemente más bajos estuvieron Faisán y Santa Cruz con 24 % y 11 % respectivamente, estos últimos fueron en proporción 2.5 y 4.9 veces menores que el porcentaje que se observó para Espadañal.

Además, se puede observar también que la M.O. del suelo presentó un elevado C.V. en la mayoría de los sitios durante el periodo de estudio. El C.V. más alto se registró en Faisán (70.9 %) debido a que los valores de M.O. del suelo durante el periodo de estudio estuvieron en un intervalo de 7 % a 56 % (Figuras 6 a-e). Por otro lado, en las mismas figuras es posible apreciar que, con C.V. más bajos estuvieron Nuevo Centla (57.8 %) y Santa Cruz (45.7 %) como resultado de que los porcentajes de M.O. del suelo de estos sitios a lo largo del periodo de estudio se presentaron en un intervalo de 9 a 52 % para el primero y de 5 a 21 % para el segundo. Por último, el menor C.V. se registró para Espadañal (22.2 %) que mostró una mayor estabilidad en los porcentajes de M.O. del suelo ya que estos estuvieron entre 41 % y 70 %.

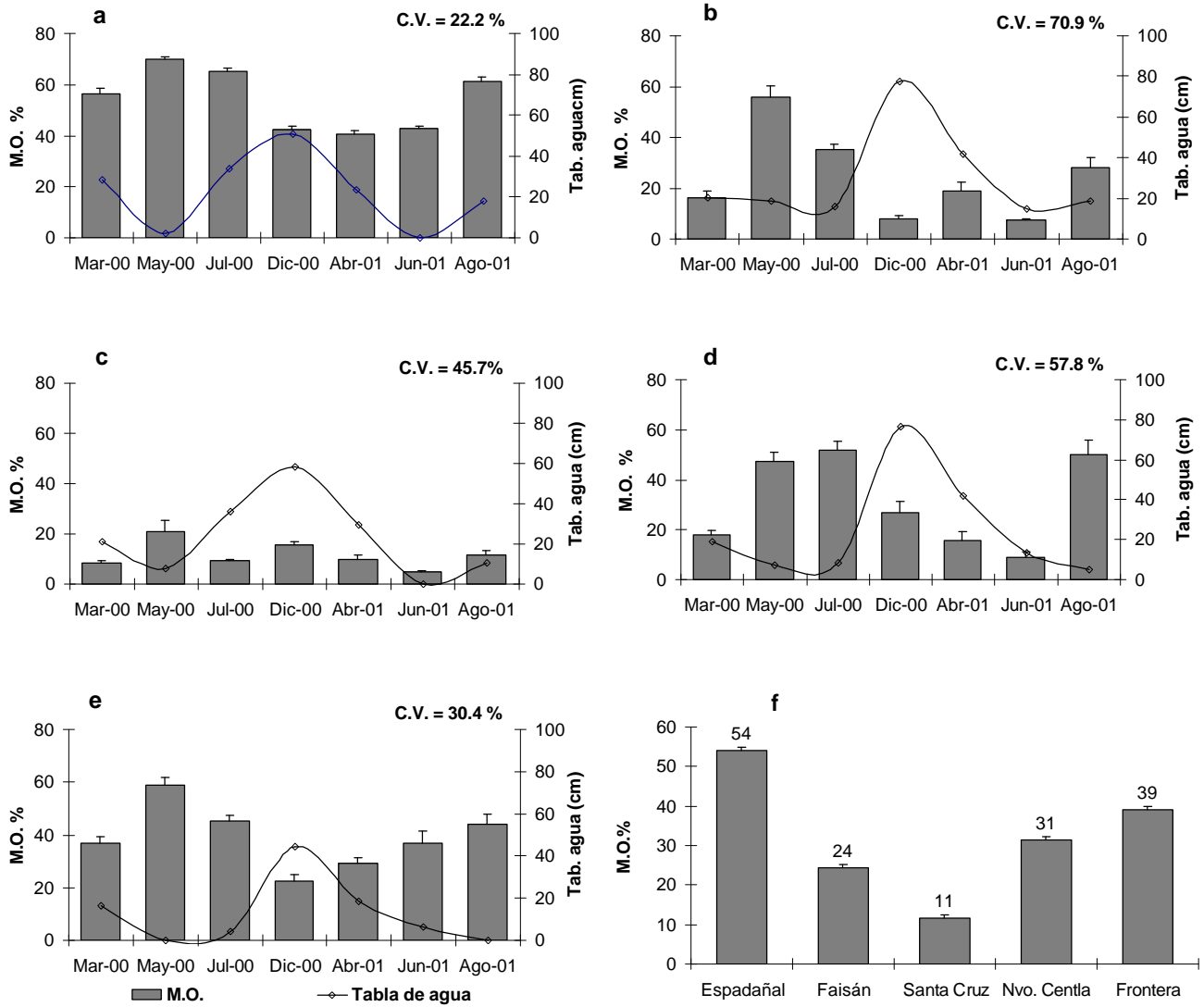


Figura 6 a-e. Variación de la materia orgánica del suelo (\pm EE) y de la tabla de agua durante el periodo de estudio; **a:** Espadañal, **b:** Faisán, **c:** Santa Cruz, **d:** Nuevo Centla, **e:** Frontera; **f,** valor promedio de la materia orgánica del suelo (\pm EE) para cada uno de los sitios seleccionados en el área de estudio.

Densidad aparente (D.Ap)

La densidad aparente del suelo fue una más de las variables que presentaron altas variaciones en sus valores durante el periodo de estudio en los sitios de muestreo, además de presentar diferencias significativas entre si ($F_{4, 30}=12.9$; $p < 0.001$). Los valores más altos de D.Ap. del suelo durante el periodo de estudio se registraron en Frontera y Espadañal en el mes de julio/00, con valores de 0.73 g/cm^3 y 0.47 g/cm^3 respectivamente, para Faisán se registró en diciembre/00 con 1.03 g/cm^3 , mientras que para Nuevo Centla y Santa Cruz fue en junio/01 con 1.07 g/cm^3 y 10.5 g/cm^3 respectivamente. De manera contraria, los valores más bajos se observaron en los sitios Santa Cruz, Faisán y Frontera en el mes de mayo/00 con 0.81 g/cm^3 , 0.50 g/cm^3 y 0.49 g/cm^3 respectivamente, y para Nuevo Centla con 0.52 g/cm^3 y Espadañal con 0.38 g/cm^3 en agosto/01 (Figuras 7 a-e).

En la Figura 7 f, se muestran los valores promedio de la D.Ap. del suelo para el periodo de estudio en cada uno de los sitios seleccionados. Aquí, se puede observar que el valor más alto de D.Ap. del suelo se registró en Santa Cruz con 0.95 g/cm^3 , seguido por Faisán con 0.82 g/cm^3 y con valores ligeramente menores, Nuevo Centla y Frontera, 0.71 g/cm^3 y 0.61 g/cm^3 respectivamente y, por último se encuentra Espadañal con 0.43 g/cm^3 que, además de ser el valor más bajo de D.Ap. del suelo para el periodo de estudio, es en proporción 2.2 menor que el valor registrado en Santa Cruz.

En las Figuras 7 a-e, se puede observar que los valores de la D.Ap. del suelo mostraron valores bajos de C.V. a lo largo del periodo de estudio en la mayoría de los sitios. En estas Figuras se puede ver que el mayor C.V. se presentó en los sitios Nuevo Centla (30.1 %) y Faisán (26.1 %), debido principalmente a que sus valores de D.Ap. fueron poco homogéneos y estuvieron fluctuando en un intervalo de 0.52 a 1.07 g/cm^3 para el primer sitio y de 0.50 a 1.03 g/cm^3 para el segundo. De igual forma, se puede apreciar un menor C.V. en el sitio Frontera (14.9 %), puesto que presentó una mayor estabilidad en sus valores que fueron de 0.49 a 0.73 g/cm^3 . Por otro lado, los C.V. registrados en los sitios Santa Cruz (8.0 %) y Espadañal (7.62 %) presentaron valores más constantes durante todo

el periodo de estudio, siendo para el primer caso el valor de D.Ap. del suelo cercano a 1.00 g/cm^3 en 5 de las 7 fechas de muestreo, y para el segundo caso alrededor de 0.40 g/cm^3 en 6 de las 7 fechas de muestreo.

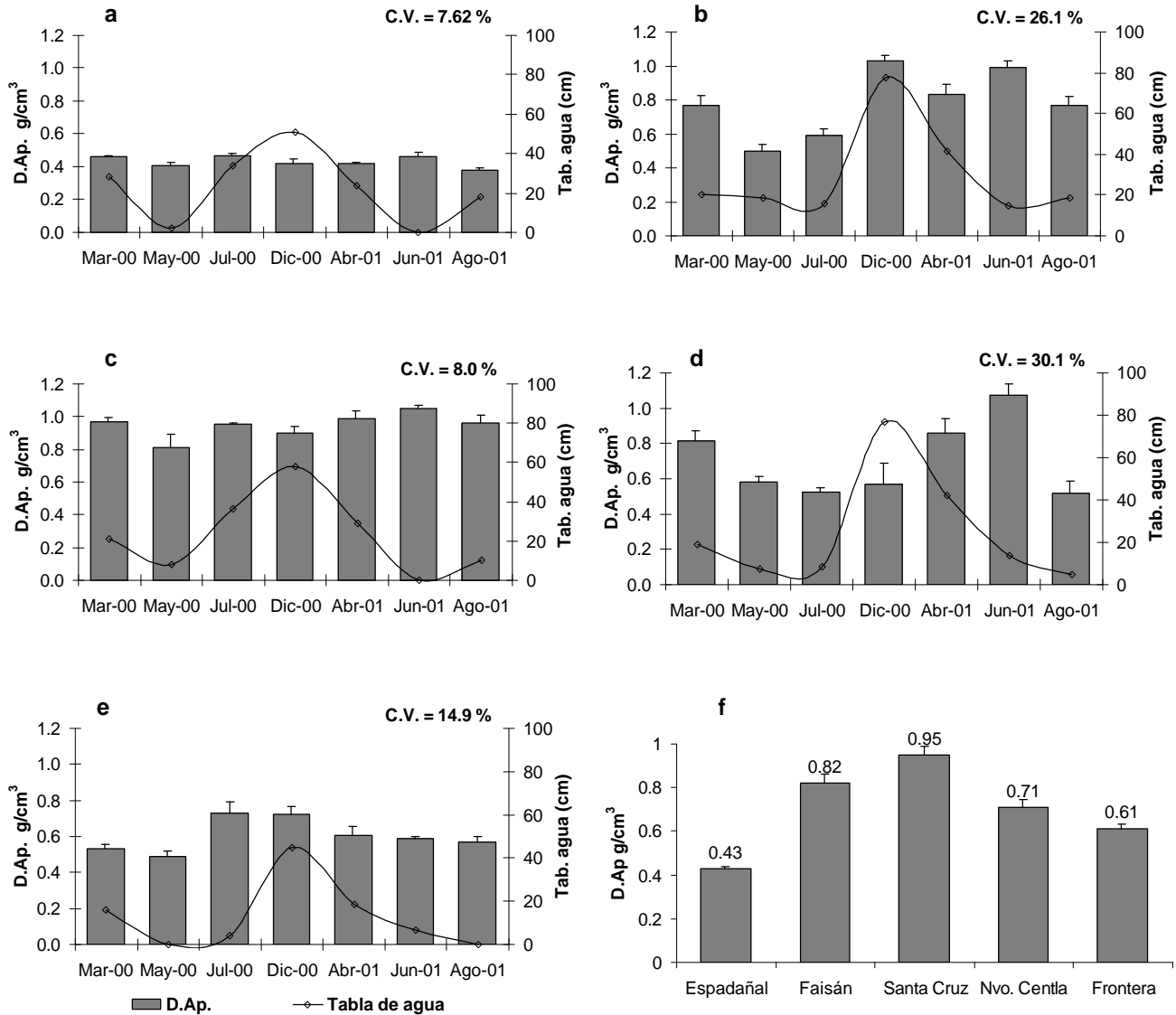


Figura 7 a-e. Variación de la densidad aparente del suelo (\pm EE) y de la tabla de agua durante el periodo de estudio; **a:** Espadañal, **b:** Faisán, **c:** Santa Cruz, **d:** Nuevo Centla, **e:** Frontera; **f,** valor promedio de la densidad aparente del suelo (\pm EE) para cada uno de los sitios seleccionados en el área de estudio.

Textura

Es importante señalar que los porcentajes de arena entre sitios no mostraron grandes variaciones, así como tampoco diferencias significativas entre sí ($F_{4, 30} = 2.1, p = 0.105$). Los valores más altos de arena se registraron en Frontera en el mes de mayo/00 con 70 %, para Santa Cruz en Abril/01 con 64 % y, para Faisán, Espadañal y Nuevo Centla en agosto/01 con 74, 73 y 72 % respectivamente. Mientras que, los valores más bajos se presentaron en Santa Cruz en marzo/00 con 54 % y para Nuevo Centla, Faisán, Espadañal y Frontera en el mes de diciembre/00 con 62, 53, 52 y 52 % respectivamente. La fracción limosa no mostró grandes variaciones en sus porcentajes en los sitios de estudio, no obstante, presentó diferencias significativas entre sí ($F_{4, 30} = 3.4; p < 0.02$). Los porcentajes más altos de limo se presentaron en Santa Cruz y Nuevo Centla durante el mes de mayo/00 con valores de 18 y 17 % respectivamente, mientras que para Frontera fue en el mes de julio/00 con 13 % y, para Espadañal y Faisán en diciembre/00 con 25 y 16 % respectivamente. En tanto que los valores más bajos para esta partícula se registraron en marzo/00 para Espadañal y Faisán con 9 y 7 % respectivamente y en abril/01 para Santa Cruz, Nuevo Centla y Frontera con 10, 7 y 9 de manera respectiva. La variabilidad en los porcentajes de la fracción de arcilla mostró diferencias significativas entre los sitios de estudio ($F_{4, 30} = 5.6; p < 0.002$). Los porcentajes más altos de arcilla se presentaron en Santa Cruz y Nuevo Centla en marzo/00, 30 y 24 % de manera respectiva y, en Frontera, Faisán y Espadañal en diciembre/00 con 38, 31 y 22 % respectivamente. Mientras que los porcentajes más bajos de arcilla se registraron en marzo/00 para Espadañal con 19 %, en mayo/00 para Frontera y Nuevo Centla, con 19 y 13 % respectivamente y, en agosto/01 para Santa Cruz y Faisán donde respectivamente sus valores fueron de 24 y 16 % (Figuras 8 a-e).

En la Figura 8 f, se muestran los valores promedio de arena, limo y arcilla para el periodo de estudio en cada uno de los sitios seleccionados. En esta figura se puede apreciar que el porcentaje más alto de arena se registró en Nuevo Centla con 69 %, seguido por Faisán, Espadañal y Frontera con valores relativamente más bajos de 64, 63 y 62 %

respectivamente, y por último el sitio con el porcentaje promedio más bajo de arena fue Santa Cruz con 59 %. Por otro lado, el valor más alto de limo fue para Espadañal con 17 %, y ligeramente más abajo se observó a Santa Cruz y Faisán con 13 y 12 % respectivamente, mientras que Nuevo Centla y Frontera presentaron los valores más bajos para en el periodo de estudio con 11 % para ambos sitios. Finalmente, el valor promedio más alto de arcilla fue para Santa Cruz con 28 %, seguido de Frontera y Faisán con 27 y 24 % respectivamente, y por último, los sitios con los valores más bajos de arcilla fueron Espadañal y Nuevo Centla con 20 % para ambos casos.

En las Figuras 8 a-e, se puede observar que las tres principales partículas del suelo (arena, limo y arcilla), mostraron un ligero C.V. a lo largo del periodo de estudio. Los C.V. más altos para la fracción arena se registraron en Espadañal (12.4 %), Faisán (11.2 %) y Frontera (10.3 %) cuyos valores promedio de esta fracción estuvieron en un intervalo de 52 a 73 %, de 53 a 74 % y de 52 a 70 % respectivamente, mientras que los C.V. más bajos se presentaron en Santa Cruz (6.0 %) y Nuevo Centla (4.8 %) con valores que fluctuaron entre 54 y 64 % para el primer sitio y 62 y 72 % para el segundo. Por otro lado, en la misma figura también se puede apreciar que la fracción limosa presentó un C.V. un poco más alto que la fracción arena, de forma tal que los C.V. más altos para esta fracción se registraron en el Espadañal (36.0 %) y Nuevo Centla (31.9 %) con porcentajes de limo de 9 a 25 % y de 7 a 17 % respectivamente, y con C.V. relativamente más bajos se encontraron Faisán (28.4 %) y Santa Cruz (22.5 %) con porcentajes de 7 a 16 % para el primer caso y de 10 a 18 % para el segundo. Por último, el C.V más bajo para la fracción limosa fue para Frontera (12.2 %) cuyos valores estuvieron alrededor del 10 % en 5 de las 7 fechas de muestreo. Con respecto a la fracción arcillosa, los C.V. más altos se registraron en Frontera (22.9 %), Faisán (20.1 %) y Nuevo Centla (20 %) con porcentajes de arcilla que estuvieron en un intervalo de 19 a 38 %, 16 a 31 % y de 13 a 24 % respectivamente, mientras que los más bajos fueron para Espadañal (14.4 %) y Santa Cruz (8.7 %) con porcentajes de esta partícula de 15 a 22 % en el primer sitio y de 24 a 31 % en el segundo.

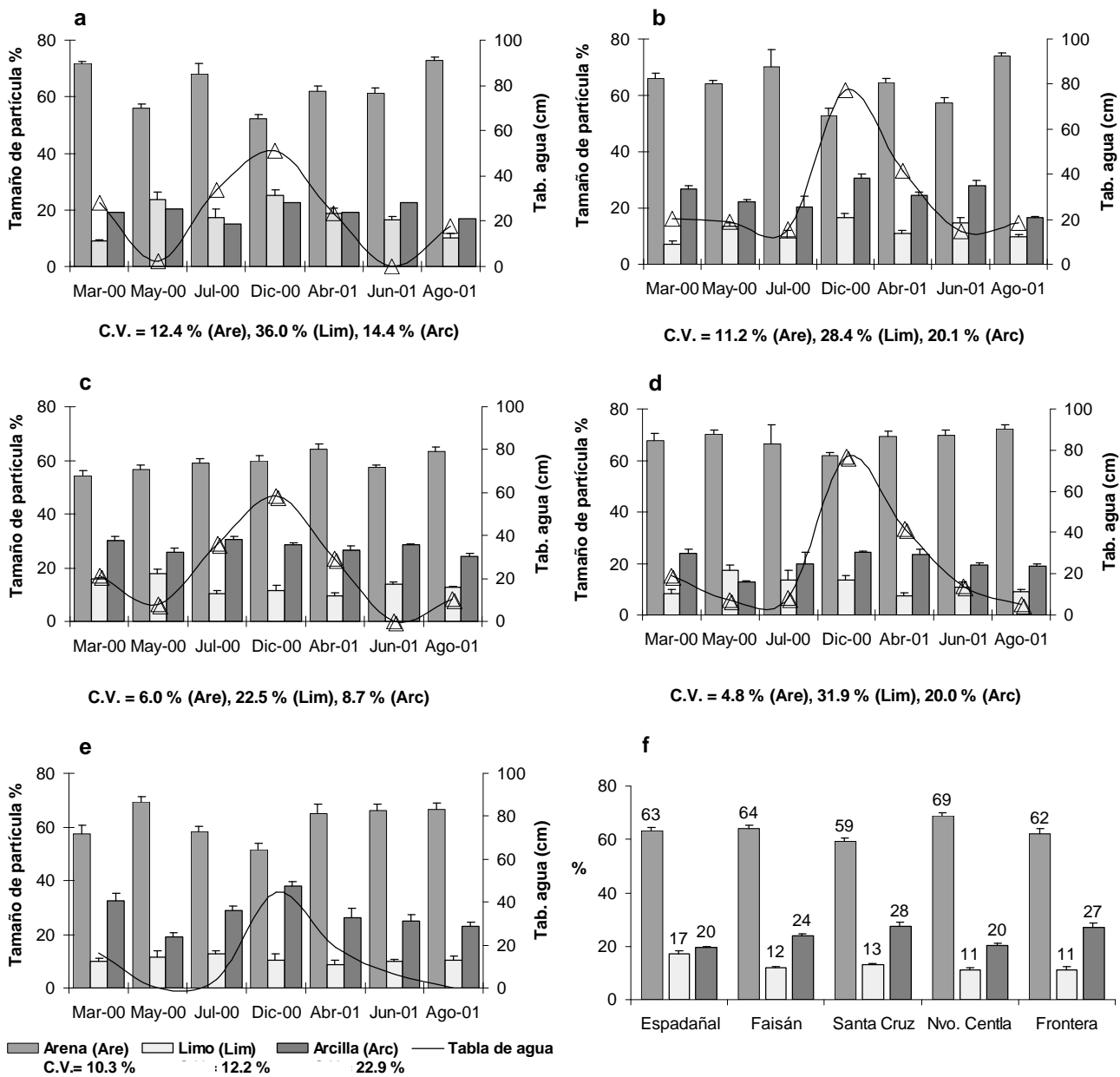


Figura 8 a-e. Variación del tamaño de partícula del suelo (\pm EE) y de la tabla de agua durante el periodo de estudio; **a:** Espadañal, **b:** Faisán, **c:** Santa Cruz, **d:** Nuevo Centla, **e:** Frontera; **f,** valor promedio del tamaño de partícula. (\pm EE) para cada uno de los sitios seleccionados en el área de estudio.

VEGETACIÓN

Composición florística

En los cinco sitios de estudio se registraron en total 30 especies de plantas hidrófitas y acuáticas tolerantes contenidas en 21 familias y 28 géneros, siendo dos familias de helechos, 13 de dicotiledóneas y 6 de monocotiledóneas. La familia que registró el mayor número de especies fue Cyperaceae con cuatro especies. De los cinco sitios, los que presentaron el mayor número de especies fueron Faisán y Frontera con 19 especies cada uno, seguidos de Nuevo Centla con 17, Santa Cruz con 14 y por último el Espadañal con 13 especies (Tabla 4).

Estructura de la comunidad

El valor de importancia (V.I.) refleja como una especie participa en la estructura de una comunidad vegetal considerando los parámetros densidad, dominancia y frecuencia relativa de cada una de las especies que la componen.

En la Figura 9, se puede observar el V.I. de las principales especies para cada uno de los sitios durante el periodo de estudio. Se puede apreciar que para el sitio Espadañal, la especie más sobresaliente durante el periodo de estudio fue *Cladium jamaicense* debido principalmente a los altos valores de V.I. que presentó en la mayoría de los transectos, que estuvieron fluctuando en un intervalo de 26.8 % a 39.7 %. En segundo y tercer lugar estuvieron las especies *Cyperus articulatus* y *Setaria scheelei* con V.I. que fueron de 9.0 % a 36.9 % y de 1.5 % a 28.4 % respectivamente. Los V.I. más bajos los presentó *Polygonum sp.* que registró valores de 0.9 % a 9.5 %.

En Faisán y Sta. Cruz la hidrófita más importante fue *Eleocharis interstincta* con V.I. de 4.6 % a 59.3 % y de 35.3 % a 74.7 % respectivamente. En segundo y tercer lugar para estos sitios estuvieron las especies *S. scheelei* y *C. articulatus*, en el caso de Faisán los V.I. para estas dos especies fueron de 8.1 % a 70.1 % y de 3.6 % a 18.1 % respectivamente,

en tanto que para Sta. Cruz fueron de 2.8 % a 30.4 % y de 7.5 % a 29.2 % respectivamente. Los V.I. más bajos para estos mismos sitios se presentaron en la especie *Thalia geniculata* cuyos valores fueron de 1.5 % a 11.3 %, y de 2.0 % a 6.1 % respectivamente.

Por otro lado, en Nvo. Centla la especie más importante fue *S. scheelei* que registró V.I. de 16.4 % a 53.9 %, seguida de *C. jamaicense* con V.I. de 3.1 % a 42.2 % y *Typha domingensis* con valores de 1.1 % a 18.6 %. Los V.I. más bajos para este sitio se presentaron con la especie *C. articulatus* cuyos valores fueron de 3.0 % a 10.2 %. Por último, en Frontera la especie más importante fue *S. scheelei* que a lo largo del periodo de estudio registró V.I. de 16.8 % a 73.5 %, la segunda especie más sobresaliente fue *T. domingensis* con V.I. de 5.1 % a 24.6 %. En tercer y cuarto lugar estuvieron las especies *C. articulatus* e *Ipomoea jalapa* con V.I. de 3.2 % a .2 % para el primer caso y de 0.5 % a 4.9 % para el segundo.

En la mayoría de los casos el valor de importancia refleja a la especie dominante de cada uno de los sitios de estudio, sin embargo, en Nuevo Centla la especie dominante fue *C. jamaicense* en Frontera *T. domingensis* a pesar de que en ambos sitios la especie que presentó el V.I. más alto fue *S. scheelei*.

En la Figura 10 se puede apreciar el V.I. promedio de las especies más sobresalientes para el periodo estudio en cada uno de los sitios seleccionados. Aquí se puede observar que la especie con el mayor V.I. promedio en Espadañal fue *C. jamaicense* con 32.9 %, seguida de las especies *C. articulatus* y *S. scheelei* con 21.9 % y 15.1 % respectivamente, y por último *Polygonum sp.* con un V.I. promedio de 5.4 %. Para los sitios Faisán y Sta. Cruz la especie con el V.I. promedio más alto fue *E. interstincta* con 32.4 % y 59.1 % respectivamente, para estos mismos sitios, las especies que ocuparon el segundo y tercer lugar fueron *S. scheelei* y *C. articulatus*, que registraron V.I. de 28.2 % y 10.5 % respectivamente para el sitio Faisán, mientras que, para Sta. Cruz fue de 16.9% y 14.1 % respectivamente, y por último, la especie con el V.I. promedio más bajo para ambos sitios fue *Thalia geniculata* con 6.6 % y 4.9 % de manera respectiva. En Nvo. Centla la especie

que presentó el mayor V.I. promedio fue *S. scheelei* con 37.2 % y ligeramente más abajo

Tabla 4. Composición florística de la comunidad de hidrófitas y tolerantes encontradas en los cordones litorales de los Pantanos de Centla, Tabasco.

FAMILIA/ESPECIE	ESPAÑAÑAL	FAISÁN	STA. CRUZ	NVO. CENTLA	FRONTERA
PTERIDOPHYTA					
Blechnaceae					
<i>Blechnum serrulatum</i> L.	X			X	
Salviniaceae					
<i>Salvinia minima</i> Baker	X	X		X	X
ANGIOSPERMAS					
DICOTILEDÓNEAS					
Amaranthaceae					
<i>Amaranthus dubius</i> Mart.					X
Asclepiadaceae					
<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Roem & Shult					X
Asteraceae					
<i>Melanthera aspera</i> (Jacq.) Small	X				X
Boraginaceae					
<i>Bourreria</i> sp.		X			
Convolvulaceae					
<i>Ipomoea jalapa</i> Pursh		X	X	X	X
<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy		X			
Euphorbiaceae					
<i>Caperonia palustis</i> (L.) A.St.-Hil		X	X		X
Lentibulariaceae					
<i>Utricularia gibba</i> L.	X	X	X	X	X
Malvaceae					
<i>Kosteletzkya depressa</i> (L.) Blanch. Fryx. & Bates	X				
<i>Abelmoschus moschatus</i> Medik					X
Nymphaeaceae					
<i>Nymphaea ampla</i> (Salisb.) DC.	X	X	X	X	X
Onagraceae					
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H. Raven	X	X	X	X	X
<i>Oenothera</i> sp.				X	
Passifloraceae					
<i>Passiflora foetida</i> L.				X	X
<i>Passiflora juliana</i> MacDougal		X		X	X
Polygonaceae					
<i>Polygonum</i> sp.	X	X	X	X	X
Portulacaceae					
<i>Portulaca oleracea</i> L.		X			
MONOCOTILEDÓNEAS					
Cyperaceae					
<i>Cladium jamaicense</i> Crantz	X	X	X	X	X
<i>Cyperus articulatus</i> L.	X	X	X	X	X
<i>Cyperus flexuosus</i> Vahl.		X	X		
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) R. & S.	X	X	X	X	X
Lemnaceae					
<i>Lemna</i> sp.					X
Marantaceae					
<i>Thalia geniculata</i> L.		X	X	X	
Poaceae					
<i>Phragmites</i> sp.				X	
<i>Setaria scheelei</i> (Steud.) Hitch.	X	X	X	X	X
Pontederiaceae					
<i>Pontederia sagittata</i> Presl.		X	X		
Typhaceae					
<i>Typha domingensis</i> Pers.	X	X	X	X	X

X señala la presencia de la especie

C. jamaicense con 26.4 % y por último las especies con los V.I. más bajos para este mismo sitio fueron *T. domingensis* y *C. articulatus* con 7.2 % y 6.0 % respectivamente. Finalmente, en Frontera la especie con el V.I promedio más alto fue *S. scheelei* con 50.5 %, mientras que los V.I. promedio más bajos correspondieron a *T. domingensis*, *C. articulatus* e *Ipomoea jalapa* con 11.5, 6.7 y 1.6 % respectivamente. En esta misma figura se puede apreciar que las especies *S. scheelei* y *C. articulatus* se presentaron en los cinco sitios de estudio, sin embargo, *S. scheelei* sobresalió sólo en dos de ellos como fueron: Nvo. Centla y Frontera, donde superó a las especies dominantes del paisaje tales como *C. jamaicense* y *T. domingensis* respectivamente, por otro lado, observamos que en Espadañal y Faisán fue superada visible y ligeramente por las especies *C. jamaicense* y *E. interstincta* respectivamente, mientras que en Santa Cruz fue ampliamente superada por *E. interstincta*. Para el caso de *C. articulatus*, se puede advertir que los V.I. promedio fueron medios y bajos en la mayoría de los sitios, a excepción del Espadañal donde fue la segunda especie en importancia siendo únicamente superada por *C. jamaicense*.

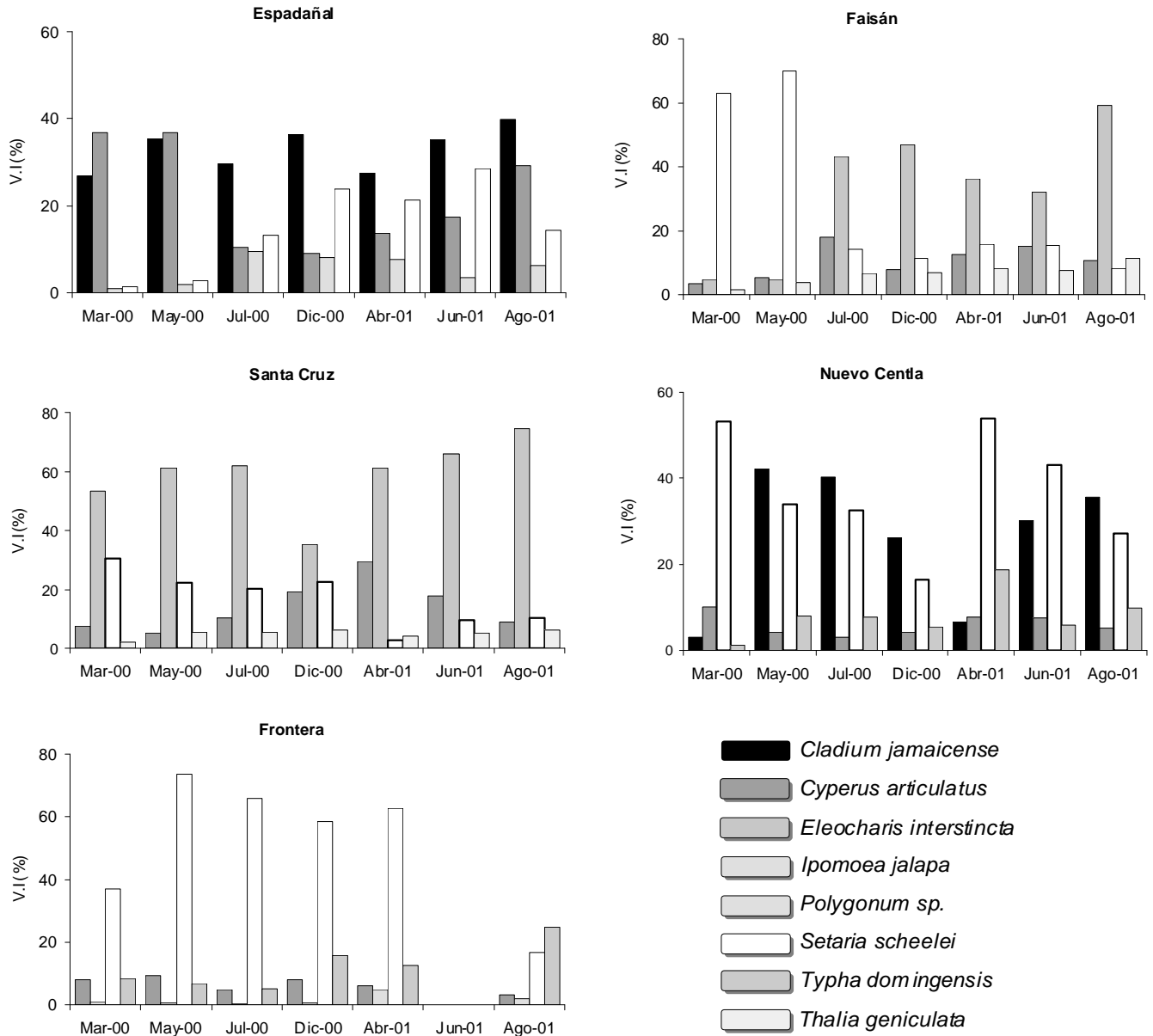


Figura 9.-Variación del valor de importancia (V.I. %) de las especies de hidrófitas y tolerantes que estuvieron presentes durante las 7 salidas en los sitios seleccionados de los cordones litorales de los Pantanos de Centla, Tabasco.

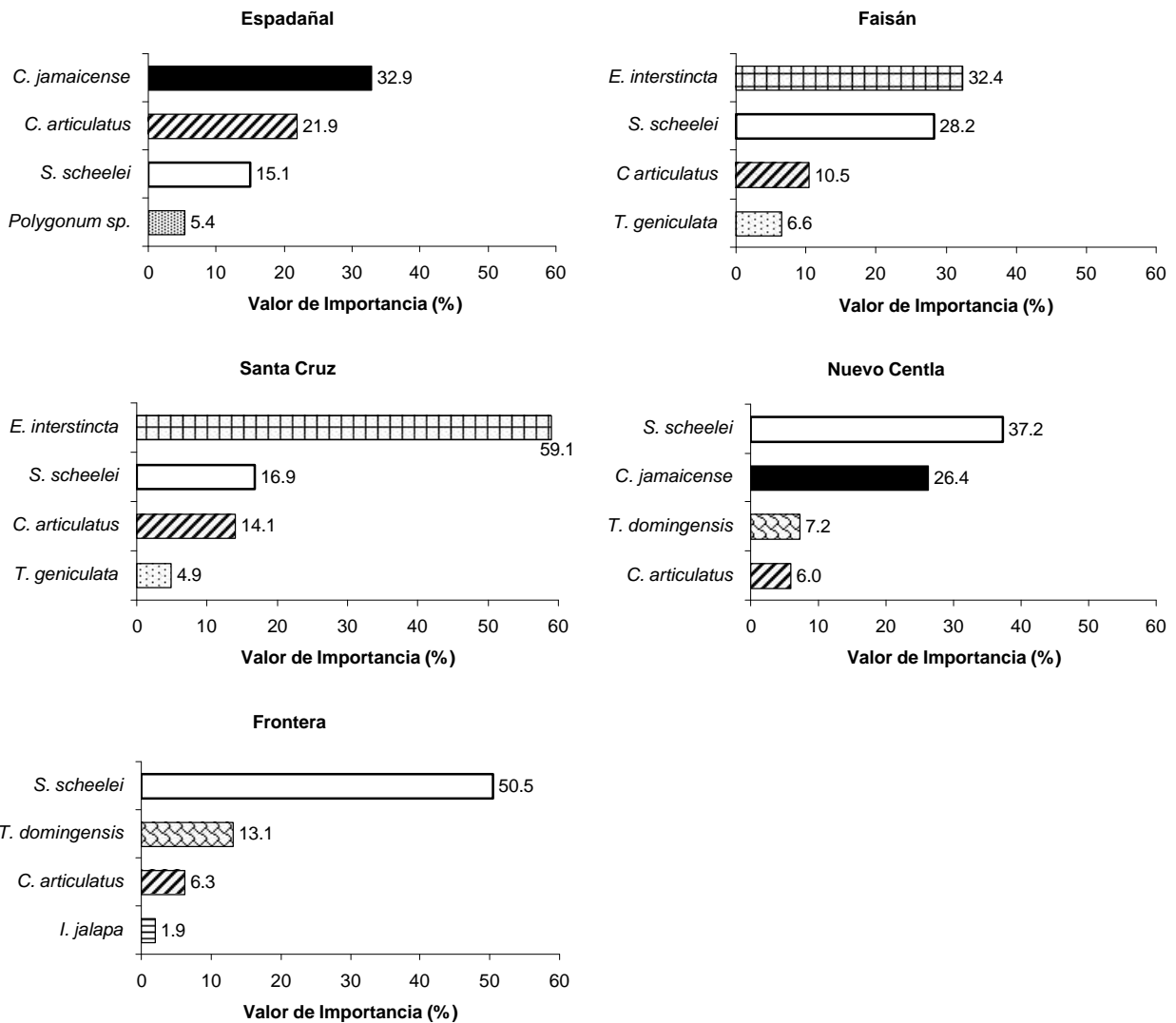


Figura 10. Valor de importancia promedio de algunas especies de hifrófitas y tolerantes más sobresalientes que se presentaron durante todo el periodo de estudio en los cordones litorales de los Pantanos de Centla, Tabasco.

CORRELACIÓN ENTRE SUELO-VEGETACIÓN

En esta sección se analiza la relación entre las variables del suelo, como son nitrógeno y fósforo total, pH, materia orgánica, densidad aparente y textura con los parámetros estructurales de la comunidad de hidrófitas tales como densidad relativa (D.R.), dominancia relativa (DOM.R.) y frecuencia relativa (F.R.).

Análisis de Correlación

Nitrógeno total

Se observaron correlaciones significativas con algunos parámetros estructurales de la comunidad de hidrófitas y subacuáticas, para las especies que tuvieron el mayor valor de importancia en la zona de estudio, como fue el caso de *Cladium jamaicense* que presentó una correlación significativa positiva en la D.R. (0.70*), DOM.R. (0.56*) y F.R. (0.57*), mientras que para *Eleocharis interstincta* la correlación fue significativa negativa en D.R. (-0.56*), DOM.R. (-0.57*) y F.R. (-0.64*), y por último para *Polygonum sp* la correlación fue significativa positiva en D.R. (0.59*), DOM.R. (0.66*) y F.R. (0.59*). Las demás especies que sobresalieron por su valor de importancia como fueron *Cyperus articulatus*, *Setaria scheelei*, *Typha domingensis*, *Ipomoea jalapa* y *Thalia geniculata* no mostraron correlación significativa con ninguno de sus parámetros estructurales (Tabla 5)

Fósforo total

El fósforo total no presentó correlaciones significativas con ninguno de los parámetros estructurales de las especies que se caracterizaron por mostrar altos valores de importancia durante el periodo de estudio (Tabla 5).

* Correlación significativa a $p < 0.05$

pH

El pH del suelo mostró correlaciones significativas con algunos parámetros estructurales de las especies que tuvieron los valores de importancia más altos, como fue el caso de *T. domingensis* que presentó una correlación significativa negativa en la F.R. (-0.63*) y significativa negativa con la especie *S. scheelei* en la D.R (-0.45*) y DOM. R. (-0.57*) (Tabla 5)

Materia orgánica

La materia orgánica del suelo presentó correlaciones significativas positivas con *C. jamaicense* en la D.R. (0.55*), DOM.R. (0.55*) y F.R. (0.61*), y negativas con *E. interstincta* en la D.R. (-0.66*), DOM.R. (-0.55*) y F.R. (-0.57*), y por último, también se observó una correlación significativa positiva con *C. articulatus* en la D.R. (0.42*; Tabla 5)

Densidad aparente

Mostró correlaciones significativas negativas con *C. jamaicense* en la D.R. (-0.60*), DOM.R. (-0.63*) y F.R. (-0.67*), de igual manera con *Polygonum sp*, pero sólo en la D.R. (-0.47*) y F.R. (-0.51*), y significativas positivas con *E. interstincta* en la D.R. (0.76*), DOM.R. (0.64*) y F.R. (0.68*), y por último significativa negativa con *C. articulatus* en la D.R. (-0.36*; Tabla 5).

Textura

Las arcillas presentaron correlaciones significativas con algunos de los parámetros de la vegetación, en el caso de *C. jamaicense* fueron negativas con la D.R.(-0.53*),

DOM.R. (-0.54*) y F.R. (-0.56*), con *E. interstincta* positivas en la D.R. (0.41*), DOM.R. (0.54*) y F.R. (0.48*), y significativa positiva con *S. scheelei* en la F.R. (0.36*). La fracción limosa presentó una correlación significativa negativa con *T. domingensis* en la F.R. (-0.44*). Por último la fracción arenosa no presentó correlaciones significativas con ninguno de los parámetros estructurales de las especies que tuvieron los valores de importancia más altos (Tabla 5.)

Tabla 5. Matriz de correlación entre los valores obtenidos de las variables químicas y físicas del suelo y parámetros estructurales de la vegetación.

ESPECIE		NT	PT	pH	MO	D.ap	ARENA	LIMO	ARCILLA
<i>Cladum jamaicense</i>	D.R.	0.70	-0.01	-0.19	0.55	-0.60	0.09	0.38	-0.53
	DOM.R.	0.56	0.08	-0.14	0.55	-0.63	0.17	0.28	-0.54
	F.R.	0.57	0.09	-0.19	0.61	-0.67	0.14	0.33	-0.56
<i>Cyperus articulatus</i>	D.R.	0.13	0.08	0.11	0.42	-0.36	0.12	0.19	-0.30
	DOM.R.	0.07	-0.11	0.03	0.09	-0.06	-0.08	0.06	0.04
	F.R.	0.00	-0.11	0.26	-0.03	0.16	0.20	-0.11	-0.16
<i>Eleocharis interstincta</i>	D.R.	-0.56	-0.23	0.36	-0.66	0.76	-0.32	-0.04	0.41
	DOM.R.	-0.57	-0.25	0.14	-0.55	0.64	-0.38	-0.11	0.54
	F.R.	-0.64	-0.23	0.18	-0.57	0.68	-0.31	-0.14	0.48
<i>Ipomoea jalapa</i>	D.R.	0.21	0.32	0.24	0.02	-0.22	0.03	0.16	-0.11
	DOM.R.	0.21	0.36	0.25	0.19	-0.29	0.32	-0.09	-0.31
	F.R.	0.15	0.29	0.33	0.09	-0.16	0.35	-0.13	-0.34
<i>Polygonum sp.</i>	D.R.	0.59	0.10	0.27	0.30	-0.40	0.11	0.31	-0.37
	DOM.R.	0.66	0.33	0.04	0.21	-0.47	0.01	0.32	-0.27
	F.R.	0.59	0.37	-0.06	0.18	-0.51	-0.04	0.46	-0.30
<i>Setaria scheelei</i>	D.R.	0.23	0.04	-0.45	0.32	-0.34	0.14	-0.23	0.01
	DOM.R.	0.01	-0.02	-0.57	0.21	-0.13	0.03	-0.31	0.18
	F.R.	-0.27	-0.13	-0.20	-0.06	0.14	-0.16	-0.26	0.36
<i>Thalia geniculata</i>	D.R.	-0.03	0.39	0.08	0.00	-0.08	0.14	-0.22	-0.03
	DOM.R.	-0.06	-0.13	0.30	-0.19	0.18	0.22	-0.20	-0.14
	F.R.	-0.20	0.35	0.09	-0.18	0.13	0.02	-0.13	0.06
<i>Typha domingensis</i>	D.R.	0.16	-0.07	-0.33	0.24	-0.21	0.16	-0.17	-0.06
	DOM.R.	-0.03	-0.06	0.01	-0.20	0.21	0.13	-0.35	0.11
	F.R.	0.21	-0.11	-0.63	0.15	-0.17	0.11	-0.44	0.20

Nitrógeno total (NT), Fósforo total (PT), Materia orgánica (MO), Densidad aparente (Dap.) del suelo; Densidad relativa (D.R.), Dominancia relativa (DOM.R.), Frecuencia relativa (F.R.).

Los valores en negritas muestran las correlaciones significativas $p < 0.5$

*Correlación significativa a $p < 0.5$

Análisis Discriminante

Suelo

Análisis discriminante de las variables del suelo en los cinco sitios de estudio utilizando el método por pasos para seleccionar aquellas variables con mayor peso en la función discriminante.

Las variables a analizar fueron nitrógeno y fósforo total (% NTK y % PTK, respectivamente), potencial de hidrógeno (pH), materia orgánica (% MO), arena, limo y arcilla. Con el método por pasos solo se consideraron el % NTK, pH, % MO, arena y limo.

El análisis multivariado generó 4 funciones discriminantes (FD) de las cuales, las funciones FD1, FD2 y FD3 fueron estadísticamente significativas ($p < 0.001$) (Tabla 6).

Tabla 6. Estadísticos de prueba de las funciones discriminantes para las variables analizadas del suelo.

Función discriminante	Eigenvalores	Canónica R	Lambda de Wilks	χ^2	Df	p <
1	1.5826	0.78	0.1995	483.47	20	0.001
2	0.7615	0.66	0.5154	198.82	12	0.001
3	0.0984	0.30	0.9079	28.97	6	0.001
4	0.0026	0.05	0.9973	0.81	2	0.67

Con las dos primeras funciones discriminantes se explica el 96 % de la variabilidad total. En estas funciones el pH y la materia orgánica (FD1) y el porcentaje de arena y limo (FD2) presentaron los coeficientes canónicos estandarizados mayores en cada función discriminante (Tabla 7).

Tabla 7. Coeficientes canónicos estandarizados de las funciones discriminantes para las variables analizadas del suelo.

Variable	Función Discriminante			
	FD1	FD2	FD3	FD4
% NTK	-0.439	-0.320	0.148	0.180
pH	-0.710	0.692	-0.073	-0.631
% MO	-0.826	-0.262	-0.154	-0.638
% Arena	-0.318	0.952	0.762	0.813
% Limo	-0.429	0.824	-0.276	1.101
Eigenvalores	1.583	0.762	0.098	0.003
Proporción de varianza acumulada	0.647	0.959	0.999	1.000

Las diferencias significativas entre las dos primeras funciones discriminantes (FD) permiten establecer diferencias en tres de los cinco sitios de estudio, con base en 4 de las 7 variables físicas y químicas estudiadas. En la Figura 11, se puede observar que sitios como Espadañal, Faisán y Frontera son diferentes entre si a lo largo del eje de la FD1 y FD2, que como mencionamos anteriormente la FD1 se caracteriza por las variables pH y % MO y la FD2 por los porcentajes de arena y limo, los otros dos sitios de estudio Sta. Cruz y Nvo. Centla no forman grupos más o menos homogéneos con base en estas dos funciones sino que por el contrario se encuentran dispersos entre los otros tres sitios de estudio.

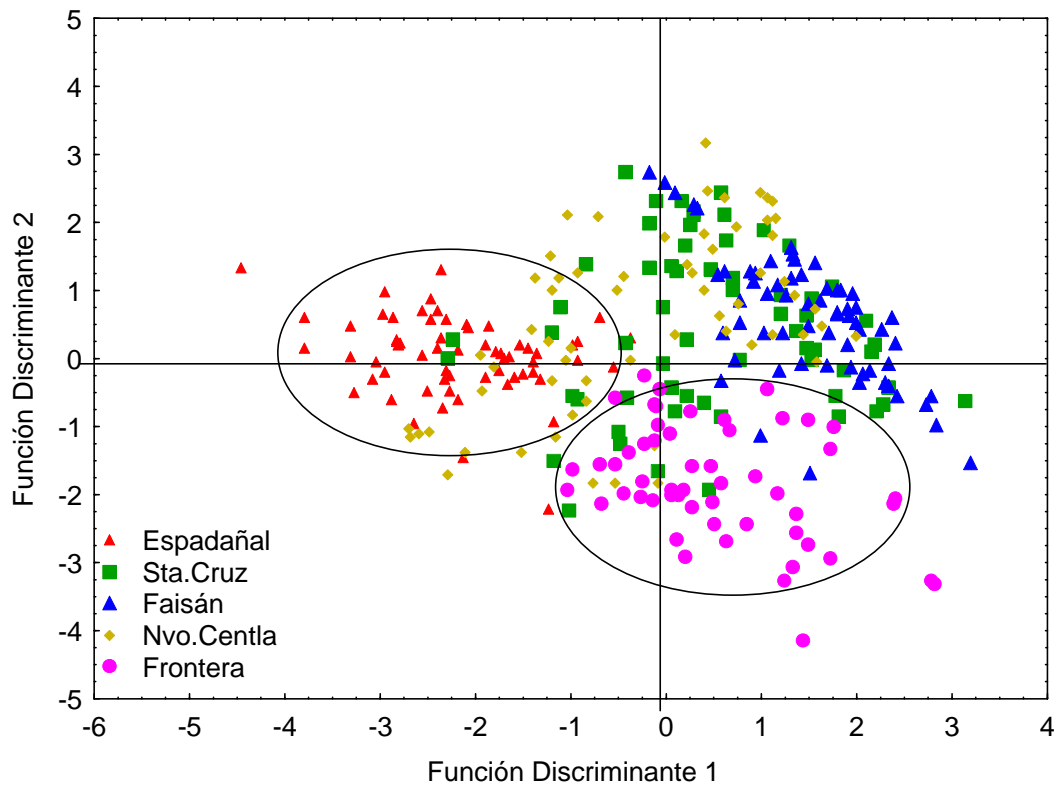


Figura 11. Diagrama de dispersión de los cinco sitios en las dos funciones discriminantes para las variables del suelo analizadas.

Vegetación

Las especies que se analizaron fueron *C. jamaicense*, *C. articulatus*, *T. domingensis*, *T. geniculata*, *E. interstincta*, *I. jalapa*, *Polygonum sp.* y *S. scheelei*, de las cuales la segunda que se encuentra en todos los sitios de estudio no contribuyó significativamente a explicar la variabilidad de los datos y a través del método por pasos no fue considerada para el análisis.

En la Tabla 8 se puede observar que el análisis multivariado generó 4 funciones discriminantes (FD) de las cuales, las funciones FD1 y FD2 fueron estadísticamente significativas ($p < 0.001$)

Tabla 8. Estadísticos de prueba de las funciones discriminantes para las especies con mayor dominancia.

Función discriminante	Eigenvalores	Canónica R	Lambda de Wilks	χ^2	Df	p <
1	9.6625	0.95	0.0134	116.3	28	0.001
2	1.7603	0.8	0.1435	52.4	18	0.001
3	0.9206	0.7	0.3962	24.99	10	0.05
4	0.3138	0.49	0.7611	7.37	4	0.12

Con las dos primeras funciones discriminantes se explica el 90 % de la varianza de las variables analizadas, donde para la FD1 *C. jamaicense* y *T. domingensis* y para la FD2 fueron *T. geniculata* e *I. jalapa* quienes presentaron los mayores coeficientes canónicos estandarizados en cada función discriminante (Tabla 9)

Tabla 9. Coeficientes canónicos estandarizados de las funciones discriminantes para las especies de hidrófitas y tolerantes analizadas.

Especie	Función Discriminante			
	FD1	FD2	FD3	FD4
<i>Cladium jamaicense</i>	1.0405	0.2274	0.5269	0.4933
<i>Eleocharis interstincta</i>	-0.5116	0.0398	0.8703	0.6811
<i>Thalia geniculata</i>	0.3534	0.8041	0.2458	-0.3057
<i>Typha domingensis</i>	0.6180	0.3907	0.1766	0.6868
<i>Ipomoea jalapa</i>	-0.1271	0.7048	0.0530	-0.1030
<i>Polygonum sp.</i>	0.4386	-0.4570	0.0688	-0.1139
<i>Setaria scheelei</i>	-0.2009	0.3364	-0.0138	0.9423
Eigenvalores	9.6626	1.7603	0.9206	0.3139
Proporción de varianza acumulada	0.7634	0.9025	0.9752	1.0000

Las diferencias significativas entre las dos primeras FD permiten establecer diferencias significativas en dos de los cinco sitios de estudio, con base en 4 de las especies que presentaron la mayor dominancia. En la Figura 12, se puede apreciar que sitios como Espadañal y Nuevo Centla son diferentes entre si a lo largo del eje de la FD1 y FD2

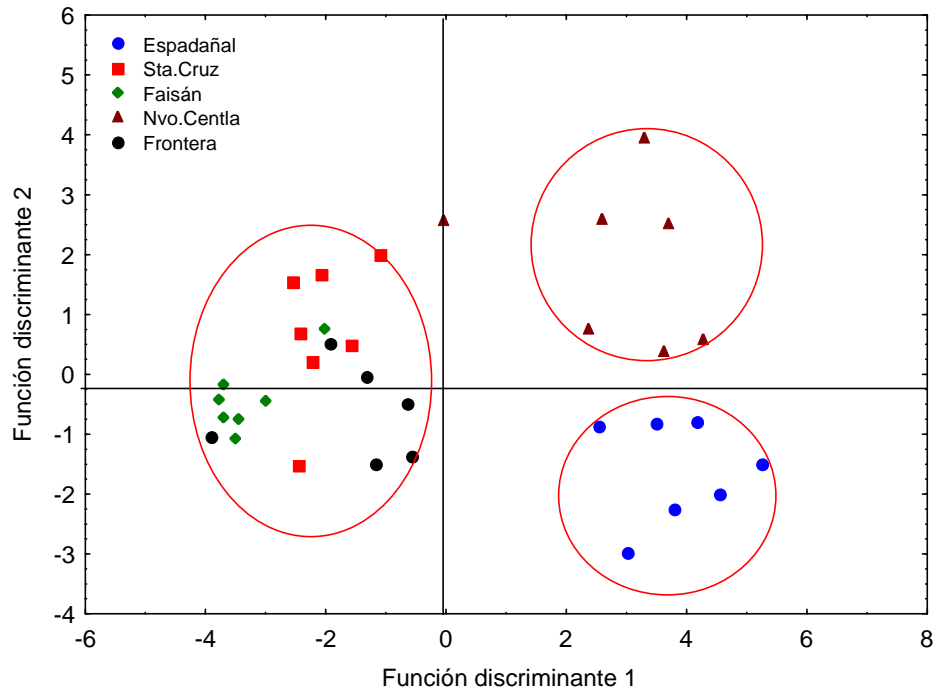


Figura 12. Diagrama de dispersión de los cinco sitios en las dos funciones discriminantes para las especies de hidrófitas y tolerantes analizadas.

Análisis de Componentes Principales (ACP)

VARIABLES EDÁFICAS Y DENSIDAD RELATIVA DE HIDRÓFITAS Y TOLERANTES.

El objetivo del ACP, como herramienta estadística, es reducir la dimensionalidad de un problema y con esa finalidad se aplicó en este caso particular. Las variables que describen las características del suelo (nitrógeno total, fósforo total, pH, materia orgánica y textura) y la densidad relativa de las 8 especies de hidrófilas y tolerantes más abundantes en los transectos de los sitios de muestreo fueron sometidas a un análisis de componentes principales (ACP).

Los resultados obtenidos indican que de los 8 componentes principales, el primero sólo explica el 43 %, mientras que los tres primeros explican el 80 % de la variabilidad de los datos (Tabla 10).

Tabla 10. Eigenvalores y porcentajes de la matriz de correlación de las variables edáficas y densidad relativa de hidrófitas.

Componentes	Eigenvalor	% Varianza Total	Eigenvalor acumulado	Acumulada
CP1	3.4532	43.1648	3.4532	43.1648
CP2	1.7227	21.5342	5.1759	64.6990
CP3	1.2256	15.3206	6.4016	80.0196
CP4	0.9106	11.3823	7.3122	91.4020
CP5	0.4424	5.5306	7.7546	96.9326
CP6	0.2060	2.5756	7.9607	99.5081
CP7	0.0391	0.4881	7.9997	99.9963
CP8	0.0003	0.0037	8.0000	100.0000

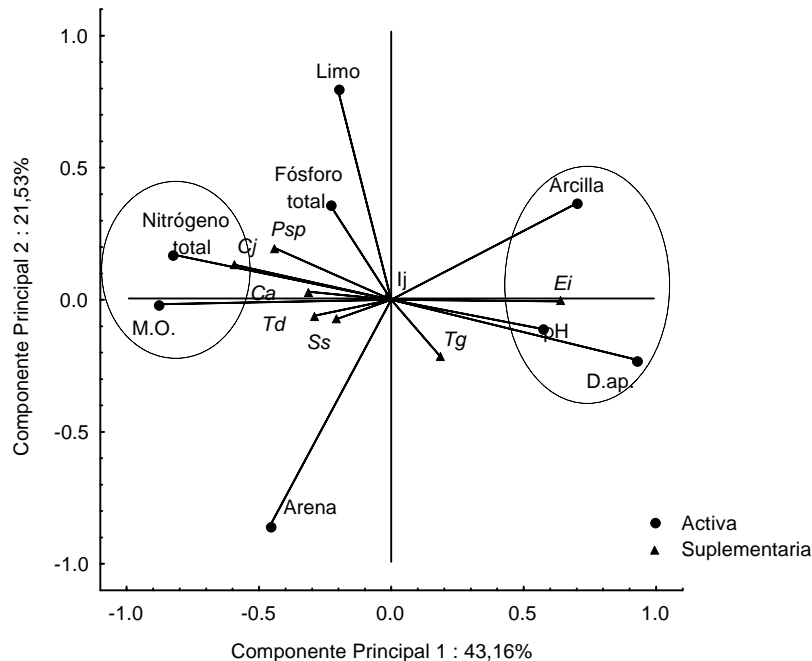
En la Tabla 11 y Figura 13 se puede observar que para el primer componente las variables que tienen mayor contribución son la densidad aparente del suelo (93 %) y la densidad de *Eleocharis interstincta* (64 %) siendo su correlación positiva y el nitrógeno total, la materia orgánica y la densidad de *Cladium jamaicense*. El segundo componente, que explica el 21.5 % de la varianza está definido por el limo (80 %) con correlación positiva y la arena (85 %) con correlación negativa, y ninguna de las densidades relativas

de las especies de hidrófitas y tolerantes. El tercer componente está definido sólo por el fósforo total (65 %).

Tabla 11. Matriz de correlación entre variables originales y componentes principales (CP).

	CP 1	CP 2	CP 3
Nitrógeno total	-0.8296	0.1725	-0.0357
Fósforo total	-0.2309	0.3577	-0.6491
pH	0.5749	-0.1108	-0.6118
Materia orgánica	-0.8812	-0.0174	0.2893
Densidad aparente	0.9294	-0.2275	-0.0642
Arena	-0.4586	-0.8558	-0.2255
Limo	-0.2031	0.7972	-0.2567
Arcilla	0.6995	0.3646	0.4735
* <i>C. articulatus</i>	-0.3112	0.0297	-0.1676
* <i>S. scheelei</i>	-0.2085	-0.0738	0.2589
* <i>C. jamaicense</i>	-0.5920	0.1320	-0.2720
* <i>E. Interstincta</i>	0.6373	-0.0058	-0.1040
* <i>T. domingensis</i>	-0.2904	-0.0612	0.1907
* <i>T. geniculata</i>	0.1864	-0.2168	-0.1531
* <i>Polygonum sp</i>	-0.4415	0.1967	-0.2739
* <i>I. jalapa</i>	-0.0190	0.0086	-0.0528

*Variable suplementaria



Ca= *Cyperus articulatus*, Cj= *Cladium jamaicense*, Ei= *Eleocharis interstincta*, Ij= *Ipomoea jalapa*
 Psp= *Polygonum sp.*, Ss= *Setaria scheelei*, Tg= *Thalia geniculata*, Td= *Typha domingensis*, D.ap.=
 Densidad aparente del suelo, M.O.= Materia orgánica del suelo

Figura 13. Proyección de las variables activas (suelo) y suplementarias (hidrófitas) en dos dimensiones.

VARIABLES EDÁFICAS Y FRECUENCIA RELATIVA DE HIDRÓFITAS Y TOLERANTES.

En este caso observamos, después de realizar el ACP a las variables físicas y químicas del suelo y a la frecuencia relativa de las 8 especies más abundantes de hidrófitas y tolerantes en los sitios de estudio, que los tres primeros componentes también explican el 80 % de la variación total (Tabla 12)

Tabla 12. Eigenvalores y porcentajes de la matriz de correlación de las variables edáficas y frecuencia relativa de hidrófitas.

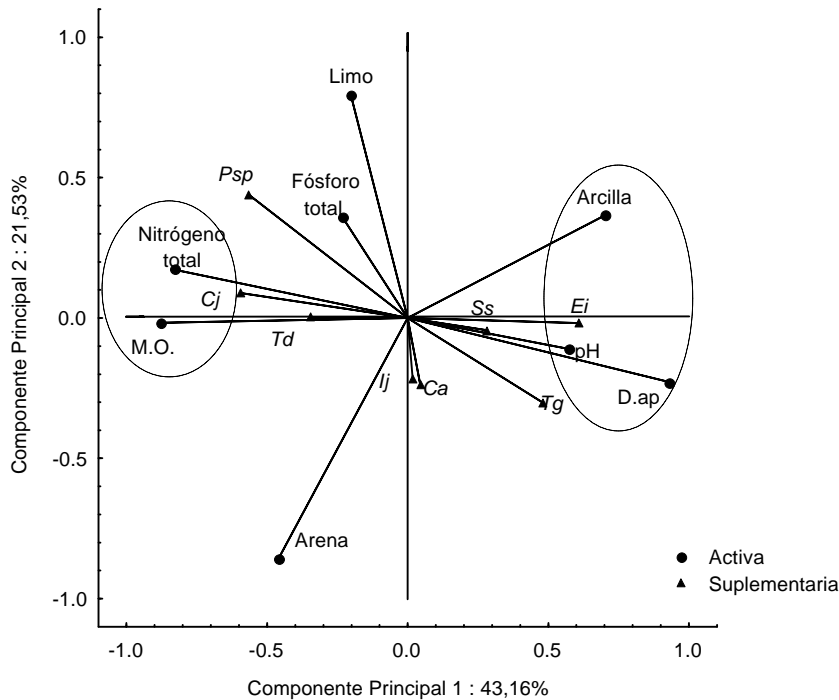
Componentes	Eigenvalor	% Varianza Total	Eigenvalor acumulado	Acumulada
CP1	3.4532	43.1648	3.4532	43.1648
CP2	1.7227	21.5342	5.1759	64.6990
CP3	1.2256	15.3206	6.4016	80.0196
CP4	0.9106	11.3823	7.3122	91.4020
CP5	0.4424	5.5306	7.7546	96.9326
CP6	0.2060	2.5756	7.9607	99.5081
CP7	0.0391	0.4881	7.9997	99.9963
CP8	0.0003	0.0037	8.0000	100.0000

En la Tabla 13 y Figura 15 se pueden observar las correlaciones para los tres primeros componentes. Para el primer componente las variables que presentan una mayor contribución son la densidad aparente del suelo (93 %) y la frecuencia de *E. interstincta* con correlación positiva y el nitrógeno total, la materia orgánica y la frecuencia de *C. jamaicense* (59 %) y *Polygonum sp.* (56 %). Para el segundo componente, se observa al limo con correlación positiva y a la arena con correlación negativa. El tercer componente está definido por el fósforo total (65 %) de forma negativa.

Tabla 13. Matriz de correlación entre variables originales y componentes principales (CP).

	CP 1	CP 2	CP 3
Nitrógeno total	-0.8296	0.1725	-0.0357
Fósforo total	-0.2309	0.3577	-0.6491
pH	0.5749	-0.1108	-0.6118
Materia orgánica	-0.8812	-0.0174	0.2893
Densidad aparente	0.9294	-0.2275	-0.0642
Arena	-0.4586	-0.8558	-0.2255
Limo	-0.2031	0.7972	-0.2567
Arcilla	0.6995	0.3646	0.4735
* <i>C. articulatus</i>	0.0454	-0.2407	-0.1641
* <i>S. scheelei</i>	0.2800	-0.0432	0.2978
* <i>C. jamaicense</i>	-0.5940	0.0888	-0.3720
* <i>E. Interstincta</i>	0.6102	-0.0180	-0.0235
* <i>T. domingensis</i>	-0.3424	0.0009	0.3777
* <i>T. geniculata</i>	0.4832	-0.3038	-0.1836
* <i>Polygonum sp</i>	-0.5651	0.4396	-0.2248
* <i>I. jalapa</i>	0.0180	-0.2201	0.0418

*Variable suplementaria



Ca= *Cyperus articulatus*, Cj= *Cladium jamaicense*, Ei= *Eleocharis interstincta*, Ij= *Ipomoea jalapa*
Psp= *Polygonum sp.*, Ss= *Setaria scheelei*, Tg= *Thalia geniculata*, Td= *Typha domingensis*, D.ap.=
Densidad aparente del suelo, M.O.= Materia orgánica del suelo

Figura 15. Proyección de las variables activas (suelo) y suplementarias (hidrófitas) en dos dimensiones.

El gradiente observado en las variables, agrupa con respecto al componente principal 1, por un lado a los sitios Faisán (2) y Sta. Cruz (3), y por el otro al Espadañal (1). El resto de los sitios como Nvo. Centla (4) y Frontera (5) se dispersaron en los dos grupos descritos. El componente 2 prácticamente no separa los sitios de estudio por lo que el componente 1 es el que establece de mejor forma el gradiente descrito (Figura 16)

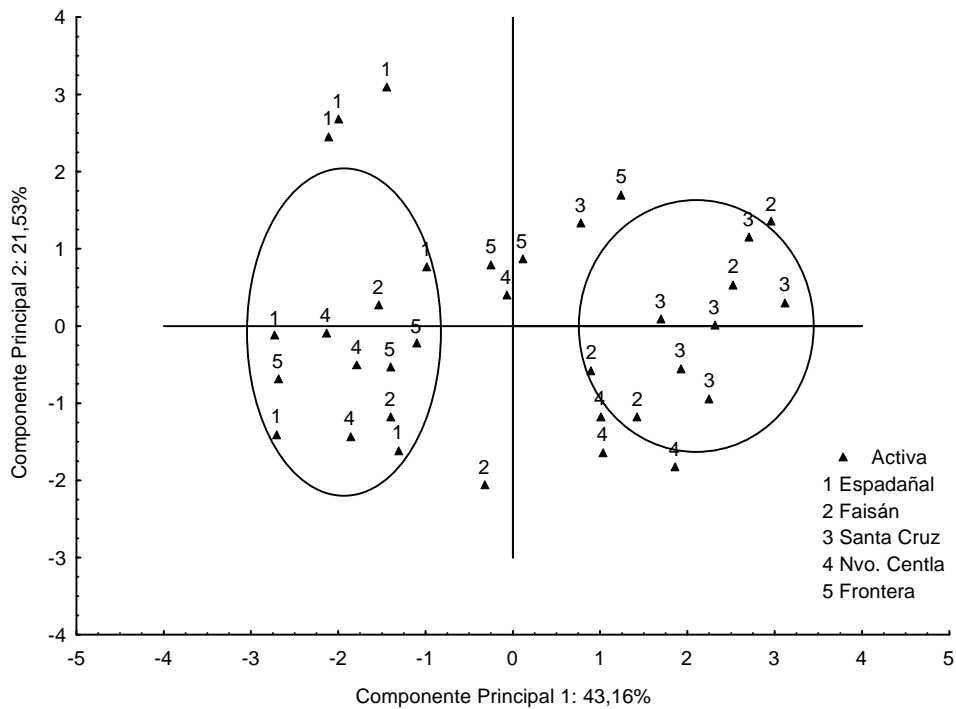


Figura 16. Proyección en dos dimensiones de los sitios de muestreo con base en los dos primeros componentes principales.

DISCUSIÓN

SUELO

Para Cowardin (1992), el suelo es uno de los componentes más importantes en los humedales ya que su profundidad, composición mineral, contenido de materia orgánica, régimen de humedad, temperatura y química, ejerce una fuerte influencia en los diferentes tipos de plantas que viven sobre su superficie y los diferentes tipos de organismos que lo habitan.

Armentano (1990) menciona que, entre los factores más importantes que determinan la composición y producción vegetal en los humedales están el régimen hidrológico (incluyendo profundidad y duración de la inundación), la composición química del agua, y la naturaleza física y química del suelo.

Los suelos se pueden clasificar como orgánicos o minerales de acuerdo con el contenido de materia orgánica, de tal forma que aquellos con muy poco contenido de materia orgánica son considerados como suelos minerales, mientras que los que están compuestos principalmente por materia orgánica son denominados suelos orgánicos. Específicamente, los suelos orgánicos tienen más del 20 % de materia orgánica (MDEQ, 2001; Buckman y Brady 1993; Ortiz y Ortiz 1987; entre otros).

De acuerdo con lo anterior, encontramos en el sitio de estudio dos tipos de suelos, considerando el porcentaje de materia orgánica, por un lado están los que presentaron más del 20 % de materia orgánica que fueron los de los sitios El Espadañal, Frontera, Nuevo Centla y Faisán, los cuales se clasificaron como orgánicos y, por otro lado, se encuentra el suelo del sitio Santa Cruz que registró un contenido de materia orgánica de 11 % y por tal motivo se clasificó como suelo mineral.

Propiedades del suelo

Materia orgánica

La materia orgánica (MO) del suelo está constituida por el mantillo, biomasa microbiana, materia orgánica estabilizada (humus) y residuos de plantas y animales en varios estados de descomposición (Stevenson, 1994; Collins *et al.*, 2001). Además, un nivel adecuado de materia orgánica beneficia al suelo de varias formas: 1) mejorando las condiciones físicas, 2) incrementando la infiltración de agua, 3) facilitando la labranza del suelo y, 4) reduciendo las pérdidas por erosión (INPOFOS, 1997).

La materia orgánica tiene una función nutritiva por ser fuente de N, P, y S para el crecimiento de las plantas, una función biológica puesto que afecta profundamente las actividades de la microflora y microfauna y, una función física ya que promueve una buena estructura del suelo dándole aeración y retención de agua (Stevenson, 1994).

Los porcentajes de MO del suelo que se registraron en el presente estudio fueron altos y mostraron fuertes variaciones entre los sitios de muestreo. Probablemente, las variaciones que se presentaron entre los sitios, se debieron a que en estos se desarrollan diferentes especies de hidrófitas que son la fuente principal de materia orgánica que se deposita sobre el suelo. Por un lado, los valores promedio más altos de MO que se registraron durante el periodo de estudio en El Espadañal, Frontera y Nuevo Centla, con 54, 39 y 31 % respectivamente (Tabla 3), se pueden atribuir principalmente a un mayor aporte y acumulación de material orgánico por parte de las comunidades de hidrófitas que se desarrollan en estos sitios, compuestas principalmente por *Cladium jamaicense* y *Typha domingensis* que forman estratos de 2.50 a 3.00 m de altura. Por otro lado, en Faisán y Santa Cruz los porcentajes de MO fueron significativamente más bajos, 24 % y 11 % de manera respectiva (Tabla 3 y Figura 6f), y esto puede deberse a que, en estos sitios, fue menor el material orgánico aportado por las comunidades de hidrófitas, formadas por *Thalia geniculata*, *Eleocharis interstincta* y *Cyperus articulatus* principalmente las cuales alcanzan una altura menor a los 2 m. (0.5 - 1.50 m).

Los porcentajes de materia orgánica obtenidos en este estudio coinciden con los reportados en otros estudios. Reddy y D'Angelo (1994) mencionan que los suelos de humedales se caracterizan por la acumulación de altos contenidos de materia orgánica, resultado de una alta productividad primaria y reducida descomposición. Buckman y Brady (1977) y Glass (1989), mencionan que los contenidos de MO en la superficie del suelo son de 15 a 20 % para suelos minerales y de 20 a 25 %, en algunos casos hasta del 90 a 95 %, para suelos orgánicos, mientras que Ortega (1981) reporta cifras de 100 %. Para el estado de Tabasco, Palma-López y Cisneros (1997), mencionan que los histosoles presentan más del 20 % de MO del suelo, en tanto que, Moreno (1999) reporta 77 % de MO del suelo para una comunidad de hidrófitas. Finalmente, INEGI (2004) reporta 26.7 % de materia orgánica para histosoles y menciona que los tulares son un tipo de vegetación que presenta un mayor contenido de materia orgánica en el suelo donde crecen. Esto último coincide con los altos porcentajes de MO que encontramos en los sitios El Espadañal, Nuevo Centla y Frontera, donde la presencia de tule (*T. domingensis*) fue considerablemente mayor en comparación con los sitios Faisán y Santa Cruz donde el tule fue escaso o nulo en varios de los muestreos realizados durante el periodo de estudio.

Por otra parte, la acumulación de la MO se genera cuando la producción de materiales orgánicos es alta o cuando las condiciones no son las óptimas para la descomposición. Los ciclos de saturación y desecación del suelo estimulan la descomposición de la MO. Sin embargo en los suelos de humedales, la descomposición está generalmente limitada por la acumulación de la materia orgánica (Collins y Kuehl, 2001). Esta acumulación se presenta como consecuencia de suelos con drenaje deficiente (Buckman y Brady, 1977; Palma-López y Cisneros, 1997). Esto último coincide con lo que encontramos en este trabajo, ya que, los cinco sitios de muestreo estuvieron casi siempre inundados durante el periodo de estudio, como consecuencia del mal drenaje que presentaron los suelos. La tabla de agua promedio registrada en la mayoría de los sitios fue superior a los 20 cm, por lo que se le pueden atribuir a estas condiciones de inundación que prevalecieron durante el periodo de estudio, los altos porcentajes de materia orgánica. Por último, Palma-López y Cisneros (1997), también mencionan que la acumulación de materia

orgánica se presenta en lugares donde la precipitación es abundante como la que se registra en el área de estudio, ya que de acuerdo con el INEGI (1996), la precipitación media anual del sitio es alta, oscilando entre los 1422.9 mm y 1800.6 mm.

Nitrógeno

Después del agua, el nitrógeno es el nutrimento más importante en el desarrollo de las plantas dada su abundancia en las principales biomoléculas de la materia viva; si a esto le agregamos que los suelos suelen ser más deficientes en nitrógeno que en cualquier otro elemento, no resulta extraño que sea, junto con el P y el K, el elemento clave de la nutrición mineral. Además, la mayor parte del N del suelo se encuentra en la forma de nitrógeno orgánico, no asimilable por las plantas (Bonilla, 2000).

Los valores de nitrógeno total (NT) del suelo obtenidos en el presente estudio para los sitios El Espadañal, Frontera y Nuevo Centla fueron altos, debido principalmente a los altos porcentajes de materia orgánica que generan las especies de hidrófitas que se establecen en estos sitios, *C. jamaicense* y *T. domingensis*. Los valores de NT para estos tres sitios fueron 1.91 %, 1.71 % y 1.61 % respectivamente (Tabla 3 y Figura 3f). Por otro lado, en los sitios Faisán y Santa Cruz los valores registrados de NT fueron significativamente más bajos, de 0.89 % y 0.40 % respectivamente, siendo probablemente la causa principal de las concentraciones bajas en estos sitios el menor aporte de materia orgánica de las especies que ahí se desarrollan, *Thalia geniculata*, *Eleocharis interstincta* y *Cyperus articulatus*. Por otra parte, la variación en las concentraciones de NT entre los sitios estudiados tiene su explicación en el contenido de materia orgánica, ya que los sitios con las concentraciones más altas de NT del suelo, también presentaron los valores más altos de materia orgánica y, de igual forma, los sitios con las concentraciones más bajas de NT presentaron los valores más bajos de materia orgánica.

Los valores de las concentraciones de NT encontrados en el presente trabajo concuerdan con lo reportado en la literatura. Barbier *et al.* (1997), mencionan que los suelos orgánicos, característicos de humedales, presentan altas concentraciones de NT. Storie (1970), indica que las altas concentraciones de NT se deben principalmente a los altos porcentajes de materia orgánica; por lo tanto, un cambio en el porcentaje de MO siempre es acompañado por un cambio paralelo en la concentración de NT (NAS, 1975). Stevenson (1994), así como Buckman y Brady (1977), reportan valores de 3.5 % de NT para suelos orgánicos. Por otro lado, Newman *et al.* (1997), registraron valores de 2.55 % y 3.29 % de NT en humedales de Florida, mientras que, Moreno (1999) reporta valores promedio de 1.8 % de NT para suelos orgánicos, que presentan vegetación hidrófita, en humedales de Tabasco.

Fósforo

Con la posible excepción del nitrógeno, ningún otro elemento es tan decisivo para el crecimiento de las plantas como lo es el fósforo (Buckman y Brady, 1977). Su principal función fisiológica radica en algunos pasos esenciales de la acumulación y liberación de energía durante el metabolismo celular (Pritchett, 1986). La gran cantidad de vegetación que se descompone en el suelo es la principal fuente de compuestos orgánicos de fósforo, sin embargo, estas formas son poco asimilables por las plantas por lo que deben pasar primero por una mineralización y aparecer en forma iónica (Bowen, 1973). Por otro lado, la fracción inorgánica de este elemento está constituida por compuestos de hierro, aluminio, calcio, flúor, etc., y son más abundantes que los orgánicos (Muñoz *et al.*, 2000).

Las concentraciones de fósforo total (PT) del suelo registradas en el presente trabajo, aunque fueron proporcionales a la cantidad de materia orgánica presente en cada uno de los sitios de estudio, no presentaron variaciones considerables. Sin embargo, hubo sitios que presentaron concentraciones de PT del suelo ligeramente más altas, tales como Nuevo Centla, Faisán y Frontera, cuyos valores fueron de manera respectiva 0.137 %, 0.137 %, 0.137 %.

0.115 % y 0.111 % (Tabla 3 y Figura 4f), estos sitios a su vez, también presentaron altos porcentajes de materia orgánica. Por otro lado, el sitio Santa Cruz, con la concentración más baja de PT, 0.093 %, presentó asimismo, el contenido más bajo de materia orgánica. Esto concuerda con lo mencionado por Ortiz y Ortiz (1987), donde señalan que la concentración de fósforo del suelo se halla relacionada con el contenido de materia orgánica del mismo. Esto permite afirmar que, si existe un incremento en la provisión de materia orgánica habrá un aumento en el contenido de fósforo.

Los valores de PT de los suelos en el presente trabajo tienen semejanza a lo reportado en la bibliografía. Muñoz *et al.* (2000), mencionan que los niveles de fósforo en el suelo pueden variar desde 0.001 % hasta más de 0.2 %. Para Stevenson (1994), los porcentajes más altos de fósforo son típicos de histosoles, suelos forestales sin cultivar y suelos tropicales. En cuanto a la concentración de PT del suelo en humedales, Koch y Reddy (1992), reportaron concentraciones de 0.05 % a 0.20 %; Craft y Richardson (1993), de 0.05 a 0.16 % a 10 cm de profundidad; Doren *et al.* (1997), de 0.04 a 0.24 % en los primeros 25 cm de suelo; Newman *et al.* (1997), de 0.04 a 0.1028 %, a 10 cm; Vaithyanathan y Richardson (1999), de 0.11 a 0.50 % a 5 cm; White y Reddy (2000) de 0.02 a 0.16 % a 30 cm y, finalmente, DeBusk *et al.* (2001) de 0.5 a 2.0 %.

Por otro lado Stevenson (1994), menciona que el contenido de fósforo es más alto en suelos de textura fina que en los de textura gruesa. En este estudio, se encontró que los sitios Faisán y Frontera, con los valores ligeramente más altos de PT, presentaron suelos de textura más fina, que se ve reflejado en los porcentajes más altos de arcilla que estos registraron (Tabla 3 y Figura 8f). Además, en el sitio Espadañal, donde se presentó una de las menores concentraciones de PT, la textura del suelo fue más gruesa, ya que el porcentaje de arcilla fue de los más bajos para el área de estudio.

Es importante mencionar que la cercanía de actividades ganaderas a los sitios Santa Cruz, Faisán, Nuevo Centla y Frontera pudo haber contribuido, en parte, para que se registraran las concentración más altas de PT en ellos, de manera particular en Nuevo

Centla, en donde, a pesar de que los valores de materia orgánica o arcilla no fueron los más altos, si presentó el mayor valor de fósforo total.

pH

Normalmente, la reacción del suelo tiene un rango de pH entre 3 y 9, pero en ocasiones se registran valores fuera de esos límites. Los valores muy bajos se encuentran en suelos de pantanos drenados y aquellos que contienen pirita y azufre elemental. Dentro del rango normal, los factores que lo controlan son la materia orgánica y el tipo y cantidad de cationes. Las grandes cantidades de materia orgánica inducen a la acidez (FitzPatrick, 1984), ya que al descomponerse genera ácidos orgánicos (Ortega, 1981), y como consecuencia, un aumento en el porcentaje y contenido de iones de hidrógeno intercambiables (Flores, 2002).

De acuerdo con los valores de pH registrados en el área de estudio, los suelos van de ligera a moderadamente ácidos. Estos valores se mantuvieron constantes durante todo el periodo de estudio. El pH promedio más ácido se registró en el sitio Frontera con 5.4 (Tabla 3 y Figura 5f), el cual se puede atribuir a factores tales como el alto contenido de materia orgánica y, por otro lado, a que el valor promedio de la tabla de agua registrado durante el periodo de estudio fue el más bajo (11.9 cm). De manera general, los valores de la tabla de agua para este sitio fueron los más bajos en cada una de las fechas de muestreo. Esto pudo contribuir para que se presentara una mayor descomposición de la materia orgánica, provocando así un descenso en el pH del suelo, de tal forma que los valores de pH más ácidos se registraron cuando los de la tabla de agua fueron los más bajos. Por otra parte, los sitios con los valores de pH menos ácidos y menos variables como fueron Espadañal, Faisán, Santa Cruz y Nuevo Centla (Tabla 3 y Figura 5f), presentaron un valor promedio de tabla de agua mayor a los 20 cm, lo cual pudo haber favorecido para que el pH de estos sitios fuera ligeramente mayor.

Los valores de pH del suelo registrados en este trabajo fueron menos ácidos a los reportados en la literatura para humedales. Mitsch y Gosselink (1993) mencionan que el pH de los suelos orgánicos es ácido, así mismo; MDEQ (2001) indica valores de 4.5 o menores para el mismo tipo de suelos. Mientras que, Moreno (1999) reporta valores pH de entre 3.7 a 5.7 para una comunidad de vegetación hidrófita en humedales de Tabasco, y por último, Guadarrama (1997) obtiene un pH del suelo moderadamente ácido (5.3) en cordones litorales bajos de los Pantanos de Centla, Tabasco.

Densidad aparente

La densidad aparente del suelo se define como la medida del peso del suelo por unidad de volumen (g cm^{-3}) (Aguilera, 1989). La densidad aparente es una buena medida de las condiciones físicas de un suelo y puede ser utilizada para estimar su porosidad (Tan, 2000).

Los suelos porosos presentan valores de densidad aparente entre 1.1 y 1.4 g cm^{-3} , mientras que para los suelos secos y duros, densos y compactos son de 1.5 a 1.7 g cm^{-3} . Además, la densidad aparente de la capa orgánica es de 0.5 g cm^{-3} (Storie, 1970). Por otro lado, las bajas densidades aparentes ($<2 \text{ g cm}^{-3}$) indican una gran cantidad de espacio poroso y, en términos generales, es una condición física favorable para el crecimiento de las plantas. Valores muy bajos de densidad aparente (0.5 g cm^{-3} o más bajos) indican la presencia de altos contenidos de materia orgánica y se encuentran usualmente en suelos orgánicos (Collins *et al.*, 2001; Tan, 2000).

Los valores de la densidad aparente del suelo obtenidos en este estudio fueron bajos. De manera particular, para los sitios El Espadañal y Frontera con 0.46 g cm^{-3} y 0.61 g cm^{-3} en forma respectiva y, con un valor ligeramente más alto, Nuevo Centla con 0.71 g cm^{-3} (Tabla 3 y Figura 7f). Esto puede atribuirse a que en estos sitios se presentaron los contenidos más altos de materia orgánica los cuales contribuyeron a que la densidad aparente fuera baja, ya que a mayor contenido de materia orgánica los valores de la

densidad del suelo descienden, esto se ve reflejado de manera especial en El Espadañal donde la densidad aparente del suelo fue la más baja y el contenido de materia orgánica el más alto. Por otra parte, los suelos de Faisán y Santa Cruz presentaron valores de densidad aparente más altos, 0.82 g cm^{-3} y 0.95 g cm^{-3} respectivamente. Esto puede explicarse por que los contenidos de materia orgánica fueron más bajos en estos sitios, sobre todo en Santa Cruz, donde se presentó la densidad aparente más alta y el contenido de materia orgánica más bajo.

Los resultados que se obtuvieron en este estudio concuerdan con lo reportado en otros trabajos anteriores, ya que, por ejemplo, Millar *et al.* (1975) mencionan que los valores de densidad aparente de los suelos orgánicos son de 0.2 a 0.6 g cm^{-3} , valores que van a depender de la naturaleza de la materia orgánica. Esto último puede atribuirse a que, conforme se incrementa la descomposición de la materia orgánica aumenta la densidad aparente del suelo (Collins, 2001). Por otro lado, Koschorreck y Darwich (2003) reportan una densidad aparente del suelo de 0.7 g cm^{-3} para una área de macrofitas en la planicie inundable del Amazonas. De la misma manera Collins *et al.* (1997 citados en Collins, 2001) reportan que la densidad aparente media de 27 Haplosapristis* en Florida fue de 0.65 g cm^{-3} .

Por otro lado, Millar *et al.* (1975) mencionan que la densidad aparente de los suelos superficiales de textura fina comúnmente se encuentra en los límites de 1.0 a 1.3 g cm^{-3} . Mientras que, Tan (2000) reporta valores de 1.0 g cm^{-3} a 1.6 g cm^{-3} de densidad aparente para suelos franco limosos, franco arcillosos y arcillosos. En este sentido, se encontró que los valores registrados de densidad aparente del suelo para los sitios El Faisán y Santa Cruz, 0.82 g cm^{-3} y 0.95 g cm^{-3} de manera respectiva, aunque no llegaron a la unidad, fueron más altos y, esto se puede atribuir a que los suelos de estos sitios fueron de textura más fina al presentar un mayor porcentaje de arcilla, sumado al menor contenido de materia orgánica. En especial el sitio Santa Cruz con 11% , donde el porcentaje de materia orgánica fue el más bajo de los cinco sitios y el contenido de arcilla más alto con 28% , concordando de esta manera con lo reportado en otros estudios.

* Haplosaprist.- Es un Nuevo gran grupo de clasificación introducido en la actual clave taxonómica de suelo. Este tipo de suelo se caracteriza por presentar una mayor cantidad de material fíbico.

VEGETACIÓN

La estructura de una comunidad está considerada como una característica que se utiliza para describir a las comunidades vegetales (Enkerlin *et al.*, 1997). Para Granados y Tapia (1990) el estudio de la estructura de las comunidades es importante ya que ayuda a definir las distintas relaciones que existen entre los componentes de la comunidad. Hartog (1982) considera que las comunidades utilizan todo el espacio disponible de muy distintas formas, de manera que llega a ser considerada un conjunto de patrones temporales.

En este sentido tenemos que uno de los indicadores más relevantes para realizar un análisis estructural es el de Índice de Valor de Importancia (IVI), este revela la importancia ecológica que tiene cada especie dentro de una comunidad. Whittaker (1975) se refiere al valor de importancia como una medición por el cual las especies en una comunidad pueden ser comparadas, dado que se refiere como una descripción cuantitativa útil de ciertas relaciones de especies en comunidades. Para Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) este parámetro es definido como la suma de la densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa.

Composición florística

En la Tabla 4 se puede observar la presencia y diversidad de las Dicotyledoneae con 13 familias sobre los demás grupos encontrados en el área de estudio; aunque es importante mencionar que dentro de las Monocotyledoneae se encuentran las familias que dominaron en las comunidades de hidrófitas como fueron la Cyperaceae que presentó el mayor número de especies (4) y la Typhaceae con una especie solamente (Tabla 4). En la misma Tabla se observa que los sitios con el mayor número de especies, en comparación con los otros sitios, fueron Faisán y Frontera. Para el primer sitio, la probable causa que pudo haber contribuido para que se presentaran más especies fue el uso del suelo, ya que en algunos de los muestreos, en especial cuando el nivel de la tabla de agua era el menos profundo (10-20 cm.), se pudo observar que se realizaban actividades de pastoreo.

En el segundo sitio la posible causa es el impacto que puede tener la carretera que se encuentra a unos metros de este. Por otra parte, los sitios con el menor número de especies fueron Espadañal y Santa Cruz (Tabla 4), esto se debió posiblemente a la dominancia de dos especies como fueron *C. jamaicense* para el Espadañal y *E. interstincta* para Santa Cruz. En este sentido, Crow (1993), sugiere que la baja diversidad de herbáceas en humedales de los trópicos tiene su explicación en la tendencia de dominancia de pocas especies. Asimismo, Alexander (1971), Dykyjova y Kvet (1978) y Hofstetter y Parsons, (1979 citados en Hofstetter, 1983) mencionan que especies como *C. jamaicense* comúnmente forma grandes extensiones monoespecíficas.

Estructura de las comunidades de hidrófitas y tolerantes.

Con respecto a la estructura de la vegetación las especies más sobresalientes de hidrófitas y tolerantes fueron *Cladium jamaicense*, *Eleocharis interstincta* y *Setaria scheelei*, ya que presentaron los valores de importancia promedio más altos (Figura 10). Otras especies que no sobresalieron por su valor de importancia, pero que estuvieron presentes durante todos los muestreos fueron *Cyperus articulatus*, *Ipomoea jalapa*, *Polygonum sp.*, *Typha domingensis* y *Thalia geniculata*. De manera especial *C. articulatus* especie que estuvo presente en todos los sitios (Tabla 4)

Por otra parte, los resultados obtenidos de los análisis estadísticos realizados muestran relaciones significativas entre los parámetros estructurales de algunas especies de hidrófitas con algunas de las propiedades físicas y químicas del suelo, por ejemplo, en el análisis de correlación (AC) se encontró que *C. jamaicense* con altos valores de importancia en Espadañal y Nuevo Centla presentó correlaciones positivas con el nitrógeno total (NT) y materia orgánica (MO) del suelo y negativas con la densidad aparente del suelo y el porcentaje de arcilla (Tabla 5). Asimismo en el análisis de componentes principales (ACP) los resultados fueron similares, ya que tanto la densidad relativa y frecuencia relativa de esta especie presentaron relaciones significativas con el NT del suelo y MO del

suelo (Tablas 11 y 13). Esto último, sugiere que *C. jamaicense* tiene preferencia por los suelos ricos en materia orgánica y concuerda con Hofstetter (1983) donde menciona que *Cladium spp.*, se desarrollan mejor sobre suelos orgánicos, a su vez esto coincide con los resultados obtenidos, ya que en este trabajo se encontró que los valores de importancia más altos de *C. jamaicense* se presentaron en Espadañal y Nuevo Centla sitios con altos porcentajes de MO del suelo (Figura 9, 10 y Tabla 3).

Por otro lado, en el AC se encontró que *E. interstincta* con los valores de importancia más altos en Faisán y Santa Cruz, presentó correlaciones positivas significativas con la densidad aparente del suelo y el porcentaje de arcillas y negativas con el contenido de NT y MO del suelo (Tabla 5). Del mismo modo, en el ACP la tendencia fue similar ya que la densidad relativa y frecuencia relativa de *E. interstincta* presentaron relaciones significativas positivas con la densidad aparente del suelo (Tablas 11 y 13). En este sentido, los resultados obtenidos sugieren que esta especie se desarrolla mejor sobre suelos minerales de textura fina con bajos contenidos de MO y altas densidades aparentes del suelo, ya que su mayor dominancia se presentó en los sitios que registraron los valores más bajos de MO del suelo, así como los más altos de densidad aparente del suelo como fueron Faisán y Santa Cruz (Tabla 3).

Asimismo, también se pudo observar que las relaciones entre dos de las especies más predominantes en el área de estudio como fue el caso de *C. jamaicense* y *E. interstincta* fueron negativas entre si, ya que en los sitios donde *C. jamaicense* presentó altos valores de importancia como fueron Espadañal y Nuevo Centla, la presencia de *E. interstincta* fue mínima, ya que sólo se presentó en algunos de los puntos de muestreo. Por otro lado, en Faisán y Santa Cruz donde *E. interstincta* presentó los valores de importancia más altos los registros de *C. jamaicense* fueron casi inexistentes.

Es importante hacer notar que estadísticamente no se encontraron correlaciones significativas entre *T. domingensis* y la concentración de fósforo total (PT) del suelo, pero se observó que los altos valores de importancia que presentó en Nuevo Centla y Frontera (Figura 10) coinciden con las concentraciones ligeramente más altas de PT del suelo que se

presentaron también en estos sitios (Tabla 3). En este sentido Doren *et al.* (1997) encontró que la frecuencia y abundancia de *T. domingensis* está correlacionada positivamente con las concentraciones de fósforo total del suelo. En tanto que, Dykyjova y Kvet (1978) mencionan que las especies de *Typha* son más comunes en hábitats perturbados y ricos en nutrimentos.

Por otra parte, en los resultados obtenidos del análisis discriminante (AD) aplicado a las especies de hidrófitas y tolerantes más sobresalientes, se encontró que las especies que tuvieron mayor peso fueron, para la primera función discriminante (FD1), *C. jamaicense* y *T. domingensis*. Atendiendo al valor de los coeficientes estandarizados de la Tabla 9 podemos concluir que *C. jamaicense* tiene mayor importancia al momento de explicar la variabilidad entre los sitios. En relación a esto último, en el diagrama de dispersión de todas las variables (Figura 12) se puede observar que el Espadañal y Nuevo Centla ocupan regiones independientes y perfectamente diferenciadas, probablemente debido a que en estos sitios fue donde *C. jamaicense* presentó, de manera general, los valores de importancia más altos durante todo el periodo de estudio (Figura 9).

Por otro lado, en el AD aplicado a las propiedades físicas y químicas del suelo se obtuvo que el porcentaje de materia orgánica (MO) y el pH fueron las variables que presentaron el mayor peso para la FD1. En la Tabla 7 se puede observar que la MO del suelo es la variable que tiene la mayor importancia al momento de explicar la variabilidad entre los sitios de estudio. En el diagrama de dispersión de todas las variables para el suelo (Figura 11) se puede observar que el Espadañal tiene un área más compacta y diferenciada con respecto a los otros sitios, posiblemente debido a que en este sitio fue donde se registraron los valores más altos de MO del suelo durante todo el periodo de estudio (Figura 6 a-f).

De acuerdo con los resultados del AD podemos concluir que la materia orgánica del suelo y *C. jamaicense* son las variables que presentaron la mayor importancia para explicar la variabilidad entre los sitios de estudio.

CONCLUSIONES

- La evaluación de las características químicas y físicas de los suelos permitió determinar, de manera general, la influencia del factor edáfico en la estructura de la comunidad de hidrófitas
- Las diferencias en los porcentajes promedio de nitrógeno total y materia orgánica, así como de densidad aparente y textura del suelo entre los cinco sitios de estudio parecen haber influido en la estructura de la comunidad de hidrófitas
- Las especies que contribuyeron en mayor medida a la composición y estructura de la comunidad de hidrófitas fueron: *Cladium jamaicense*, *Cyperus articulatus*, *Eleocharis interstincta*, *Ipomoea jalapa*, *Polygonum sp.* *Setaria scheelei* *Thalia geniculata* y *Typha domingensis*, ya que los valores de densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa obtenidos para cada una de éstas especies fueron los más relevantes. De éstas especies, las especies más sobresalientes fueron *C. jamaicense*, *C. articulatus*, *E. interstincta*, y *S. scheelei* debido a los altos valores de importancia que presentaron durante el periodo de estudio.
- El análisis estadístico sugiere que *C. jamaicense* se desarrolla mejor sobre suelos o sustratos con altos contenidos de materia orgánica y nitrógeno total, además de una baja densidad aparente. Mientras que, *E. interstincta* tiende a crecer en suelos o sustratos con bajos contenidos de materia orgánica y nitrógeno total, aparte de una alta densidad aparente.
- Los resultados sugieren que las características del suelo determinan la estructura de la vegetación acuática. Dado que estas características pueden ser alteradas por las actividades humanas, es importante considerar estudios del suelo en acciones de restauración y conservación de los humedales.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilera, H. N. 1989. Tratado de Edafología de México. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México. 222 pp.
- Alexander, T.R. 1971. Sawgrass biology related to the future of the Everglades ecosystem. *Soil Crop Sci. Fla.* 31: 72-74
- Armentano, V.T. 1990. Soils and Ecology: Tropical Wetlands En: M. Williams (Ed). *Wetlands: A Threatened Landscape*. Oxford: B. Blackwell. Inglaterra. . pp 115-144.
- Armstrong, W.; Brandle, R. y M. B. Jackson. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43: 307-358.
- Barbier, E. B.; Acreman, M. y D. Knowler. 1997. *Economic Valuation of Wetlands: A Guide for Policy Makers and Planners*. Ramsar Convention Bureau. Gland, Suiza.
- Bates, R. G. 1954. *Electrometric pH determinations*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York. 43 pp.
- Blackaller, M. 1937. Contribución al estudio de las ninfáceas de los lagos y ciénegas de sur y centro del Valle de México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México.* 7:415-455.
- Bonilla, I. 2000. Introducción a la nutrición mineral de las plantas: los elementos minerales. En: Azcon-Bieto, J. y M. Talon. (Eds). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Mc Graw Hill / Interamericana de España, S.A.U. España. pp. 83-96.
- Bonilla-Barbosa, J. R. y A. Novelo. 1995. *Manual de identificación de plantas acuáticas del Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 168 pp.
- Bonilla-Barbosa. J. R., 1992. *Flora y vegetación acuática vascular de las lagunas de Zempoaloo, Morelos, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 134 pp.
- Borges, S. A.; Gómez, H. M.; Gutiérrez, A.; Hinojosa, M. y O. Villareal. 1984 *Mácrofitas acuáticas en el Lago de Chapala, Jalisco*. Servicio Social. UAM- Iztapalapa. México. 83 pp.

- Bouyoucos, G. J. 1936. Directions for making mechanical analysis of soils by the hydrometer method. *Soil Sci.* 42:255-258.
- Bowen, G. D. 1973. Mineral nutrition of ectomycorrhizae. En: Marks, G. C. y T.T. Koslowski (Eds). *Ectomicorrhizae their ecology and physiology*. Academic Press. Nueva York. pp 151-206.
- Bravo, H. H. 1930. Las lemnáceas del Valle de México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 1:7-37.
- Brower, J. E. y J. H. Zar. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown Company. Publishers. Dubuque, Iowa. 194 pp.
- Buckman, O. H. y C. N. Brady. 1977. *Naturaleza y propiedades de los suelos*. R. Salord, B. (Traductor). Montaner y Simón, S.A. Barcelona, España. 590 pp.
- Cáliz de Dios, H. 1991. *Flora y vegetación de Nacajuca, Tabasco*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo. México. 264 pp.
- Cámara-Córdova. J. 2000. *Génesis y morfología de suelos hidromórficos tropicales en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla en Tabasco, México*. *Universidad y Ciencia*, Vol. 15, No. 30: 29-36.
- Chapman, H. D. y P. F. Pratt. 1973. *Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas*. Trillas. México. 195 pp.
- Chávez. H. L. 1986. *Estudio de las dicotiledóneas acuáticas y subacuáticas de los estados de Tabasco y Quintana Roo, México*. Servicio Social. UAM- Iztapalapa, México. 220 pp.
- Collins, M. E. y R. J. Kuehl. 2001. Organic matter accumulation and organic soils. En *Wetlands Soils: Genesis, hidrology, landscapes and classification*. Richardson, J. L. y Vepraskas, M. J. (Eds). Boca Raton: Lewis. pp 137-162.
- Cowan, C. P. 1983. *Listados florísticos de México I. Flora de Tabasco*. Instituto de Biología, U.N.A.M. México. 123 pp.
- Cowardin, L.M. 1992. *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States*. U.S. Department of the Interior. Fish and Wildlife Service. Washington D.C. 131 pp.
- Craft, C. B. y C. J. Richardson. 1993. Peat accretion and phosphorus accumulation along a eutrophication gradient in northern Everglades. *Biogeochemistry* 22:133-156.

- Crow, G. E. 1993. Species diversity in aquatic angiosperms: latitudinal patterns. *Aquat. Bot.* 44: 229-258. [Special Issue comprising papers from 1991 AIBS symposium: "Evolution of Aquatic Angiosperms"]
- Daubenmire, F. R. 1979. *Ecología Vegetal: Tratado de auto ecología de plantas*. 3a Ed. LIMUSA. México. 496 pp.
- DeBusk, W.F.; Newman, S. y K.R. Reddy. 2001. Spatio-temporal patterns of soil phosphorus enrichment in Everglades Water Conservation Area 2A. *J. Environ. Qual.* 30:1438-1446.
- Delgado, P. y S. Stedman. 2004. *The U.S. Caribbean Region - Wetlands and Fish: A Vital Connection*. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). Maryland, USA. 36 pp.
http://www.nmfs.noaa.gov/habitat/habitatconservation/publications/EnglishWetlands_051404.pdf
- Doren, R. F.; Armentano, T. V.; Whiteaker, L. D., y R. D. Jones. 1997. Marsh vegetation patterns and soil phosphorus gradients in the Everglades ecosystem. *Aqua Bot.* 56:145-163.
- Duever, M. J. y A. Sprunt. 1978. *Ecosystem analysis of Usumacinta Delta: A proposal to the International for Conservation of the Nature and Natural Resources*. National Audubon Society. Tavernier, Florida. USA. 123 pp.
- Dykyjova, D. y J. Kvet. 1978. *Pond littoral ecosystems*. Springer. Nueva York.
- Enkerlin, E. C., Cano, G., Garza, A. R. y E. Vogel. 1997. *Ciencia ambiental y desarrollo sostenible*. International Thompson Editores. México. 690 p.
- Enríquez, G. C. 1997. *Geomorfología e Impacto Ambiental en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, Tabasco*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 121 pp.
- FitzPatrick, A. E. 1984. *Suelos: Su formación, clasificación y distribución*. CECSA. México. 430 pp.
- Flores, C. D. 2002. *Identificación y análisis de cambios en bofedales de la Cordillera Occidental y el Altiplano de Bolivia*. Tesis Maestría Profesional Universidad Mayor San Simón. Cochabamba, Bolivia.
http://www.aguabolivia.org/situacionaguaX/Bofedales.htm#_Toc27733186

- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. UNAM, México. 217 pp.
- Glass, A. D. M. 1989. Plant nutrition: An introduction to current concepts. Jones and Bartlett Publishers, Inc. United States of America. 224 pp.
- González, M. 1989. El género *Potamogeton* (Potamogetoneaceae) en México. Acta.Bot. Méx. 6:1-43.
- González. R. A. 1985. Las gramíneas lacustres y palustres del Valle de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 79 pp.
- Granados, S. D. y R. Tapia, V. 1990. Comunidades vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. México. 235 p.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. Berkeley. University of California. 359 pp.
- Gren, I. M. 1995. The Value of Investing in Wetlands for Nitrogen Abatement. European Review of Agricultural Economics. 22:157-172.
- Guadarrama, E. C. 1997. Geomorfología e impacto ambiental en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 121 pp.
- Gutiérrez, B. A. 1985. Descripción de la vegetación de la zona inundable de Nevería, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, México. 69 pp.
- Hartog, C. 1982. Architecture of macrophyte-dominated aquatic communities En: Studies on Aquatic Vascular Plants edited by J. J. Symoens, S. S. Hooper y P. Compere. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels: pp 222-234.
- Haynes, R. R. 1980. Aquatic and marsh plants of Alabama. I. Alismatide. Castanea 45(1):31-51.
- Hofstetter, R. H. 1983. Wetlands in the United States. En: A. J. P. Gore (Ed), Mires: Swamp, bogs, fen and moor: Regional studies. Ecosystems of the world 4B. Elsevier. Amsterdam. pp. 201-244.
- Huetz de Lemps, A. 1983. La Vegetación de la Tierra. Akal Editor. Madrid.263 pp.
- INE. 1993. Estrategia para la conservación de humedales. Instituto Nacional de Ecología. Dirección General de Aprovechamiento Ecológico de los Recursos Naturales. Documento de trabajo. México.

- INEGI. 1986. Síntesis geográfica, nomenclator y anexo cartográfico del estado de Tabasco. México. 118 pp.
- INEGI. 1989. Guía para la interpretación de cartografía de Uso de Suelo. México. 50 pp.
- INEGI. 1996. Cuaderno estadístico municipal. Centla, Estado de Tabasco. Gob. del Edo. de Tabasco. 143 pp.
- INEGI. 1999. Cartas topográficas E15B62 y E15B72, Escala 1:50 000. México
- INEGI. 2004. Información nacional sobre perfiles de suelo. Versión 1.2. México. 14 pp.
- INIREB. 1986. Plan de manejo para Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, Tabasco. Gobierno del estado de Tabasco. México. 170 pp.
- INIREB. 1987. Valores y conservación en los pantanos de Centla: Una propuesta de manejo. Gobierno del estado de Tabasco. 108 pp.
- INPOFOS. 1997. Manual Internacional de Fertilidad de Suelos. Instituto de la Potasa y el Fósforo, Querétaro. México. 142 pp.
- IREBIT. 1994. Plan de manejo de la Reserva de la Biosfera Los Pantanos de Centla, Tabasco. Gobierno del estado de Tabasco. México. 106 pp.
- Koch, M. S. y K. R. Reddy. 1992. Distribution of soil and plant nutrients along a trophic gradient in the Florida Everglades. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56: 1492-1499.
- Koschorreck, M. y A. Darwich. 2003. Nitrogen dynamics in seasonally flooded soils in the Amazon floodplain. *Wetlands Ecology and Management* 11: 317-330.
- Kvet, J. y D.F. Westlake. 1998. Primary production in wetlands. En: Westlake, D.F., Kvet, J. y Szczepanski, A. (Eds). *The Production Ecology in Wetlands: the IBP synthesis*. Cambridge University Press. Inglaterra. pp. 78-168.
- Little, E.C.S. 1979. Handbook of utilization of aquatic plants. *FAO Fish. Tech. Pap.* 187: 176 pp.
- López, R. 1979. Geología de México. Tomo II. México. 446 pp.
- López-Hernández, E. S. y C. Pérez. 1993. Guía para la interpretación de la naturaleza en los Pantanos de Centla, Tabasco. Centro de Investigación de Ciencias Biológicas. Unidad Sierra. UJAT. México. 106 pp.
- López-Hernández, E. S. y F. Maldonado. 1992. Lista florística de los pantanos del Grijalva-Usumacinta en el municipio de Centla, Tabasco, México. *División Académica de Ciencias Biológicas-UJAT. Universidad y Ciencia.* 19: (18) 48-58.

-
-
- López-Mendoza, R. 1980. Tipos de vegetación y su distribución en el estado de Tabasco y norte de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo. Centro Regional Tropical Puyacatengo. Dir. De Difusión Cultural. México. 121 pp.
- Lot, A. 1986. Acuáticas vasculares. En. Lot, A. y Chiang, F. (Comps). Manual de Herbario Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., México. pp. 87-92.
- Lot, A. 1991. Vegetación acuática vascular del estado de Veracruz. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 226 pp.
- Lot, A. y A. Novelo. 1988. Vegetación acuática del Lago de Pátzcuaro., Michoacán, México. *Southw. Naturalis* 33(2):167-175.
- Lot, A. y A. Novelo. 1978. Laguna de Tecocomulco, Hidalgo. Guías Botánicas de Excursiones en México. Soc. Bot. México 19 pp.
- Lot, A. y A. Novelo. 1990. Forested wetlands of Mexico. En. Lugo, A.E., Brinson, M. And Bronw, S. (Eds). *Ecosystems of the world*. 15. Forested wetlands of the world. Elsevier Publ. Co. Amsterdam, Netherlands. pp. 287-298
- Lot, A. y A. Novelo. 1988. El Pantano de Tabasco y Campeche: la reserva más importante de plantas acuáticas de Mesoamérica. En: *Ecología y Conservación del Delta de los Ríos Usumacinta y Grijalva (Memorias)*. INIREB-Tabasco. Gobierno del Estado de Tabasco. pp. 537-547.
- Lot, A.; Novelo R. A.; Olvera, G. M. y P. Ramírez García. 1999. Catálogo de angiospermas acuáticas de México: Hidrófitas estrictas emergentes, sumergidas y flotantes. Inst. de Biol., UNAM. México. 161 pp.
- Lot, A.; Novelo, R. A. y P. Ramírez García. 1986. *Angiospermas Acuáticas Mexicanas 1*. Inst. de Biol. UNAM. México. 60 pp.
- Lot, A.; Novelo, R. A. y P. Ramírez García. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana. En: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A., y Fa, J. (comp.). *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Inst. de Biol., UNAM. México. 563-578 pp.
- Lot, A.; Novelo, R. A.; Quiroz, F. A. y A. M. G. Miranda. 1978. Reconocimiento preliminar de la vegetación acuática de la región de Nacajuca, Tabasco. Informe final de circulación limitada. Instituto de investigaciones sobre recursos bióticos (INIREB). México. 43 pp.
-
-

- Manzano, B. O. 1989. Estudio geomorfológico para la zonificación de las áreas de manejo de la Reserva de la Biosfera: Pantanos de Centla, Tabasco. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México. México. 95 pp.
- MDEQ. 2001. Wetland identification manual: A technical manual for identifying wetlands in Michigan. Land and water management division Michigan department of environmental quality. Lansing, Michigan. 67 pp.
- Medina, E. 1977. Introducción a la ecofisiología vegetal. Washington, D.C.:OEA. 102 pp.
- Miganjos, C. M. 1993. La Vegetación y flora acuática vascular del algo Coatetelco, Morelos, México. Tesis de Licenciatura.
- Millar, E. C.; Turk, M. L. y D. H. Foth. 1975. Fundamentos de la ciencia del suelo. C.E.C.S.A. México. 527 pp.
- Miranda, M.G. 1980. Plantas acuáticas útiles del Valle de México. Tesis de Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México. México. 88 pp.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 1993. Wetlands. Van Nostrand Reinhold, Nueva York. 2a Ed. 722 pp.
- Molina E. M. J. F. 1996. Papel de los microorganismos fotosintéticos como productores primarios en suelos inundados de Centla, Tabasco. Tesis Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 281 pp.
- Moreno, C. E. 1999. Influencia de la vegetación en histosoles de los humedales de la cuenca baja del Río Tónala en Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. 97 pp.
- Moreno, P. N. 1984. Contribución al conocimiento de la flora vascular acuática y las asociaciones más comunes de la presa Rodrigo Gómez y sus afluentes, Mpio. De Santiago, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura, U.A.N.L., Monterrey, México. 117 pp.
- Mueller-Dombois, D. y H. Elleberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons Publishers. Nueva York., USA. 547 pp.
- Munsell Color Company, Inc. 1975. Munsell soil color charts. Baltimore, Md.
- Muñoz, I. D.; Mendoza, C. A.; López, G. F.; Soler, A. A. y M. M. Hernández. 2000. Edafología: Manual de Prácticas. U. N. A. M. Campus Iztacala. 82 pp.

- Murphy J. y J. Riley. 1962 A modified single solution for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27:31.
- National Academy of Sciences Washington, D. C. (NAS). 1975. Suelos de las regiones húmedas. Ediciones Marymar. Buenos Aires. 269 pp.
- Neue, H. U.; Gaunt, L. J.; Wang, P. Z., Becker-Heidmann, P. y C. Quijano. 1994. Carbon in wetlands. *Geoderma* 79: 163-185 .
- Newman, S.; Reddy, K. R.; DeBusk, W. F.; Wang, Y.; Shih, G. y M. M. Fisher. 1997. Spatial distribution of soil nutrients in a northern Everglades marsh: Water Conservation Area 1. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 61:1275-1283.
- Novelo, A. y M. Gallegos. 1988. Estudio de la flora y vegetación acuática relacionada con el sistema de chinampas en el sureste del Valle de México. *Biótica* 13(1-2): 121-139.
- Ocaña, D. y A. Lot. 1996. Estudio de la vegetación acuática vascular del sistema fluvio-lagunar-deltaico del río Palizada, en Campeche, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica.* 67 (2): 303-327.
- Orozco, A. L. y A. Lot. 1976. La vegetación de las zonas inundables del sureste de Veracruz. *Biótica* 1(1):1-44.
- Ortega, T. E. 1981. Química de suelos. Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de suelos. Chapingo, México. 417 pp.
- Ortiz, V.B y C.A. Ortiz, S. 1987. Edafología. Universidad Autónoma Chapingo. 6a Ed. Departamento de suelos. Chapingo, México. 331 pp.
- Palma-López, D. J. y J. Cisneros. 1997. Plan de uso sustentable de los suelos de Tabasco. Volumen I. Fundación Produce Tabasco, A.C. Villahermosa, Tabasco, México. 116 pp. + anexos.
- Palma-López, D. J.; Cisneros, J.; Trujillo, A.; Granados, N.; Serrano, J. y J. A. Argueta. 1985. Caracterización de los suelos de Tabasco, uso actual y potencial y taxonomía. SECUR, Gobierno del estado de Tabasco. México. 42 pp.
- Pearsall, W. H. 1920. The Aquatic vegetation of the English lakes. *J. Ecol.* 8:163-169.
- Pool, D. J.; Snedaker, S.C. y A. E. Lugo. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto-Rico, Mexico, and Costa-Rica *Biotropica* 9 (3): 205–212.

- Porta, J.; López-Acevedo, M. y C. Roquero. 1994. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Mundi-Prensa. Madrid. 807 pp.
- Pritchett, W.L.1986. Suelos Forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento. Limusa. México. 634 pp.
- Quevedo, B. V. 1995. Flora de los humedales de Puerto Rico. Humedales de Puerto Rico. Vol. 2 Núm. 3
- Quiroz, F. A. 1977 Estudio preliminar de la relación suelo vegetación en la zona Balancan-Tenosique, Tabasco Tesis Licenciatura. UNAM. México 74 pp.
- Ramírez-Cantú, D. 1939. Contribución al conocimiento de la flora acuática del Valle de México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México 10 (1-2): 33-64.
- Ramírez-Cantú, D. 1942. Observaciones ecológicas sobre la vegetación fanerogámica de la Laguna de Epatlán, Puebla. Anales Inst. Biol. Univ. México 13 (2):405- 415.
- Ramírez-García, P. 1991. Flora acuática vascular (Monocotiledóneas) del estado de Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 113 pp.
- Ramírez-García, P. y A. Novelo, R. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. Bol. Soc. Bot. México 46: 75-88.
- Ramírez-García, P. y F. Vázquez, G. 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos-cráter del estado de Puebla. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 16 (1): 1-16.
- Ramos, D. F.; Quiroz, F. A.; Ramírez-García, P. y A. Lot. 2004. Manual de hidrobotánica: muestreo y análisis de la vegetación acuática. AGT Editor, S.A. México. 158 pp.
- Ramos, V. L. 1991. Estudio de la vegetación y flora acuática vascular de la Laguna de Yuriria, Guanajuato. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 85 pp.
- Ramos, V. L. 1999. Estudio de la flora y vegetación acuáticas vasculares de la cuenca alta del río Lerma, en el Estado de México. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 146 pp.
- Reddy, K.R. y E. M. D'Angelo. 1994. Soil processes regulating water quality in wetlands. En: Mitsch W.J. (Ed). Global wetlands: Old world and new. Elsevier Science. pp. 309-324.

- Rico-Gray, V. 1982. Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del noreste del estado de Campeche, México: *Biótica* 7(2):171-190.
- Rioja, E. 1942. Estudio Hidrobiológico VII. Apuntes para el estudio de la Laguna de San Felipe Xochiltepec, Puebla. *Anales Inst. Biol. Univ. México* 13: 503-517.
- Rojas, M. J. 1991. Estudio de la flora y la vegetación acuática vascular del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Tesis de Licenciatura. Facultad Universidad Nacional Autónoma de México. México. 78 pp.
- Romero, V. 1963. Contribución al estudio de la flora de los manantiales de Chandio Michoacán y sus alrededores. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 61 pp.
- Rzedowski, J. 1957. Algunas asociaciones vegetales de los terrenos del Lago de Texcoco. *Bol. Soc. Bot. México* 21:19-33.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA. México 432 pp.
- Sculthorpe, C. D. 1967. The biology of aquatic plants. Edward Arnold Ltd. Londres. 610 pp.
- SEMARNAP-INE. 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla. México. 220 pp.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISCA (data analysis software system), versión 6. www.statsoft.com
- Stevenson, J. F.1994. Humus Chemistry: genesis, composition and reactions.2a Ed. John Wiley and Sons Inc. United States of America. 496 pp.
- Storie, R. E. 1970. Manual de evaluación de suelos. UTEHA. México.225 pp.
- Tan, H. K. 2000. Environmental soil science, second edition, revised and expanded. Marcel Dekker, Inc. Nueva York, U.S.A. 452 pp.
- Toledo, A.; Botello, A. y M. Herzig. 1987. El Pantano: una riqueza que se destruye. Vol.XII Serie medio ambiente en Coatzacoalcos. Centro de Ecodesarrollo. México. 147 pp.
- Vaithyanathan, P. y C. J. Richardson. 1999. Macrophyte species changes in Everglades: examination along an eutrophication gradient. *J. Environ. Qual.* 28:1347-1358.

- Walkley, A. y I. A. Black. 1947. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37:29–38.
- West, R. C.; Psuty, N.P. y B. Thom. 1985. Las tierras bajas de Tabasco en el sureste de México. 2a Ed. Gobierno del estado de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. México. 409 pp.
- West, R. C. 1966. The natural vegetation of the Tabascan Lowlands, México. *Revista geográfica.* Rio de Janeiro, Brasil. 64: 107-122.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. 2a Ed. Saunders, Philadelphia, USA. 743 pp.
- White, J. R. y K. R. Reddy. 2000. Influence of Phosphorus Loading on Organic Nitrogen Mineralization of Everglades Soils. *Soil Science Society of America Journal* 64:1525-1534
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. 2a Ed. Macmillan Publishing Co., Inc. Nueva York, USA. 385 pp.
- Wild, A. 1992. *Soil and the environment: An Introduction*. Cambridge University Nueva York. 287 pp.
- Willard, H. H.; Merrit, L. L. y J. A. Dean. 1958. *Instrumental methods of analysis*. 3a Ed. Van Nostrand Co.: Princeton. 344 pp.
- Zavala, C. J. 1988. Regionalización natural de la zona petrolera de Tabasco. INIREB-División regional Tabasco. Gobierno del estado de Tabasco. México. 182 pp.
- Zavala, C. J. 1993. Evaluación de los cambios de uso de suelo como un proceso de degradación en el campo petrolero Samaria, Tabasco. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de edafología, Colegio de Posgraduados. Chapingo, México. 187 pp.