



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"DESCOMPOSICION DE LA FRACCION FOLIAR DE LA
HOJARASCA EN UN POPAL DE LA COSTA DEL GOLFO
DE MEXICO."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A :

VANESSA MALDONADO MONTERO



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el
contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Vanessa Maldonado
Montero
FECHA: 19/noviembre/04
FIRMA: [Signature]

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca en un Popal de
la costa del Golfo de México"

realizado por Vanessa Maldonado Montero

con número de cuenta 9510960-6, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Propietario Dra. Patricia Moreno Casasola Barceló

Propietario Dr. Julio Campo Alves

Suplente M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Suplente M. en C. Ana Cecilia Travieso Bello

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



**UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA**

*A todas aquellas personas que han
estado conmigo y han sido parte de mi crecimiento*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer al Dr. Javier Álvarez y a la Dra. Patricia Moreno Casasola por haberme invitado a realizar este trabajo, por su apoyo durante el desarrollo del mismo y por el tiempo dedicado a su revisión. También quiero agradecer al Dr. Julio Campo, a la M. en C. Guadalupe Barajas y a la M. en C. Ana Cecilia Travieso por haber aceptado ser parte de mi comité de sinodales y por sus comentarios, al igual que su apoyo en el desarrollo del trabajo.

Agradezco a mi familia por haberme dado el apoyo necesario durante este trabajo. A mis padres Martha Montero y Jaime Maldonado por darme una infancia maravillosa y por ser ejemplo de respeto, dedicación y honestidad. A mis hermanos Sofía y Jaime por esos juegos y travesuras compartidas, por hacerme reír y llorar. A mis tíos Martín, Hugo y Nancy Montero por sus ocurrencias y apoyo en esos momentos difíciles. A mis tíos Isabel Montero y Jorge Rojas, a mis primos Adriana e Irving por su ayuda en esos viajes a La Mancha. A Julia por sus caritas y su brillo tan renovantes.

Agradezco en especial a Silvia Cruz, José Luis Gallardo y a Rodrigo y Alberto Gallardo Cruz por haberme compartido su espacio y por la tranquilidad necesaria para culminar con este trabajo.

Agradezco a las personas que se involucraron durante el desarrollo del trabajo. Al Biólogo Hugo López Rosas y a su familia por la ayuda y compañía tan especial que me brindaron desde el inicio. A la M. en C. por sus ideas y apoyo tan útiles en el arranque de este trabajo. A la M. en C. Ana Cecilia travieso por mantenerme conectada con el equipo de trabajo en el Instituto de Ecología A.C. y por todo ese tiempo dedicado para que los datos de los análisis químicos llegaran a mis manos. A Abraham por sus platicas y momentos amenos en el recorrido de Jalapa-La Mancha.

Agradezco con todo corazón a todas las personas que me ayudaron de una u otra manera durante el trabajo de campo. A David y su esposa por el gran

trabajo realizado en la colecta del material y por su apoyo en el montaje del experimento. A los niños de La Mancha por sus risas y sus manos que fueron de gran utilidad. A Fermín por sus repentinas apariciones en los momentos más precisos. A la M. en C. Dulce Infante por prestarme su material y facilitarme el trabajo. A Beto, Roger, Rafael, Jaime, Irving, Nancy y su esposo, etc. por su ayuda en las colectas y recolección de hojas. A Nancy y Rubí por su dedicación en la molida de mis muestras.

Agradezco a Enrique, Tacho y Fernando por hacerme gratas las estancias en CICOLMA. Al Grupo de la Mujer Campesina de Palmas de Abajo por haber cocido tantas bolsas de malla, lo cual aminoró el trabajo.

Agradezco a mis compañeros y amigos por su compañía y por los buenos momentos. A Tania Rueda Luna, por la amistad y los momentos compartidos desde hace más de 10 años. A Diana López, Gabriela Nava y Citlali López por tantos momentos de estrés y de risas. A Alberto Gallardo y Nancy Mejía por su compañía y ocurrencias a lo largo del Taller. A Leticia Ochoa por sus locuras, sus antojos, sus tristezas y su entusiasmo.

Agradezco a los profesores del Taller de Ecología, Conservación y Restauración de Reservas del Centro de México (Dr. Jorge Meave, Dra. Teresa Valverde, Dr. Zenón Cano, Dra. Silvia Castillo, Dra. Consuelo Bonfil y la M. en C. Irene Pisanty) por sus enseñanzas y su tiempo.

Agradezco los laboratorios de Ecología y Ecología de poblaciones de la Facultad de Ciencias por el espacio que me asignaron y por soportar mis molestias.

Agradezco a PROBETEL por haberme otorgado una beca en el periodo de julio de 2003 a diciembre del mismo año. También agradezco al Proyecto de Bosques y Humedales de México de la Agencia Canadiense (CIDA – 2002) por su apoyo.

Por último, agradezco a José Alberto Gallardo Cruz por haber dedicado tanto tiempo a este trabajo, por su empeño, sus revisiones, sus comentarios, sus bromas, su compañía en el campo, su paciencia y presencia, lo cual hizo posible el termino de este trabajo. **Gracias por estar y por ser todo.**

RESUMEN

Para analizar el efecto de la inundación sobre el proceso de descomposición, éste se evaluó en dos sitios con contrastantes condiciones de inundación (popal = sitio húmedo, pastizal inundable = sitio seco) ubicados en el Estado de Veracruz (Centro de Investigaciones Costeras La Mancha).

Se consideraron dos ciclos con diferentes regímenes de inundación (ciclo 1 y ciclo 2) así como tres tratamientos (*t1*, *t4*, *t5*) con mezclas de material foliar de cinco especies (peso fresco inicial = 20 g) colocadas en bolsas de malla (20 X 20 cm). Los tratamientos fueron: 1) *t1*, tratamiento con *Echinochloa pyramidalis*; 2) *t4*, tratamiento con *Sagittaria lancifolia*, *Typha domingensis*, *Acrostichum aureum* e *Hymenocallis littoralis* y; 3) *t5*, mezcla de las cinco especies. En el ciclo 1 (diciembre, 2001 a agosto, 2002) se colocaron 160 bolsas por tratamiento en cada sitio; para el ciclo 2 (agosto, 2002 a febrero, 2003) se colocaron 140 bolsas por tratamiento por sitio. Durante los dos ciclos se recogieron 10 bolsas por tratamiento por sitio cada 15 días, en las que se evaluó el peso seco remanente (PSR). Con los datos se calculó la constante de descomposición (*k*), la vida media del material y la pérdida del 99% de este. Adicionalmente para 26 muestras del ciclo 1 se cuantificó el carbono orgánico y el nitrógeno total.

Durante los dos ciclos la descomposición fue estadísticamente mayor ($P < 0.05$) en el sitio húmedo. Los tratamientos tuvieron un efecto significativo sobre el proceso de descomposición, sin embargo su comportamiento varió dependiendo del ciclo y no se pudo establecer un patrón claro que relacionara estas dos variables. A lo largo del proceso se dio una pérdida de carbono y una acumulación de nitrógeno. La relación entre estos dos nutrientes (C/N) fue menor en los tratamientos que se descompusieron con mayor rapidez.

Las características del proceso de descomposición observadas permiten concluir que en el sitio seco, en donde la descomposición es más lenta, se presenta una mayor acumulación de materia orgánica en el suelo lo cual podría limitar la inundación y evitar el establecimiento de especies típicas de los humedales.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación	1
1.2 Descomposición	2
1.2.1 Definición y procesos involucrados en la descomposición	2
1.2.2 Factores que afectan la descomposición	3
1.2.3 Estudios de descomposición realizados en México	5
1.3 Humedales	8
1.3.1 Definición de humedales	8
1.3.2 Los humedales y su importancia	9
1.3.3 Características generales de los humedales	10
1.3.4 Estudios de descomposición realizados en humedales	12
1.4 Justificación y objetivos	15
2. ZONA DE ESTUDIO	17
2.1 Ubicación y clima	17
2.2 Suelo	18
2.3 Hidrología	19
2.4 Vegetación	19
2.5 Descripción de las especies	21
3. MÉTODOS	23
3.1 Diseño experimental	23
3.1.1 Selección de sitios, especies y tratamientos	23
3.1.2 Procedimiento	25
3.2 Análisis estadísticos	27
4. RESULTADOS	30
4.1 "Ciclo 1"	30
4.1.1 Peso seco remanente	30
4.1.1.1 Sitio húmedo	30

4.1.1.2 Sitio seco	30
4.1.2 Constante de descomposición	32
4.1.3 Sitio húmedo vs. sitio seco	32
4.1.4 Concentración de carbono y nitrógeno	35
4.1.4.1 Sitio húmedo	35
4.1.4.2 Sitio seco	35
4.1.4.3 Comparación entre sitios	37
4.1.5 Temperatura y precipitación	37
4.2 “Ciclo 2”	38
4.2.1 Peso seco remanente	38
4.2.1.1 Sitio húmedo	38
4.2.1.2 Sitio seco	38
4.2.2 Constante de descomposición (k)	38
4.2.3 Sitio húmedo vs. sitio seco	40
4.2.3.1 Peso seco remanente	40
4.2.3.2 Constante de descomposición (k)	40
4.2.4 Temperatura y precipitación	40
4.3 “Ciclo 1” vs. “ciclo 2”	41
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	43
5.1 Problemas metodológicos	43
5.2 Peso seco remanente	45
5.2.1 “Ciclo 1”	45
5.2.2 “Ciclo 2”	46
5.2.3 Diferencias entre ciclos	47
5.3 Constante de descomposición (k)	47
5.4 Concentración de carbono y nitrógeno	48
5.5 Relación entre clima y descomposición	52
6. CONCLUSIONES	53
7. LITERATURA CITADA	55

1. INTRODUCCIÓN

1. 1 Presentación

La descomposición es un proceso importante en el funcionamiento de los ecosistemas, ya que permite la circulación de los nutrientes dentro de éstos. En los sistemas en los que el ciclo interno representa el mayor aporte de nutrientes, este proceso es aún más importante en comparación con aquellos en los cuales el principal aporte ocurre por fuentes externas; un ejemplo de este tipo de sistemas es el evaluado por Chapin III *et al.* (2002) en donde observaron que en sistemas no perturbados los ingresos externos de nutrientes tienen poca importancia en relación con los aportes del suelo del sistema.

El proceso de descomposición ha sido poco estudiado en México; en particular en los humedales (sistemas caracterizados por presentar inundación, vegetación hidrófita y suelos hídricos) hay una escasez de información, ya que los trabajos en estos sitios se han centrado principalmente en la descripción de la vegetación (Novelo 1978; Lot 1991; Lot *et al.* 1999). Los humedales generalmente se encuentran en la interfase entre ecosistemas terrestres y acuáticos, por lo tanto comparten algunas características con estos sistemas, pero también presentan sus propios atributos. Estos sistemas son de gran importancia debido a que proveen de beneficios a la población humana así como servicios ambientales y son hábitat de una gran cantidad de organismos (plantas, aves mamíferos, reptiles, anfibios, peces e invertebrados).

Debido a la escasez de información sobre la descomposición en los humedales mexicanos y como parte de un proyecto general desarrollado en los humedales del estado de Veracruz, se decidió evaluar este proceso en un popal (humedal dulceacuícola caracterizado por *Sagitaria lancifolia*, *Hymenocallis littoralis* entre otras) para conocer parte del funcionamiento de este sistema.

A continuación se presentan dos temas generales en los que se basa el presente estudio, el de la descomposición y el de los humedales. En el primero se

abarcen los subtemas de definición de descomposición, los procesos que están involucrados en esta, los factores que regulan a estos procesos y los estudios realizados en México; en el segundo tema se abarcan la definición de los humedales, su importancia, las características generales de estos sistemas y los estudios de descomposición realizados en ellos.

1. 2 Descomposición

El funcionamiento de los ecosistemas se mantiene por la transferencia de materia y energía dado entre sus componentes. Uno de los procesos involucrados en este funcionamiento es la descomposición, cuya importancia radica en que en muchos ecosistemas el principal aporte de nutrientes es el ciclo interno de éstos más que los aportes externos provenientes de otros ecosistemas y de la atmósfera (Aber y Melillo 1991).

1. 2. 1 Definición y procesos involucrados en la descomposición

Se le da el nombre de descomposición al conjunto de procesos que provocan cambios físicos y químicos en la materia orgánica para transformar sus constituyentes básicos en formas inorgánicas, las cuales pueden ser asimiladas por las plantas (Swift *et al.* 1979; Waring y Schlesinger 1985; Chapin III *et al.* 2002).

La descomposición de la materia orgánica involucra tres procesos: 1) la lixiviación, que se refiere al transporte de compuestos soluble a través del perfil del suelo por acción del agua; 2) la fragmentación del material en partículas más pequeñas que resulta en un incremento del área superficial y una redistribución del material fragmentado, proceso meramente físico realizado por factores abióticos (acción del viento y del hielo) y bióticos (actividad de la biota del suelo); y 3) el catabolismo que involucra procesos bioquímicos de transformación de compuestos orgánicos complejos en moléculas realizados por la microbiota (bacterias y hongos) e incluyen a la mineralización (liberación de nutrientes) y la

humificación (síntesis de humus) (Mason 1976; Swift *et al.* 1979; Couteaux *et al.* 1995 ; Heal *et al.* 1997; Lavelle y Spain 2001). Estos tres procesos generales actúan de manera simultánea sobre el mismo material en descomposición y son influenciados de manera distinta por diversos factores los cuales se describen en el siguiente apartado (Swift *et al.* 1979; Chapin III *et al.* 2002).

1. 2. 2 Factores que afectan la descomposición

Los factores que afectan los procesos mencionados son: el clima (régimen de temperatura y humedad), los organismos del suelo, la composición química del tejido vegetal en descomposición y las propiedades del suelo (Singh y Gupta 1977; Swift *et al.* 1979; Couteaux *et al.* 1995; Lavelle *et al.* 1993; Heal *et al.* 1997; González y Seastedt 2001).

El clima, considerando básicamente el régimen de temperatura y humedad, afecta el proceso de descomposición de varias maneras. La temperatura actúa directamente en la actividad de los organismos desintegradores, incrementando su actividad conforme aumenta la temperatura (Waring y Schlesinger 1985; Chapin III *et al.* 2002). Por su parte, el régimen de lluvias afecta directamente a la descomposición pues favorece la lixiviación de los compuestos solubles. Además, también afecta la actividad de los organismos involucrados en la descomposición; cuando el contenido de humedad es adecuado la actividad de los organismos se beneficia, pero si la humedad es excesiva la actividad de estos organismos se reduce (Swift *et al.* 1979; Waring y Schlesinger 1985).

Los organismos involucrados en la descomposición afectan este proceso debido a su actividad ya sea fragmentando o mezclando el material, alterando las características del suelo o transformando químicamente la materia en descomposición. Los organismos se clasifican de acuerdo a su tamaño en: 1) microbiota (0.3 - 20 μm), constituida por bacterias y hongos cuya actividad transforma químicamente la materia orgánica; 2) microfauna (< 0.2 mm), constituida por protozoarios, nemátodos, tardígrados, ácaros y pequeños

colémbolos involucrados básicamente en la trituración del mantillo (Sylvia *et al.* 1999); 3) mesofauna (0.2 - 10 mm), caracterizada por colémbolos, ácaros, enquitraeidos, la mayoría de las larvas de díptera y pequeños coleópteros cuya actividad regula la población microbial y recicla las heces de la macrofauna y 4) macrofauna (> 10 mm), incluye a los grandes artrópodos (termitas y hormigas), moluscos y grandes lombrices, su papel principal consiste en fragmentar el material (Swift *et al.* 1979; Lavelle y Spain 2001). La actividad de estos organismos se afecta por las características edáficas como la estructura, las propiedades físicas y químicas, y las interacciones biológicas del suelo (Dickinson 1974).

Otro de los factores que afectan la descomposición es la composición química del tejido vegetal. Un alto contenido de compuestos tales como ciertos azúcares, proteínas y lípidos fáciles de descomponer, pueden favorecer altas tasas de descomposición (Álvarez-Sánchez y Harmon 2003). Por otro lado, un alto contenido de lignina, terpenos o complejos tanino-proteína en la hojarasca puede ocasionar bajas tasas de descomposición (Lavelle *et al.* 1993; Álvarez-Sánchez y Harmon 2003; Osuna y Pérez-Amador 2003). En este contexto, se han utilizado varios parámetros químicos de la hojarasca como predictores de las tasas de descomposición; hasta el momento se reconoce que el contenido de lignina y nitrógeno, y las relaciones carbono/nitrógeno y lignina/nitrógeno son los mejores indicadores de este proceso (Meentemeyer 1978; Melillo *et al.* 1982; Aerts 1997; Murphy *et al.* 1998; Chapin III *et al.* 2002).

Por último, las propiedades del suelo (textura, estructura, relación agua/suelo, pH, temperatura, entre otras) afectan el proceso de descomposición al limitar la dispersión de los propágulos microbiales, el crecimiento, movimiento y la actividad de los organismos desintegradores (Dickinson 1974; Swift *et al.* 1979). A su vez, la actividad de los organismos puede provocar cambios en las características del suelo debido a la excavación y a la formación de galerías (Fragoso 2003; Rojas 2003).

Los factores que regulan la descomposición no tienen la misma importancia en todos los sistemas debido a que actúan a diferentes escalas espaciales y temporales (Lavelle y Spain 2001). Lavelle *et al.* (1993) propusieron un modelo jerárquico para estos factores considerando que todos estos interactúan entre sí y que hay tres principales niveles de control, de los cuales el clima actúa como el factor más importante, seguido por las características de la hojarasca y al final por los organismos del suelo. Esta posición jerárquica indica la probabilidad de que un factor en un nivel jerárquico mayor tenga un efecto dominante sobre los factores en niveles menores y esta jerarquía varía según el sitio.

1. 2. 3 Estudios de descomposición realizados en México

A pesar de la importancia de la descomposición en el funcionamiento de los ecosistemas, este tema ha sido poco evaluado en los ecosistemas mexicanos. Los estudios de descomposición en México se iniciaron en 1980 y se han realizado en diferentes zonas de la República (tabla 1).

El material vegetal utilizado en la mayoría de los trabajos fueron hojas; éstas generalmente representan el mayor aporte a la hojarasca (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993; Maya 1995; Núñez 1998). Otras estructuras vegetales empleadas fueron los frutos, ramas (finas, gruesas y fragmentos), troncos y flores (Ezcurra y Becerra 1987; Muñoz 1992; Harmon *et al.* 1995; León-Rico 2003). En estos trabajos los factores analizados fueron el peso seco remanente (PSR), la tasa de descomposición (k), la gravedad específica (en el caso de las ramas), los escarabajos pasálidos (presentes en troncos), la relación C/N, el contenido de humedad (ramas), la meso y macrofauna, el potencial microbiano, los Hyphomycetes y la concentración de carbono, nitrógeno y fósforo. En la mayoría de los casos se empleó el método de las bolsas de malla; las aberturas utilizadas variaron de 0.3 a 3.5 mm. Para probar si había efecto del tamaño de la malla, en algunos trabajos se utilizaron diferentes aberturas de ésta, demostrándose que no había diferencias significativas en la velocidad de descomposición entre tipos de malla (Martínez-Yrizar 1980; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003).

De los estudios antes mencionados resaltan aquellos en que se ha evaluado la descomposición en dos estaciones con diferentes condiciones de humedad y temperatura (estación de secas y estación de lluvias) donde se ha reportado que la descomposición es mayor en la época de lluvias (Martínez-Yrizar 1980; Muñoz 1992; Álvarez-Sánchez y Guevara 1993; Maya 1995; Álvarez-Sánchez y Becerra 1996; Núñez 1998). En los estudios donde se han registrado a través del tiempo a los organismos involucrados en la descomposición, se observó una sucesión de hongos hypomycetes que concluyó en una disminución en la riqueza específica y densidad de estos hongos (Heredia 1999); por otra parte también se observó que dentro de la mesofauna los ácaros fueron los principales componentes de la comunidad de invertebrados (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003). En otro estudio se encontró que un gran porcentaje de pasálidos aprovechan troncos en descomposición y que ese porcentaje era mayor a los reportados para otras localidades tropicales (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Considerando que la composición química del material provoca una diferencia en la velocidad de la descomposición, se ha reportado que tanto el material de diferentes especies, como diferentes estructuras de una misma especie, se descompone en tasas distintas (Martínez-Yrizar 1980; Ezcurra y Becerra 1987; Álvarez-Sánchez y Becerra 1996; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003;). También se evaluó la descomposición en varias etapas de desarrollo de una selva y se encontró una mayor descomposición en la selva de una etapa sucesional temprana (Xuluc-Tolosa *et al.* 2003). Por último, se encontró que en una selva del sur del país el disturbio ocasionado por los huracanes provocó una gran acumulación de detritus leñoso que es una fuente importante de nutrientes (Harmon *et al.* 1995).

Debido a que la descomposición involucra varios factores y procesos, es conveniente realizar estudios más completos que tomen en cuenta la evaluación de éstos para así tener una mejor visión del proceso. Los trabajos realizados en México han sido un buen inicio, pero aún hace falta mucha información respecto al tema, sobre todo en los rubros de los organismos involucrados y en la degradación del material leñoso, fuente de nutrientes a largo plazo.

Tabla 1. Estudios de descomposición realizados en México. Los métodos directos se refieren al uso de bolsas de malla u observaciones directas del peso seco remanente; los métodos indirectos hacen referencia al establecimiento de categorías de descomposición cualitativas o a la determinación de la constante de descomposición. PSR = peso seco remanente, k = constante de descomposición, C = concentración de carbono, N = concentración de nitrógeno, P = concentración de fósforo, C/N = relación carbono/nitrógeno (modificada de Álvarez-Sánchez 2001).

Sitio y tipo de vegetación	Método	Factores analizados	Estructura utilizada	Fuente
Estación de Biología de "Chamela" (Jalisco), selva baja caducifolia	Directo	PSR	Hojas	Martínez-Yrizar 1980
"El Cielo" (Tamaulipas), bosque mesófilo de montaña	Directo	PSR	Hojas	Ezcurra y Becerra 1987
Reserva de la Biosfera de Mapimi (Chihuahua) y "La Michilia", pastizales y bosque de pino-encino	Directo	PSR, C/N	Hojas	Montaña <i>et al.</i> 1988
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Directo	PSR, gravedad específica	Ramas	Muñoz 1992
Noreste de Quintana Roo, selva mediana subperennifolia	Directo	PSR, propiedades anatómicas	Troncos	Harmon <i>et al.</i> 1995
Baja California Sur, matorral sarcocaulé	Directo	PSR, radiación	Hojas	Maya 1995
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Directo	PSR	Hojas	Álvarez-Sánchez y Becerra 1996
Sonora, matorral desértico	Directo	PSR, C	Hojas	Núñez 1998
Parque ecológico Francisco Clavijero (Jalapa), bosque mesófilo de montaña	Directo	PSR, Hyphomycetes	Hojas	Heredia 1999
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Directo	PSR	Hojas	Gómez 2002
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Directo	PSR, meso y macrofauna	Hojas	Barajas-Gúzman y Álvarez-Sánchez 2003
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Directo	PSR	Frutos	León-Rico 2003
Reserva de la Biosfera de Calakmul (Campeche), selva mediana subperennifolia	Directo	PSR, N, C, P	Hojas	Xuluc-Tolosa <i>et al.</i> 2003
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Indirecto	k	Hojarasca total	Álvarez-Sánchez y Guevara 1993
Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", selva alta perennifolia	Indirecto	Categorías de descomposición, escarabajos pasálidos	Troncos	Castillo y Reyes-Castillo 2003

1. 3 Humedales

1. 3. 1 Definición de humedales

Definir a los humedales ha sido un gran reto para la ecología, ya que en algunos casos reconocer sus límites es complicado (Mitsch y Gosselink 1986; Davis 1994; Lewis 1995). A continuación se presentan algunas de las definiciones empleadas para describir este tipo de ecosistemas:

- “Son humedales las extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de aguas, sean estas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros” (Koester 1989).
- “Los humedales son tierras transicionales entre sistemas terrestres y acuáticos donde el manto freático está usualmente cerca o en la superficie, o la tierra está cubierta por agua somera. Para las propuestas de esta clasificación los humedales deben tener uno o más de los siguientes tres atributos: (1) al menos periódicamente, la tierra debe mantener hidrófitas predominantemente; (2) el substrato debe ser un suelo hídrico predominantemente no drenado; y (3) el substrato que no es suelo debe estar saturado con agua o cubierto por agua somera por algún tiempo durante la estación de crecimiento de cada año” (Mitsch y Gosselink 1986; Lewis 1995).
- El término “humedales”... se refiere a planicies inundadas cubiertas con aguas someras y a veces temporales o intermitentes. Ellos son referidos por tales nombres como marismas, pantanos, turberas, praderas húmedas, cavidades redondas, ciénagas, y tierras de flujos de ríos. Lagos someros y estanques, usualmente con vegetación emergente como una característica conspicua son incluidos en la definición, pero las aguas permanentes de arroyos, reservorios, y lagos profundos no están incluidos (Mitsch y Gosselink 1986).

1. 3. 2 Los humedales y su importancia

Los humedales generalmente se encuentran en la interfase entre ecosistemas terrestres y acuáticos. Se estima que cubren entre 4 y 6% de la superficie terrestre (Mitsch *et al.* 1994; Lewis 1995). Estos sistemas se pueden encontrar en todos los continentes con excepción de la Antártida y en la mayoría de los climas (Mitsch y Gosselink 1986).

Desde hace tiempo, se ha presentado una importante degradación en estos ecosistemas debido a los asentamientos humanos que han centrado su actividad en la transformación de los humedales en tierras agrícolas, ganaderas y de vivienda (Snyder *et al.* 1999). Lo anterior ha provocado que las áreas que originalmente ocupaban los humedales desaparezcan (Davis 1994).

Se considera que algunos tipos de humedales se encuentran dentro de los más productivos del planeta (Mitsch *et al.* 1994) además, llevan a cabo funciones que proveen otros servicios ambientales para el hombre tales como almacenamiento de agua, protección contra tormentas y mitigación de las inundaciones, estabilización de la línea de costa, control de la erosión, recarga de agua superficial, purificación de agua, retención de nutrientes, de sedimentos y de contaminantes, así como la estabilización de las condiciones climáticas locales (particularmente precipitación y temperatura) (Mitsch y Gosselink 1986; Davis 1994).

Los sistemas de humedales presentan una gran diversidad en cuanto a su génesis, ubicación, geografía, régimen y química del agua, plantas dominantes y características del suelo (Davis 1994). Esta variedad de condiciones provee una gran cantidad de hábitats para muchos organismos, por esto, uno de los atributos más importantes de los humedales es la gran concentración de aves, mamíferos, reptiles, anfibios, peces e invertebrados (Davis 1994). Otra función importante de los humedales es su capacidad de ser fuentes, sumideros y transformadores de

materiales químicos, biológicos, y genéticos (Mitsch y Gosselink 1986; Lewis 1995).

En 1971 en Irán se llevó a cabo La Convención Ramsar sobre humedales en la cual se acordó proteger a los humedales debido, principalmente, a que son hábitat de aves acuáticas migratorias. A partir de entonces se han realizado más trabajos en estos sistemas para conocer sus características y así poder organizar planes de manejo para su conservación.

1. 3. 3 Características generales de los humedales

Una de las características más importantes de los humedales es su hidrología, ya que ésta crea condiciones fisicoquímicas únicas, las cuales diferencian a estos sistemas de los ecosistemas terrestres y acuáticos (Mitsch y Gosselink 1986). Las variaciones en las condiciones hidrológicas pueden cambiar algunas propiedades químicas y físicas tales como la disponibilidad y las transformaciones de los nutrientes, el grado de anoxia del substrato, la salinidad del suelo, las propiedades del sedimento, y el pH; estas propiedades a su vez afectan a los componentes bióticos y abióticos de estos ecosistemas como la abundancia, diversidad y productividad de las plantas, vertebrados, invertebrados y microorganismos, así como el color y textura del suelo y la calidad del agua (Mitsch y Gosselink 1986; Lewis 1995).

En estos sistemas la hidrología se refleja en el hidroperiodo que se refiere a la profundidad, frecuencia y duración de la inundación (Brinson *et al.* 1981). En éste se integran todos los flujos de entradas y salidas de agua del sistema (Mitsch y Gosselink 1986). Las principales vías hidrológicas que se presentan en los humedales son: precipitación, escorrentía, agua superficial, evapotranspiración, mareas e inundación por ríos. Estas vías son transportes de energía y nutrientes desde los sistemas que se encuentran alrededor de los humedales (Mitsch y Gosselink 1986). En algunos humedales en los cuales hay un gran flujo de agua, el aporte de nutrientes de fuentes externas al sistema es muy importante.

Una característica relevante de estos ecosistemas es que el tipo de suelo permite la retención del agua. Los suelos de los humedales son denominados suelos hídricos los cuales son definidos por la "U. S. Soil Conservation Service" (1987) como "un suelo saturado o inundado, o charcas a lo largo de cada estación de crecimiento que desarrollan condiciones anaeróbicas en la parte superior". Dependiendo del contenido de materia orgánica que los suelos presenten, estos pueden ser minerales u orgánicos. Una característica de los suelos inundados es la disminución de la tasa a la cual se difunde el oxígeno a través de los poros. Las condiciones de anoxia total no se dan en todos los casos, ya que usualmente se desarrolla una delgada capa de suelo oxigenada que en algunas ocasiones es de unos pocos milímetros de grosor y se encuentra en la superficie del suelo en la interfase suelo-agua (Mitsch y Gosselink 1993). La posibilidad de que estos suelos que se inundan de forma frecuente se conviertan en anaeróbicos se incrementa por la acumulación de materia orgánica (Brinson *et al.* 1981).

Estos ambientes en los cuales se desarrollan los humedales crean varios tipos de estrés en las comunidades tanto vegetales como animales. El estrés se debe a una sequía periódica, a periodos de inundación mayores a los que se presentan típicamente y a la ausencia de oxígeno, por lo que los organismos que habitan en estos sistemas presentan adaptaciones que les permiten sobrellevar estas condiciones (Mitsch y Gosselink 1986).

Considerando estas características de los humedales se puede decir que las diferencias entre ellos están dadas básicamente en términos del hidropериодо. Este es determinado por las características geomórficas, las fuentes de agua y la hidrodinámica de cada uno de estos sistemas (Lewis 1995).

Los humedales son ecosistemas importantes que se deben seguir estudiando ya que cada uno de ellos presenta condiciones y características diferentes que se requieren conocer para así tomar medidas para su conservación, basadas en el conocimiento de su funcionamiento.

En México se han llevado a cabo pocos trabajos en los humedales y estos han sido básicamente en el área de descripción de la vegetación (Lot 1991; Lot *et al.* 1999).

1. 3. 4 Estudios de descomposición realizados en humedales

En este apartado sólo se hará referencia a los trabajos realizados en humedales dulceacuícolas, dadas las características del sitio de estudio. Hasta el momento no se habían realizado estudios de descomposición en humedales mexicanos aunque en la literatura se pueden encontrar datos de este tipo de estudios en otras partes del mundo como: 1) Canadá, Delta Marsh en el centro-sur de Manitoba (Neckles *et al.* 1990), en "prairie marshes" en Manitoba (Neckles y Nelly 1994) ; 2) Estados Unidos, "swamp forest" del norte de Carolina (Brinson 1977), en el lago Houghton en Michigan (Chamie y Richardson 1978), en el Río York en Virginia (Odum y Heywood 1978), Great Dismal Swamp en Virginia (Day 1982) y, Southern Great Plains en Texas (Anderson y Smith 2002); 3) Argentina, Chaco "cattail swamp" (Bruquetas de Zozaya y Neiff 1991) y "floodplain marsh" en Puerto Constanza (Villar *et al.* 2001); y 4) Francia, bosque ripario del Río Louge (Pinay *et al.* 1993) y, el Río Garonne (Pinay *et al.* 1994).

Como ya se mencionó, la hidrología es una característica muy importante de los humedales debido a que genera condiciones fisicoquímicas particulares (Mitsch y Gosselink 1986). Por esto, en muchos trabajos de descomposición se ha manipulado el hidroperiodo (profundidad, frecuencia y duración de la inundación) para conocer el efecto que éste tiene sobre el proceso de descomposición. En otros trabajos se ha evaluado la dinámica de los nutrientes (nitrógeno, carbono y fósforo) y la abundancia de los macroinvertebrados (Neckles *et al.* 1990) considerando el efecto del hidroperiodo sobre estas características; también se ha observado la sucesión fungal (Thorman *et al.* 2003), la actividad microbial (Fisk *et al.* 2003) y la colonización de los invertebrados (Bruquetas de Zozaya y Neiff 1991).

Uno de los principales métodos para la evaluación de la descomposición en humedales, ha sido el de bolsas de malla con hojarasca (Coulson y Butterfield 1978; Chamie y Richardson 1978; Neckles y Neil 1994; Thorman *et al.* 2003) y en otros casos se han utilizado los métodos de placas de celulosa (Brinson 1977) y el de contenedores metálicos cilíndricos con perforaciones (Bruquetas de Zozaya y Neiff 1991). Estos métodos han permitido realizar buenas estimaciones de la descomposición a pesar de los problemas que se presentan debidos a la inundación.

El material que se ha utilizado ha sido en la mayoría de los casos las hojas (Bell *et al.* 1978; Chamie y Richardson 1978; Coulson y Butterfield 1978; Odum y Heywood 1978; Day 1982) y en algunos otros las ramas (Day 1982, 1989), semillas (Anderson y Smith 2002), raíces y rizomas (Wrubleski *et al.* 1996).

El efecto que tiene el hidroperido en la descomposición es muy variable. En algunos trabajos se observó que la descomposición fue mayor en las zonas húmedas con respecto a las zonas secas (Brinson 1977; Bell *et al.* 1978; Day 1982, 1989); también se ha visto que inundaciones periódicas promueven la descomposición y que los sitios que presentaron una inundación más extensa obtuvieron las tasas de descomposición más lenta y más rápida en el caso de las ramas. En otro estudio realizado por Day (1983) se obtuvo que los tratamientos de los sitios inundados presentaron un aumento en la descomposición de hojas, pero que aquellos sitios con inundaciones fluctuantes no mostraron un efecto significativo. Anderson y Smith (2002) observaron que la descomposición de hojas, tallos y semillas fue mayor en aquellos sitios que permanecieron inundados el 30 y 40% del tiempo total del experimento (321 días), además de que las hojas y los tallos tuvieron tasas de descomposición más altas. Wrubleski *et al.* (1997) reportaron que la descomposición de raíces y rizomas en suelos inundados y no inundados difirió muy poco. En otro caso se obtuvo que los tratamientos con un mayor número de periodos aeróbico-anaeróbico mostraron mayor descomposición y que la pérdida de nitrógeno disminuyó conforme la duración de estos periodos incremento (Reddy y Patrick 1975).

También se han realizado estudios en donde se ha evaluado el efecto del hidroperiodo en aspectos distintos a la pérdida de peso del material vegetal. Neckles *et al.* (1990) obtuvieron que las densidades totales y los taxa dominantes de los macroinvertebrados se redujo drásticamente a causa de la inundación semipermanente. En 1991 Bruquetas de Zozaya y Neiff observaron que la pérdida de masa del material vegetal y la colonización por macroinvertebrados fueron mayores en una profundidad media en formaciones flotantes.

En otros aspectos de la descomposición, Patrick y Tusneem (1972) observaron que la pérdida de nitrógeno en suelos inundados se relacionó con el establecimiento de una capa superficial aeróbica arriba de una capa anaeróbica, en donde el nitrato que se formó en la capa aeróbica se fue hacia la capa anaeróbica en donde se llevó a cabo la denitrificación (vía de pérdida de nitrógeno). En 1976, Howarth y Fisher reportaron que al agregar nitrato y fosfato en conjunto se aceleró la pérdida de peso de las hojas de *Acer saccharum* más que cuando agregaron éstos por separado. Pinay *et al.* (1993) encontraron altas tasas de pérdida de nitrógeno debidas a la denitrificación en capas superiores del suelo de un bosque ripario, las cuales correspondieron al verano y otoño cuando la capa freática alcanzó sus niveles más bajos y al periodo de crecimiento de la vegetación.

Otro de los aspectos que se han evaluado en los estudios de humedales ha sido el de los organismos involucrados en la descomposición. En 2003 Thorman *et al.* no encontraron ningún patrón sucesional taxonómico ni funcional de hongos presentes en hojas, rizomas y raíces. Coulson y Butterfield (1978) encontraron que la densidad de la fauna en suelos de turba fue apreciablemente menor que en suelos minerales, indicando que el papel de la biota en la descomposición difiere según el tipo de suelo; la tasa de descomposición microbiana en ambos tipos de suelo estuvo correlacionada con el contenido de nitrógeno y fósforo del tejido vegetal. En 2003 Fisk *et al.* reportaron que la actividad microbiana fue mayor en la

superficie del suelo de turba (de 0 a 15 cm) que en la subsuperficie (de 15 a 30 cm) y en aquellos sitios dominados por arbustos y *Sphagnum*.

También se han realizado estudios para comprobar el efecto de los factores abióticos en la descomposición. Mans *et al.* (1998) observaron que el régimen de radiación solar afectó el proceso de descomposición debido a que ésta promovió la liberación de materia orgánica disuelta del detritus, pero los diferentes tipos de radiación (PAR, UVA y UVB) no la afectaron. Brinson (1977) encontró que la pérdida mensual de celulosa estuvo correlacionada con la temperatura máxima y mínima del agua y el suelo.

Estos resultados obtenidos en algunos estudios de descomposición en los humedales, muestran que este proceso se da de manera distinta según las características propias de cada humedal, las cuales están dadas por el hidroperiodo y que, el efecto de los factores que están involucrados en la descomposición es distinto en cada sitio.

1. 4 Justificación y objetivos

El estudio de los humedales en México, hasta hace poco tiempo, se había restringido a las descripciones de su vegetación. Debido a la gran degradación de estos sistemas y al conocimiento que se ha generado en los últimos tiempos, se ha visto la necesidad de tener más información sobre los ecosistemas de humedales para así poder crear planes para su manejo y conservación. La descomposición es un proceso importante en el funcionamiento de los sistemas y este no había sido evaluado en los humedales mexicanos. En el Centro de Investigaciones Costeras "La Mancha", ubicado en la parte central del Estado de Veracruz, se han venido haciendo estudios en los humedales del sitio. Para profundizar en el conocimiento del funcionamiento de estos sistemas, se decidió evaluar el proceso de descomposición en un tipo de humedal denominado popal.

En la zona de estudio se introdujo un pasto (*Echinochloa pyramidalis*) para fines ganaderos, pero la expansión de esta especie ha ido reduciendo el área que originalmente ocupaba el popal (tipo de humedal que ha sido más afectado por esta introducción). La zona en la cual el pasto ha desplazado por completo a las especies nativas es actualmente un pastizal inundable.

Para cumplir con el objetivo de evaluar el proceso de descomposición en un popal comparado con un sistema modificado, denominado pastizal inundable, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- 1) Determinar la tasa de descomposición en un popal y en un pastizal inundable, considerando las diferencias en el régimen de inundación de estos sitios.
- 2) Determinar la tasa de descomposición del material foliar de cinco especies (*Echinochloa pyramidalis*, *Sagittaria lancifolia*, *Typha domingensis*, *Acrostichum aureum* e *Hymenocallis littoralis*) considerando tres mezclas diferentes.
- 3) Evaluar parámetros químicos tales como la concentración de nitrógeno (N) y carbono (C), así como la relación C/N que permitan estimar la descomposición.
- 4) Evaluar la descomposición de ambos sitios en dos temporadas (“ciclo 1” y “ciclo 2”), considerando fluctuaciones en el régimen de inundación.

Con este trabajo se pretende contribuir al conocimiento general de los humedales y, en particular, al entendimiento de la descomposición en los humedales dulceacuícolas del trópico húmedo para futuros planes de manejo.

2. ZONA DE ESTUDIO

2.1 Ubicación y clima

El trabajo de campo se realizó en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA, Instituto de Ecología, A. C.), ubicado en la región central del Estado de Veracruz a los 19°36' de latitud norte y 96°22'40" de longitud oeste (figura 1). El sitio presenta un clima cálido subhúmedo (Aw_2) con lluvias en verano y un P/T mayor a 55.3. La temperatura máxima extrema es de 34° C, la mínima extrema de 16° C y la media anual entre 22 y 26° C. La precipitación anual oscila entre 1200 y 1500 mm (Gómez-Pompa 1982). En la figura 2 se presenta la gráfica de temperatura y precipitación obtenida para el intervalo de tiempo comprendido entre 1981 y 2002. De acuerdo con las condiciones climáticas, el año se ha dividido en tres épocas: 1) la época de secas que abarca los meses de marzo a mayo, con altas temperaturas (24° C en promedio) y un promedio mensual de precipitación de 6 mm; 2) la época de lluvias que comprende los meses de junio a octubre, con temperaturas muy altas (26.8° C en promedio) y la mayor precipitación en el año (200 a 400 mm en promedio mensual) y; 3) la época de nortes, la cual se presenta en los meses de noviembre a febrero, con temperaturas de 20° C en promedio y una precipitación de 24 mm en promedio mensual (Castillo y Carabias 1982).

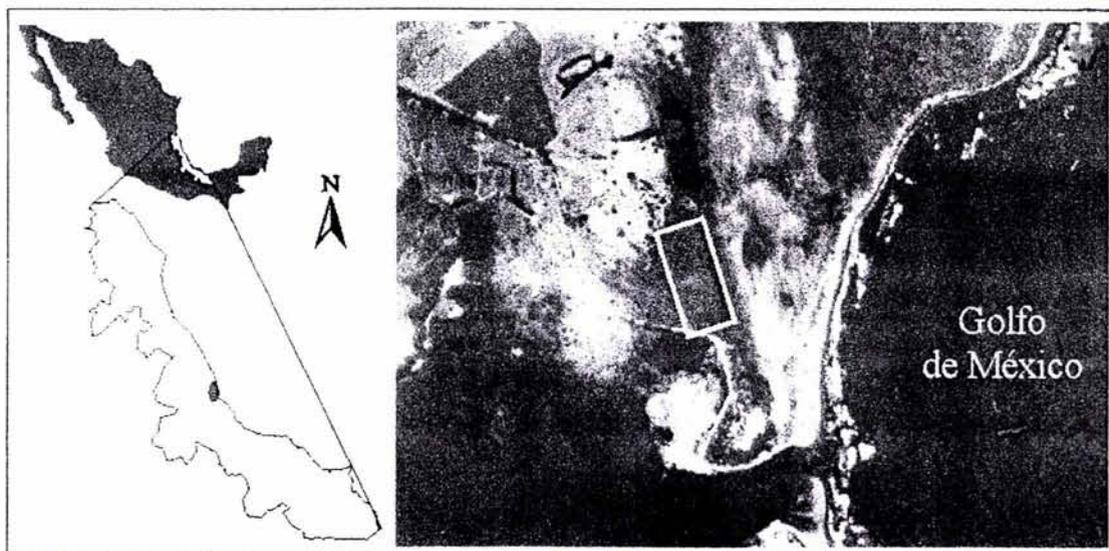


Figura 1. Ubicación geográfica del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA), en el Estado de Veracruz, México

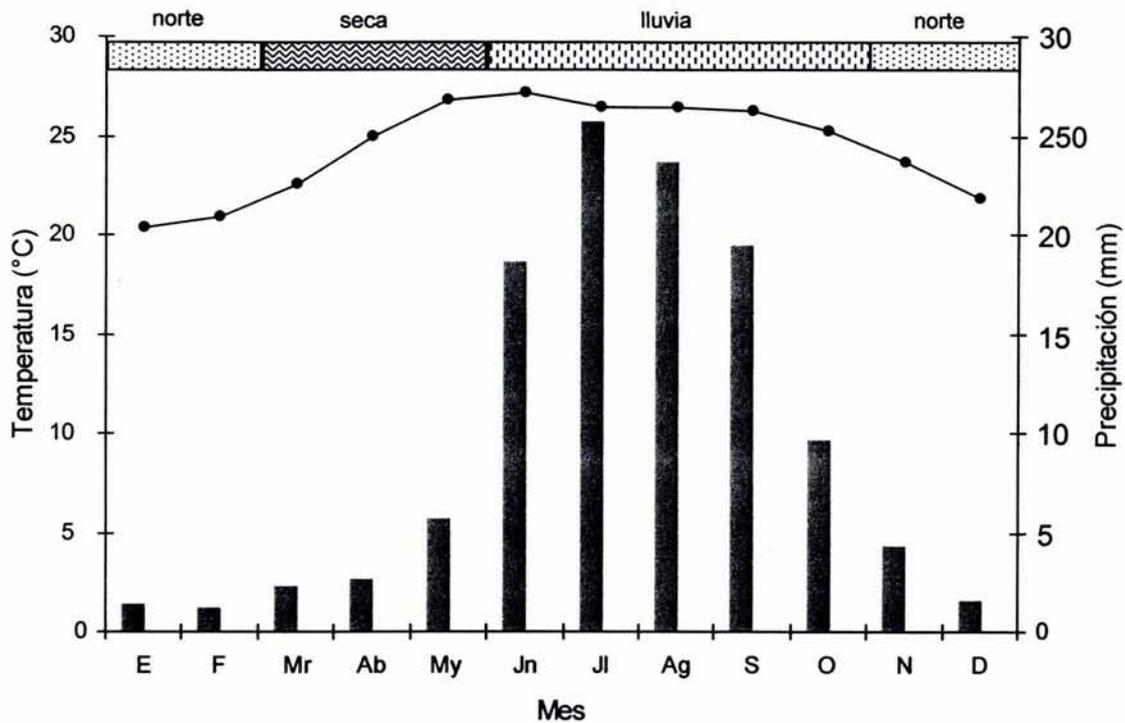


Figura 2. Gráfica de temperatura y precipitación obtenido del periodo de 1981 a 2002 de la estación climática del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha. En la parte superior se muestran las tres temporadas climáticas en las cuales se divide el año.

2.2 Suelo

El tipo de suelo del popal y del pastizal inundable es un histosol fibrico (Travieso-Bello *et al.* en prensa). Este tipo de suelos se caracteriza por ser orgánico ya que presenta un alto contenido de carbono orgánico (Porta *et al.* 1999). Los suelos hídricos se forman en ambientes saturados de agua, condiciones que favorecen el desarrollo de depósitos de turba (Tan 1994; Eswaran *et al.* 2003). En la tabla 2 se presentan algunas características del suelo en el popal y en el pastizal.

En este estudio no se realizó ninguna evaluación cuantitativa de las características del suelo, pero se observó que el suelo en este sitio es oscuro y con una gran acumulación de materia orgánica, además de que tiene una gran capacidad de retención de agua.

Tabla 2. Parámetros fisicoquímicos (\pm E.E.) del suelo los dos sitios (húmedo y seco). * = López-Rosas en preparación. ** = Travieso-Bello *et al.* en prensa.

Parámetros	Sitio Húmedo	Sitio Seco
Densidad relativa (g cm^{-3})*	0.11 (\pm 0.002)	0.38 (\pm 0.08)
Conductividad (mS cm^{-2})*	0.84 (\pm 0.02)	1.47 (\pm 0.59)
Humedad (%)*	89.39 (\pm 0.74)	59.13 (\pm 6.99)
Eh superficial (mV)*	121.20 (\pm 6.5)	179.00 (\pm 18.0)
pH**	7.80 (7.69-7.88)	8.80 (8.39-9.02)
Carbono orgánico (%)**	16.30 (14.83-18.54)	4.30 (2.5-6.73)
Nitrógeno total (%)**	0.90 (0.81-1.12)	0.40 (0.17-0.68)
Relación C/N**	18.30 (\pm 0.67)	12.20 (\pm 0.77)
P extraíble (mg kg^{-1})**	1.40 (\pm 0.33)	4.60 (\pm 0.56)

2. 3 Hidrología

En los humedales la hidrología es una característica muy importante en el sistema ya que ésta crea condiciones fisicoquímicas muy particulares que los diferencian de aquellos ecosistemas terrestres y acuáticos que los rodean (Mitsch y Gosselink 1986). En particular, en el popal en donde se realizó el trabajo, las condiciones de inundación duran la mayor parte del año, abarcando la época de lluvias y la de nortes, presentando una disminución de la inundación en la época de secas (de marzo a mayo). Los principales aportes de agua dentro de este sistema se dan por dos vías: la primera por la precipitación y presenta su mayor aporte durante la época de lluvias, la segunda por los escurrimientos derivados de las zonas más altas (áreas de cultivo y otros humedales, principalmente)

2. 4 Vegetación

La zona se caracteriza por presentar un mosaico vegetacional. Dentro del área de la estación y en sus alrededores, se puede observar selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, manglar, vegetación de dunas costeras, selva baja

perennifolia inundable, tular, popal, ceibadal (fanerógamas marinas) y asociaciones de algas marinas macroscópicas epilíticas (Novelo 1978; Travieso-Bello 2000; Castillo-Campo y Medina 2003; Moreno-Casasola en prensa).

En la zona detrás de las dunas costeras se encuentran los humedales. Estos se ordenan de la siguiente manera: en la zona más alta se ubica la selva baja perennifolia inundable, después la laguneta, el popal, el pastizal inundable, el tular y, finalmente en la parte más baja junto a la laguna costera de La Mancha se encuentra el manglar.

En la zona de humedales se localiza un sitio ubicado entre el popal y el tular dominado por una especie de pasto africano (*Echinochloa pyramidalis*). Este pasto fue introducido con fines de pastoreo y con el paso del tiempo éste ha ido ganando espacio a aquellas especies que son propias de estos sitios. En esta zona las condiciones de inundación son más reducidas en comparación con los humedales que lo rodean.

Debido a las condiciones de inundación y a la reducción que presenta la zona original del popal por el desplazamiento del pasto *E. pyramidalis*, en este estudio se consideraron dos sitios en los humedales; el popal (sitio húmedo) y el pastizal inundable (sitio seco).

El popal es un humedal dulceacuícola inundado la mayor parte del año (durante la época de lluvias y la de nortes) con una profundidad de la capa de agua de aproximadamente 40 cm (máxima profundidad); este sitio en una parte de la época de secas deja de estar inundado alrededor de un mes. Se encuentra en áreas flanqueadas por el tular (humedal caracterizado por la presencia de plantas del género *Typha*) y el pastizal inundable (caracterizado por la especie *Echinochloa pyramidalis*) y abarca una superficie de 1.47 ha. Presenta un estrato herbáceo de 1 a 2 metros con especies de hojas anchas y lineares, siendo las más abundantes *Sagittaria lancifolia*, *Hymenocallis littoralis*, *Typha domingensis*, *Acrostichum aureum* y *Pontederia sagittata*, entre otras.

El pastizal inundable no presentó inundación la mayor parte del año pero el suelo se mantiene húmedo. En la época de lluvias o en la de nortes se puede presentar una ligera inundación (no más de 10 cm), esto dependiendo si las lluvias fueron muy abundantes. Este sitio se encuentra entre el popal y el tular y está dominado por *E. pyramidalis*, encontrando pequeños manchones de algunas otras especies (*Sagittaria lancifolia* o *Typha domingensis*) o individuos solitarios de estas mismas.

2. 5 Descripción de las especies

Echinochloa pyramidalis (Lam.) A. Hitchc. & Chase (Familia Gramineae). Pasto perenne rizomatoso, con tallos de hasta 200 cm, láminas de 15 a 70 cm por 5 a 3 mm. Se le localiza en sitios húmedos abiertos, en aguas estancadas, y en márgenes de lagos. Es una especie nativa del África tropical y subtropical aunque ha sido introducida en los trópicos del nuevo Mundo, Asia y Australia (Pohl 1994).

Sagittaria lancifolia L. subsp. *media* (Michelin) Bogin (Familia Alismataceae). Hierba perenne de rizoma muy largo, grueso y horizontal. Alcanza hasta 200 cm de altura. Hojas emergidas, pecioladas; la lámina es verde pálida, linear a ovada o elíptica de 20.3 - 28 cm de largo y 2.8 - 6.5 cm de ancho con el ápice agudo. Se encuentra en ambientes acuáticos, pantanos costeros y a las orillas de lagos. Se distribuye desde Estados Unidos (Delaware y Texas) hasta Colombia y el noreste de Brasil. En México se ha reportado en Campeche, Colima, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Haynes 1984).

Typha domingensis Pers. (Familia Typhaceae). Planta acuática, enraizada emergente, herbácea, perenne, de hasta 300 cm de alto. Hojas con lámina de 10 - 13 mm de ancho y ápice agudo. Vainas con el ápice atenuado. Se distribuye ampliamente en regiones tropicales y subtropicales de América, Eurasia y África (Lot 1991).

Acrostichum aureum L. (Familia Pteridaceae). Helecho con rizoma erecto. Hojas de 2 a 4 m pinnadas (pinnas de 10 - 30 pares), erectas, arqueadas. Se encuentra en manglares y pantanos salobres y salinos soleados. Se distribuye en el Sur de Florida, Sur y Oeste de México, Mesoamérica, Colombia, Venezuela, Guayanas, Ecuador, Sur de Brasil, Paraguay, Antillas, Trinidad y Paleotrópicos (Moran 1995).

Hymenocallis littoralis (Jacq.) Salisb. (Familia Amaryllidaceae). Planta subacuática de 50 - 70 cm de alto con bulbos ovoides. Las hojas son lineares, de 50 - 69 cm de largo por 2 - 4.7 cm de ancho y agudas en el ápice. Presenta flores blancas. Se encuentra en zonas de vegetación riparia e inundable en selva baja caducifolia y subcaducifolia y en vegetación de dunas costeras. Se distribuye en México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tamaulipas, Tabasco, Veracruz y Yucatán) y Sudamérica (Brasil, Colombia y Guyana); es cultivada en toda América y naturalizada en muchas regiones del continente (López-Ferrari y Espejo-Serna 2002).

3. MÉTODOS

3. 1 Diseño experimental

3. 1. 1 Selección de sitios, especies y tratamientos

De acuerdo con las condiciones de inundación se seleccionaron dos sitios: el popal (sitio húmedo, referido a partir de aquí como *H*) y el pastizal inundable (sitio seco, a partir de este momento *S*). En cada uno de ellos se ubicaron dos parcelas (parcelas A y B para el sitio húmedo y parcelas C y D para el sitio seco) de aproximadamente 3 x 7 m. Además el trabajo se realizó durante dos ciclos anuales en los que variaron las condiciones de inundación: 1) el “ciclo 1” (representado como *C1*) abarcó una parte de la época de nortes, la época de secas y el inicio de la época de lluvias (de diciembre de 2001 a agosto de 2002); éste estuvo caracterizado por presentar menos inundación con respecto al otro ciclo, ya que dentro de este se consideró a los meses más secos (de marzo a mayo); y 2) el “ciclo 2” (desde este momento se hará referencia a este como *C2*) que comprendió la época de lluvias y la de nortes (de agosto de 2002 a febrero de 2003); este ciclo se caracterizó por presentar la mayor inundación de los dos ciclos al considerar los meses más lluviosos del año (de agosto a noviembre). En la figura 3 se presenta el hidroperiodo del sitio.

El proceso de descomposición se evaluó utilizando el método de bolsas de malla (Madge 1965) que es el más común para este tipo de estudios. Éste es un método directo que consiste en colocar un peso conocido de materia orgánica dentro de una bolsa de malla nylon de mosquitero para determinar como el peso disminuye a través del tiempo. Se utilizó una malla con apertura de 2 mm (medida utilizada frecuentemente) y las bolsas se hicieron de 20 x 20 cm.

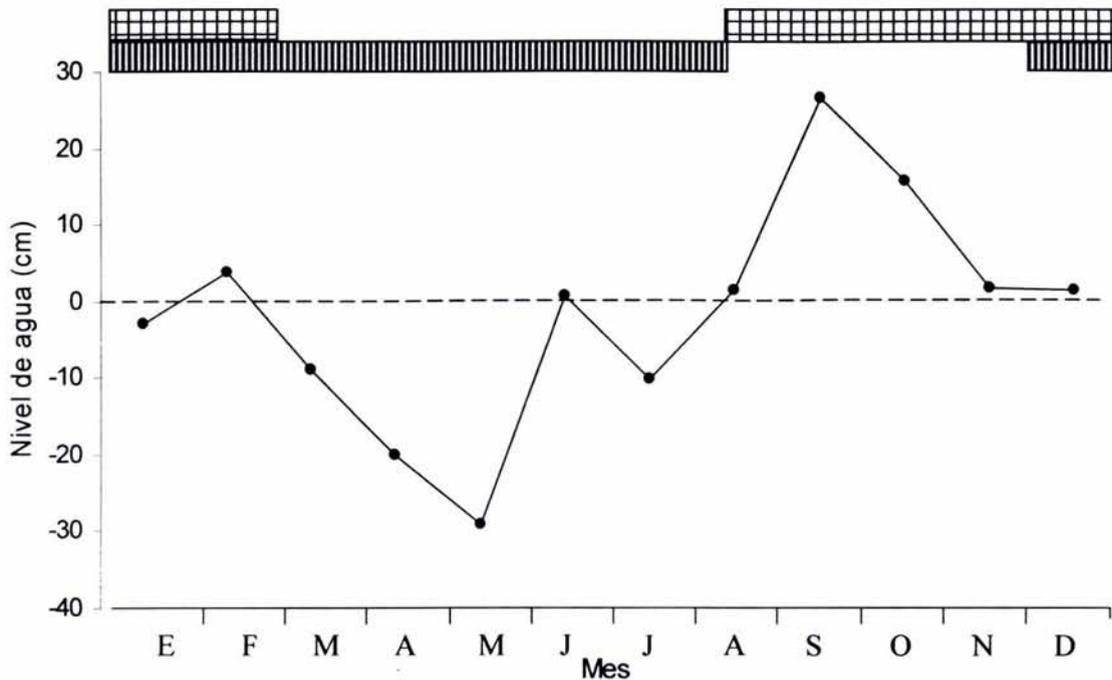


Figura 3. Representación del hidropériodo del humedal. La línea punteada representa el nivel del suelo. En la parte superior se muestran los ciclos, las rayas representan los meses que abarcó el "ciclo 1" y los cuadros representan los meses del "ciclo 2". Modificada de López-Rosas *et al.* en prensa)

Las especies se seleccionaron con base en los datos de biomasa obtenidos para cada una de las especies (López-Rosas com. pers.). Estas especies fueron *Sagittaria lancifolia*, *Typha domingensis*, *Acrostichum aureum*, *Hymenocallis littoralis* (todas ellas especies se encuentran en el popal) y *Echinochloa pyramidalis* (especie dominante en el pastizal inundable). Se realizaron tres tratamientos los cuales consistieron en mezclas diferentes de hojas de estas cinco especies:

- a) Tratamiento de una especie (referido a partir de este momento como *t1*), en el cual sólo se colocaron hojas del pasto.
- b) Tratamiento de cuatro especies (a partir de este momento este tratamiento será señalado como *t4*), en el cual se mezclaron las cuatro especies del popal.

c) Tratamiento de cinco especies (desde este momento será denominado como t5), en donde se colocaron hojas de las cinco especies.

La proporción de hojas de cada especie para los tres tratamientos se determinó considerando los datos de biomasa antes mencionados (tabla 3).

Tabla 3. Proporción de hojas de cada especie utilizada para cada uno de los tratamientos.

Especie	Tratamiento		
	t1 (g)	t4 (g)	t5 (g)
<i>Echinochloa pyramidalis</i>	20.0	-	14.0
<i>Sagittaria lancifolia</i>	-	10.2	2.4
<i>Typha domingensis</i>	-	8.3	1.9
<i>Acrostichum aureum</i>	-	0.5	1.0
<i>Hymenocallis littoralis</i>	-	1.0	0.7
Total	20.0	20.0	20.0

3. 1. 2 Procedimiento

Para este estudio se emplearon hojas senescentes cortadas de la planta ya que en el sitio las hojas que se encuentran en el suelo bajo la capa de agua están en un proceso de descomposición muy avanzado por lo que no son útiles.

Las hojas de todas las especies se cortaron directamente de la planta; para el caso del helecho *Acrostichum aureum* se seleccionaron las hojas de la parte más alta y del resto de la especie se cortaron las hojas más externas. En el "ciclo 1" las hojas se cortaron en diciembre de 2001 y en el "ciclo 2" se cortaron en agosto de 2002. Posteriormente las hojas se pusieron a secar al aire durante un día. Las hojas secas se pesaron antes de ser colocadas en las bolsas; en cada bolsa se colocaron 20 g de peso fresco de cada mezcla, después de lo cual se engraparon y se marcaron con placas de aluminio en las cuales se indicaba el ciclo, el sitio, la parcela, el tratamiento y el número de bolsa. Para evitar que el

agua moviera a las bolsas, estas se fijaron con varillas de aluminio (de 1 m de largo y perforadas a 50 cm). Se revolvieron las bolsas de los tres tratamientos y se seleccionaron dos bolsas al azar para ser colocadas en cada varilla; entre cada varilla se dejó un espacio de aproximadamente 15 cm.

En cada parcela se colocaron 6 hileras con 20 varillas cada una, teniendo un total de 240 bolsas por parcela (80 bolsas de cada tratamiento) (figura 4). El total de bolsas colocadas para el "ciclo 1", considerando los dos sitios, fue de 960. El trabajo en este ciclo inicio en diciembre de 2001 y terminó en agosto de 2002. En este ciclo las bolsas permanecieron en el campo durante 240 días.

Para el "ciclo 2" que inició en agosto de 2002 y concluyó en febrero de 2003, se realizó el mismo procedimiento que el del "ciclo 1" a diferencia de que en este ciclo se colocaron 210 bolsas por parcela (70 por tratamiento), haciendo un total de 840 bolsas por ciclo. El trabajo en este ciclo tuvo una duración de 190 días.

Posteriormente a la colocación de las bolsas en el campo, se realizaron colectas cada 15 días en las cuales se recogieron 5 bolsas de cada tratamiento por parcela, obteniendo un total de 30 bolsa por sitio. Después de sacar las bolsas del campo, su contenido fue colocado dentro de bolsas de papel y se puso a secar en el horno a 80° C durante un día; el material parcialmente seco se limpió tratando de eliminar la mayor cantidad de material extraño. Las hojas limpias se volvieron a colocar en bolsas de papel y nuevamente se pusieron a secar al horno a 80°C durante 48 horas. Después de retirar el material del horno, éste fue pesado para obtener el peso seco remanente (PSR) de cada bolsa.

Para concluir con el procesamiento de las muestras, el material se fragmentó y posteriormente se molió para realizar los análisis químicos de concentración de carbono orgánico (C) y de nitrógeno total (N); estos análisis químicos sólo se realizaron para el "ciclo 1". Para obtener el contenido de carbono orgánico se utilizó la técnica de combustión seca (Allison *et al.* 1965) y con el método Kjeldahl (Bremner 1965) se obtuvo el nitrógeno total. Estos análisis se realizaron en el Instituto de Ecología, A. C.; esta parte de los análisis sólo se realizó para 26

muestras del "ciclo 1" las cuales se seleccionaron con respecto a los picos de mayor pérdida de peso seco. Estas muestras fueron, para el $t1$ y $t5$ (ver tabla 4) del sitio húmedo en los días 0, 75, 165 y 240; para el $t4$ del mismo sitio a los días 0, 60, 75, 165 y 240. Para el $t1$ y $t5$ del sitio seco a los 0, 45, 135 y 240 días; para el $t4$ en el mismo sitio a los 0, 15, 75, 120, 195 y 240 días. De cada punto seleccionado, se obtuvieron dos medidas para cada parámetro químico.

En las instalaciones del CICOLMA se cuenta con una estación climática en la cual se registran a diario la temperatura y la precipitación. Para las fechas en las cuales se realizó el estudio del se obtuvieron los datos de temperatura y precipitación diaria de la zona.

Para la presentación de los resultados se creó una nomenclatura que facilitar la descripción de los mismos. Esta nomenclatura se presenta en la tabla 4.

Tabla 4. Nomenclatura utilizada para identificar los ciclos, los sitios y los tratamientos.

Tratamiento	"Ciclo 1" (C1)		"Ciclo 2" (C2)	
	Sitio Húmedo (H)	Sitio Seco (S)	Sitio Húmedo (H)	Sitio Seco (S)
1 especie ($t1$)	1Ht1	1St1	2Ht1	2St1
4 especies ($t4$)	1Ht4	1St4	2Ht4	2St4
5 especies ($t5$)	1Ht5	1St5	2Ht5	2St5

3. 2 Análisis estadísticos

Con los datos de peso seco remanente se realizaron gráficas para determinar el cambio de este en el tiempo. Para estos mismos datos y dado que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se aplicaron Análisis de Varianza por rangos de Kruskal Wallis para conocer si había diferencias entre sitios y tratamientos; cuando resultó que los grupos de datos eran diferentes se realizaron comparaciones múltiples no paramétricas para conocer entre que

	Ciclo 1				Ciclo 2				
Sitio	Húmedo		Seco		Húmedo		Seco		
Parcela	A	B	C	D	A	B	C	D	
Tratamiento	<i>t1</i>	80	80	80	80	70	70	70	70
	<i>t4</i>	80	80	80	80	70	70	70	70
	<i>t5</i>	80	80	80	80	70	70	70	70
Total por sitio	480 bolsas		480 bolsas		420 bolsas		420 bolsas		
Periodo	diciembre del 2001 – agosto 2002 (240 días)				agosto del 2002 – febrero 2003 (190 días)				

Figura 4. Esquema representativo del diseño experimental en el que se muestran los ciclos (1 y 2), los sitios (húmedo y seco), las parcelas (A, B, C, D) y los tratamientos seleccionados. *t1* = tratamiento de una especie (*Echinochloa pyramidalis*), *t4* = tratamiento de cuatro especies (*Sagitaria lancifolia*, *Typha domingensis*, *Acrostichum aureum*, *Hymenocallis littoralis*), *t5* = tratamiento de cinco especies (*Echinochloa pyramidalis*, *Sagitaria lancifolia*, *Typha domingensis*, *Acrostichum aureum*, *Hymenocallis littoralis*). Al interior de los rectángulos se muestra el número de bolsas para cada combinación dada por el ciclo, el sitio, la parcela y el tratamiento.

grupos existían las diferencias. También se aplicó la prueba de U Mann-Whitney para determinar si había diferencias entre sitios y ciclos. Además de estos datos, se obtuvieron los valores de k (constante de descomposición), utilizando el modelo exponencial negativo simple (Olson 1963) $X_t = X_0 e^{-kt}$, en donde k es la constante de descomposición, t el tiempo (días), X_0 es el peso seco en el tiempo cero y X_t el peso seco remanente en el tiempo t. El peso seco del tiempo cero se obtuvo tomando bolsas con las mismas características que aquellas que se colocaron en el campo, sólo que éstas se llevaron directamente al laboratorio y se secaron en un horno a 80° C durante 48 horas, después de lo cual se pesaron para obtener el peso seco del tiempo cero. Con los valores de k se estimó la vida media y el 99% de pérdida del material; el primero se refiere al tiempo que se requiere para que el material en descomposición pierda la mitad de su peso original, y el segundo indica el tiempo que se necesita para que el material pierda el 99% de su peso inicial.

Con los datos de los parámetros químicos (carbono orgánico - C -, nitrógeno total - N - y relación C/N) se realizaron gráficas para ver como es que estos se comportaban en el transcurso del tiempo.

Se obtuvieron los índices de correlaciones por rangos de Spearman para probar si existía relación entre las variables climáticas (temperatura y precipitación) y los valores de peso seco remanente y la constante de descomposición. A excepción de las comparaciones múltiples no paramétricas, realizadas a mano, el resto de las pruebas estadísticas ya mencionadas se efectuaron utilizando el paquete estadístico de computo STATISTICA (StatSoft Inc. 1995).

4. RESULTADOS

4.1 “Ciclo 1”

4.1.1 Peso seco remanente

4.1.1.1 Sitio húmedo

Los resultados del porcentaje del peso seco remanente (PSR) para el “ciclo 1” se presentan en la figura 5. En el caso del sitio húmedo, en los primeros 60 días el tratamiento que presentó mayor pérdida de peso seco fue el *t4* y en el resto del tiempo no hubo una tendencia clara en cuanto a la diferencia por tratamientos (figura 5a). Al final del trabajo (240 días), el *t4* perdió 62%, el *t1* 75% y el *t5* 77%.

De acuerdo a las pruebas estadísticas (Kruskal Wallis), los tratamientos pertenecientes al sitio húmedo no son estadísticamente diferentes ($X^2_2 = 1.615$, $P > 0.05$). En este caso es bueno remarcar que si bien no se encontraron diferencias entre los tratamientos, la gráfica muestra que el *t1* y *t5* se comportaron de forma similar y que el *t4* difirió de este comportamiento.

4.1.1.2 Sitio seco

El PSR en el sitio seco (figura 5b), mostró una mayor pérdida para el *t4*, el cual después de 240 días perdió 72% del material original, seguido por el *t5* que perdió 40% y al final el *t1* con 39% de pérdida. En este sitio los tratamientos mostraron un patrón más claro que aquellos del sitio húmedo y al igual que en este último, el *t1* y el *t5* presentaron un patrón similar a diferencia del *t4*.

La prueba estadística (Kruskal Wallis) indicó que si hubo diferencias estadísticas entre los tratamientos ($X^2_2 = 205.256$, $P < 0.05$), y las diferencias se presentaron entre el *t1* y *t4* ($Q_{0.05, 3} = 15.988$), entre el *t1* y *t5* ($Q_{0.05, 3} = 15.276$) y, entre el *t4* y *t5* ($Q_{0.05, 3} = 10.593$) (comparación múltiple no paramétrica).

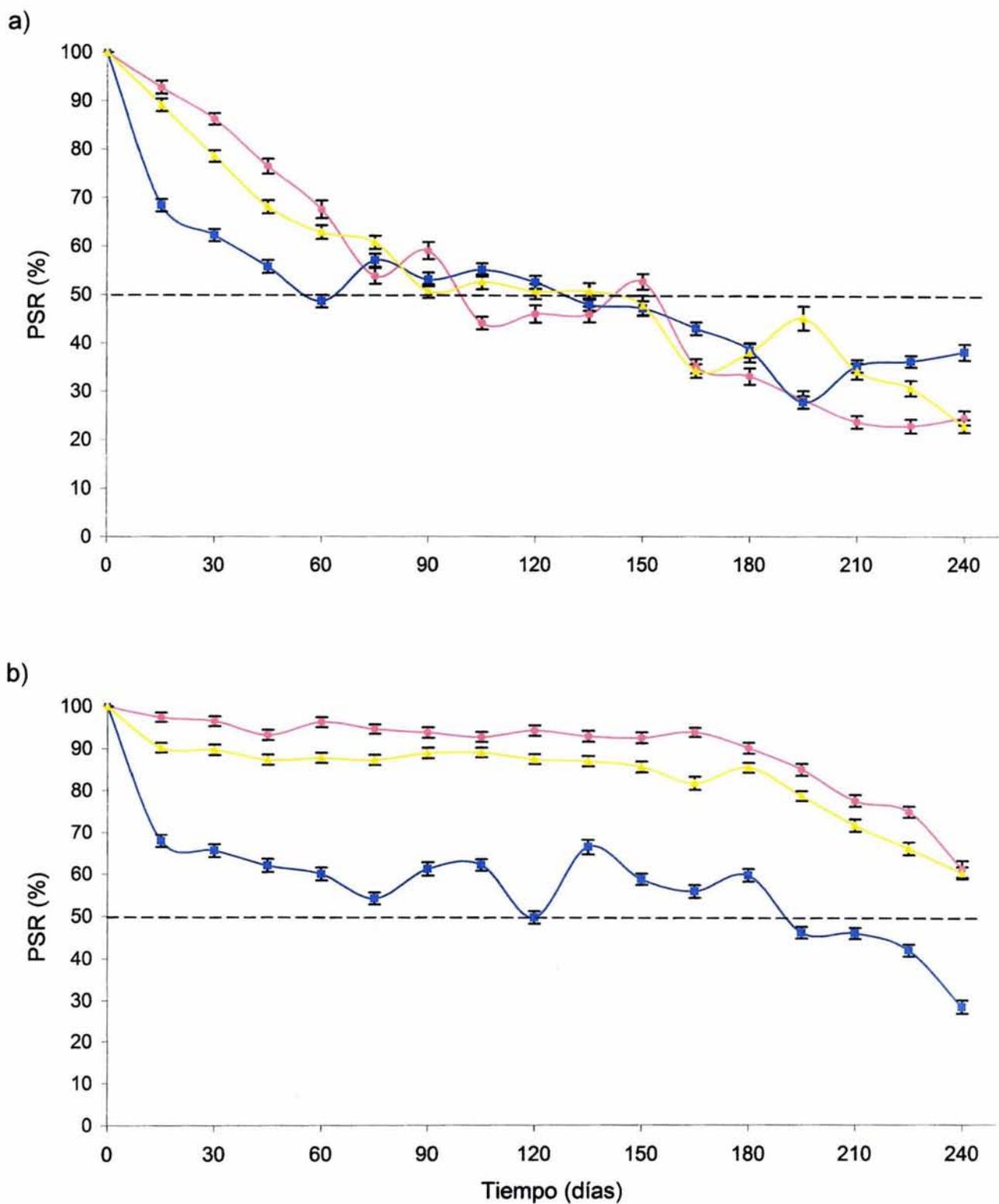


Figura 5. Porcentaje promedio (± 1 E.E.) del peso seco remanente (PSR) del "ciclo 1" para el sitio húmedo (a) y el sitio seco (b). El tratamiento de 1 especie se muestra en rojo, el de 4 especies en azul y el de 5 especies en amarillo. La línea punteada indica en donde se encuentra el 50% del PSR.

4. 1. 2 Constante de descomposición (k)

En la tabla 5 se muestran los valores de k , la vida media y el 99% de pérdida del material para este ciclo. En promedio, los tratamientos del sitio húmedo presentaron velocidades de descomposición más rápidas que aquellos del sitio seco. Mientras que en el sitio húmedo los tratamientos con mayor descomposición fueron el $t1$ y $t5$ ($k = 0.006$), en el sitio seco el $t4$ fue el que obtuvo un valor mayor de k (0.006); los primeros obtuvieron una vida media de 120.4 y 114 día⁻¹ respectivamente y el último de 140.8 días⁻¹. Los tratamientos de una y cinco especies variaron significativamente entre sitios y en el sitio seco el $t4$ y $t5$ resultaron ser diferentes entre sí (comparación múltiple no paramétrica, $P < 0.05$).

La prueba estadística indicó que los sitios difirieron estadísticamente para esta variable ($X^2_3 = 7.818$, $P < 0.05$; $Q_{0.05, 4} = 4.101$).

4. 1. 3 Sitio húmedo vs. sitio seco

Para el "ciclo 1", los resultados de peso seco remanente mostraron que en general los tratamientos del sitio seco presentaron una menor pérdida de material foliar con respecto a los del sitio húmedo (figura 6a); el $St4$, mostró un comportamiento más parecido al de los tratamientos del sitio húmedo que a los otros tratamientos del mismo sitio, aunque la pérdida para este tratamiento siempre fue más lenta. Por otra parte, el $St1$ y el $St5$ mostraron un patrón distinto al resto de los tratamientos, siendo estos los que perdieron menos material de todo el ciclo.

Los análisis estadísticos (U Mann-Whitney) dieron como resultado que los sitios pertenecientes al ciclo "inundado-no inundado" difirieron estadísticamente entre sí de acuerdo con los datos de peso seco remanente ($U = 38048$, $P < 0.05$).

Tabla 5. Valores promedio (\pm E.E.) de la constante de descomposición (k), vida media y el 99% de pérdida de la fracción foliar de la hojarasca correspondientes a los tratamientos de una especie (*t1*), cuatro especies (*t4*) y cinco especies (*t5*) de los sitios húmedo y seco pertenecientes a los dos ciclos (1 y 2).

Sitio	Tratamiento	"Ciclo 1"			"Ciclo 2"		
		k (día ⁻¹)	Vida media (día ⁻¹)	99% de pérdida (día ⁻¹)	k (día ⁻¹)	Vida media (día ⁻¹)	99% de pérdida (día ⁻¹)
Húmedo	<i>t1</i>	0.006 (\pm 0.0004)	120.4 (\pm 9.5)	869.0 (\pm 68.3)	0.008 (\pm 0.0008)	98.3 (\pm 13.8)	709.3 (\pm 99.8)
	<i>t4</i>	0.004 (\pm 0.0005)	209.2 (\pm 55.3)	1509.2 (\pm 399.0)	0.004 (\pm 0.0003)	215.3 (\pm 25.0)	1553.3 (\pm 180.4)
	<i>t5</i>	0.006 (\pm 0.0004)	114.0 (\pm 7.7)	822.2 (\pm 55.3)	0.006 (\pm 0.0005)	127.5 (\pm 21.8)	920.0 (\pm 157.6)
Seco	<i>t1</i>	0.002 (\pm 0.0006)	379.8 (\pm 43.5)	2739.9 (\pm 314.1)	0.004 (\pm 0.0002)	177.3 (\pm 10.6)	1279.6 (\pm 76.4)
	<i>t4</i>	0.006 (\pm 0.0007)	140.8 (\pm 22.7)	1015.6 (\pm 164.0)	0.004 (\pm 0.0003)	162.9 (\pm 11.2)	1175.5 (\pm 80.8)
	<i>t5</i>	0.002 (\pm 0.0002)	343.1 (\pm 31.9)	2475.6 (\pm 230.2)	0.005 (\pm 0.0005)	162.0 (\pm 19.0)	1169.1 (\pm 137.1)

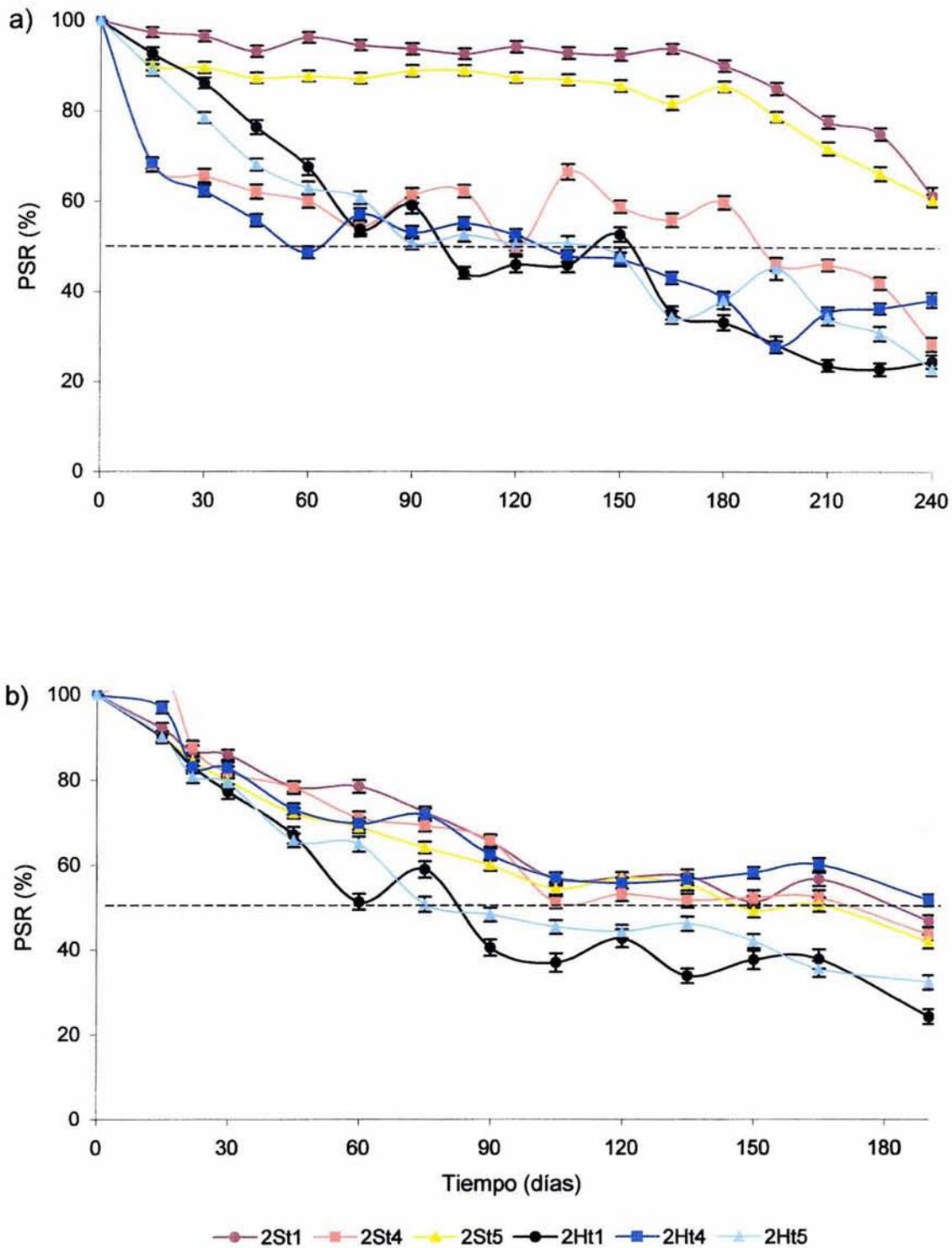


Figura 6. Presentación de los valores promedio (\pm E.E.) del peso seco remanente (PSR) para el "ciclo 1" (a) y el "ciclo 2" (b). 1 = ciclo 1, 2 = ciclo 2, H = sitio húmedo, S = sitio seco, t1 = tratamiento de una especie, t4 = tratamiento de cuatro especies, t5 = tratamiento de cinco especies. La línea punteada indica el 50% del PSR.

4. 1. 4 Concentración de carbono y nitrógeno

4. 1. 4. 1 Sitio húmedo

Los resultados de los análisis químicos del material foliar (concentración de carbono - C -, nitrógeno - N -, y la relación C/N) para los dos sitios del "ciclo 1" se muestran en la figura 7. La concentración de C para los tres tratamientos tendió a aumentar en los primeros 75 días, pero al paso del tiempo éste disminuyó (figura 7a). El *t4* fue el que mostró la mayor concentración de carbono (53.01%). La concentración de N en el sitio húmedo aumentó conforme disminuyó el carbono orgánico en los tres tratamientos. El *t4* presentó el mayor porcentaje N durante los 240 días que duró el estudio (de 0.98 a 1.73%), mientras que el *t1* obtuvo la menor concentración (figura 7b). Los tratamientos *t1* y *t5* se comportaron de manera semejante en comparación con el *t4*. Respecto a la relación C/N, esta disminuyó en el transcurso del tiempo y resultó ser mayor en el *t1* (de 154 a 21%) (figura 7c).

4. 1. 4. 2 Sitio seco

En el caso del sitio seco, en los tres parámetros, todos los tratamientos incrementaron con el tiempo pero el comportamiento del *t1* y *t5* fue más constante que el del *t4* (figura 7). En la concentración de C también fue el *t4* quien presentó el valor más alto (52%), mientras el *t1* fue quien obtuvo la menor concentración (42% a los 240 días) (figura 7d). El comportamiento de los tres tratamientos fue más o menos constante. El tratamiento que presentó mayor concentración de N fue el *t4* (1.81% a los 240 días) con marcadas oscilaciones a lo largo del experimento, mientras que el *t1* obtuvo la menor concentración de este nutriente (0.28%) (figura 7e). Los valores más altos en la relación C/N se presentaron en el *t1* (de 172.71 a 71.90%), el cual mostró una tendencia a decrecer a través de los 240 días del ciclo; el *t4* presentó los valores más bajos (de 52.95 a 26.61%) mostrando variaciones a lo largo del ciclo; el *t5* aumentó en los primeros 45 días, después de lo cual decreció (figura 7f).

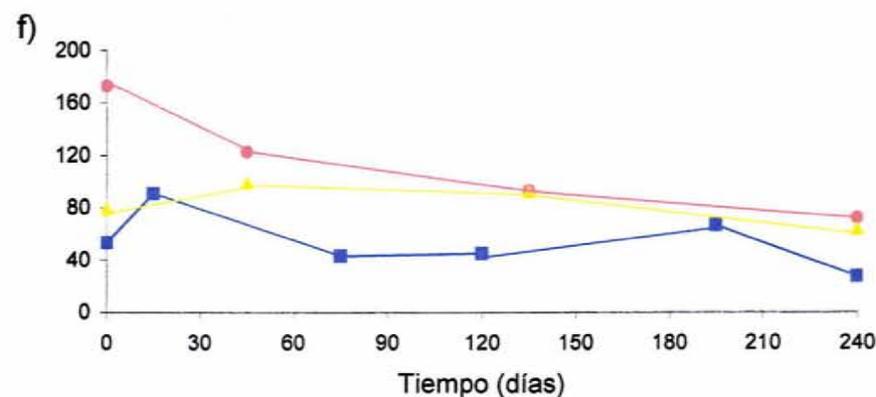
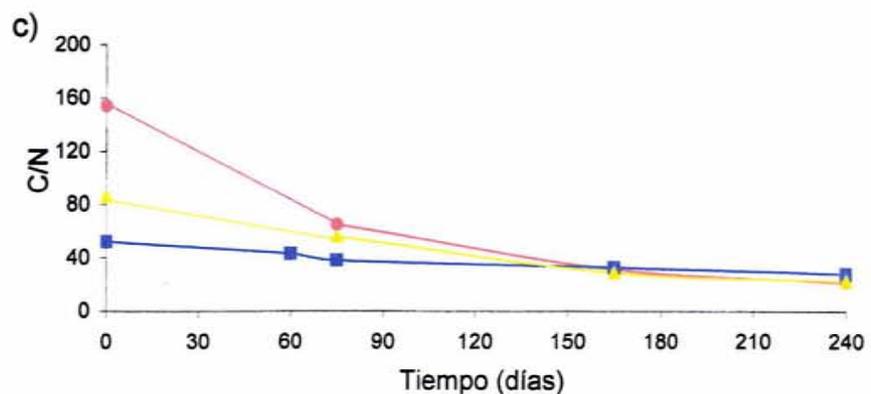
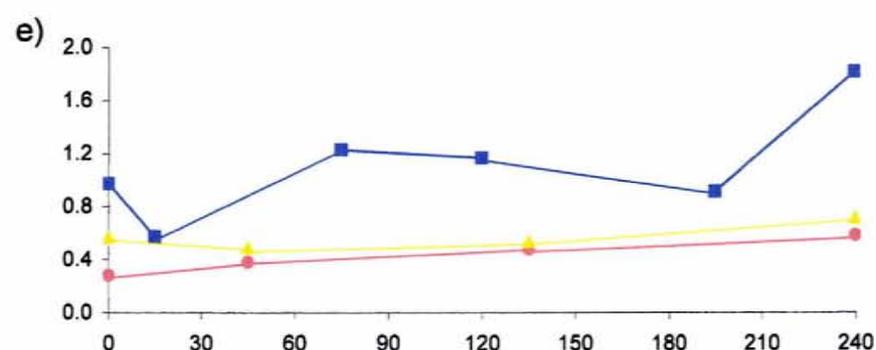
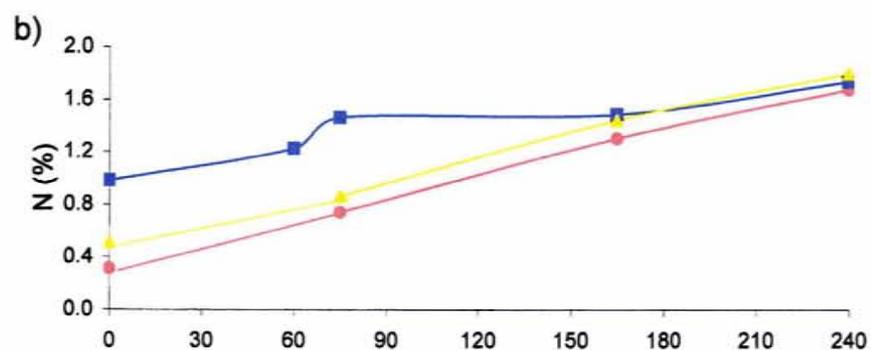
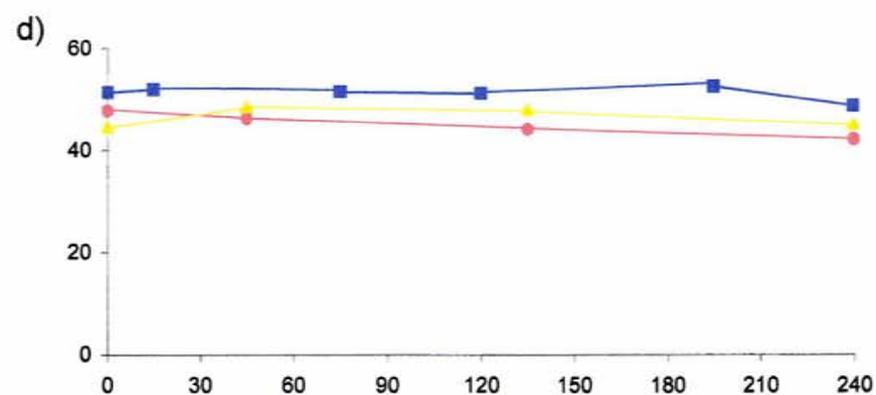
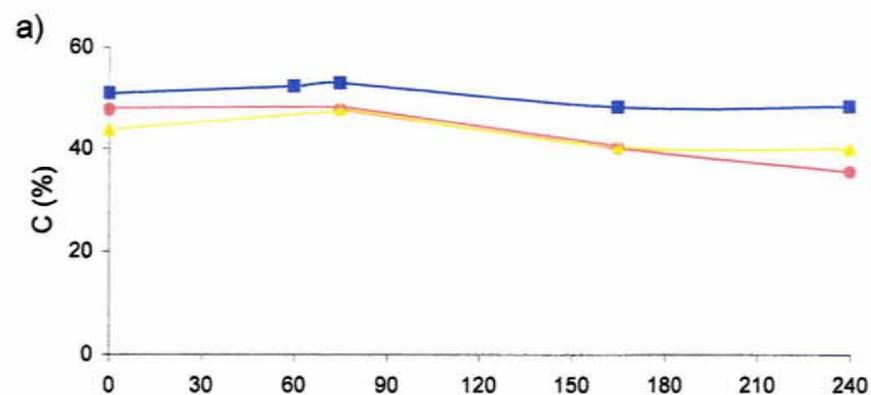


Figura 7. Valores promedio de los nutrientes evaluados para el "ciclo 1". C = carbono orgánico (a, d), N = nitrógeno total (b, e), C/N = relación carbono/nitrógeno (c, f). Promedios presentados para el sitio húmedo (a, b, c) y para el sitio seco (d, e, f). En rojo se muestran los valores para el t1 , en azul los del t4 y en amarillo los del t5.

4. 1. 4. 3 Comparación entre sitios

De manera general, la concentración de C tendió a ser mayor en el sitio seco que en el húmedo y en ambos sitios fue el *t4* quien tuvo mayor concentración. La concentración de N se comportó de forma contraria a la de C, ya que ésta presentó mayor concentración en el sitio húmedo; en este caso fue también el *t4* el de mayor concentración. La relación C/N presentó valores más altos en el sitio seco; el *t1* fue el tratamiento con valores más altos de esta relación.

4. 1. 5 Temperatura y precipitación

Con las variables climáticas y los datos de PSR y k se llevaron a cabo correlaciones (tabla 6). Estos resultados mostraron que el PSR, para los tres tratamientos pertenecientes a los dos sitios (húmedo y seco), se correlacionó negativamente con las variables de temperatura y precipitación al igual que la k. Por otro lado, los datos de k no mostraron relación significativa para el *t1* de ambos sitios ni para el *t5* del sitio seco.

Tabla 6. Correlaciones entre las variables climáticas y de peso seco remanente (PSR) y de la constante de descomposición (k) correspondientes a los dos ciclos. Las variables de PSR y de k se presentan por tratamiento: *t1* = tratamiento de una especie, *t4* = tratamiento de cuatro especies, *t5* = tratamiento de cinco especies. Los valores de r se muestran cuando esta es significativa. *** = P < 0.001, ** = P < 0.01, * = P < 0.05, n.s. = no significativo.

Sitio	Variable	Ciclo 1		Ciclo 2	
		Temperatura	Precipitación	Temperatura	Precipitación
Húmedo	PSR (<i>t1</i>)	- 0.95 ***	- 0.97 ***	0.9 ***	- 0.9 ***
	k (<i>t1</i>)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	PSR (<i>t4</i>)	- 0.91 ***	- 0.91 ***	- 0.9 ***	0.9 ***
	k (<i>t4</i>)	- 0.91 ***	- 0.89 ***	0.9 ***	- 0.9 ***
	PSR (<i>t5</i>)	- 0.97 ***	- 0.96 ***	1 ***	- 1 ***
	k (<i>t5</i>)	- 0.74 ***	- 0.70 **	0.7 **	- 0.7 *
Seco	PSR (<i>t1</i>)	- 0.90 ***	- 0.89 ***	0.9 ***	- 0.9 ***
	k (<i>t1</i>)	n.s.	n.s.	0.8 **	- 0.8 **
	PSR (<i>t4</i>)	- 0.77 ***	- 0.78 ***	0.9 ***	- 0.9 ***
	k (<i>t4</i>)	- 0.74 *	- 0.70 **	0.7 **	- 0.7 **
	PSR (<i>t5</i>)	- 0.92 ***	- 0.90 ***	1 ***	- 1 ***
	k (<i>t5</i>)	n.s.	n.s.	0.9 ***	- 0.9 ***

4. 2 “Ciclo 2”

4. 2. 1 Peso seco remanente

4. 2. 1. 1 Sitio húmedo

En el sitio húmedo perteneciente al “ciclo 2” (figura 8a), se obtuvo que el *t4* fue quien mostró una menor pérdida de peso ya que al cabo de 195 días sólo perdió 48% del material original; mientras que el *t1* y *t5* variaron a través de este periodo. Al final el *t5* perdió 68% y el *t1* 76%. Al igual que en el “ciclo 1”, el *t4* difirió de los otros dos tratamientos.

Para este caso la prueba estadística (Kruskal Wallis) indicó que los tratamientos difieren significativamente ($X^2_2 = 17.810$, $P < 0.05$). Una comparación múltiple no paramétrica mostró que las diferencias se dieron entre el *t1* y el *t4*, y entre el *t4* y el *t5* ($Q_{0.05, 3} = 4.543$ y $Q_{0.05, 3} = 4.487$, respectivamente), mientras que entre el *t1* y *t5* no se presentaron diferencias significativas.

4. 2. 1. 2 Sitio seco

En este sitio (figura 8b), los tratamientos no presentaron patrones diferentes sino que los tres se comportaron de manera muy parecida variando mucho durante el experimento. Después de 190 días en el campo, el *t1* perdió 53% de material original, el *t4* 56% y el *t5* 58%.

La prueba estadística de Kruskal Wallis para este caso, mostró que los tratamientos no fueron significativamente diferentes ($X^2_2 = 2.906$, $P > 0.05$).

4. 2. 2 Constante de descomposición (k)

En la tabla 5 se muestran los valores de *k*, la vida media y el 99% de pérdida para el “ciclo 2”. La constante de descomposición, en promedio, fue mayor en el sitio húmedo lo cual coincide con lo obtenido en el “ciclo 1”. En el sitio húmedo el tratamiento que presentó una mayor velocidad de descomposición fue el de una

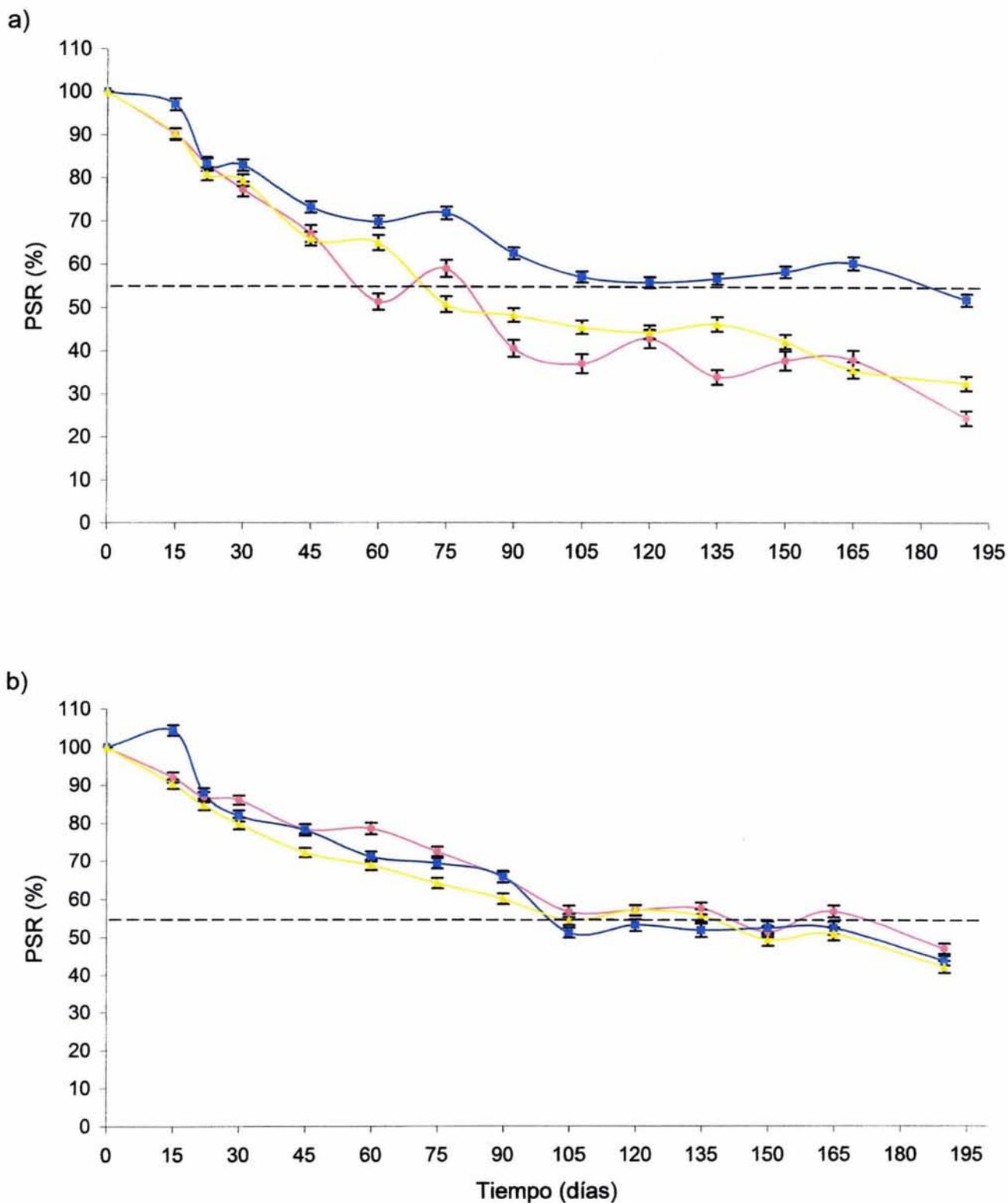


Figura 8. Porcentaje promedio (± 1 E.E.) del peso seco remanente (PSR) del "ciclo 2" para el sitio húmedo (a) y el sitio seco (b). El tratamiento de 1 especie se presenta en rojo, el de 4 en azul y el de 5 en amarillo). La línea punteada indica en donde se encuentra el 55% del PSR.

especie y obtuvo una vida media de 98.3 día^{-1} , y en el sitio seco fue el *t5* quien presentó la *k* más grande con una vida media de 162 día^{-1} .

Los sitios no mostraron diferencias significativas (comparaciones múltiples no paramétricas, $P > 0.05$). El tratamiento de una especie del sitio húmedo resultó ser significativamente diferente del *t4* del mismo sitio y del *t1* y *t4* del sitio seco.

4. 2. 3 Sitio húmedo vs. sitio seco

4. 2. 3. 1 Peso seco remanente

Al igual que ocurrió en el “ciclo 1”, en este ciclo fueron los tratamientos del sitio húmedo los que presentaron una mayor pérdida de peso seco (figura 6b). En este ciclo fue el *Ht4* el que mostró un comportamiento semejante a los tratamientos del sitio seco con respecto a los tratamientos del mismo sitio; en algunas partes de la gráfica el *Ht4* presentó menor pérdida que aquellos tratamientos del sitio seco.

De acuerdo con la prueba estadística (U Mann-Whitney), los sitios fueron significativamente diferentes ($U = 54342.5$, $P < 0.05$) para los datos de PSR.

4. 2. 3. 2 Constante de descomposición (*k*)

En correspondencia con los datos del PSR, los tratamientos del sitio húmedo fueron los que presentaron tasas de descomposición más rápidas que aquellos del sitio seco. En el sitio húmedo, el *t4* presentó el valor más bajo (0.004) y el más alto el *t1* (0.008). Para el caso del sitio seco, fueron el *t1* y *t4* los de menor tasa de descomposición (0.004) y, el *t5* el tratamiento de mayor tasa (0.005) (tabla 5).

4. 2. 4 Temperatura y precipitación

En la tabla 6 se muestran los resultados de las correlaciones realizadas para las variables climáticas (temperatura y precipitación) y los datos de PSR y *k*. En el caso del PSR, este se correlacionó positivamente con la temperatura, a excepción del *t4* del sitio húmedo el cual se relacionó negativamente. Los valores de *k* también se correlacionaron positivamente con la temperatura y sólo la *k* para el *t1*

del sitio húmedo no se correlacionó significativamente. Para la precipitación, esta se correlacionó negativamente con el PSR y la k en el caso de los tres tratamientos de ambos sitios. Al igual que sucedió con la temperatura, la k del *t1* del sitio húmedo no mostró correlación significativa con la precipitación.

4.3 “Ciclo 1” vs. “ciclo 2”

Los datos de PSR para los dos ciclos se muestran en la figura 6. Estos datos no muestran un comportamiento claro que defina a cada uno de los ciclos. A pesar de esto se puede observar que, en general, los tratamientos de los sitios húmedos presentaron mayores pérdidas de peso en comparación con aquellos de los sitios secos. Considerando esta comparación general entre ciclos, los tratamientos *1St1* y *1St5* fueron los que perdieron menor peso y mostraron un comportamiento notoriamente distinto al resto de los tratamientos.

Según la prueba estadística (U Mann-Whitney), los datos de PSR fueron significativamente diferentes entre ciclos ($U = 313182.5$, $P < 0.05$).

De todo el estudio, el material del tratamiento de una especie del sitio húmedo del C2 fue el que se descompuso más rápido ($k = 0.008$) y los tratamientos de una y cinco especies del sitio seco perteneciente al C1 fueron los que mostraron una descomposición más lenta ($k = 0.002$) (tabla 5). Algunos de los tratamientos si difirieron significativamente entre sitios y ciclos, pero estas diferencias no mostraron seguir patrón alguno. Las pruebas estadísticas (Kruskal Wallis y comparaciones múltiples no paramétricas), indicaron que el *1S* y el *2H* difirieron significativamente ($X^2_3 = 7.815$, $P < 0.05$; $Q_{0.05, 4} = 4.024$).

En la tabla 5, también se presentan los días que se necesitan para que la materia pierda el 50 y 99% del peso original. Allí se observa que el *1St1* fue el tratamiento que requiere de mayor tiempo para perder el 50 y el 99% (379.8 y 2739.9días, respectivamente) y el *2Ht1* resultó ser el tratamiento que requiere de

menos tiempo para perder el 50 y el 99% de la materia original (98.3 y 709.3 días, respectivamente).

5. DISCUSIÓN

5.1 Problemas metodológicos

En este trabajo se evaluó el proceso de descomposición con la ayuda del método de bolsas de malla por medio del cual se obtuvo el peso seco remanente del material foliar y se observó como este peso se perdió conforme transcurría el tiempo. Este método es comúnmente utilizado para estudios de descomposición y permite hacer una buena estimación de la descomposición en condiciones de campo. A pesar de que este es un método adecuado y que el tamaño de malla es de buen tamaño (2 mm), se considera que este método puede subestimar o sobrestimar la descomposición (Brinson *et al.* 1981; Wieder y Lang 1982); en particular, no sabemos en que manera el tamaño de malla utilizado en este estudio pudo haber afectado la descomposición ya que no se tiene información a cerca de los organismos en este sitio. Para el primer caso la descomposición se subestima debido a que al tener una malla de abertura muy pequeña esta evita la entrada de los organismos involucrados en la descomposición. En el segundo se sobrestima si se emplea una malla de abertura muy grande ya que así se favorece la pérdida de material muy pequeño. Considerando lo anterior, es conveniente realizar una buena selección de la abertura de la malla para evitar dichos problemas. Así, en este estudio se seleccionó una malla de 2 mm de abertura.

El material que se coloca dentro de las bolsas de malla idealmente debería ser material que ha muerto recientemente, ya que este debería representar las condiciones naturales en las cuales se lleva a cabo la descomposición. En el estudio se utilizaron hojas senescentes (de color verde-amarillo) debido a que las características del lugar no permitieron llevar a cabo la colecta. Las hojas fueron cortadas directamente de la planta tratando de que estas fueran similares para minimizar los errores debidos a diferencias en las condiciones iniciales. Un problema que se puede dar bajo estas circunstancias es que las concentraciones iniciales de nutrientes varíen entre hojas, ya que la composición química del material foliar varía con el estado de desarrollo de este (Swift *et al.* 1979).

Otra consideración que hay que tener es en el caso del estado de compactación del material dentro de las bolsas de malla, ya que en el campo las hojas no se encuentran confinadas ni tan compactas. Esta situación puede tener efecto en la descomposición, ya que podría atraer más cantidad de organismos debido a la cantidad de material.

Con respecto a la problemática que se presentó en caso del peso seco remanente, en las figuras 5 y 8 se observa que los tratamientos presentaron incrementos en esta variable a lo largo del tiempo (durante ambos ciclos). En ocasiones, estos aumentos fueron ligeros aunque en otras fueron marcados. Este comportamiento se puede deber a que el material se contamina con suelo o con sustancias mineralizadas debido al movimiento del agua (Odum y Heywood 1978). En este caso particular surgieron varios problemas debidos a las condiciones y al crecimiento de las especies vegetales de los sitios. En el sitio húmedo hubo contaminación por lodo y por raíces finas que se introdujeron a las bolsas; el efecto de este tipo de contaminación se redujo al limpiar el material después de haber sido colectado. En el sitio seco se presentó una contaminación debida al suelo y a la vegetación; el principal problema se debió a que el pasto al crecer se introdujo en las bolsas confundándose así con el material original. En algunos casos este problema se evitó al identificar el material introducido, pero no es posible asegurar que en todos los casos se eliminó.

Otra posible causa de estos aumentos en el peso seco remanente del popal, pudo ser la formación de pequeños sitios debajo de algunos individuos de *Acrostichum aureum* y de *Typha domingensis* en los cuales se acumula un colchón de materia vegetal. Así, al colocar las bolsas al azar, algunas de estas quedaron sobre estos colchones y en algunas de las colectas se observó que estas bolsas presentaban menor pérdida de material foliar con respecto a aquellas que estaban totalmente sumergidas.

Estos aumentos que se presentan en el peso seco remanente se han observado en otros trabajos tales como en Davis y van der Valk 1979, Day 1989, y

Whigham *et al.* 1989, Álvarez-Sánchez y Becerra 1996, Vitousek *et al.* 1994, Murphy *et al.* 1998 y, Heneghan *et al.* 1999.

5. 2 Peso seco remanente

5. 2. 1 “Ciclo 1”

Los datos de peso seco remanente referentes al sitio húmedo de este ciclo mostraron que en los primeros 60 días se presentó una pérdida muy notoria para los tres tratamientos y, en especial, para el tratamiento que contenía hojas de las especies del popal ya que para ese entonces había perdido el 50% del material original. Esta pérdida inicial probablemente se debió a la lixiviación del material soluble, proceso que es favorecido en los sistemas de humedales por las condiciones de inundación (Brinson 1977; Brinson *et al.* 1981; Day 1983; Couteaux *et al.* 1995;). Los tratamientos en el sitio húmedo no difirieron estadísticamente, pero el comportamiento de los datos correspondientes a los tratamientos que tenían hojas del pasto fue similar a diferencia del tratamiento que contenía hojas de las especies presentes en el popal. En el caso del sitio seco los tratamientos sí resultaron estadísticamente diferentes (todas las comparaciones) aunque al igual que en el sitio húmedo el comportamiento de los tratamientos del pasto fue más parecido que con el de cuatro especies. Estos resultados en los que se observa un comportamiento parecido entre los tratamientos de una y cinco especies indican que la composición de material foliar entre estos dos tratamientos y el tratamiento de cuatro especies fue un factor importante en la descomposición. La principal diferencia entre estos dos grupos de tratamientos fue que los tratamientos de una y cinco especies contenían hojas de *Echinochloa pyramidalis* mientras que el tratamiento de cuatro especies sólo contenía hojas de las especies del popal.

Los datos de peso seco remanente indicaron que la descomposición fue estadísticamente diferente entre sitios. Los tratamientos del sitio húmedo mostraron la mayor pérdida de peso en todo el ciclo, mientras que los tratamientos

que contenían hojas de pasto pertenecientes al sitio seco perdieron menos peso y se comportaron de manera distinta que el resto de los tratamientos del ciclo. Esta diferencia en el proceso de descomposición entre sitios indica que estos presentaron condiciones distintas. La principal diferencia entre estos sitios fue el régimen de inundación, ya que el sitio húmedo permaneció inundado casi todo el ciclo y el seco no presentó inundación. Como ya se dijo, en los humedales la lixiviación se ve favorecida por la inundación, y en este caso, es probable que este haya sido el proceso, o uno de los procesos, que hizo la diferencia entre sitios, ya que en los primeros 75 días se dio una importante pérdida de material mayor en el sitio húmedo con respecto al sitio seco.

5. 2. 2 “Ciclo 2”

Al igual que en el “ciclo 1”, en el popal (sitio húmedo), el peso seco disminuyó notablemente en los primeros 60 días y el tratamiento que contenía sólo hojas de pasto perdió aproximadamente el 50%. En el sitio húmedo el tratamiento de las especies del popal mostró la pérdida más lenta, siendo la pérdida de los tratamientos con hojas de pasto mayor y de forma muy similar entre sí. En este caso, las diferencias estadísticas fueron entre el tratamiento de cuatro especies y el de una especie y, entre el de cuatro y cinco especies. Estos resultados confirman la idea de que el material foliar (en este caso el del pasto) ejerce una importante influencia en el proceso de descomposición entre tratamientos, aspecto reportado por otros autores (Brinson *et al.* 1981; Álvarez-Sánchez y Becerra 1996; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003; Xuluc-Tolosa *et al.* 2003) . Los tres tratamientos del sitio seco fueron muy parecidos y no mostraron diferencias estadísticas.

Para este ciclo, fueron también los tratamientos del sitio seco los que perdieron menos peso al finalizar el ciclo (190 días). Los análisis estadísticos indicaron que los sitios diferían significativamente; estos resultados también apoyan el hecho de que la inundación influyó de manera positiva en la descomposición como en el caso de los trabajos realizados por Reddy y Patrick

(1975), Brinson (1977), Bell *et al.* (1978), Brinson *et al.* (1981), Day (1982 y 1989) , y Anderson y Smith (2002).

5. 2. 3 Diferencias entre ciclos

Los resultados mostraron que los ciclos fueron estadísticamente diferentes aunque no se presentó un patrón distintivo entre ellos. Lo que si se observó fue que el comportamiento de los tratamientos que contenían hojas de pasto pertenecientes al sitio seco del “ciclo 1” fue claramente diferente al resto de los datos. Esto nos da idea de que las diferentes condiciones de inundación que se dan a lo largo del año provocan diferencias en cuanto a la descomposición, y en el caso de la época de lluvias (“ciclo 2”) en donde la inundación aumenta debido a la precipitación, la descomposición se ve favorecida.

5. 3 Constante de descomposición (k)

Los valores de la constante de descomposición (k) se obtuvieron por medio del modelo exponencial negativo simple (Olson 1963). En general, las comparaciones de las constantes de descomposición realizadas por tratamiento para los dos sitios en ambos ciclos no mostraron patrones claros. Los tratamientos del popal presentaron los valores promedio más altos de la k, mientras que los tratamientos del “ciclo 2” también presentaron los valores más altos de la misma variable. Lo obtenido con estos datos también apoya el hecho de que en el popal se favoreció la descomposición, esto quizá se debe a la condición inundada del sitio; además, en el “ciclo 2” también se favoreció la descomposición, y este ciclo abarcó la época de lluvias en donde se presentan los mayores niveles de inundación. El tratamiento que obtuvo el valor mayor de la k coincidió con aquel que tuvo mayor pérdida de peso (el tratamiento que sólo tenía hojas del pasto, perteneciente al popal en el “ciclo 2”); en este aspecto, los tratamientos que obtuvieron los valores más bajos de esta variable también coincidieron con los que perdieron menor peso (los tratamientos pertenecientes al pastizal inundable en el “ciclo 1” que contenían hojas del pasto).

Cuando se presentan bajas tasas de descomposición se puede presentar una mayor acumulación de materia orgánica en el suelo y por lo tanto una acumulación de carbono. En el caso del presente estudio, fue el pastizal inundable el que mostró las tasas de descomposición más bajas, así como la menor pérdida de peso en comparación con el popal. Esto indica que en el pastizal hay mayor acumulación de material en el suelo y que estas condiciones pueden reducir la inundación en el sitio.

De estos valores de k se obtuvo un promedio para compararlo con los reportados en otros estudios (tabla 7) realizados en humedales y en otros sistemas. Los resultados del presente estudio son menores a los obtenidos en las selvas tropicales (Álvarez-Sánchez y Becerra 1996; Gómez 2002) debido a que éstas se encuentran entre los ecosistemas que presentan las tasas de descomposición más altas. Por el contrario, los humedales se encuentran entre los ecosistemas con bajas tasas de descomposición, en este caso los datos obtenidos en el presente estudio se ubicaron dentro del intervalo conocido para otros humedales (Brinson 1977; Battle y Golladay 2001). Estas comparaciones se deben tomar con cautela, ya que cada estudio cuenta con características propias que si bien coinciden en cierto aspecto con algún otro estudio, las condiciones generalmente no son las mismas, ya sea por las condiciones del sitio, el método o el material vegetal.

5. 4 Concentración de carbono y nitrógeno

Los parámetros químicos de la hojarasca evaluados (concentración de C, N y relación C/N) sólo se determinaron para algunas muestras del "ciclo 1". Aún así, se puede observar que la concentración de carbono disminuyó conforme avanzó la descomposición, probablemente debido a que los microorganismos lo estén utilizando (Swift *et al.* 1979). En promedio, el pastizal inundable presentó una mayor concentración con respecto al popal aunque esta diferencia fue muy pequeña.

Por otra parte, la concentración de nitrógeno aumentó con el tiempo y, en promedio, esta presentó valores más altos para el popal que para el pastizal inundable, siendo el tratamiento con hojas de especies presentes en el popal quien presentó la mayor concentración de nitrógeno en ambos sitios y el tratamiento con hojas del pasto el que presentó la menor concentración.

Se considera que la hojarasca que presenta altas concentraciones de N se descompone más rápido que aquella con menor contenido del mismo (Valencia 2002). En este caso los tratamientos del popal fueron los que obtuvieron la mayor concentración de N y al mismo tiempo presentaron una descomposición más rápida. Al analizar los datos por tratamiento, esto se observó en el pastizal inundable pero no así en el popal. En este último el tratamiento con material foliar de las especies del popal presentó la menor descomposición y también obtuvo la mayor concentración de N. Por otro lado, Day (1982) reportó que la hojarasca que se encontraba en los sitios más inundados se descomponía con mayor rapidez y presentaba mayor concentración de N. Los resultados coinciden con dicho autor ya que el material que se colocó en el popal mostró una descomposición más rápida y mayor concentración de N con respecto al material del pastizal inundable. Cuando hay mas N con respecto al C, esto indica que hay nitrógeno disponible para ser utilizado por la microbiota y por las plantas. Los valores de N observados en los resultados son bajos; de acuerdo con Mitsch y Gosselink (1993) este nutriente es el más limitante en los suelos inundados. En el presente estudio no se llevó a cabo ninguna medición que nos permitiera saber que tan limitante es este en el sistema, pero Travieso-Bello *et al.* (en prensa) reportaron valores de nitrógeno total en el suelo de 0.9% para el popal y de 0.4 para el pastizal inundable.

El aumento observado en la concentración de nitrógeno se pudo deber a que la pérdida de éste fue muy pequeña o a que la acumulación fue mayor que la pérdida (Reddy y Patrick 1975). La acumulación puede deberse a la fijación de nitrógeno atmosférico, a entradas al sistema a través de partículas de polvo, a la

traslocación fungal (Melillo *et al.* 1982) y, a la formación de sustancias más complejas entre el N liberado y algunos productos de la descomposición de la lignina o con compuestos derivados de metabolitos secundarios (Couteaux *et al.* 1995, Lavelle *et al.* 1993), entre otras.

La relación C/N, al igual que la concentración de C, disminuyó con el tiempo mostrando los valores más altos en el pastizal inundable y siendo el tratamiento con hojas de pasto el que presentó los valores más altos de esta tasa y el tratamiento con hojas de especies del popal los más bajos. En algunos sitios esta tasa tiende a disminuir conforme avanza la descomposición debido a que el carbono es consumido por los microorganismos y el N inmovilizado en un principio es liberado. En este estudio, esta última puede ser una de las causas de la acumulación de N o bien la entrada de N de sistemas adyacentes (Swift *et al.* 1979).

Se considera que a bajos valores de la relación C/N (abajo de 20) la descomposición es más rápida (Chapin *et al.* 2002; Day 1982). Los resultados coinciden con este punto ya que la hojarasca en el popal se descompuso más rápido al igual que fue ésta la que presentó los valores más bajos de la relación C/N. Por otro lado al analizar esta relación por tratamiento se obtuvo que, en general, el tratamiento con hojas de pasto fue el que presentó los valores más altos de este parámetro y al mismo tiempo fue el que se descompuso más lento. En cuanto a este parámetro químico, fue el tratamiento de las especies del popal el que presentó los valores más bajos (mayor calidad del material) y la mayor descomposición.

Los valores de los parámetros químicos de la hojarasca evaluados en este trabajo, se encuentran entre aquellos reportados en otros estudios. Brinson (1977) presentó valores de concentración de N en hojas entre 1.02 y 2.59%. En 1982 Day obtuvo valores de la concentración de N de 1.22 a 1.81% y de la relación C/N de 28 a 44.

Tabla 7. Valores de las constantes de descomposición (k) anuales reportados para otros sistemas, para otros humedales y para el presente estudio. También se considera el material y el tamaño de la malla utilizada

Ubicación	Tipo de vegetación	Material	Malla (mm)	k (año ⁻¹)	Referencia
Quintana Roo (México)	Bosques tropicales secos	ramas		0.01-1.02	Harmon <i>et al.</i> 1995
Veracruz (México)	Selva húmeda tropical	hojas	2.5	1.09-12.41	Álvarez-Sánchez y Becerra 1996
Kodayar (India)	Bosques tropicales	hojas	1.0	0.40-0.14	Sundarapandian y Swamy 1999
Veracruz (México)	Selva alta perennifolia	hojas	1.5 y 3.5	0.62-2.85	Gómez 2002
Noruega	Monocot bog	hojarasca	1.0	0.40	Heal y French 1974 en Brinson <i>et al.</i> 1981
Alaska	Monocot bog	hojarasca	1.0	0.06	Heal y French 1974 en Brinson <i>et al.</i> 1981
Norte de Carolina (E.U.)	Alluvial swamp forest	hojas	1.6	1.89	Brinson 1977
Florida (E.U.)	Cypress dome	hojas	1.6	0.62	Deghi 1977 en Brinson <i>et al.</i> 1981
Michigan (E.U.)	Peatland	hojas	1.0	0.17-0.46	Chamie y Richardson 1978
Florida (E.U.)	Cypress strand	hojas	1.6	1.39	Burns 1978 en Brinson <i>et al.</i> 1981
Florida (E.U.)	Cypress strand (sitios húmedos)	hojas	1.6	0.51-0.85	Nessel 1978 en Brinson <i>et al.</i> 1981
Florida (E.U.)	Cypress strand (sitios secos)	hojas	2.6	0.46-0.76	Nessel 1978 en Brinson <i>et al.</i> 1982
Virginia (E.U.)	Dismal swamp	hojas	1.0	0.24-0.67	Day 1989
Georgia (E.U.)	Cypress-gum wetlands	hojas	5.0	0.77-2.33	Battle y Golladay 2001
Veracruz (México)	Popal	hojas	2.0	1.46-2.92	Presente estudio
Veracruz (México)	Pastizal inundable	hojas	2.0	0.73-2.19	Presente estudio

5. 5 Relaciones entre clima y descomposición

De las correlaciones realizadas entre las variables climáticas y los datos de peso seco remanente y la constante de descomposición para ambos ciclos se obtuvo que la temperatura se correlacionó negativamente para la mayoría de estos datos del “ciclo 1” y positivamente para estos mismos del “ciclo 2”. Estos resultados indican que cuando la temperatura aumenta el peso seco remanente disminuye, lo cual se debe a que altas temperaturas favorecen el desarrollo de las comunidades de los organismos desintegradores provocando una disminución en el PSR (Swift *et al.* 1979; Waring y Schlesinger 1985). La precipitación se correlacionó negativamente con casi todas las variables, lo cual nos indica que la precipitación favorece la pérdida de peso.

Estas variables se registraron en la estación climática del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (a unos 200 m de los sitios del muestreo) y no directamente en el sitio en el cual se llevó a cabo el trabajo. Por tanto las variables climáticas podrían no estar representando las condiciones naturales del sitio estudiado.

6. CONCLUSIONES

La descomposición en el popal (zona inundada) ubicado en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha fue mayor en comparación con la zona transformada a pastizal (no inundada). De aquí se concluye que la inundación favorece el proceso de descomposición y permite que éste suceda con mayor rapidez. Por lo que al sustituir un popal con un pastizal, la descomposición disminuye su velocidad, lo cual podría traer como consecuencia un aporte más lento de nutrientes y una mayor acumulación de materia orgánica en el suelo. La acumulación de material podría favorecer una disminución en el nivel normal de inundación. Estos cambios en el popal pueden provocar su desaparición, por eso es necesario eliminar el pasto invasor para evitar que esto suceda.

Las diferencias anuales en las condiciones de inundación (diferencias entre el "ciclo 1" y "ciclo 2") también afectaron la descomposición, ya que en el "ciclo 2" en donde se presentaron los mayores niveles de inundación la descomposición fue más rápida.

La composición del material foliar también mostró ser un elemento importante en el proceso de descomposición. Sin embargo, no se obtuvo un patrón claro que mostrara que material estaba acelerando o limitando las tasas de descomposición, ya que los tratamientos, en los dos sitios de ambos ciclos, se comportaron de manera distinta. A pesar de esto es posible concluir que las hojas de *Echinochloa pyramidalis* provocaron diferencias en la descomposición con respecto al tratamiento que contenía especies del popal y que para una comunidad con alto grado de dominancia de una especie (como es el caso del pastizal inundable). El modelo jerárquico de Lavelle *et al.* (1993) adquiere relevancia en términos de que la composición química del material en descomposición se presenta como el principal nivel jerárquico.

Los valores de los parámetros químico de la hojarasca encontrados coinciden con los reportados en la literatura para otros humedales. Durante la

descomposición se observó una acumulación de N y una pérdida de C, lo cual indica que hubo consumo de C e inmovilización de N por parte de los microorganismos. El tratamiento que contenía hojas de las especies del popal resultó ser el de mayor calidad (menor relación C/N) y el tratamiento que se descompuso más rápido.

7. LITERATURA CITADA

ABER, J. D. y J. M. MELILLO. 1991. Terrestrial ecosystems. Saunders College Publishing. Orlando.

AERTS, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.

ALLISON, L. E., W. B. BOLLEN y C. D. MOODIE. 1965. Total Carbon. En: Black, C. A. (ed). *Methods of soil analysis. Parte 2: chemical and microbiological properties.* American Society of Agronomy, Inc. Madison.

ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana número especial 1*: 11-27.

ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. y R. BECERRA. 1996. Leaf decomposition in a mexican tropical rain forest. *Biotropica* 28: 657-667.

ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. y S. GUEVARA. 1993. Litterfall dynamycs in a mexican lowland tropical rain forest. *Tropical Ecology* 34: 127-142.

ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. y M. E. HARMON. 2003. Descomposición de hojarasca: hojas y madera. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México.* Instituto de Ecología A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. pp 108-122.

ANDERSON, J. T. y L. M. SMITH. 2002. The effect of flooding regimen on decomposition of *Polygonum pensylvanicum* in playa wetlands (Southern Great Plains, USA). *Aquatic Botany* 74: 97-108.

BARAJAS-GÚZMAN, G. y J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology* 24: 91-100.

BATTLE, J. M. Y S. W. GOLLADAY. 2001. Hydroperiod influence on breakdown of leaf litter in cypress-gum wetlands. *American Midland Naturalist* 146: 128-145.

BELL, D. T., F. L. JOHNSON y A. R. GILMORE. 1978. Dynamics of litter fall, decomposition in the streamside forest ecosystem. *Oikos* 30: 76-82.

BREMNER, J. M. 1965. Total Nitrogen. En: Black, C. A. (ed). *Methods of soil analysis. Parte 2: chemical and microbiological properties.* American Society of Agronomy, Inc. Madison.

BRINSON, M. M. 1977. Decomposition and nutrient exchange of litter in an alluvial swamp forest. *Ecology* 58: 601-609.

BRINSON, M. M., A. E. LUGO y S. BROWN. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review Ecological and Systematic* 12: 123-161.

BRUQUETAS DE ZOZAYA, I. Y. y J. J. NEIFF. 1991. Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. Litter in Chaco cattail swamp (Argentina). *Aquatic Botany* 40: 185-193.

CASTILLO-CAMPOS, G. y M. E. MEDINA. 2003. Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz: manual para la identificación de especies. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa.

CASTILLO, M. L. y P. REYES-CASTILLO. 2003. Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México.* Instituto de Ecología A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. pp 237-262.

CASTILLO, S. y J. CARABIAS. 1982. Ecología de la vegetación en dunas costeras: Fenología. *Biotica* 7:551-568.

CHAMIE, J. P. M. y C. J. RICHARDSON. 1978. Decomposition in northern wetlands. En: Good, R. E., D. F. Whigham y R. L. Simpson (eds). *Freshwater Wetlands: ecological processes and management potential*. Academic Press. Nueva York. pp 115-130.

CHAPIN III, F. S., P. A. MATSON y H. A. MOONEY. 2002. *Principles of terrestrial ecosystems ecology*. Springer Verlag. Nueva York.

COULSON, J. C. y J. BUTTERFIELD. 1978. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *Journal of Ecology* 66: 631-650.

COUTEAUX, M., P. BOTTNER y B. BERG. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Tree* 10: 63-66.

DAY, F. P. 1982. Litter decomposition rates in the seasonally flooded Great Dismal Swamp. *Ecology* 63: 670-678.

DAY, F. P. 1983. Effects of flooding in litter decomposition in microcosms. *Oecologia* 56: 180-184.

DAY, F. P. 1989. Limits on decomposition in the periodically flooded, non-riverine Dismal Swamp. En: *Freshwater wetlands and wildlife*, CONF-8603101, DOE Symposium Series No. 61, R. R. Sharitz y J. W. Gibbons (Eds.), USDOE Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge. Tennessee. pp 167-188.

DAVIS, T. J. (ed). 1994. *The Ramsar Convention Manual: a guide to the convention on wetlands of international importance especially as waterfowl habitat*. Ochard & Ind Ltd. Gloucester.

DAVIS, C. B. y A. G. VAN DER VALK. 1978. Litter decomposition in prairie glacial marshes. En: Good, R. E., D. F. Whigham y R. L. Simpson (eds). *Freshwater*

Wetlands: ecological processes and management potential. Academic Press. Nueva York. pp 99-113.

DICKINSON, C. H. 1974. Decomposition of litter in soil. En: Dickinson, C. y G. Pugh (eds). Biology of plant litter decomposition. Vol. 2. Academic Press. Londres. pp 633-658.

ESWARAN, H., T. RICE, R. AHRENS y B. A. STEWART. 2003. Soil classification: a global desk reference. En: R. W. Arnold y H. Eswaran (eds). Conceptual basis for soil classification: lessons from the past. CRC Press. Nueva York. pp 27-42.

EZCURRA, E. y J. BECERRA. 1987. Experimental decomposition of litter from the Tamaulipan cloud forest: a comparison of four simple models. *Biotropica* 19: 290-296.

FISK, M. C., K. F. RUETHER y J. B. YAVITT. 2003. Microbial activity and functional composition among northern peatland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 591-602.

FRAGOSO, C. 2003. La comunidad de lombrices de tierra de selvas tropicales y su papel en la descomposición de hojarasca. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. pp 185-196.

GÓMEZ-POMPA, A. 1982. *Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz*. Tercera impresión. Editorial Continental. México, D.F.

GÓMEZ, R. 2002. Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de cuatro especies arbóreas, en dos ambientes de una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D. F.

GONZÁLEZ, G. y T. R. SEASTEDT. 2001. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forest. *Ecology* 82: 955-964.

HARMON, M. E., D. F. WHIGHAM, J. SEXTON e I. OLMSTED. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forest of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27: 305-315.

HAYNES, R. R. 1984. Alismataceae. Flora de Veracruz, fascículo 37. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa.

HEAL, O. W., J. M. ANDERSON y M. J. SWIFT. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. En: Cadisz, G. y K. E. Giller (eds). *Driven by nature. Plant litter quality and decomposition*. Cambridge University Press. Cambridge.

HENEGHAN, L., D. C. COLEMAN, X. ZOU, D. A. CROSSLEY, JR., y B. L. HAINES. 1999. Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: tropical-temperate comparisons of a single substrate. *Ecology* 80: 1873-1882.

HEREDIA, G. 1999. Diversidad y sucesión de los Hyphomycetes de la superficie de las hojas en descomposición de tres especies arbóreas dominantes en un bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F.

HOWARTH, R. W. y S. G. FISHER. 1976. Carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics during leaf decay in nutrient-enriched stream microecosystems. *Freshwater Biology* 6: 221-228.

KOESTER, V. 1989. The Ramsar Convention on the conservation of wetlands: a legal analysis of the adoption and implementation of the Convention in Denmark. Ramsar Convention Bureau, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Siegburg.

LAVELLE, P. y A. V. SPAIN. 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers.

LAVELLE, P., E. BLANCHART, A. MARTIN, S. MARTIN, A. SPAIN, F. FOUTAIN, I. BAROIS y R. SCHAEFER. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25: 130-150.

LEÓN-R, R. 2003. Efectos de la descomposición, la frugivoría y la remoción de frutos y semillas de especies arbóreas sobre los patrones de descomposición in situ en el suelo de la selva húmeda. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. pp 89-107.

LEWIS, W. M. 1995. *Wetlands: characteristics and boundaries*. Committee on Characterization of Wetlands, Water Science and Technology Board, Board on Environmental Studies and Toxicology, Commission on Geosciences, Environment, and Resources, National Research Council. National Academic Press. Washington, D. C.

LÓPEZ-FERRARI, A. R. y A. ESPEJO-SERNA. 2002. *Amaryllidaceae*. Flora de Veracruz, fascículo 128. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa.

LÓPEZ-ROSAS, H. en preparación. Effects o fan african grass invasión on vegetation, soil, and interstitial water characteristics in a tropical freshwater marsh in La Mancha, Veracruz (Mexico).

LÓPEZ-ROSAS, H., P. MORENO-CASASOLA e I. A. MENDELSSOHN. en prensa. Effects of experimental disturbances on a tropical freshwater marsh invaded by the african grass *Echinochloa pyramydalis*.

LOT, A. 1991. *Vegetación y flora vascular acuática del Estado de Veracruz*. Tesis Doctorado. Facultad Ciencias, UNAM. México, D. F.

- LOT, A., A. NOVELO, M. OLVERA y P. RAMÍREZ-GARCÍA. 1999. Catálogo de Angiospermas Acuáticas de México: hidrófitas estrictas y flotantes. Cuaderno 33. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F.
- MADGE, D. 1965. Litterfall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia* 5: 273-278.
- MANS, C., T. DENWARD y L. J. TRANVIK. 1998. Effect of solar radiation on aquatic macrophyte litter decomposition. *Oikos* 82: 51-58.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. 1980. Tasa de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D. F.
- MASON, C. F. 1976. *Decomposition*. The Camelot Press Ltd. Southampton.
- MAYA, Y. 1995. Fenología, producción y descomposición de hojarasca de las especies dominantes en una comunidad vegetal de zonas áridas. Tesis de Maestría. UNAM. México, D. F.
- MELILLO, J. M., J. D. ABER y J. F. MURATORE. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- MITSCH, W. J., y J. G. GOSSSELINK. 1986. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold. Nueva York.
- MITSCH, W. J. y J. W. GOSSSELINK. 1993. *Wetlands*. Segunda edición. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.
- MITSCH, W. J., R. H. MITSCH y R. E. TURNER. 1994. *Wetlands of the old and new worlds: ecology and management*. En: Mitsch, W. J. (ed). *Global wetlands: old world and new*. Elsevier Science B. V.

MONTAÑA, C., E. EZCURRA, A. CARRILLO y J. P. DELHOUME. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and non-arid environments. *Journal of Arid Environments* 14: 55-60.

MORAN, R. C. 1995. *Acrostichum*. En: Davidse, G., M. Sousa y S. Knapp (eds). *Flora Mesoamericana*. Vol. 1. UNAM, Instituto de Biología, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum (London). México, D. F. pp 105-106.

MORENO-CASASOLA, P. en prensa. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología A. C., Xalapa.

MUÑOZ, M. 1992. Análisis de la descomposición de ramas (fracción fina) en una selva húmeda tropical. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D. F.

MURPHY, K. L., J. M. KLOPATEK y C. C. KLOPATEK. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8: 1061-1071.

NECKLES, H. A., H. R. MURKIN y J. A. COOPER. 1990. Influences of seasonal flooding on macroinvertebrate abundance in wetland habitats. *Freshwater Biology* 23: 311-322.

NECKLES, H. A. y C. NELLY. 1994. Hydrologic control of litter decomposition in seasonally flooded prairie marshes. *Hydrobiologia* 286: 155-165.

NOVELO, A. R. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica* 3: 9-23.

NÚÑEZ, S. 1998. Producción de hojarasca, dinámica del mantillo, descomposición foliar y potencial microbiano del suelo en tres comunidades contrastantes del desierto sonorense. Tesis de Maestría. UNAM. México, D.F.

ODUM, W. E. y M. A. HEYWOOD. 1978. Decomposition of intertidal freshwater marsh plants. En: Good, R. E., D. F. Whigham y r. L. Simpson (eds). *Freshwater*

Wetlands: ecological processes and management potential. Academic Press, Inc. Londres.

OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-331.

OSUNA, M. y C. PÉREZ-AMADOR. 2003. Metabolitos primarios y secundarios en la descomposición. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. pp 123-139.

PATRICK, W. H. y M. E. TUSNEEM. 1972. Nitrogen loss from flooded soil. *Ecology* 53: 735-737.

PINAY, G., L. ROQUES y A. FABRE. 1993. Spatial and temporal patterns of denitrification in a riparian forest. *Journal of Applied Ecology* 30: 581-591.

PINAY, G., N. E. HAYCOCK, C. RUFFINONI y R. M. HOLMES. 1994. The role of denitrification in nitrogen removal in river corridors. En: W. J. Mitsch (ed). *Global Wetlands: Old World and New*. Elsevier Science B. V. pp 107-116.

POHL, R. W. 1994. *Echinochloa*. En: Davidse, G., M. Sousa y A. O. Chater (eds). *Flora Mesoamericana*. Vol. 6. UNAM, Instituto de Biología, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum (London). México, D. F. pp 329-330.

PORTA, J., M. LÓPEZ-ACEVEDO y C. ROQUERO. 1999. *Edafología*. Segunda edición. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.

REDDY, K. R. y W. H. PATRICK. 1975. Effect of alternate aerobic and anaerobic conditions on redox potential, organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil. *Soil Biology and Biochemistry* 7: 87-94.

ROJAS, P. 2003. El papel de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la dinámica edáfica. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds.). *Ecología del*

suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. pp 197-216.

SINGH, J. S. y S. R. GUPTA. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review* 43: 449-528.

SNYDER, G. H., C. W. DEREN y B. GLAZ. 1999. Wetlands crops versus wetlands drainage. *Hort Science*, 34: 46-49.

StatSoft, Inc. 1995. STATISTICA for Windows. Tulsa.

SUNDARAPANDIAN, S. M. y P. S. SWAMY. 1999. Litter production and leaf litter decomposition of selected tree species in tropical forest at Kodoyar in Western Ghats, Indian. *Forest Ecology and Management*. 123: 231-244.

SWIFT, M. J., O. W. HEAL y J. M. ANDERSON (eds.). 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Estudios en Ecología* vol. 5. University of California Press. Los Angeles.

SYLVIA, D., J. FUHRMAN, P. HARTEL y D. ZUBERER. 1999. Principles and applications of soil microbiology. Prentice Hall. Nueva York.

TAN, K. H. 1994. Environmental soil science. Marcel Dekker, Inc. Nueva York.

THORMANN, M. N., R. S. CURRAH y S. E. BAYLEY. 2003. Succession of microfungial assemblages in decomposing peatland plants. *Plant and Soil* 250: 323-333.

TRAVIESO-BELLO, A. C. 2000. Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha, Actopan, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz.

TRAVIESO-BELLO, A. C., P. MORENO-CASASOLA y A. CAMPOS. en prensa. Efecto de diferentes manejos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales. *Interciencia*.

VILLAR, C. A., L. DE CABO, P. VAITHIYANATHAN y C. BONETTO. 2001. Litter decomposition of emergent macrophytes in a floodplain marsh of the Lower Paraná River. *Aquatic Botany* 70: 105-116.

VITOUSEK, P. M., D. R. TURNER, W. J. PARTON y R. L. SANFORD. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75: 418-429.

WARING, R. H. y W. H. SCHLESINGER. 1985. *Forest ecosystems: concepts and management*. Academic Press. Orlando.

WHIGHAM, D. F., R. L. SIMPSON, R. E. GOOD y F. A. SICKELS. 1989. Decomposition and nutrient-metal dynamics of litter in freshwater tidal wetlands. En: *Freshwater wetlands and wildlife*, CONF-8603101, DOE Symposium Series No. 61, R. R. Sharitz y J. W. Gibbons (Eds.), USDOE Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge. Tennessee. pp 167-188.

WIEDER R. K. Y G. E. LANG. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642.

WRUBLESKI, D. A., H. R. MURKIN, A. G. VAN DER VALK y J. W. NELSON. 1997. Decomposition of emergent macrophyte roots and rhizomes in a northern prairie marsh. *Aquatic Botany* 58: 121-134.

XULUC-TOLOSA, F. J., H. F. M. VESTER, N. RAMÍREZ-MARCIAL, J. CASTELLANOS-ALBORES y D. LAWRENCE. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 174: 401-412.