



Revista de CIENCIAS AMBIENTALES

Tropical Journal of Environmental Sciences



El manejo de humedal afecta la dinámica de descomposición de macrófitos en las lagunas del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste

Wetland Management Affects the Dynamic of Macrophytes Decomposition in the Lagoons of Palo Verde National Park, Guanacaste

Justin J. Montemarano^a, Mahmood Sasa^b y Mark W. Kershner^c

^a y ^c J. Montemarano y M. W. Kershner, biólogos, son investigadores en ecología de humedales en la Universidad Estatal Kent, en Ohio, Estados Unidos. ^b M. Sasa, herpetólogo, es investigador y profesor en el Instituto Clodomiro Picado de la Universidad de Costa Rica y director de la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales, Costa Rica.

Director y Editor:

Dr. Eduardo Mora-Castellanos

Consejo Editorial:

Enrique Lahmann, UICN, Suiza
Enrique Leff, UNAM, México
Marielos Alfaro, Universidad Nacional, Costa Rica
Olman Segura, Universidad Nacional, Costa Rica
Rodrigo Zeledón, Universidad de Costa Rica
Gerardo Budowski, Universidad para la Paz, Costa Rica

Asistente:

Rebeca Bolaños-Cerdas



El manejo de humedal afecta la dinámica de descomposición de macrófitos en las lagunas del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste

Justin J. Montemarano, Mahmood Sasa y Mark W. Kershner

J. Montemarano y M. W. Kershner, biólogos, son investigadores en ecología de humedales en la Universidad Estatal Kent, en Ohio. M. Sasa, herpetólogo, es investigador y profesor en el Instituto Clodomiro Picado de la Universidad de Costa Rica y director de la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales.

Resumen

La explosión y dominancia de la tifa nativa o enea (*Typha domingensis*) en los humedales del Parque Nacional Palo Verde -Costa Rica- constituye uno de los retos más serios que enfrentan las autoridades del Sistema Nacional de Áreas de Conservación para asegurar la protección y conservación de estos ambientes. Desde hace quince años se realizan importantes esfuerzos para reducir la cobertura de enea en los humedales del Parque, abriendo espejos de agua que permitan a las aves acuáticas, migratorias y residentes, utilizarlos como sitio de paso o forrajeo.

Dado que la descomposición de materia vegetal es una fuente importante de energía y nutrientes para los humedales de agua dulce, este estudio tiene como objetivo investigar los efectos indirectos del manejo de tifa en la dinámica de descomposición de materia orgánica, empleando para ello biomasa de *T. domingensis* (TD) y el

Abstract

Within the wetland complex at Palo Verde National Park -Costa Rica- dominance by the native cattail *Typha domingensis* has prompted management efforts to reduce cattail coverage to facilitate migratory and resident waterfowl populations (e.g., Black-Bellied Whistling Duck). As a result, large areas of open water are created within the wetland complex and are colonized by a variety of macrophyte species, including the invasive water hyacinth *Eichhornia crassipes*.

Given that decomposition of plant material is an important source of energy and nutrients in freshwater wetlands, this study aimed to investigate indirect effects of cattail management on wetland plant decomposition dynamics by examining decomposition of *T. domingensis* (TD) and *E. crassipes* (EC). 10-g of air-dried TD and EC litter in one of two states (freshly collected and dry, dead litter from the pre-

La enea o tifa (*Typha domingensis*) es una planta nativa-invasiva en muchos humedales de la región neotropical (Horn y Kennedy, 2006). En humedales de la cuenca baja del Tempisque, en el noroeste de Costa Rica, la explosión de esta especie a mediados de los años 80 amenazó con colmatar los humedales del Parque Nacional Palo Verde (figura 1a), por lo que desde entonces se maneja activamente con el fin de abrir espejos de agua que permitan el desarrollo de la diversidad de macrófitas y fauna. Varias actividades han sido realizadas para garantizar la apertura de estos espacios, entre ellas ganadería activa, corta manual y remoción mecánica de la tifa a través del fanguero (Jiménez y González, 2001), que es una técnica que consiste en la maceración de plantas en una película de agua a partir del paso de un tractor cuyas ruedas han sido convertidas en aros de hierro. La técnica es utilizada regularmente en los cultivos de arroz para remover las plantas una vez finalizada la cosecha; en el humedal el fanguero se utiliza para aplastar y efectivamente ahogar la *T. domingensis* y otras plantas acuáticas que han invadido los espejos de agua.

jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*). Para ello, muestras de 10 gr de material secado al aire de ambas especies de plantas fueron colocados en bolsas plásticas de malla de 3 ml. Las bolsas fueron colocadas en cinco sitios en dos ambientes distintos dentro del humedal Palo Verde: espejos de agua manejados y hábitat no manejado dominado por *Typha*. Una bolsa de descomposición de cada tipo de hojarasca fue colectada a los 7, 14, 34, 76 y 134 días después de la primera colecta. Aunque no se detectaron diferencias en las tasas de descomposición entre los tipos de hábitat, las tasas de disminución de biomasa en tifa fueron más reducidas que las tasas en el jacinto.

Además, las tasas de degradación en la biomasa de *E. crassipes* de la temporada pasada son menores que las tasas de degradación en hojarasca reciente, aunque el estado de la biomasa no tuvo ningún efecto sobre las tasas de descomposición de biomasa de *T. domingensis* (especies de la hojarasca: $P < 0,001$; estado de hojarasca: $P = 0,03$; hábitat: $P = 0,86$). El contenido de lignina y la razón carbono-nitrógeno (C:N) se correlacionan bien con las tasas de descomposición y podrían explicar las tasas de descomposición menores encontradas en biomasa de *T. domingensis* comparadas con las de biomasa de *E. crassipes*. La remoción de macollas de *T. domingensis* del hume-

vious wet season [past season]) was placed into 3-mm mesh plastic bags. Bags were attached to posts within one of two habitat types (open water habitat and *Typha*-dominated habitat [$N = 5$]), and decomposition bags from each litter type and habitat were collected 7, 14, 34, 76 and 134 d after initial placement. Upon collection, mass loss and changes in tissue chemistry were determined. Decomposition rates were estimated by fitting the exponential decay model to mass loss data and examining litter species, litter state and habitat effects on the decay constant k .

Although no differences were detected in decomposition rates between habitat types, rates were reduced in TD litter compared to EC litter and were reduced for EC litter from the past season compared to freshly senesced litter; however, litter state had no effect on TD litter decomposition rates (litter species: $P = 1.4 \times 10^{-9}$; litter state: $P = 0.03$; habitat: $P = 0.86$). Patterns of lignin content and C:N ratio correlated with decomposition rates, and may drive reduced decomposition rates in TD litter compared to EC litter. Removal of living *T. domingensis* from the Palo Verde wetland may result in earlier depletion of litter in managed areas, where *E. crassipes* dominates, compared to in *Typha*-dominated habitat, where *T. domingensis* litter may remain as structure and

El manejo de *T. domingensis* mediante fanguero ha eliminado efectivamente macollas de esta planta y ha permitido la apertura de espacios, lo que a su vez ha beneficiado la abundancia y diversidad de plantas y aves acuáticas (figura 1b; McCoy y Rodríguez, 1994; Andrea-Trama, Rizo-Patron, Kumar, González, Somma y McCoy, 2009; Osland, González-Jiménez y Richardson, 2011a; Osland, González-Jiménez y Richardson, 2011b). Sin embargo, a pesar de estos éxitos poco se sabe acerca de los efectos del manejo en los procesos del ecosistema, incluyendo la descomposición de materia vegetal.

El control de *T. domingensis* por fanguero produce espacios abiertos dentro de los humedales que son rápidamente colonizados por una gran variedad de macrófitos incluyendo plantas flotantes como el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*), una especie no nativa que suele ser problemática en humedales permanentes (figura 1a; Andrea-Trama et al., 2009; Osland et al., 2011b). Oriunda del centro de Brasil, *E. crassipes* se ha establecido en todo el mundo como uno de los macrófitos invasores; el control así como las consecuencias socio-económicas y ecológicas derivadas de su invasión han sido ampliamente estudiados (Villamagna y Murphy, 2010). La hojarasca de *E. crassipes* es una importante y dominante fuente de materia orgánica en descomposición al inicio de la época lluviosa en áreas donde se ha logrado reducir la abundancia de *T. domingensis*.

Dada la prevalencia de la hojarasca de *T. domingensis* y de *E. crassipes* al inicio de la época lluviosa (figura 1a), este trabajo analiza la dinámica de descomposición de estos dos macrófitos. Además, otros dos factores que potencialmente afectan la

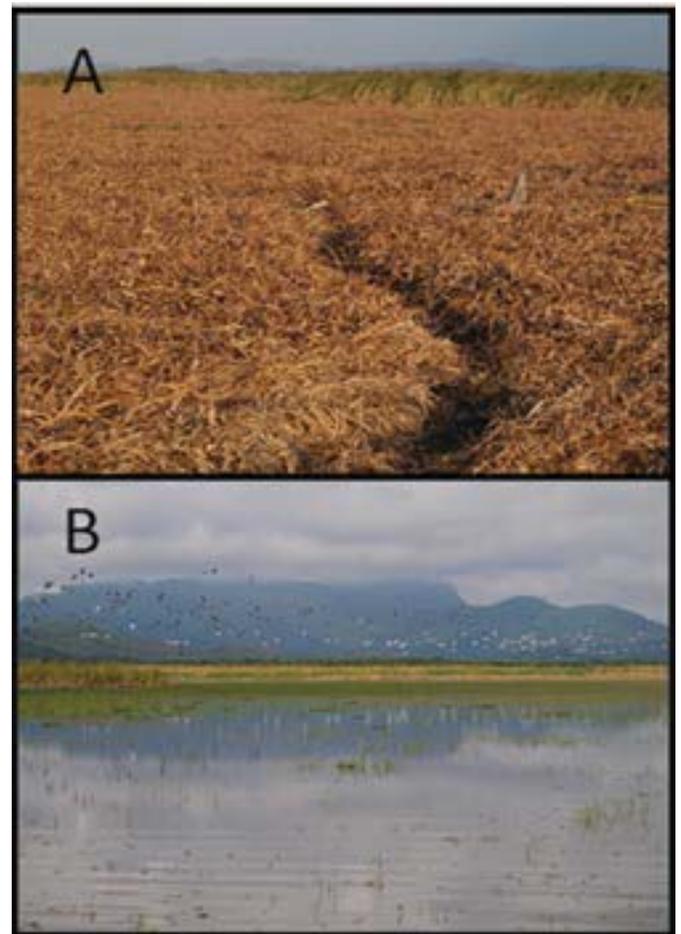
dal Palo Verde podría resultar en una depleción temprana de biomasa en áreas manejadas, donde domina *E. crassipes*, en comparación con el hábitat dominado por la *Typha*, donde la hojarasca producida por esta planta podría permanecer como una fuente de carbono más constante durante la temporada.

Palabras clave: *Typha domingensis*, *Eichhornia crassipes*, descomposición de materia, descomponedores, humedal estacional, Parque Nacional Palo Verde.

a carbon source further into the season.

Key words: *Typha domingensis*, *Eichhornia crassipes*, decomposition, decomposer fauna, seasonal wetland, Palo Verde National Park.

Figura 1. (a) Ejemplo de acumulación de residuos de macrófitos durante la estación seca en PNPV incluyendo hojarasca de *E. crassipes* (primer plano) y hojarasca de *T. domingensis* (al fondo). (b) Hábitat de espejos de agua creado con fangueo poco después del comienzo de la época lluviosa en el PNPV (2009). Grupos de ibis blanco y de pato silvador volando.



descomposición de biomasa en el humedal fueron examinados en un diseño factorial completo con el tipo de microambiente y el estado de la materia vegetal (hojarasca).

Aunque una variedad de factores define un tipo específico de microhábitat, la domi-

nancia de una o más plantas en una comunidad puede alterar la descomposición de biomasa al influir en el medio ambiente físico o al afectar las comunidades de descomponedores que habitan en el sitio (Meerhoff, Iglesias, De Mello, Clemente, Jensen, Lauridsen y Jeppesen, 2007). Por lo tanto, la presencia/ausencia de *T. domingensis* fue usada para caracterizar los dos tipos de hábitats en este estudio: ambientes dominados por *T. domingensis* (que no han sido manejados con fango) y áreas de manejo fangueadas que fueron clasificadas como ambientes de espejos de agua.

Por otro lado, el estado de la biomasa puede incidir en las tasas de descomposición al influir en el contenido de humedad y en la calidad de nutrientes incluidos. Esta situación es particularmente relevante en macrófitos de humedales estacionales de bosques secos tropicales, donde la reducción de la disponibilidad de agua durante la época seca resulta en bajas tasas de descomposición y acumulación de detritos (Wieder, Cleveland y Townsend, 2009). Al inicio de la época lluviosa, los detritos acumulados se descomponen rápidamente, en un pulso de descomposición. Por lo tanto, el uso de hojarasca acumulada durante la estación anterior para estimar tasas de descomposición podría brindar información sobre la dinámica de descomposición de la temporada previa. Sin embargo, estas estimaciones podrían variar sustancialmente debido a diferencias en nutrientes acumulados o en la capacidad de colonización microbiana, por lo que muchos autores (e.g., Chimney y Pietro, 2006) prefieren evaluar tasas de descomposición sobre material vegetal fresco, recientemente colectado. La descomposición de hojarasca reciente permite además el análisis de la dinámica de descomposición de la hojarasca que ha muerto recientemente y de cómo esta contribuye en la formación de detritos.

Comparaciones de la descomposición de biomasa de *T. domingensis* y *E. crassipes* en sitios fangueados y no fangueados dan una idea de

cómo *T. domingensis* influye en el control de la dinámica de la descomposición en el sistema de humedales del PNPV. En términos más generales, pocos estudios han examinado la descomposición en los humedales de bosque seco tropical, que se encuentran entre los ecosistemas más amenazados en todo el mundo (Janzen, 1988; Gillespie y Grijalva, 2000).

Siguiendo los resultados de Chimney y Pietro (2006), la tasa de descomposición de hojarasca de *E. crassipes* debería ser superior a la tasa de *T. domingensis*, en parte debido a las diferencias en la concentración de material recalcitrante dentro del tejido vegetal (por ejemplo incremento del contenido de lignina en *Typha*) (Brinson, Lugo y Brown, 1981). Sin embargo, los efectos del tipo de hábitat y del tipo de hojarasca sobre la descomposición podrían variar. Por ejemplo, las tasas de descomposición podrían diferir entre sitios si las comunidades de descomponedores son hábitat-específicos, o si el hábitat afecta las propiedades fisicoquímicas del agua de modo que se incrementa la tasa de descomposición de una especie de hojarasca sobre otra.

Métodos

Descripción del sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el humedal estacional seco de agua dulce en el Parque Nacional Palo Verde (PNVP; 10° 20' N, 85° 20' W) -Guanacaste, Costa Rica-.

Colección de hojarasca y preparación

Cuatro tipos de biomasa, constituida por hojarasca de macrófitos, se obtuvieron de los humedales en el PNPV entre el 9 y el 11 de mayo de 2009: hojarasca de dos especies: *Eichhornia crassipes* y *Typha domingensis*; en dos estados de hojarasca: recién colectada y hojarasca seca de la temporada lluviosa pasada. Las muestras de ho-

jarasca fueron secadas al aire por siete días y 10 gr de este material seco se colocaron en bolsas de malla de plástico de 20 x 20 cm con 3 mm de apertura (figura 2). Un total de 50 bolsas fueron preparadas de esta manera para cada tipo de hojarasca.

Cuatro cuerdas de nylon de 2 m de longitud fueron empleadas para asegurar cinco bolsas de cada tipo de hojarasca a un poste de PVC de 3 m de longitud. Un total de 10 arreglos de este tipo fueron colocados en el humedal siguiendo un diseño pareado de cinco sitios cercanos de ambientes no fangueados (dominados por tifa) y fangueados (espejos de agua, figura 3). Los postes y bolsas de hojarasca fueron colocados inmediatamente después de las primeras lluvias fuertes, cuando el humedal empezaba a llenarse (1 de junio de 2009) y fueron sumergidas manualmente durante su colocación.

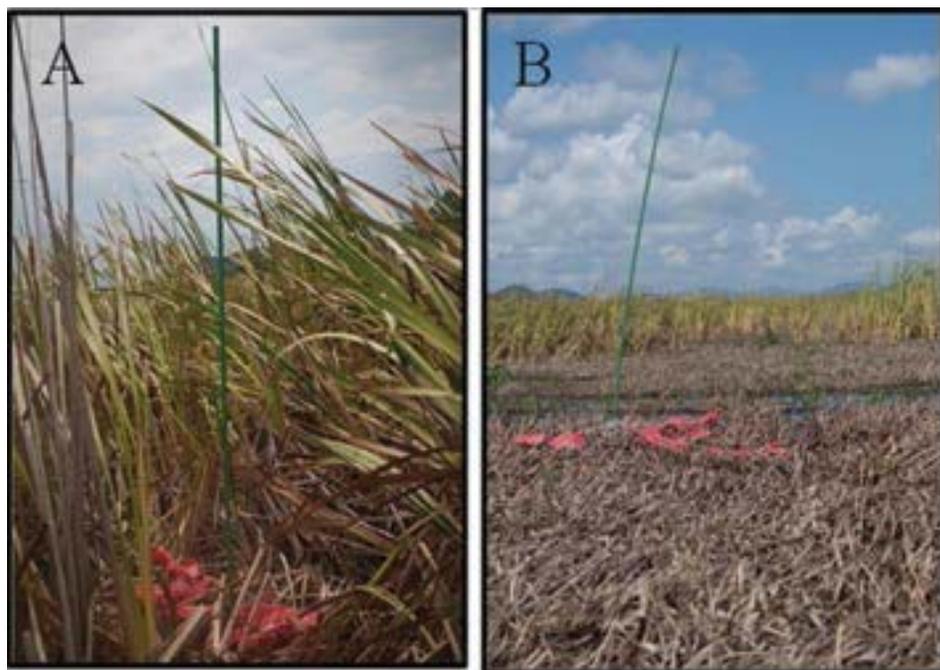
Figura 2. Bolsas de malla, plásticas, con la hojarasca expuesta (a) y (b).



Colección de hojarasca y proceso

Posterior al día de la colocación, una sola bolsa de cada tipo de hojarasca fue retirada de su respectivo puesto los días 7, 14, 34, 76 y 134. Una vez recogidas, las bolsas de hojarasca fueron selladas inmediatamente en bolsas plásticas y colocadas en el refrigerador hasta su procesamiento, durante las primeras 24 h desde su recolecta. En la colocación y recolecta de las bolsas de hojarasca se registró la profundidad del agua y el porcentaje de cobertura de todas las especies vegetales, esto dentro de un radio de 2 m de cada puesto. La hojarasca se almacenó y transportó en bolsas plásticas selladas hasta su utilización en el análisis de la hojarasca química (es decir, fenoles totales, taninos, contenido de lignina, y C:N) (Effland, 1977; Waterman y Mole, 1994; Blackwood, Waldrop, Zak y Sinsabaugh, 2007).

Figura 3. Bolsas de hojarasca colocadas en un ambiente dominado por *Typha* y en un ambiente de espejo de agua.



Análisis estadístico

Las tasas de descomposición fueron evaluadas mediante el ajuste de los datos de pérdida de masa de cada réplica del cordón de nylon. Para el siguiente modelo de decaimiento exponencial:

$W_t = W_0 e^{-kt}$ donde W_0 y W_t es la masa inicial de materia orgánica y la masa en el tiempo t respectivamente. k es un coeficiente de descomposición que se estimó a partir de la regresión no lineal y la reducción estimada de k indica reducción de las tasas de descomposición. Los efectos de especie de hojarasca, el estado de la hojarasca y el tipo de hábitat en las tasas de descomposición fueron evaluados mediante *anova*, examinando las diferencias en las medias de las estimaciones de k de cada combinación. Los modelos se ajustaron mediante el paquete *nlme* de R (Pihneiro, Bates, DebRoy y Sakar, 2011; The R Development Core Team, 2011).

Las medias de variables químicas de hojarasca se compararon mediante *ancova*, con especie de hojarasca, estado de la hojarasca y tipo de hábitat como los efectos principales categóricos y fecha de recolecta como covarianza.

Resultados

Temperatura, profundidad y cobertura de vegetación

La temperatura media (\pm Error Standard) en sitios abiertos fue de $30,0 \pm 0,1$ °C y de $29,9 \pm 0,1$ °C en microambientes dominados por *T. domingensis*. La profundidad del agua registrada en estos dos tipos de sitios fue similar, con media de $0,57 \pm 0,03$ m en ambientes abiertos y $0,45 \pm 0,08$ m en ambientes dominados por *T. domingensis*. La cobertura superficial de los sitios abiertos fue dominada por el espejo de agua y *E. crassipes*, mientras que las superficies en sitios dominados por la tifa estuvieron cubiertos por macollas.

Pérdida de material de hojarasca

El modelo simple de decaimiento exponencial produjo un ajuste significativo (todos los parámetros estimados fueron estadísticamente distintos de cero ($P < 0,05$)) en la biomasa de hojarasca resultante para todos los grupos de tratamiento (figura 4).

Aunque no se detectaron diferencias en la constante de la tasa de descomposición k entre tipos de hábitat, k se redujo significativamente para la hojarasca de *T. domingensis* en comparación con el material de *E. crassipes*. Además, k fue menor para *E. crassipes* de la estación pasada comparada con los estimados sobre la descomposición de material recientemente colectado. Sin embargo, el estado de la hojarasca no parece afectar la media de k en el caso de hojarasca de *T. domingensis* (especie $P < 0,0001$; estado de hojarasca $P = 0,03$, hábitat $P = 0,86$).

Química de hojarasca

Los valores de concentración de fenoles fueron mayores en *T. domingensis* que en la hojarasca de *E. crassipes* y decrecen en el tiempo en tifa, pero se mantienen estables en el jacinto de agua (figura 5a, especie: $P < 0,001$, día: $P < 0,001$). El porcentaje de lignina se incrementó en el tiempo en ambas especies pero fue mayor en la hojarasca de tifa que en la de jacinto (figura 5b, especie $P < 0,001$, día $P < 0,001$; estado de hojarasca $P = 0,119$). Para ambas especies, la proporción C:N fue generalmente mayor en la hojarasca de la estación anterior comparada con la hojarasca colectada recientemente (figura 6). Pero solo disminuyó en el tiempo con hojarasca de la estación pasada (especie $P < 0,001$, día $P < 0,001$; estado de hojarasca $P < 0,001$; tipo de hábitat $P = 0,910$).

Figura 4. Pérdida media de biomasa de *E. crassipes* y *T. domingensis* a través del tiempo para hojarasca fresca y hojarasca de la estación lluviosa pasada, en ambientes abiertos (fangueados) y dominados por *Typha* (no fangueados). El modelo de decaimiento exponencial es mostrado como línea sólida. Las barras corresponden al error estándar.

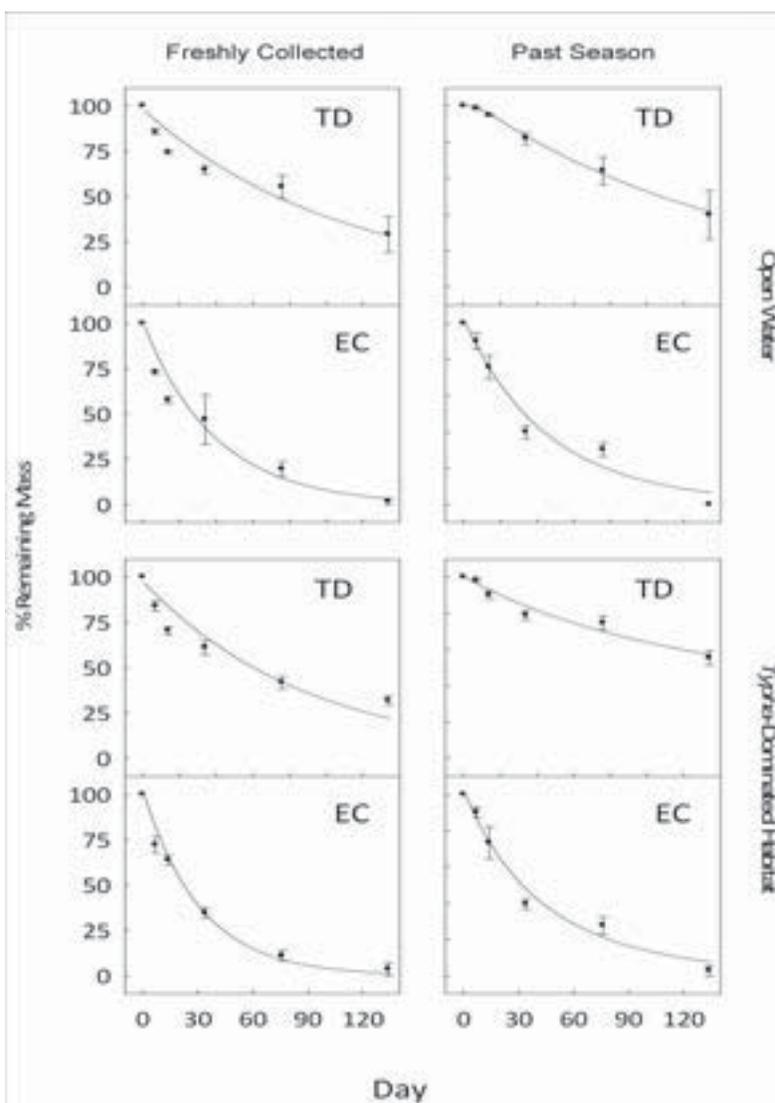
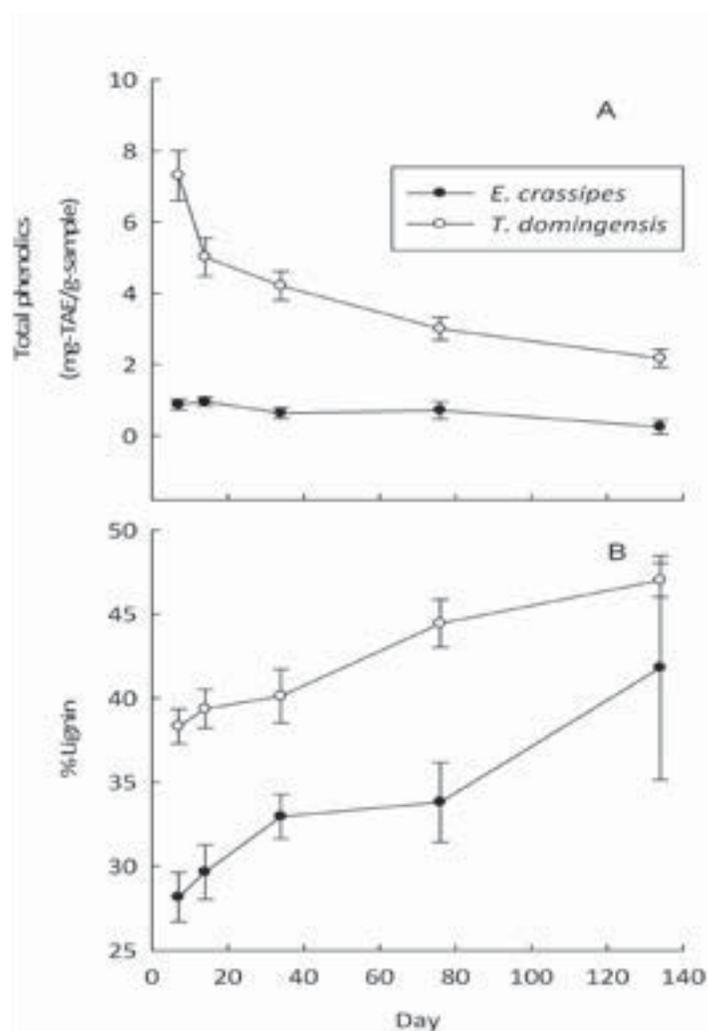


Figura 5. Contenido medio de fenoles (a) y porcentaje de lignina (b) durante la descomposición de biomasa de *E. crassipes* y *T. domingensis*.

Contenido total de fenoles se muestra en mg unidades equivalentes de ácido tánico (TAE) por gramo de muestra. Las barras representan el error estándar.



Discusión

La dinámica de descomposición de biomasa es un importante impulsor de las comunidades en los humedales. La hojarasca y la materia vegetal

muerta proporcionan alimento y refugio para diversas comunidades de origen animal (Brinson et al., 1981; Webster y Benfield, 1986; Covich, Palmer y Crowl, 1999). Además, la inmovilización de nutrientes y la mineralización de la biomasa vegetal son componentes fundamentales en el ciclo de los nutrientes en estos ambientes, lo que a su vez condiciona la diversidad de plantas en ellos (Day, 1982; Jordan, Whigham y Correll, 1989). Por lo tanto, alteraciones en la disponibilidad de la hojarasca en tiempo y espacio pueden tener consecuencias en la ecología de las comunidades del humedal.

En este estudio se encontró que las tasas de descomposición de *T. domingensis* son más reducidas que las estimadas para la hojarasca de *E. crassipes*, como lo señalan las diferentes tasas de decaimiento constante estimadas para las dos especies. Aunque no se detectaron diferencias en las tasas de descomposición por tipo de hábitat, los efectos de las especies de hojarasca en las tasas de descomposición pueden tener una dramática consecuencia para la disponibilidad de hojarasca dentro del humedal Palo Verde.

Dado que el manejo actual de los humedales de Palo Verde conlleva la remoción de la biomasa sobre el suelo de *T. domingensis* y el consecuente establecimiento de otras macrófitas (Andrea-Trama et al., 2009; Osland et al., 2011b), los esfuerzos de manejo afectan la disponibilidad y tipo de biomasa vegetal en el humedal. Mientras se acumula material y hojarasca durante la estación seca y empieza la descomposición en la estación lluviosa, la hojarasca en áreas no manejadas, dominadas por *T. domingensis*, se mantendrá hasta bien avanzada la estación lluviosa, comparada con la de áreas manejadas, donde domina la hojarasca de *E. crassipes*, más rápida en descomponerse.



Arriba: Humedal Palo Verde,
Sergio Padilla.

Derecha: Garzas, Juan José
Pucci

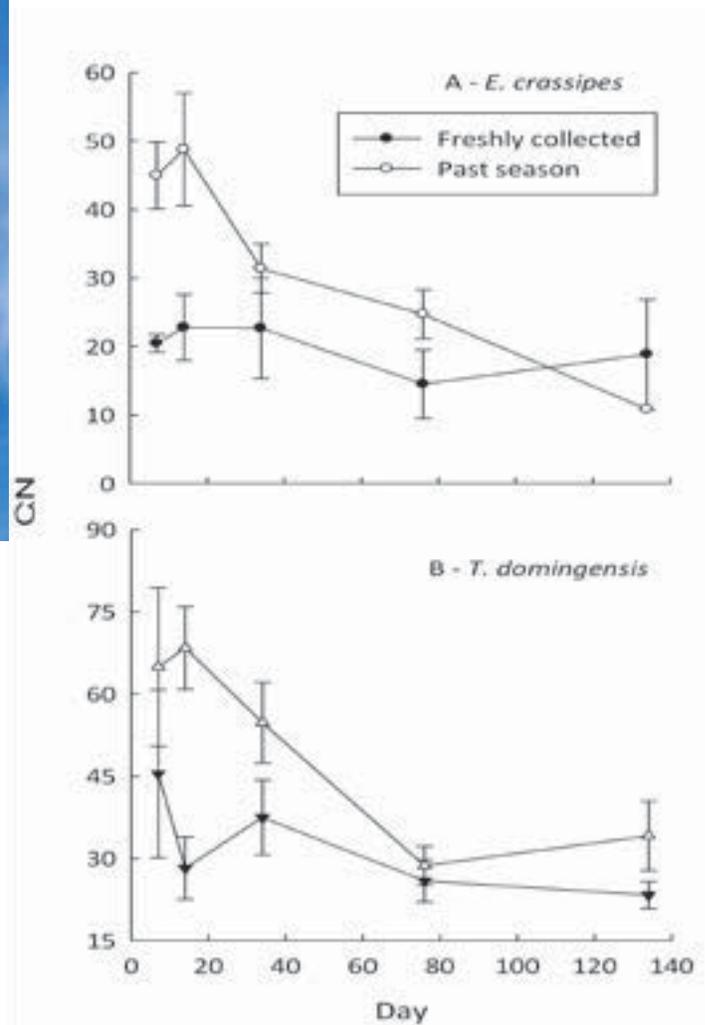
Aunque las tasas de descomposición de hojarascas fueron similares entre los tipos de hábitat, las tasas de descomposición específicas de hábitat pueden ser impulsadas por una variedad de factores, incluyendo los niveles de oxígeno disuelto (Godshalk y Wetzel, 1978), hidrología (Day, 1982; Hammerly, Leguizamon, Maine, Schiver y Pizarro, 1989; Battle y Golladay, 2001; Kelley y Jack, 2002), temperatura (Battle y Mihuc, 2000; Chimney y Pietro, 2006), pH (Benner y Moran, 1985) y las concentraciones de nutrientes encontrados en un sitio determinado (Xie, Yu y Ren, 2004; Rejmánková y Houdková, 2006). La temperatura y la sumersión de hojarasca (profundidad del sitio) son dos factores que median significativamente sobre las tasas de descomposición en sistemas acuáticos (Brinson et al., 1981; Webster y Benfield, 1986). Ambos factores fueron muy similares entre los hábitats analizados por este estudio.

La variación en los índices de descomposición de la hojarasca puede verse afectada por varios factores, incluyendo edad de la planta



(Brock, Huijbregts, Steeg-Huberts y Vlassak, 1982; Carpenter, Odum y Mills, 1983; Morris y Lajtha, 1986). La hojarasca acumulada durante la estación lluviosa pasada naturalmente se encontraba seca; mientras que la hojarasca recién colectada, la cual provenía de plantas que no tenían flores o semillas, se encontraba en una etapa de crecimiento y era probable que los tejidos fueran nuevos. Así, dado que las plantas más viejas tienden a tener menores tasas de descomposición, los índices de descomposición más reducidos de la hojarasca de *E. crassipes* de la temporada pasada, en comparación con la hojarasca recién colectada, pueden deberse a una acumulación de polímeros estructurales en el tejido de las plantas más viejas (por ejemplo, el aumento de celulosa). Los índices de descomposición similares a los observados para ambos estados de la hojarasca de *T. domingensis* pueden ser impulsados por un alto contenido de lignina y baja proporción C:N en los dos tipos de hojarasca.

Figura 6. Razón de carbono-nitrógeno media durante la descomposición de biomasa fresca y de la estación pasada de hojarasca de (a) *E. crassipes* y (b) *T. domingensis*. Las barras representan el error estándar.



La pérdida de masa de hojarasca durante la descomposición, tanto en entornos acuáticos como en terrestres, ocurre en tres etapas: lixiviación de materiales solubles (cationes e hidratos de carbono simples), desdoblamiento de materia lábil y desintegración de materiales recalcitrantes (Godshalk y Wetzel, 1978; Wetzel, 2001). Aunque estas etapas pueden ocurrir simultáneamente, la



Cigüeñuela cuellinegra, Federico Rizo-Patrón

velocidad de pérdida de masa de cada uno de estos componentes resulta en un decrecimiento gradual de materia que puede ser aproximado con modelos exponenciales negativos, como el modelo de decaimiento empleado en este estudio (Godshalk y Wetzel, 1978; Danell y Andersson, 1982; Chimney y Pietro, 2006).

El aumento en la proporción de lignina y la disminución de materiales solubles en agua, tales como compuestos fenólicos, también se ha demostrado en otros estudios (Webster y Benfield, 1986; Chimney y Pietro, 2006). Las ligninas son un grupo de polímeros estructurales recalcitrantes a menudo encontrados en concentraciones que se correlacionan negativamente con las tasas de descomposición de hojarasca, y que pueden

aumentar proporcionalmente en la hojarasca a través del tiempo debido a la descomposición desigual de otros constituyentes más rápidamente degradables (Webster and Benfield, 1986; Taylor, Parkinson y Parsons, 1989).

Alteraciones en la dinámica de la descomposición de los humedales como influencia del manejo y sus consiguientes cambios en las comunidades de macrófitos pueden afectar a otras comunidades y las funciones de los ecosistemas. La mineralización de nutrientes y su retención durante el proceso de descomposición puede ser característica de la especie que se esté descomponiendo (Kao, Titus y Zhu, 2003). En consecuencia, la dinámica de los nutrientes probablemente sea alterada por el tipo de manejo de los humedales.

Por lo tanto, además de alterar la disponibilidad de hojarasca en la época lluviosa debido a tasas de descomposición propias de especies, otros procesos de los humedales pueden ser afectados por el manejo a partir de fangueo.

Los bosques tropicales secos y sus humedales asociados son de los biomas más amenazados a nivel mundial, tanto por la destrucción antropogénica del ambiente como por el cambio climático global (Janzen, 1988; Crow, 2002). Considerando que la dinámica de la descomposición de estos sistemas de humedales ha recibido poca atención, examinar los patrones de descomposición y otras funciones del ecosistema en humedales de bosques secos es fundamental, particularmente en los sistemas administrados, como el Parque Nacional Palo Verde.

Referencias bibliográficas

- Andrea-Trama, F., Rizo-Patron, F., Kumar, A., Gonzalez, E., Somma, D. y McCoy, M. (2009). Wetland Cover Types and Plant Community Changes in Response to Cattail-Control Activities in the Palo Verde Marsh, Costa Rica. *Ecological Restoration*, 27, 278-289.
- Battle, J. y Golladay, S. (2001). Hydroperiod influence on breakdown of leaf litter in cypress-gum wetlands. *The American Midland Naturalist*, 146, 128-145.
- Battle, J. y Mihuc, T. (2000). Decomposition dynamics of aquatic macrophytes in the lower Atchafalaya, a large floodplain river. *Hydrobiologia*, 418, 123-136.
- Benner, R. y Moran, M. (1985). Effects of pH and plant source on lignocellulose biodegradation rates in two wetland ecosystems, the Okefenokee Swamp and a Georgia salt marsh. *Limnology and Oceanography*, 30, 489-499.
- Blackwood, C., Waldrop, M., Zak, D. y Sinsabaugh, R. (2007). Molecular analysis of fungal communities and lacase genes in decomposing litter reveals differences among forest types but no impact of nitrogen deposition. *Environmental Microbiology*, 9(5), 1306-1316.
- Brinson, M., Lugo, E. y Brown, S. (1981). Primary Productivity, Decomposition and Consumer Activity in Freshwater Wetlands. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 12, 123-161.
- Brock, T., Huijbregts, C., Steeg-Huberts, M. y Vlassak, M. (1982). *In situ* studies on the breakdown of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae); Some methodological aspects of the litter bag technique. *Hydrobiological Bulletin*, 16, 35-49.
- Carpenter, J., Odum, W. y Mills, A. (1983). Leaf Litter Decomposition in a Reservoir Affected by Acid Mine Drainage. *Oikos*, 41, 165-172.
- Chimney, M. y Pietro, K. (2006). Decomposition of macrophyte litter in a subtropical constructed wetland in south Florida (USA). *Ecological Engineering*, 27(4), 301-321.
- Covich, A., Palmer, M. y Crowl, T. (1999). The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems - Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience*, 49(2), 119-127.
- Crow, G. (2002). *Aquatic plants of Palo Verde National Park and the Tempisque River Valley*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica. (pp. 296).
- Danell, K. y Andersson, Å. (1982). Dry weight loss and colonization of plant litter by macroinvertebrates: plant species and lake types compared. *Hydrobiologia*, 94, 91-96.
- Day, F. (1982). Litter Decomposition Rates in the Seasonally Flooded Great Dismal Swamp. *Ecology*, 63(3), 670-678.
- Effland, M. (1977). Modified procedure to determine acid-insoluble lignin in wood and pulp. *Tappi*, 60 (10), 143-144.
- Gillespie, T. y Grijalva, A. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology*, 147, 37-47.
- Godshalk, G. y Wetzel, R. (1978). Decomposition of aquatic angiosperms. III. *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. *Aquatic Botany*, 5, 329-354.
- Hammerly, J., Leguizamon, M., Maine, M., Schiver, D. y Pizzarro, M. (1989). Decomposition rate of plant material in the Paraná Medio River. *Hydrobiologia*, 183, 179-184.
- Horn, S. y Kennedy, L. (2006). Pollen Evidence of the Prehistoric Presence of Cattail (*Typha*: Typhaceae) in Palo Verde National Park, Costa Rica. *Brenesia*, 66, 85-87.
- Janzen, D. (1988). *Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem*. Biodiversity. E. O. Wilson, National Academy Press. 521: 130-137.
- Jiménez, J. y González, E. (2001). *La Cuenca del Río Tempisque: Perspectivas para un Manejo Integrado*. Organización para Estudios Tropicales, San José, Costa Rica.
- Jordan, T., Whigham, D. y Correll, D. (1989). The role of litter in nutrient cycling in a brackish tidal marsh. *Ecology*, 70, 1906-1915.
- Kao, J., Titus, J. y Zhu, W. (2003). Differential nitrogen and phosphorus retention by five wetland plant species. *Wetlands*, 23(4), 979-987.
- Kelley, R. y Jack, J. (2002). Leaf litter decomposition in an ephemeral karst lake (Chaney Lake, Kentucky, U.S.A.). *Hydrobiologia*, 482(1-3), 41-47.

- McCoy, M. y Rodríguez, J. (1994). Cattail (*Typha dominguensis*) eradications methods in the restoration of a tropical, seasonal, freshwater marsh. *Global Wetlands: Old World and New*, 469-482.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., De Mello, F., Clemente, J., Jensen, E., Lauridsen, T. y Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52(6), 1009-1021.
- Morris, J. y Lajtha, K. (1986). Decomposition and nutrient dynamics of litter from four species of freshwater emergent macrophytes. *Hydrobiologia*, 131, 215-223.
- Osland, M., González-Jiménez, E. y Richardson, C. (2011a). Coastal freshwater wetland plant community response to seasonal drought and flooding in Northwester Costa Rica. *Wetlands*, 31, 641-652.
- Osland, M., González, E. y Richardson, C. (2011b). Restoring diversity after cattail expansion: disturbance, resilience, and seasonality in a tropical dry wetland. *Ecological Applications*, 21, 715-28.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y The R Development Core Team. (2011). nlme: Linear and Non-linear Mixed Effects Models. *R package version 3.1-102*.
- Rejmánková, E. y Houdková, K. (2006). Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality? *Biogeochemistry*, 80, 245-262.
- Taylor, B., Parkinson, D. y Parsons, W. (1989). Nitrogen and Lignin Content as Predictors of Litter Decay Rates: A Microcosm Test. *Ecology*, 70(1), 97-104.
- The R Development Core Team. (2011). R: A language and environment for statistical computing. 2.13.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <http://www.r-project.org>.
- Villamagna, A. y Murphy, B. (2010). Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biology*, 55(2), 282-298.
- Waterman, P. y Mole, S. (1994). Chapter 4: *Extraction and chemical quantification. Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Oxford, England, Blackwell Scientific Publications: 67-103.



Humedal Palo Verde, Eugenio González

- Webster, J. y Benfield, E. (1986). Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 17, 567-594.
- Wetzel, R. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego, California, USA. (pp. 1006).
- Wieder, W., Cleveland, C. y Townsend, A. (2009). Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology*, 90(12), 3333-3341.
- Xie, Y., Yu, D. y Ren, B. (2004). Effects of nitrogen and phosphorus availability on the decomposition of aquatic plants. *Aquatic Botany*, 80(1), 29-37.

Agradecimientos

Este trabajo fue parcialmente realizado con el apoyo de Holcim, Costa Rica, de una beca NSF-IRES y de la Vicerrectoría de Investigación 741-B1-517 de la Universidad de Costa Rica. Fue importante la asistencia de Diego Zuñiga Escobar.