

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Tesis presentada para optar al grado de Licenciatura en
Ecología y Manejo de Ecosistemas Acuáticos

Descomposición de la hojarasca de *Rhizophora racemosa* en el manglar de Estero
Caballo y Boca Nueva, Humedal Nacional Térraba-Sierpe, Costa Rica

Margarita Loría Naranjo

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO

2014

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Dra. Margarita Silva Benavides
Directora de tesis

Dr. Álvaro Morales Ramírez
Miembro del Tribunal

Dr. Jeffrey Sibaja Cordero
Lector

Javier Trejos Zelaya, Dr.
Decano

Dr. Jorge Cortés Núñez
Lector

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de graduación quisiera agradeceré primero a mi familia: mi mamá, papá y hermana, quienes con su amor incondicional han estado a mi lado durante todos estos años universitarios creyendo en mí y apoyándome para seguir adelante. A mi abuela que es como mi segunda madre y quien ayudó a hacer realidad mi diseño experimental, y a mi abuelo que siempre supo que estudiaría biología marina.

Quiero también agradecer enormemente a mi comité de tesis. Mi tutora Margarita Silva, quien me ha apoyado desde el inicio de este trabajo con su experiencia, consejos y disponibilidad para llegar a concluir esta investigación. Así mismo a Jeffrey Sibaja, quien me ha mostrado una especial atención, siempre con disponibilidad para ayudarme en la resolución de esta tesis, y quien además es una gran persona. Y a Jorge Cortés, quien me ha acompañado y guiado en mi formación académica y profesional a lo largo de los últimos cinco años en el CIMAR.

Además son muchas las personas que han colaborado para que esta tesis se llevara a cabo. He de agradecer al ICE en Buenos Aires de Puntarenas, a Jorge Picado y su equipo de investigación, Carlos y Leo, por el apoyo y la logística brindada durante cada visita al campo. Además, agradezco a Floria Bertsch, Freddy Blanco, Patricia Gutiérrez y Jessenia Rivas, que laboran en el CIA, y quienes siempre me atendieron muy amablemente, apoyándome con la determinación de los nutrientes en las muestras de hojarasca. Al Instituto Meteorológico Nacional por facilitar los datos de temperatura y precipitación del año 2013. Y a don Álvaro Morales, Emma y el resto de personal administrativo y profesional del CIMAR, por su apoyo con el uso de las instalaciones y recursos de este centro de investigación para poder llevar a cabo este trabajo.

Doy las gracias a mis amigas, Pris y Naty, quienes más que amigas son hermanas, siempre dispuestas a escucharme. Agradezco especialmente a mis amigos y colegas Marco, Victoria y Juan Ca quienes me acompañaron largos ratos en el laboratorio, pasándola siempre bien. A Paola Valverde, quien mostró un gran compromiso con la ayuda del procesamiento de las muestras en el laboratorio, y a Alonso Méndez por su colaboración con las imágenes. No puedo dejar de lado a mis

amigos y compañeros universitarios que han creído en mí y de una u otra forma me han apoyado a lo largo de este proceso: Elena, Karla, Aldo, Allan, Andrés, Victoria, Marco, Jose, Eugenia, Marcela, Luis Diego, Adri, Nela, Mauricio, Jennifer, Katherine, Sol y Cristina.

Dedico esta tesis a todas aquellas personas que estudian
y protegen los bosques de manglar.
A quienes encuentran la belleza en sus árboles
y toda la vida que pueden contener.

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Marco teórico	1
1.2 Antecedentes	5
1.3 Justificación	6
2. HIPÓTESIS	8
2.1 Hipótesis	8
3. OBJETIVOS	8
3.1 Objetivo general	8
3.2 Objetivos específicos	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS	9
4.1 Sitio de estudio	9
4.2 Experimento de descomposición (método de bolsas de malla para hojarasca)	12
4.3 Constante de descomposición (k)	14
4.4 Nitrógeno y fósforo contenido en la hojarasca	16
4.5 Análisis de la mesofauna	17
5. RESULTADOS	18
5.1 Constante de descomposición (k)	18
5.2 Nitrógeno y fósforo contenido en la hojarasca	22
5.3 Mesofauna	26
6. DISCUSIÓN	33
6.1 Constante de descomposición (k)	33
6.2 Nitrógeno y Fósforo contenido en la hojarasca	35
6.3 Mesofauna	38
7. CONCLUSIONES	43
8. REFERENCIAS	45
Apéndice I	55
Apéndice II	55
Apéndice III	56
Apéndice IV	57
Apéndice V	57
Apéndice VI	57
Apéndice VII	57
Apéndice VIII	58

Apéndice IX.	58
Apéndice X.	58
Apéndice XI.	58
Apéndice XII.	59

INDICE DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1: Mapa de los dos sitios de muestreo: Estero Boca Nueva y Estero Caballo	11
Figura 2: Sitio 1: Estero Caballo y Sitio 2: Boca Nueva.....	11
Figura 3: Hojas senescentes colectadas y puestas a secar al aire, bolsas de malla con muestras de hojarasca colocadas en el Sitio 1 y en el Sitio 2, tamiz de 250 μ m utilizado	14
Figura 4: Porcentaje de masa remanente durante la estación seca en el Sitio 1 y el Sitio 2	20
Figura 5: Porcentaje de masa remanente durante la estación lluviosa para el Sitio 1 y el Sitio 2	20
Figura 6: Porcentaje de masa remanente a lo largo del tiempo para la estación seca y la época lluviosa	21
Figura 7: Porcentaje de nitrógeno contenido en hojarasca en los sitios de muestreo según la época	23
Figura 8: Porcentaje de fósforo contenido en hojarasca en los sitios de muestreo según la época	24
Figura 9: Número total de individuos de los taxones encontrados en hojarasca del manglar	26
Figura 10: Número de individuos de los principales taxones encontrados a lo largo del tiempo de muestreo según el tiempo y la época	27
Figura 11: Distancia de la similitud entre la composición de la mesofauna contenida en cada uno de los muestreos realizados	28

INDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
Cuadro 1: Porcentaje de masa remanente de la hojarasca de <i>R.racemosa</i>	21
Cuadro 2: Ecuación simple lineal, constante de descomposición y vidas medias asociadas	22
Cuadro 3: R de Spearman para el promedio de los parámetros ambientales medidos.....	22
Cuadro 4: Proporción de fósforo y nitrógeno en las muestras de hojarasca de <i>R. racemosa</i>	24
Cuadro 5: Prueba SIMPER para el factor tiempo según la abundancia de taxones.....	29
Cuadro 6: Prueba SIMPER para el factor sitio según la abundancia de taxones	29
Cuadro 7: Prueba SIMPER para el factor época según la abundancia de taxones.....	30
Cuadro 8: Clasificación por grupo trófico de los diferentes taxones encontrados en las muestras.....	30
Cuadro 9: Prueba SIMPER para el factor tiempo según el grupo trófico	32
Cuadro 10: Prueba SIMPER para el factor sitio según la abundancia de taxones	32
Cuadro 11: Prueba SIMPER para el factor época según la abundancia de taxones.....	32

RESUMEN

Durante el 2013 se estudió la relación entre la actividad biológica ejercida por la mesofauna que coloniza la hojarasca, las condiciones climáticas según la época del año y el tiempo de exposición, con la tasa de descomposición y el contenido de nitrógeno y fósforo en la hojarasca de *Rhizophora racemosa* en dos sitios (Estero Caballo y Boca Nueva) del bosque de manglar del Humedal Nacional Terraba-Sierpe (HNST).

Las constantes de descomposición calculadas durante la estación seca para el Sitio 1 (Estero Caballo) ($k=0.012 \text{ días}^{-1}$) y el Sitio 2 (Boca Nueva) ($k=0.014 \text{ días}^{-1}$) resultaron similares, lo mismo ocurrió en la época lluviosa en el Sitio 1 ($k=0.014 \text{ días}^{-1}$) y el Sitio 2 ($k=0.011 \text{ días}^{-1}$). La constante general para la época seca ($k=0.012 \text{ días}^{-1}$) resultó similar a la época lluviosa ($k=0.012 \text{ días}^{-1}$). Las constantes de descomposición presentan una tendencia a estar asociadas con los factores de salinidad y temperatura del agua. El tiempo y la época del año fueron los factores que presentaron un efecto sobre el porcentaje promedio del nitrógeno y el fósforo contenido en la hojarasca en descomposición. La hojarasca de *R. racemosa* favorece los ciclos de nitrógeno y fósforo, funcionando como un sustrato para retener estos nutrientes limitantes dentro del ecosistema.

Con referencia a la mesofauna presente en la hojarasca en descomposición, los cinco taxones más abundantes fueron: Bivalvia, Gastropoda, Nematoda, Nemertea y Ostracoda. Estos taxones fueron clasificados por su grupo trófico en: suspensívoro (Bivalvia), herbívoro-carnívoro (Nemertea y Gastropoda), detritívoro-herbívoro (Ostracoda, Harparticoida y Gammaridea), y detritívoro-herbívoro-carnívoro-omnívoro (Nematoda). La abundancia de los taxones se relaciona con la pérdida de la masa de hojarasca a lo largo del tiempo de descomposición en el Sitio 1 durante la época lluviosa y en el Sitio 2 durante la época seca. Los valores de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto en el agua en conjunto logran explicar un 25% del cambio observado en la mesofauna de la hojarasca. Estas variables individualmente no explican dicho cambio.

Este estudio evidencia la necesidad de un abordaje integral en la realización de estudios sobre reciclaje de nutrientes, productividad primaria y ecología en el bosque de manglar.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco teórico

Los árboles de mangle, en asociación con otras plantas, hongos, bacterias, microbios, animales y distintos factores abióticos, constituyen lo que se conoce como el ecosistema de manglar (Kathiresan & Bingham, 2001). Los manglares son ecosistemas costeros localizados en estuarios tropicales y subtropicales (Cintrón & Schaeffer-Novelli, 1983) que representan la interfase entre las comunidades terrestres y marinas, y reciben una entrada diaria de agua del océano y agua dulce, sedimentos y nutrientes de los ríos (FAO, 2007).

Estos ecosistemas tienen una distribución tropical que latitudinalmente se restringe entre los 30°N y 30°S (Kathiresan & Bingham, 2001) y globalmente se estima que cubren un área aproximada de 300 000 km² (Nellemann *et al.*, 2009). Su extensión más al norte la alcanzan en Japón y Bermuda, mientras que al sur es en Nueva Zelanda, Australia y Sur África (Kathiresan & Bingham, 2001). Esta distribución es limitada por factores como la temperatura (McLusky & Elliot, 2004; Kathiresan, 2005) y la humedad relativa del suelo, que resulta del balance entre la precipitación, la evapotranspiración, la influencia de las mareas y los ríos (Twilley & Day, 1999). Los manglares más desarrollados existen entre los trópicos de Cáncer y Capricornio, cerca de la línea del Ecuador (Cintrón & Schaeffer-Novelli, 1983), y presentan mayor riqueza de especies en el área Indo-Malaya y en el este de África que en América (Rico-Gray, 1993). Los manglares funcionan como zonas de crianza para organismos de interés comercial (Holguin & Bashan, 2007), adicionalmente, brindan valiosos servicios de retención de sedimentos y sustancias tóxicas transportadas por los cursos de agua, protegen y estabilizan las líneas costeras (Pizarro, Piedra, Bravo, Asch & Asch, 2004), ayudan en el control de la escorrentía, la erosión del suelo, las inundaciones, y reducen daños causados por tormentas, huracanes y tsunamis (Murdiyarso *et al.*, 2009).

A lo largo del continente americano existen cuatro especies del género *Rhizophora* (Linneo, 1753) (Rhizophoraceae), cuatro del género *Avicennia* (Linneo, 1753) (Acanthaceae), y las especies

Laguncularia racemosa (L) (Gaertn.f., 1805) (Combretaceae), *Conocarpus erectus* (Linneo, 1753) (Combretaceae) y *Pelliciera rhizophorae* (Triana & Planchon, 1862) (Tetrameristaceae), (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez 1999). Para el caso de las especies del género *Rhizophora*, Jiménez (1987) propone la existencia de tres especies a lo largo de la costa Pacífica costarricense: *Rhizophora mangle* (Linneo, 1753), *Rhizophora harrisonii* (Leechman, 1918) y *Rhizophora racemosa* (Meyer, 1818). Sin embargo, es evidente un alto grado de hibridización (Jiménez, 1999) representada en la gran variación morfológica de los individuos, debido al amplio ámbito de condiciones ambientales en las que crece el género y la extensa distribución geográfica que abarca (Jiménez, 1994).

La especie *R. racemosa* es común en la costa Pacífica de Costa Rica y ha sido reportada desde el sistema estuarino de Chantuto-Panzacola en Chiapas, México hasta el Ecuador (Jiménez, 1994). Generalmente domina los sitios en las partes convexas de los meandros con substratos consolidados, ocupando lugares más internos que *R. mangle* (Jiménez, 1988a). Además, *R. racemosa* presenta troncos generalmente rectos y bien formados que pueden alcanzar hasta 35 m de altura (Jiménez, 1994), las inflorescencias son globulares con ramas y pedúnculos cortos y pueden tener entre 16 y 33 flores (Jiménez, 1987). En la costa Pacífica de Costa Rica la floración se ha reportado entre los meses de febrero y abril (Jiménez, 1994).

Los manglares y sus especies de árboles poseen múltiples valores ecológicos, económicos y sociales (Bandaranayake, 1998). Entre sus atributos ecológicos más importantes se puede mencionar: la producción de hojarasca, detritos y compuestos orgánicos que sirven como fuente de alimentación en complejas redes alimentarias que involucran una gran cantidad de organismos como peces, cangrejos, camarones, moluscos, entre otros (Vannucci, 2004); muchos de los cuales serán reclutados en bancos pesqueros (Holguin & Bashan, 2007). Así mismo, la cantidad de carbono que estos ecosistemas almacenan, sobre todo en su sedimento, es bastante alta, siendo actores importantes en la mitigación del cambio climático (Murdiyarso *et al.*, 2009; Nellemann *et al.* 2009).

Los ecosistemas de manglar presentan la mayor concentración de carbono en el primer metro de perfil del suelo (Donato *et al.*, 2011; Sifleet, Pendeton & Murray, 2011); además, este suelo constituye la mayor reserva de elementos orgánicos e inorgánicos en el bosque de manglar (Alongi, 2009). Elementos como el nitrógeno y el fósforo son comúnmente nutrientes limitantes en los bosques de manglar y otros ecosistemas estuarinos (Alongi, 1994; Alongi, 2009; Rogers, 1997), ya que de su disponibilidad depende la productividad primaria de éstos bosques (Rogers, 1997).

Las bacterias aeróbicas y anaeróbicas presentes en el suelo juegan un papel vital en la toma y ciclado de nutrientes en el manglar. La alta actividad de la comunidad bacteriana subterránea en los sedimentos indica que éstos ecosistemas son sitios importantes de descomposición de materia orgánica y diagénesis (Alongi, 1994). Uno de los componentes de la materia orgánica, la hojarasca, se descompone no sólo gracias a los cambios químicos en las hojas por degradación enzimática, sino también por los cambios en la composición de los microbios que han colonizado la materia (Alongi, 2009). Las bacterias llegan a formar biopelículas sobre las hojas, utilizándolas como sustrato para aprovechar los carbohidratos, proteínas, grasas y lignocelulosa como fuente de energía (Díaz, Castro & Manjarres, 2010), y aumentar de esta forma el contenido proteínico del detritos vegetal por medio de la descomposición de sus componentes refractarios (Alongi, 1994). Varios estudios atribuyen el aumento del nitrógeno en la hojarasca en descomposición a la acción microbiana y sus productos derivados (D’Croz, Del Rosario & Holness, 1989; Díaz, 1993; Wafar, Untawale & Wafar, 1997; Dewiyanti, 2010). En los manglares se han identificado bacterias fijadoras de nitrógeno como *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Clostridium*, *Klebsiella*, *Vibrio* y *Phyllobacterium* (Shaoo & Dhal, 2009). Este material enriquecido por bacterias y otros microbios es ingerido por organismos detritívoros, los cuales encuentran en la hojarasca un considerable valor nutritivo por medio de la digestión de las bacterias y sus mucus (Cintrón & Schaeffer-Novelli, 1983; Alongi, 1994).

Por otro lado, durante la descomposición, el fósforo es liberado en formas orgánicas e inorgánicas disueltas. Las formas inorgánicas disueltas del fósforo se unen fácilmente con una

variedad de cationes, particularmente Ca^{2+} y Fe^{2+} , formando precipitados insolubles (Alongi, 2009). La presencia de bacterias sulfato reductoras de géneros como *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfosarcina* y *Desulfococcus* juegan un papel clave en la disponibilidad del hierro y el fósforo en los sedimentos (Shaoo & Dhal, 2009). De este modo, la hojarasca resulta ser un sustrato potencial para la acumulación y reciclaje del fósforo y el nitrógeno.

Además de la actividad microbiana mencionada anteriormente, en las fases posteriores de descomposición participa la mesofauna, que incluye organismos como poliquetos, anfípodos, nemátodos, bivalvos, gastrotrícos y otros (Gray & Elliot, 2009), y ejerce un gran impacto en el proceso de descomposición de las hojas de mangle. Se ha observado que al excluir la mesofauna, la velocidad de los procesos de descomposición de la hojarasca se reduce hasta en un 50% (Powers *et al.*, 2009), lo cual sugiere que estos organismos juegan un papel importante en explicar los patrones de descomposición.

Hay cuatro procesos básicos que facilitan la descomposición de las hojas de mangle (Swift, Anderson & Heal, 1979): 1) el lavado de los compuestos solubles en las hojas, 2) la colonización por parte de los microorganismos, 3) el consumo del material vegetal por parte de la mesofauna, y 4) la acción conjunta de las fuerzas físicas que componen el ecosistema, como la frecuencia de la marea (Ashton, Hogarth & Ormond, 1999), la temperatura y la precipitación (Kathiresan & Bingham, 2001; Dewiyanti, 2010) sobre el material en descomposición. Debido a que la mayoría de los compuestos solubles en las hojas se remueven durante los primeros días de exposición, el proceso de descomposición de la hojarasca inicialmente es rápido y luego tiende a disminuir su velocidad (Fell, Master & Wiegert 1984).

La tasa C:N en las hojas es un parámetro comúnmente utilizado para la estimación de la degradabilidad de la materia orgánica, ya que entre menor sea C:N, más fácil será la descomposición del material (Dewiyanti, 2010). Además, la tasa de descomposición en los manglares puede estar gobernada por factores externos como el tipo de sustrato, el oxígeno disuelto, la salinidad del suelo (Lugo & Snedaker, 1974; Singh, Garge & Mall, 1993; Galeano,

Mancera & Medina, 2010) y el tipo de bosque de manglar (Twilley & Day, 1999).

1.2 Antecedentes

Existe una cantidad considerable de investigaciones sobre la descomposición de hojarasca para las especies de mangle a nivel mundial, por ejemplo en Australia (Robertson, 1988), Malasia (Ashton *et al.*, 1999), India (Mall, Singh & Garge, 1991; Singh *et al.*, 1993; Wafar *et al.*, 1997), Japón (Mfilinge, Atta & Tsuchiya, 2002), Norteamérica (Day, 1982; Twilley, Lugo & Patterson-Zucca 1986), Centroamérica (D`Croz *et al.*, 1989; Díaz, 1993; Middleton & McKee, 2001), y Suramérica (Twilley *et al.*, 1997; Sierra-Rozo, Mancera & Santos-Martínez, 2009; Galeano *et al.*, 2010). Además, existen otros estudios más generales sobre este proceso en las regiones tropicales (Twilley *et al.*, 1997; Powers *et al.*, 2009). Para Costa Rica únicamente existe un estudio sobre descomposición de hojarasca de *Rhizophora* sp. (Díaz, 1993) en el manglar de Punta Morales, en el Golfo de Nicoya.

D`Croz *et al.* (1989), en Panamá, así como Middleton y McKee (2001), en Belice, llevaron a cabo estudios de descomposición de hojas, ramas y raíces en un bosque de mangle, considerando el papel de los invertebrados en el consumo de las hojas. Para Costa Rica, Díaz (1993) realizó un estudio sobre la productividad y descomposición de la hojarasca de *Rhizophora* sp. en el Golfo de Nicoya comparando dos tipos de muestreo: bolsas de hojarasca y hojas atadas. Díaz (1993) obtuvo una constante de descomposición (k) de hojarasca para determinar la pérdida de peso seco del material foliar y no encontró diferencias significativas en la constante calculada entre métodos.

Los manglares del Pacífico costarricense pueden clasificarse en tres regiones principales: Pacífico Norte, Central y Sur (Jiménez, 1994). La zona del Pacífico Sur comprende desde el Humedal Nacional Terraba-Sierpe (HNTS) hasta la frontera con Panamá (Silva-Benavides, 2009). Quesada, Cortés, Alvarado & Fonseca (2006) indican que el manglar del HNTS se encuentra dominado por especies del género *Rhizophora*. Este manglar es el más grande del país, con una extensión aproximada de 17 736 hectáreas (Windevoxhel-Lora, 1998). Mainardi (1996) describe 12 comunidades boscosas naturales en el trayecto entre Sierpe y Boca Guarumal, las cuales divide en

tres grandes zonas del delta: superior, intermedio e inferior. Además, Mainardi (1996) presenta las áreas basales, alturas, densidades, promedio de la distancia a la altura del pecho (DAP) y datos de regeneración para cada especie que conforma estas comunidades. También, para este bosque se han analizado las concentraciones de calcio, magnesio, potasio, cobre, zinc, manganeso, nitrógeno y fósforo en hojas verdes y senescentes de diferentes especies (Soto, 1992). Soto (1992) encontró una concentración menor de nitrógeno y fósforo en las hojas senescentes con respecto a las hojas verdes, lo que sugiere que hay una movilización de nutrientes desde las hojas de mayor edad a otras partes de la planta antes de que éstas se caigan. Adicionalmente, Soto (1992) hace una comparación de la concentración de éstos elementos entre las especies y atribuye las diferencias encontradas a las variaciones ambientales en las que se encuentran sometidas. A pesar de estos estudios, en el manglar del HNTS no se ha abordado una investigación sobre la descomposición de hojarasca de las especies que lo conforman y la importancia de este proceso para la ecología y mantenimiento del ecosistema.

1.3 Justificación

La región del Pacífico centroamericano, caracterizada por tener una gran extensión de formaciones desarrolladas y diversas de manglar, se encuentra entre las áreas menos estudiadas en términos de ecología de manglares (Jiménez, 1988b; Quesada *et al.*, 2006). Esto a pesar de todos los valores ecológicos y sociales que poseen estos bosques.

Los manglares funcionan como grandes sumideros de carbono, capaces de almacenar más carbono que los bosques templados y tropicales de altitudes mayores (Van Lavieren *et al.*, 2012). Identificar los factores que regulan la descomposición de la materia orgánica en éstos ecosistemas ricos en carbono es indispensable para el entendimiento del balance actual y futuro de este elemento (Cleveland, Reed & Townsend, 2006).

Existe un alto grado de intercambio de carbono a diferentes escalas espaciales entre los ecosistemas tropicales costeros. Los manglares pueden servir como exportadores de carbono disuelto o particulado, pero también importan materia orgánica proveniente de ecosistemas

colindantes (Bouillon & Connolly, 2009). La hojarasca representa un componente abundante de producción vegetal sobre la superficie de un bosque de manglar (Lacerda, 2002; Yong, Baipeng, Guangcheng & Yan, 2011) y una forma de incorporar carbono al suelo (Sifleet *et al.* 2011). Caracterizar su tasa de descomposición aporta al desarrollo de modelos integrados de flujo de carbono y otros nutrientes a través de los ecosistemas costeros (Montagnini & Jordan, 2002; Bouillon & Connolly, 2009).

Quesada *et al.* (2006) señalan que, entender cómo fluctúan los nutrientes en los manglares puede ayudar a diseñar futuros planes de manejo e identificar las principales causas del deterioro de éstas áreas. En la productividad de los manglares, el nitrógeno y el fósforo, al ser elementos limitantes, juegan un papel importante (Alongi, 2009). El nitrógeno es abundante en las principales biomoléculas de la materia viva (Maldonado, 2008), como aminoácidos, numerosas coenzimas, pigmentos y productos secundarios (Mazliak, 1976). Por otra parte, el fósforo forma los enlaces diéster de los ácidos nucleicos y en los fosfolípidos de las moléculas y estructuras celulares vegetales; además, forma los enlaces hídricos del ATP o del ADP por lo que desempeña un papel importante en la fotosíntesis, la respiración y el metabolismo energético de la planta (Azcón-Bieto & Talón, 2008). Estimar la cantidad de estos elementos en las hojas en descomposición a lo largo del tiempo permite conocer qué tan rápido la hojarasca es capaz de ceder éstos nutrientes a los distintos componentes del ecosistema.

Es importante considerar la mesofauna herbívora, ya que ejerce un efecto sobre el proceso de descomposición. La mesofauna es un término usado para definir una gran variedad organismos que habitan los sedimentos y la materia orgánica, cuyo tamaño se encuentra entre los 0.5 mm y 1 mm (Dittmann, 2001). Muchos organismos que habitan en los manglares aprovechan la biota asociada y los nutrientes brindados por las hojas de manglar para su desarrollo y crecimiento. Tal es el caso de algunos moluscos, peces y crustáceos, que a la vez son de gran interés comercial para consumo alimenticio humano, y por lo tanto representan una fuente de trabajo para las familias que pescan en las áreas aledañas a las zonas de manglar.

La descomposición de hojarasca en manglares es compleja, y no sería posible entenderla si no se logra integrar los factores abióticos y bióticos que la conforman. En los manglares del HNTS aún no se ha llevado a cabo ningún estudio sobre la descomposición de hojarasca, ni sobre los factores que influyen en ella. Es por esto, que investigaciones en el tema podrán contribuir a un mayor entendimiento del funcionamiento del ecosistema, al mismo tiempo en que se aporta al conocimiento de la biología de un manglar sumamente importante para Costa Rica como lo es el del HNTS.

2. HIPÓTESIS

2.1 Hipótesis de trabajo

- a) La tasa de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* varía entre época seca y lluviosa, con una mayor descomposición en la época lluviosa.
- b) La tasa de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* varía entre sitios (Estero Caballo y Boca Nueva), según las variables ambientales propias de cada lugar (salinidad, oxígeno disuelto, temperatura).
- c) La concentración de nutrientes (nitrógeno y fósforo) fluctúa a través del tiempo en la hojarasca en descomposición de *R. racemosa*.
- d) La tasa de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* varía según la composición y abundancia de la mesofauna encontrada en las muestras de hojas.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Cuantificar la tasa de descomposición y el contenido de nitrógeno y fósforo en la hojarasca de *R. racemosa* en dos sitios del manglar del HNTS, en relación con las condiciones climáticas según la época del año, el tiempo de descomposición y la actividad biológica.

3.2 Objetivos específicos

- a) Cuantificar la pérdida de masa en la hojarasca de *R. racemosa* a través del tiempo de descomposición.
- b) Cuantificar las constantes de descomposición (k) de la hojarasca de *R. racemosa* durante la época seca y la época lluviosa y en los dos sitios estudiados: Boca Nueva y Estero Caballo.
- c) Relacionar las constantes de descomposición (k) de la hojarasca de *R. racemosa* con las siguientes variables ambientales: oxígeno disuelto, salinidad y temperatura del agua.
- d) Cuantificar el contenido de nitrógeno y fósforo de la hojarasca en descomposición de *R. racemosa* a través del tiempo.
- e) Identificar y cuantificar los principales taxones de mesofauna que colonizan las muestras de la hojarasca degradada de *R. racemosa*.
- f) Analizar la relación entre la velocidad de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* con la mesofauna.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

El Humedal Nacional de Térraba-Sierpe (HNTS) se encuentra en la provincia de Puntarenas, en el cantón de Osa entre 8°47' y 9°03' N y 83°29' y 83°38' W (Fig. 1). El HNTS está formado por dos regímenes hídricos diferentes: el Río Grande de Térraba y el Río Sierpe. Este humedal se caracteriza por ser un cuerpo de agua estuarino intermareal con canales de drenaje, dominado por bosques palustrinos que se inundan por influencia de las mareas, mientras que el humedal que rodea el Río Sierpe es pantanoso, el cual forma meandros dominados por un sistema lacustrino-palustrino (Córdoba-Muñoz, Romero-Araya & Windelvoxhel-Lora, 1998). El HNTS presenta una fuerte influencia de las mareas que favorece la formación de importantes barreras litorales de sedimento (Jiménez, 1999).

El HNTS cuenta con una cobertura de manglar de 17 736 hectáreas que representa

aproximadamente el 40% de los manglares de Costa Rica (Windevoxhel-Lora, 1998) y la mayor extensión de manglar continua en el país (Mainardi, 1996). Este humedal se localiza entre los 0 a 5 m.s.n.m., presenta una temperatura promedio de 26.7°C y una precipitación anual promedio de 4 000 mm (Sierra *et al.*, 2007). Córdoba-Muñoz *et al.* (1998), indican que las especies de mangle presentes en el HNTS son: *R. mangle*, *R. harisonii*, *R. racemosa*, *L. racemosa*, *C. erectus*, *P. rhizophorae*, *Avicennia germinans* (Linneo, 1753) y *Avicennia tonduzii* (Moldenke, 1938). Según datos del IMN (2014), la precipitación anual para el 2013 en la zona fue de 3 301 mm. Mientras que la temperatura promedio para este mismo año fue de 26.6°C. Debido a la presencia de la cordillera de Talamanca, se bloquea la acción de los vientos alisios en esta región, provocando una estación seca corta, marcada principalmente durante enero y febrero (Jiménez, 1999).

Además de su importancia biológica, el HNTS es un importante sitio arqueológico, ya que habría sido habitado por distintos pueblos indígenas desde los 300 d.C. Hoy en día, sigue teniendo gran valor para la comunidad indígena de Boruca, un pueblo que visita el humedal una vez al año para extraer las tintas del molusco *Plicopurpura columellaris* (Lamark, 1816) y de esta forma decorar sus prendas personales (Cedeño, López, Villalobos & Hernández, 2012).

En marzo 1994 se estableció mediante el Decreto Ejecutivo No. 22993 la creación del HNTS (MIRENEM, 1994) y en 1995 se declaró sitio de importancia internacional por la convención RAMSAR. A pesar de la legislación nacional e internacional que lo protege, las presiones sobre el ecosistema de manglar en HNTS han aumentado sustancialmente debido a la contundente expansión agrícola, el cambio de uso de la tierra, la acuacultura de camarón, la tala ilegal para el pastoreo y las presiones demográficas (Windevoxhel-Lora, 1998; Sierra *et al.*, 2007; Cedeño *et al.*, 2012).

En el 2013 se oficializa el Plan de Manejo del HNTS a partir de su publicación en la Gaceta N° 242. Este Plan de Manejo zonifica el humedal y describe los controles de gestión y el nivel de intervención aceptable para cada zona. Así mismo, crea la Unidad de Gestión del HNTS, la cual debe ejecutar, fiscalizar y regular los distintos programas y acciones que garanticen un

cumplimiento del Plan de Manejo (MINAET, 2013).

Para el presente estudio, los muestreos se realizaron en los sitios Estero Caballo y Boca Nueva. Estero Caballo es un sitio ubicado en la cuenca del Río Sierpe, mientras que Boca Nueva se encuentra en la cuenca del Río Grande de Térraba. Ambos sitios se encuentran dominados por *R. racemosa* en las orillas del canal. En Estero Caballo, *R. racemosa* se encuentra mezclado con individuos de *R. mangle*, mientras que en Boca Nueva hay algunos individuos de *P. rhizophorae* (Fig. 2).

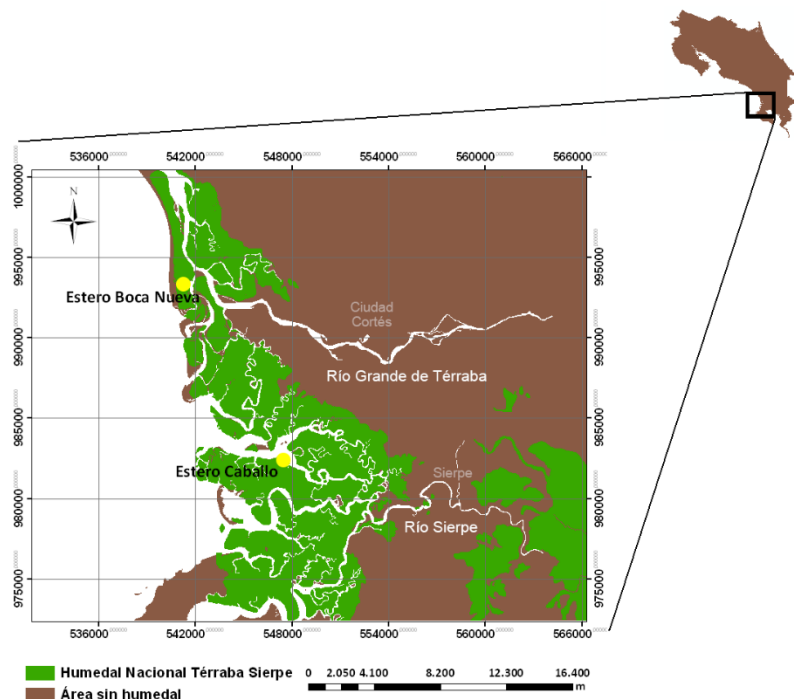


Figura 1. Mapa de los dos sitios de muestreo: Estero Boca Nueva y Estero Caballo, Puntarenas, Costa Rica. En ambos sitios domina la especie *R. racemosa* (Elaborado por Elena Vázquez).

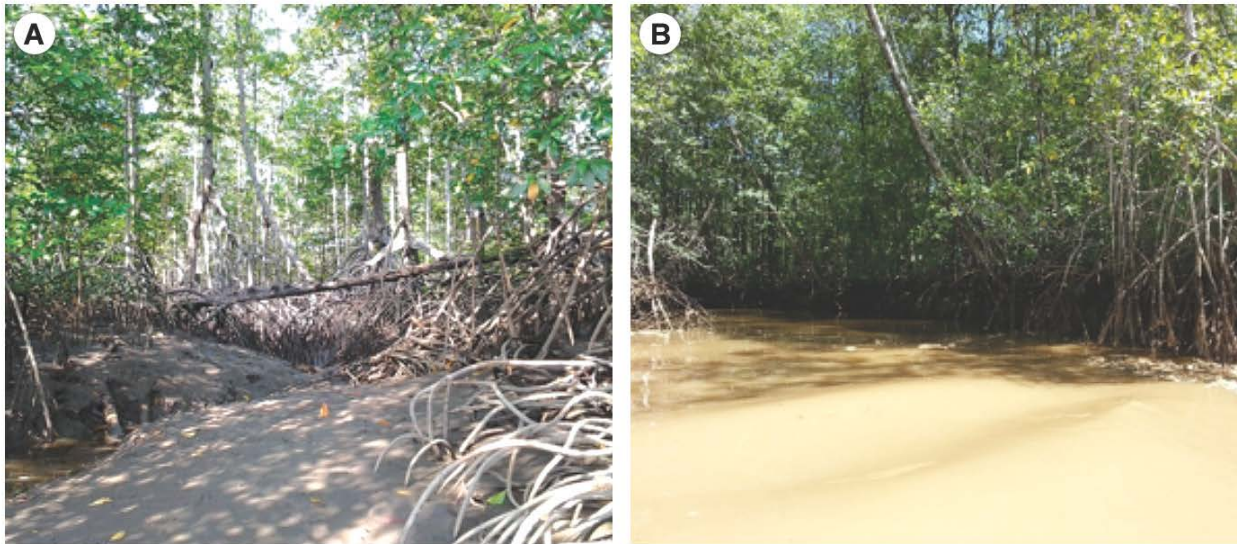


Figura 2. **A.** Sitio 1: Estero Caballo (sector Las Asesinas) cuenca del Río Sierpe, Puntarenas, Costa Rica. **B.** Sitio 2: Boca Nueva, cuenca del Río Térraba, Puntarenas. Ambos sitios dominados por *R. racemosa*.

4.2 Experimento de descomposición (método de bolsas de malla para hojarasca)

Se realizaron diez giras al campo en el 2013. Cinco giras durante la época seca: 15 de enero, 28 de enero, 11 de febrero, 11 de marzo, 8 de abril y 5 de mayo; y cinco giras durante la época lluviosa: 13 de julio, 29 de julio, 12 de agosto, 9 de septiembre, 7 de octubre y 4 de noviembre, (dos series de experimentos, una para cada época). Al inicio de cada serie de experimentos (enero - época seca y julio - época lluviosa), se llevaron a cabo dos giras de campo debido a la rápida descomposición de la hojarasca que se presenta durante los primeros días del experimento (Fell *et al.*, 1984). De este modo, se obtuvieron datos de la descomposición de la hojarasca a los 15, 30, 60, 90 y 120 días para cada una de las dos series de experimentos.

En cada uno de los sitios se colectaron hojas senescentes de *R. racemosa*, caracterizadas por presentar una coloración amarillenta, y con ningún o algún grado leve de deterioro. Se aplicó el método de bolsas de malla sintética para hojarasca (Roberts, Long, Tieszen & Beadle, 1987), con dimensiones de 10 x 20 cm y un tamaño de poro de 1 mm.

Las hojas senescentes extraídas del manglar se lavaron y secaron al aire por 12 horas para extraer su humedad superficial y mantener su peso fresco. Después de este periodo de tiempo, se pesaron 10 g de hojarasca y se colocaron en cada una de las bolsas de malla utilizadas. En cada sitio

de muestreo se colocaron 50 bolsas, las cuales se fijaron al azar a las raíces o troncos firmes de mangle, quedando expuestas a la acción de las mareas y a las diferentes condiciones ambientales según la época del año (Fig. 3). A modo de control inicial, con muestras de hojarasca senescentes de *R. racemosa*, a los cero días de descomposición se calculó el peso seco de 10 g y se midió el contenido de nitrógeno y fósforo. Esto con el fin de obtener un valor referente para el cálculo de la ecuación de la constante de descomposición (k).

Durante cada muestreo realizado se tomaron las siguientes variables ambientales: salinidad (UPS), temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg O₂/L) del agua en cada sitio. Los datos de precipitación (mm) y temperatura ambiental (°C) se obtuvieron de la estación del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) en Palmar Norte, la cual registra la precipitación y temperatura todos los días del año.

En el campo, la medición de la salinidad del agua se realizó con un refractómetro portátil (ATAGO S/Mill-E). Para la medición de oxígeno disuelto y temperatura del agua se utilizó un oxímetro (YSI 52). Las mediciones de éstos parámetros se llevaron a cabo durante la marea intermedia (después del pico de marea alta pero antes de la marea baja), en el canal contiguo a los sitios de muestreo.

Durante cada visita al campo se colectaron diez bolsas en cada uno de los sitios. Únicamente en las giras de septiembre, octubre y noviembre no fue posible colectar un total de diez bolsas por sitio debido al extravío de algunas bolsas. Las bolsas fueron transportadas al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), en la sede Rodrigo Facio de la Universidad de Costa Rica (UCR), San Pedro, San José. Posteriormente, las muestras se lavaron cuidadosamente con agua en un tamiz de 250 µm, con el propósito de eliminar el barro adherido a los restos de hojas y extraer la mesofauna mayor a 250 µm presente en las muestras. Los organismos se conservaron en alcohol al 70% hasta su identificación (Fig. 3). Posterior a la limpieza de las muestras de hojarasca de cada bolsa, se secaron a una temperatura de 60°C durante 72 horas hasta alcanzar un peso constante. El peso seco de las muestras se obtuvo a partir del pesaje

en una balanza granataria (Deaver SI-603).

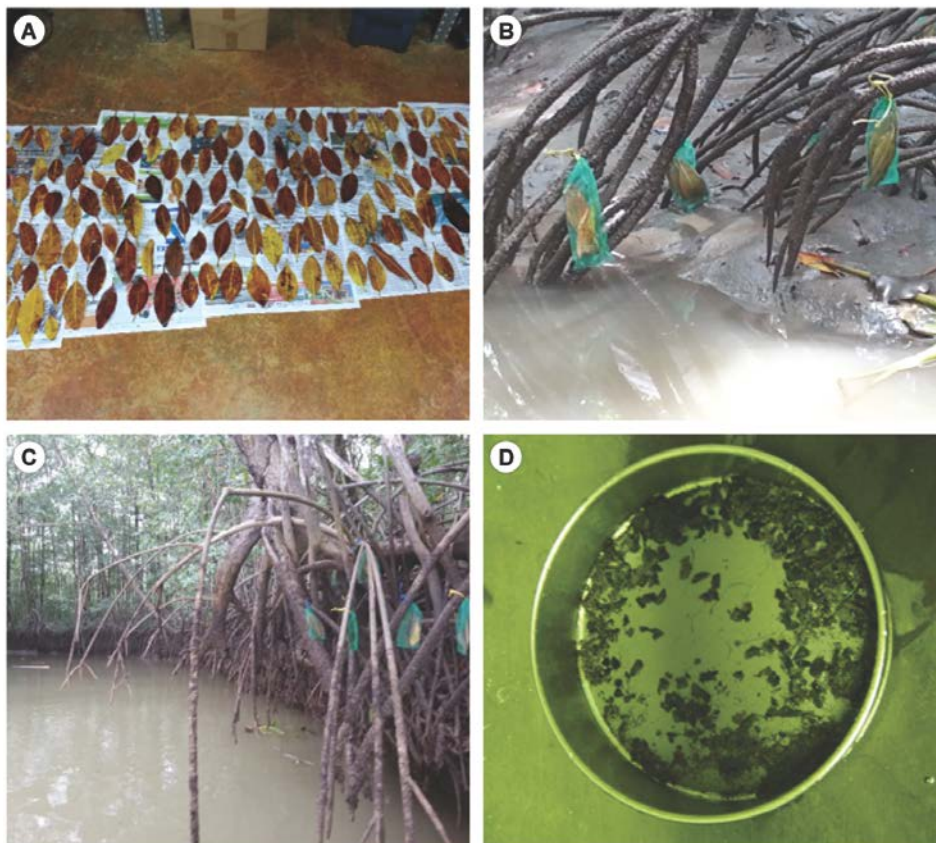


Figura 3. A. Hojas senescentes de *R. racemosa* colectadas y puestas a secar. B. Bolsas de malla la hojarasca colocadas en el Sitio 1 (Estero Caballo). C. Bolsas de malla con la hojarasca colocadas en el Sitio 2 (Boca Nueva). D. Tamiz de 250 μ m utilizado para limpiar la hojarasca. Puntarenas, Costa Rica.

4.3 Constante de descomposición (k)

Para la tasa de descomposición de la hojarasca, se utilizó la función simple lineal y la función simple exponencial (las cuales son las funciones más utilizadas), ambas describen el proceso de descomposición (Wieder & Lang, 1982):

$$\ln(X) = -k * t \quad \text{y} \quad X = e^{-kt}$$

donde,

k: constante de descomposición.

t: tiempo de descomposición.

X: peso de hojarasca remanente (X_t/X_0).

X_0 : peso de la hojarasca en el tiempo 0.

X_t : peso de la hojarasca en el tiempo t.

La constante de descomposición k es una medida muy utilizada en los estudios de descomposición de materia orgánica, la cual permite obtener una tendencia en la pérdida de peso de la hojarasca en el tiempo (Satchell, 1974). La constante k es la pendiente de una regresión lineal o exponencial de la fracción de peso remanente de las hojas (Satchell, 1974). Los valores de k comprenden de 0 a 1, entre más cercano sea el valor de la constante k a 1, el proceso de descomposición de hojarasca será más rápido en comparación con valores de k cercanos a cero (Fell *et al.*, 1984). Ananda, Shidar, Raviraja & Baerlocher (2007) clasifican la velocidad de la descomposición de la hojarasca a partir de la constante de descomposición (k) en tres categorías: rápido si k es mayor a 0.01 días^{-1} , medio si k se ubica entre 0.005 y 0.01 días^{-1} , y lento si k es menor a 0.005 días^{-1} . Este estudio se basó en la clasificación de Ananda *et al.* (2007) para establecer las velocidades de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* en los dos sitios estudiados del HNTS. Se obtuvo una constante de descomposición (k) al final de cada época de muestreo (lluviosa o seca) en cada uno de los dos sitios. Así mismo, se calculó la vida media ($t_{1/2}$) a partir de las constantes de descomposición, según la ecuación: $t_{1/2} = \ln 2 / k$.

Con el programa PAST, mediante ANCOVA de una vía, se calculó la igualdad entre las pendientes (k) a través de las ecuaciones simples lineales desarrolladas para cada sitio en cada época, de modo que se valore si era posible obtener una sola constante de descomposición (k) por época (seca y lluviosa).

Se llevó a cabo una prueba de t-student para analizar si las precipitaciones y temperaturas registradas por el IMN durante el 2013 en cada uno de los meses muestreados diferían según la época del año. Para llevar a cabo esta prueba de t-student se comprobó que los datos presentaran una distribución normal (Apéndice I).

Con el programa PAST se realizaron correlaciones de Spearman para identificar cual o cuales variables ambientales (oxígeno disuelto del agua, temperatura del agua, salinidad del agua, temperatura ambiental y precipitación) se encontraban más relacionadas con las constantes de descomposición (k) obtenidas. Esta prueba es no paramétrica, y en el caso de una muestra pequeña,

PAST ajusta de la mejor manera la correlación según las permutaciones obtenidas (Hammer, 2014).

4.4 Nitrógeno y fósforo contenido en la hojarasca

La hojarasca contenida en cinco bolsas por sitio fue debidamente secada y pesada, posteriormente estas muestras fueron sometidas a análisis de laboratorio para obtener el contenido de nitrógeno y fósforo total según el protocolo de Análisis Foliar Químico Completo utilizado en el Centro de Investigaciones Agronómicas (Kalra, 1998). Para el contenido de nitrógeno se utilizó el método de Autoanalizador de Nitrógeno por Combustión Seca, y para el fósforo el método de Espectrometría de Emisión de Plasma (Kalra, 1998). Los resultados del contenido de estos elementos en las muestras se expresan en porcentaje.

A partir del contenido inicial del nitrógeno y fósforo en las muestras de hojarasca, se calcularon las proporciones de dichos nutrientes a lo largo del tiempo de descomposición para cada sitio durante la época seca y la lluviosa. En la época lluviosa, se calculó la tasa C:N de las muestras de hojarasca al día 0 y al día 120, esto con el fin de caracterizar dicha proporción al inicio y al final del proceso de descomposición de la hojarasca en *R. racemosa*.

Se usó el programa estadístico R para realizar pruebas de ANDEVA de dos vías ($\alpha= 0.05$) y así comprobar el efecto de los factores (época, sitio y tiempo) sobre el contenido de nitrógeno y fósforo, así como interacción entre los factores. La normalidad de los datos y la homogeneidad de varianzas se comprobaron con las pruebas de Shapiro-Wilk y Barlett, respectivamente. En los casos en los que no se dio una distribución normal o una homogeneidad de varianza se procedió a realizar la mejor transformación según el método de Box Cox (Quinn & Keough, 2002), para así cumplir con los supuestos de ANDEVA. En el Apéndice II se presenta un resumen del procedimiento. Además, se consideró el poder (β) de la prueba, que es la probabilidad de cometer un error tipo II (no rechazar la hipótesis nula cuando es falsa), y así se determinó que el tamaño de muestra sometido a la ANDEVA era adecuado, con un nivel de confianza del 90 % ($\beta= 0.1$) para los factores de sitio y época, y un 70 % de confianza ($\beta= 0.3$), para el tiempo, según los criterios en Krebs (1999).

4.5 Análisis de la mesofauna

En el laboratorio de óptica del CIMAR se realizó la cuantificación e identificación de los organismos adheridos a cinco muestras de hojarasca por sitio, recolectadas en cada fecha de muestreo. Para ello, se empleó un estereoscopio y claves taxonómicas para insectos (Roldán, 1988) y poliquetos (de León-González, 2009; Golckner-Fagetti, 2009; Golckner-Fagetti & Egremi-Valdéz, 2009; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2009; Salazar-Vallejo & Rizzo, 2009; Solís-Weiss, Hermoso-Salazar, Barboza-López & Hernández-Alcantara, 2009), y la ayuda de especialistas para el resto de grupos taxonómicos. Los organismos se identificaron a la menor categoría taxonómica posible. De este modo, se obtuvo un registro cronológico del tipo de fauna que coloniza las muestras.

Para determinar la similitud en la composición de taxones que colonizan las muestras, los datos de abundancia de taxones fueron transformados a $\log(x+1)$ y se empleó el índice de similitud de Bray-Curtis. Para visualizar las diferencias entre la composición de taxones en cada tipo de muestra, se realizó un Análisis Escalado Multidimensional (MDS), según los días, localidad y época, en PRIMER 6.0. Seguidamente se hicieron dos análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías (Clarke & Warwick, 1994) en el software PAST. Uno incluyó el factor tiempo (15, 30, 60, 90 y 120 días) junto con el factor sitio (Estero Caballo o Boca Nueva), mientras que el otro incluyó el factor tiempo y el factor época (seca o lluviosa). Las probabilidades obtenidas en estas pruebas fueron corregidas por Bonferroni por emplearse la misma matriz de datos para ambos análisis. Los análisis de ANOSIM permitieron comparar qué tanto difieren las réplicas entre cada día de muestreo, devolviendo un valor de R. Dicho valor va de 0 a 1, donde 1 es total diferencia en la composición de taxones (Clarke & Warwick, 1994). Adicionalmente, se hicieron comparaciones a posteriori para mostrar el valor de R entre fechas de muestreo, esto para cada sitio según la época.

Para definir cuáles fueron los taxones que más contribuyen a la diferencia entre niveles dentro de los factores, se llevaron a cabo tres pruebas SIMPER, en el software PAST, una para cada factor asociado con la abundancia y composición de taxones (tiempo, sitio y época). Por otro lado,

se realizó una clasificación de los taxones según los diferentes grupos tróficos a los que pueden pertenecer con el fin de evaluar su influencia en la descomposición de las hojas. Todas las pruebas de ANOSIM y SIMPER, descritas anteriormente, también, fueron llevadas a cabo para esta clasificación. Para determinar si existe alguna relación entre las constantes de descomposición y las variaciones entre la composición y abundancia de la mesofauna, a través del valor de R del ANOSIM, se llevaron a cabo correlaciones de Spearman. Por último, para poder relacionar los cambios en la composición de taxones con las variables ambientales (salinidad y temperatura del agua, oxígeno disuelto, temperatura y precipitación ambiental) que se presentaron en cada condición de muestreo, se llevó a cabo un análisis BIO-ENV (Clarke & Warwick, 1994). En caso de ser necesario, las variables ambientales tomadas en cuenta para esta prueba fueron transformadas según Box Cox y posteriormente estandarizadas. Por medio de BIO-ENV es posible hacer correlaciones basadas en las disimilitudes entre los datos obtenidos para las variables ambientales y para la composición de taxones, por medio del coeficiente de correlación de Spearman. El análisis muestra la combinación de las variables ambientales que mejor explican los cambios en fauna (Clarke & Warwick, 1994). Para poder evaluar si existe una correlación entre cada variable ambiental de forma individual y la composición de taxones, se llevaron a cabo pruebas de Mantel utilizando como matriz biológica la abundancia de los taxones transformadas a $\log(x+1)$, y como matriz ambiental cada variable analizada.

5. RESULTADOS

5.1 Constante de descomposición (k)

Las constantes de descomposición calculadas durante la época seca para el Sitio 1 ($k= 0.012$ días⁻¹) y el Sitio 2 ($k= 0.014$ días⁻¹) (Fig. 4) resultaron similares ($F=2.66$, $p= 0.142$). Lo mismo ocurrió con las constantes de descomposición calculadas para la época lluviosa en el Sitio 1 ($k= 0.014$ días⁻¹) y el Sitio 2 ($k= 0.011$ días⁻¹) (Fig. 5) ($F=4.79$, $p= 0.059$). Esto permitió calcular una constante de descomposición general para la época seca ($k= 0.012$ días⁻¹) y para la época lluviosa

($k= 0.012 \text{ días}^{-1}$) considerando ambos sitios (Fig. 6). La prueba de igualdad de pendientes entre época seca y lluviosa señala que se dio una magnitud similar de las constantes de descomposición ($F=0.14$, $p= 0.716$). En el Cuadro 1 se presentan las ecuaciones simples lineales utilizadas para el cálculo de la constante de descomposición en cada época según el sitio, así mismo, se presentan las constantes de descomposición correspondientes y las vidas medias asociadas a estas constantes.

Finalizando el proceso de descomposición, a los 120 días, en promedio para los dos sitios se perdió un 78.41 (± 12.44) % de la masa original de la hojarasca de *R. racemosa* durante la época seca, y un 77.72 (± 11.05) % durante la época lluviosa. Esto equivale a un 21.59 (± 12.44) % de masa remanente al final de la época seca y un 22.28 (± 11.05) % al final de la lluviosa en ambos sitios (Cuadro 2).

Durante la época seca, en el Sitio 2 se perdió masa más rápidamente al inicio del proceso. Sin embargo, para el día 90 de la descomposición, en el Sitio 1 se empezó a perder más masa que en el Sitio 2. En el caso de la época lluviosa, el Sitio 1 experimentó un proceso de pérdida de masa levemente mayor en comparación con el Sitio 2 a lo largo de tiempo de descomposición. En general, tanto para la época seca como para la lluviosa, el comportamiento de la pérdida de la masa remanente a lo largo del tiempo fue similar.

Se determinó que la precipitación promedio (mm) durante el 2013, fue mayor en la época lluviosa (11.01 ± 0.95 mm por día) que en la época seca (4.64 ± 1.08 mm por día) ($t= -6.18$, $g.l.= 3$, $p < 0.001$). La temperatura ambiental promedio mostró ser mayor durante la época seca (26.72 ± 0.95 °C), en comparación con la época lluviosa (26.16 ± 0.14 °C) ($t= 12.78$, $g.l.= 3$, $p < 0.001$), con una temperatura máxima de 28.40 °C y mínima de 23.40 °C.

Por otro lado, no existe una relación entre las constantes de descomposición obtenidas y el oxígeno disuelto del agua, la precipitación y la temperatura ambiental, registradas en cada sitio durante los muestreos (Cuadro 3). Sin embargo, las constantes de descomposición si presentaron una tendencia ($\alpha=0.10$) a estar asociadas positivamente con los factores de salinidad y temperatura del agua (Cuadro 3). En el caso de la salinidad, el promedio fue mayor en la época seca que en la

época lluviosa.

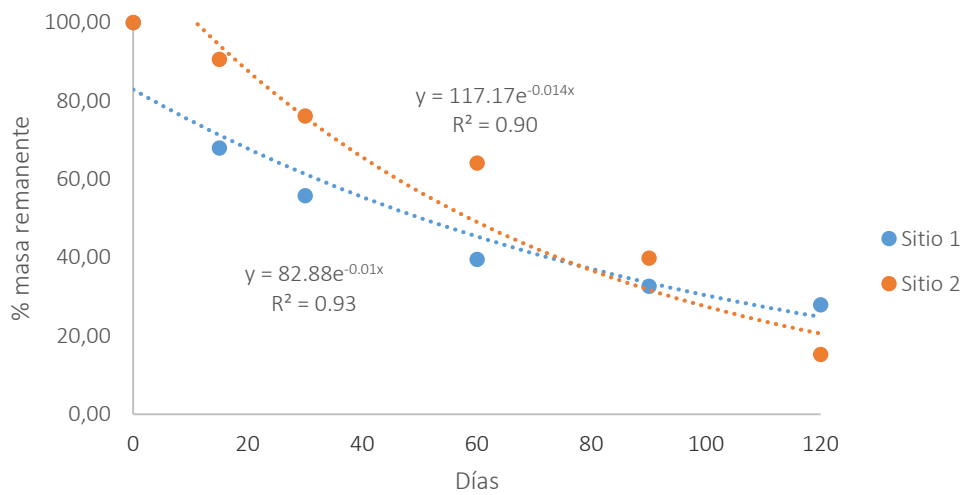


Figura 4. Porcentaje de masa remanente durante la época seca para el Sitio 1 (Estero Caballo) y el Sitio 2 (Boca Nueva) según la cantidad de días de exposición a la descomposición, y su ecuación simple exponencial con el valor de R^2 asociado.

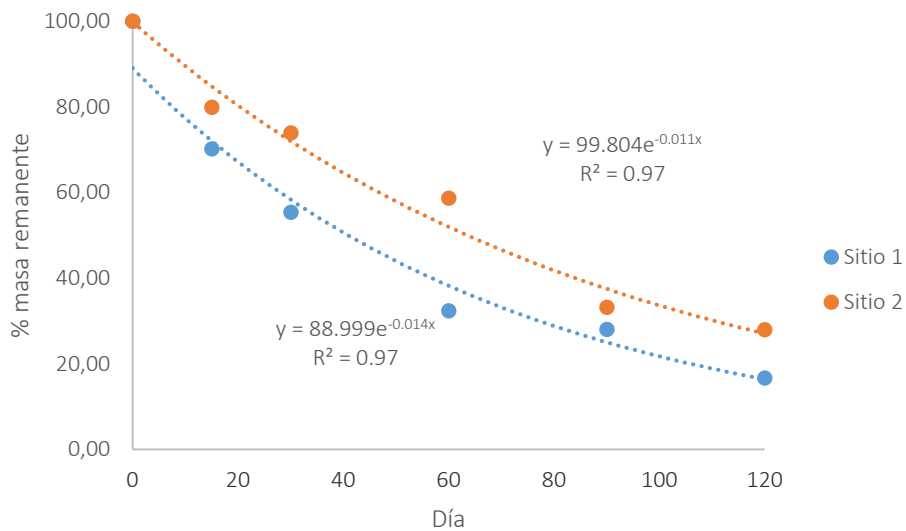


Figura 5. Porcentaje de masa remanente durante la época lluviosa para el Sitio 1 (Estero Caballo) y el Sitio 2 (Boca Nueva) según la cantidad de días de exposición a la descomposición, y su ecuación simple exponencial con el valor de R^2 asociado.

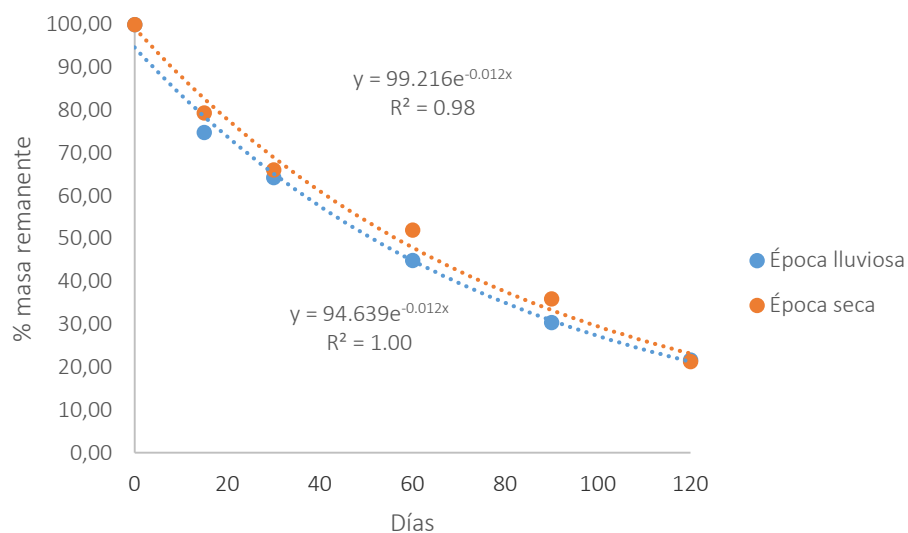


Figura 6. Porcentaje de masa remanente a lo largo del tiempo para la época seca y la época lluviosa y su ecuación simple exponencial con el valor de R^2 asociado.

Cuadro 1. Ecuación simple lineal utilizada, constante de descomposición y vidas medias asociadas para cada época según el sitio, Estero Caballo y Boca Nueva, HNTS.

Época	Sitio	Ecuación simple lineal	Constante de descomposición k (días ⁻¹)	Vida media (días)
Seca	1	$y = -0.0122x + 4.4174$	0.0122	56.815
	2	$y = -0.0145x + 4.7636$	0.0145	47.803
	Total	$y = -0.0121x + 4.5973$	0.0121	57.285
Lluviosa	1	$y = -0.0141x + 4.4886$	0.0141	49.159
	2	$y = -0.0109x + 4.6032$	0.0109	63.591
	Total	$y = -0.0127x + 4.5578$	0.0124	55.899

Cuadro 2. Porcentaje de masa remanente de la hojarasca de *R. racemosa* en descomposición para cada sitio en cada época del año, según los días de exposición.

	Días de exposición					
	0	15	30	60	90	120
Época seca						
% masa remanente Sitio 1	100	67.99	55.80	39.52	32.70	27.94
% masa remanente Sitio 2	100	90.59	76.14	64.15	39.85	15.25
% masa remanente promedio	100	79.37	66.06	52.05	36.01	21.31
Época lluviosa						
% masa remanente Sitio 1	100	70.17	55.38	32.36	27.99	16.64
% masa remanente Sitio 2	100	79.92	73.92	58.65	33.16	27.92
% masa remanente promedio	100	74.84	64.27	44.96	30.47	21.69

Cuadro 3. R de Spearman y su probabilidad correspondiente para el valor promedio de los parámetros ambientales medidos en cada sitio según la época del año.

Estación	Sitio	K (días ⁻¹)	Promedio de parámetros				
			OD del agua (mg/L)	Salinidad del agua (ppm)	Temperatura del agua (°C)	Precipitación (mm)	Temperatura ambiental (°C)
Seca	1	0.012	4.46±0.84	22.76±2.29	29.83±0.17	4.64±1.08	26.72±0.95
	2	0.014	6.81±0.96	27.39±3.32	30.08±0.33	4.64±1.08	26.72±0.95
Lluviosa	1	0.014	4.80±0.29	9.62±3.74	28.68±0.76	11.01±0.95	26.16±0.14
	2	0.011	6.84±1.65	2.41±1.85	27.10±0.30	11.01±0.95	26.16±0.14
r de Spearman			-0.20	0.80	0.80	-0.44	0.40
Probabilidad (p)			0.750	0.083	0.083	0.660	0.40

5.2 Nitrógeno y fósforo contenido en la hojarasca

En la Figura 7 se observa el comportamiento del contenido de nitrógeno en la hojarasca a lo largo del tiempo de descomposición durante la época seca y la época lluviosa en los dos sitios. En todas las ocasiones, el porcentaje final de nitrógeno en la hojarasca fue mayor que el porcentaje inicial. La tasa C:N calculada durante la época lluviosa en las muestras de hojarasca de *R. racemosa* al inicio de la descomposición fue de 72.19, concluyendo con una tasa C:N de 27.68 al final del

proceso de descomposición.

El fósforo presenta un patrón menos evidente que el del nitrógeno, ya que, mientras en el Sitio 1 el contenido final del fósforo aumentó con respecto al inicial, en el Sitio 2 resultó menor (Fig. 8). En el Cuadro 4 se presenta la proporción de nutrientes que permaneció en las muestras de hojarasca a lo largo del periodo de experimentación.

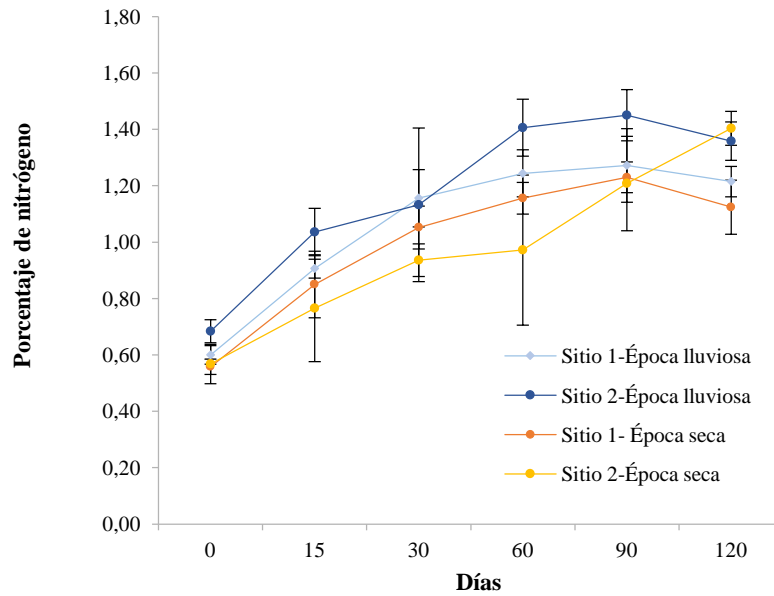


Figura 7. Porcentaje de nitrógeno contenido en las muestras de hojarasca de *R. racemosa* en descomposición en los sitios de muestreo según la época del año.

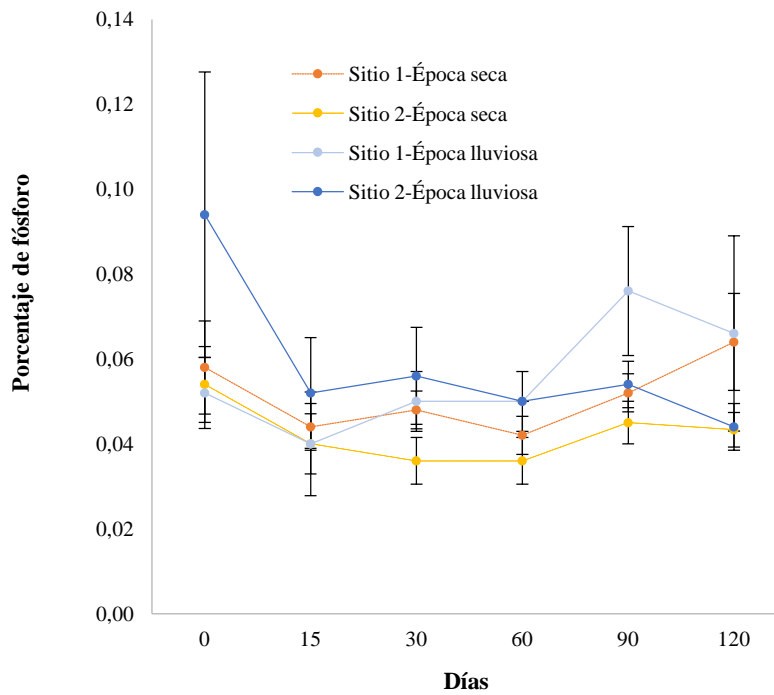


Figura 8. Porcentaje de fósforo contenido en las muestras de hojarasca de *R. racemosa* en descomposición en los sitios de muestreo según la época del año.

Cuadro 4. Proporción de fósforo y nitrógeno en las muestras de hojarasca de *R. racemosa* en descomposición según el tiempo de exposición.

Nutriente	Época	Sitio	Días de descomposición					
			0	15	30	60	90	120
Nitrógeno	Seca	1	1	1.55	1.91	2.10	2.21	2.04
		2	1	1.36	1.66	1.73	2.10	2.49
	Lluviosa	1	1	1.51	1.93	2.07	2.12	2.03
		2	1	1.51	1.65	2.06	2.12	1.99
Fósforo	Seca	1	1	0.76	0.83	0.72	0.90	1.10
		2	1	0.75	0.68	0.68	0.85	0.81
	Lluviosa	1	1	0.77	0.96	0.96	1.46	1.27
		2	1	0.55	0.60	0.56	0.57	0.47

Al comprobar la potencia de las pruebas de ANDEVA, con base a un valor de $\alpha = 0.05$, se determinó que con el tamaño de la muestra para los factores de sitio y época se obtuvo un nivel de confianza del 90% ($\beta = 0.1$). No fue lo mismo para el caso del factor tiempo, ya que el tamaño de la muestra para este factor resultó en un nivel de confianza del 70% ($\beta = 0.3$). Sin embargo, los resultados dados por la prueba de ANDEVA del nitrógeno y el fósforo señalan que el tiempo fue un factor decisivo para las diferencias obtenidas entre los promedios del contenido de estos elementos,

evitando de este modo caer en el error (tipo II) de no considerar el factor tiempo significativo cuando realmente lo era.

El porcentaje promedio del nitrógeno en la hojarasca resultó mayor al final del tiempo de exposición a la descomposición (a los 120 días) en relación al porcentaje promedio inicial ($F=129.26$, g.l.= 5, $p<0.001$). Además, su contenido fue mayor en la época seca en comparación con la época lluviosa ($F=44.85$, g.l.= 1, $p<0.001$). Los sitios de muestreo no parecen influir en los promedios del porcentaje de nitrógeno encontrado en la hojarasca ($F=2.78$, g.l.= 1, $p=0.098$).

Se determinó que el fósforo en las muestras de hojarasca fue mayor durante la época lluviosa en comparación con la época seca ($F=25.99$, g.l.= 1, $p<0.001$), alcanzando valores más altos en el Sitio 1 ($F=8.51$, g.l.= 1, $p=0.004$). En general, existe una influencia del tiempo de exposición al proceso de descomposición sobre el contenido de fósforo en las muestras ($F=11.04$, g.l.= 5, $p<0.001$), aumentando su porcentaje al final del proceso en el Sitio 1, y disminuyendo en el Sitio 2.

La prueba de ANDEVA señala la presencia de una interacción entre los factores época y sitio, tanto para el caso del nitrógeno ($F=10.80$, g.l.= 1, $p<0.001$), como para el fósforo ($F=14.40$, g.l.= 1, $p<0.001$). Esta interacción se apreció al encontrar un contenido final de nitrógeno y fósforo mayor en el Sitio 1, excepto en la época seca, donde el contenido final de nitrógeno fue mayor en el Sitio 2.

Se presentó una interacción entre el tiempo de descomposición y el sitio para el caso del fósforo ($F=4.87$, g.l.= 5, $p<0.001$), donde en el Sitio 1 aumentó el contenido de fósforo conforme avanza el proceso de descomposición, mientras que en el Sitio 2 más bien se redujo. En el caso del nitrógeno, estos dos factores (tiempo y sitio) interactuaron de una forma menos marcada ($F=3.14$, g.l.= 5, $p=0.011$) en comparación con el fósforo, mostrando que, en ambos sitios se presentó un aumento del contenido del nitrógeno al final del proceso de descomposición. En el apéndice III se presenta la prueba de ANDEVA para contenido de fósforo y nitrógeno de las muestras de hojarasca de *R. racemosa*.

A diferencia de otros estudios sobre elementos químicos contenidos en la descomposición de hojarasca, no se calculó ninguna constante de descomposición (k) para el fósforo ni para el nitrógeno, debido a que el comportamiento de dichos elementos a lo largo del tiempo simplemente no se ajusta a ninguna de las ecuaciones aquí planteadas, obteniendo valores de r^2 inferiores a 0.50.

5.3 Mesofauna

ABUNDANCIA DE MESOFAUNA: Se identificaron 46 taxones de las siguientes categorías taxonómicas: 20 a familia, dos a infraorden, dos a suborden, ocho a orden, una a infraclase, una a subclase, seis a clase y seis a filo; para un total de 17 876 individuos (Fig. 9). Los cinco taxones con mayores abundancias totales a lo largo del estudio fueron: Bivalvia, Gastropoda, Nematoda, Nemertea y Ostracoda (Fig. 10).

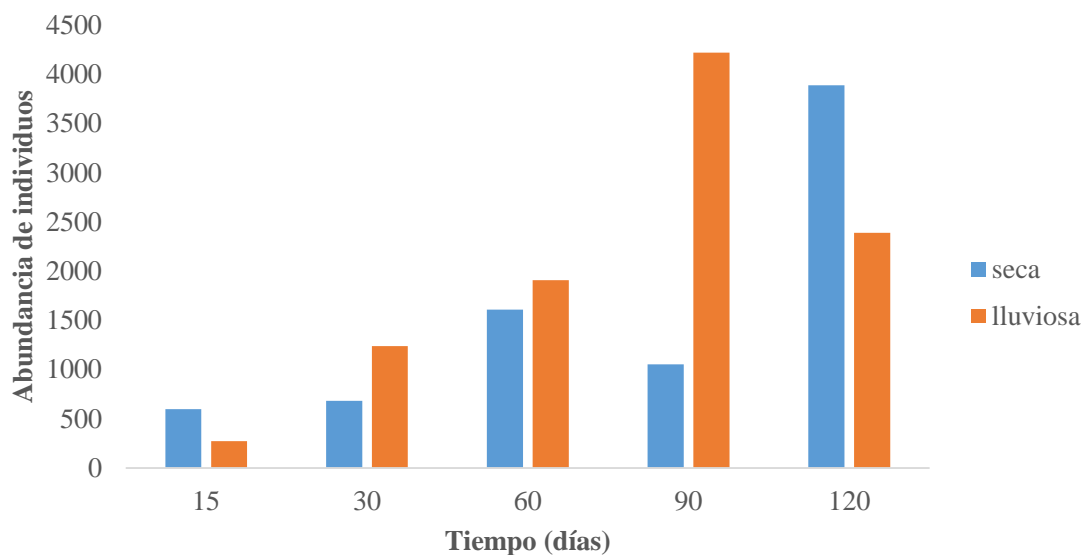


Figura 9. Número total de individuos de los taxones encontrados en hojarasca del manglar, según el tiempo de exposición a la descomposición y la época del año.

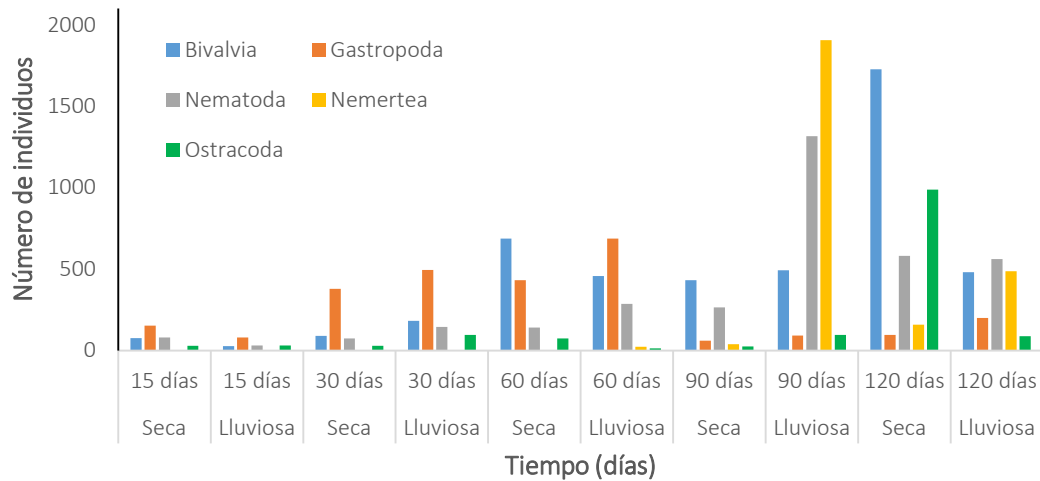


Figura 10. Número de individuos de los principales taxones encontrados a lo largo del tiempo de muestreo según el tiempo de exposición a la descomposición y la época del año.

La abundancia total de taxones por sitio y época de muestreo no estuvo relacionada con la proporción remanente de masa de hojarasca en el Sitio 1 durante época seca ($r = -0.3$, $p = 0.520$), ni en el Sitio 2 en época lluviosa ($r = -0.66$, $p = 0.136$). Sin embargo, en el Sitio 1 durante la época lluviosa ($r = -0.94$, $p = 0.003$) y en el Sitio 2 durante la época seca ($r = -0.94$, $p = 0.003$), la abundancia de taxones según el tiempo de descomposición si se encontró significativamente relacionada con la pérdida proporcional de masa, a mayor cantidad de organismos en las muestras, hubo mayor pérdida de masa en el tiempo.

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA: La composición de la mesofauna en el Sitio 2 durante la época lluviosa resultó ser la más diferente con respecto al resto de tratamientos de muestreo. Por otro lado, las muestras del Sitio 1, tanto para la época seca y como para la época lluviosa, resultaron similares en composición de mesofauna entre sí con respecto a las muestras del Sitio 2 (Fig. 11).

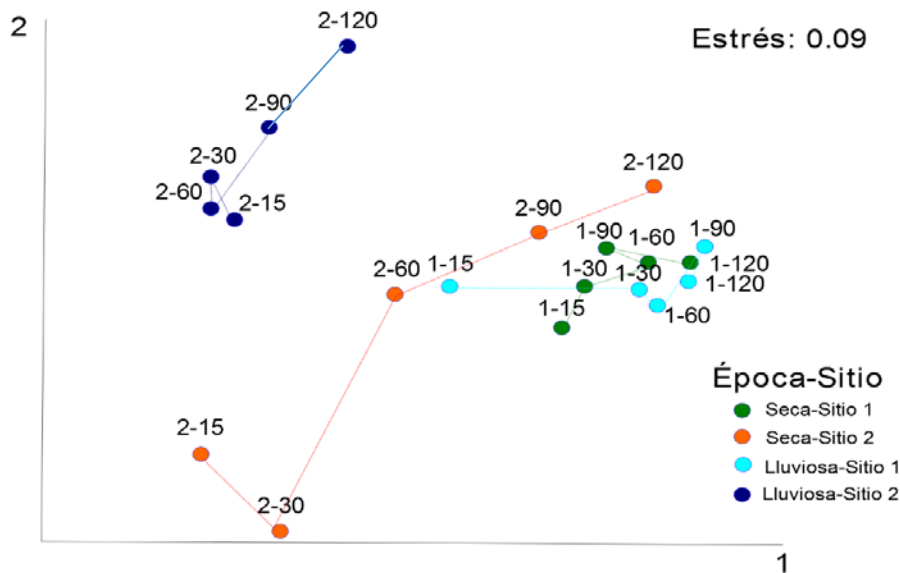


Figura 11. Escalamiento Multidimensional (MDS) mostrando la distancia de la similitud (Bray-Curtis) entre la composición de la mesofauna contenida en cada uno de los muestreos realizados, según el sitio y la época del año.

Se encontró una diferencia en la composición de los taxones de mesofauna a lo largo del tiempo de descomposición de la hojarasca, entre un 14% a un 26% ($R= 0.14 - 0.26$, $p < 0.001$) y una diferencia según la época del año del 16% ($R= 0.16$, $p < 0.001$). La composición de los taxones de mesofauna presentó una diferencia del 41% entre los sitios de muestreo ($R= 0.41$, $p < 0.001$).

En los Apéndices IV, V, VI y VII se presentan los valores de p y R obtenidos para las distintas comparaciones múltiples realizadas a posteriori, con el fin de evaluar si la composición de la mesofauna varió entre los tiempos del muestreo. Todos los valores de p obtenidos para el Sitio 1, tanto en época seca como lluviosa mostraron que la composición de taxones cambió conforme avanzó el tiempo de descomposición en la hojarasca y entre los días de descomposición (Fig. 11). Para el Sitio 2, la mayoría de las comparaciones entre días de muestreo fueron diferentes, exceptuando la comparación durante la época seca de los días 30 y 60 ($R= 0.01$, $p= 0.398$), y las comparaciones durante la época lluviosa de los días 15 y 30 ($R =0.10$, $p= 0.209$), 15 y 60 ($R= 0.05$,

$p= 0.338$), 15 y 90 ($R= 0.04$, $p= 0.339$), 30 y 60 ($R= -0.14$, $p= 0.817$), 60 y 90 ($R= 0.05$, $p= 0.354$), y 90 y 120 ($R= 0.01$, $p= 0.398$). Se dio una diferencia en la composición de taxones de los días 30 y 120 de incluso el 100 % en el Sitio 1 durante la época seca.

Los taxones que contribuyeron mayoritariamente a la diferencia en la composición entre los días de descomposición fueron Bivalvia, Nematoda, Gastropoda, Ostracoda y Gammaridea (Cuadro 5); Bivalvia y Ostracoda fueron más comunes a los 120 días, Nematoda a los 90 días, y Gastropoda y Gammaridea a los 60 días. Por otro lado, los taxones que influyeron más en esta diferencia entre sitios fueron Gastropoda, Nematoda, Bivalvia, Ostracoda y Harparticoida, todos más abundantes en el Sitio 1 (Cuadro 6). En el caso de la época seca y la época lluviosa, los taxones que más contribuyeron a la diferencia de la composición fueron Bivalvia, Nematoda, Gastropoda, Ostracoda y Gammaridea (Cuadro 7); Bivalvia y Ostracoda fueron más comunes durante la época seca, mientras que Nematoda, Gastropoda y Gammaridea lo fueron durante la época lluviosa (Cuadro 5).

Cuadro 5. Prueba SIMPER para el factor tiempo, indicando los cinco taxones que más contribuyen al porcentaje de la diferencia en composición, y su abundancia promedio entre días de muestreo.

Taxón	Contribución a la diferencia (%)	Abundancia promedio (15 días)	Abundancia promedio (30 días)	Abundancia promedio (60 días)	Abundancia promedio (90 días)	Abundancia promedio (120 días)
Bivalvia	10.68	5.1	13.6	57.3	46.2	110
Nematoda	9.73	5.5	10.9	21.4	79	57.1
Gastropoda	9.31	11.7	42.1	56	7.6	14.8
Ostracoda	7.11	2.95	6.2	4.35	6	53.8
Gammaridea	5.62	1.1	5.1	11.3	1.2	3.55

Cuadro 6. Prueba SIMPER para el factor sitio, indicando los taxones que más contribuyen al porcentaje de la diferencia en composición y su abundancia promedio entre sitios.

Taxón	Contribución a la diferencia (%)	Abundancia promedio en Sitio 1	Abundancia promedio en Sitio 2
Gastropoda	11.69	51	1.84
Nematoda	10.7	63.7	5.86
Bivalvia	10.38	54	39
Ostracoda	7.32	11.3	18
Harparticoida	6.17	6.42	0.8

Cuadro 7. Prueba SIMPER para el factor época, indicando los taxones que más contribuyen al porcentaje de la diferencia en composición y su abundancia promedio entre épocas.

Taxón	Contribución a la diferencia (%)	Abundancia promedio en época seca	Abundancia promedio en época lluviosa
Bivalvia	10.52	60.2	32.8
Nematoda	9.49	22.8	46.8
Gastropoda	9.38	21.8	31
Ostracoda	6.91	22.8	6.48
Gammaridea	5.52	1.98	6.94

Las diferencias en la composición de la mesofauna entre fechas de muestreo, no se encontraron relacionadas con la pérdida de la masa en la hojarasca a lo largo del tiempo de descomposición. Se muestran los valores de Spearman, para el Sitio 1, en época seca y lluviosa ($r = -0.3$, $p = 0.520$ y $r = -0.41$, $p = 0.505$ respectivamente), como para el Sitio 2, en ambas épocas ($r = -0.60$, $p = 0.230$ y $r = 0.38$, $p = 0.383$ respectivamente).

COMPOSICIÓN POR GRUPOS TRÓFICOS: La clasificación de los grupos tróficos a los que pertenecen los distintos taxones identificados se presentan en el Cuadro 8. Cuando los miembros de un mismo grupo taxonómico pueden tener diferentes hábitos alimenticios, se incluye más de un grupo trófico en la clasificación. Así por ejemplo, existen nematodos exclusivamente herbívoros, y otros exclusivamente carnívoros, detritívoros u omnívoros. En el Apéndice XII se presentan todos los taxones encontrados en las muestras, su clasificación trófica y las referencias bibliográficas utilizadas para asignar la clasificación trófica correspondiente.

Cuadro 8. Clasificación por grupo trófico de los diferentes taxones encontrados en las muestras y su abundancia total respectiva según la época y el sitio.

Grupo trófico	Sitio	Taxones	Época				Total
			Seca		Lluviosa		
			1	2	1	2	
Carnívoro		Hydrozoa; Platyelminthes; Polychaeta: Chrysopetallidae, Nereididae, Phyllodocidae, Polynoidae, Sylidae, Halacaridae; Diptera: Ceratopogonidae; Chordata: Gobiidae	214	213	291	84	802
Detritívoro		Kynorhincha; Oligochaeta; Sipunculida; Polychaeta: Ampharetidae, Maldanidae, Orbiniidae;	54	51	109	10	224

	Amphipoda: Hyperiidea; Decapoda: Anomura; Diptera: Chironomidae					
Herbívoro	Tanaidacea;	134	17	205	83	439
Omnívoro	Insecta: Collembola, Lepidoptera					
	Cnidaria: Actinaria;	2	4	11	5	22
	Decapoda: Alpheidae;					
	Diptera: Dolichopodocidae, larva de díptero					
Sedimentívoro	Polychaeta: Capitellidae, Cirratulidae, Paraonidae	24	16	8	0	48
Suspensívoro	Polychaeta: Chaetopteridae; Cirripedia; Bivalvia	1124	1904	1592	164	4784
Detritívoro, Herbívoro	Foraminífera; Ostracoda; Copepoda: Harparticoida; Amphipoda: Gammaroidea; Insecta: Hydrophilidae	562	1058	969	67	2656
Herbívoro, Carnívoro	Nemertea; Gastropoda	1199	89	3961	5	5254
Herbívoro, Omnívoro	Isopoda; Decapoda: Brachyura	8	19	51	63	141
Detritívoro, Herbívoro, Carnívoro, Omnívoro	Nematoda	932	207	2253	86	3478
Detritívoro, Carnívoro, Omnívoro	Polychaeta: Pilargidae	1	0	0	0	1

La diferencia en composición por grupos tróficos, que se presentó entre los tiempos de muestreo fue de un 10% a un 18 % ($R= 0.10-0.18$, $p< 0.001$), y de un 12% entre la época seca y la época lluviosa ($R= 0.12$, $p< 0.001$). Además, de un 37% entre sitios de muestreo ($R= 0.37$, $p< 0.001$). Al igual que para la composición de taxones, las mayores diferencias en la composición de grupos tróficos en las muestras se presentaron entre los sitios de muestreo.

En los apéndices VIII, IX, X y XI se presentan los resultados de las comparaciones múltiples realizadas a posteriori para evaluar la diferencia en la composición de los grupos tróficos entre tiempos de muestreo. Se dieron mayores diferencias entre los tiempos de muestreo en el Sitio 1, en comparación con el Sitio 2, para ambas épocas.

Los taxones más abundantes en todo el muestreo (Fig. 10), que también contribuyen más a las diferencias entre muestreos (Cuadros 5, 6, 7), pertenecían a los grupos tróficos: suspensívoro (Bivalvia), herbívoro-carnívoro (Nemertea y Gastropoda), detritívoro-herbívoro (Ostracoda, Harparticoida y Gammaridea), y detritívoro-herbívoro-carnívoro-omnívoro (Nematoda). Estos grupos tróficos, junto con los carnívoros, fueron los grupos que más contribuyeron a la diferencia de la composición de la mesofauna para el tiempo de muestreo, sitio y época (Cuadros 9, 10, 11)

Cuadro 9. Prueba SIMPER para el factor tiempo, indicando los cinco grupos tróficos que más contribuyen al porcentaje de la diferencia en composición y su abundancia promedio entre días de muestreo.

Grupo trófico	Contribución a la diferencia (%)	Abundancia promedio (15 días)	Abundancia promedio (30 días)	Abundancia promedio (60 días)	Abundancia promedio (90 días)	Abundancia promedio (120 días)
Suspensívoro	26.76	5.65	15.2	60	47.1	111
Herbívoro, Carnívoro	24.35	11.7	42.1	57	105	47
Detritívoro, Herbívoro, Carnívoro, Omnívoro	18.05	5.5	10.9	21.4	79	57.1
Detritívoro, Herbívoro	15.17	7.9	16.2	24.9	16.5	67.3
Carnívoro	6.33	7.75	5.6	7.85	6.15	12.8

Cuadro 10. Prueba SIMPER para el factor sitio, indicando los cinco grupos tróficos que más contribuyen al porcentaje de la diferencia en composición y su abundancia promedio entre sitios.

Grupos tróficos	Contribución a la diferencia (%)	Abundancia promedio en Sitio 1	Abundancia promedio en Sitio 2
Herbívoro, Carnívoro	30.91	103	1.88
Suspensívoro	22.96	54.3	41.4
Detritívoro, Herbívoro, Carnívoro, Omnívoro	19.71	63.7	5.86
Detritívoro, Herbívoro	14.41	30.6	22.5
Carnívoro	4.95	10.1	5.94

Cuadro 11. Prueba SIMPER para el factor época, indicando los cinco grupos tróficos que más contribuyen al porcentaje de la diferencia en composición y su abundancia promedio entre épocas.

Grupos tróficos	Contribución a la diferencia (%)	Abundancia promedio en época seca	Abundancia promedio en época lluviosa
Suspensívoro	26.53	60.6	35.1
Herbívoro, Carnívoro	24.83	25.8	79.3
Detritívoro, Herbívoro, Carnívoro, Omnívoro	17.64	22.8	46.8
Detritívoro, Herbívoro	15.15	32.4	20.7
Carnívoro	6.40	8.54	7.5

ASOCIACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES: De forma individual, la salinidad (Mantel, $p= 0.134$), temperatura (Mantel, $p= 0.988$) y el oxígeno disuelto (Mantel, $p= 0.331$) no logran explicar los cambios observados en la composición de la mesofauna. Pero en conjunto dichas variables pueden contribuir hasta en un 25% a los cambios observados en la composición de la mesofauna encontrada en las muestras de hojarasca a lo largo del tiempo de muestreo (BIO-ENV,

$r=0.25$, $p=0.039$). La precipitación (Mantel, $p=0.610$) y la temperatura ambiental (Mantel, $p=0.090$) tampoco influyen en el proceso, aunque hay una tendencia de cambio con esta última variable.

6. DISCUSIÓN

6.1 Constante de descomposición (k)

Las constantes de descomposición cuantificadas en el presente trabajo (0.012-0.014 días⁻¹) resultaron similares a las reportadas para otras especies del género *Rhizophora* en Australia (0.01 días⁻¹) (Robertson, 1988), Indonesia (0.01 días⁻¹) (Dewiyanti, 2010), Malasia (0.01 días⁻¹) (Ashton *et al.*, 1999) y Trinidad y Tobago (0.01 días⁻¹) (Juman, 2005). No obstante, también existen estudios con *Rhizophora* sp. en zonas tropicales que han encontrado constantes de descomposición mayores (0.02 días⁻¹) (Ashton *et al.*, 1999; Galeano *et al.*, 2010). Las vidas medias ($t_{1/2}$) de la hojarasca de *R. racemosa* abarcaron entre los 48 y los 64 días. Esto representa un tiempo menor que el encontrado por Ashton *et al.* (1999) en individuos de *Rhizophora apiculata* en un manglar de Malasia (76 días), pero mucho mayor al registrado para *R. mangle* en Bahía Panamá (27 días) (D'Cross *et al.*, 1989).

A partir de la clasificación de las constantes de descomposición (k) realizada por Ananda *et al.* (2007) para *Rhizophora mucronata* en India, es posible sugerir que el proceso de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* en el manglar del HNTS se presentó de forma rápida, debido a que presenta valores de k mayores a 0.01 días⁻¹. En su trabajo, Ananda *et al.* (2007) clasifican la velocidad de la descomposición de la hojarasca como rápida si la k es mayor a 0.01 días⁻¹, media si k está entre 0.005 y 0.01 días⁻¹ y lenta, si k es menor a 0.005 días⁻¹. Aun así, los valores de k alcanzados en el HNTS resultaron mucho menores al valor de k obtenido por Díaz (1993) en Punta Morales, Pacífico de Costa Rica, para individuos de *Rhizophora* sp. (0.05 días⁻¹).

A diferencia de lo encontrado para la descomposición de hojarasca de *R. racemosa* en los dos sitios estudiados del HNTS, donde resultaron similares las tasas de descomposición según la

época, Woitchik *et al.* (1997) encontraron que la descomposición de la hojarasca de *R. mucronata* se dio más rápidamente durante la época lluviosa en comparación con la época seca en un manglar de Kenya, África. Lo hallado por Woitchik *et al.* (1997) coincide con lo establecido por Twilley *et al.* (1986). Sin embargo, debe de tenerse presente que la investigación para *R. mucronata* se desarrolló en un sitio influenciado por los vientos monzones, los cuales hacen que exista un amplio ámbito de variación entre la precipitación ocurrida en la época lluviosa y la época seca; además de ser un sistema lagunar, en el cual el efecto de las lluvias es más evidente durante la época lluviosa mediante la descarga de los ríos (Woitchik *et al.*, 1997). En contraste, en el gran sistema deltaico que conforma el HNTS, el efecto de la época seca se vea sumamente reducido (Jiménez, 1999), disminuyendo la diferencia de la precipitación presentada entre épocas en el agua del manglar. Por consiguiente, la precipitación no resultó ser un factor determinante en la constante de descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* aunque los datos de precipitación del 2013 indiquen que si fue mayor durante la época lluviosa en el HNTS.

En general, un aumento en la temperatura ambiental promueve los procesos de descomposición de la materia vegetal (Montagnini & Jordan, 2002). Existen estudios que han atribuido a las altas temperaturas una menor tasa de descomposición, debido a que aumenta la desecación, y la actividad de ciertas bacterias y hongos sobre la hojarasca puede inhibirse (Ashton *et al.*, 1999; Middleton & McKee, 2001). En el HNTS, la temperatura fue otro factor ambiental que varió entre épocas del año. Sin embargo, el ámbito de variación entre la temperatura máxima y mínima encontrada en el HNTS durante el 2013 (23.40-28-40°C) fue menor que el encontrado por Middleton & McKee (2001) (20-31°C) en Belice. Por tanto, al ser similares las constantes de descomposición (k) de cada época en el HNTS, se sugiere que la temperatura no es un factor determinante en el proceso. La temperatura que puede alcanzar la hojarasca en un bosque de manglar está muchas veces determinada por el tiempo de exposición a la desecación, que se relaciona a la vez con la frecuencia de inundación. Observaciones llevadas a cabo en especies del género *Rhizophora* han determinado que la velocidad de la descomposición de su hojarasca es

mayor en sitios de la zona intermareal baja en comparación con la zona alta (Middleton & Mckee, 2001; Juman, 2005), o en muestras de hojarasca que se encuentran permanentemente inundadas (Ashton *et al.*, 1999; Galeano *et al.*, 2010). En los dos sitios estudiados del HNTS, se llevó a cabo un único modo de disposición de las muestras, donde se sujetaron las bolsas de hojarasca a las raíces de *Rhizophora* sp., para que así se mantuvieran expuestas a la acción de las mareas bajas y altas, con una inundación y una desecación intermitente.

El oxígeno disuelto en el agua fue uno de los factores ambientales tomados en cuenta para este estudio debido a que ha sido reportado como un factor determinante en la velocidad de la descomposición de hojarasca en *Rhizophora* sp. (Galeano *et al.*, 2010). Se considera que la ausencia de oxígeno desfavorece la actividad microbiana (Day, 1982). Los valores promedio de oxígeno disuelto en el agua que fueron registrados por Galeano *et al.* (2010) (4-5mg/l) en un manglar de Colombia, son cercanos a los reportados en este estudio. Sin embargo, en esta ocasión no se encontró ninguna relación entre este factor y las constantes de descomposición obtenidas.

En general, la descomposición de hojarasca de manglar ocurre más lentamente en el trópico seco, donde las hojas están sujetas a un clima más árido y a altas salinidades (Alongi, 2009). Se ha observado que la salinidad intersticial está inversamente relacionada con la velocidad de descomposición en la hojarasca de *Rhizophora* sp. (Galeano *et al.*, 2010). Entre las variables ambientales analizadas en esta investigación, la salinidad resulta una de las más importantes, ya que presenta una tendencia a estar correlacionada con las constantes de descomposición obtenidas, a la vez que su promedio cambia abruptamente según la época del año. Mientras en la época lluviosa se encontró entre 22.76 y 27.39 PSU, en la época seca se encontró entre 9.62 y 2.41 PSU. A pesar de esto, las constantes de descomposición fueron similares entre épocas del año, lo cual sugiere que dichas diferencias entre las salinidades de cada época no resultan ser suficientes para lograr diferencias entre las constantes de descomposición.

6.2 Nitrógeno y Fósforo contenido en la hojarasca

Tanto en especies de manglar (Twilley *et al.*, 1986) como en especies vegetales de

otros tipos de bosque (Moorhead, Currie, Rastetter, Parton & Harmon, 1999), se ha estimado una mayor tasa de descomposición en hojas con un mayor contenido inicial de nitrógeno en relación al carbono. La reducción en la tasa C:N se presenta más lentamente en la hojarasca de manglares de zonas templadas que en zonas tropicales debido a la alta productividad y biomasa del microfitobentos (Gladstone-Gallagher, 2012). Al ser productores primarios, la acumulación de biomasa de este microfitobentos con el tiempo resulta en la menor demanda de nitrógeno proveniente de la hojarasca por parte de las comunidades bentónicas, a diferencia de lo que sucede en ecosistemas tropicales (Gladstone-Gallagher, 2012). En la presente investigación, la tasa C:N de *R. racemosa* al inicio de la época lluviosa pasó de 72.14 a 27.68 al final de la descomposición. Para *R. mucronata* se ha reportado una tasa C:N inicial de 129 y una al final de la descomposición de 64 (Woitchik *et al.*, 1997). Por otra parte, individuos *A. marina* presentan una tasa C:N que pasó de 47 al día 0, a 31 después de 169 días de descomposición (Gladstone-Gallagher, 2012). Todos los resultados anteriores refuerzan lo planteado por Wafar *et al.* (1997) y Alongi (2009), quienes afirman que las hojas de géneros como *Avicennia* y *Kandelia*, las cuales contienen un alto contenido de nitrógeno inicial, se descomponen más rápidamente que las de *Rhizophora* y *Bruguiera* (Alongi, 2009).

En el manglar de Punta Morales, Costa Rica (Díaz, 1993) y en el de Bahía de Panamá (D'Croz *et al.*, 1989), se encontró que el porcentaje de nitrógeno al final del proceso de descomposición aumentó a más del doble del porcentaje inicial de las hojas de *Rhizophora* sp. En esta investigación se halló un patrón similar, en el cual el porcentaje de nitrógeno contenido en la hojarasca al final del proceso de descomposición pasó a ser más del doble de su porcentaje inicial, tanto en la época seca como en la lluviosa. Este aumento progresivo puede darse por la actividad microbiana, donde los metabolitos que se van liberando en las hojas en descomposición funcionan como fuente de energía que puede ser utilizadas por las bacterias para fijar nitrógeno (Montagnini & Jordan, 2002; Holguin & Bashan, 2007). Sin embargo, este patrón del nitrógeno no es el único que se ha observado para la descomposición de hojarasca en manglares, ya que existen trabajos

previos que identifican un aumento inicial del contenido de nitrógeno seguido por una posterior caída del mismo (Robertson, 1988; Tam, Wong, Lan & Wang, 1998).

En el caso del fósforo, se ha señalado una rápida pérdida de este elemento en hojas en descomposición de *Rhizophora* sp. (Díaz, 1993), y a medida que pasa el tiempo, la hojarasca se vuelve progresivamente más pobre en fósforo. Díaz (1993) señala al fósforo como posible elemento limitante en el estero de Punta Morales. Esta tendencia encontrada por Díaz (1993) discrepa con lo encontrado en la experimentación llevada a cabo en hojas de *R. racemosa* en el HNTS, en la cual, a pesar de hallar un efecto del tiempo de exposición, no existe una tendencia clara en la caída del contenido del fósforo a lo largo del proceso de descomposición. Esto se hace notable sobre todo en época seca, donde, mientras en promedio el contenido de fósforo inicial en las muestras fue de 0.055% (0 días), el contenido final fue de 0.053% (120 días), alcanzando un pico de caída a los 60 días, en medio del proceso de descomposición, donde el porcentaje de fósforo encontrado fue de 0.039%.

Lo encontrado en el HNTS evidencia que tanto el contenido de nitrógeno como el del fósforo en la hojarasca de *R. racemosa* varían según la época seca o lluviosa. A pesar de encontrar un contenido final de nitrógeno mayor durante la época seca, otros autores han asociado la variación de dicho nutriente a un aumento en la actividad microbiana según la época del año, estimulada por los aportes alóctonos de carbono, el cual funciona como sustrato a través de los sedimentos acarreados río arriba (Bouillon, Conolly & Lee, 2008) conforme incrementa el nivel de lluvias.

A partir de los resultados obtenidos en los contenidos de nitrógeno y fósforo a lo largo del tiempo de descomposición, se puede establecer que la hojarasca de *R. racemosa* funciona como un sustrato para retener estos nutrientes limitantes dentro del ecosistema. Así, de una forma indirecta, la hojarasca contribuye al reciclado de nutrientes en los bosques de manglar, favoreciendo las altas productividades encontradas en estos ecosistemas y potenciando su uso futuro como fuente de energía.

6.3 Mesofauna

La descomposición de hojarasca tiende a ser más veloz en el trópico que en los ambientes templados (Gladstone-Gallagher, 2012). Esta tendencia ha sido asociada a la menor actividad biológica por parte de invertebrados en los manglares de climas templados (D’Croz, 1989; Gladstone-Gallagher, 2012), ya que la exclusión de la mesofauna puede llegar a disminuir la velocidad del proceso incluso a la mitad (Powers *et al.*, 2009). En Panamá, la mesofauna más abundante sobre las muestras de hojarasca de *R. mangle* estuvo compuesta por poliquetos, bivalvos, gastrópodos, cangrejos y camarones (D’Croz *et al.*, 1989); todos estos taxones fueron encontrados en las muestras de hojarasca de *R. racemosa* en el HNTS, sin embargo, los poliquetos, cangrejos y camarones no estuvieron entre los organismos más abundantes.

Del total de individuos cuantificados e identificados a lo largo del estudio, los bivalvos resultaron ser el taxón más abundante. Aunque los bivalvos pueden ser encontrados adheridos a la superficie de las hojas (Hogarth, 2007), se alimentan principalmente de materia en suspensión (Brusca & Brusca, 2005; Hogarth, 2007), por lo que no son importantes en la descomposición de la hojarasca. Típicamente, los bivalvos, junto con los cangrejos braquiuros son la macrofauna dominante en muchos ecosistemas de manglar (Nagelkerken *et al.*, 2008), aunque también los gastrópodos llegan a ser bastante conspicuos (Hogarth, 2007).

Los gastrópodos fueron otro de los grupos más abundantes en las muestras de hojarasca. A pesar de que son pocos los gastrópodos que se alimentan directamente de la hojarasca, especies como *Terebralia palustris* (Potaminidae) se alimentan casi exclusivamente de ella (Hogarth, 2007). A pesar de que *T. palustris* llegar a ser de los gastrópodos más abundantes en los bosques de manglar, siendo uno de los mayores removedores de la hojarasca (Hogarth, 2007), en este estudio no fue posible determinar si los individuos gastrópodos encontrados pertenecían a esta especie.

Otros organismos de mayor abundancia en la hojarasca de *R. racemosa* fueron los nematodos. En un ecosistema de manglar del suroeste de Puerto Rico, se determinó que la abundancia de nematodos en la hojarasca aumenta progresivamente conforme avanza el proceso de

descomposición (Torres-Pratts & Schizas, 2007). Para la hojarasca de *R. racemosa* en el HNTS, se encontró una mayor abundancia de nematodos al final del experimento durante la época seca, pero un pico de abundancia a los 90 días de descomposición en la época lluviosa. Muchas especies de nematodos se alimentan de algas, hongos y bacterias que crecen en la materia orgánica en descomposición (Brusca & Brusca, 2005), así que es probable que el pico de nematodos observado a los 120 días en época seca y a los 90 días en época lluviosa corresponda a un aumento de bacterias, algas, hongos y otros epibiontes que colonizan la hojarasca y que por tanto sirven de alimento para los nematodos presentes en las hojas.

Restos de hongos, diatomeas y bacterias han sido encontradas en el contenido estomacal de los colémbolos (Castaño-Meneses, Palacios-Vargas & Cutz-Pool, 2004); estos hexápodos acuáticos fueron encontrados en las muestras de hojarasca de *R. racemosa*, y al igual que los nematodos, es probable que estén aprovechando el proceso de descomposición de la hojarasca para alimentarse de sus epibiontes. Sobre la hojarasca de *R. racemosa* en descomposición también se encontraron taxones de insectos acuáticos tales como: Trichoptera, larvas de Lepidoptera, las familias de Diptera: Chironomidae, Ceratopogonidae y Dolichopodidae. La especie de tricóptero, *Phylloicus pulchrus*, es capaz de colonizar las hojarasca de especies de árboles de bosque ripario (Rincón & Covich, 2014). Rincón y Covich (2014) consideraron que *P. pulchrus* es un agente importante en la descomposición de la hojarasca a pesar de sus bajas densidades debido a que raspa la superficie y consume los componentes fibrosos de las hojas. Las larvas de Lepidoptera también consumen las hojas en los ecosistemas de manglar (Lacerda, 2002). Los dípteros fueron los insectos más abundantes en las muestras analizadas en este estudio. Los dípteros son abundantes en los manglares (Hogarth, 2007; Lacerda, 2002) y presentan adaptaciones de sus piezas bucales para lamer, succionar o chupar la savia, el néctar y otros fluidos vegetales (Brusca & Brusca, 2005).

Los ostrácodos son microcrustáceos que estuvieron entre los cinco taxones más abundantes en las muestras de hojarasca de *R. racemosa*. Aunque Vargas (1987) menciona a los ostrácodos como uno de los grupos más abundantes de la fauna bentónica del manglar de Punta Morales, en

Puerto Rico se ha reportado la presencia de ostrácodos en bajas cantidades en la hojarasca de *R. mangle* (Torres-Pratts & Schizas, 2007).

Los copépodos del orden Harpacticoida, aunque no representaron uno de los taxones más abundantes, mostraron ser uno de los principales en contribuir a la diferencia en la composición de estos entre sitios de muestreo, siendo en promedio más abundantes en el Sitio 1 que en el Sitio 2. Los copépodos harpacticoides, especialmente de la familia Darcythomsoniidae, han sido asociados al consumo exclusivo de hojarasca de manglar (Nagelkerken *et al.*, 2008). En este estudio, Harpacticoida fue considerado como un taxón detritívoro-herbívoro, y a pesar de ser uno de los grupos que más aporta a las diferencias de composición de taxones entre sitios, estas diferencias no se encuentran asociadas con la velocidad de la descomposición de la hojarasca.

Otros crustáceos en la hojarasca de *R. racemosa*, aunque con una abundancia mucho menor, fueron los isópodos. El estudio de los isópodos en los ecosistemas de manglar de Costa Rica ha sido principalmente abordado desde su papel ecológico como habitantes de las raíces de árboles de mangle y su efecto sobre la productividad de los mismos (Villalobos, Cruz & Cruz, 1985; Perry, 1988; Perry & Brusca, 1989; Büttner, 1997). En Costa Rica, Perry (1988) estudió la fuerte asociación que existe entre el isópodo *Sphaeroma peruvianum* y cirripedios del género *Balanus* en las raíces de *R. mangle*. En la hojarasca de *R. racemosa* también se encontraron especímenes de cirripedios tanto adultos como juveniles (larvas cypri).

En todo el tiempo de experimentación, se encontraron 67 individuos de Brachyura (cangrejos de diferentes familias), 57 de éstos durante la época lluviosa. Sin embargo, los cangrejos braquiuros no resultaron ser de los taxones más abundantes ni los que más contribuyeron a las diferencias entre muestras. Generalmente los cangrejos son considerados organismos clave en los procesos ecológicos de un bosque de manglar por su conocido consumo de detritos proveniente de la hojarasca, lo cual influye en la descomposición de las hojas y el ciclado de nutrientes (Hogarth, 2007; Lacerda, 2002). La mayoría de los cangrejos asociados a manglares del Pacífico costarricense presentan una dieta omnívora, muchos alimentándose principalmente de material vegetal como

hojas y micro y macro algas. *Sesarma occidentalis*, por ejemplo, presenta una preferencia por hojas del género *Rhizophora* (Jiménez, 1994). Al consumir algas y otros epibiontes de las hojas, estos organismos contribuyen a la fragmentación de las hojas, raspando su superficie.

Los poliquetos ha sido de los grupos más abundantes del bentos en el sedimento del manglar de Punta Morales (Vargas, 1987). La familia Nereididae (muchos de sus representantes son carnívoros pero otros son omnívoros) fue la más cuantiosa entre las familias de poliquetos encontradas en las muestras de hojarasca de *R. racemosa*. Se identificaron 13 familias de poliquetos (Ampharetidae, Capitellidae, Cirratulidae, Chaetopteridae, Chrysopetallidae, Maldanidae, Nereididae, Orbiniidae, Paraonidae, Pilargidae, Phyllodocidae, Polynoidea, Sylidae). Capitellidae, Chaetopteridae, Nereididae, Orbiniidae y Phyllodocidae son familias que coinciden con las encontradas en estudios anteriores sobre comunidades de poliquetos en manglares asociados a estuarios tropicales, donde además se describen como herbívoros o detritívoros (López, Cladera, San Martín, Laborda & Aguado, 2002; Sarkar *et al.*, 2005). A pesar de que en estos estudios se trabajó con la comunidad de poliquetos presente en el sedimento del manglar, el hecho de ser clasificados como herbívoros o detritívoros los convierte en potenciales consumidores de hojarasca, y por tanto en cooperadores del proceso de descomposición de la misma.

Los únicos cordados encontrados en las muestras de la hojarasca de *R. racemosa* en descomposición fueron dos individuos juveniles de peces góbidos. La presencia de góbidos adheridos a hojas de mangle ha sido registrada antes en el Pacífico costarricense (Wehrtmann & Dittel 1990).

En la presente investigación algunos de los taxones más abundantes en las muestras de hojarasca pertenecen a grupos tróficos que pueden consumir las hojas en descomposición (Nemertea, Gastropoda, Ostracoda, Harparticoidea, Gammaridea y Nematoda). Sin embargo, a pesar de que existen cambios evidentes en la composición de la comunidad de mesofauna que coloniza las muestras a lo largo del tiempo de descomposición, y entre sitios y épocas, dichos cambios no mostraron estar vinculados con los cambios en el peso de la masa de la hojarasca a lo largo del

tiempo de descomposición en ninguno de los sitios, o ninguna de las épocas. Por lo tanto, los distintos taxones y grupos tróficos encontrados en las muestras no presentan una relación directa con la velocidad de la descomposición de la hojarasca.

Por otro lado, la abundancia de la mesofauna en las muestras de hojarasca sí estuvo asociada a la pérdida de masa, y por tanto a la descomposición de la hojarasca en el Sitio 1 durante época lluviosa y en el Sitio 2 durante época seca. Este resultado coincide con lo encontrado por Powers *et al.* (2009), quienes observaron tasas de descomposición más altas en todas las muestras de hojarasca en las cuales se encontró mesofauna, pero la magnitud de la mesofauna sobre la descomposición varió según el sitio en el bosque. Esto evidencia que la descomposición de la hojarasca, más que por las condiciones propias de cada sitio estudiado o la época del año, se encuentra influenciada por la cantidad de mesofauna encontrada en las muestras. Como se encontró en esta tesis, donde a mayor cantidad de organismos de la mesofauna presentes en las hojas en descomposición, mayor pérdida de masa.

Es necesaria una acción combinada de la salinidad, temperatura y oxígeno disuelto en el agua, para lograr explicar el 25% de los cambios observados en la composición de la mesofauna encontrada en las muestras de hojarasca a lo largo del tiempo de muestreo. La precipitación y la temperatura ambiental no tienen ningún efecto sobre esta variación. Powers *et al.* (2009) ya habían indicado que la precipitación no influye en la abundancia de la mesofauna encontrada en las muestras de hojarasca. Otras variables ambientales o factores ecológicos específicos no considerados en esta investigación (tales como la frecuencia de inundación, tipo de sedimento o actividad microbiana), pueden explicar el restante de los cambios observados en la composición de la mesofauna.

Romero, Cantera y Peña (2006), en un manglar del Pacífico colombiano, encontraron un mayor consumo promedio por parte de herbívoros en las hojas de *A. germinans* y *L. racemosa* en comparación con *Rhizophora* sp. Asocian este resultado con la dureza y grosor característico de las hojas de cada especie de manglar, siendo las hojas de *Rhizophora* sp. las más gruesas entre las tres

especies. En esta ocasión no se tomaron en cuenta las características anatómicas de la hoja en la especie de mangle analizada, considerando que, al trabajar con una sola especie de mangle, el factor anatómico de las hojas no resulta pertinente en la variación de la velocidad de descomposición.

7. CONCLUSIONES

- Las constantes de descomposición (k) calculadas para *R. racemosa* en los dos sitios estudiados del HNTS varió entre 0.010 y 0.014 días⁻¹, siendo similares entre sitios y entre épocas del año.
- A partir de las constantes de descomposición obtenidas, puede afirmarse que la descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* en el HNTS ocurre a una velocidad relativamente rápida y ajustada a las regiones tropicales, según la literatura de referencia.
- La salinidad del agua fue notablemente diferente entre la época seca y la época lluviosa, siendo mucho mayor en la época seca. Esta variable mostró una leve influencia sobre las constantes de descomposición (k) obtenidas para la hojarasca de *R. racemosa* en los dos sitios del HNTS. El resto de variables ambientales (oxígeno disuelto y temperatura del agua) no parecieron influenciar en el proceso de descomposición.
- Las variaciones significativas entre épocas del año de los factores ambientales externos, tales como la precipitación y la temperatura ambiental, no fueron determinantes para el proceso estudiado. Por lo tanto, la época del año no tuvo ningún efecto sobre la velocidad de la descomposición de la hojarasca de *R. racemosa* en el manglar de HNTS.
- El contenido de nitrógeno resultó ser mayor al final que al inicio del proceso de descomposición, mientras que el del fósforo varió entre sitios. La variación del contenido promedio de nitrógeno y fósforo entre épocas podría deberse al mayor aporte de carbono aportado por los sedimentos provenientes de la cuenca superior del río, el cual funciona como sustrato para los organismos fijadores de nitrógeno y fósforo. Sin embargo, el mayor

aumento del nitrógeno al final de la descomposición se dio durante la época seca, lo cual puede explicarse por una mayor presión sobre la hojarasca como sustrato y fuente de carbono.

- La hojarasca de *R. racemosa* favorece los ciclos de nitrógeno y fósforo funcionando como un sustrato para retener estos nutrientes limitantes dentro del ecosistema. De esta forma colabora con la conservación de los niveles de productividad en el ecosistema.
- Basado en la clasificación trófica de los taxones de mesofauna más abundantes, es de esperar que la mayoría son consumidores indirectos de la hojarasca de *R. racemosa*. Es necesario un estudio taxonómico más detallado para determinar si efectivamente los miembros de dichos taxones contribuyen a la fragmentación y descomposición de la hojarasca.
- Más que las variaciones entre la composición de la mesofauna, la abundancia de esta mesofauna tiene una influencia en la descomposición de hojarasca en *R. racemosa*. Las correlaciones evidencian que con una mayor cantidad de organismos de mesofauna presentes en la hojarasca, las pérdidas de masa son mayores, según el sitio y la época del año.
- El estudio de la descomposición de hojarasca de *R. racemosa* en el manglar del HNTS evidencia la necesidad de un abordaje integral en la realización de estudios sobre reciclaje de nutrientes, formación de suelos, productividad primaria y ecología en el bosque de manglar. Debido a la falta de estudios sobre ecología y producción de los manglares en el Pacífico costarricense, esta investigación representa un aporte al entendimiento de los procesos ecológicos que suceden en estos bosques.

8. REFERENCIAS

- Alongi, D.M. 1994. The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems. *Hydrobiology* 285: 19-32.
- Alongi, D.M. 2009. *The Energetics of Mangrove Forests*. Springer Science, Queensland, Australia. 216 pp.
- Ananda K., K.R. Sridhar, N.S. Raviraja & F. Baerlocher. 2007. Breakdown of fresh and dried *Rhizophora mucronata* leaves in a mangrove of Southwest India. *Wetlands Ecol. Manag.* 112: 73-81.
- Ashton, E.C., P.J. Hogarth & R. Ormond. 1999. Breakdown of mangrove leaf litter in a managed mangrove forest in Peninsular Malaysia. *Hydrobiología* 413: 77-88.
- Azcón-Bieto, J. & M. Talón. 2008. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. 2 ed. McGraw-Hill y Interamericana de España. España. 651 pp.
- Bandaranayake, W.M. 1998. Traditional and medicinal uses of mangroves. *Mangr. Salt Marsh*. 2: 133-148.
- Bouillon S, R.M. Conolly & S.Y. Lee. 2008. Organic matter exchange and cycling in mangrove ecosystems: recent insights from stable isotope studies. *J. Sea Res.* 59:44-58.
- Bouillon, S. & R.M. Conolly. 2009. Carbon exchange among tropical coastal ecosystems. In: I. Nagelkerken (ed.), *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems*. Springer. Londres. 615 pp.
- Brusca, R. & G. J. Brusca. 2005. *Invertebrados*. 2 ed. McGraw-Hill Interamericana. 1005 p.
- Bussing, W. 1987. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 271 p.
- Büttner, K. 1997. Zur Ökologie der Wurzelgemeinschaft der Rote Mnagrove (*Rhizophora mangle*) an der Pazifikküste Costa Ricas. Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Naturales. Universidad de Bremen, Alemania. 116 p.
- Castaño-Meneses, G., J. Palacios-Vargas & L. Cutz-Pool. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. *Anales Inst. Biol., U.N.A.M., Ser. Zool.* 75: 135-142.
- Cedeño, B., A. López, E. Villalobos & A. Hernández. 2012. Ejes modificadores de las condiciones biofísicas de la cuenca del Río Grande de Térraba. *Rev. Geográf. Amér. Central* 48: 95-116.
- Chará-Serna, A., J.D. Chará, M. Zúñiga, G. Pedraza & L. Giraldo. 2010. Clasificación trófica de

- insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de una ecorregión cafetalera colombiana. *Univer. Scient.* 15: 27-36.
- Cintrón, G. & Y. Schaeffer-Novelli. 1983. *Introducción a la ecología del manglar*. UNESCO. Montevideo, Uruguay. 109 p.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1994. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Natural Environment Research Council, Plymouth, UK. 144 p.
- Cleveland, C., S. Reed & A. Townsend. 2006. Nutrient regulation of organic matter decomposition in a tropical rain forest. *Ecology* 87: 492-503.
- Córdoba-Muñoz, R., J.C. Romero-Araya & N.J. Windevoxel-Lora. 1998. *Inventario de los humedales de Costa Rica*. UICN, MINAE, SINAC, Embajada Real de los Países Bajos. San José, Costa Rica.
- Day, F. 1982. Litter decomposition rates in the seasonally flooded Great Dismal Swamp. *Ecology* 63: 6670-678.
- D'Croz, L., J. Del Rosario & R. Holness. 1989. Degradation of red mangrove (*Rhizophora mangle*) leaves in the Bay of Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 37: 101-104.
- De León-González, J.A. 2009. Nereididae Lamark, 1818, 325-354. In: J.A De León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & S. Solís-Weiss (Eds). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Dewiyanti, I. 2010. Litter decomposition of *Rhizophora stylosa* in Sabang-Weh Island, Aceh, Indonesia; evidence from mass loss and nutrients. *Biodiversitas.* 11: 139-144.
- Díaz, L. 1993. *Producción y descomposición de hojarasca de la especie multifloreada Rhizophora (Rhizophoraceae), en el Estero de Morales (Rhizophoraceae), en el Estero de Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica*. Tesis de Magister Scientiae, Universidad de Costa Rica. San Pedro, Costa Rica. 85 p.
- Díaz, C., I. Castro & G. Manjarres. 2010. *Mangles de Cartagena de Indias: Patrimonio biológico y fuente de biodiversidad*. Fundación Universitaria Tecnológico Comfenalco, Facultad de Ingeniería, Cartagena, Colombia. 62 p.
- Dittmann, S. 2001. Abundance and distribution of small infauna in mangroves of Missionary Bay, North Queensland, Australia. *Rev. Biol. Trop.* 49: 535-544.
- Donato, D., J.B. Kauffman, D. Murdiyarso, S. Kurnianto, M. Stidham & M. Kanninen. 2011.

- Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nat. Geosci.* 4: 293- 297.
- Fauchald, K. & P. Jumars. 1979. The diet of worms: A study of Polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17: 193-284.
- FAO. 2007. The World's Mangroves 1980-2005. FAO Forestry Paper. Roma, Italia. 78 p.
- Fell, J., I. Master & R. Wiegert. 1984. Litter decomposition and nutrient enrichment. *In: S. Snedaker & J. Snedaker (eds). The Mangrove Ecosystem: Research Methods.* Unesco, Paris. 251 p.
- Galeano, E., J.E. Mancera & J.H. Medina. 2010. Efecto del sustrato sobre la descomposición de hojarasca en tres especies de mangle en la Reserva de Biosfera Seaflower, Caribe Colombiano. *Caldasia*.32: 2-7.
- Galizzi, M.C., F. Zilli & M. Marchese. 2012. Diet and functional diet groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina). *Iheringia, Ser. Zool.* 102: 117-121.
- Giere, O. 1993. *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments.* Springer-Verlag, Berlin, Alemania. 324 p.
- Gladstone-Gallagher, R. 2012. Production and decay of mangrove (*Avicennia marina* subsp. *australasica*) detritus and its effects on coastal benthic communities. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad de Waikato, Nueva Zelanda. 86 p.
- Golckner-Fagetti, A. 2009. Chaetopteridae, Audouin & Milne-Edwards 1833, 115-122. *In: J.A. De León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & S. Solís-Weiss (eds). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical.* Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Golckner-Fagetti, A & A. Egremy-Valdez. 2009. Phyllodocidae Örsted, 1843, 409-424. *In: J.A De León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & S. Solís-Weiss (eds). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical.* Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Gray, J. & M. Elliott. 2009. *Ecology of Marine Sediments: From Science to Management.* 2 ed. Oxford University Press, Nueva York. 241 p.
- Hammer, Ø. 2014. *Paleontological Statistics Version 3.02: Reference manual.* Museo de historia Natural, Universidad de Oslo. 222 p.
- Hernández-Alcántara, P. & V. Solís-Weiss. 2009. Ampharetidae, Malmgren, 1986, 57-76. *In: J.A. De León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & S. Solís-Weiss (Eds). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de*

México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.

Hogarth, P. 2007. The Biology of Mangroves and Seagrasses. Universidad de Oxford, Nueva York. 273 p.

Holguin, G. & Y. Bashan. 2007. La importancia de los manglares y su microbiología para el sostenimiento de las pesquerías costeras, Pp. 239-253. *In*: R. Ferrera-Cerrato & A. Alarcón (Eds.). Microbiología agrícola: hongos, bacterias, micro y macrofauna, control biológico, planta-microorganismo. Editorial Trillas, México D.F., México.

Instituto Meteorológico Nacional (IMN) 2014. Datos de precipitación y temperatura ambiental para el año 2013 en la estación de Palmar Norte. Instituto Meteorológico Nacional, San José, Costa Rica.

Jiménez, J.A. 1987. A clarification on the existence of *Rhizophora* species along the Pacific coast of Central América. *Brenesia* 28: 25-32.

Jiménez, J.A. 1988a. The dynamics of *Rhizophora racemosa* Meyer, forests on the Pacific coast of Costa Rica. *Brenesia* 30:1-12.

Jiménez, J.A. 1988b. Dynamics and dispersion patterns of two mangrove populations on the Pacific Coast of Costa Rica. Tesis para optar por el grado de Doctor en Filosofía, Universidad de Miami. Florida. 176 p.

Jiménez, J. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. EFUNA, Heredia, Costa Rica. 352 p.

Jiménez, J.A. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales de los manglares del Pacífico de Centro América: contrastes climáticos, Pp. 51-70. *In*: A. Yáñez-Arancibia & A.L. Lara-Domínguez (Eds). Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA.

Juman, R. 2005. Biomass, litterfall and decomposition rates of *Rhizophora mangle* forest lining the Bon Accord Lagoon, Tobago. *Rev. Biol. Trop.* 53 (Suppl. 1): 207-217.

Kalra, Y. 1998. Handbook of Reference Methods for Plant Analysis. Analysis Council, Inc. CRC Press, Washington DC. 287 p.

Kathiresan, K. 2005. Mangrove ecosystems: Distribution of mangroves, Pp. 92-101. *In*: K. Kathiresan & S.Z. Quasim (Eds.). Biodiversity of Mangroves: Hindustan Publ., Nueva Delhi, India.

Kathiresan, K. & B.L. Bingham. 2001. Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Adv. Mar.*

Biol. 40: 81-251.

Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2 ed. Adisson-Wesley Editorial, Merlo Park, California, Estados Unidos. 620 p.

Lacerda, L.D. 2002. *Mangrove Ecosystems: Function and Management*. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, Alemania. 280 p.

López, E., P. Cladera, G. San Martín, A. Laborda, & M.T. Aguado. 2002. Polychaete assemblages inhabiting intertidal soft bottoms associated with mangrove systems in Coiba National Park (East Pacific, Panama). *Wetlands Ecol. Manag.* 10: 233-242.

Lugo, A.E. & S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* 5:39-64.

Mainardi, V. 1996. *El Manglar de Térraba-Sierpe*. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 91 p.

Maldonado, J.M. 2008. Asimilación del nitrógeno y del azufre. *In: J. Azcón-Bieto & M. Talón (Eds.) Fundamentos de Fisiología Vegetal*. 2 ed. McGraw-Hill y Interamericana de España., CIUDAD, España. 651 p.

Mall, L.P., V.P. Singh & A. Garge. 1991. Study of biomass, litter fall, litter decomposition and soil respiration in monogeneric mangrove and mixed mangrove forests of Andaman Islands. *Trop. Ecol.* 32: 144-152.

Mazliak, P. 1976. *Fisiología vegetal: nutrición y metabolismo*. Ediciones Omega, Barcelona, España. 350 p.

McLusky, D. & M. Elliot. 2007. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management*. 3 ed. Oxford Editorial. Oxford, England. 223 p.

Mfilinge, P., N. Atta & M. Tsuchiya. 2002. Nutrient dynamics and leaf litter decomposition in a subtropical mangrove forest at Oura Bay, Okinawa, Japan. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 16: 172-180.

Middleton, B.A. & K.L. McKee. 2001. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *J. Ecol.* 89: 818-828.

Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAET). 2013. Decreto Ejecutivo: 37986. Resumen ejecutivo del Plan de Manejo del Humedal Nacional Térraba-Sierpe. *La Gaceta N. 242*. 16 de diciembre 2013. San José, Costa Rica.

Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas (MIRENEM). 1994. Decreto Ejecutivo: 22993. Creación del Humedal Nacional Térraba-Sierpe. *La Gaceta N. 54*. 17 de marzo de 1994. San José, Costa Rica.

Montagnini, F. & C.F. Jordan. 2002. Reciclaje de nutrientes, 167-192. *In: M. Guariguata & G. H.*

- Kattan (Eds.) Ecología y conservación de bosques neotropicales. Edit. Tecnológ. Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Moorhead, D.L., W.S. Currie, E.B. Rastetter, W.J. Parton & M.E. Harmon. 1999. Climate and litter quality control on decomposition: an analysis of Modeling approaches. *Global Biogeochem. Cycl.* 13: 575-589.
- Murdiyarso, D., D. Donato, J.B. Kauffman, S. Kurnianto, M. Stidham & M. Kanninen. 2009. Carbon storage in mangrove and peatland ecosystems: a preliminary account from plots in Indonesia. CIFOR. Bogor, Indonesia. 35 p.
- Nagelkerken, I., S.J.M Blaber, S. Bouillon, P. Green, M. Haywood, L.G. Kirton, J.O. Maynecke, J. Pawlik, H.M. Penrose, A. Sasekumar & P.J. Somerfield. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquat. Bot.* 89: 155-185.
- Nellemann, C., E. Corcoran, C.M. Duarte, L. Valdés, C. De Young, L. Fonseca, G. Grimsditch (Eds). 2009. Blue Carbon: A Rapid Response Assessment. Programa Ambiental de las Naciones Unidas, GRID-Arendal, Noruega. 80 p.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*. 4 ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, Nueva Jersey, USA. 624 p.
- Perry, D. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. *Ecology* 69: 1064-1075.
- Perry, D. & R. Brusca. 1989. Effects of the root-boring isopod *Sphaeroma peruvianum* on red mangrove forests. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 57: 287-292.
- Powers J., R. Montgomery, C. Adair, F. Brearley, S. DeWalt, C. Castanho, J. Chave, E. Deinert, J. Ganzhorn, M. Gilbert, J.A. González-Iturbe, S. Bunyavejchewin, R. Grau, K. Harms, A. Hiremath, S. Iriarte-Vivar, E. Manzane, A. de Oliveira, L. Pooters, J. Ramanamanjato. C. Salk, A. Varela, G. Weiblen & M. Lerdau. 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *British Ecological Society. J. Ecol.* 1-11
- Quesada, A.J. 2013. Ecología trófica de la anémona de mar *Anthopleura nigrescens* (Cnidaria: Actiniaria). Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica. San Pedro, San José, Costa Rica. 34 p.
- Quesada, M., J. Cortés, J. Alvarado, A. Fonseca (eds.) 2006. Características hidrográficas y biológicas de la zona marino-costera del área de conservación Osa. Serie técnica: Apoyando los esfuerzos en el manejo y protección de la biodiversidad tropical. The Nature Conservancy, San

- José, Costa Rica. 80 p.
- Quinn G & M. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Nueva York. 537 p.
- Rico-Gray, V. 1993. Origen y rutas de dispersión de los mangles: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Bot. Mex.* 25: 1-13.
- Rincón J & A. Covich. 2014. Effects of insect and decapod exclusion and leaf litter species identity on breakdown rates in a tropical headwater stream. *Rev. Biol. Trop.* 62: 143-154.
- Roberts, M.J., S.P. Long, L.L. Tieszen & C.L. Beadle. 1987. Measurement of plant biomass and net primary production, 1-21. *In: Combsan and D. Hall (Eds.). Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. J 2 ed. Pergamon Press, Nueva York, Estados Unidos. 298 p.
- Robertson, A.I. 1988. Decomposition of mangrove leaf litter in tropical Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 116: 235-247.
- Rogers, J. 1997. Nutrient dynamics and productivity in mangrove ecosystems. Tesis de Bachillerato en Ciencias, California, Estados Unidos 71 p.
- Roldán, G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo Fen Colombia/ Colciencias/ Universidad de Antioquia, Bogotá, Colombia. 217 p.
- Romero, I. C., J. R. Cantera & E. J. Peña. 2006. Consumo de hojas por herbívoros en manglares del estuario del Río Dagua, Costa Pacífica Colombiana. *Rev. Biol. Trop.* 54: 1205-1214.
- Salazar-Vallejo, S. & A., Rizo. 2009. Pilargidae de Saint-Joseph, 1899, 425-440. *In: J.A. De León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & S. Solís-Weiss (eds). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Sarkar, S. K., A. Bhattacharya, S. Giri, B. Bhattacharya, D. Sarkar, D. Nayak & A. Chattopadhyaya. 2005. Spatiotemporal variation in benthic polychaetes (Annelida) and relationships with environmental variables in a tropical estuary. *Wetlands Ecol. Manag.* 13: 55-67.
- Satchell, J.E. 1974. Introduction: Litter-Interface of animate/inanimate matter, 13-44. *In: C. Dickinson & G. Pugh (Eds). Biology of Plant Litter Decomposition I*. Academic Press, Londres. 146 p.
- Shao, K. & N.K. Dhal. 2009. Potential microbial diversity in mangrove ecosystems: A review. *Indian J. Mar. Sci.* 38: 249-256.

- Sierra, C., E. Castillo & S. Arguedas. 2007. Documento de trabajo para el Plan de Manejo del Humedal Nacional Térraba- Sierpe: Diagnóstico biofísico, social, económico, productivo y análisis institucional. MINAE, The Nature Conservancy, Escuela Latinoamericana de Áreas Protegidas y Universidad para la Cooperación Internacional, San José, Costa Rica. 172 p.
- Sierra-Rozo O., J.E. Mancera & A. Santos-Martínez. 2009. Velocidad de descomposición de la hojarasca en diferentes sustratos de manglar durante la época de lluvias en San Andrés Isla, Caribe Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 38: 59-84.
- Sifleet, S., L. Pendeton & B. Murray. 2011. State of the science of coastal blue carbon. Nicholas Institute for environmental policy solutions. Universidad de Duke. Durham, Estados Unidos. 42 p.
- Silva-Benavides, A.M. 2009. Mangroves, 123-130. In: I.S. Wehrtmann & J. Cortés (Eds). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer, Berlin.
- Singh, V.P., A. Garge & L.P. Mall. 1993. Study of biomass, litter fall and litter decomposition in managed and unmanaged mangrove forests of Adaman islands. *Tasks Veget. Sci.* 27: 149-154.
- Solís-Weiss, V., M. Hermoso-Salazar, A. Barboza-Lopez & P. Hernández-Alcántara. 2009. Orbiniidae Hartman, 1972, 379-390. In: J.A. De León-González, J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & S. Solís-Weiss (eds). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, México.
- Soto, R. 1992. Nutrient concentration and retranslocation in coastal vegetation and mangroves from the Pacific coast of Costa Rica. *Brenesia* 37: 33-50.
- Soto, R. 1992. Nutrient concentration and retranslocation in coastal vegetation and mangroves from the Pacific coast of Costa Rica. *Brenesia*. 37: 33-50.
- Swift, M.J., O.W. Heal & J.M. Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. 372 p.
- Tam, N.F.Y., Y.S. Wong, C.Y. Lan & L.N. Wang. 1998. Litter production and decomposition in a subtropical mangrove swamp receiving wastewater. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 226: 1-18.
- Torres-Pratts, H. & N.V. Schizas. 2007. Meiofaunal Colonization of Decaying Leaves of the Red Mangrove *Rhizophora mangle*, in Southwestern Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 43: 127-137.
- Twilley, R.R., A.E. Lugo & C. Patterson-Zucca. 1986. Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. *Ecology* 67: 670-683.
- Twilley, R.R., M. Pozo, V.H. Garcia, V.H. Rivera-Monroy, R. Zambrano & A. Boderó. 1997. Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River Estuary, Ecuador. *Oecologia*

111:109-122.

- Twilley, R.R & J.W. Day. 1999. The productivity and nutrient cycling of mangrove ecosystem, Pp. 127-152. *In*: A. Yáñez-Arancibia & A.L. Lara-Domínguez (eds.) Ecosistemas de manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica. NOAA/NMFS Silver Spring MD, USA.
- Vannucci, M. 2004. Mangrove Management and Conservation: Present and Future. United Nations University Press, Nueva York. 350 p.
- Van Lavieren, H., M. Spalding, D. Alongi, M. Kainuma, M. Clüsener-Godt & Z. Adeel. 2012. Securing the Future of Mangroves. Política. UNU-INWEH, UNESCO-MAB with ISME, ITTO, FAO, UNEP-WCMC and TNC, Hamilton, Canada. 53 p.
- Vargas, J.A. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Rev. Biol. Trop.* 35: 299-316.
- Villalobos, C., G. Cruz & R. Cruz. 1985. Notas sobre la biología de *Sphaeroma terebrans* Bate, 1866. (Sphaeromatidae: Isopoda) en el manglar de Pochote, provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia* 24: 287-295.
- Wafar, S., A.G. Untawale & M. Wafar. 1997. Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44: 111-124.
- Wehrtmann, I.S. & A.I. Dittel. 1990. Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organisms, with emphasis on decapod Crustacea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 67-73.
- Wieder, R.K. & G.E. Lang. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642.
- Windevoxhel-Lora, N.J. 1998. Un plan para el manejo sostenido del humedal de Sierpe-Térraba. PROARCA/Costas, San José, Costa Rica. 21 p.
- Woitchik, A.F., B. Ohowa, J.M. Kazungu, R.G. Raho, L. Goeyens & F. Dehairs. 1997. Nitrogen enrichment during decomposition of mangrove leaf litter in an east African coastal lagoon (Kenya): Relative importance of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 30:15-35.
- Yáñez-Arancibia, A. & A.L. Lara-Domínguez. 1999. Los manglares de América Latina en la encrucijada, P.p. 9-16. *In*: A. Yáñez-Arancibia & A.L. Lara-Domínguez (Eds.). Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring, MD, USA.

Yong, Y., P. Baipeng, C. Guangcheng & C. Yan. 2011. Processes of organic carbon in mangrove ecosystems. *Acta Ecol. Sinica* 31: 169-173.

APÉNDICES

Apéndice I

Normalidad de los residuos en la prueba t-student para la precipitación y temperatura ambiental durante el 2013 según la época del año en Estero Caballo y Boca Nueva, HN Térraba-Sierpe.

Época	Factor	t-Student (w)	p
Seca	Precipitación (mm)	0.88	0.325
	Temperatura (°C)	0.89	0.389
Lluviosa	Precipitación (mm)	0.98	0.904
	Temperatura (°C)	0.97	0.837

Apéndice II.

Normalidad de los residuos, homogeneidad de las varianzas, valores de λ y transformación correspondiente en la prueba de ANDEVA para el fósforo y el nitrógeno de la hojarasca de *R. racemosa* expuesta a la descomposición en Estero Caballo y Boca Nueva, HN Térraba-Sierpe.

ANDEVA	Shapiro-Wilk		Factor	Barlett		Box-Cox (λ)	Transformación de ANDEVA	Shapiro-Wilk		Barlett	
	W	p		K	P			W	p	K	P
Nitrógeno	0.92	<0.001	Fecha	22.31	<0.001	0.162	Raíz cuarta (4√)	0.93	<0.001	22.31	<0.001
			Época	<0.01	0.943					<0.01	0.9427
			Sitio								
Fósforo	0.94	<0.001	Fecha	33.15	<0.001	-0.571	Inversa (1/x)	0.98	0.034	33.15	<0.001
			Época	19.34	<0.001					19.34	<0.001
			Sitio	5.03	0.025					5.03	0.025

Apéndice III.

ANDEVA para el fósforo y el nitrógeno de la hojarasca de *R. racemosa* expuesta a la descomposición en Estero Caballo y Boca Nueva, HN Térraba-Sierpe.

Factor	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de cuadrados	Valor de F	Probabilidad(>F)
NITRÓGENO					
Época (seca o lluviosa)	1	0.0349	0.03490	44.85	<0.001*
Sitio (Boca Nueva y Estero Caballo)	1	0.0022	0.00217	2.78	0.09843
Tiempo (0,15,30,60 y 90 días)	5	0.5030	0.10060	129.26	<0.001*
Época x Sitio	1	0.0084	0.00840	10.80	0.001*
Época x Tiempo	5	0.0084	0.00168	2.15	0.065
Sitio x Tiempo	5	0.0122	0.00245	3.15	0.011*
Época x Sitio x Tiempo	5	0.0092	0.00183	2.35	0.046*
Residuales	96	0.0747	0.00078		
FÓSFORO					
Época (seca o lluviosa)	1	347.2	347.2	25.99	<0.001*
Sitio (Boca Nueva y Estero Caballo)	1	113.6	113.6	8.51	0.004*
Tiempo (0,15,30,60 y 90 días)	5	737.4	147.5	11.04	<0.001*
Época x Sitio	1	192.2	192.2	14.40	<0.001*
Época x Tiempo	5	139.5	27.9	2.09	0.073
Sitio x Tiempo	5	325.4	65.1	4.87	<0.001*
Época x Sitio x Tiempo	5	145.4	29.1	2.18	0.063
Residuales	96	1281.9	13.4		

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice IV.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de la mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 1 durante la época seca. Estero Caballo, HN Terraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			0.028	0.25	0.22	0.56
	30	0.009*			0.62	0.38	1.00
	60	0.008*	0.007*			0.38	0.90
	90	0.016*	0.007*	0.008*			0.32
	120	0.008*	0.008*	0.009*	0.009*		

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice V.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de la mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 2 durante la época seca. Boca Nueva, HN Terraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			-0.03	0.31	0.45	0.46
	30	0.043*			0.01	0.42	0.43
	60	0.033*	0.398			0.32	0.62
	90	0.008*	0.008*	0.008*			0.48
	120	0.007*	0.008*	0.008*	0.008*	0.008*	

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice VI.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de la mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 1 durante la época lluviosa. Estero Caballo, HN Terraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			0.56	0.64	0.79	0.73
	30	0.009*			0.40	0.90	0.45
	60	0.008*	0.008*			0.95	0.53
	90	0.008*	0.008*	0.008*			0.32
	120	0.007*	0.015*	0.008*	0.050*		

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice VII.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de la mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 2 durante la época lluviosa. Boca Nueva, HN Terraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			0.10	0.05	0.04	0.51
	30	0.209			-0.14	0.32	0.78
	60	0.338	0.817			0.05	0.59
	90	0.339	0.039*	0.353			0.14
	120	0.007*	0.016*	0.008*	0.167		

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice VIII.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de los grupos tróficos de mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 1 durante la época seca. Estero Caballo, HN Térraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			0.21	0.36	0.07	0.29
	30	0.016*			0.44	0.35	0.78
	60	0.008*	0.015*			0.36	0.57
	90	0.192	0.008*	0.009*			0.32
	120	0.007*	0.008*	0.008*	0.008*	0.008*	

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice IX.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de los grupos tróficos de mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 2 durante la época seca. Boca Nueva, HN Térraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			-0.17	0.22	0.37	0.38
	30	0.876			-0.02	0.25	0.32
	60	0.091	0.528			0.14	0.59
	90	0.008*	0.008*	0.095			0.40
	120	0.007*	0.008*	0.008*	0.008*	0.008*	

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice X.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de los grupos tróficos de mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 1 durante la época lluviosa. Estero Caballo, HN Térraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			0.51	0.64	0.72	0.76
	30	0.009*			0.31	0.44	0.47
	60	0.008*	0.026*			0.61	0.60
	90	0.008*	0.008*	0.008*			0.04
	120	0.007*	0.015*	0.008*	0.314		

*probabilidad menor a 0.05. Significativo.

Apéndice XI.

Valor de p y de R para las comparaciones a posteriori del ANOSIM en la composición de los grupos tróficos de mesofauna según el factor tiempo (días) en el Sitio 2 durante la época lluviosa. Boca Nueva, HN Térraba-Sierpe.

		Valor de R					
		Tiempo (días)	15	30	60	90	120
Valor de p	15			0.20	0.19	-0.11	0.42
	30	0.079			-0.12	-0.12	0.46
	60	0.113	0.790			-0.06	0.45
	90	0.784	0.867	0.619			0.29
	120	0.007*	0.015*	0.008*	0.022*		

*probabilidad menor a 0.05. Significativo

Apéndice XII.

Taxones encontrados en todas las muestras, su grupo trófico y la referencia bibliográfica utilizada para asignar la clasificación trófica correspondiente. Estero Caballo y Boca Nueva, HN Térraba-Sierpe.

Taxon	Nivel taxonómico	Grupo trófico	Número de individuos total	Referencia
Alpheidae (Decapoda)	Familia	Omnívoro	1	Brusca & Brusca 2005
Ampharetidae (Polychaeta)	Familia	Detritívoro	8	Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2009
Anemona (Anthozoa)	Clase	Omnívoro	1	Quesada 2013
Anomura (Decapoda)	Infraorden	Detritívoro	15	Brusca & Brusca 2005
Bivalvia	Clase	Suspensívoro	4648	Brusca & Brusca 2005
Brachyura (Decapoda)	Infraorden	Herbívoro, Omnívoro	67	Jiménez 1999
Capitellidae (Polychaeta)	Familia	Sedimentívoro	42	Brusca & Brusca 2005
Chaetopteridae (Polychaeta)	Familia	Suspensívoro	2	Brusca & Brusca 2005, Golckner-Fagetti 2009
Ceratopogonidae (Diptera)	Familia	Carnívoro	135	Chará-Serna, Chará, Zúñiga, Pedraza & Giraldo 2010
Chironomidae (Diptera)	Familia	Detritívoro	100	Galizzi, Zilli & Marchese 2012
Chrysopetallidae (Polychaeta)	Familia	Carnívoro	8	Fauchald & Jumars 1979
Cirratulidae (Polychaeta)	Familia	Sedimentívoro	5	Brusca & Brusca 2005
Cirripedia	Infraclase	Suspensívoro	134	Brusca & Brusca 2005
Collembola (Insecta)	Orden	Herbívoro	39	Castaño-Meneses Palacios-Vargas & Cutz-Pool 2004
Dolichopodidae (Diptera)	Familia	Omnívoro	9	Brusca & Brusca 2005
Foraminifera	Filo	Detritívoro, Herbívoro	381	Giere 1993
Gammaroidea (Amphipoda)	Suborden	Detritívoro, Herbívoro	446	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Gastropoda	Clase	Herbívoro, Carnívoro	2642	Brusca & Brusca 2005
Gobiidae (Chordata)	Familia	Carnívoro	2	Nelson 2006, Bussing 1987
Halacaridae (Arachnida)	Familia	Carnívoro	223	Giere 1993
Harpacticoida (Copepoda)	Orden	Detritívoro, Herbívoro	361	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Hidrozoa (Lymnomedusae)	Clase	Carnívoro	10	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Hydrophilidae (Coleoptera)	Familia	Detritívoro, Herbívoro	2	Giere 1993
Hyperiididae (Amphipoda)	Suborden	Detritívoro	6	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Isopoda	Orden	Herbívoro, Omnívoro	74	Brusca & Brusca 2005
Kynorhinchia	Filo	Detritívoro	1	Brusca & Brusca 2005
Larva diptera	Orden	Omnívoro	11	Brusca & Brusca 2005
Lepidoptera (Insecta)	Orden	Herbívoro	3	Roldán 1988, Brusca & Brusca 2005
Maldanidae (Polychaeta)	Familia	Detritívoro	15	Brusca & Brusca 2005
Nematoda	Filo	Detritívoro, Herbívoro, Carnívoro, Omnívoro	3478	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Nemertea	Filo	Herbívoro, Carnívoro	2612	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Nereididae (Polychaeta)	Familia	Carnívoro	308	Brusca & Brusca 2005, de León-González 2009

Oligochaeta	Subclase	Detritívoro	70	Brusca & Brusca 2005
Orbiniidae (Polychaeta)	Familia	Detritívoro	1	Solís-Weiss, Hermoso-Salazar, Barboza-Lopez & Hernández-Alcántara 2009
Ostracoda	Clase	Detritívoro, Herbívoro	1466	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Paraonidae (Polychaeta)	Familia	Sedimentívoro	1	Fauchald & Jumars 1979
Phyllodocidae (Polychaeta)	Familia	Carnívoro	9	Golckner-Fagetti & Egremi-Valdéz 2009
Pilargidae (Polychaeta)	Familia	Detritívoro, Omnívoro, Carnívoro	1	Salazar-Vallejo & Rizzo 2009
Platyelminthes	Filo	Carnívoro	1	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Polychaeta	Clase	No determinado	3	
Polynoidae (Polychaeta)	Familia	Carnívoro	75	Brusca & Brusca 2005
Pupa díptera	Orden	No determinado	24	
Sipuncula (juveniles)	Filo	Detritívoro	6	Brusca & Brusca 2005
Sylidae (Polychaeta)	Familia	Carnívoro	31	Brusca & Brusca 2005
Tanaidacea	Orden	Herbívoro	397	Giere 1993, Brusca & Brusca 2005
Trichoptera (Insecta)	Orden	Detritívoro	2	Brusca & Brusca 2005