

## Producción y descomposición de hojarasca en humedales dominados por palmas (Arecaceae) en el noreste de Costa Rica

Ronald L. Myers

2302 Leu Road Orlando FL. 32803, USA. Email: rm.fuego@gmail.com

Recibido 16-I-2013. Corregido 22-II-2013. Aceptado 20-III-2013.

**Abstract: Litter production and breakdown in swamps dominated by palms (Arecaceae) in northeastern Costa Rica.** In *Raffia* (*Raphia taedigera*) palm-swamps, it is frequent to observe high mounds at the base of the palm clumps. These mounds are formed by the accumulation of litter and organic matter, or might result from upturned roots of wind-thrown trees. The mounds serve as anchorage site for the palms, and could be important for the establishment of woody tree species in the swamp. The formation of these mounds might be explained by the unequal accumulation of organic matter in the wetland, or by differences in decomposition rates between *Raffia* litter versus the litter produced in adjacent mixed forests. To distinguish between these hypotheses, I compared the spatial distribution of litter in a *R. taedigera* swamp with the litter distribution on an adjacent slope forest, where litter distribution is expected to be homogeneous. In addition, I compared decomposition rates of major components of fine litter in three different environments: two wetlands dominated by palms (*R. taedigera* and *Manicaria saccifera*) and a slope forest that experiences lower inundation effects. On the palm swamp, noticeable concentration of litter was observed near the bases of clumps of palm as opposed to the swamp floor. In the adjacent slope forest, the magnitude of the differences in the distribution of litter is small and there is no accumulation at the base of emergent trees. It was also found that litter production increases during heavy rains and storms that follow dry periods. The swamp environment, independent of the litter, showed significantly lower decomposition rates than the surrounding forest slope. Furthermore, *R. taedigera* litter decomposes as fast as the slope forest litter. Overall, these results suggest that resistance to decomposition is not a major factor in the formation of mounds at the bases of *R. taedigera* clumps. Instead, litter accumulation contributes to the formation of the mounds that rise above the surface of the swamp. Rev. Biol. Trop. 61 (Suppl. 1): 87-99. Epub 2013 September 01.

**Key words:** *Raphia taedigera*, palm-swamps, microtopography, litter production, litter decomposition, Tortuguero.

Los humedales tropicales abarcan desde marjales herbáceos a bosques inundados donde se mezclan plantas herbáceas y leñosas, incluyendo estadios intermedios dominados por alguna especie de palma (Beard 1944, 1955). Las palmas que suelen dominar en humedales tropicales frecuentemente incluyen Lepidocarrioides, un grupo cuyos miembros parecen particularmente adaptados a ambientes extremos y caracterizados por suelos continuamente inundados. En el Neotrópico, esas palmas incluyen a la palma de moriche *Mauritia flexuosa* y al yolillo *Raphia taedigera*. Taylor (1959)

describió pantanos análogos en Papúa-Nueva Guinea, con *Metroxylon sagu* como la especie de palma dominante, mientras que varias especies de *Raphia* sp. suelen ocupar esa posición en pantanos africanos.

La presencia regular de una palma como especie dominante en regiones pantanosas y humedales a lo largo de los Trópicos, sugiere que más que una zona de vegetación en respuesta al extenso hidropereodo, la comunidad de palmas de alguna manera crea las condiciones que conducen eventualmente a la gradual invasión de especies arbóreas dicotiledóneas.



Este modelo concuerda con el modelo de sucesión por “facilitación” sugerido por Connell & Slatyer (1977).

Algunos factores físicos, como la microtopografía, que pueden resultar en condiciones diferenciadas de sitios de germinación (Myers 2013a), podrían permitir a las especies de pantano llegar a establecerse. Por ejemplo, Fanshawe (1954) notó que en los bosques anegados y marjales de Guyana las plántulas estaban agregadas en montículos. De igual manera, McCarty (1962) demostró que la regeneración de *Fleroya stipulosa* (= *Mitragyna stipulosa*) en los pantanos de Uganda dependía de la existencia de montículos; mientras que Monk (1966) al describir los pantanos leñosos en el norte y el centro de Florida, mencionó que muchas de las plantas se agrupaban en montículos y que las depresiones del pantano usualmente estaban libres de esas plantas.

La formación de montículos en bosques de pantano ha sido atribuida a varios procesos biológicos. Hartshorn (1978) registró una alta tasa de cambio de árboles en pantanos de suelos aluviales en las tierras bajas del Caribe

costarricense, sugiriendo que el cambio resulta del desarrollo de sistemas de raíces en suelos poco drenados y que es precisamente en las alfombras de raíces y troncos caídos donde es más probable que se establezcan los árboles en áreas pantanosas. Así, en un pantano dominado por palma real *Manicaria saccifera* en Costa Rica, Holdridge *et al.* (1971) notaron que todos los grandes árboles crecían en pequeños montículos cuya formación se atribuye a los restos de bases de troncos y sistemas de raíces de árboles caídos.

Una hipótesis alternativa fue presentada por Fanshawe (1954) donde los montículos son formados a partir del sistema radicular de los mismos árboles. McCarty (1962) discutió que la formación de esos montículos en humedales posiblemente se atribuya a la acumulación de desechos y su descomposición por lombrices.

En los pantanos de palma de yolillo *R. taedigera* en el noreste de Costa Rica, mis observaciones sugieren que acumulaciones de materia orgánica y hojarasca en la base misma de las palmas forman los montículos que caracterizan los yolillales (Fig. 1). Estos depósitos



**Fig. 1.** Montículo en la base de una macolla de *R. taedigera* (Sarapiquí, Costa Rica). Nótese acumulación de materia orgánica en la base.

**Fig. 1.** Mound at the base of *R. taedigera* clump (Sarapiquí, Costa Rica). Notice organic matter accumulation at the base of the clump.

de materia permitirían la elevación de los montículos, lo que a su vez ayudaría al anclaje y mantenimiento de las mismas macollas de yolillo. Una predicción derivada de esta hipótesis es precisamente que existe acumulación de hojarasca en la base de las macollas y que por lo tanto la hojarasca se encuentra distribuida de manera desigual en los yolillales y que esta distribución contribuye a la formación microtopográfica en el pantano.

Por otro lado, el material acumulado en montículos podría descomponerse más lentamente que el material en el suelo del humedal o en bosques aledaños, si las hojas de palma fueran más resistentes a la descomposición o si en bosques aledaños la hojarasca producida se descompusiera más rápidamente.

En este estudio, se compara la distribución espacial de hojarasca en un pantano dominado por *R. taedigera* con la de un bosque inundable adyacente, donde la distribución de hojarasca se espera que sea homogénea. Además, se compara la tasa de descomposición de los componentes principales de la hojarasca fina en tres tipos de ambientes: dos humedales dominados por palmas y un bosque de ladera, con menor efecto de la inundación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitios de estudio:** El trabajo se realizó durante 1978 en la zona protegida por el Parque Nacional Tortuguero, en el extremo noreste de Costa Rica.

1. *Bosque de ladera del Cerro Tortuguero:* Consiste en una pequeña ladera (~50m elevación) al norte del Cerro Tortuguero (10°35'29.72" N, 83°31'32.58" W). Este cerro tiene una elevación máxima de 119m. Los suelos de esta pequeña pendiente están mejor drenados que las zonas de inundación aledañas y la cobertura vegetal corresponde a un bosque tropical húmedo de zonas de bajura (Holdridge *et al.* 1971).
2. *Pantano dominado por R. taedigera o yolillal en el Río Penitencia:* Este humedal posee una extensión de 1 330ha y es nutrido

por el Río Penitencia, que lo bordea. La zona visitada se ubica entre las coordenadas 10°35'25.25" N, 83°34'14.23" W y 10°35'8.33" N, 83°34'11.53" W. Debido a la carga sedimentaria del río, el humedal presenta áreas más elevadas donde se ha depositado material que actúa como dique natural. El humedal usualmente permanece inundado o anegado.

3. *Pantano dominado por palma real M. saccifera, al noroeste del Cerro Tortuguero* (entre las coordenadas 10°35'35" N - 10°36'37" N y 83°32'50" - 83°32'21" W): Consiste en un humedal oligotrófico de 8 215ha bordeado por río Penitencia, los Cerros del Coronel, Laguna Samay y la franja de la costa Caribe. El humedal es alimentado principalmente por lluvia, aunque es drenado por Caño Palma. La vegetación predominante del humedal consiste en palma real *M. saccifera*, aunque otras especies como *R. taedigera* pueden ocupar depresiones del terreno, mientras que otras especies leñosas (principalmente *Pentaclethra macroloba*) son observables en las zonas más elevadas. La acumulación de materia orgánica tiene lugar en áreas pobremente drenadas. La ubicación exacta de estos sitios se presenta en la figura 2.

**Producción de hojarasca:** La caída de hojarasca fina, definida como hojas, flores, frutos y pequeñas ramas fue cuantificada en el bosque de ladera de Cerro Tortuguero y en el yolillal del Río Penitencia, ubicado a unos 7km del bosque. Un total de 10 trampas de mantillo de 0.25m<sup>2</sup> construidas con malla plástica fueron colocadas en cada ambiente. En el bosque, cinco trampas fueron colocadas en la base de cinco árboles emergentes, seleccionados como el árbol más cercano a puntos separados por 20m en un transecto lineal. Las otras cinco trampas se colocaron entre el árbol emergente seleccionado y su árbol adyacente más cercano. De manera similar, en el yolillal, cinco trampas de matillo fueron colocadas en la base de igual número de macollas de palmas, y las cinco restantes entre las macollas (Fig. 3). Este diseño

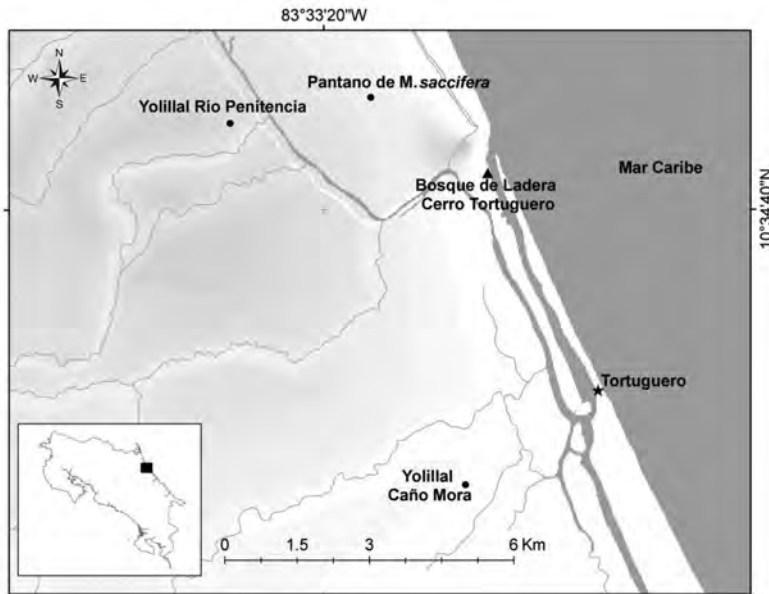


Fig. 2. Sitios de estudio en la región de Tortuguero, noreste de Costa Rica.  
 Fig. 2. Study sites in the Tortuguero region, northeastern Costa Rica.



Fig. 3. Trampa de mantillo en yollilal.  
 Fig. 3. Litter trap in *Raphia taedigera* swamp.

incluye cuatro localidades con cinco trampas para la caída de hojarasca en cada una.

Cada trampa está apoyada 1m sobre el suelo mediante tubos de PVC. En el yollilal, el marco de la trampa se extendió 50cm de la canasta con el fin de ayudar a retener las grandes hojas de *R. taedigera* dentro de la canasta. Se recolectó todo el material acumulado en intervalos de 9 a 13 días durante 315 días en el bosque y 325 días en el yollillo. Las porciones de material caído que se extendían fuera de la canasta (por ejemplo hojas) fueron cortados y descartados. Las muestras fueron colocadas en bolsas de papel, secadas al horno hasta peso constante.

**Descomposición de hojarasca:** Tres tipos de hojarasca se emplearon en el estudio de descomposición. (1) Una mezcla de hojas de plantas leñosas del bosque húmedo de bajura que se obtuvo tomando al azar tantas hojas como fue posible en el sotobosque de la ladera del Cerro Tortuguero. Las hojas fueron mezcladas, secadas al aire primero y luego secadas al horno (40°C) hasta peso constante. (2) Hojas de palma real *M. saccifera*, una de las hojas enteras más largas del reino vegetal, fueron

recolectadas y la lámina foliar cortada en segmentos de aproximadamente 5x15cm, secadas a temperatura ambiente y luego al horno. (3) De igual manera, hojas de *R. taedigera*, que es una de las hojas compuestas más largas del reino vegetal, se recolectaron y sus pinnas se cortaron en segmentos de 15cm, se secaron a temperatura ambiente y posteriormente se secaron en el horno.

Cincuenta gramos de las hojas secas, siguiendo el procedimiento descrito anteriormente, se pusieron dentro de bolsas de descomposición de 30x30cm, construidas con malla de cedazo plástico de 1.6mm. Las bolsas se construyeron con forma de sobre, con el fondo doblado y los lados tejidos con hilo de nylon de pesca. Una abertura doblada se dejó en su parte superior.

El tipo de material incluido en cada bolsa se registró en etiquetas de aluminio y se amarró a ellas. Nueve bolsas, tres conteniendo cada tipo de material, se amarraron juntas a intervalos de 2m con hilo de pescar de nylon. Se creó un arreglo de muestras con un total de siete líneas con nueve bolsas dispuestas de manera paralela una de otra en intervalos de 2m. Un arreglo de este tipo fue colocado en cada uno de los sitios de estudio.

En cada sitio, una línea de nueve bolsas se recolectaron en los siguientes intervalos: 10, 21, 49, 80, 120, 270 y 360 días. Las bolsas y su contenido primero se secaron a temperatura ambiente y luego se removió la hojarasca y se separaron de las raíces que penetraron la bolsa, se secaron al horno y se pesaron. En el caso de muestras del yolillal del Río Penitencia, las bolsas primero se remojaron brevemente en agua para eliminar sedimentos y minerales depositados.

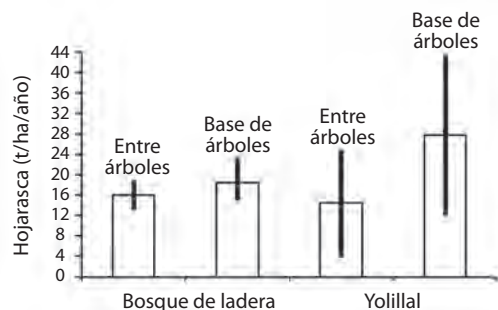
## RESULTADOS

**Producción de hojarasca:** La producción media de hojarasca estimada varió entre 14.4 t/ha/año y 27.9 t/ha/año en los sitios muestreados (Fig. 4). La hojarasca se distribuye más homogéneamente en el bosque inundado que en el pantano de *R. taedigera* (Fig. 4). Sin embargo,

incluso en el bosque hay significativamente más material recolectado cerca de las bases de los árboles que entre ellos (ANDEVA,  $p < 0.05$ ). En el yolillal, la caída de hojarasca fue un 48.7% mayor cerca de la base de las macollas de *R. taedigera* que en el suelo del bosque. Se encontró una gran variabilidad entre las trampas (CV en yolillal: 42.1% en la base y 45.5% entre las macollas; en bosque: 17.6% en la base y 18.2% entre los árboles emergentes), pero las diferencias entre las dos categorías en el yolillal fueron significativas ( $p < 0.02$ ). Sería interesante determinar si en estos ambientes hay una corriente predominante que pueda arrastrar este material hacia las bases de los árboles.

Previas estimaciones de biomasa y cambios de hojas en *R. taedigera* (Myers 2013b) indican que la caída de hojarasca es de 5.5t/ha/año y que el cambio de material sobre la superficie se estima entre 8.8 y 11.1t/ha/año. Estas estimaciones son menores a las calculadas basadas en el material recolectado en las trampas de mantillo, pero similar a los datos de caída de hojarasca reportados en otros estudios en los trópicos (Brown 1980).

El cuadro 1 muestra el análisis de macronutrientes del material descompuesto bajo los pecioloos muertos, los detritos en la base de las macollas y la composición mineral del suelo



**Fig. 4.** Media y desviación estándar de hojarasca fina producida en la base de los árboles (o macollas) y entre los árboles (o macollas) en el yolillal del Río Penitencia y en el bosque de ladera de Cerro Tortuguero.

**Fig. 4.** Mean and standard deviation of fine litterfall collected at the base of trees (or clumps) and between trees (or clumps), in the Rio Penitencia *R. taedigera* swamp and from the slope forest on Cerro Tortuguero.

CUADRO 1

Análisis del suelo y de la hojarasca descompuesta de: (1) debajo de peciolo muertos de *Raphia taedigera*, (2) la base de macollas de *R. taedigera*, y (3) el suelo del pantano

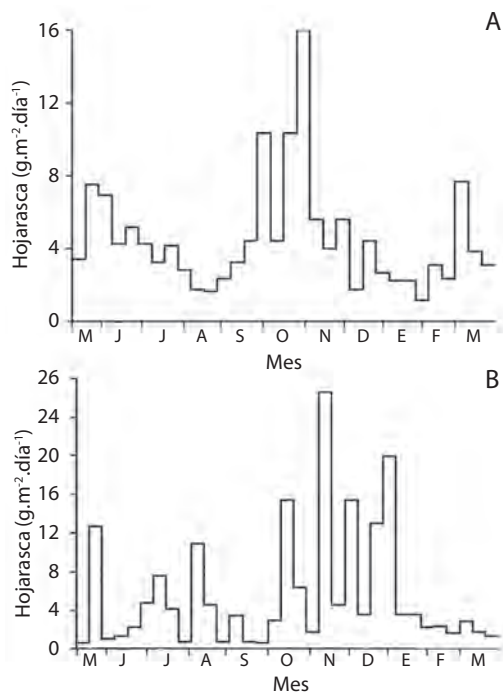
TABLE 1  
Analysis of soil and amorphous litter from: (1) beneath dead *Raphia taedigera* petioles, (2) the base of *R. taedigera* clumps, and (3) the swamp forest floor

Sitio de muestra	pH	P $\mu\text{g/ml}$	Ca meq/100ml	K meq/100ml	Mg meq/100ml	Al meq/100ml	% Total Nitrogeno	% Materia orgánica
Bajo peciolo de <i>R. taedigera</i>	5.35	28.0	10.1	0.34	3.96	0.4	1.35	60.57
Base de macolla <i>R. taedigera</i>	6.25	3.5	11.9	0.34	7.32	0.2	0.86	26.53
Suelo del bosque	5.00	2.0	6.1	0.28	2.89	4.2	0.10	2.01

del pantano. Hay una tendencia a una mayor concentración de nutrientes en la base de las macollas de *R. taedigera*, especialmente en cuanto a cationes de calcio. Esto puede explicar el incremento de pH y bajos niveles de aluminio bajo las palmas.

La distribución estacional de hojarasca en ambos sitios se muestra en la figura 5. En el bosque de ladera, la caída de hojarasca sigue un patrón estacional, con un incremento inmediatamente después del breve periodo seco de abril y principio de mayo, un máximo en octubre y niveles mínimos en agosto, enero y febrero. El patrón general es el mismo en el yolillal dominado por *R. taedigera*, aunque existe una mayor variabilidad en la distribución de hojarasca en esos pantanos.

**Descomposición de hojarasca:** La descomposición de hojarasca en el tiempo depende



**Fig. 5.** Distribución estacional de la producción de hojarasca en: (A) bosque de ladera del Cerro Tortuguero, (B) yolillal de *R. taedigera* en Río Penitencia.

**Fig. 5.** Seasonal distribution of litterfall. (A) Slope forest in Cerro Tortuguero, (B) *R. taedigera* swamp in Río Penitencia.

del tipo de material constituyente (Fig. 6) y del ambiente (sitio) donde se ubique el material (Fig. 7). Así, no hay diferencias significativas en la pérdida de hojarasca entre material compuesto por hojas de *R. taedigera* y el compuesto por hojas de *M. saccifera* y entre el material de *R. taedigera* y el de hojas de especies leñosas. Sin embargo, sí se observaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en la pérdida de material de *M. saccifera* y el de hojas de especies leñosas. Las diferencias entre sitios muestran que el pantano de *M. saccifera* tiene la menor pérdida de material (menor tasa de descomposición), seguida por el pantano de *R. taedigera* y finalmente el bosque húmedo, que presentó la mayor tasa. Las diferencias entre sitios fue significativa ( $p < 0.01$ , Fig. 7). El pantano de *M. saccifera* mostró una mayor tasa de descomposición de hojarasca de especies leñosas en relación a la tasa de material de hojarasca de palmas. Dentro del yolillal, no se observaron diferencias en la pérdida entre distintos materiales, mientras que en el bosque de ladera, las tasas de descomposición de material de bosque y de *R. taedigera* fueron mayores que las de material de *M. saccifera*.

## DISCUSIÓN

### Distribución espacial de hojarasca:

Existe una marcada concentración de hojarasca cerca de las bases de las macollas de palma en el yolillal. Esto contribuye a la formación de montículos que se elevan sobre la superficie del pantano. Las raíces y neumatóforos de *R. taedigera* tienden a estar concentrados en la materia orgánica en la base de cada macolla, lo que sugiere que estos montículos sirven como el único sustrato aeróbico para las palmas. Así, las raíces y los neumatóforos agregan volumen al montículo y ayudan a anclar la materia orgánica contra la fuerza de la corriente del agua.

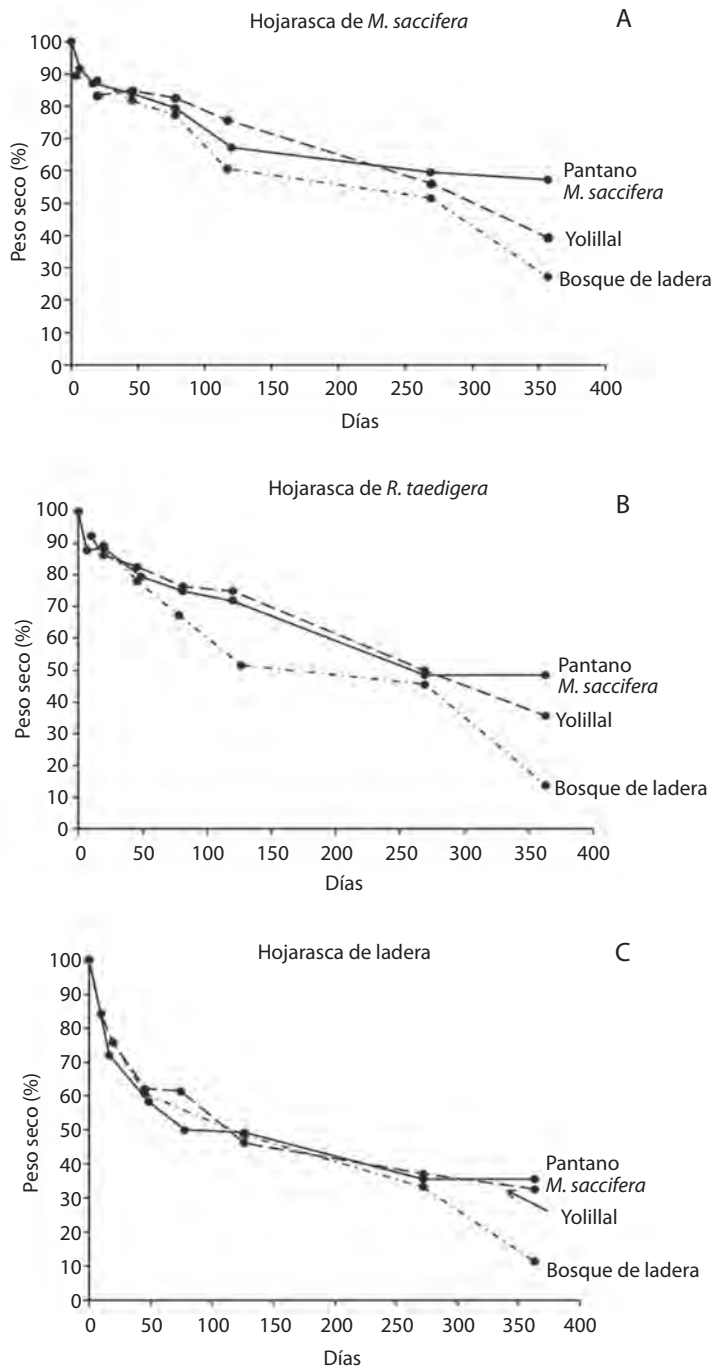
*Raphia taedigera* tiene la peculiaridad de desarrollar raíces en su tallo. Estas crecen verticalmente hacia arriba bajo los peciolos de hojas muertas y pueden elevarse del tallo hasta 3m metros sobre el suelo (ver Fig. 3C de Myers 2013c). Las coronas de *R. taedigera* tienen

forma de embudo y la superficie superior del peciolo está acanalada. De esta manera, el agua de lluvia y el material orgánico son canalizados bajo los peciolos de hojas muertas y finalmente hacia abajo, hasta la base del tallo. Esta morfología, así como la existencia de montículos y la concentración de nutrientes en la base de las macollas, sugieren que mucho de los nutrientes minerales de las palmas derivan principalmente de la hojarasca reciclada y del agua de lluvia y no tanto de los minerales transportados por la lámina de agua o del sustrato orgánico. En ese sentido, no solo hay un patrón hacia una mayor concentración de nutrientes bajo los peciolos y en la base de los árboles, sino además que el microambiente aeróbico también puede proveer un ambiente más favorable para su asimilación.

En el bosque de ladera adyacente, la magnitud de las diferencias en la distribución de hojarasca caída durante el periodo de estudio es tan pequeña que no parece haber una acumulación en la base de árboles emergentes, pero los resultados sugieren que los nutrientes sí podrían acumularse cerca de las bases de esos árboles.

La creación de montículos elevados en el pantano dominado por *R. taedigera* podría permitir la colonización gradual de especies leñosas menos tolerantes a la inundación, como son el gavián *P. maculosa* en humedales ribereños y *Carapa guianensis* en los pantanos inundables. Una vez establecidos, los árboles caídos, con sus sistemas de raíces volteados y troncos caídos, contribuyen aún más a la formación de montículos.

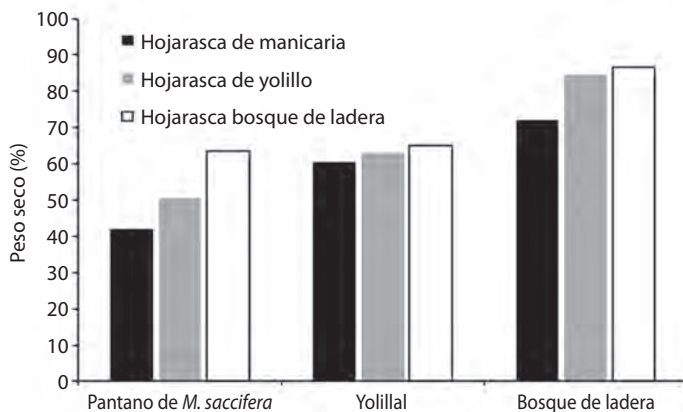
La palma real, *M. saccifera*, que domina algunos humedales de la zona, parece no colonizar los montículos elevados y más bien tiende a estar agregada en depresiones. Braun (1968) notó que *M. saccifera* es intolerante a intensidades altas de luz y que suele encontrarse bajo doses espesos. Esto sugiere que la predominancia de palma real en humedales podría ser más una función de la limitación lumínica creada posiblemente por un dosel de *R. taedigera* y/o especies leñosas que por la presencia de montículos. Por otro lado, las



**Fig. 6.** Curvas de descomposición de la hojarasca de (A) *M. saccifera*, (B) *R. taedigera* y (C) del bosque de ladera en tres hábitats distintos.

**Fig. 6.** Decomposition curves for (A) *M. saccifera*, (B) *R. taedigera*, and (C) slope forest litter on three distinct habitats.





**Fig. 7.** Porcentaje de la pérdida de hojarasca (en peso seco) tras 360 días de *M. saccifera*, *R. taedigera* y bosque de ladera en dos sitios de pantano y un sitio de bosque de ladera.

**Fig. 7.** Percent loss (dry weight) after 360 days of *M. saccifera*, *R. taedigera* and slope forest litter on two swamp sites and a slope forest site.

especies leñosas que producen sombra podrían depender de *R. taedigera* para la formación inicial de montículos donde poder anclarse.

**Producción estacional de hojarasca:** Mis datos sugieren que hay un incremento de producción de hojarasca y material durante lluvias intensas y tormentas que siguen periodos secos de varios días de duración. En el bosque, los picos de producción coinciden con fuertes lluvias que siguen periodos de cinco hasta 13 días con poca o ninguna precipitación. Aunque existe una corta estación seca y una extensa estación lluviosa en la región de Tortuguero, estos periodos de baja precipitación seguidos por fuertes lluvias pueden ocurrir en cualquier momento.

Kunkel-Westphal & Kunkel (1979), trabajando en los bosques perennes de Guatemala, observaron una producción de hojarasca variable con los mayores picos al final de la época seca. Edwards (1977) notó un patrón similar en bosques montañosos de Nueva Guinea, mientras que en un bosque más estacional de Panamá, Haines & Foster (1977) registraron picos de producción durante la estación seca, cuando varias especies de árboles pierden sus hojas, pero picos menores de producción se asociaron con la caída de fuertes lluvias después de varios días de sequía.

La estacionalidad en la caída de hojarasca fue más variable en el yolillal. La variabilidad resulta de las grandes hojas que caen como una única unidad. Así, las hojas, peciolo muertos y materiales del tallo tienden a caer una vez que se han llenado de agua durante las lluvias.

**Cantidad de hojarasca producida:** La producción de hojarasca en el bosque de ladera fue considerablemente mayor que los valores reportados en otros estudios para otros bosques tropicales y subtropicales. El intervalo registrado en el bosque fue de 13.0 a 21.6t/ha/año, con una media de 17.2t/ha/año. Bray & Gorham (1964) proveen un intervalo de producción de hojarasca entre 5.5 y 15.3t/ha/año en bosque tropical húmedo. Klinge (1978) señala una media de 10t/ha/año para ecosistemas similares, mientras que Brown (1980) obtuvo el mismo valor al promediar los valores de caída de material de todas las áreas tropicales donde la precipitación excede la evapotranspiración potencial. Sin embargo, los valores medios pueden ser errados dado que las condiciones climáticas locales, nivel de exposición, tipo de bosque y variación en métodos de muestreo (longitud y duración del intervalo de recolecta) pueden influir en las cantidades registradas por sitio.

Muchos de los estudios sobre producción de hojarasca en bosques tropicales de bajura se han llevado a cabo en regiones donde las precipitaciones anuales rondan los 2 000mm (Brown 1980). En contraste, este estudio se realizó en una región tropical donde la precipitación anual está cerca de los 6 000mm. Solo Fölster *et al.* (1976) midieron la caída de hojarasca en una asociación de bosque de una zona similar en Colombia. En ese sitio, la producción total de hojarasca (excluyendo madera) fue de 12t/ha/año, valores que son considerablemente menores a los reportados en este trabajo. Estas discrepancias podrían reflejar diferencias en las asociaciones de bosque en estos dos estudios. Así, una mayor tasa de producción en Costa Rica podría relacionarse con marcadas diferencias en las condiciones del suelo, lluvias no estacionales y la exposición del bosque estudiado al incesante efecto de los vientos alisios y chubascos costeros. Así, Kunkel-Westphal & Kunkel (1979) advierten sobre el efecto de exposición cuando se compara producción de hojarasca en distintos bosques. Como evidencia, Bernhard-Reversat (1972) encontró significativamente más producción de material en mesetas expuestas que en valles protegidos aledaños en Costa de Marfil. Estas observaciones parecen indicar que hay mayor entrada de material del dosel al suelo durante tormentas en bosques con este nivel de precipitación anual.

En resumen, el acúmulo de hojarasca en la base de las palmas de *R. taedigera* permite el desarrollo de una variada microtopografía dentro del pantano y provee de ambientes aeróbicos a las raíces de la palma. Es posible que los montículos de material acumulado favorezcan la colonización de especies leñosas menos tolerantes a los largos periodos de inundación (Myers 2013a). El incremento en microtopografía, posiblemente conlleva a una conversión de pantanos dominados por *R. taedigera* (yolillales) a pantanos mixtos con especies leñosas, con un incremento de palma real *M. saccifera* en el sotobosque.

La gran producción de hojarasca debe ser representativa de zonas bioclimáticas en los trópicos con gran precipitación no estacional.

La hojarasca producida podría ser mayor en aquellas asociaciones boscosas que se ubiquen en zonas expuestas a vientos, pero aún resta probar esta suposición.

**Descomposición de hojarasca:** El ambiente de pantano, independiente del tipo de hojarasca, mostró significativamente menor tasa de descomposición que el ambiente de bosque de ladera. Aunque los periodos de inundación no fueron registrados a lo largo del estudio, las bolsas de hojarasca en el pantano de *R. taedigera* estuvieron sumergidas considerablemente más tiempo que las del pantano de *M. saccifera*. La descomposición menor observada en el pantano de *M. saccifera* debe resultar entonces de otros factores distintos a la inundación. Los datos también sugieren que las hojas de *M. saccifera* son más resistentes a la descomposición que aquellas de *R. taedigera* o de especies leñosas, sin embargo, suelos orgánicos son también formados en los pantanos que están dominados por *R. taedigera*. Los pantanos de aguas negras, con su ingreso de agua de lluvias, se caracterizan por su baja concentración de nutrientes y por su baja productividad (Janzen 1974), por lo que la descomposición debe ser muy lenta.

Excepto en los pantanos de *M. saccifera*, la hojarasca de *R. taedigera* se descompone igualmente rápido que la hojarasca de especies leñosas de bosque. Esto sugiere que el ambiente físico y químico de los pantanos pluviales controla la descomposición lenta favoreciendo la formación de suelo orgánico y que la resistencia a la descomposición no es un factor primordial en la formación de montículos de hojarasca en las bases de macollas de *R. taedigera*.

Existe una relación inversa entre la razón C/N y la tasa de descomposición (Ponnamperuma 1972). La razón C/N es mayor en todos los pantanos estudiados, lo que en conjunto con condiciones hipóxicas probablemente actúan para suprimir o reducir la descomposición.

La ausencia de suelos orgánicos en pantanos alimentados por ríos es probablemente debido a la descomposición relativamente

rápida y a la exportación de materiales y productos de descomposición del sistema durante los momentos de inundación y elevado flujo de agua. La materia orgánica exportada de esos humedales es usualmente muy alta. En ambos, humedales y bosques de ladera, hay una relación entre la escorrentía anual y la exportación de carbono: más carbono orgánico es exportado por unidad de escorrentía de los humedales que de los bosques (Mulholland & Kuenzler 1979). Esta exportación es la fuente de energía dominante para comunidades estuarinas y riverinas (Nordlie & Kelso 1975).

Muchas hojas de *R. taedigera* se vuelven senescentes y mueren antes de su caída. Una considerable fragmentación de sus pinnas parece ocurrir durante este periodo. Cuando caen, muchas de esas hojas quedan suspendidas en la corona de macollas adyacentes. Estas hojas actúan como puentes para termitas que pasan de una macolla a otra. Desde el aire, es evidente que un porcentaje del dosel de pantanos dominados por *R. taedigera* está constituido por hojas muertas. Por lo tanto, una considerable cantidad de descomposición debe tener lugar antes de que las hojas alcancen el suelo del pantano. De igual manera, Lugo (com. pers.) encontró que cerca del 50% de las hojas de la palma *Prestoea acuminata* (= *Prestoea montana*) en Puerto Rico se descompone antes de caer y una vez que caen al suelo, la descomposición es lenta y la exportación alta.

Muchas palmas son conocidas por sus hojas resistentes a la descomposición. Las hojas de palma real son usadas por los habitantes de Tortuguero como material para techos. En Venezuela, donde *M. saccifera* es usada como paja por los Warao, su resistencia a la descomposición fue notada por Wilberth (1976). En los bosques subtropicales de las tierras bajas del Caribe, la palma real *M. saccifera* es reemplazada por *Attalea cohune* (= *Orbignya cohune*) y en Guatemala y Honduras, sus hojas son los materiales preferidos para techar. Ewel (1976) sugiere que las hojas de *Orbignya* sp. se descomponen casi 20 veces más lentamente que las hojas de otras cuatro

especies de palmas de crecimiento secundario estudiadas en Guatemala.

La producción de hojarasca en humedales dominados por *R. taedigera* es estacional y se acumula en la base de las macollas de la palma, incrementando de esta manera los montículos sobre los cuales crece. Sin embargo, la descomposición de la hojarasca producida por la palma de yolillo no parece incidir en la formación de esos montículos tan característicos de los yolillales.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo corresponde a un esfuerzo realizado hace muchos años y agradezco a quienes me apoyaron en el diseño, identificación y trabajo de campo entonces: Joseph Tosi, Les Holdridge, Gary S. Hartshorn, Luis Diego Gómez, Luis Poveda, Becky Brown, Dennis Ojima, Larry Riopelle, and Jim Lewis. Archie Carr, Ariel Lugo, Howard Odum, Hugh Popenoe y John Ewel aportaron mucha de la inspiración para realizar este proyecto. Gerardo Avalos revisó el manuscrito y aportó importantes sugerencias para mejorarlo. La elaboración de esta descripción contó con la colaboración de Mahmood Sasa y Diego Zúñiga en la edición del fascículo y Fabián Bonilla y Davinia Beneyto para la mayoría de imágenes presentadas, apoyados por el proyecto A-7809-07 de la Universidad de Costa Rica.

## RESUMEN

En los pantanos dominados por la palma de yolillo *Raphia taedigera*, es frecuente la presencia de montículos elevados en la base de las macollas de la palma. Estos montículos se forman a partir de la acumulación de hojarasca y materia orgánica, lo que ayuda en su anclaje y mantenimiento, y posiblemente permita a su vez la colonización de especies de árboles leñosos. La formación de esos montículos podría ser explicada por la acumulación desigual de materia orgánica en el humedal, o por variación en las tasas de descomposición de hojarasca de yolillo en relación con la descomposición de hojarasca de bosques mixtos. Para discernir entre estas hipótesis, este estudio analizó la distribución espacial de hojarasca en un pantano dominado por *R. taedigera* con la de un bosque inundable adyacente, donde se esperaba que la distribución de hojarasca fuera

homogénea. Además, se comparó la tasa de descomposición de los componentes principales de la hojarasca fina en tres tipos de ambientes: dos humedales dominados por palmas (*R. taedigera* y *Manicaria saccifera*) y un bosque de ladera, con menor efecto de la inundación. Se encontró una marcada concentración de hojarasca cerca de las bases de las macollas de palma en contraposición con el suelo del yolillal. Esto contribuyó a la formación de los montículos elevados sobre la superficie del pantano. En el bosque de ladera adyacente, la magnitud de las diferencias en la distribución de hojarasca fue pequeña y no hubo una acumulación en la base de los árboles emergentes. Además, se encontró que la producción de hojarasca aumentó durante lluvias intensas y tormentas posteriores a periodos secos. El ambiente de pantano, independientemente del tipo de hojarasca, mostró una menor tasa de descomposición que el ambiente de bosque de ladera. Además, la hojarasca de *R. taedigera* se descompone a igual velocidad que la hojarasca de especies leñosas de bosque. Esto sugiere que la resistencia a la descomposición no es un factor primordial en la formación de montículos de hojarasca en las bases de las macollas de *R. taedigera*.

**Palabras clave:** *Raphia taedigera*, pantanos dominados por palmas, microtopografía, producción de hojarasca, descomposición de hojarasca, Tortuguero.

## REFERENCIAS

- Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology* 36: 89-100.
- Bernhard-Reversat, F. 1972. Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de Basse, Côte d' Ivoire. *Oecologia Plantarum* 7: 279-300.
- Braun, A. 1968. Cultivated palms of Venezuela. *Principes* 12: 39-103.
- Bray, J.R. & E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world, p. 101-157. *In* J.B. Cragg (ed.). *Advances in ecological research*, volume 2. Academic, Londres, Inglaterra.
- Brown, S. 1980. Rates of organic matter accumulation and litter production in tropical forest ecosystems, p. 118-139. *In* S.A. Brown, A. Lugo & L. Liegel (eds.). *The role of tropical forests on the world carbon cycle*. U.S. Department of Energy, Washington, Columbia, EE.UU.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 11: 1119-1144.
- Edwards, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. *J. Ecol.* 65: 971-992.
- Ewel, J.J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *J. Ecol.* 64: 293-308.
- Fanshawe, D.B. 1954. Forest types of British Guiana. *Carib. Forester* 15: 73-111.
- Fölster, H., G. de las Salas & P. Khanna. 1976. A tropical evergreen forest site with perched water table, Magdalena Valley, Colombia: Biomass and bioelement inventory of primary and secondary vegetation. *Oecol. Plantarum* 11: 297-320.
- Hainess, B. & R.B. Foster. 1977. Energy flow through litter in a Panamanian forest. *J. Ecol.* 65: 147-155.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics, p. 617-638. *In* P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living Systems*. Cambridge University, Nueva York, EE.UU.
- Holdridge, L.R., W.C. Grenk, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tosi, Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon, Oxford, Inglaterra.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- Klinge, H. 1978. Litter production in tropical ecosystems. *Malay. Nat. J.* 30: 415-422.
- Kunkel-Westphal, I. & P. Kunkel. 1979. Litterfall in a Guatemalan primary forest, with details of leafshedding by some common tree species. *J. Ecol.* 65: 665-686.
- McCarty, J. 1962. The colonization of swamp forest clearing. *East Afr. Agr. Forest J.* 28: 22-28.
- Monk, C.D. 1966. An ecological study of hardwood swamps in north-central Florida. *Ecology* 47: 649-654.
- Mulholland, P. & E. Kuenzler. 1979. Organic carbon sport from upland and forested wetland watersheds. *Limnol. Oceanogr.* 24: 960-966.
- Myers, R.L. 2013a. Germinación de semillas y supervivencia de plántulas en pantanos dominados por yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en las Llanuras de Tortuguero, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 47-66.

- Myers, R.L. 2013b. Fenología y crecimiento de *Raphia taedigera* (Aracaceae) en humedales del noreste de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 61 (Supl. 1): 35-45.
- Myers, R.L. 2013c. Humedales dominados por palmas (Arecaceae) en el Neotrópico: Una introducción. Rev. Biol. Trop. 61 (Supl. 1): 5-24.
- Nordlie, F.G. & D.P. Kelso. 1975. Trophic relationships in a tropical estuary. Rev. Biol. Trop. 23: 77-99.
- Ponnamperuma, F.M. 1972. The chemistry of submerged soils. Adv. Agron. 24:29-96.
- Taylor, B.W. 1959. The classification of the lowland swamp communities in northeastern Papua. Ecology 40: 703-711.
- Wilberth, J. 1976. *Manicaria saccifera* and its cultural significance among the Warao Indians of Venezuela. Bot. Mus. Leaf. Harvard Univ. 24: 275-335.

