

**TAMAÑO Y COMPOSICION DEL BANCO DE SEMILLAS EN HUMEDALES
HERBACEOS SITUADOS EN LAGUNA GRANDE (MONAGAS; VENEZUELA)**
**SIZE AND COMPOSITION OF SEED BANK IN HERBACEOUS WETLANDS IN
LAGUNA GRANDE (MONAGAS, VENEZUELA).**

Elizabeth Gordon

Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, A. P. 47058,
Caracas 1041-A; Correo electrónico: egordon@strix.ciens.ucv.ve

RESUMEN

Este trabajo tiene como objetivo determinar el tamaño, riqueza y composición de especies del banco de semillas respecto al tipo de vegetación, sitios y tiempo en humedales herbáceos lacustrinos situados en Laguna Grande (Monagas, Venezuela). Los muestreos se realizaron en parcelas de 10x10m localizadas al azar en tres zonas de la laguna en humedales herbáceos compuestos por especies de las familias Cyperaceae y Poaceae, y en dominados por *Montrichardia arborescens*. Los muestreos se llevaron a cabo considerando las variaciones estacionales de la precipitación (lluvia, sequía y sequía-lluvia). En cada muestreo se determinó la densidad relativa de las especies y formas de vida de la vegetación, y profundidad de la lámina de agua. Simultáneamente, se tomaron muestras de suelo para determinar el tamaño, riqueza y composición del banco de semillas (método de emergencia de las plántulas). En los humedales dominados por Cyperaceae y Poaceae se estimó una densidad media de 8239 plántulas/m² y en los de *M. arborescens* 5443 plántulas/m². El tamaño del banco de semillas en ambos tipos de humedales fue menor durante el período de inundación. En total se registraron 70 especies: 37% hierbas perennes, 26% sufrútices, 13% trepadoras, 8,5% hierbas anuales, 8,5% hidrófitos y 7% árboles. La mayor riqueza de especies se registró durante el período de sequía, y sequía-lluvia. *Cyperus odoratus*, *Eleocharis interstincta*, *Leersia hexandra*, *Ludwigia hyssopifolia*, *Ludwigia lithospermifolia*, *Ludwigia octovalvis*, *Mikania cordifolia*, *Polygonum acuminatum* y *Sacciolepis striata* fueron numéricamente las especies más importantes en el banco de semillas en ambos tipos de vegetación. Entre tipos de humedales, el banco de semillas presentó una superposición espacial de 66%, indicando que presentan una historia previa común y al mismo tiempo que los procesos de dispersión por el viento y agua podrían ser importantes para muchas especies del banco de semillas.

ABSTRACT

The objective of this work was to determine the size, richness and composition of species of soil seed bank respect to vegetation type, sites and time in lacustrine herbaceous wetlands located in Laguna Grande (Monagas, Venezuela). The samplings were carried out in parcels of 10x10m located at random in three sites of lake in herbaceous wetlands dominated by species of Cyperaceae and Poaceae families, and herbaceous wetlands dominated by *Montrichardia arborescens*. The samplings were carried out considering the seasonal variations of the precipitation (rain, dry and dry-rain). In each sampling was determined species relative density and life forms of vegetation, and water depth. Soil samples were taken simultaneously for size and composition of the seed banks (seedling emergence method). In wetlands dominated for Cyperaceae and Poaceae a mean density of 8239 seedlings/m² was estimated, and those of *M. arborescens* 5443 seedlings/m². Seed bank size in both types of wetlands was less during the flood period. 70 species were recorded: 37% perennial herbs, 26% suffrutescents, 13% vines, 8.5% annual herbs, 8.5% hydrophytes and 7% trees. The highest species richness was recorded during periods of rain and rain-dry transition. *Cyperus odoratus*, *Eleocharis interstincta*, *Leersia hexandra*, *Ludwigia hyssopifolia*, *Ludwigia lithospermifolia*, *Ludwigia octovalvis*, *Mikania cordifolia*, *Polygonum acuminatum* and *Sacciolepis striata* were the most important species numerically in the seed bank of both vegetation types. Between vegetation types the seed bank presented a spatial overlap of 66%, indicating that these wetlands present a previous common history and that the dispersion processes for water and wind could be important for many species of seed bank.

Palabras clave: Vegetación, banco de semillas, humedales, lagunas, trópico, Venezuela.

Keywords: Vegetation, seed bank, wetlands, lake, tropical, Venezuela.

INTRODUCCION

En los últimos años ha incrementado el interés en el papel del banco de semillas en determinar la vegetación de una área cualquiera, particularmente después de un disturbio. Los estudios se han enfocado sobre cuál es su importancia en el proceso de sucesión, historia de vida de las especies, dinámica de poblaciones, manejo, restauración y preservación del hábitat (Roberts 1981, Keddy y Col. 1989), y de la diversidad de especies (Thompson 1992).

Las semillas que continuamente son añadidas al sustrato representan un registro del pasado y del presente de la vegetación existente, y de aquellas especies que tienen alta capacidad de dispersión, por lo cual en el banco están presentes especies de la vegetación actual, así como de especies no presentes en el área, y casi siempre contiene más semillas de la vegetación pasada que de la actual. Por lo tanto la composición del banco no puede ser predicha desde la vegetación, pero sí puede tener fuerte influencia sobre la vegetación del futuro (Brown 1992).

Al mismo tiempo, el banco de semillas es vital en la dinámica y regeneración natural de las comunidades y de aquellos ambientes que han sido perturbados, particularmente en ecosistemas de pantano (Leck y Simpson 1981, Smith y Kadlec 1985, van der Valk y Verhoeven 1988, Leck y Simpson 1992, Kirkham y Kent 1997, Westcott y Col. 1997). Esto es, después de un disturbio la vegetación que se desarrolle dependerá de cuales especies están en el reservorio de semillas, y de sus requerimientos de germinación (Roberts 1986).

Por otra parte, se han realizado varias investigaciones sobre bancos de semillas en ecosistemas de agua dulce, ejemplo de ellos: zona litoral de lagos (Keddy y Reznicek 1982, Grelsson y Nilsson 1991, Westcott y Col. 1997); pantanos de agua dulce semipermanentes (Poaini y Johnson 1988); ecosistemas de agua dulce donde el sustrato queda expuesto durante cierto tiempo en forma natural o producido por el hombre como práctica de manejo (van der Valk y Davis 1978, 1979, Smith y Kadlec 1983), pantanos de agua dulce sometidos a

la acción periódica del oleaje (Leck y Simpson 1987); pantanos ribereños (Schneider y Sharitz 1986; Abernethy y Willby 1999).

En los ambientes antes citados se ha encontrado que el tamaño y riqueza del banco de semillas disminuye cuando incrementa la profundidad de la lámina de agua, destacándose que las respuestas de la vegetación a los cambios en el régimen hidrológico dependen de la existencia de semillas viables en el suelo, ya que las poblaciones de muchas especies de plantas emergentes y efímeras se regeneran a partir de semillas presentes en el banco de semillas (van der Valk y Davis 1978, van der Valk 1981). Adicionalmente, la abundancia de semillas en el suelo puede ser afectada por el tipo de vegetación, sugiriendo que la composición difiere entre tipos de humedales (Leck 1989, Baldwin y Col. 1996).

En el trópico, investigaciones sobre el banco de semillas de humedales herbáceos o arbóreos son escasas (Leck 1989), de allí que poco se conoce sobre su tamaño, riqueza y composición de especies. En Venezuela, investigaciones al respecto podría decirse que son contadas (Gordon 1999). Este trabajo tiene como objetivo determinar el tamaño, riqueza y composición de especies del banco de semillas en humedales herbáceos lacustrinos en Laguna Grande (Monagas, Venezuela), partiendo de la premisa de que la composición y tamaño difiere entre tipos de vegetación, sitios y con el ciclo estacional de inundación.

MATERIALES Y METODOS

A. Descripción del área de estudio.

Ubicación y Características del área de estudio. Laguna Grande está situada aproximadamente a 18 km al este de la ciudad de Maturín (Estado Monagas, Venezuela), y a 9°45' N y 63°02' 30" W. El clima del área fue descrito por Gordon (1998a).

Laguna Grande es un embalse natural originado por la interconexión fluvial de dos canales naturales, situados al este de la ciudad de Maturín: Morichales Juanico y Manteco. Estos después de su unión, conforman lo que se ha denominado el

Plato de la laguna, proporcionándole forma alargada según un eje noreste. Además presenta un canal natural de descarga conocido como Boca de la Laguna (Fig. 1).

Vegetación. La vegetación general del área fue descrita por Gordon (1996). Los pantanos herbáceos litorales se pueden diferenciar en dos tipos, uno dominado por especies de las familias Cyperaceae y Poaceae, y otro por *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). Los pantanos herbáceos dominados por Cyperaceae y Poaceae forman franjas que varían entre 19 y 40 m; en su parte superior pueden limitar con el bosque estacionalmente inundado o con sabanas que no se inundan; en su límite inferior bordean con comunidades de flotantes libres, dominadas por *Eichhornia crassipes* y *Pistia stratiotes* (Gordon 1999).

Los pantanos dominados por *Montrichardia arborescens* (helogeófito arborecente), localmente denominado como "rábano", forman franjas de 5 a 20m, presentan una fisonomía relativamente muy homogénea, con alturas máximas de 6 m, a veces hasta 8m, en las cuales por la arquitectura de esta especie (hojas grandes y alta densidad de indivi-

duos) se crean ambientes cerrados y sombreados. En su parte inferior bordean con las comunidades de *E. crassipes* y *P. stratiotes*, y en límite superior con el bosque estacionalmente inundado. Algunas veces pueden estar interrumpidas por árboles, tales como: *Mauritia flexuosa*, *Hecatostemum guazumaefolius*, *Homalium racemosum*, *Ammonia* sp. (Gordon 1998a).

B. Métodos

Los muestreos se realizaron en los humedales herbáceos que en este trabajo se denominarán "herbazales", y en los dominados por *Montrichardia arborescens* que se llamarán "rabanales". Para cubrir los períodos de lluvia y sequía, se hicieron 5 muestreos según el siguiente esquema: tres en 1991 durante abril-mayo (sequía-lluvia), agosto y octubre (lluvia); dos en 1992 correspondientes a sequía (febrero), y sequía-lluvia (abril-mayo). Los muestreos se llevaron a cabo en los tres sitios de la laguna: Brazo Norte o Juanico (J), Plato (P) y Brazo Sur o Manteco (M) (Fig. 1). Dado que en el Plato no se encontraron pantanos herbáceos o herbazales, éstos se muestrearon en Juanico y Manteco. A lo largo de los sitios

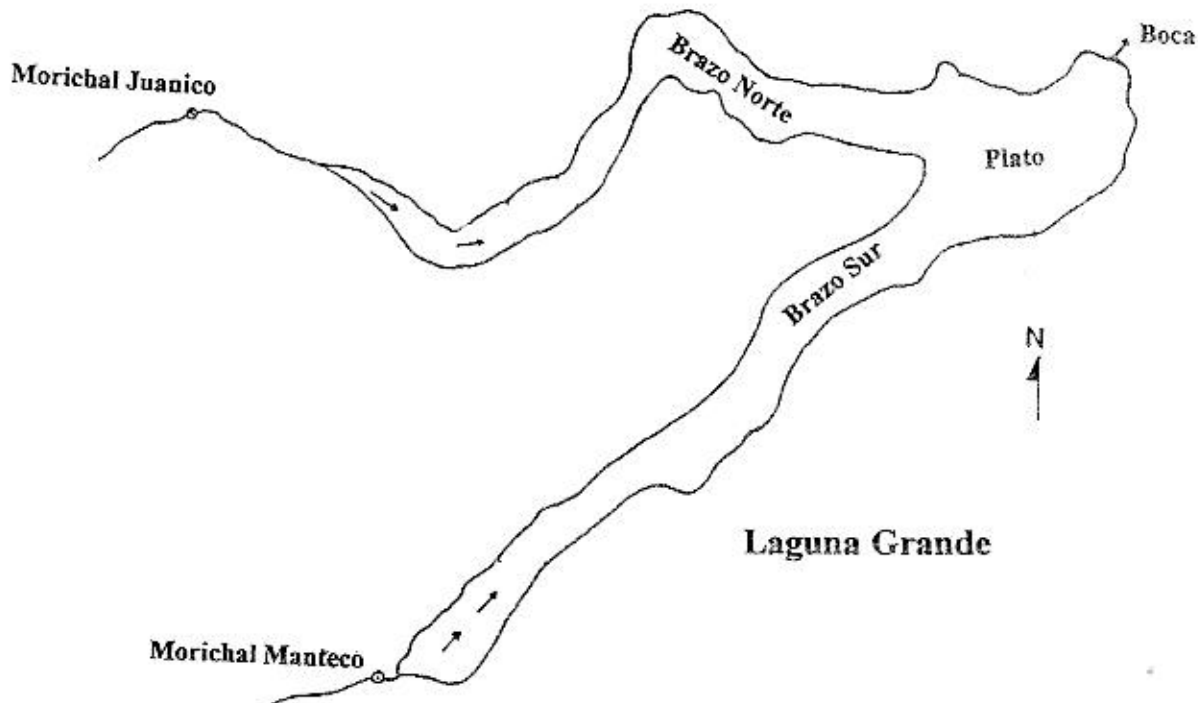


Figura 1. Diagrama de Laguna Grande (Estado Monagas).

antes señalados (Juanico, Plato, Manteco), se ubicaron al azar parcelas de $10 \times 10 \text{ m}^2$. En cada muestreo se tomaron 3 parcelas por sitio, para un total de 15 parcelas por muestreo. En cada parcela de $10 \times 10 \text{ m}^2$, se ubicaron al azar 5 cuadrados de 1 m^2 para determinar la composición florística de la vegetación. En este trabajo sólo se presentan los resultados generales de la vegetación, que incluyen densidad relativa de las especies más importantes y el número de especies de acuerdo a las formas de vida.

Para los muestreos del banco de semillas, en cada parcela de $10 \times 10 \text{ m}^2$, al ubicar los cinco cuadrados de 1 m^2 , se recolectaron dos muestras compuestas de suelo, conformadas cada una por 5 submuestras; para ello se utilizaron cilindros de 10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad (Área superficial 0.00785 m^2 ; área superficial total 0.03925 m^2). De las dos muestras por parcela/muestreo, una se utilizó para la determinación de la materia orgánica, pH y conductividad, y la otra para el estudio del banco de semillas mediante la técnica de emergencia de plántulas.

En el laboratorio, las muestras de suelo se mezclaron con el fin de homogeneizarlas, y se secaron al aire en oscuridad por 2 semanas. Las muestras en las cuales se utilizó la técnica de emergencia de plántulas para estimar la densidad y composición del banco de semillas, previamente se pasaron por tamices de apertura de malla de 2 mm. Con este procedimiento la muestra se separó en dos porciones: $> 2 \text{ mm}$ (gruesa), compuesta principalmente de restos vegetales, y $< 2 \text{ mm}$ (fina). Las fracciones gruesas y finas se dividieron en 2 y 3 partes iguales, respectivamente.

Posteriormente en recipientes plásticos de $20 \times 20 \times 10 \text{ cm}$, que contenían una capa de arcilla de río de 5 cm de espesor, se distribuyó cada porción de suelo, manteniéndose húmeda durante el tiempo de experimentación. Paralelamente se colocaron cinco testigos como control.

A intervalos de 5 días, se contaron las especies que germinaron y el sustrato se mezclaba para estimular la germinación. Una vez que las especies habían germinado, y después de su contarlas e identificarlas se removían del recipiente. En el caso de aquellas especies que no fue posible su

identificación como plántulas se colocaban en recipientes plásticos, siguiéndoles el crecimiento hasta su identificación. El conteo e identificación de las especies permitió determinar el tamaño y composición del banco de semillas. La densidad se estimó a partir de la sumatoria del número total de semillas germinadas en las fracciones finas ($< 2 \text{ mm}$) y gruesas ($> 2 \text{ mm}$) de cada muestra compuesta de suelo, y dividida por el área superficial total (0.03925 m^2)

Los experimentos se llevaron a cabo por un período de 3 meses. Las condiciones ambientales donde se llevaron a cabo los experimentos de germinación fueron: temperatura máxima $28.1 \pm 3.9^\circ \text{C}$; temperatura mínima de $19.5 \pm 2.1^\circ \text{C}$; humedad relativa máxima $90.7 \pm 6.7 \%$; humedad relativa mínima $50 \pm 9.8 \%$; radiación global $219.7 \pm 20 \text{ cal/cm}^2/\text{día}$.

El pH, y la conductividad se determinó en la fracción $< 2 \text{ mm}$ del suelo, para lo cual las muestras se secaron al aire, se homogeneizaron y se pasaron por un tamiz de apertura de malla de 2 mm. El pH se registró en una mezcla de sustrato y agua en una relación 1:10; en el caso de la conductividad se siguió la metodología descrita por (Jackson 1982). La materia orgánica libre de cenizas se determinó por combustión a temperatura de $500 \text{ }^\circ \text{C}$ durante cinco horas en las fracciones $< 2 \text{ mm}$ y $> 2 \text{ mm}$.

La identificación de las especies se realizó utilizando la bibliografía disponible (Schnee 1984, Velásquez 1994) o por comparación con el material del herbario de referencia del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas del Instituto de Zoología Tropical de la Universidad Central de Venezuela. Las especies de la familia Poaceae fueron enviadas al especialista. De acuerdo a la forma de vida de las plantas acuáticas y de humedales hay numerosos esquemas de clasificación (Sculthorpe 1967; Hutchinson 1975). En este trabajo las plantas se clasificaron en helófitos, hidrófitos y fanerófitos (árboles). Los helófitos fueron subdivididos en hierbas anuales, hierbas perennes, sufrutices y trepadoras (Velásquez 1994).

Se realizaron análisis de varianza de una vía, donde las variables dependientes fueron densidad

de semillas en el banco (plántulas/m²), número de especies/muestra e índice de diversidad de Shannon-Wiener. Tipo de humedal, sitios y tiempo (meses) se escogieron como variables independientes. Sin embargo debido a que las variables dependientes no mostraron una distribución normal se calculó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (II). Se hicieron comparaciones de la composición florística del banco de semillas entre sitios y tipo de humedal utilizándose el Coeficiente de Correlación por Rangos de Spearman a un nivel de significación $P < 0.05$. Para el análisis de datos se usó el paquete estadístico Statistica.

RESULTADOS

Variaciones de la profundidad de la lámina del agua. En los humedales herbáceos a lo largo del Brazo Sur o Manteco, la profundidad promedio de la lámina de agua aumentó durante el mes de agosto, con máximo de 71 cm, a partir del cual empieza a descender, alcanzando un valor de 41 cm en octubre; mientras que en el Brazo Norte o Juanico la profundidad en agosto fue de 36 cm, alcanzando un máximo de 41 cm en octubre. En ambos sitios, el nivel del agua cae a un mínimo (0 cm) durante el período de sequía (febrero) y sequía -lluvia (abril - mayo); sin embargo durante esos períodos el suelo se mantiene húmedo.

En los humedales dominados por *M. arborescens* a lo largo del Manteco y del Plato la profundidad máxima se registró en agosto, con valores de 80 y 92 cm, luego descende en octubre a 25 y 30 cm, respectivamente. En Juanico la profundidad en agosto fue de 25 cm, con máximo en octubre de

46 cm. En abril - mayo 1991 en los tres sitios el nivel de agua cae a un mínimo (0 cm). En febrero el nivel del agua en Juanico y Manteco cae a un mínimo (0 cm), mientras que en el Plato la profundidad alcanza un valor de 2 cm. En abril-mayo de 1992, la profundidad en Manteco igualmente se mantiene en un mínimo; en ese mismo período la profundidad en Juanico y el Plato alcanzó valores de 5 y 13 cm, respectivamente. En los períodos cuando la lámina de agua cae a un mínimo, el suelo se encontraba saturado, o con una lámina situada unos pocos centímetros por debajo de la superficie del suelo.

Características generales de los humedales herbáceos y los de *Montrichardia arborescens*. Los valores de pH fueron relativamente constantes entre y dentro de los humedales estudiados; la conductividad resultó mayor en los humedales de *M. arborescens* situados en el Plato. El porcentaje de materia orgánica de los suelos en los humedales herbáceos fue mayor en Manteco; mientras que en los de *M. arborescens* se presentó un gradiente en el orden Plato > Juanico > Manteco (Tabla 1).

En los herbazales las especies más importantes fueron: *Acroceras zizanoides*, *Echinochloa polystachya*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Polygonum acuminatum*, *Sacciolepis striata*, *Scleria microcarpa* y *Thalia geniculata*. Estos humedales están dominados por hierbas perennes, seguidos trepadoras, sufrútices, hidrófitos. El mayor número de especies se registró en Juanico (Tabla 2).

En los rabanales, además de la sobredominancia de *M. arborescens* otras especies importantes principalmente trepadoras fueron: *Hamelia patens*,

Tabla 1. Valores de pH, conductividad y porcentaje de la fracción orgánica del suelo en los humedales herbáceos y en los dominados por *Montrichardia arborescens*.

Variables	Humedales		Humedales		
	Herbáceos		<i>M. arborescens</i>		
	Juanico	Manteco	Juanico	Plato	Manteco
pH	5	4,9	5,2	4,6	5,2
Conductividad ($\mu\text{mhos/cm}$)	189	114	189	325	211
% de la fracción orgánica del suelo	38	52	48	69	58

Mikania cordifolia, *Sarcostemma claussum* y *Vitis caribaea*; también se registraron individuos jóvenes de *Hecatomastemum guazumaefolius* (árbol). Al igual que los humedales herbáceos, el mayor número de especies fue para las hierbas perennes, seguidas de trepadoras y sufrútices. El número total de especies es relativamente similar en los tres sitios (Tabla 2).

Tamaño del banco de semillas. En el banco de semillas de los humedales herbáceos se estimó una densidad media de 8239 plántulas/m², y en los de *M. arborescens* 5443 plántulas/m². Respecto a los sitios, los valores mayores y menores, respectivamente, se determinaron en Manteco, ya sea para los herbazales (9213 plántulas/m²) y para los rabanales (3680 plántulas/m²). La densidad media

Tabla 2. Densidad relativa (%) promedio de las especies más frecuentes en los humedales herbáceos y en los de *Montrichardia arborescens* en cada uno de los sitios de Laguna Grande.

Especies	Humedales Herbáceos		Humedales <i>M. arborescens</i>		
	J ¹	M ²	J	P ³	M
<i>Acroceras zizanioides</i> H. B. K.	4	7	0	0	2
<i>Asclepias</i> sp.	<1	2	<1	1	1
<i>Cuphea melvilla</i> Lind.	5	1	0	1	2
<i>Echinochloa polystachya</i> (H.B.K.) Hitchc.	7	5	0	0	0
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl.) R & S.	1	6	<1	1	0
<i>Hamelia pattens</i> Jacq	2	0	2	9	3
<i>Hecatomastemum guazumaefolius</i> (H.B.K.) Sleumer	<1	0	1	1	<1
<i>Hymenachne amplicaulis</i> Rudge	4	10	2	2	2
<i>Leersia hexandra</i> Swartz.	11	14	1	1	2
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G. Don.) Excell.	1	1	1	<1	0
<i>Mikania cordifolia</i> (L. F.) Willd.	1	1	2	1	6
<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott.	3	1	70	70	65
<i>Passiflora pulchella</i> H. B. K.	2	1	3	2	3
<i>Polygonum acuminatum</i> H.B.K	24	28	1	2	1
<i>Sacciolepis striata</i> (L.) Nash.	15	10	3	3	1
<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Roem et Schult	1	<1	5	3	5
<i>Scleria microcarpa</i> Nees	8	3	0	0	0
<i>Thalia geniculata</i> L.	5	2	<1	<1	1
<i>Vitis caribaeae</i> L.	1	1	1	1	3
Formas de Vida					
Fanerófitos					
Arboles y arbustos	2	2	2	4	1
Helófitos					
Hierbas anuales	2	1	2	1	1
Hierbas perennes	20	17	12	9	12
Trepadoras	10	7	11	11	8
Sufrútices	5	5	5	4	6
Hidrófitos					
Hidrófitos	5	3	3	4	3
Total especies	44	35	35	33	31

J¹: Juanico; M²: Manteco; P³: Plato

Tabla 3. Media (\pm DS) de la riqueza, índice de diversidad (Shannon-Wiener) y densidad en el banco de semillas respecto al tipo de comunidad, sitios de muestreo y tiempo. n - tamaño de la muestra.

Tipo de comunidad	n	Riqueza de especies	Índice de diversidad	Densidad (Plántulas/m ²)
Humedales herbáceos	30	13 \pm 4	0.79 \pm 0.16	8239 \pm 5244
Humedales <i>M. arborescens</i>	45	14 \pm 4	0.79 \pm 0.15	5443 \pm 4652
Sitios y tipo de humedal				
Humedales herbáceos en Juanico	15	13 \pm 3	0.82 \pm 0.17	7206 \pm 5266
Humedales herbáceos en Manteco	15	14 \pm 4	0.77 \pm 0.12	9213 \pm 5063
Humedales <i>M. arborescens</i> en Juanico	15	15 \pm 5	0.79 \pm 0.16	6457 \pm 4727
Humedales <i>M. arborescens</i> en el Plato	15	16 \pm 4	0.87 \pm 0.11	6027 \pm 4595
Humedales <i>M. arborescens</i> en Manteco	15	11 \pm 4	0.71 \pm 0.17	3844 \pm 2939
Tiempo (años/meses)				
Abril-Mayo (1991)	15	15 \pm 2	0.75 \pm 0.15	9170 \pm 5325
Agosto (1991)	15	12 \pm 3	0.79 \pm 0.12	5028 \pm 3966
Octubre (1991)	15	11 \pm 4	0.77 \pm 0.18	4765 \pm 4145
Febrero (1992)	15	14 \pm 5	0.78 \pm 0.09	8607 \pm 5048
Abril-Mayo (1992)	15	13 \pm 4	0.85 \pm 0.18	6289 \pm 4032

resultó mayor en abril - mayo (91) (período de transición sequía-lluvia) y menor en octubre (período de inundación) (Tabla 3). La prueba de Kruskal-Wallis dio que la distribución de los datos de densidad de semillas difiere significativamente entre tipos de humedales ($H_{1,72}=8.18$, $P<0.05$), entre sitios ($H_{4,69}=10.47$, $P<0.05$) y con el tiempo ($H_{4,69}=13.58$, $P<0.01$).

En los pantanos herbáceos la densidad total de semillas fue mayor en febrero (sequía), y la menor entre agosto y octubre (período de inundación) (Tabla 4). En los pantanos de *M. arborescens*, la densidad mayor se determinó en el período de sequía (febrero) y sequía-lluvia (abril-mayo), y la menor en agosto (Tabla 5).

Riqueza y composición del banco de semillas. En el banco de semillas de los humedales estudiados se registraron en total 70 especies, dis-

tribuidas en 29 familias (2.7especies/familia); 33 especies fueron monocotiledóneas, dominadas por Cyperaceae (11 especies), y Poaceae (12 especies); 36 dicotiledóneas, de las cuales las Onagraceae y Asteraceae presentaron el mayor número de especies, y una pteridofita. De acuerdo a las formas de vida, en los helófitos, las hierbas perennes (26 especies, 37%) fueron las más importantes, seguidas por sufrutices (18 especies, 26%), trepadoras (9 especies, 13%), hierbas anuales (6 especies, 8.5%). Los hidrófitos y fanerófitos (árboles) estuvieron presentes con 6 especies (8.5%) y 5 especies (7%), respectivamente (Anexo 1).

Respecto al tipo de humedal y sitios de muestreos, el mayor número de hierbas perennes se registró en los pantanos herbáceos situados en Juanico y en los de *M. arborescens* en el Plato. En ambos tipos de pantanos, los sufrutices fueron más frecuentes en Juanico. Los árboles están pre-

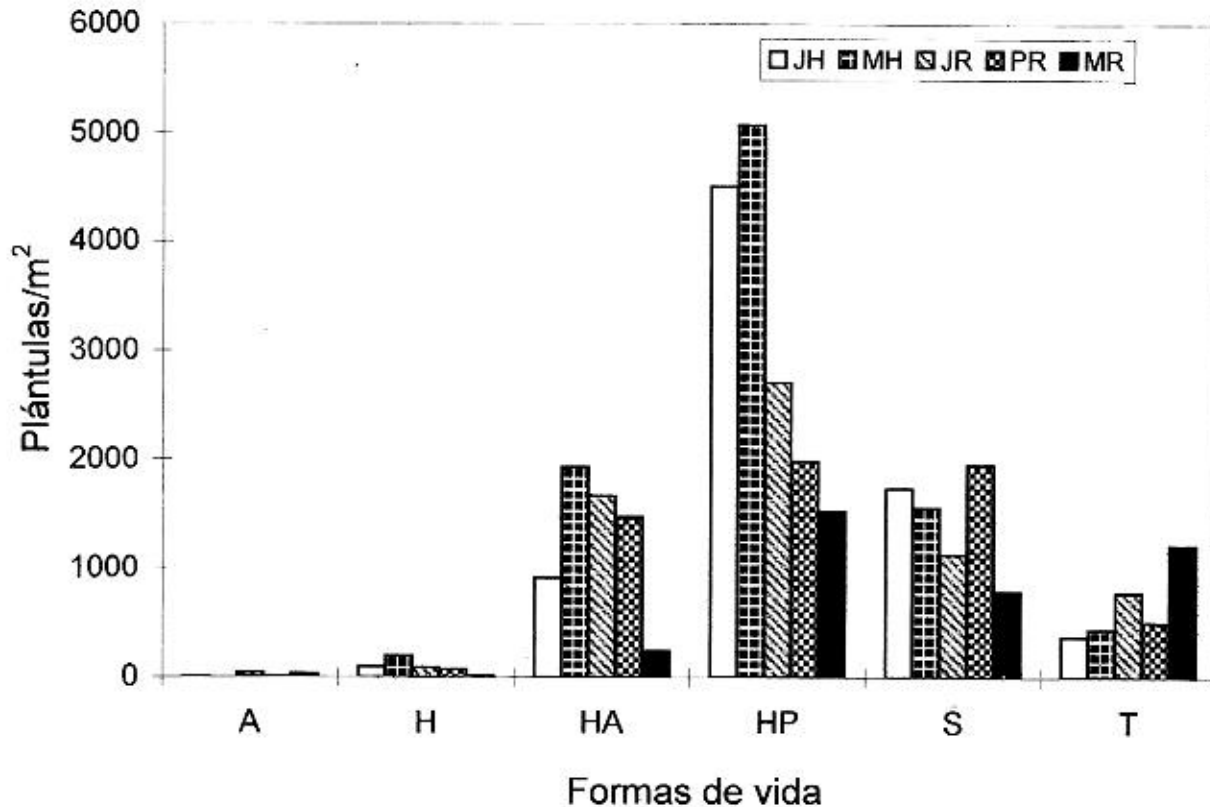


Figura 2. Densidad de semillas (Plántulas/m²) en el banco de acuerdo a las formas de vida en cada tipo de humedal y sitio. Fanerófitos: Arboles (A); Hidrófitos (H); Helófitos: hierbas anuales (HA); hierbas perennes (HP); sufrútices (S); trepadoras (T). Lugares y tipo de humedal: Juanico (J), Plato (P), Manteco (M), Humedales herbáceos (H), Humedales dominados por *Montrichardia arborescens* (R).

sentes en todos los sitios de los pantanos de *M. arborescens*, y no se registraron en los pantanos herbáceos situados en Manteco. Las hierbas anuales e hidrófitos se registraron en similares proporciones en ambos tipos de humedales y sitios (Anexo 1).

En general, la densidad total de semillas por forma de vida fue variable entre tipo de humedal y sitios (Fig. 2). La densidad total de semillas (plántulas/m²) de las hierbas perennes varió entre 1500 a 4000 plántulas/m², la cual en los herbazales representó entre 55% y 58% de la densidad total, y en los rabanales entre 33% y 42%. En los sufrútices, los valores de densidad cambiaron entre 800 y 2000 plántulas/m², donde en los herbazales constituyeron entre 17 y 23% de la densidad total y en los rabanales entre 18 y 33%, con máximos en los rabanales del Plato; en las trepadoras los valores de densidad variaron entre 400 y 1200

plántulas/m², donde en los herbazales fue el 5% de la densidad total, y en los rabanales entre 9 y 32%, en los cuales la mayor densidad se registró en Manteco. Entre las hierbas anuales la densidad varió entre 200 - 2000 plántulas/m², la cual en los herbazales representó entre 12 y 21% de la densidad total, con máximos en Manteco; mientras que en los rabanales estuvo entre el 6 y 26% de la densidad total, con valores mayores en Juanico. Entre los hidrófitos, y arboles los valores de densidad estuvieron entre 9-200 plántulas/m² y 0-40 plántulas/m², respectivamente (Fig. 2).

El mayor número total de especies en el banco de semillas se registró en los herbazales situados en Juanico (51 especies, Anexo 1). La media del número de especies/muestra en el banco de semillas no cambió estadísticamente entre tipos de humedales ($H_{1,22} = 0.11$, NS), y sitios ($H_{4,69} = 8.32$, NS), pero sí con el tiempo ($H_{4,69} = 14.51$, $P < 0.05$),

Tabla 4. Media de la densidad de semillas (Plántulas/m²) de las especies más importantes en el banco de semillas a lo largo del periodo de muestreo y sitios en los humedales herbáceos.

Especies	Juanico					Manteco				
	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ⁵	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ⁵
<i>Cyperus odoratus</i>	1019	183	2871	212	407	305	162	1036	395	89
<i>Eleocharis interstincta</i>	2911	387	1738	3599	1816	2606	552	509	1814	930
<i>Leersia hexandra</i>	246	784	57	433	450	255	68	110	1891	76
<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	654	295	331	2589	255	1205	688	1044	3037	2680
<i>Ludwigia lithospermifolia</i>	628	652	650	382	1044	424	102	331	197	64
<i>Ludwigia octovalvis</i>	263	316	0	127	357	34	2207	654	0	191
<i>Mikania cordifolia</i>	560	448	350	696	59	407	144	1296	96	134
<i>Polygonum acuminatum</i>	1231	260	95	951	331	823	161	722	127	535
<i>Sacciolepis striata</i>	968	596	274	424	764	1681	883	611	4934	3145
Total semillas	8293	5689	6576	10568	8714	8166	6192	6915	13963	9415
Total Especies	25	23	22	26	33	20	17	20	24	25

¹Abril-Mayo 1991 (A-M); ²Agosto 1991 (A); ³Octubre 1991 (O); ⁴Febrero 1992 (F); ⁵Abril-Mayo 1992 (A-M).

presentándose los mínimos en octubre (1991) y los máximos en abril - mayo (1991) (Tabla 2).

En general el banco de semillas de los humedales estudiados, se caracterizó por la presencia de un gran grupo de especies, las cuales tienen densidades muy bajas, en la mayoría de los casos menor de 50 plántulas/m², lo cual trajo como consecuencia que los índices de diversidad de Shannon-Wiener resultaran menores que uno. Al comparar los valores medios del índice de diversidad, se pudo mostrar que este no difiere significativamente con el tipo de humedal ($H_{1.72} = 0.07$, NS), y tiempo ($H_{4.69} = 4.16$, NS). La media del índice de diversidad fue mayor y menor en los humedales dominados por *M. arborescens* situados en el Plato y Manteco respectivamente (Tabla 3), sin embargo los valores no difieren entre sitios ($H_{4.69} = 4.32$, NS).

De las 70 especies registradas en el banco de semillas (60 en los rabanales, y 58 en los

herbazales), de las cuales 48 son comunes a ambos tipos de humedales. Las semillas de 22 especies (29 %) ocurrieron solamente en un tipo de vegetación. Al comparar la presencia de las especies en los dos tipos de humedales y sitios, 12 especies aparecieron una vez, 15 especies aparecieron 2 veces, 8 especies 3 veces, 11 especies 4 veces, y 19 especies 5 veces; de éstas últimas sólo 9 especies presentaron las mayores densidades, y constituyeron casi el 80% de la densidad de semillas en el banco (Anexo 1).

En ambos tipos de humedales, el banco de semillas está dominado por: *Cyperus odoratus*, *Eleocharis interstincta*, *Leersia hexandra*, *Ludwigia hyssopifolia*, *Ludwigia lithospermifolia*, *L. octovalvis*, *Mikania cordifolia*, *Polygonum acuminatum*, *Sacciolepis striata* (Anexo 1). La abundancia de semillas de estas especies mostró variaciones dependiendo del ciclo estacional de

inundación y el lugar dentro de la laguna (Tablas 4 y 5).

Mikania cordifolia (trepadora) fue la más abundante en los rabanales, principalmente en el periodo transicional sequía-lluvia. Entre las hierbas perennes, *E. interstincta*, *S. striata* y *L. hexandra* resultaron más abundantes a los humedales herbáceos, específicamente durante la temporada sequía-lluvia. En *Cyperus odoratus* su mayor densidad se determinó en los pantanos herbáceos y en el periodo de inundación (octubre) (Tabla 4).

Entre los sufrútices, en *Ludwigia lithospermifolia*, las densidades mayores se estimaron en los rabanales durante el periodo de sequía, y sequía lluvia. En *Ludwigia octovalvis* las densidades mayores se determinaron en los herbazales en la temporada de lluvias. *Polygonum acuminatum*, está asociado principalmente al periodo sequía-

lluvia tanto en los herbazales como en los rabanales. Entre las plantas anuales, *Ludwigia hyssopifolia* en los herbazales y en los rabanales resultó más abundante en el periodo de sequía, y sequía-lluvia (Tablas 4 y 5).

Las especies más abundantes en la vegetación como: *Acroceras zizanoides*, *Axonopus* sp., *Hymenachne amplexicaulis*, *Panicum elephantipes*, *Passiflora pulchella*, *Sarcostemma claussum*, *Scleria microcarpa*, *Thalia geniculata*, *Cuphea melvilla*, *Vitis caribaea* y *Echinochloa polystachya* (Tabla 2) tuvieron densidades muy bajas o no se registraron en el banco de semillas (Anexo 1). *M. arborescens* se registró dos veces durante todo el muestreo y con densidades muy bajas (17 semillas/m²). Esta especie más que tener un banco de semillas, presenta un banco de plántulas, ya que en los humedales dominados por ella, la densidad relativa de plántulas estuvo en el orden del 42 y 57 % (Gordon 1998a).

Tabla 5. Media de la densidad de semillas (Plántulas/m²) de las especies más importantes a lo largo del periodo de muestreo y sitios en los humedales dominados por *Montrichardia arborescens*.

Especies	Juanico					Plato					Manteco				
	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ⁵	A-M ¹	A	O	F	A-M ⁵	A-M ¹	A	O	F	A-M ⁵
<i>Cyperus odoratus</i>	2097	76	344	76	399	318	76	568	0	442	458	0	0	6	0
<i>Eleocharis interstincta</i>	2139	509	13	662	1044	318	867	756	900	1250	751	76	9	1079	374
<i>Leersia hexandra</i>	51	26	0	68	110	0	76	111	0	68	13	127	0	37	9
<i>Ludwigia octovalvis</i>	102	0	13	0	26	0	0	153	0	501	76	0	59	0	0
<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	5712	0	153	942	272	5016	153	645	42	1131	382	0	85	136	340
<i>Ludwigia lithospermifolia</i>	679	560	267	815	238	1159	968	985	136	2253	471	25	59	526	42
<i>Mikania cordifolia</i>	424	0	1121	2080	119	267	76	1537	272	272	2407	432	194	976	2124
<i>Polygonum acuminatum</i>	76	26	64	976	297	968	204	314	178	332	408	789	9	374	516
<i>Sacciolepis striata</i>	705	407	26	1367	527	229	331	365	390	485	447	611	76	2335	416
Total semillas	13277	1630	2091	7828	4167	9116	3591	6061	3115	7930	6112	2187	1146	5883	4247
Total species	20	9	12	27	27	24	15	22	21	30	22	9	20	22	15

Abril-Mayo (A-M¹) 199; Agosto (A²) 1991; Octubre (O³) 1991; Febrero (F⁴) 1992; Abril-Mayo (A-M⁵) 1992

Tabla 6. Similitud en la composición de especies del banco de semillas entre tipos de humedales y sitios (Coeficiente de Correlación de Spearman).

Humedales herbáceos	Humedales Herbáceos		Humedales <i>M. arborescens</i>		
	Juanico	Manteco	Juanico	Plato	Manteco
Juanico	1	0,71	0,68	0,63	0,69
Manteco		1	0,57	0,77	0,70
Humedales <i>M. arborescens</i>					
Juanico			1	0,68	0,58
Plato				1	0,64
Manteco					1

Al cotejar la composición promedio de especies entre el banco de semillas de los herbazales y rabañales estos mostraron una semejanza relativamente alta, dado que los valores de correlación variaron entre 0,57 y 0,77, con un promedio de 0,66; asimismo, fueron elevados dentro de cada humedal. Entre sitios y tipo de comunidad, la similitud mayor apareció entre herbazales situados en Manteco y los de rabañales ubicados en el Plato ($r = 0,77$); los menores valores se calcularon entre los humedales herbáceos situados en Manteco y los de *M. arborescens* situados en Juanico ($r = 0,57$) (Tabla 6).

DISCUSION

Tamaño del banco de semillas. En el presente estudio hubo abundantes especies que emergieron de los suelos de todos los sitios; sin embargo, se presentaron elevadas varianzas en los valores de densidad dentro y entre sitios, lo cual se ha señalado se debe a la distribución agregada de las semillas en el suelo (Bidwood y Inouye 1988). La heterogeneidad ambiental, la distribución espacial de las plantas, las diferencias morfológicas, y mecanismos de dispersión y acumulación de semillas en años previos inducen varios niveles de agregación de éstas en el suelo, (Fenner 1985, Matlack y Good 1990, Dessaint y Col. 1991). Así mismo las elevadas varianzas pueden deberse a

que el número de muestras tomadas en cada sitio no fue lo suficiente como para disminuir el efecto de la agregación de las semillas en el suelo

Al comparar las medias y el intervalo de valores obtenidos (Tablas 3, 4, y 5), con aquellos en los cuales las muestras se mantuvieron húmedas y se utilizó la técnica de emergencia de plántulas, destaca que son superiores al intervalo: 1100-3100 plántulas/m² reportados por Middleton y Col. (1991) para humedales herbáceos dominados por *Paspalum distichum* en la India; 2000-7000 plántulas/m² obtenidos por van der Valk (1978) en humedales herbáceos situados en Norte América; 5000-8000 plántulas/m² reportados por Finlayson y Col. (1990) en comunidades herbáceas inundables al Norte de Australia; 2430 - 3540 plántulas/m² reportados por Baldwin y Col. (1996) para diferentes tipos de comunidades situadas en pantanos herbáceos oligohalinos costeros en Norte América; asimismo, los datos obtenidos en este trabajo resultaron a inferiores a los valores medios 15450±4400 plántulas/m² reportados por Abernethy y Willby (1999) en humedales herbáceos riberiños situados en Escocia.

La composición de especies y densidad de semillas en el banco de semillas varía entre tipos de humedales (Leck 1989), lo cual coincide con lo encontrado en este trabajo. Las diferencias en densidad entre comunidades reflejan distintas historias y composición de la vegetación en cada sitio y el

En resumen, el tamaño del banco de semillas de los pantanos herbáceos situados en Laguna Grande, presentó variaciones espaciales y temporales dependiendo del tipo de comunidad, sitios y cambios en la profundidad de la lámina de agua.

Riqueza y composición del banco de semillas. El banco de semillas de las comunidades estudiadas está constituido por 70 especies (58 y 60 especies en herbazales y rabanales, respectivamente). La mayor proporción de especies fue para especies de las familias Cyperaceae y Poaceae, lo cual coincide con lo reportado en humedales ubicados en la zona templada (Leck 1989). En conjunto el componente leñoso (sufrútices, trepadoras y árboles) sumó el 46%, y la fracción herbácea el 54% (hierbas anuales y perennes, e hidrófitos).

En los humedales de la zona templada (Leck 1989) destaca, al igual que lo encontrado en este trabajo, la poca representación de las especies anuales en el banco de semillas. Las plantas anuales frecuentemente acumulan semillas en el suelo, debido a que su supervivencia depende del éxito en la regeneración desde el banco de semillas (Harper 1977). La poca presencia de especies anuales en el banco puede estar asociado con los siguientes aspectos: 1. presencia de aguas estancadas en años previos, 2. la dispersión de semillas no coincide con la exposición del sustrato, 3. que las semillas de las plantas anuales tengan corta vida dentro del sustrato (Smith y Kadlec 1983), y 4. están pocos presentes en la vegetación (Tabla 1). Sin embargo, puede considerarse que las densidades de semillas de estas especies en el banco son lo suficientemente elevadas (200 - 2000 plántulas/m²) como asegurar las posibilidades de regeneración, principalmente en los herbazales donde la densidad representó entre 12 y 21% de la densidad total.

Los valores reportados sobre el componente leñoso en el banco de semillas han sido muy bajos, aún en bosques de pantano (Schneider y Sharitz, 1986, Leck 1989). Los porcentajes encontrados aquí (46%) son relativamente altos, lo cual pudiese estar relacionado con la composición florística de estas comunidades, y con la disponibilidad, dispersión y cercanía de la fuente de semillas. El bosque siempre verde estacionalmente inundado y sabanas que no se inundan, limitan o se encuen-

tran muy cerca de estas comunidades (Gordon 1996). Es posible que durante el período de inundación las semillas de especies arbóreas, trepadoras y sufrútices sean dispersadas por hidrocoria hacia los humedales estudiados. También es probable que muchas semillas sean transportadas por el viento. Sin embargo, la densidad de semillas de especies arbóreas en el banco fue muy baja (0-40 plántulas/m², Fig. 2), lo cual puede deberse a escasa producción de semillas, a que están pocos presentes en la vegetación (Tabla 2), o a que las semillas tienen cortos períodos de longevidad en el suelo (Schneider y Sharitz 1986).

Los mayores porcentajes de especies hierbas perennes, en los herbazales y rabanales con respecto a las otras formas de vida, se debe a la composición florística de estas comunidades, a la dispersión y producción de semillas (Gordon, 1992), y sobre todo, a la posibilidad de sobrevivencia en el banco. Las semillas de estas especies pueden permanecer viables en el sustrato por años o décadas, aun en suelos que se mantienen secos por muchos años (van der Valk y Davis 1978).

Respecto a los hidrófitos (flotantes libres, flotantes arraigadas y sumergidas) en la mayoría de los trabajos es poca la información sobre este grupo. En algunos casos se han reportado, pero en proporciones muy bajas (Westcott y Col 1997), aún en sustratos permanentemente inundados. La baja proporción de hidrófitos puede atribuirse a: 1. que no se proporcionaron en el laboratorio las condiciones apropiadas para la germinación, dado que generalmente requieren sustratos inundados para germinar (Finlayson y Col, 1990), 2. aún cuando pueden permanecer viables en el sustrato al menos durante un año, éstas pierden su viabilidad más rápidamente que las plantas emergentes anuales (van der Valk y Davis, 1978), y 3. están poco presentes en la vegetación; en este trabajo sólo se registraron 6 especies (8.5%). Puede considerarse que la densidad de semillas de este grupo es lo suficientemente pequeña (9-200 plántulas/m²) que no garantiza su supervivencia en estos humedales. Se ha sugerido que el banco de semillas no es crítico para el mantenimiento de estas especies, principalmente en el caso de *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes*, *Lemna minor*, sino que más bien dependen de la propagación vegetativa (Sculthorpe

1967); sin embargo, el banco de semillas para estas especies puede ser de gran importancia en ambientes frecuentemente perturbados (Abemethy y Willby 1999).

Varios autores, (van der Valk y Davis 1976, Smith y Kadlec 1983, Finlayson y Col. 1990, Baldwin y Col. 1996, Abemethy y Willby 1999), han reportado que el número de especies disminuye en situaciones de inundación, lo cual coincide con el encontrado en este trabajo.

La mayor riqueza de especies en el período sequía-lluvia, está correlacionado con eventos fenológicos de las especies que componen a la vegetación; en ese lapso se incrementa la producción de semillas de las especies emergentes perennes (Patton y Judd 1988, Ramírez y Brito 1988). Los resultados indican que cuando la lámina de agua disminuye, una flora rica puede emerger desde el banco de semillas. La variación de la riqueza de especies en el banco de semillas a lo largo del ciclo estacional de la precipitación, indica el potencial de regeneración desde el banco después de una perturbación, debido a la probabilidad de persistencia y germinación diferencial en función de los cambios en la profundidad de la lámina de agua, y características del sustrato.

Ahora bien, aún cuando riqueza media cambió significativamente en el tiempo, sin embargo, la media del índice de diversidad no varió significativamente con el tiempo. Para que la media del índice de diversidad no varíe en el tiempo, y por supuesto con las variaciones en la profundidad de la lámina de agua, a pesar de los aumentos de la riqueza, implica que disminuye la equidad. La diversidad de especies en el banco se mantiene constante como consecuencia del balance entre las entradas y salidas de semillas por mortalidad de las mismas, ya sea por consumo, acción de patógenos o pérdida de viabilidad.

Los factores asociados con los cambios en el nivel del agua necesarios para mantener la diversidad de especies pueden relacionarse con: 1. tiempo durante el cual las semillas pueden sobrevivir en el banco, 2. abundancia inicial de las semillas en el banco, y 3. condiciones ambientales (oxígeno, temperatura, depredación, pérdidas de semillas sin riesgo de extinción) (Keddy y Reznicek 1982). Es probable que en los pantanos herbáceos de Laguna Grande, tengan un índice más o menos constante,

donde a través del tiempo sólo cambian la especies representadas en el banco de semillas.

Estas comunidades presentaron en el banco de semillas una flora más rica durante la fase de aguas bajas, siendo posible la persistencia de un gran número de especies como semillas en el período de aguas altas, lo cual sugiere que los cambios en la riqueza de especies del banco de semillas están íntimamente relacionados con las variaciones en la profundidad de la lámina a través del ciclo estacional de la precipitación.

Variaciones espaciales y temporales en la composición de especies del banco de semillas. En los humedales herbáceos (herbazales) y en los *M. arborescens* entre el 78 y 81 % de las especies, respectivamente, se caracterizaron por tener baja abundancia de semillas, lo cual implica que menos del 25 % de las especies representan el 80%-90 % de la densidad total del banco de semillas en las comunidades en cuestión. Al mismo tiempo, gran parte de las especies, las cuales además de tener densidades muy bajas, se registraron pocas veces, y pueden aparecer en cualquier período del año y sitios, sugiriendo que una gran mayoría de las semillas son temporales en el banco de semillas, bien sea por que son arrastradas fuera de la comunidad, o por que pierden su viabilidad.

De 70 especies registradas en el banco sólo 9 de ellas pueden considerarse de una muy alta abundancia en el banco de semillas como para asegurar su supervivencia en estas comunidades, y las cuales posiblemente influyen en la dinámica del banco y de la vegetación dependiendo de la estacionalidad y características fisicoquímicas del sustrato dentro de estos humedales.

La densidad de las especies varió espacial y temporalmente, principalmente las importantes, lo cual puede ser el resultado de diferencias en la producción y dispersión de semillas de un año a otro determinado por las variaciones ambientales, o de la mayor germinación de semillas en el lapso previo. Factores ambientales como características del sustrato, variaciones en la lámina de agua (períodos más secos o no), cambios en el régimen lumínico y temperaturas del sustrato influye en el crecimiento de las plantas, producción y mortalidad diferencial de semillas; diferencias en los requerimientos de germinación de una misma especie in-

ducen variaciones estacionales y espaciales en el tamaño, riqueza y composición de especies, y formas de vida (Anexo 1, Tablas 3, 4 y 5).

Respecto a los cambios en la densidad de las especies en el banco de semillas, cuya importancia fluctúa con la frecuencia y duración de la lámina de agua, Gerritsen y Greening (1987) definieron 3 grupos de especies: 1. las que tienen mayor abundancia de semillas en la temporada de lluvias, 2. las más abundantes en la temporada de sequía, y 3. las abundantes bajo diferentes regímenes de inundación.

En los herbazales, se podría ubicar como del primer grupo: *C. odoratus*; al segundo grupo *L. hyssopifolia*, *E. interstincta*, *S. striata*; y al tercero, *L. octovalvis*, *L. hexandra*; *L. lithospermifolia*, *M. cordifolia* y *P. acuminatum* (Tabla 4). En los rabanales *E. interstincta*, *L. octovalvis*, *M. cordifolia*, *P. acuminatum* y *S. striata* se asignarían al segundo grupo; en tanto que *L. lithospermifolia*, *L. hexandra* y *C. odoratus* pertenecerían al tercer grupo, y ningunas al primer grupo (Tabla 5).

En el banco de semillas de los herbazales y rabanales se registraron en total 70 especies, con una similitud global de 83 % (Índice de Sorensen), indicando una relativa alta homogeneidad en la composición de especies del banco de semillas, lo cual sugiere que los procesos de dispersión por anemocoria e hidrocoria pueden ser importantes para muchas de las especies del banco (Baldwin y Col, 1996).

Entre el banco de semillas de los rabanales y herbazales se pudo estimar una superposición espacial promedio en la composición de especies en el orden de 66%, donde 48 resultaron comunes a ambos tipos de vegetación. Esto sugiere que a pesar de las diferencias en la composición florística y fisionomía (Tabla 1), los herbazales y rabanales tienen una historia

previa común, y al mismo tiempo es poco probable que reservorio de semillas sea suficiente para explicar la fisionomía actual de la vegetación. Probablemente muchas semillas en el banco han sido dispersadas y depositadas en años previos o que provengan de otros lugares, ya sean de las comunidades cercanas o de aquellas ubicadas aguas arriba, las cuales son arrastradas hacia los rabanales y herbazales principalmente durante el período de aguas altas y de flujo rápido, predominando sobre la dispersión local. Las especies arbóreas como *Annona* sp., *Cecropia peltata*, *Hecastostemum guazumaefolius* son típicas del bosque estacionalmente inundado; asimismo, *Axonopus* sp., *Jathropa urens*, *Solanum hirtum* y *S. nigrum* se encuentran principalmente en ambientes terrestres.

En resumen, el banco de semillas de las comunidades estudiadas presentó variaciones espaciales y temporales en el tamaño, riqueza y composición de especies como resultado de los cambios en la abundancia de las especies que lo componen respecto a las características del sustrato y variaciones en la profundidad de la lámina de agua. Al mismo tiempo estos humedales presentan una historia previa común. Si bien la vegetación aparentemente puede no afectar la riqueza y composición del banco de semillas, sin embargo, el banco puede contribuir en el reclutamiento y regeneración natural de muchas de las especies de estos humedales después de una perturbación (cambios en el patrón de inundación, sequía), y consecuentemente al proceso sucesional. Asimismo, podría ser empleado como donador de semillas en trabajos sobre restauración de humedales.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela por el soporte económico al Proyecto de Laguna Grande, Estado Monagas.

LITERATURA CITADA

ABERNETHY, V. J. Y N. J. WILLBY

1999. Changes along a disturbance gradient in the density and composition propagule banks in floodplain aquatic habitats. *Plant Ecol.*, 140: 177-190.

BALDWIN, A. II, K. L. MCKEE Y I. A. MENDELSSOHN

1996. The influence of vegetation, salinity, and inundation on seed banks of oligohaline coastal marshes. *Amer. J. Bot.*, 83: 470 - 479.

- BIDWOOD, D. W. Y D. W. INOUE**
1988. Spatial pattern analysis of seed banks: An improved methods and optimized sampling. *Ecology*, 69: 497 - 507.
- BROWN, D.**
1992. Estimating the composition of a forest seed bank: A comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Can. J. Bot.*, 70: 1603 - 1612.
- DESSAINT, F., R. CHADOEUF Y G. BARRALIS**
1991. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *J. Applied Ecol.*, 28: 271 - 730.
- FENNER, M.**
1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. Londres, 149 p.
- FINLAYSON, C. M., I. D. COWIE Y B. J. BAILEY**
1990. Sediment seedbanks in grassland on the Magela Creek floodplain, Northern Australia. *Aquat. Bot.*, 38: 163 - 176.
- GERRITSEN, J. Y H. GREENING**
1989. Marsh seed banks of Okfenokee Swamp: Effects of hydrologic regime and nutrients. *Ecology*, 70: 751 - 763.
- GRELSSON, G. Y C. NILSSON**
1991. Vegetation and seed bank relationships on a lakeshore. *Freshwater Biol.*, 26: 199-207.
- GORDON, E.**
1984. Contribución a la ecología de plantas acuáticas vasculares. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 180 p.
1992. Morfología y ecología de semillas de plantas acuáticas vasculares. Trabajo de Ascenso, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 261p.
1996. Caracterización de la vegetación y de los bancos de semillas en Laguna Grande (Estado Monagas, Venezuela). Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 291p.
1998a. Composición fisionómica y florística de humedales dominados por *Montrichardia arborescens* en Laguna Grande (Estado Monagas). *Acta Biol. Venez.*, 18: 55-76.
1998b. Seed characteristics in plant species from riverine wetlands in Venezuela. *Aqua. Bot.*, 60: 417-431.
1999. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas de un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Revista de Biología Tropical* (En prensa).
- HARPER, J. L.**
1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres. 892 p.
- HUTCHINSON, E. G.**
1975. *A treatise on Limnology*. Vol. III. Limnological Botany. Wiley Sons, New York. 660 p.
- JACKSON, M. L.**
1982. *Análisis Químico de Suelos*. 4ta Edición, Omega, Barcelona. 662pg.
- KEDDY, P. A. Y A. A. REZNICEK**
1982. The role of seed banks in the persistence of Ontario's Coastal Plain Flora. *Amer. J. Bot.*, 69: 13 - 22.
- KEDDY, P. A., I. C. WISHEU, B. SHIPLEY Y C. GAUDET**
1989. Seed banks and vegetation management for conservation: Toward predictive community ecology. In: Leck, M. A., Parker, V.T y Simpson, R. L. (Eds), *Ecology of Soil Banks*. Academic Press. New York. pp. 347 - 362.
- KIRKILAM, F. W. Y M. KENT**
1997. Soil seed bank composition in relation to the above ground vegetation in fertilized and unfertilized hay meadows on Somerset peat moor. *J. Applied Ecol.*, 34: 889-902.
- LECK, M. A.**
1989. Wetland seed banks. In: Leck, M. A., Parker V.T y Simpson, R. L. (Eds), *Ecology of Soil Banks*. Academic Press, Nueva York, pp. 257 - 280.
- LECK, M. A. Y R. L. SIMPSON**
1987. Seed bank of freshwater tidal wetland: turnover and relationship to vegetation change. *Amer. J. Bot.*, 74: 360 - 370.
- MATLACK, G. R. Y R. E. GOOD**
1990. Spatial heterogeneity in the soil seed bank of a mature Coastal Plain forest. *Bull. Torr. Bot. Club*, 117: 143 - 152.
- MIDDLETON, B. A., A. G. VAN DER VALK, D. H. MASON, R. L. WILLIAMS Y C. B. DAVIS**
1991. Vegetation dynamics and seed banks of a monsoonal wetland overgrown with *Paspalum distichum* L. in northern India. *Aqua. Bot.*, 40: 239 - 259.
- PATTON, J. E. Y W. JUDD**
1988. A phenological study of 20 vascular species occurring on the Paynes Prairie Basin, Alachua County, Florida. *Castanea*, 53: 149 - 163.
- POLANI, K. A. Y C. JONHSON**
1989. Effect of hydroperiod on seed bank composition in semipermanent prairie wetlands. *Can. J. Bot.*, 67: 856 - 864.
- ROBERTS, H. A.**
1981. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biol.*, 6: 1- 55.
1986. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plants species from different habitats. *J. Applied Ecol.*, 23: 639 - 656.
- RAMIREZ, N. Y I. BRITO**
1987. Patrones de floración y fructificación en una comunidad pantanosa tipo Morichal (Calabozo-Guárico, Venezuela). *Act. Cient. Venez.*, 38: 376-381.

SCHNEE, I.

1984. *Plantas Comunes de Venezuela*. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 822 p.

SCHNEIDER, R. L. Y R. R. SHARITZ

1986. Seed bank dynamics in Southeastern riverine swamp. *Amer. J. Bot.*, 73: 1022 - 1030.

SMITH, L. M. Y J. KADLEC

1983. Seed banks and their role during draw-down of a North American marsh. *J. Applied Ecol.*, 20: 673 - 684.

1985. Predictions of vegetation change following fire in a Great Salt Marsh. *Aquat. Bot.*, 21: 43 - 51.

SCULTHORPE, C. D.

1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Arnold, Londres. 610 p.

THOMPSON, K.

1992. *The functional ecology of seed banks*. In Fenner M. (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. C. A. B. I., Inglaterra, pp. 231 - 258

THOMPSON, K. Y J. P. GRIME

1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J. Applied Ecol.*, 20: 141 - 156.

THOMPSON, K., J. P. GRIME Y G. MASON

1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations in temperature. *Nature*, 267: 147 - 148.

UNGAR, I. A. Y T. E. RIEHL

1980. The effect of seed reserves on species composition in zonal halophyte communities. *Bot. Gaz.*, 141: 447 - 452.

VAN DER SMAN, A. J. M., N. N. JOOSTEN Y C. W. BLOM

1993. Flooding regimens and life-history characteristics of short-lived species in river forelands. *J. Ecol.* 81: 121-130.

VAN DER VALK, A. G.

1986. The impact of litter and annual plants on recruitment from the seed bank of a lacustrine wetland. *Aquat. Bot.*, 24: 13 - 26.

VAN DER VALK, A. G. Y J. T. A. VERHOEVEN

1988. Potential role of seed banks and understory species in restoring Quaking Fens from Floating Forests. *Vegetation*, 76: 3 - 13.

VAN DER VALK, A. G. Y DAVIS, C. B.

1976. The seed banks of prairie glacial marshes. *Can. J. Bot.* 54: 1832 - 1838.

VAN DER VALK, A. G. Y C. B. DAVIS

1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *J. Ecol.* 59 (2): 322 - 335.

1979. A reconstruction of the recent vegetational history of a prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed bank. *Aquat. Bot.*, 6: 29 - 51.

VELASQUEZ, J.

1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 992 p.

WESTCOTT, K., WILLIAMS, T. H. Y FOX, M. G.

1997. Viability and abundance of seeds of submersed macrophytes in the sediment of disturbed and reference shoreline marshes in Lake Ontario. *Can. J. Bot.*, 75: 451 - 456.

Anexo 1. Densidad relativa (%) de las especies presentes en el banco de semillas en los humedales herbáceos y en los dominados por *Montrichardia arborescens* para cada sitio.

Forma de vida/especies	Familia	Humedales herbáceos		Humedales <i>M. arborescens</i>		
		J ¹	M ²	J	P ³	M
Fanerófitos (Arboles)						
<i>Annona sp.</i>	Anonaceae	<1				<1
<i>Cassia alata</i> L.	Caesalpinaceae				<1	
<i>Cecropia peltata</i> L.	Moraceae	<1		1		<1
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	Boraginaceae	<1				
<i>Hecatostemum guazumaefolius</i> (H. B. K.) Sleumer	Flacourtiaceae			<1		
Hidrófitos						
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms.	Pontederiaceae	1	<1	1	<1	
<i>Lemna minor</i> L.	Lemnaceae		1		1	
<i>Mayaca fluviatilis</i> Aubl.	Mayacaceae	1	1		<1	<1
<i>Nymphoides humboldtianum</i> (H. B. K.) Kuntze.	Menyanthaceae			<1		
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Araceae	<1	<1	1	1	<1
<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.	Eriocaulaceae		<1		<1	<1
Helófitos						
Hierbas anuales						
<i>Cyperus sp. aff. guanipensis</i> P.	Cyperaceae	1	<1	<1	<1	1
<i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.	Asteraceae			<1		<1
<i>Heliotropium indicum</i> L.	Boraginaceae	<1	<1			
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G. Don.) Excell.	Onagraceae	9	18	13	17	5
<i>Oldenlandia lancifolia</i> (Schum.) D. C.	Rubiaceae	<1	2	0	1	1
<i>Phyllanthus stipulatus</i> (Raf.) Webster	Euphorbiaceae	<1	<1			
Hierbas perennes						
<i>Acroceras zizanoides</i> H. B. K.	Poaceae	<1	<1	<1	<1	<1
<i>Axonopus sp.</i>	Poaceae	1	<1	1	1	1
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron	Parkeriaceae	<1			<1	
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Poaceae	3	<1	<1	<1	
<i>Cyperus flavicomus</i> Michx.	Cyperaceae	<1	1	<1	6	<1
<i>Cyperus haspan</i> L.	Cyperaceae	<1		<1	<1	
<i>Cyperus odoratus</i> L.	Cyperaceae	12	5	9	4	3
<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	Cyperaceae	<1		<1		

Anexo I. Densidad relativa (%) de las especies presentes en el banco de semillas en los humedales herbáceos y en los dominados por *Montrichardia arborescens* para cada sitio.

Forma de vida/especies	Familia	Humedales herbáceos		Humedales <i>M. arborescens</i>		
		J ¹	M ²	J	P ³	M
<i>Digitaria ciliaris</i> Stent.	Poaceae	<1	<1	<1	<1	
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl.) R. & S.	Cyperaceae	26	14	15	17	9
<i>Eragrostis acutiflora</i> (H. B. K.) Ness.	Poaceae		<1		<1	<1
<i>Fimbristyllis miliaceae</i> (L.) Vahl.	Cyperaceae	<1	1		<1	<1
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> Rudge.	Poaceae	1	<1	3	<1	1
<i>Ichnantus pallens</i> (Swartz.) Muhro.	Poaceae	<1				
<i>Leersia hexandra</i> Swartz.	Poaceae	6	4	1	1	2
<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott.	Araceae	<1			<1	
<i>Panicum pilosum</i> Swartz.	Poaceae	<1				
<i>Panicum elephantipes</i> Nees.	Poaceae	1		1	<1	<1
<i>Panicum laxum</i> Swartz.	Poaceae		<1	2	<1	
<i>Rynchospora holoschoenoides</i> (L. C. R.) Herter	Cyperaceae		1		<1	
<i>Rynchospora robusta</i> (Kunth.) Boeckel.	Cyperaceae	1		<1	<1	
<i>Sacciolepis striata</i> (L.) Nass.	Poaceae	8	22	12	7	21
<i>Scleria microcarpa</i> Nees.	Cyperaceae	1	1	<1	<1	1
<i>Scleria bracteata</i> Car.	Cyperaceae	<1	<1		1	<1
<i>Scleria micrantha</i> Ness	Cyperaceae			<1		
<i>Thalia geniculata</i> L.	Maranthaceae	<1		<1	<1	<1
Sufrútices						
<i>Aeschynomene filosa</i> Mart. ex Benth.	Papilionaceae		<1	<1	<1	
<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.	Papilionaceae	<1				
<i>Bacopa callitrichoides</i> (H. B. K.) Penn.	Scrophulariaceae			<1	<1	
<i>Desmocelis villosa</i> (Aubl.) D. C.	Melastomataceae					<1
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Hydrophyllaceae		2			
<i>Hyptis microphylla</i> Pohl. ex Benth.	Lamiaceae					
<i>Jatropha urens</i> L.	Euphorbiaceae			<1		
<i>Ludwigia lithospermifolia</i> (Mich.) Hara.	Onagraceae	10	3	13	18	5
<i>Ludwigia decurrens</i> Walt.	Onagraceae	<1		<1		
<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) Hara.	Onagraceae	<1	<1		<1	<1
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven.	Onagraceae	3	9	<1	2	1
<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) Hara.	Onagraceae	<1	<1		<1	<1

Anexo 1. Densidad relativa (%) de las especies presentes en el banco de semillas en los humedales herbáceos y en los dominados por *Montrichardia arborescens* para cada sitio.

Forma de vida/especies	Familia	Humedales herbáceos		Humedales <i>M. arborescens</i>		
		J ¹	M ²	J	P ³	M
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven.	Onagraceae	3	9	<1	2	1
<i>Malvaviscus</i> sp	Malvaceae	<1		<1	<1	<1
<i>Melanthera aspera</i> (Jacq.) Rendle.	Asteraceae	<1			1	<1
<i>Mimosa pigra</i> L.	Mimosaceae	<1				
<i>Polygonum acuminatum</i> H. B. K.	Polygonaceae	7	6	5	6	15
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae	2	<1	<1		
<i>Solanum hirtum</i> Vahl.	Solanaceae	1	<1	1	1	2
<i>Solanum nigrum</i> L.	Solanaceae					<1
Trepadoras						
<i>Asclepias</i> sp	Asclepiadaceae				<1	
<i>Cuphea melvilla</i> Lind.	Lithraceae	<1	<1	<1		<1
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Rubiaceae				<1	<1
<i>Mikania cordifolia</i> (L.) Wild.	Asteraceae	5	6	17	8	29
<i>Mikania guaco</i> H. & B.	Asteraceae	<1				
<i>Passiflora pulchella</i> H. B. K.	Passifloraceae	<1	<1	<1		<1
<i>Phylodendrum</i> sp.	Araceae	<1		<1		
<i>Sarcostemma claussum</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	Asclepiadaceae	<1	<1		<1	1
<i>Vitis caribaea</i> L.	Vitaceae	<1	<1	1	<1	<1
Total especies	70	51	39	42	45	38

J¹: Juanico; M²: Manteco; P³: Plato.