

CONTRIBUCION A LA ECOLOGIA DE *MONTRICHARDIA ARBORESCENS* (L.)  
SCHOTT (ARACEAE). III. DISTRIBUCION A LO LARGO DEL GRADIENTE  
DE PROFUNDIDAD DEL AGUA.

CONTRIBUTION TO THE ECOLOGY OF *MONTRICHARDIA ARBORESCENS*  
(L.) SCHOTT (ARACEAE). III. DISTRIBUTION ALONG WATER DEEP  
GRADIENT

Elizabeth Gordon, Lenys Polanco, Carolina Peña

Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, A. P. 47058,  
Caracas 1041-A, Venezuela. Fax. 58-2-6051204; Correo electrónico: egordon@strix.ciens.ucv.ve

RESUMEN

En esta tercera parte sobre la contribución a la ecología de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae) (helogeófito arborescente), se presentan datos sobre la distribución de individuos a lo largo del gradiente de profundidad del agua en Laguna Grande (Estado Monagas). Perpendiculares al gradiente de profundidad se establecieron transectas de 2-m de ancho y 9-12m de largo en el Brazo Norte, Brazo Sur y El Plato. A lo largo de las transectas, cada metro se contaban los individuos y se les medía el perímetro y la altura; el peso seco total por individuo se determinó mediante métodos indirectos. La densidad (individuos/m<sup>2</sup>) y la altura (m) de los individuos disminuyó a medida que se alejan de la orilla o de áreas más profundas, en donde la altura puede ser hasta cuatro veces mayor que los ubicados hacia tierra; el peso seco (g) total individuo y el área de los tallos incrementó hacia áreas terrestres del pantano. La relación altura/peso seco de los individuos decrece desde sitios saturados a sitios secos. Los resultados indican el potencial de *M. arborescens* para establecerse tanto en sitios permanentemente saturados como húmedos o más secos, y que las variaciones entre producir muchos o pocos individuos pueden atribuirse a cambios en las características del hábitat.

ABSTRACT

In this third part on the contribution to the ecology of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae) (arborescent helogeophyte) it present results on the distribution of individuals along the water depth gradient in Laguna Grande (Monagas State). Perpendicular to water depth gradient, transects 2m of width and 9-12m of long were located in the north arm, south arm and main basin. Along the transects, each meter the individuals was counted and measured them the perimeter and the height; the total dry weight (g) per individual was determined by indirect methods. The density (individuals/m<sup>2</sup>) and height (m) of the individuals was highest in the most humid areas or saturated, where the height could be up to four times greater that they located toward earth; the total dry weight/individual and shoot area (cm<sup>2</sup>) increased toward terrestrial areas of the wetland. The relationship height/total dry weight per individual decreased toward dry or humid sites. The results indicate the potential of *M. arborescens* in order to settle down in sites permanently saturated as humid or drier; the variations in total dry weight, height and shoot area and density of individuals a long the gradient could attribute to changes in the characteristics of the habitat.

**Palabras clave:** *Montrichardia arborescens*, humedales, distribución, elongación de tallos, tolerancia a la inundación.

**Keywords:** *Montrichardia arborescens*, wetlands, distribution, shoot elongation, flood - tolerance.

## INTRODUCCION

Las plantas emergentes están adaptadas a sobrevivir y crecer en aguas poco profundas, ya sea en humedales ribereños o lacustrinos. La vegetación emergente en tales hábitats está distribuida en un gradiente de profundidad de la lámina de agua, que determina la zonación de la vegetación (Spence, 1982). El patrón de zonación se desarrolla y sostiene debido a diferencias en las características de las especies, que les permiten establecerse, sobrevivir y colonizar el gradiente de profundidad. La profundidad del agua limita la distribución potencial de las plantas emergentes hacia aguas abiertas (Krusi y Wein, 1988).

Las probabilidades de las plantas emergentes de sobrevivir y establecerse en los humedales dependen de numerosas adaptaciones estructurales y fisiológicas (Mitsch y Gosselink 2000), entre ellas las de variar su morfología (modificaciones plásticas o respuestas de acomodación) (van der Sman y Col., 1993; Clevering y Col., 1996; Coops y Col., 1996).

*Montrichardia arborescens*, hierba arborescente, se propaga vegetativamente por rizomas y por semillas, crece en humedales lacustrinos y riparinos, y cuya característica más resaltante es su adaptabilidad a condiciones donde la profundidad del agua fluctúa estacionalmente (Velásquez, 1994; Gordon, 1996). En esta tercera sobre la contribución a la ecología de esta especie, se presentan los resultados sobre la distribución de individuos a lo largo del gradiente de profundidad del agua en Laguna Grande (Estado Monagas), a los fines de determinar el potencial de la especie para colonizar dicho gradiente, y consecuentemente emplearse en planes de control de la erosión y estabilización de sedimentos en humedales lacustrinos y ribereños.

## MATERIALES Y METODOS

### Descripción del Area de Estudio. Ubicación

Laguna Grande, situada en las cercanías del pueblo de La Pica y aproximadamente a 18 km de la ciudad de Maturín (Edo. Monagas), y a 90 45' LN y 63 o 2' 30' LO; 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 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. El clima de la zona fue descrito por Gordon (1998).

**Vegetación.** La vegetación del área fue descrita por Gordon (1996). Los pantanos herbáceos situados en Laguna Grande se pueden diferenciar en dos tipos, uno dominado por especies de las familias Cyperaceae y Poaceae, y otro por *M. arborescens* (Gordon, 1996). Otras especies importantes, principalmente trepadoras, que coexisten en las comunidades dominadas por *M. arborescens* están: *Hamelia patens*, *Mikania cordifolia*, *Sarcostemma claussum*, *Vitis caribaea*; también se encuentran especies arbóreas como, *Hecatostemon guazumaefolius* y la palma *Mauritia flexuosa* (Gordon, 1998).

En los pantanos dominados por *M. arborescens* se presentan variaciones estacionales y espaciales en la profundidad del agua, siendo máxima entre agosto y octubre (46- 80-92 cm ). En la temporada de sequía, la profundidad cae al mínimo (0cm); sin embargo, dependiendo del sitio, el suelo se encontraba saturado (Brazo Norte y Brazo Sur), o con una tabla de agua situada a unos pocos centímetros por debajo de la superficie del suelo (El Plato). En estos humedales los valores medios del pH del suelo varían entre 4.6- 5.2; la conductividad del suelo fue de 189(μhos/cm en Brazo Sur, 211(μhos/cm en Juanico, y 325(μhos/cm en El Plato; la fracción orgánica total del suelo (porcentaje de materia orgánica con respecto al peso total de la muestra) mostró un gradiente en el orden El Plato (69%) >Brazo Norte(58%) >Brazo Sur (48%) (Gordon 1998).

### Métodos

Se establecieron 5 parcelas perpendiculares al gradiente de profundidad de la lámina: dos en el Brazo Norte (BN1, BN2), una en El Plato (P) y dos en el Brazo Sur (BS1 y BS2). Cada una de dos metros de ancho y longitud variable dependien-

do del lugar, casi siempre entre nueve y doce metros de largo. Cada metro se contaban, se medía el perímetro y la altura de los individuos. Estas parcelas fueron colocadas durante el período de sequía (febrero) (1998), cuando el suelo estaba saturado.

Para determinar el peso de los individuos se escogieron 13 individuos al azar, a los cuales se les midió la altura y el perímetro de los troncos a 1.50 m de alto; posteriormente se separó la fracción del tronco de las hojas, y luego se secaron a 60°C hasta peso constante. Los datos de perímetro de los troncos se transformaron en áreas. A través de un análisis de regresión lineal, donde se incluyó como variable independiente la altura (cm) x área del tronco (cm<sup>2</sup>), y como variable dependiente el peso seco total, se puede estimar con un nivel de confianza del 95%, el peso seco total (g) de los individuos mediante la siguiente ecuación de regresión:  $Y = 760.34 + 0.00351x$  (altura x área del tronco).  $R = 0.92$ ,  $R^2 = 0.85$  (coeficiente de determinación) ( $p < 0.0001$ ). Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman entre la altura, densidad, área o grosor de los tallos y peso seco (g) total de los individuos, para determinar si hay una distribución similar de estas variables a lo largo de las transectas.

## RESULTADOS

Los límites entre el pantano dominado por *M. arborescens* y el cuerpo de agua son abruptos, donde las diferencias con respecto al fondo de la laguna en algunos casos varió entre 0.85-1m (Gordon, 1998). En su distribución perpendicular al gradiente de profundidad de la lámina de agua, de manera general los individuos más altos y con hojas más grandes se encontraron en la orilla o borde del pantano respecto al cuerpo de agua, con alturas entre 4 y 7m; mientras que los de menor talla (1.20 - 5m) se midieron hacia áreas terrestres del mismo (Fig. 1), es decir independientemente del sitio, los individuos se vuelven más pequeños en la medida que se alejan de la orilla.

La densidad de individuos también disminuyó con el gradiente de profundidad (Fig. 2), con valores desde 7.5- 14.5 individuos/m<sup>2</sup> cerca de la orilla

hasta 1.5-5 individuos/m<sup>2</sup> hacia áreas terrestres del pantano; sin embargo, en algunos puntos intermedios en la transecta Brazo Norte 1 (BN1) y Brazo Sur 1 (BS1) la densidad incrementa, para luego decrecer. El coeficiente de correlación de Spearman entre la densidad y la altura fue significativo en las transectas BN1, BN2 y BS2; sin embargo en El Plato (P) fue ligeramente significativo y en BS1 resultó no significativa (Tabla 1).

El área de los troncos o tallos de los individuos tiende a aumentar hacia las áreas terrestres del humedal, con la excepción de la transecta BS1 (Fig. 3). El coeficiente de correlación entre la densidad y área de los tallos, si bien en algunos sitios tiende a ser negativo, en general los valores resultaron no significativos, excepto en la transecta Brazo Norte 2 (BN2). La correlación entre la altura y área de los tallos no fue significativa en las transectas BN1, BS2 y P, mientras que en BN2 fue positiva y significativa, y en la transecta BS1 fue negativa y significativa (Tabla 1).

El cociente área de los tallos/altura de los individuos es mínima cerca de la orilla e incrementa hacia áreas terrestres del pantano (Fig. 4), es decir que al aumentar el área o grosor de los tallos, la altura disminuye. Sin embargo, en las transectas BS1, BS2 y El Plato esta relación tiende a ser máximo en las zonas intermedias del gradiente, después disminuye, para luego incrementar otra vez.

En general, el peso seco por individuo fue menor en aquellos ubicados en la orilla, donde casualmente la densidad y altura fue mayor; sin embargo, el comportamiento del peso por individuo a lo largo de gradiente dependió del sitio; así en la transecta BN1, el peso tiende a aumentar en la medida que nos alejamos de la orilla hasta los 7 m, donde alcanza el máximo (1557 g seco/individuo), luego disminuye, y de nuevo aumenta hacia tierra; en la transecta BN2 si bien el peso decrece gradualmente hacia tierra, en general varía poco; en la transecta BS1, el peso aumenta hasta los 6m, donde alcanza el máximo (2171 g seco/individuo), decrece a los 7m, para después incrementar hacia las zonas secas; en BS2, el peso seco varía poco a lo largo de la transecta. En El Plato, el peso seco por individuo mostró una tendencia completamente distinta, ya que su máxima valor fue a los 2-m,

luego disminuye hasta los 7-m, luego vuelve a incrementar hacia tierra (Fig. 5).

El coeficiente de correlación del peso seco individuo con la altura, y con la densidad fue significativo y positivo en la BN2 y El Plato, y no significativo para las otras transectas. El coeficiente de correlación entre el peso seco individuos y el área de los tallos fue positivo en BN1 y BN2; ligeramente significativo en BS1 y BS2, y no significativo en El Plato (Tabla 1).

A pesar de los coeficientes de correlación entre las variables antes citadas (altura, densidad, área de los tallos y peso seco de los individuos) pueden no haber sido significativos, sin embargo, la relación talla/peso (altura/peso seco de los individuos) decrece a lo largo de las transectas (Fig. 6), esto es, al aumentar la altura de los individuos disminuye el peso de los mismos. En general este coeficiente fue mayor en BN1, mientras que decrece en forme relativamente similar entre los demás sitios.

**Tabla 1.** Coeficientes de correlación de Spearman entre la densidad, altura, área de los tallos y peso seco total (g)/ individuo en cada transecta y sitio.

<b>Brazo Norte, Transecta 1 (BN1)</b>				
	Densidad	Altura	Área tallos	Peso seco total /individuo
Densidad	1,00	0,65***	-0,31*	-0,10*
Altura		1,00	-0,49*	-0,23*
Área tallos			1,00	0,92***
Peso seco total/individuo				1,00
<b>Brazo Norte, Transecta 2 (BN2)</b>				
	Densidad	Altura	Área tallos	Peso seco total /individuo
Densidad	1,00	0,86***	0,71***	0,88***
Altura		1,00	0,75***	0,96***
Área tallos			1,00	0,84***
Peso seco/individuo				1,00
<b>Brazo Sur, Transecta 1 (BS1)</b>				
	Densidad	Altura	Área tallos	Peso seco total /individuo
Densidad	1,00	0,25*	-0,46*	-0,48*
Altura		1,00	-0,69***	0,12*
Área tallos			1,00	0,61**
Peso seco/individuo				1,00
<b>Brazo Sur, Transecta 2 (BS2)</b>				
	Densidad	Altura	Área tallos	Peso seco total /individuo
Densidad	1,00	0,85***	-0,56*	0,09*
Altura		1,00	-0,27*	0,45*
Área tallos			1,00	0,60**
Peso seco/individuo				1,00
<b>Plato (P)</b>				
	Densidad	Altura	Área tallos	Peso seco/individuo
Densidad	1,00	0,60**	0,28*	0,70***
Altura		1,00	0,04*	0,88***
Área tallos			1,00	0,47*
Peso seco/individuo				1,00

\* No significativo; \*\* P<0,10; \*\*\* P<0,05

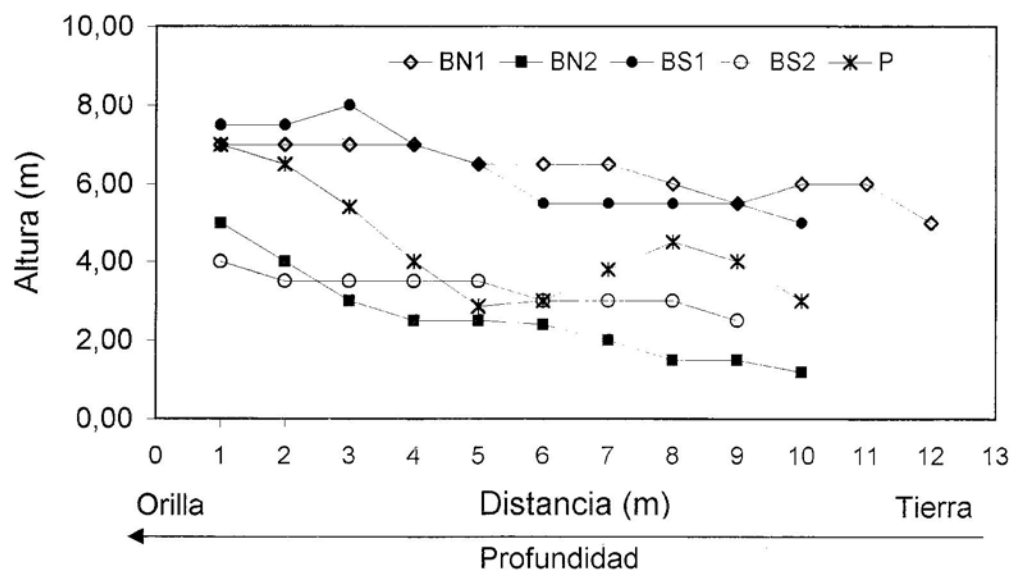


Figura 1. Altura (m) de los individuos a lo largo de las transectas en cada sitio. Brazo Norte (BN), Brazo Sur (BS) y El Plato (P).

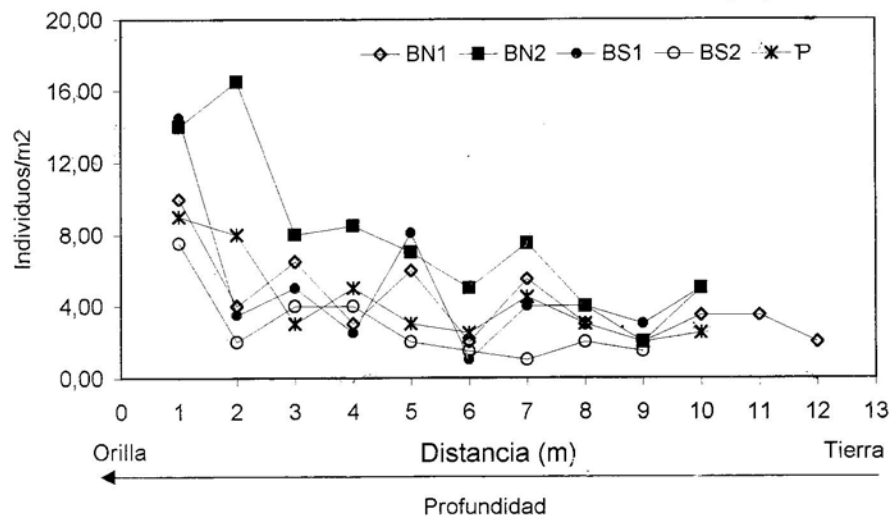


Figura 2. Densidad de individuos (individuos/m<sup>2</sup>) a lo largo de las transectas en cada sitio. Brazo Norte (BN), Brazo Sur (BS) y El Plato (P).

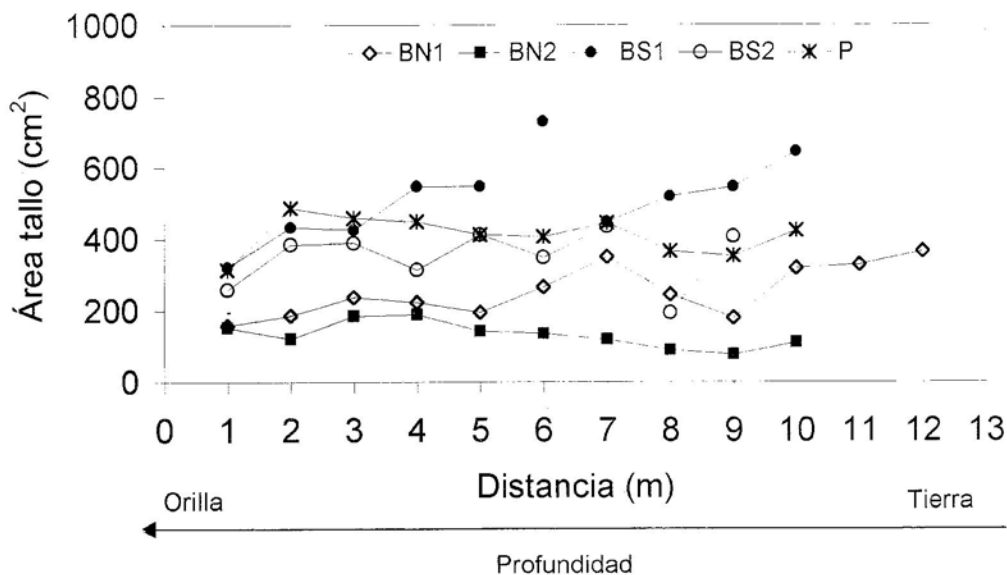


Figura 3. Área del tronco (cm<sup>2</sup>) a lo largo de las transectas en cada sitio. Brazo Norte (BN), Brazo Sur (BS) y El Plato (P).

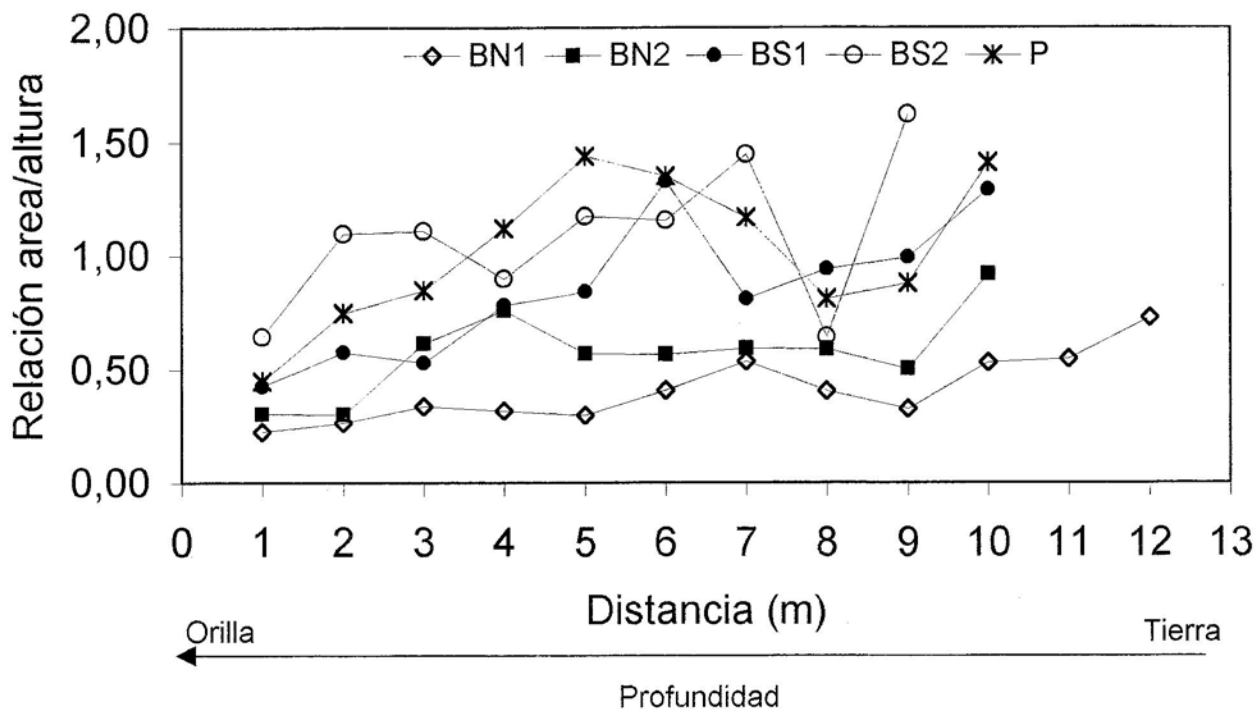


Figura 4. Relación área/altura de los tallos a lo largo de las transectas en cada sitio. Brazo Norte (BN), Brazo Sur (BS) y El Plato (P).

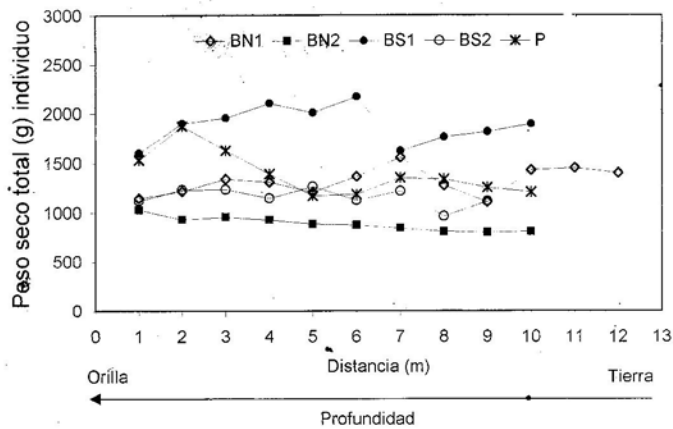


Figura 5. Peso seco (g) total individuo a lo largo de las transectas en cada sitio. Brazo Norte (BN), Brazo Sur (BS) y El Plato (P).

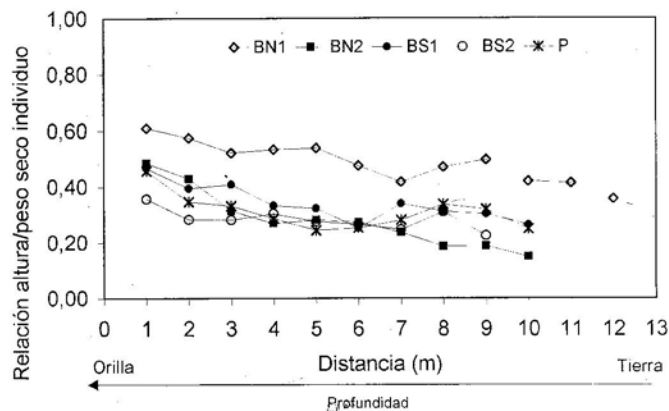


Figura 6. Relación altura/peso seco individuo a lo largo de las transectas en cada sitio. Brazo Norte (BN), Brazo Sur (BS) y El Plato (P).

## DISCUSION

Los resultados sobre distribución de plantas emergentes a lo largo de gradientes de profundidad del agua son distintos aun para una misma especie. Ekstam y Weisner (1991) en *Phragmites australis* reportaron que en sustratos estables esta especie presentó una expansión más vigorosa hacia aguas profundas (aproximadamente 1m). Kudo e Ito (1988) en la misma especie (*P. australis*) encontraron a lo largo de una transecta que la biomasa en pie, la altura, y densidad incrementó desde zonas centrales hacia las intermedias, las cuales estaban ubicadas en partes más elevadas del gradiente; mientras que en las zonas marginales situadas en depresiones o áreas más profundas, los individuos estaban notablemente más espaciados, y la biomasa en pie y altura fue la menor. En *M. arborescens* la densidad y la altura de los individuos fue mayor hacia el cuerpo de agua; en tanto que el peso seco fue menor.

Johanson (1994) encontró que poblaciones marginales de *Ranunculus lingua* eran más altas y producían mayor cantidad de rizomas cuando las comparó con poblaciones centrales. Las poblaciones marginales invirtieron más recursos hacia los descendientes, mientras que las centrales utilizaron más energía hacia sí mismos, con unos pocos pero grandes descendientes. En hábitats marginales, las poblaciones deberían ser controladas por procesos estocásticos, tal como erosión o corrientes de agua, por lo cual una estrategia sería producir gran cantidad de individuos. En tanto que en hábitats centrales, las poblaciones deberían ser controladas por competencia, herbivoría y patógenos, con lo cual se favorecen individuos más desarrollados (Johanson, 1994).

En el caso de *M. arborescens* se pueden considerar individuos marginales aquellos localizadas hacia el cuerpo de agua, los cuales reciben el primer impacto del incremento en la profundidad del agua y la acción de movimiento o corrientes del agua en la temporada de inundación; también están sometidas a un ambiente deficiente en oxígeno debido a la saturación o inundación del suelo; de allí que la estrategia de las plantas sería producir mayor número de individuos, más altos, con tallos más delgados y de menor peso; dependiendo del sitio la altura puede ser de 1.4 a 4.17 mayor que la de los

ubicados hacia el centro y áreas terrestres del gradiente. En las zonas ubicadas hacia la orilla, la alta densidad de individuos probablemente limitan el establecimiento y supervivencia de las plántulas.

Ahora bien, en el extremo de las transectas hacia áreas terrestres del pantano igualmente podrían considerarse que se ubican individuos marginales de *M. arborescens*, las cuales están más protegidos de la acción del agua, ya que estos sitios se inundan más tardíamente, con un sustrato que quizás presente déficit hídrico en la temporada de sequía, y en donde la población responde produciendo los individuos de menor talla, más gruesos y más pesados, y con la menor densidad. No obstante, estos individuos probablemente son más bajos debido a que emergieron después que los situados hacia la orilla; es decir que la desigualdad en el tamaño entre los ubicados hacia la orilla y hacia tierra también puede deberse a que tienen distintas edades, producto de las diferencias en el tiempo en el cual ocurrió el establecimiento y expansión dentro de la comunidad.

Kirkman y Sharitz (1993) en *Panicum hemitomon* encontraron mayor densidad, altura y biomasa de los tallos en suelos inundados en comparación a las que crecían en suelos húmedos; en tanto que en *Leersia hexandra*, si bien la altura y densidad de los tallos fue más elevada en situaciones de inundación, la biomasa de los tallos fue superior en suelos húmedos. El aumento en la altura (respuestas de acomodación) de las plantas durante la inundación ha sido reportados por varias especies tanto herbáceas como leñosas (Teskey y Hinckley 1977; van der Sman y Col., 1993; Clevering y Col., 1996; Coops y Col., 1996; Volder y Col., 1997; McKevlin y Col., 1998).

Aquellas especies que además de presentar aumentos en la altura y densidad, muestran ganancia en biomasa en hábitats inundados, se consideran que son condiciones optimas para el crecimiento de éstas; por el contrario cuando las especies sólo alargan sus tallos, sin el concomitante aumento en masa, sugiere que es simplemente una respuesta de acomodación estimulada por la inundación (Kirkman y Sharitz 1993). En *M. arborescens*, los sitios cercanos a la orilla podría considerarse que no son las condiciones optimas para esta especie, dado que en estos se determinó el menor peso

seco por individuo, pero al mismo tiempo, indica la respuesta de la especie de tolerar variaciones estacionales de la profundidades del agua, evidenciado por alturas hasta cuatro veces mayor que la de los ubicados hacia tierra.

Reekie (1991) no encontró variaciones en el peso total en poblaciones de *Agropyron repens* creciendo en diferentes ambientes, pero sí marcadas diferencias en la distribución de recursos entre poblaciones. En *M. arborescens*, el comportamiento del peso seco total/individuo dependió del sitio; pero en general tiende a incrementar hacia áreas terrestres del pantano; así mismo, el cociente altura/peso disminuyó a lo largo del gradiente; esto sugiere que aparentemente hay un costo variable entre producir individuos gruesos, bajos y pesados, o individuos altos, delgados y menos pesados; es decir que hay diferencias a lo largo del gradiente en el patrón de distribución de recursos, lo cual puede deberse a variaciones en las características del hábitat. El compromiso entre producir muchos o pocos individuos puede ser de suma importancia en la dinámica de las poblaciones de las plantas, y las características del hábitat posiblemente determina la ventaja relativa de estas dos estrategias.

Durante el proceso de desarrollo y expansión de una población de *M. arborescens*, al principio una vez que una semilla germina y una plántula se establece y llega adulto (genet), es posible que este se propague vegetativamente (un individuo produce hasta cuatro individuos unidos por rizomas) en distintas direcciones formado ramets, los cuales dependiendo de las condiciones ambientales, se producirán cambios en la densidad, altura, grosor y peso de los individuos. En los pantanos herbáceos compuestos por Cyperaceae y Poaceae, confinados básicamente en el Brazo Sur de Laguna Grande, y que posiblemente han sido reemplazados por los dominados por *M. arborescens* (Gordon 1996), se observó que los pocos individuos de esta especie que se hallaron en estos pantanos y los cuales posiblemente estaban estableciéndose en el sitio, se encontraban tanto en la orilla como en las partes más altas del gradiente.

Por otra parte, los estudios de los efectos de la densidad casi siempre se han hecho en el laboratorio o en situaciones controladas para plantas

genéticamente distintas, principalmente en especies arbóreas y anuales, y poco se ha realizado en especies perennes rizomatosas (White 1980). Generalmente a medida que incrementa la densidad, las poblaciones están compuestas por individuos más delgados y débiles (autoadelgazamiento), y el crecimiento puede declinar. En pocos casos se han reportado efectos positivos de la densidad sobre el peso medio de los individuos (Harper 1977).

En este trabajo, las relaciones positivas entre la densidad, la altura y el peso dependió del sitio, específicamente en BN2 y El Plato (Tabla 1); en tanto que en los otros sitios no hubo correlación entre ellas. Sin embargo, hay que señalar que este trabajo se realizó a lo largo de transectas y en distintos sitios, por lo cual las relaciones entre estas variables posiblemente dependerán de la distribución que presenten a lo largo del gradiente de profundidad del agua; es decir que los valores altos de correlación entre estas variables puede no indicar efectos positivos o negativos de la densidad, sino más bien sí muestran una distribución parecida a lo largo de las transectas. En BN2 la densidad, la altura, el área de los tallos y el peso mostraron los valores más altos de correlación (Tabla 1); no obstante, de las cinco transectas, si bien fue en donde se determinaron los valores más altos de densidad, los de altura, área de los tallos y de peso seco/individuo fueron los menores (Figs. 1, 2, 3, 5).

Los resultados sobre distribución de *M. arborescens* a lo largo de las transectas indican su potencial para establecerse tanto en sitios permanentemente saturados como húmedos o más secos. Sin embargo, es importante destacar que habría que hacer experimentos de transplantes de individuos ubicados en la orilla hacia lugares terrestres o más secos del pantanos y viceversa, lo cual permitiría distinguir si las variaciones que obtuvieron en el peso y altura con respecto al gradiente de profundidad, se deben a características genéticas ó a fenómenos plásticos determinados por el ambiente; así mismo habría que hacer estudios sobre las características de las raíces, para establecer sí hay cambios en la densidad y porosidad de las mismas en ambientes secos, húmedos e inundados, lo cual es fundamental para determinar si hay variaciones intraespecíficas en las adaptaciones a la inundación (Fenster 1997).



## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela por el soporte económico al Proyecto de Laguna Grande. Al Br. Sergio Pacheco, Sr. Tomas Pino, y Br. Alexandra Dorante por su colaboración en el trabajo de campo.

## LITERATURA CITADA

- COOPS, H., VAN DEN BRINK, F. W. B. Y VAN DER VELDE, G.  
1996. Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water-depth gradient. *Aquat. Bot.*, 54: 11-24.
- CLEVERING, O. A., BLOM, C. W. P. M. Y VAN VIERSSSEN, W.  
1996. Growth and morphology of *Scirpus lacustris* and *S. maritimus* as affected by water level and light availability. *Functional Ecol.*, 10: 289-296.
- EKSTMAN, B. Y WEISNER, S. E. B.  
1991. Dynamics of emergent vegetation in relation to open water of shallow lakes. In: Finlayson, C. M. & Larsson, T. (Eds.), *Wetland Management and Restoration*. Proc. Workshop, Sweden 1990, Sweden Environmental Protection Agency Report, pp: 56 - 57.
- FENSTER, C. B.  
1997. Ecotypic differentiation for flood-tolerance and its morphological correlates in *Chamaecrista fasciculata*. *Aquat. Bot.*, 56: 215-231.
- GORDON, E.  
1996. Caracterización de la vegetación acuática vascular y de los bancos de semillas en Laguna Grande, Estado Monagas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 291pp.
- 1998. Composición fisionómica y florística de humedales dominados por *Montrichardia arborescens* en Laguna Grande (Monagas, Venezuela). *Acta Biol. Venez.*, 18: 55-76.
- HARPER, J. L.  
1977. *Population Biology of Plant*. Academic Press, London. 892pp.
- JOHANSON, M. E.  
1994. Life history between central and marginal populations of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*: a reciprocal transplant experiment. *Oikos*, 70: 65-72.
- KIRKMAN, L. Y SHARITZ R.  
1993. Growth in controlled water regimes of three grasses common in freshwater wetlands of the Southeastern USA. *Aquat. Bot.*, 44: 345-359.
- KRUSI, B. O. Y WEIN, R. W.  
1988. Experimental studies on the resiliency of floating *Typha* mats in a freshwater marsh. *J. Ecol.*, 76: 60-72.
- KUDO, G. Y ITO, K.  
1988. Rhizome development of *Phragmites australis* in a reed community. *Ecol. Res.*, 3: 239-252.
- MCKEVLIN, M. R., HOOK, D. D. Y ROZELLE, A. A.  
1998. Adaptations of plants to flooding and soil waterlogging. In Messina, M. and Conner, H. (Eds), *Southern Forested Wetlands*. Lewis Publishers, New York. 173-203pp.
- MITSCH W. J. Y GOSSSELINK J. G.  
2000. *Wetlands*. Wiley, New York. 920pp.
- REEKIE, E. G.  
1991. Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens*. *Can. J. Bot.*, 69: 2678-2683.
- VAN DER SMAN, A.J.M., JOOSTEN, N. N. Y BLOM, C. W. P. N.  
1993. Flooding regimes and life-history characteristics of short-lived species in river forelands. *J. Ecol.*, 81: 121 - 130.
- VOLDER, A., BONIS, A. Y GRILLAS, P.  
1997. Effects of drought and flooding on reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aquat. Bot.*, 58: 113-120.