

**CONTRIBUCION A LA ECOLOGIA DE *MONTRICHARDIA ARBORESCENS* (L.)
SCHOTT (ARACEAE). II. BIOMASA Y PRODUCCION.**

**CONTRIBUTION TO THE ECOLOGY OF *MONTRICHARDIA ARBORESCENS* (L.)
SCHOTT (ARACEAE). II. BIOMASS AND PRODUCTION.**

Elizabeth Gordon

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

Montrichardia arborescens, helogeófito arborescente, domina los pantanos herbáceos litorales de Laguna Grande (Estado Monagas). El peso y densidad de individuos, biomasa en infrutescencias, foliar y total en pie, y producción anual se determinó en tres sitios de la laguna (brazo norte, Plato y Brazo Sur) durante la temporada de inundación y sequía. La media general del peso de los individuos fue de 1541.51 (267.66 g seco) y varió estadísticamente entre sitios. Dependiendo del sitio hubo efectos negativos, positivos o ningún efecto de la densidad sobre el peso del individuo. La relación biomasa en infrutescencia/vegetativa fue menor del 2% y varió entre sitios. En general, la media de biomasa foliar fue de 205.08 (73 g seco/m², la cual difiere entre sitios y meses de muestreo. La media de la biomasa total en pie para todos los sitios fue de 8591 ± 2831 g seco/m² y difiere entre sitios, pero no entre meses de muestreo. La producción primaria neta fue 2716 g seco/m²/año para el sitio semipermanentemente inundado (Plato), y varió de 4073 g seco/m²/año a 3400 g seco/m²/año para los sitios estacionalmente inundados (Brazo Norte y Brazo Sur, respectivamente). La relación producción anual/biomasa máxima fue de 0.39 en el brazo norte, 0.37 en el Brazo Sur y 0.24 en El Plato. Probablemente, *M. arborescens* explota el clima tropical estable acumulando una alta biomasa viva en tallos de larga vida, que representó entre el 83 y 90% de la biomasa total. Los pantanos dominados por *M. arborescens* cubren casi el 80% de los humedales herbáceos de Laguna Grande, los cuales en base a los datos de biomasa y producción anual de esta especie, pueden ser descritos como altamente productivos, en donde esta especie podría considerarse muy importante en los ciclos biogeoquímicos de estos ecosistemas.

ABSTRACT

Montrichardia arborescens, an arborescent helogeophyte, and dominates the herbaceous wetlands of Laguna Grande (Monagas State, Venezuela). Weight individual and density, total biomass, infrutescences biomass and leaves, and annual production in three sites of the lake (north arm, Plato and south arm) during the flood season and dry was determined. The general mean of individual weight was 1541.51 ± 267.66 g dry and varied among sites. Depending on the site there was negative effect, positive, or no effect of the density on the individual weight. The proportion infrutescence biomass/vegetative was lesser than 2%, and it varied among sites. In general, the mean of leaf biomass was 205.08 ± 73 g dry/m² and differ among sites and sampling months. The mean of the total biomass for all the sites was 8591 ± 2831 g dry/m², and it differs among sites, but not among sampling months. Net primary production was 2716 g dry/m²/year for the site semipermanently flooded (Plato), and ranged of 4073 g dry/m²/year to 3400 g dry/m²/year for sites seasonally flooded (north arm and the south arm, respectively). The ratio annual production/maximum biomass was of 0.39 for the north arm, 0.37 for the south arm and 0.24 for the Plato. *M. arborescens* probably exploits the tropical stable climate accumulating a high live biomass as long-lived shoots, which its represented 90% to 83% of the total biomass. *M. arborescens* dominated wetlands covers almost the 80% of the herbaceous wetlands of Laguna Grande, and based on the data of biomass and primary production of this species, these wetlands could be described as highly productive, where this species must be considered very important contributors to the biogeochemical cycles.

Palabras claves: *Montrichardia arborescens*, humedales, esfuerzo reproductivo, biomasa, producción, trópico, Venezuela.

Keywords: *Montrichardia arborescens*, wetlands, reproductive effort, biomass, production, tropical, Venezuela.

INTRODUCCION

Los datos sobre biomasa y producción primaria neta (PPN) son esenciales para establecer modelos de energía y carbono, y flujo de nutrientes dentro del ecosistema (Bradbury y Grace 1983). El conocimiento de la PPN, su control e interacciones con el ambiente físico, es fundamental para evaluar la importancia de las plantas, principalmente herbáceas, en los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas (Junk y Piedade 1993). También, el balance entre la producción primaria y la descomposición, donde y a qué tasa, determina la acumulación de materia orgánica, y proporciona las bases para distinguir cuando hay apreciable o despreciable acumulación de materia orgánica en el ecosistema.

Montrichardia arborescens (L.) Schott (Araceae), un helogeófito perenne, especie del Neotrópico (Cook, 1990), y en Venezuela está ampliamente distribuida; crece en humedales lacustrinos y riparinos, en los cuales forman poblaciones muy densas que se perpetúan principalmente por rizomas, y cuya característica más resaltante es su adaptabilidad a condiciones donde la profundidad del agua fluctúa estacionalmente (Velásquez, 1994; Gordon, 1996).

Montrichardia arborescens es importante en la dinámica del proceso sucesional de la vegetación en humedales lacustrinos (Gordon, 1996), y constituye fuente de energía y materiales para otros niveles tróficos de la comunidad, ya sea mediante el proceso de descomposición, el cual estimula la producción y suministra materiales orgánicos e inorgánicos a la cadena de detritus (Peña, 2000), o a través del consumo directo de sus frutos o otras partes de la planta por algunas especies de peces u otros animales. Por lo cual es un proveedor potencial de sustrato y energía para los distintos organismos dentro del ecosistema.

La biomasa, y producción primaria neta (sus fluctuaciones espaciales y temporales), además de permitir el automantenimiento de las poblaciones de plantas, es importante para soportar la estructura trófica de los ecosistemas. De allí como una continuación a la contribución a la ecología de *M. arborescens*, esta segunda parte tuvo como objetivos: 1. determinar el peso y densidad de individuos,

y establecer las relaciones entre estas variables, 2. estimar la biomasa en pie, sus variaciones espaciales y temporales. 3. estimar la producción primaria anual de esta especie en distintos sitios de Laguna Grande, Estado Monagas.

MATERIALES Y METODOS

1. Descripción del área 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 9° 45' N y 63° 2' 30" O; es un embalse natural originado por la interconexión fluvial de dos canales naturales, situados al este de la ciudad de Maturín: Morichales Brazo Nortey Brazo Sur. 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). El clima de la zona fue descrito por Gordon (1998).

Vegetación. En Laguna Grande, los pantanos herbáceos se pueden diferenciar en dos tipos, uno dominado por especies de las familias Cyperaceae y Poaceae y otro por *M. arborescens*. En estos humedales, la composición de la vegetación, ha cambiado en respuesta a diversos factores ambientales, incluyendo la hidrología, entrada de nutrientes a través de las aguas domésticas de la ciudad de Maturín, y escorrentía superficial de las tierras agrícolas, lo cual ha traído como consecuencia que en los últimos 15 años *M. arborescens* haya cubierto casi el 80% de los pantanos herbáceos de esta laguna (Gordon, 1996) y los cuales se han expandido a tasa de $r = 0.0245 \text{ año}^{-1}$ (Gordon, no publicado).

En los humedales dominados por *M. arborescens* a lo largo del Brazo Sur y de El Plato la profundidad máxima de la lámina de agua se registró en agosto, con valores de 80 y 92 cm, en tanto que en el Brazo Nortela máxima se midió en octubre (46cm). En febrero (sequía), la lámina de agua en el Brazo Nortey Brazo Sur cae a un mínimo (0cm); sin embargo, había una tabla de agua situada a pocos centímetros por debajo de la superficie del suelo, mientras que en Plato se encontraba

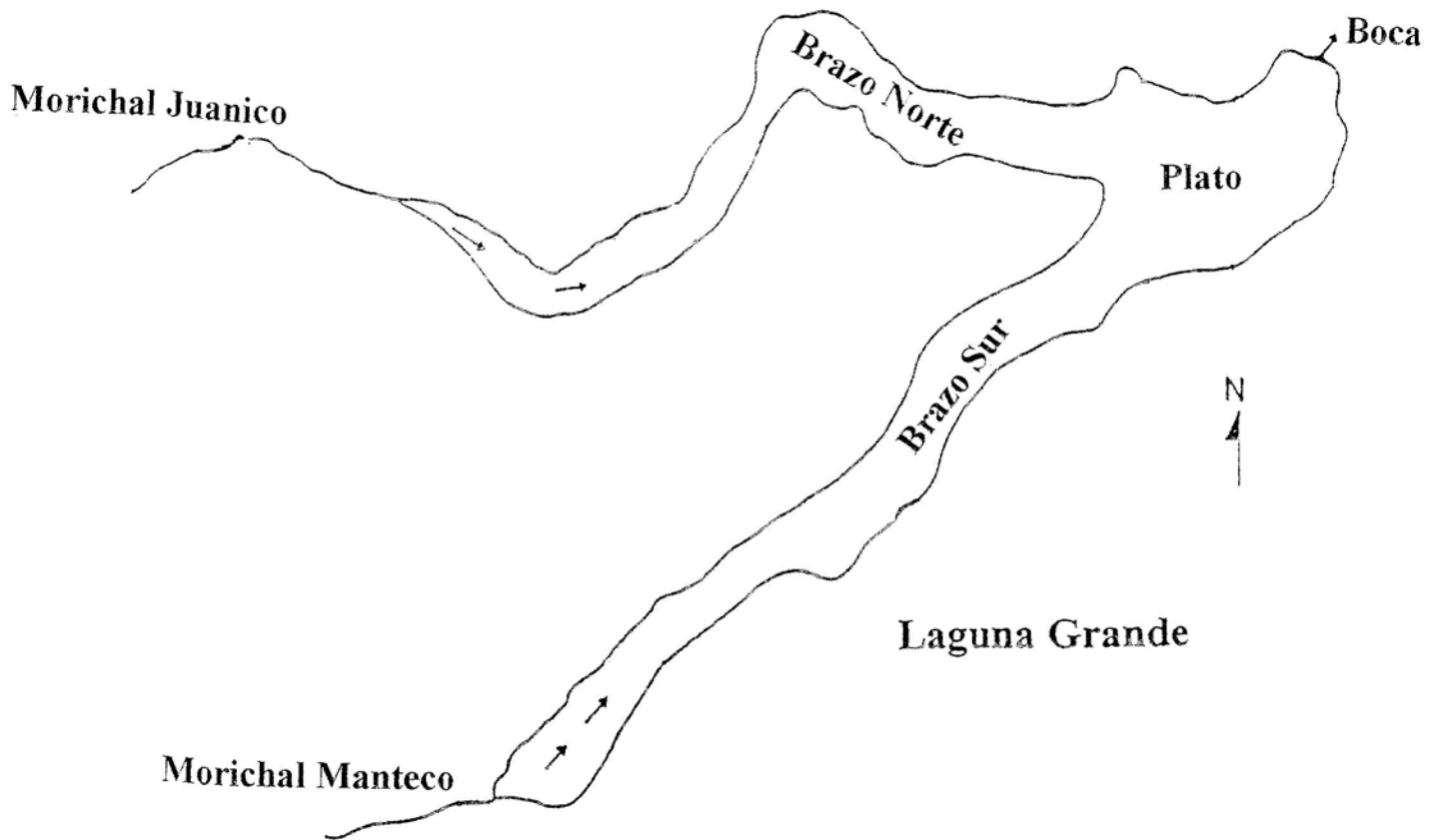


Figura 1. Diagrama de Laguna Grande, Estado Monagas.

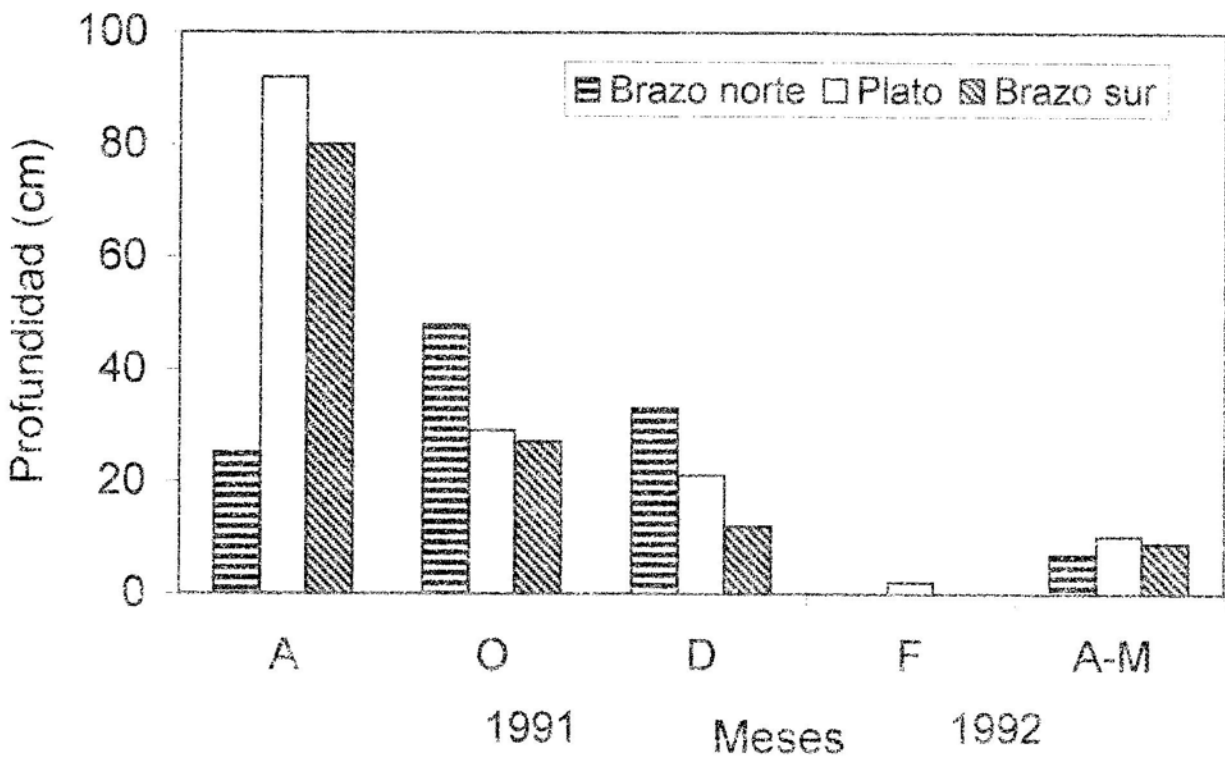


Figura 2. Variaciones estacionales de la profundidad del agua (cm) para cada sitio en los humedales herbáceos dominados por *Montrichardia arborescens*.

saturado. En abril-mayo de 1992, la profundidad empieza de nuevo aumentar (Fig. 2).

Otras características de los pantanos dominados por *M. arborescens* se incluyen en la primera parte sobre la contribución a la ecología de esta especie (Gordon 2001).

Estimación de la biomasa y producción anual.

En principio el mejor método para determinar la biomasa y producción primaria en plantas herbáceas acuáticas y terrestres es el de las cosechas (Milner y Hughes 1968; Junk y Piedade 1993). Sin embargo, en el caso de *M. arborescens* esto no fue posible, debido a los problemas que involucra el muestreo de esta especie, ya que tiene tallos gruesos (perímetro de 11-49 cm), que alcanzan hasta 10 m de alto (Gordon 1998), por lo cual la cosecha de los individuos se hace poco práctico, y al mismo tiempo implicaría la destrucción de la población.

En razón de lo anterior, la biomasa se estimó a partir de métodos indirectos (Hopkinson y col. 1980; Bradbury y Grace 1983), que incluyó corte de 13 individuos escogidos 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.

Simultáneamente se colectaron 15 infrutescencias maduras, a las cuales se les separó la fracción del total de semillas. Posteriormente, la fracción de semillas y los restos de la infrutescencia se secaron a 60°C hasta peso constante, lo cual permitiría estimar la proporción de la biomasa desviada hacia la producción de infrutescencias, y consecuentemente de semillas.

A través de un análisis de regresión lineal, donde se incluyó como variable independiente la altura (cm) x área del tronco (cm²) de cada individuo, y como variable dependiente el peso seco total, se puede estimar a un nivel de confianza del 95%, el peso seco total de los individuos a través de la ecuación de regresión lineal: $Y=760.34+0.0035x$ (al-

tura x área del tronco), $R=0.92$, R^2 (coeficiente de determinación)=0.84. R^2 -ajustado=0.83 ($P < 0.0001$).

La biomasa foliar y total aérea (g/m²) se calculó sobre la base del número de individuos/m² y el peso de foliar y total de los individuos. La altura, perímetro de los troncos a 1.5 m de alto, y número de individuos adultos por sitio y mes de muestreo se determinó de acuerdo a la metodología descrita por Gordon (2001) en la primera parte sobre la contribución a la ecología de *M. arborescens*.

La producción anual de materia seca en pie se puede determinar por diferentes métodos, entre ellos, el de la suma de incrementos positivos de la biomasa viva (Milner y Hughes 1968), el de la suma de los cambios positivos de la biomasa muerta y viva que hayan tenido lugar simultáneamente (Jackson y col. 1986), los cuales requieren de cosechas sucesivas, y el de la media de dos máximos de biomasa en pie para dos años sucesivos (Linthurst y Reimold 1978). En aquellos casos en los cuales no se tiene información sobre la biomasa muerta, la producción primaria anual, principalmente en poblaciones de plantas acuáticas, se puede estimar a partir de las diferencias entre la biomasa máxima y la mínima determinada a lo largo de un período determinado (Bradbury y Grace 1983); pero, este método se ha reconocido que subestima la producción, ya que se presume que no hay pérdidas por pastoreo y por mortalidad antes que se haya alcanzado la máxima biomasa (Finlayson, 1991). No obstante, será el utilizado en el caso de *M. arborescens*, dada las dificultades prácticas para cosechar periódicamente la materia muerta y viva.

Estadística

Se realizó un análisis de varianza de una vía con un nivel de confianza del 95%, donde las variables independientes fueron sitios y meses, y las dependientes biomasa total y de hojas, peso de los individuos, altura y densidad de individuos adultos; para éstos cálculos se utilizaron los datos correspondientes a 45 parcelas (3 parcelas por sitio -3 sitios, y por muestreo - 5 muestreos). Para determinar si hay algún efecto de la densidad de sobre el peso de los individuos, se calcularon coeficientes de correlación de Spearman (rs) y se realizaron

análisis de regresión lineal entre estas variables. Para los cálculos se utilizó el paquete *Statistica* ver 6.0.

RESULTADOS Y DISCUSION

Peso por individuo. La media del peso total individuo fue relativamente similar para el Brazo Sur y El Plato, pero menor en el Brazo Norte (Fig. 3a), donde los valores difieren significativamente ($F_{2,42} = 5.06$; $P < 0.05$). Sin embargo, la media del peso total individuo, no difiere estadísticamente entre los meses de muestreos ($F_{14,3} = 1.24$; $P < 0.301$). La media de la densidad de individuos decreció en el orden Brazo Norte > Plato > Brazo Sur (Fig. 3b), la cual difiere entre sitios ($F_{2,42} = 6.76$, $P < 0.05$).

Respecto a la relación entre la densidad y el peso de los individuos, resultó lo siguiente: en el brazo norte, la media de densidad de individuos varió 3.8-13.2, y se observa que por encima de 8 individuos/m² el peso de los individuos disminuye donde el coeficiente de correlación fue negativo y ligeramente significativo ($r_s = -0.497$, $P < 0.07$); en El Plato la densidad media varió entre 4 y 10 individuos m², la cual al aumentar hasta 8 individuos m², el peso de los individuos es más o menos independiente de la densidad, donde el $r_s = -0.1657$, no significativo ($P < 0.22$); en el Brazo Sur, la densidad media varió entre 1.8-8 individuos/m², la cual al incrementar el peso de los individuos aumenta, con un coeficiente de Spearman $r_s = 0.824$ ($P < 0.001$), y una ecuación de regresión lineal $Y(\text{peso}) = 804.75 + 129.79x$ densidad, $R = 0.81$, $R^2 = 0.66$, $P < 0.001$ (Fig. 4).

En general para todos los datos, por encima de 8 individuos/m² (16% de los datos) hubo una correlación negativa y significativa entre la densidad y el peso de los individuos ($r_s = -0.82$, $P < 0.03$), con una ecuación de regresión lineal $Y(\text{peso}) = 1818.26 - 69.46x$ densidad, $R = 0.88$; $R^2 = 0.78$; $P < 0.008$; $R^2 = 0.78$; $P < 0.008$; entre la densidad media 5.5 y 8 individuos/m², en la cual estuvieron ubicados la mayoría de los datos (51%), no hubo una correlación significativa con el peso de los individuos ($r_s = -0.28$, $P < 0.20$); por el contrario por debajo de 5.5 individuos/m² (33% de los datos)

hubo una correlación positiva y significativa ($r_s = 0.80$; $P < 0.001$) entre la abundancia y el peso de los individuos con una función lineal $Y = 636.63 + 173.39x$ densidad, $R = 0.84$; $R^2 = 0.70$ ($P < 0.001$).

Las plantas superiores generalmente responden al estrés de la densidad mediante respuestas plásticas, casi siempre alterando el riesgo de mortalidad, mediante las variaciones en la tasa de nacimiento y mortalidad de sus partes (hojas, ramas, flores, frutos, etc.). Muchos de los estudios de los efectos de la densidad se han realizado en el laboratorio o en situaciones controladas para plantas genéticamente distintas, principalmente en especies arbóreas y anuales (White 1980). Harper (1977) y White (1980) citan varios ejemplos donde se muestra que al aumentar la densidad, la producción total de materia orgánica seca al principio aumenta, pero luego se mantiene constante. Sin embargo, al comparar la densidad con el peso medio de los individuos, este último decrece al aumentar la densidad (Harper 1997); en algunos casos, al principio el peso medio/planta se mantiene constante, pero luego disminuye. A medida que incrementa la densidad, las poblaciones están compuestas por individuos más delgados y débiles (autoadelgazamiento), el crecimiento puede declinar, numerosas plantas mueren, y las que permanecen vivas pueden tener escaso tiempo para explotar los recursos que dejan las que murieron. En pocos casos se han reportado efectos positivos de la densidad sobre el peso medio de los individuos (Harper 1977).

En general se han hecho pocos trabajos sobre el efecto de la densidad en especies perennes rizomatosas, y en las cuales se ha señalado que la regulación de la población puede ocurrir durante los primeros estadios de desarrollo de los tallos (White 1980). En especies rizomatosas, la expansión de un genet incluye varias fases: 1. una pionera de propagación vegetativa; 2. una o más de construcción que trae como consecuencia incrementos en la densidad de la población; 3. una madura en la cual se alcanza la máxima densidad, 4. y finalmente una degenerativa (Abrahamson 1980).

En el caso de *M. arborescens*, los efectos de la densidad sobre el peso de los individuos dependen del sitio. Gordon (1996) en base a la presencia de trepadoras, arboles y hierbas perennes,

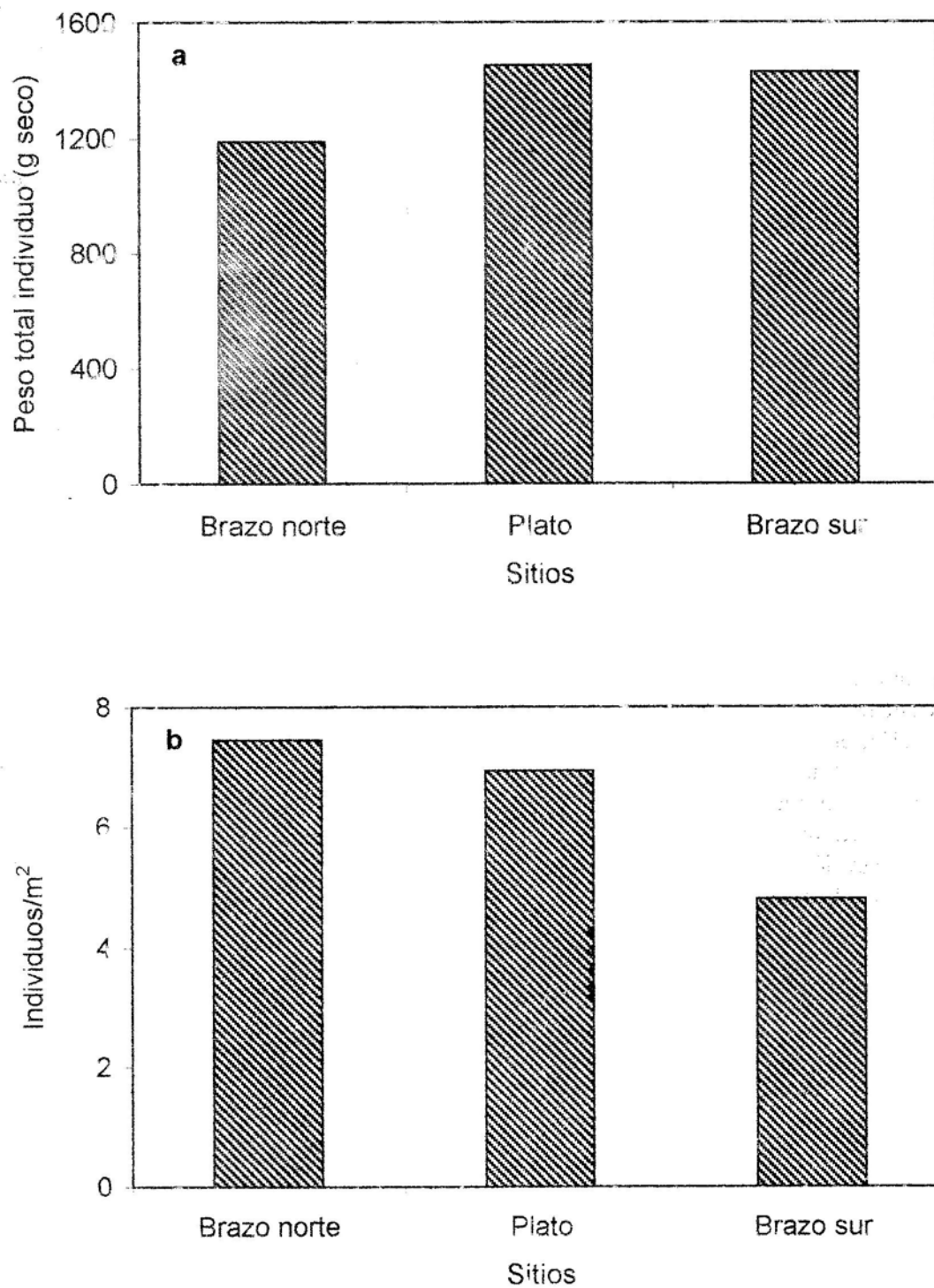


Figura 3. Media del peso seco total (g) por individuo (a), y densidad (individuos/m²) (b) de *Montrichardia arborescens* en cada sitio.

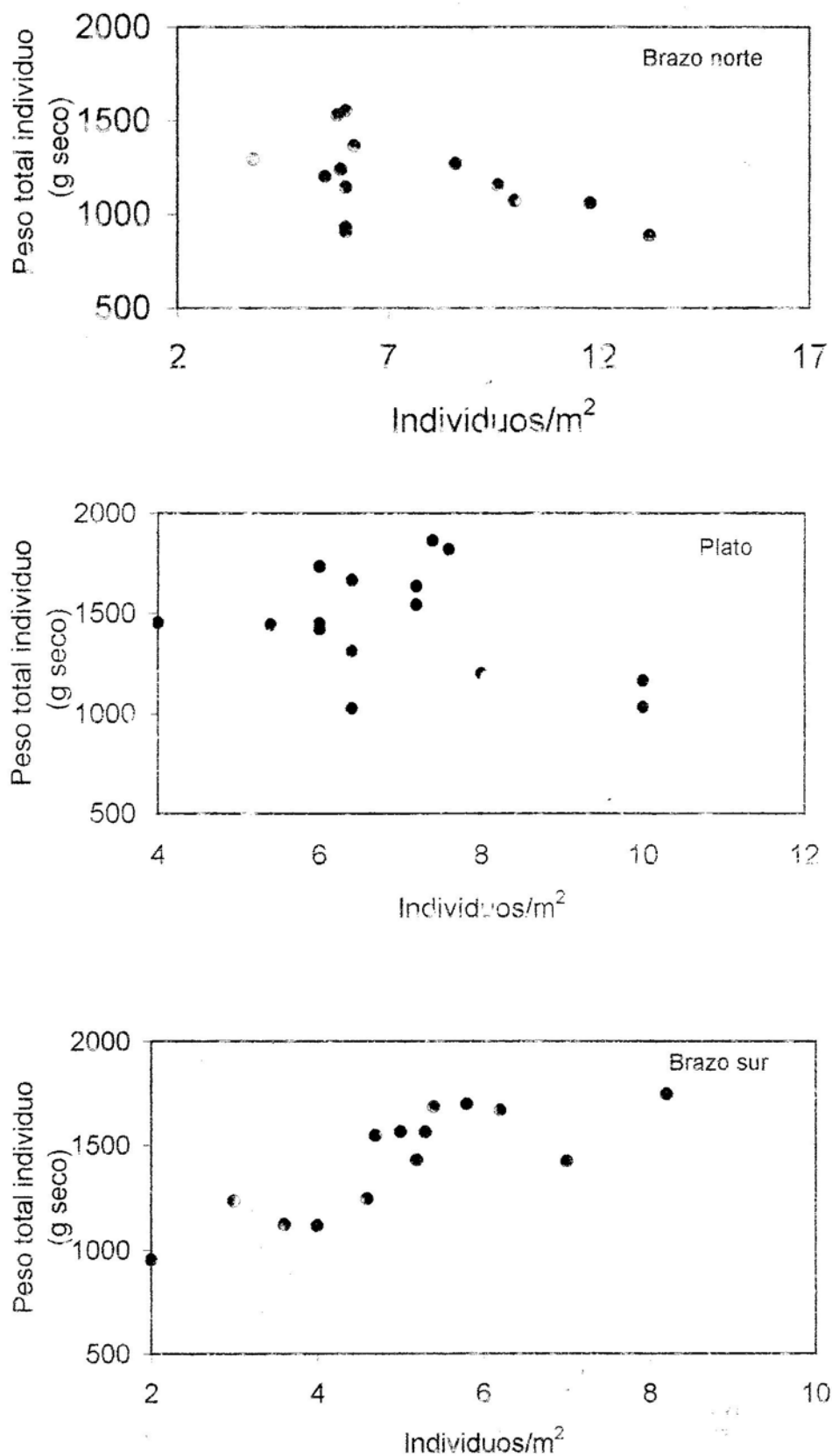


Figura 4. Relación entre la densidad (individuos/m²) y el peso seco total (g) por individuo para cada uno de los sitios de muestreo.

señaló que en el proceso de sucesión de los humedales herbáceos de Laguna Grande, aparentemente las comunidades dominadas por *M. arborescens* situadas en el Brazo Norte son más viejas que las de El Plato y éstas a su vez que las del Brazo Sur.

En el Brazo Sur, las comunidades de *M. arborescens* son más abiertas, y los efectos positivos de la densidad pueden atribuirse a que la población está en su fase de propagación (Abrahamson 1980), es decir aparentemente hay un proceso de facilitación, quizás determinado por el ambiente. En hábitats abiertos, con suministro adecuado de nutrientes y de luz, puede esperarse que las especies desarrollen numerosos módulos, especialmente si son capaces de monopolizar los recursos disponibles (White 1980) y pueden responder positivamente a la disponibilidad del espacio. Asimismo, en lugares donde la densidad es baja, como es en el Brazo Sur (Fig. 3b), y es posible la expansión clonal, la reproducción vegetativa es más ventajosa, la cual facilita la dispersión local y ocupación del sitio por el genet. Respecto a los otros sitios, en el Brazo Sur la densidad media de semillas fue la menor (23-68 semillas/m², media 36 ± 22 semillas/m²).

La población en El Plato puede considerarse que está en una fase de construcción (Abrahamson 1980), en el cual el peso de los individuos es más o menos independiente de la densidad, donde del autoadelgazamiento por efecto de la densidad o interferencia mutua de tallos genéticamente similares, puede evitarse a través de la inhibición del desarrollo de las yemas laterales (White 1980); en este sitio, la densidad media de semillas fue intermedia (23-76 semillas/m², media 41 ± 25 semillas/m²).

Las comunidades dominadas por *M. arborescens* situadas en el Brazo Norte, en donde se determinaron las abundancias más altas, y mayormente hubo un efecto negativo de la densidad sobre el peso de los individuos, en donde el peso de los individuos fue menor (Fig. 3a), podría considerarse que la población está en una fase madura a degenerativa (Abrahamson 1980), y en las cuales potencialmente puede ocurrir la invasión de otras especies más competitivas, o la reinvasión del mismo o de otro genet; en este sitio hubo mayor

proporción de especies arbóreas respecto al Plato y Brazo Sur (Gordon 1996). Cuando la densidad de la población es alta, la producción de semillas podría ser más favorable, lo cual permite colonizar nuevos y quizás más favorables ambientes (Abrahamson 1980). La densidad media de semillas en el Brazo Norte fue la mayor (29-152 semillas/m², media 79 ± 56 semillas/m²).

Si un individuo de *M. arborescens* pesa, incluyendo la infrutescencia, un promedio de 1541g seco, y el peso de la infrutescencia 184.14 g seco (Tabla 1), lo cual en términos de porcentajes representó un 11.95%. La relación del peso foliar (32±10.53g seco) respecto al total del individuo sin infrutescencia y con infrutescencia fue de 2.36%, y 2.08%, respectivamente.

Tabla 1. Media y desviación estándar del peso de la infrutescencia, total semillas, hojas y total por individuo de *Montrichardia arborescens*.

	Media (DS)
Peso fresco total de la infrutescencia (g)	715.72 (411.86)
Peso seco total de la infrutescencia (g)	184.14 (58.25)
Peso fresco total semillas (g)	324.20 (161.58)
Peso seco total semillas (g)	136.88 (78.36)
Peso seco total hojas (g)	32.01 (10.53)
Peso seco total individuo (g)	1541.51 (267.66)

Sin embargo, dado que el peso total de los individuos varió estadísticamente entre sitios, se calculó la biomasa de infrutescencias sobre la base de la densidad de individuos en infrutescencia por el peso promedio de la infrutescencia, de lo cual resultó: 135.80 ± 101.40 g seco/m² para el Brazo Norte, que difiere de la de El Plato (70.82 ± 71.03 g seco/m²; P < 0.05) y la del Brazo Sur (62.32 ± 54.68 g seco/m²; P < 0.03). Sobre estos datos, y considerando el esfuerzo reproductivo como la relación entre la biomasa en infrutescencias y la biomasa vegetativa (Klinkhamer y col. 1992; Hara y col. 1993; Ågren y Willson 1994), resultó que la población en el Brazo Norte invierte más en infrutescencias, dado que el porcentaje fue mayor (1.60%), y relativamente similar para El Plato (0.71%) y Brazo Sur (0.86%); es decir el esfuerzo en reproducción varía entre sitios, probablemente como resultado de las diferencias en la disponibili-

dad de recursos (Ågren y Willson 1994). Sin embargo, la proporción de biomasa desviada hacia estructuras reproductivas depende de la edad y tamaño de los individuos y del tiempo (Kawano y Miyake 1983; Begon y Col. 1990).

Generalmente, en especies herbáceas perennes rizomatosas, el porcentaje en reproducción es pequeño (<15%), relativamente tienen semillas grandes, e individuos de gran tamaño (Begon y col. 1990), lo cual coincidiría con lo encontrado para *M. arborescens*, dado que la proporción en biomasa reproductiva fue bastante baja (<5%), con semillas relativamente grandes (1.66 ± 0.46 g seco) e individuos altos (4.65 ± 1.01 m) y con tallos gruesos.

Biomasa foliar y total.

El peso foliar por individuo fue de 32.01 g seco (Tabla 1). Estimando la biomasa foliar por sitios sobre la base del número de individuos/m², resultó que en general, la media de la biomasa foliar fue de 205.08 ± 73 g seco/m². Peña y col. (2000) estimaron que la tasa de descomposición de las hojas de *M. arborescens* fue 0.0083 día⁻¹, por lo cual a partir de la biomasa foliar, teóricamente anualmente se acumulan 96% de materia seca foliar. Esta tendencia hacia la acumulación de materia orgánica puede explicar la presencia de sustratos altamente orgánicos, con espesor de hasta 1 m en algunos sitios de Laguna Grande, más específicamente en El Plato (Gordon, 1996). Sin embargo, la tasa de descomposición reportada por Peña y col. (2000) corresponde a condiciones de laboratorio, donde el ambiente es muy distinto a lo que ocurre naturalmente. La tasa de descomposición en ambientes naturales, depende entre otros factores de la profundidad del agua y de sus variaciones estacionales (períodos secos o no), temperatura, nutrientes.

Comparando entre sitios, resultó que la media de la biomasa foliar fue relativamente similar en el Brazo Norte y El Plato; mientras que en el Brazo Sur fue la más baja (Fig. 5a); estos valores difieren estadísticamente entre sí ($F_{2,42} = 6.76$, $P < 0.05$). Respecto al tiempo y sitios (Fig. 5b), la media de la biomasa foliar varía significativamente ($F_{14,30} = 2.72$, $P < 0.05$), donde de acuerdo al test de comparación de medias no hubo diferencias entre sitios

para los meses agosto y abril-mayo; en el Brazo Norte, la biomasa foliar fue mayor en febrero y difiere de la de agosto y de la de abril-mayo, y también de la biomasa de El Plato en agosto, diciembre, febrero y abril-mayo; asimismo fue distinta a la del Brazo Sur para todos los meses.

En general, la biomasa total aérea de *M. arborescens*, para todos los sitios durante el período de muestreo fue de 8591 ± 2831 g seco/m². Comparando entre sitios, la media de la biomasa total fue mayor en El Plato, intermedia en el Brazo Norte y menor en el Brazo Sur (Fig. 6a), los cuales resultaron estadísticamente diferentes ($F_{2,42} = 3.54$, $P < 0.05$). Las diferencias en la biomasa total y foliar entre sitios pueden deberse entre otras razones a la disponibilidad de macro y micronutrientes. A pesar de que la biomasa total y foliar en el Brazo Sur fueron las más bajas (Fig. 5a y Fig. 6a), sin embargo en términos de porcentajes la biomasa foliar respecto al total, resultó relativamente similar en los tres sitios, con valores de 2.81% para el brazo norte, 2.24% para El Plato, y 2.11% para el Brazo Sur.

Las plantas acuáticas y de humedales herbáceos se consideran altamente productivas, con valores de biomasa equiparables a los reportados a los del bosque tropical lluvioso (Westlake 1963; Whittaker, 1978). Los valores medios de biomasa total en pie de *M. arborescens*, general (8591 ± 2831 g seco/m²) y por sitio (4805 ± 1243 g seco/m² para Brazo Norte; 5905 ± 1394 g seco/m² para El Plato; 1866 ± 1243 g seco/m² para Brazo Sur, Fig. 6a, b), fueron mayores a los reportados para *Cyperus papyrus* (2050 g seco/m²), *Cyperus latifolia* (2170 g seco/m²) y *Typha dominguensis* (1350 g seco/m²) creciendo en un pantano herbáceo tropical (Kenya - Africa) (Jones 1988) y los de *Paspalum fasciculatum* (5700 g seco/m²) en una várzea de Brasil (Junk y Piedade 1994).

La biomasa total de *M. arborescens* (Fig. 6b), no difiere entre los meses de muestreo y sitios ($F_{14,30} = 1.00$; $P < 0.45$), lo cual es el resultado de la variabilidad dentro de cada sitio. Así para el mes de agosto, la biomasa total en el Brazo Norte varió entre 4805-5653 g seco/m², en El Plato entre 5905-7693 g seco/m² y en el Brazo Sur de 1866 a 4278 g seco/m². No obstante, el test de compara-

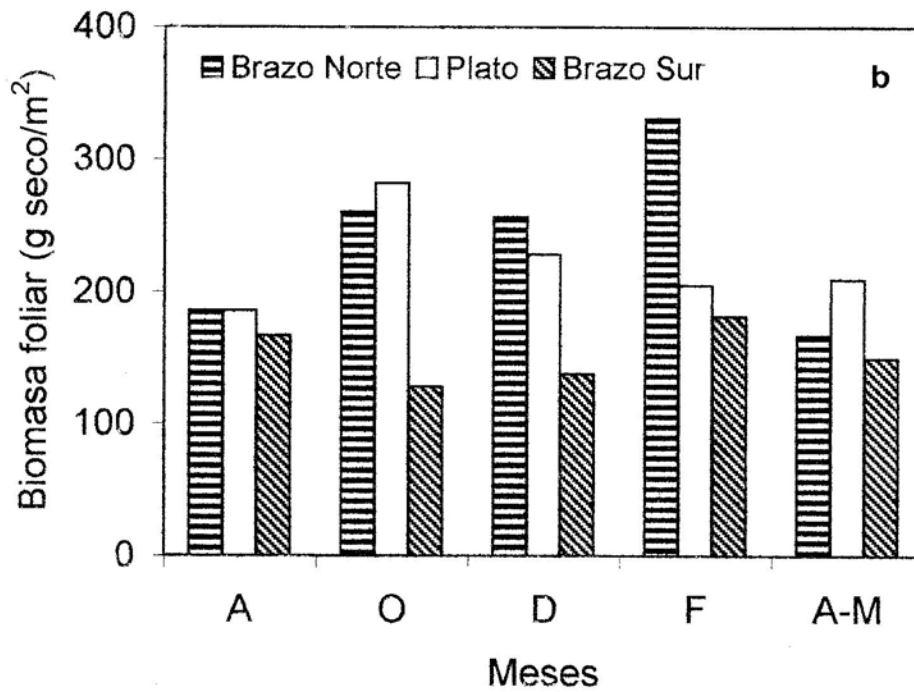
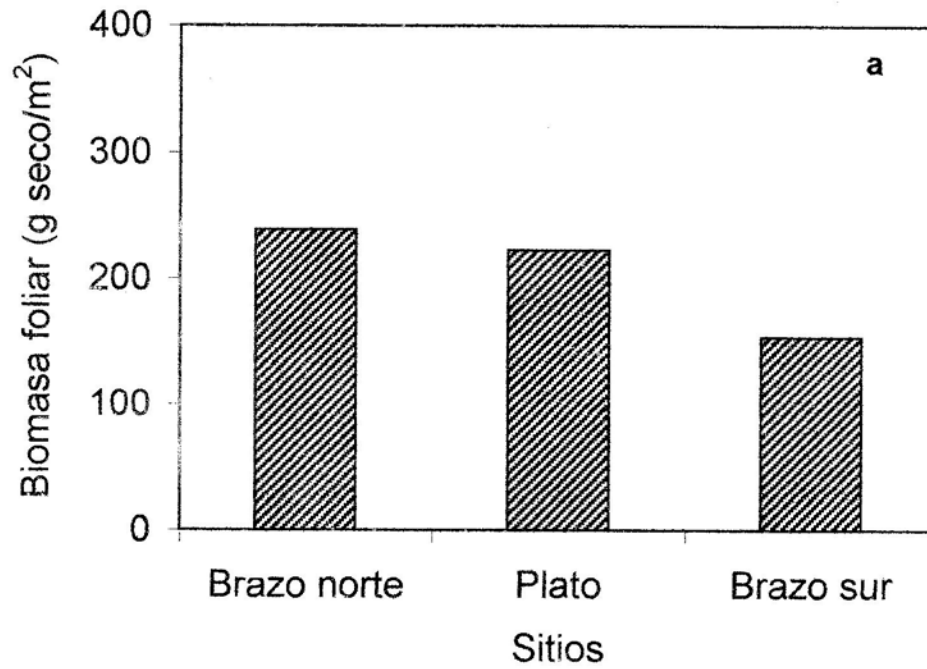


Figura 5. Media de la biomasa foliar (g seco/m²) de *Montrichardia arborescens* en cada sitio (a), y durante los meses de muestreo (b): A agosto, O octubre y D diciembre (1991), F febrero y A-M abril-mayo (1992).

ción de medias dio que la biomasa en El Plato para los meses de octubre y diciembre difiere significativamente de la del Brazo Norte en agosto ($P < 0.05$); asimismo difiere de la del Brazo Sur durante los meses octubre, diciembre, y febrero; en tanto que la biomasa de El Plato en diciembre y abril-mayo difiere de la del Brazo Sur en abril-mayo y diciembre; la del Brazo Norte en abril-mayo difiere de la de El Plato en octubre y diciembre.

Las pocas variaciones estacionales en la biomasa total de *M. arborescens* quizás se debe a que esta especie al producir comunidades cerradas y de alturas de hasta 10m, podría considerarse que se comporta como árbol; de allí que es factible suponer que en vez de variaciones estacionales, más bien se esperaría encontrar diferencias entre sitios, como resultado de las características de cada sitio, tales como composición química y humedad del suelo. Asimismo, quizás el mejor método para determinar la dinámica del crecimiento y la biomasa esta especie, hubiese sido medir cambios en el perímetro de los troncos.

Producción anual.

Se han hecho varias revisiones sobre la producción primaria neta de especies acuáticas o de humedales (Westlake, 1963, 1982; Bradbury y Grace 1983; Kaul 1985), pero gran parte de la información no es comparable con los datos obtenidos aquí, ya que casi siempre son plantas herbáceas que no alcanzan la altura y diámetro de los tallos de *M. arborescens*. Asimismo, en la mayoría de los casos los datos de biomasa, productividad y producción anual no son comparables, debido a que dependen de la especie estudiada y del método empleado (Finlayson 1991).

De manera general, las plantas emergentes son más productivas que las sumergidas; sin embargo, no siempre la producción de materia seca en especies de plantas emergentes en ambientes tropicales y subtropicales es mayor que en los de la zona templada (Westlake, 1963, 1982; Kaul 1985), en los cuales con adecuado suministro de nutrientes se equiparan a los tropicales; asimismo, la producción primaria en plantas emergentes en humedales her-

báceos puede ser más alta que la de sistemas cultivados (6000 g seco/m²/año) (Mitsch y Gosselink 2000). La elevada producción de materia orgánica de los humedales herbáceos en el mundo se atribuye al alto suministro de nutrientes, principalmente en aquellos en los cuales hay cambios estacionales en la profundidad del agua, y al bajo estrés hídrico durante gran parte del año (Bradbury y Grace 1983; Mitsch y Gosselink 2000).

La producción anual de materia seca en pie de *M. arborescens* estimado por la diferencia entre la biomasa máxima y mínima a lo largo del período considerado, varió entre 4073 g seco/m²/año para el Brazo Norte, 2716 g seco/m²/año para El Plato y 3400 g seco/m²/año para el Brazo Sur. Estos valores resultaron menores a los reportados para *Cyperus papyrus* situado en el trópico africano, y los de cuales estuvieron en el orden 8.400-10.600 g/m²/año (Kaul, 1985); asimismo, fueron menores a los de *Echinochloa polystachya* en una várzea, (Brasil) que alcanza hasta de 10000 g/m²/año, y la cual se considera una de las especies más productivas del mundo (Junk y Piedade 1993). No obstante, los valores de producción anual de *M. arborescens* resultaron mayores a los reportados para otras especies de plantas emergentes, ya sea estén situadas zonas tropicales o templadas (Gordon y Velásquez, 1989; Kaul, 1985; Unni y col. 1990; Finlayson, 1991).

Los pantanos dominados por *M. arborescens* cubren casi el 80% de los humedales herbáceos de Laguna Grande (Gordon 1996), por lo cual sobre la base de los datos de biomasa y producción anual, estos pueden ser descritos como altamente productivos, quizás debido al efecto de las aguas ricas en nutrientes del cuerpo de agua adyacente (Gordon 1996), y donde esta especie debería considerarse de gran importancia en los ciclos biogeoquímicos de estos ecosistemas. Sin embargo, la producción anual podría estar subestimada, debido a que no se determinó la biomasa subterránea, la materia muerta, y el consumo por herbívoros durante el período de estudio. De acuerdo a observaciones de campo, la caída de hojas ocurre a través de todo el año; así mismo, aproximadamente en un 20% de las hojas se observó evidencias de herbivoría y ataque de patógenos.

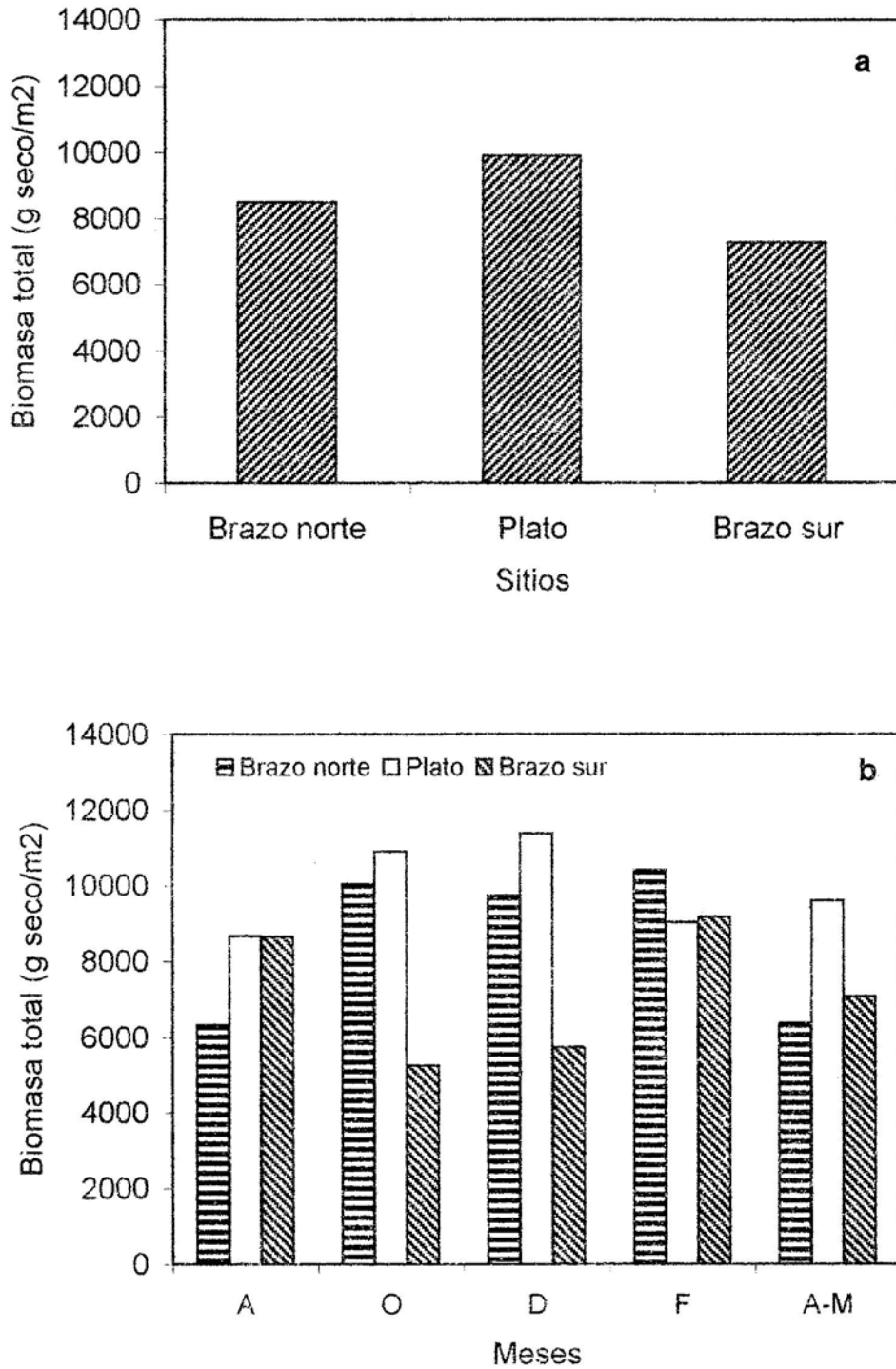


Figura 6. Media de la biomasa total en pie (g seco/m²) de *Montrichardia arborescens* en cada sitio (a), y durante los meses de muestreo (b): A agosto, O octubre y D diciembre (1991), F febrero y A-M abril-mayo (1992).

Por otra parte, se ha considerado que el régimen de inundación, incluyendo la profundidad y sus variaciones estacionales, influyen en el crecimiento y la producción de materia orgánica de las especies de plantas que componen a los humedales (Bradbury y Grace 1983; Mitsch 1991; Mitsch y Gosselink 2000), en lo cuales la producción es mayor en ambientes estacionalmente inundados, que en aquellos que están permanentemente secos o inundados (Junk y Piedade 1993). Así, en *Eleocharis interstincta* la biomasa máxima y producción anual fue mayor en sitios que se secan estacionalmente en comparación a los permanentemente inundados (Gordon y Velásquez, 1989). En *Taxodium distichum* (árbol), la producción de materia seca fue superior en ambientes periódicamente inundados en comparación a los sitios donde el agua permanece estancada (Mitsch 1991). En *Hymenachne acutigluma* y *Oryza meridionales* la mayor biomasa apareció al final de la estación húmeda cuando la profundidad ha descendido (Finlayson 1991). Similarmente, *Paspalum fasciculatum* alcanzó máximos de biomasa durante el lapso de aguas bajas (Junk y Piedade 1993).

Los resultados encontrados aquí, coinciden con lo antes planteado ya que la producción anual decreció en el orden Brazo Norte > Brazo Sur > Plato. El Plato, respecto a los otros sitios, quizás es donde el ambiente es más severo, debido a la saturación o inundación del suelo casi permanente durante el período de estudio (Fig. 2), trayendo como consecuencia deficiencias en la concentración de oxígeno disuelto, presencia de formas reducidas del carbono, nitrógeno, y de otras sustancias tóxicas (Mitsch y Gosselink 2000).

Relación Producción anual/biomasa máxima (P/B).

La productividad de un sitio puede ser examinada utilizando el cociente Producción/Biomasa, el cual es una medida del porcentaje de crecimiento por año, o eficiencia de producción de materia seca (Mitsch 1991). El P/B puede ser diferente entre sitios y años, debido entre otras razones a diferencias en la estación de crecimiento, emergencia y mortalidad de los tallos (Westlake 1982).

En el caso de *M. arborescens*, la relación producción anual/biomasa máxima (P/B_{max}) fue de 0.39 para el Brazo Norte, 0.37 para el Brazo Sur y 0.24 para El Plato. Gordon y Velásquez (1989) encontraron en *Eleocharis interstincta* variaciones en la P/B entre sitios, resultando mayores en aquellos lugares donde el suelo estaba permanentemente inundado, lo cual favorecía la acumulación de materia orgánica. La P/B menor en El Plato indica que los procesos de recambio de materia orgánica son menores, al mismo tiempo permite explicar los altos porcentajes de materia orgánica en el suelo (69%) en comparación con el Brazo Norte (58%) y Brazo Sur (48%) (Gordon 1998); es decir que en El Plato predominan los procesos de acumulación sobre los de producción.

Por otra parte, Westlake (1982) reportó para la zona templada, que las especies de plantas perennes, con períodos de crecimiento bien definidos, con poblaciones, y valores altos de biomasa estables, tienen una P/B baja; así, *Typha latifolia* y *T. angustifolia*, tenían una P/B menor que uno. Por el contrario especies con altas tasas de recambio tenían una P/B mayor. En el trópico, especies de plantas con biomasa aparentemente constante, pueden tener recambio elevado y una P/B alta; mientras que otras, como *T. domingensis* en África, explotan el clima estable acumulando una gran biomasa viva en tallos con larga vida, pero tienden a tener una P/B baja.

En *M. arborescens*, el cociente P/B_{max} fue bajo (<1). La biomasa total aérea resultó elevada y significativamente poco variable a lo largo del período de estudio, la cual gran parte se acumula en los tallos. En promedio la biomasa de tallos, los cuales quizás tienen larga vida, representó entre el 83 y 90% de la biomasa total.

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

- ÁGREN, J. Y WILLSON M. F.
1994. Cost of seed production in the perennial herbs *Geranium maculatum* and *G. sylvaticum*: an experimental field study. *Oikos* 70: 35-42.
- BEGON, M., HARPER, J. L., Y TOWNSEND, C. R.
1990. *Ecology*. Blackwell Sc. Pub, Boston. 995pp.
- COOK, C. D. K.
1990. *Aquatic Plant Book*. SPB Academic Publishing, The Hague. 228pp.
- BRADBURY, I. K. Y GRACE, J.
1983. *Primary production in wetlands*. En Gore, A. J. P. (ed), Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor. Elsevier. Amsterdam. 285-310pp.
- FINLAYSON, C. M.
1991. Production and major nutrient composition of three grass species on the Magela floodplain, Northern Territory, Australia. *Aquat. Bot.*, 41: 263-280.
- 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.
2001. Contribución a la ecología de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). I. Demografía. *Acta Biol. Venez.*, 20(4): 51-64.
- GORDON, E. Y VELASQUEZ, J.
1989. Variaciones estacionales de la biomasa de *Eleocharis interstincta* (Vahl.) R & S. (Cyperaceae) en la laguna El Burro (Guárico, Venezuela). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 22: 201-212.
- HARA, T., VAN DER TOORN, J. Y MOOK, J. H.
1993. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *J. Ecol.*, 81: 47-60.
- HOPKINSON, C. S., GOSSELINK, J. G. Y PARRONDO, R. T.
1980. Production of coastal Louisiana marsh plants calculated from phenometric techniques. *J. Ecol.*, 61: 1091-1098.
- JACKSON, D., LONG, S. P. Y MASON, C. F.
1986. Net primary production, decomposition and export of *Spartina anglica* on suffolk salt-marsh. *J. Ecol.*, 74: 647-662.
- JONES, M. B.
1988. Photosynthetic responses of C3 and C4 wetland species in a tropical swamp. *J. Ecol.*, 76: 253-262.
- JUNK, W. J. Y PIEDADE, M. T. F.
1993. Biomass and primary-production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hidrobiologia*, 263: 155-162.
- KLINKHAMER, P. G. L., MEELIS, E., DE JONG, T. J. Y WEINER, J.
1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecol.*, 6: 308-316.
- KAUL, V.
1985. Primary productivity of inland aquatic ecosystems under varying climate.- A review. *Trop. Ecol.*, 26: 164-178.
- KAWANO, S. Y MIYAKE, S.
1983. The productive and reproductive biology of flowering plants. X. Reproductive energy allocation and propagule output of five congeners of the genus *Setaria* (Gramineae). *Oecologia*, (Berlin) 57: 6-13.
- LINTHURST, R. A. Y REIMOLD, R. J.
1978. An evaluation of methods for estimating the net aerial primary productivity of estuarine angiosperms. *J. Applied Ecol.*, 15: 919-931.
- MILNER, C. Y HUGHES, R.
1968. *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. IBP Handbook no. 6. Blackwell Sc. Publ. Oxford and Edinburgh. 67pp.
- MISTCH, W. J.
1991. Estimating primary productivity of forested wetland communities in different hydrologic landscapes. *Landscape Ecology*, 5: 75-92.
- MISTCH, W. J. Y GOSSELINK.
2000. *Wetlands*. 3era Ed. Wiley & Sons. New York. 920pp.
- PEÑA, C., GORDON, E. Y RAMIREZ, A.
2000. Descomposición de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). En Péfaur, J. E. (ed.), *Ecología Latinoamericana*. Actas III Congreso Latinoame. Ecol. Mérida. 153-161pp.
- UNNI, K. S., NAAUGARAIYA, M. N., GEROGGE, M. P., KHARE, S. K Y PHILIP, S.
1990. Growth and productivity of *Typha angustata* inhabiting a thermally graded reservoir. *Tropical Ecol.*, 31: 56-63.
- VELASQUEZ, J.
1994. *Plantas Acuáticas de Vasculares de Venezuela*. Colección Estudios, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 992 p.
- WESTLAKE, D. F.
1963. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.*, 3: 385-425.
- WESTLAKE, D. F.
1982. The primary productivity of water plants. In Symoens, J. J., Hooper, A. Y Compere, P. (Eds.), *Studies on Aquatic Vascular Plants*. Royal Bot. Soc. of Belgium, Brussels. 165-180pp.