

Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela)

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

Recibido 18-III-1999. Corregido 1-X-1999. Aceptado 14-X-1999.

Abstract: Vegetation and seed banks association with seasonal water depth variations were studied in a herbaceous wetland of a tropical lake in Monagas, Venezuela. The sampling was done in 10x10 m² quadrates located at random in two zones of the lagoon. In each sampling four quadrates per zone were analyzed for relative species density, species richness, life forms and water depth. Soil samples were taken simultaneously for size and composition of the seed banks (seedling emergence method). Soil pH was five. The organic total fraction of the soil varied between 38% and 52%, and the conductivity between 114 and 182 µmhos/cm. 50 species were recorded: 46% perennial herbs, 22% vines, 12% suffrutescents and 10% hydrophytes. The highest species richness was recorded during periods of rain and rain-dry transition. *Hymenachne amplexicaulis*, *Leersia hexandra*, *Sacciolepis striata* and *Polygonum acuminatum* were among the most important species numerically. The total density of seed bank varied between 5689 and 13936 seedlings/m². In the seed bank there were 58 species: 43% perennial herbs, 22% suffrutescents, 12% vines 9% annual herbs and 9%, hydrophytes. The highest species richness in the seed bank was during periods of dry and dry-rain transition. *Cyperus odoratus*, *Eleocharis interstincta*, *Ludwigia hyssopifolia*, *L. lithospermifolia* and *Polygonum acuminatum* had the highest densities. The potential flora of these wetlands included 76 species, but only 33 (43%) were common to the seed bank and the vegetation.

Key words: Vegetation, seed bank, wetlands, lagoons, tropical, Venezuela.

En humedales de agua dulce, el régimen hídrico, incluyendo la profundidad y fluctuaciones de la lámina de agua, se considera el factor ecológico más importante que controla (algunas veces en patrones complejos a corto y a largo plazo), los cambios en la distribución y composición de especies, productividad y dinámica de nutrientes de las comunidades de plantas (Gerritsen y Greening 1989, Finlayson *et al.* 1990). Las variaciones de la lámina de agua en el tiempo influyen en la composición de especies de las comunidades (Gerritsen y Greening 1989), a través de procesos ecológicos tales como: germinación y patrones de re-

clutamiento desde el banco de semillas (van der Valk y Davis 1978, Welling *et al.* 1988), crecimiento y productividad de especies (Gordon y Velásquez 1989).

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). De allí que el conocimiento de las relaciones entre las semillas almacenadas en el suelo, la vegetación y el ambiente es importante

para predecir los cambios que se operan en la vegetación (Baldwin *et al.* 1996), y consecuentemente en la vegetación potencial de los humedales (Poiani y Johnson 1989).

En numerosas comunidades de plantas se ha reconocido la importancia del banco de semillas en la regeneración y mantenimiento de la vegetación (Fenner 1985, Leck 1989, Thompson 1992), y específicamente en ambientes lacustrinos (Keddy y Reznicek 1982, Grelsson y Nilsson 1991), pantanos de agua dulce semipermanentes (Poiani y Johnson 1989); ecosistemas de agua dulce, donde el sustrato queda expuesto durante cierto tiempo en forma natural, o producido por actividades humanas como práctica de manejo (van der Valk y Davis 1978, 1979, Smith y Kadlec 1983). En una amplia variedad de plantas de humedales se ha encontrado que la inundación decrece la germinación desde el banco de semillas (van der Valk y Davis 1978, Gallinato y van der Valk 1986, Schneider y Sharitz 1986, Finlayson 1990, Baldwin *et al.* 1996).

En humedales tropicales los estudios sobre la vegetación, y especialmente sobre el banco de semillas son escasos (Leck 1989), de allí que la riqueza y tamaño de la reserva de semillas en el suelo son poco conocidas. En este trabajo se describe, y se analizan los efectos de las variaciones estacionales en la profundidad de la lámina sobre la composición florística y fisionómica de la vegetación y del banco de semillas de humedales herbáceos situados en una laguna tropical (Venezuela). Asimismo, se establecen las relaciones con la vegetación, a objeto de determinar si el banco de semillas es importante en la estructura y composición de la vegetación actual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio: Laguna Grande, está situada aproximadamente a 18km de la ciudad de Maturín (Estado Monagas, Venezuela), y a 9°45' LN y 63°2' 30" LO. Laguna Grande es un embalse natural originado por la interconexión fluvial de dos canales naturales, ubicados

al este 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.

El área presenta una precipitación total anual de 1456 mm, y una temperatura media anual de 26°C. El clima muestra una marcada biestacionalidad, con una temporada lluviosa que se extiende desde el mes de abril hasta mediados de enero, con máximos de precipitación durante los meses junio, julio y agosto. La temporada de sequía es relativamente corta, desde finales de enero hasta mediados de abril (Gordon 1996).

La vegetación de la zona fue descrita por Gordon (1998a). Los humedales herbáceos ubicados en las márgenes de la laguna se pueden diferenciar en dos tipos, uno compuesto principalmente por especies de las familias Cyperaceae y Poaceae, y otro dominado por *Montrichardia arboreascens* (L.) Schott (Araceae).

Muestreo: en este estudio sólo se trabajaron con los humedales dominados por las familias Cyperaceae y Poaceae, los cuales forman franjas cuyos anchos varían entre 19 y 40m; en su parte superior pueden limitar con el bosque siempre verde estacionalmente inundado o con sabanas que no se inundan; en su parte inferior bordean con comunidades de flotantes libres, dominadas por *Eichhornia crassipes* y *Pistia stratiotes* (Gordon 1996).

Para cubrir los períodos de lluvia y sequía, se hicieron cinco muestreos según el siguiente esquema: tres en 1991 durante los períodos sequía-lluvia (abril-mayo), lluvia (agosto), y lluvia-sequía (octubre); dos en 1992 correspondientes a sequía (febrero), y sequía-lluvia (abril-mayo). Los muestreos se llevaron a cabo en dos zona de la laguna: Brazo Norte o Juanico (J), y Brazo Sur o Manteco (M). A lo largo de las orillas de los sitios antes señalados, se ubicaron al azar cuadratas de 10x10m², para un total de ocho cuadratas por muestreo y por sitio. En cada cuadrata se ubicaron al azar cinco parcelas de 1-m² para determinar la composición florística de la vegetación, en las cuales se

contó el número de individuos por especie. Paralelamente se medía la profundidad de la lámina de agua con una regla metálica graduada de 2-m.

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

En el laboratorio, las muestras de sustrato se mezclaron con el fin de homogeneizarlas, y se secaron al aire en oscuridad por dos 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 dos 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 dos y tres partes iguales, respectivamente.

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

A intervalos de cinco días, se contaron las especies que germinaron, y el sustrato se mezclaba. Una vez que las especies habían sido contadas e identificadas eran removidas del recipiente. En el caso de aquellas especies que no fue posible su identificación como plántulas se colocaban en potes, y se les siguió el crecimiento hasta su identificación. El conteo e identificación de las especies permitió determi-

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

Para tratar de completar la información obtenida mediante el método de emergencia de las plántulas, se utilizó la técnica de separación física de las semillas, mediante la cual las muestras de suelo se mantuvieron durante 48 horas en una solución 0.05 N de pirofosfato de sodio, con el objeto de dispersar los agregados. Posteriormente se tamizaron con diferentes tamaños de apertura de malla (2-mm , 1-mm , 0.5-mm y 0.125-mm) y se lavaron para eliminar sedimentos. Sin embargo, debido a los altos niveles de materia orgánica, tanto gruesa como fina, que permanecían después del lavado, fue casi que imposible contar e identificar las semillas pequeñas ($0.5\text{mm} < \text{tamaños} > 0.125\text{mm}$), las cuales casi siempre son las más abundantes en el banco de semillas.

El pH y la conductividad se registraron en la fracción $<2\text{mm}$, en una mezcla de suelo y agua en una relación 1:10, para lo cual previamente las muestras se secaron al aire, se homogeneizaron, y se pasaron por un tamiz de apertura de malla de 2mm . La materia orgánica se determinó por combustión a temperatura de 500°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 material de herbario. Las especies de la familia Poaceae fueron enviadas al especialista. Duplicados de muestras botánicas se depositaron en el Herbario Nacional y en el Herbario de Referencia del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas de la Universidad Central de Venezuela.

Se realizaron análisis de varianza de una vía, donde las variables dependientes fueron densidad de semillas en el banco (plántulas/ m^2), número de especies/muestra e índice

de diversidad de Shannon - Wiener; los sitios y el tiempo (meses) se escogieron como variables independientes. Sin embargo debido a que los datos no presentaron una distribución normal, se calculó la prueba no paramétrica de Kruskal - Wallis (H). Mediante el Coeficiente de Correlación por Rangos de Sperman (rs) con un nivel de significancia de 0.05, se hicieron comparaciones de la composición florística del banco de semillas entre sitios, así como también con la vegetación. Para el análisis de datos se usó el paquete estadístico Statgraphics Ver. 4.0

RESULTADOS

Profundidad de la lámina de agua y características del sustrato: a lo largo de Brazo Sur o Manteco, la profundidad promedio de la lámina de agua aumentó significativamente durante el mes de agosto, con un máximo de 71cm, a partir del cual empieza a descender, alcanzando en octubre un valor de 41cm; mientras que en el Brazo Norte o Juanico la profundidad en agosto fue de 36cm, alcanzando un máximo de 41cm en octubre. En ambos sitios, los mínimos (0 cm) se midieron durante los períodos de sequía (febrero) y sequía - lluvia (abril-mayo); sin embargo en el lapso abril-mayo el suelo se mantiene saturado.

En ambos sitios el pH fue de cinco. La conductividad media del sustrato en Juanico fue de 114 μ mhos/cm, y en Manteco 182 μ mhos/cm. La fracción orgánica total del sustrato (porcentaje de la materia orgánica respecto al peso total de la muestra) fue mayor en Manteco (52 %) que en Juanico (38 %).

Riqueza y composición de la vegetación: en la vegetación se registraron en total 50 especies (44 en Juanico y 35 en Manteco) distribuidas en 28 familias, de las cuales 20 tenían una especie. Del total de especies, 25 fueron monocotiledóneas, dominadas por las familias Cyperaceae y Poaceae. Del total de especies, 20 fueron dicotiledóneas, donde sólo las Onagraceae tenían tres especies. En las pteridofitas (helechos) se registraron cuatro especies. Estos humedales están dominados por hierbas perennes, seguidas de trepadoras y sufrútices e hidrófitos. En los árboles y hierbas anuales se encontraron dos especies, respectivamente (Cuadro 1). De acuerdo a los sitios, las hierbas perennes y trepadoras fueron más frecuentes en los humedales situados en Juanico. Temporalmente, en ambos sitios las hierbas perennes y los hidrófitos resultaron más abundantes en el período de inundación. En Juanico, los sufrútices y trepadoras igualmente fueron más abundantes en agosto y octubre; mientras que en Manteco no mostraron marcadas diferencias a lo largo del período de estudio (Cuadro 2).

CUADRO 1

Especies de acuerdo a la forma de vida y familia, y densidad relativa (%) de las especies en la vegetación y en el banco de semillas en cada uno de los sitios de muestreo.
Species according to life form and family, and relative density (%) of the species in the vegetation and seed bank for each sampling site

Forma de vida/Especies	Familia	Vegetación		Banco de semillas	
		Juanico	Manteco	Juanico	Manteco
Árboles					
<i>Annona</i> sp.	Anonaceae			<1	
<i>Cecropia peltata</i> L.	Moraceae			<1	
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	Boraginaceae			<1	
<i>Hecatomastemum guazumaefolius</i> (H. B. K.) Sleumer	Flacurtiaceae	<1	3		

(Continúa...)

(Continuación)

Forma de vida/Especies	Familia	Vegetación		Banco de semillas	
		Juanico	Manteco	Juanico	Manteco
<i>Mauritia flexuosa</i> L.	Arecaceae	<1			
Arbustos					
<i>Cordia globosa</i> H. B. K.	Boraginaceae		<1		
Hierbas perennes					
<i>Echinochloa polystachya</i> (H. B. K.) Hitch.	Poaceae	4	5		
Helecho	Pteridophyta	4	<1		
<i>Reimanochloa acuta</i> (Flge.) Hitch.	Poaceae	<1	<1		
<i>Heliconia psitacorum</i> L. F.	Heliconiaceae	<1			
<i>Osmunda cinnamomea</i> L.	Osmundaceae		13		
<i>Panicum</i> sp.	Poaceae	<1			
<i>Acroceras zizanioides</i> H. B. K.	Poaceae	2	4	<1	<1
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl.) R. & S.	Cyperaceae	<1	5	26	14
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> Rudge.	Poaceae	2	5	<1	<1
<i>Leersia hexandra</i> Swartz.	Poaceae	6	10	6	4
<i>Sacciolepis striata</i> (L.) Nass.	Poaceae	18	7	8	22
<i>Panicum elephantipes</i> Nees.	Poaceae	1	<1	1	
<i>Scleria microcarpa</i> Nees.	Cyperaceae	5	1	1	1
<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott.	Araceae	8	4	<1	
<i>Panicum pilosum</i> Swartz.	Poaceae	<1	<1	<1	
<i>Thalia geniculata</i> L.	Maranthaceae	3	1	<1	
<i>Panicum laxum</i> Swartz.	Poaceae	<1	<1		<1
<i>Cyperus odoratus</i> L.	Cyperaceae	<1		12	5
<i>Ceratopteris pteridiodes</i> (Hook.) Hieron	Parkeriaceae	<1		<1	
<i>Digitaria ciliaris</i> Stent.	Poaceae		<1	<1	<1
<i>Eragrostis acutiflora</i> (H. B. K.) Ness.	Poaceae		1		<1
<i>Rynchospora holoschoenoides</i> (L. C. R.) Herter	Cyperaceae	<1			1
<i>Scleria bracteata</i> Car.	Cyperaceae	<1		<1	<1
<i>Fimbristylis miliaceae</i> (L.) Vahl.	Cyperaceae			<1	<1
<i>Axonopus</i> sp.	Poaceae			<1	<1
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Poaceae			3	<1
<i>Cyperus flavicomus</i> Michx.	Cyperaceae			<1	1
<i>Cyperus haspan</i> L.	Cyperaceae			<1	
<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	Cyperaceae			<1	
<i>Ichnantus pallens</i> (Swartz.) Muhro.	Poaceae			<1	
<i>Rynchospora robusta</i> (Kunth.) Boeckel.	Cyperaceae			<1	
Hierbas anuales					
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G. Don.) Excell.	Onagraceae	1	1	9	18
<i>Oldenlandia lancifolia</i> (Schum.) D. C.	Rubiaceae	1		<1	2
<i>Heliotropium indicum</i> L.	Boraginaceae			<1	<1
<i>Phyllanthus diffusus</i> KL.	Euphorbiaceae			<1	<1
<i>Cyperus guanipensis</i> P.	Cyperaceae			<1	<1
Sufrútices					
<i>Hyptis microphylla</i> Pohl. ex Benth.	Lamiaceae	<1			
<i>Ludwigia lithospermifolia</i> (Mich.) Hara.	Onagraceae	<1	1	10	3
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven.	Onagraceae	<1	1	3	9
<i>Polygonum acuminatum</i> H. B. K.	Polygonaceae	11	15	7	6
<i>Malvaviscus</i> sp.	Malvaceae	7	<1	<1	
<i>Solanum hirtum</i> Vahl.	Solanaceae		<1	<1	<1
<i>Aeschynomene filosa</i> Mart. ex Benth.	Papilionaceae				<1
<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.	Papilionaceae			<1	

(Continúa...)

(Continuación)

Forma de vida/Especies	Familia	Vegetación		Banco de semillas	
		Juanico	Manteco	Juanico	Manteco
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Hydrophyllaceae				2
<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) Hara.	Onagraceae			<1	<1
<i>Sida</i> sp.	Malvaceae			2	<1
<i>Ludwigia decurrens</i> Walt.	Onagraceae			<1	
<i>Melanthera aspera</i> (Jacq.) Rendle.	Asteraceae			<1	
<i>Mimosa pigra</i> L.	Mimosaceae			<1	
Trepadoras					
<i>Acacia paniculata</i> Wild.	Caesalpiaceae	<1			
<i>Machaerium venezuelense</i> P.	Papilionaceae	<1			
<i>Mikania micrantha</i> H. B. K.	Asteraceae	<1			
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Rubiaceae	1			
<i>Asclepia</i> sp.	Asclepiadaceae	<1	1		
<i>Cucumis anguria</i> L.	Cucurbitaceae		<1		
<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	Asclepiadaceae	<1	<1	<1	<1
<i>Mikania cordifolia</i> (L.) Wild.	Asteraceae	<1	<1	5	6
<i>Cuphea melvilla</i> Lind.	Lithraceae	3	1	<1	<1
<i>Passiflora pulchella</i> H. B. K.	Passifloraceae	1	<1	<1	<1
<i>Vitis caribaea</i> L.	Vitaceae	2	<1	<1	<1
<i>Mikania guaco</i> H. & B.	Asteraceae			<1	<1
<i>Philodendrum pedatum</i> (Hook.) Kunth	Araceae			<1	
Hidrófitos					
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Salviniaceae	<1	<1		
<i>Sagittaria guyanensis</i> H. B. K.	Alismataceae	<1			
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms.	Pontederiaceae	7	2	<1	<1
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Araceae	9	15	<1	<1
<i>Lemna minor</i> L.	Lemnaceae	1			1
<i>Mayaca fluviatilis</i> Aubl.	Mayacaceae			<1	<1
<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.	Eriocaulaceae				<1
Total especies	76	44	35	51	40

CUADRO 2

Número de especies en la vegetación respecto a las formas de vida a lo largo del período de muestreo en cada sitio.
Number of species in the vegetation respect to life forms along the sampling period for each site

Formas de vida	A-M ¹	Juanico				Manteco				
		1991 A ²	O ³	1992 F ⁴	A-M ¹	1991 A-M ¹	1991 A ²	O ³	1992 Fe ⁴	1992 A-M ¹
Arboles	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1
Arbustos	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Hierbas Perennes	2	13	10	11	8	5	13	9	4	8
Hierbas Anuales	0	2	1	0	0	1	0	1	1	0
Sufrútices	1	5	5	2	3	3	2	3	2	1
Trepadoras	3	6	6	2	2	3	2	3	3	5
Hidrófitos	0	5	2	2	0	1	1	3	0	1
Total especies	6	31	19	19	15	13	18	19	11	16

¹Abril-Mayo, ²Agosto, ³Octubre, ⁴Febrero.

Entre las hierbas perennes las especies más frecuentes fueron: *Acroceras zizanoides*, *Eleocharis interstincta*, *Leersia hexandra*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Sacciolepis striata*, *Scleria microcarpa* e individuos jóvenes de *Montrichardia arborescens*; entre los sufrutícos y trepadoras, respectivamente, *Polygonum acuminatum* y *Vitis caribaea* fueron las más importantes. *Pistia stratiotes* y *Eichhornia*

crassipes (hidrófitos), fueron abundantes durante los meses agosto y octubre. El helecho *Osmunda cinnamomea* solo se registró en Manteco (Cuadro 1). La densidad relativa de las especies varió con el ciclo de inundación y dependiendo del sitio; así en Juanico, la densidad relativa menor de *P. acuminatum* fue octubre, mientras que en Manteco fue en febrero (Cuadro 3).

CUADRO 3

Densidad relativa (%) de las especies más frecuentes en la vegetación a lo largo del período de muestreo en cada sitio

Relative density (%) of the most frequent species in the vegetation along the sampling period for each site

Especies	Juanico						Manteco				
	1991		O ³	1992		1991			1992		
	A-M ¹	A ²		F ⁴	A-M ¹	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ¹	
<i>Acroceras zizanoides</i>	0	0	3	3	4	0	0	12	0	7	
<i>Marsdenia rubrofusca</i>	0	<1	<1	0	2	2	<1	1	<1	2	
<i>Eichhornia crassipes</i>	0	19	15	3	0	0	0	12	0	0	
<i>Eleocharis interstincta</i>	0	0	1	0	1	6	1	0	16	<1	
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	2	3	0	1	6	17	1	7	0	<1	
<i>Leersia hexandra</i>	0	5	0	20	3	0	0	2	30	18	
<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	0	6	0	0	0	1	0	3	1	0	
<i>Ludwigia lithospermifolia</i>	0	1	0	0	0	1	0	3	0	0	
<i>Ludwigia octovalvis</i>	0	<1	0	0	0	7	0	0	<1	0	
<i>Mikania cordifolia</i>	0	2	0	0	0	1	0	2	0	<1	
<i>Montrichardia arborescens</i>	0	4	17	4	17	8	13	1	0	2	
<i>Osmunda cinnamomea</i>	0	0	0	0	0	10	13	9	0	26	
<i>Pistia stratiotes</i>	0	6	17	5	15	18	25	23	0	7	
<i>Polygonum acuminatum</i>	20	6	1	11	18	20	20	12	9	14	
<i>Sacciolepis striata</i>	66	14	5	3	3	0	9	4	14	7	
<i>Scleria microcarpa</i>	0	2	2	9	10	0	4	2	0	1	
<i>Vitis caribaea</i>	6	0	6	1	0	1	0	1	0	<1	

¹Abril-Mayo, ²Agosto, ³Octubre, ⁴Febrero.

En la vegetación, la media del número de especies/parcela no difiere significativamente ni en el tiempo ($H_{4,35} = 1.28$, NS, $p < 0.05$), ni entre sitios ($H_{1,38} = 2.46$, NS, $p < 0.05$); sin embargo, la riqueza total fue mayor en Juanico (Cuadro 1). En ambos sitios, la riqueza total dio mayor en la temporada de inundación y menor en los períodos de sequía y sequía lluvia (Cuadro 2).

De las 50 especies registradas, 30 (60 %) fueron comunes a ambos sitios. De acuerdo al

coeficiente de correlación (r_s) estos humedales entre sitios presentaron una similitud promedio en la composición florística de 0.62 (Cuadro 7).

Tamaño del banco de semillas: en los humedales estudiados se estimó una densidad media de 8239 plántulas/m² (Cuadro 4). Los valores mayores se determinaron en los humedales situados en Manteco, pero debido a la gran variabilidad de los datos, la densidad media no difiere significativamente entre sitios

($H_{1;38}=1.69$, NS, $p < 0.05$). Aunque la densidad media dio mayor en el período de sequía (febrero), difiere poco en el tiempo ($H_{4;35}= 8.87$;

$p < 0.10$). En cuanto a los sitios y el tiempo, la densidad total dio mayor en el período de sequía (Cuadro 6).

CUADRO 4

Valores medios (SD) de la riqueza de especies, índice de diversidad de especies y densidad de semillas en el banco respecto a los sitios de muestreo y tiempo.
Value means (SD) of the species richness, diversity index of species, and seed density in the seed bank respect sampling sites and time

	Riqueza de especies	Índice de diversidad	Densidad media (Plántulas/m ²)
Media General	13±4	0,79±0.16	8239±5244
Sitios			
Humedales en Juanico	13±3	0,82±0.17	7026±5266
Humedales en Manteco	14±4	0,77±0.12	9123±5063
Tiempo			
Abril-Mayo (1991)	15±2	0,79±0.11	8365±3218
Agosto (1991)	12±2	0,78±0.14	5943±4344
Octubre (1991)	12±3	0,76±0.20	6678±7352
Febrero (1992)	15±3	0,77±0.12	12456±4561
Abril-Mayo (1992)	17±6	0,87±0.18	7138±4432

Riqueza y composición de especies del banco de semillas: en el banco de semillas de los humedales estudiados en total se registraron 58 especies (51 en Juanico y 40 en Manteco) distribuidas en 24 familias, de las cuales 17 tenían una especie. Del total de especies, 30 fueron monocotiledóneas, donde las Poaceae y Cyperaceae tuvieron el mayor número de especies. 27 especies pertenecieron a las dicotiledóneas, donde las Onagraceae presentaron el mayor número de especies. En el grupo de las peridofitas se registró una especie (Cuadro 1).

Respecto a las formas de vida, las hierbas perennes resultaron dominantes, seguidas de los sufrutices y trepadoras. En los árboles se registraron dos especies; en las hidrófitas, y hierbas anuales estuvieron presentes con cinco especies, respectivamente. Con la excepción de los hidrófitos y hierbas anuales, las hierbas perennes, árboles, sufrutices y trepadoras fueron más abundantes en Juanico (Cuadro 1). Temporalmente, las hierbas perennes fueron más abundantes en el período de sequía y sequía-lluvia. Los otros grupos no presentaron marcadas diferencias a lo largo del ciclo de inundación (Cuadro 5).

En el banco de semillas la riqueza de especies por muestra y el índice de diversidad no difieren significativamente entre sitios, respectivamente ($H_{1; 38}= 2.91$; NS, $p < 0.05$; $H_{1; 38}= 1.45$; NS; $p < 0.05$). La riqueza media e índice de diversidad resultaron mayores en el período sequía-lluvia (Cuadro 4), pero estos valores, respectivamente, no difieren estadísticamente ($H_{4;35}= 8.01$; NS, $p < 0.05$; $H_{4;35}=3.02$; NS, $p < 0.05$). La riqueza total resultó superior en Juanico (51 especies, Cuadro 1), la cual de acuerdo al ciclo estacional de la precipitación fue mayor en el período sequía-lluvia (abril- mayo 1992); en Manteco la riqueza total, igualmente tiende a ser mayor en sequía-lluvia, y menor en el período de inundación (agosto, octubre) (Cuadro 5).

Las especies con mayor abundancia en el banco de semillas fueron: *Cyperus odoratus*, *Eleocharis interstincta*, *Leersia hexandra*, *Ludwigia hyssopifolia*, *Ludwigia lithospermifolia*, *Ludwigia octovalvis*, *Mikania cordifolia*, *Polygonum acuminatum*, *Sacciolepis striata*, que constituyeron casi el 80 % de la densidad del banco de semillas. Estas especies posiblemente determinen la dinámica del banco de semillas,

las cuales mostraron cambios en la abundancia de semillas dependiendo del ciclo estacional de inundación, y del sitio dentro de la laguna (Cuadro 6).

Del total de especies (58) registradas en el banco de semillas, 33 (57 %) resultaron comu-

nes a ambos sitios. De acuerdo la coeficiente de correlación (rs) la similitud en la composición promedio de especies del banco de semillas fue 0.69 (Cuadro 7).

CUADRO 5

Número de especies en el banco de semillas respecto a las formas de vida a lo largo del período de muestreo en cada sitio (Species number of species in the seed bank respect the life forms along the sampling period in each site).

Formas de vida	Juanico					Manteco				
	1991			1992		1991			1992	
	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ¹	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ¹
Arboles	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Hierbas Perennes	12	10	9	13	16	10	6	9	11	10
Hierbas Anuales	2	4	4	2	3	1	5	3	3	3
Sufrútices	6	5	5	5	7	5	4	5	4	6
Trepadoras	3	3	2	3	2	4	1	1	4	2
Hidrófitos	3	1	2	3	2	2	1	2	2	1
Total Especies	25	23	22	26	33	20	17	20	24	25

¹Abril-Mayo, ²Agosto, ³Octubre, ⁴Febrero.

CUADRO 6

Media de la densidad de semillas (Plántulas/m²) de las especies más importantes en el banco de semillas y frecuentes en la vegetación a lo largo del período de muestreo y sitio

Mean of the seed density (Seedlings/m²) of the most important species in the seed bank and vegetation along the sampling period and site

Especies	Juanico					Manteco				
	1991			1992		1991			1992	
	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ¹	A-M ¹	A ²	O ³	F ⁴	A-M ¹
<i>Acroceras zizanooides</i>	0	0	0	34	26	0	0	8	9	0
<i>Cyperus odoratus</i>	1019	183	2871	212	407	305	162	1036	395	89
<i>Eichhornia crassipes</i>	68	0	0	52	25	0	0	0	15	0
<i>Eleocharis interstincta</i>	2911	387	1738	3599	1816	2606	552	509	1814	930
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0	148	7	0	0	9	0	76	32	38
<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>Pistia stratiotes</i>	0	0	13	68	0	17	0	34	83	26
<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
<i>Scleria microcarpa</i>	246	0	0	238	153	59	0	0	45	446
<i>Vitis caribaea</i>	0	0	0	8	0	0	0	0	32	0
Total semillas	8293	5689	6576	10568	8714	8166	6192	6915	13963	9415

¹Abril-Mayo, ²Agosto, ³Octubre, ⁴Febrero.

CUADRO 7

Coefficientes de correlación (r_s) entre la composición florística de la vegetación y del banco de semillas en cada sitio.
Correlation coefficients (r_s) between the floristic composition of vegetation and seed bank for each site

Vegetación	Vegetación		Banco de semillas	
	Juanico	Manteco	Juanico	Manteco
Juanico	1	0.62 ¹	0.01 ³	0.40 ²
Manteco		1	0.21 ³	0.17 ³
Banco de semillas				
Juanico			1	0.69 ¹
Manteco				1

Significativo ¹p < 0.001; ²p < 0.10; ³No significativo.

Comparación entre la vegetación y el banco de semillas: la vegetación potencial de los humedales estudiados está constituida por 76 especies, de las cuales 50 aparecieron en la vegetación y 58 en el banco de semillas. Respecto a los grupos ecológicos, en el banco fueron más abundantes los sufrútices y hierbas anuales. En la vegetación fueron más abundantes las trepadoras (Cuadros 1). De las 31 especies de hierbas perennes, 18 especies estuvieron presentes en la vegetación y en el banco de semillas. Entre las trepadoras, del total (13 especies) cinco especies fueron comunes; del total de sufrútices (14) cinco especies resultaron comunes. En cuanto a los hidrófitos, del total (siete especies) dos aparecieron en la vegetación y en el banco. De todas las hierbas anuales (cinco especies) dos fueron comunes. Entre los árboles no hubo especies comunes.

Tanto en el banco de semillas como en la vegetación la riqueza total fue mayor en Juanico (Cuadro 1). Temporalmente la riqueza total en la vegetación fue mayor en el período de inundación (Cuadro 2), mientras que en banco de semillas resultó mayor en período de transición sequía-lluvia (Cuadro 4).

Las especies frecuentes en la vegetación como: *Acroceras zizanoides*, *Scleria microcarpa*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Cuphea melvilla.*, *Vitis caribaea*, *Eichhornia crassipes* y *Pistia stratiotes* (Cuadro 1), tuvieron densidades bajas o no se registraron en el banco de semillas (Cuadro 4). *Montrichardia arborescens*

frecuente en la vegetación sólo se registró una vez en el banco de semillas y con densidades muy bajas (17semillas/m²), apareciendo en Juanico durante la temporada de lluvias. *Mikania cordifolia*, *Ludwigia hyssopifolia*, *Ludwigia octovalvis*, abundantes en el banco de semillas pero no en la vegetación; tendencias similares mostraron *Cyperus odoratus*, *Eleocharis interstincta*, *L. lithospermifolia*. *Leersia hexandra*, *Polygonum acuminatum* y *Sacciolepis striata*, resultaron abundantes tanto en el banco de semillas como en la vegetación fueron.

De las 76 especies, sólo 33 (43 %) fueron comunes al banco y a la vegetación. De acuerdo al coeficiente de correlación (r_s), la relación, aunque no significativa, de la composición promedio total del banco de semillas con la vegetación dio 0.26, variando entre 0.01 y 0.40. Los valores mayores se presentaron entre el banco situado en Manteco y la vegetación en Juanico (0.40). Los valores menores se determinaron entre la vegetación y el banco situado en Juanico (0.01). La relación entre el banco situado en Manteco y la vegetación del Manteco fue 0.17. El banco en Juanico y la vegetación del Manteco mostró una relación de 0.21 (Cuadro 7).

DISCUSIÓN

Riqueza y composición de la vegetación: la composición fisionómica y florística de los humedales estudiados mostró variación

espacial y temporal; al mismo tiempo se caracterizaron por la baja proporción de plantas emergentes anuales (Cuadros 1 y 2), lo cual coincide con lo reportado en Venezuela para humedales herbáceos ribereños (Velásquez y Gordon, 1986), y lacustrinos dominados por *Montrichardia arborescens* (Gordon 1998a), así como también con otras zonas tropicales (Kalliola *et al.* 1991) y subtropicales (Mereles *et al.* 1992) de Sur América.

Autores como Wallsten y Forsgren 1989, Wilcox y Meeker 1991, Klosowski 1992, Tabacchi 1995, Gordon 1998a, en diferentes tipos de humedales situados en ambientes tropicales y templados, han reportado que la riqueza de especies disminuye durante el período de inundación. En este trabajo, la mayor riqueza total se registró en la temporada lluviosa (agosto, octubre), lo cual posiblemente se relaciona con la dinámica de crecimiento de las plantas. Durante el período de sequía-lluvia, al haber reclutamiento desde el banco de semillas de especies anuales (Ej. *L. hyssopifolia*) e iniciarse la expansión vegetativa de las especies perennes (Ej. *P. acuminatum*, *S. striata*, *E. interstincta*), para cuando lleguen las lluvias tendrán tamaño suficiente para alcanzar y mantener la superficie foliar por encima de la lámina de agua (Gordon y Velásquez 1989); numerosas especies, principalmente gramíneas, pueden flotar durante el período de aguas profundas (Wood y Tanner 1990; Middleton *et al.* 1991); esto trae como consecuencia incrementos en la riqueza y diversidad. Probablemente durante el período de inundación, las profundidades no son tan elevadas (máximo 41-71cm) como para restringir el crecimiento de las plantas.

En las plantas emergentes el período de establecimiento requiere una fase de aguas bajas (sequía-lluvia) antes que las plantas jóvenes puedan tolerar mayor profundidad de la lámina de agua (Gopal 1986). La respuesta de estas plantas cuando aumenta el nivel del agua, es el desplazamiento rápido hacia la superficie, a través del cambio en la orientación de las hojas desde horizontales a verticales, y del crecimiento clonal (van der Sman *et al.* 1993), lo cual permite a muchas especies ajustar su cre-

cimiento (Gordon y Velásquez, 1989). La mayor tolerancia a la inundación puede ser el resultado de la máxima eficiencia en la utilización de asimilados y/o en tasas de fermentación alcohólica relativamente elevadas y/o emplear compuestos metabólicos para contrabalancear los efectos tóxicos de la anoxia (van der Sman *et al.* 1993).

Durante el lapso de sequía, gran parte de las plantas herbáceas mueren y se descomponen en el sitio. En ese período, muchas de las especies pueden permanecer en forma de semillas o en estado vegetativo, como en el caso de las especies rizomatosas, las cuales presentan mortalidad de sus tejidos aéreos (Mereles *et al.* 1992). De allí que sólo sobrevivirán aquellas especies tolerantes a la sequía, tal como *P. acuminatum*, *C. odoratus*, *S. microcarpa*, *E. interstincta*, que producen propágulos vegetativos y semillas (Velásquez 1994), por lo cual disminuye la riqueza y diversidad. Condiciones ambientales extremas, como inundación o sequías prolongadas, pueden reducir las densidades de las poblaciones, incrementándose las probabilidades de extinción de las especies raras y/o de las intolerantes a estas condiciones, con el consiguiente descenso en la riqueza de especies.

Tamaño del banco de semillas: En los sitios seleccionados, abundantes especies emergieron de los suelos; sin embargo, hubo elevadas varianzas en los valores de densidad de semillas dentro y entre sitios, posiblemente debido a la heterogeneidad espacial y temporal en la distribución de las semillas en el suelo, de las condiciones fisiológicas y diferencias en la edad de las semillas (Fenner 1985, Bidwood y Inouge 1988), y que probablemente 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.

La validez de las comparaciones en los estudios sobre bancos de semillas en muchos casos resulta cuestionable, debido a diferencias en el diseño muestral, colecciones y tratamientos de las muestras, remoción de plántulas y duración del experimento (Ball y Miller 1989, Gross 1990, Benoit *et al.* 1992; Brown, 1992).

Sin embargo, al comparar la media y el intervalo de valores de densidad de semillas obtenidos (Cuadros 2 y 4), respectivamente, 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: 1 100-3 100 plántulas/m² reportados por Middleton *et al.* (1991) en humedales dominados por *Paspalum distichum* en la India; 2000-7000 plántulas/m² obtenidos por van der Valk y Davis (1978) en humedales herbáceos situados en Norte América, y 5 000-8 000 plántulas/m² reportado por Finlayson *et al.* (1990) en pantanos herbáceos inundables al Norte de Australia.

Varios autores (Valk y Davis 1978, Keddy y Reznicek 1982, Smith y Kadlec 1983, Leck y Simpson 1987, Poiani y Johnson 1989; Finlayson *et al.* 1990, Baldwin *et al.* 1996) ha reportado que en substratos húmedos o con una lámina de agua de poca profundidad contienen más semillas que aquellos inundados. Los resultados encontrados aquí coinciden con esta tendencia, ya que las densidades de semillas resultaron mayores en los períodos de sequía y sequía-lluvia. Es de hacer notar que debido a los altos porcentajes de materia orgánica, los suelos en ambas zonas se mantienen húmedos o saturados durante la temporada de sequía y sequía-lluvia.

Las mayores densidades de semillas en las temporadas de sequía y sequía-lluvia, quizás se deben al mayor aporte a través de la lluvia de semillas. Una mayoría de las plantas de estos humedales producen semillas continuamente (Gordon, observaciones); no obstante, Patton y Judd (1988), y Ramírez y Brito (1987), en plantas emergentes reportaron que los máximos de fructificación y dispersión de semillas ocurren en los períodos de sequía e inicios del lluvioso, y los mínimos cuando el nivel de agua es elevado. La menor entrada de propágulos vía lluvia de semilla en aguas altas, posiblemente se corresponde con el menor flujo de energía, trayendo como consecuencia que el tiempo requerido para crecer hasta la superficie es mayor, con la consiguiente disminución de la producción de flores y frutos (van der Sman *et al.* 1993).

Asimismo, durante el período de máxima inundación quizás hay mayor mortalidad o pérdidas de semillas, ya sean consumo por aves u hormigas, por que son removidas por el agua hacia otros lugares, o por pérdida de la viabilidad debido a la condición de inundación del sustrato (Titus 1991), con el consiguiente descenso en la densidad de semillas

En el período de aguas altas, aun cuando haya elevada producción de semillas, no obstante, la tasa de incorporación al sustrato puede resultar muy lenta, posiblemente debido al tamaño de las semillas de las especies que componen la vegetación, dado que una mayoría de las semillas al ser pequeñas y livianas (Gordon, 1998b) se mantienen flotando en la columna de agua por mucho tiempo (Gordon 1984), y se incorporarán al sustrato cuando baja el nivel del agua. (Smith y Kadlec 1983, Titus 1991).

La mayor densidad de semillas en condiciones húmedas o semisaturados, sugiere el gran potencial para producirse cambios en la composición de especies de estos humedales. La habilidad de las semillas de muchas especies de permanecer latentes y almacenadas en el suelo bajo condiciones de estrés (inundación o sequía prolongada), constituye un gran valor de supervivencia para las especies, por cuanto permite a las semillas mantenerse en condiciones extremas, cuando las plantas adultas no puedan sobrevivir (Ungar y Riehl 1980).

Riqueza y composición del banco de semillas: la composición de formas de vida del banco de semillas varió espacial y temporalmente (Cuadros 2 y 4). En conjunto el componente leñoso (sufrutices, trepadoras y árboles) sumó el 39 %, y la fracción emergente herbácea (hierbas perennes y anuales) el 52 %. El alto porcentaje de especies de las familias Cyperaceae y Poaceae en el banco estudiado coincide con lo encontrado en pantanos herbáceos situados en Norte América (Leck 1989), específicamente en pantanos sin ciclos diarios de inundación (van der Valk y Davis 1978, Smith y Kadlec 1983) y litoral de lagos (Keddy y Reznicek 1982).

En los ambientes antes citados, destaca, al igual que lo encontrado en este trabajo, la baja proporción de las especies anuales en el banco de semillas. Las plantas anuales frecuentemente acumulan un banco de semillas persistente debido a que su supervivencia depende del éxito en la regeneración desde el banco de semillas (Harper 1977). La baja abundancia de estas especies en el banco se ha relacionado con la fluctuación de la lámina de agua y específicamente con los siguientes aspectos: 1. la presencia de aguas estancadas en años previos (van der Valk 1981), 2. al hecho que la fenología de la dispersión no coincide con la exposición del sustrato (Smith y Kadlec 1983), y 3. están pocos presentes en la vegetación.

Respecto al componente leñoso, los valores reportados han sido muy bajos o se consideran de poca importancia, aún en bosques de pantano (Leck 1989). La proporción relativamente alta encontrada en este trabajo de la fracción leñosa (39 %), puede relacionarse con la disponibilidad, dispersión y cercanía de la fuente de semillas, dado que el bosque siempre verde estacionalmente inundado y sabanas no inundables limitan o se encuentra muy cerca de los humedales estudiados (Gordon 1996). Es posible que muchas semillas de especies arbóreas, trepadoras y sufrútices de estas comunidades adyacentes sean dispersadas por hidrocoria y anemocoria hacia los humedales estudiados, predominando sobre la dispersión local.

Los mayores porcentajes de hierbas emergentes perennes (43 %) se deben a la composición de estos humedales, producción y dispersión de semillas (Gordon 1992), y a la posibilidad de sobrevivencia en el banco de semillas; las semillas de plantas emergentes 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); por el contrario las semillas de plantas leñosas, principalmente arbóreas, casi siempre tienen corta longevidad respecto a otros grupos (Schneider y Sharitz 1986).

La baja proporción de hidrófitos de en el banco de semillas (flotantes libres, sumergi-

das) (9 %) puede atribuirse a: 1. que no se suministraron en el laboratorio las condiciones apropiadas para la germinación, dado que casi siempre requieren sustratos inundados para germinar (Leck y Graveline 1979, Finlayson *et al.* 1990), 2. aunque pueden permanecer viables en el sustrato al menos durante un año, pierden su viabilidad más rápidamente que las plantas emergentes anuales (van der Valk y Davis 1978), 3. pudieron ser removidas por inundación o enterradas en el suelo, 4. están pocos presentes en la vegetación. En este trabajo solo se registraron 5 especies de este grupo (Cuadro 1) y con un banco de semillas pequeño: *P. stratiotes*, *E. crassipes*, *Lemna minor*, *Mayaca fluviatilis* y *Tonina fluviatilis*. Aparentemente el banco de semillas no es crítico para el mantenimiento de las poblaciones de hidrófitos, principalmente en el caso de *E. crassipes*, *P. stratiotes* y *Lemna minor*, sino que más bien dependen de la propagación vegetativa (Sculthorpe 1967); sin embargo, el banco de semillas para este grupo puede ser de gran significado en ambientes frecuentemente perturbados (Abernethy y Willby 1999).

La riqueza total de especies en el banco de semillas fue máxima en el período sequía-lluvia (1991, 1992) y menor en el de mayor inundación (agosto), lo cual coincide con lo hallado por otros autores (van der Valk y Davis 1976, Smith y Kadlec 1983; Finlayson *et al.* 1990; Balwin *et al.* 1996). La mayor riqueza total en el período sequía-lluvia, está correlacionado con eventos fenológicos de las especies que componen a la vegetación; ya que en ese lapso se incrementa la producción de semillas de las especies emergentes perennes (Patton y Judd 1988, Ramírez y Brito, 1987). Los resultados indican que cuando el nivel de la lámina de agua disminuye, una flora rica y diversa 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 un disturbio, 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.

En los humedales estudiados el 20 % de las especies representan el 80 % de la densidad total del banco de semillas, las cuales mostraron variaciones estacionales y espaciales en la densidad (Cuadro 4); por ejemplo, *M. cordifolia*, en Juanico tuvo su mayor densidad durante la temporada de sequía, mientras que en Manteco fue en el período de inundación. Las variaciones en la abundancia de semillas de las especies pareciera estar relacionado con diferencias en la producción y dispersión de semillas de un año a otro determinado por variaciones ambientales (períodos más secos o no, y características del sustrato), o de la mayor germinación de semillas en el lapso previo.

Factores ambientales como características del sustrato, estacionalidad del ciclo de inundación, cambios en régimen lumínico y temperaturas del sustrato influyen en los procesos de crecimiento, producción y mortalidad diferencial de semillas, e inducen diferencias en los requerimientos de germinación de una misma especie, lo cual trae como consecuencia variaciones espaciales y temporales en el tamaño, composición de especies y de grupos ecológicos (Cuadros 5 y 6).

A pesar que los humedales situados en Juanico y Manteco mostraron diferencias en la composición y riqueza total de especies, el valor de correlación (0.69) indica que estos humedales presentan una historia previa común y al mismo tiempo que los procesos de dispersión por anemocoria e hidrocoria pueden ser importantes para muchas especies del banco.

Comparación entre la vegetación y el banco de semillas: la flora potencial de los pantanos estudiados está compuesta por 76 especies, de las cuales 50 están en la vegetación y 58 en el banco de semillas. En ambos componentes se encontraron la mayoría de las formas de vida, siendo dominados por hierbas perennes, sufrútices y trepadoras (Cuadro 1), por lo cual presumiblemente el crecimiento, reproducción y dispersión de las especies pertenecientes a estos grupos no están limitadas por condiciones edáficas e hidrológicas.

Porcentajes casi similares de las hierbas perennes en la vegetación y su banco, permiten suponer que hay un aporte continuo de semillas al banco, y un probable reclutamiento desde el mismo, sugiriendo que este grupo es relativamente estable en estas comunidades. La presencia en el banco de semillas, junto con que estas especies se propagan vegetativamente (Velásquez 1994) y tienen hábito perenne, les permitirá una colonización eficiente y reclutamiento rápido con la consiguiente permanencia en la comunidad.

En el caso de los sufrútices, la proporción de especies en este grupo resultó superior en el banco, sugiriendo que la reserva de semillas es de gran importancia para la persistencia de estas especies en la vegetación; así mismo, es factible suponer que gran parte de ellas representan a una flora residual, depositada en el pasado, con limitaciones actuales en el crecimiento y reclutamiento desde el banco de semillas.

Por el contrario, la riqueza de trepadoras fue mayor en la vegetación, lo cual puede ser el resultado de uno o varios de los siguientes factores: 1. que no se adecuaron las condiciones para la germinación en el laboratorio, 2. que factores como producción de semillas y dispersión local de las especies de este grupo están restringidas en estas comunidades, y 3. que hay gran mortalidad o pérdida de la viabilidad de las semillas en el sustrato.

Comparando otros atributos como riqueza total, tanto en la vegetación como en el banco de semillas, ésta fue menor en Manteco. Las diferencias en la riqueza total entre sitios podrían relacionarse con la heterogeneidad espacial, o con distintos procesos de acumulación de materia orgánica del suelo. En Manteco se determinó mayor porcentaje de materia orgánica en el suelo (52 %). La acumulación de materia orgánica puede inhibir la germinación, al mismo tiempo, incrementar la mortalidad de plántulas, y de plantas pequeñas, y de crecimiento lento (Nilsson y Grelsson 1990); asimismo, se ha señalado que la acumulación de materia orgánica puede alterar las características físicas del sustrato, liberar sustancias

químicas que inhiben la germinación o cambiar las condiciones ambientales (requerimientos de luz y temperatura) (van der Valk 1986, Middleton *et al.* 1991).

La discrepancia entre las máximas estacionales de la riqueza total en el banco de semillas y en la vegetación, indica que aun cuando existen muchas especies en el banco, no todas lograrán germinar y establecerse. Así, en la temporada de aguas bajas, cuando hay gran aporte al banco a través de la lluvia de semillas, algunas o muchas de ellas podrán germinar y establecerse, y alcanzar tamaño suficiente para sobrevivir a la temporada de inundación, período en el cual aumenta la riqueza en la vegetación, pero decreció la densidad y riqueza de especies en el banco, ya sea por que la producción e incorporación de semillas disminuyó, o por que muchas de ellas perdieron su viabilidad. Es decir que los cambios que se operan en la vegetación como resultado de las variaciones en la profundidad de la lámina de agua no tendrán un efecto inmediato sobre la riqueza de especies del banco de semillas de estas comunidades.

La baja afinidad entre la vegetación y su banco sugiere que estos responden de maneras distintas a los mismos factores ambientales, donde la ausencia o densidades muy bajas de ciertas especies en el banco proporcionan indicios de que éste puede ser de limitada importancia en el reclutamiento, estructura y composición de la vegetación actual. No obstante, si consideramos a las especies que resultaron más importantes en la vegetación, las cuales aparecieron con abundantes semillas en el banco, entre ellas, *Polygonum acuminatum*, *Sacciolepis striata*, *Eleocharis interstincta*, se puede esperar que estas especies permanezcan en la vegetación. Esto indica que si bien diferencias en la vegetación pueden no afectar la riqueza y composición del banco de semillas, sin embargo, el banco puede incidir en los patrones de reclutamiento y persistencia de numerosas especies.

La baja correspondencia entre la vegetación y su banco puede deberse entre otras razones a: 1. las especies dominantes en la vegetación contribuyen con pocas semillas al

banco (Leck y Simpson 1987), 2. que las especies tienen pocas semillas en el suelo debido a pérdidas de viabilidad o consumo, 3. que las condiciones ambientales no son apropiadas para la germinación de varias especies, y 4. una vez que algunas especies se han establecido al principio por germinación, luego se expanden en la comunidad a través de la propagación vegetativa (Middleton *et al.* 1991, van der Valk 1991).

Asimismo, aún cuando haya abundante producción de semillas, algunas de ellas pueden moverse sobre la superficie del suelo alterándose su dispersión final, o removidas desde el suelo y transportadas hacia lugares donde están ausentes las plantas adultas; el movimiento de las semillas sobre el suelo influye en el número potencial de semillas disponibles para la germinación y establecimiento de las plantas (Johnson y Fryer, 1992).

Los resultados de la comparación entre el banco y la vegetación proporcionan indicios de que el banco de semillas como un todo no refleja ni la diversidad, ni la estructura y fisionomía de la vegetación actual, dado que un poco más del 43% de las especies del banco están presentes en la vegetación. Probablemente muchas de las semillas en el banco han sido dispersadas y depositadas en años previos, o provienen de otras fuentes, ya sean de las comunidades cercanas o de aquellas ubicadas aguas arriba, las cuales son arrastradas hacia los humedales estudiados principalmente durante el período de aguas altas y de flujo rápido. Las especies arbóreas como *Annona* sp., *Cordia nodosa*, *Cecropia peltata* son típicas del bosque estacionalmente inundado; asimismo, *Axonopus* sp., *Solanum hirtum* se encuentran principalmente en ambientes terrestres.

De los datos se puede inferir que en humedales estudiados está ocurriendo un proceso sucesional, evidenciado por la baja similitud entre las reservas de semillas en el suelo y la vegetación, desaparición de especies en la vegetación, y por la existencia de especies arbóreas en el banco y en la vegetación. Al mismo tiempo, dado que un 57 % de las especies de la flora potencial están en el banco de semillas,

sugiere que después de una perturbación (cambios en el patrón de inundación, sequía) éste podría contribuir al mantenimiento y regeneración natural de numerosas especies, 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.

REFERENCIAS

- Abernethy, V. J. & 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. H., K. L. McKee & I. A. Mendelssohn. 1996. The influence of vegetation, salinity, and inundation on seed banks of oligohaline coastal marshes. *Ame. J. Bot.* 83: 470 - 479.
- Ball D. A. & S. D. Miller. 1989. A comparison of techniques for estimation of arable soil seed banks and their relationship to weed flora. *Weed Research* 29: 365 - 373.
- Benoit, D. L., D. A. Derksen & B. Panneton. 1992. Innovative approaches to seedbank studies. *Weed Science* 40: 660-669
- Bidwood, D. W. & D. W. Inouye. 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.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. Londres. 149 p.
- Finlayson, C.M., I. D. Cowie. & B. J. Bailey. 1990. Sediment seedbanks in grassland on the Magela Creek floodplain, Northern Australia. *Aquat. Bot.* 38: 163 - 176.
- Gallinato, M. I. & A. G. van der Valk. 1986. Seed germination traits of annuals and emergents recruited during drawdowns in the Delta Marsh, Manitoba, Canada. *Aquat. Bot.* 26: 89 - 102.
- Gerritsen, J. & H. Greening. 1989. Marsh seed banks of Okefenokee Swamp: Effects of hydrologic regime and nutrients. *Ecology* 70: 751 - 763.
- Gordon, E. 1984. Contribución a la ecología de plantas acuáticas vasculares. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 180p.
- Gordon, E. 1992. Morfología y ecología de semillas de plantas acuáticas vasculares. Trabajo de Ascenso, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 261p.
- Gordon, E. 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.
- Gordon, E. 1998a. Composición fisionómica y florística de humedales dominados por *Montrichardia arborescens* en Laguna Grande (Estado Monagas). *Acta Biol. Venez.* 18: 55-76.
- Gordon, E. 1998b. Seed characteristics in plant species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquat. Bot.* 60: 417-431.
- Gordon E. & J. Velásquez. 1989. Variaciones estacionales de la biomasa de *Eleocharis interstincta* en la Laguna El Burro (Guárico, Venezuela). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22: 201- 212.
- Gopal, B. 1986. Vegetation dynamics in temporary and shallow freshwater habitats. *Aquat. Bot.* 23: 391 - 396.
- Gross, K. L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *J. Ecol.* 78: 1079 - 1093.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres. 892p.
- Johnson, E. A. & Fryer, G. I. 1992. Physical characterization of seed microsites - movement on the ground. *J. Ecol.* 80: 823 - 836.
- Kalliola, R., M. Puhakka, J. Salo, H. Toumisto & K. Roukolainen. 1991. The dynamics, distribution and classification of swamp vegetation in Peruvian Amazonia. *Ann. Bot. Fennici* 28: 225-239.
- Keddy, P.A. & A. A. Reznicek. 1982. The role of seed banks in the persistence of Ontario's Coastal Plain Flora. *Amer. J. Bot.* 69: 13 - 22.

- Klosowski, S. 1992. Temporal and spatial variation of habitat conditions in the zonation of littoral plant communities. *Aquat. Bot.* 43: 199-208.
- Leck, M. A. 1989. Wetland seed banks. p. 257 - 280. In: Leck, M. A., V.T Parker & R. L Simpson (Eds). *Ecology of Soil Banks*. Academic Press, Nueva York.
- Leck, M. A. & K. J. Graveline. 1979. The seed bank of tidal marsh. *Amer. J. Bot.* 69: 1006 - 1015.
- Leck, M.A. & R. L. Simpson. 1987. Seed bank of freshwater tidal wetland: turnover and relationship to vegetation change. *Amer. J. Bot.* 74: 360 - 370.
- Mereles, F., R. Degen, & N. López de Kochalca. 1992. Humedales en el Paraguay: Breve reseña de su vegetación. *Amazoniana* 12: 305-316.
- Middleton, B. A., A. G. van der Valk, D. H. Mason, R. L. Williams & C. B. Davis. 1991. Vegetation dynamics and seed banks of a monsoonal wetland overgrown with *Paspalum distichum* L. in northern India. *Aquat. Bot.* 40: 239 - 259.
- Nilsson, C. & G. Grelsson. 1990. The effects of litter displacement on riverbank vegetation. *Can. J. Bot.* 68:735- 741.
- Patton, J. E. & W. Judd. 1988. A phenological study of 20 vascular species occurring on the Paynes Prairie Basin, Alachua County, Florida. *Castanea* 53: 149 - 163.
- Poaini, K. A. & C. Jonhson. 1989. Effect of hydroperiod on seed bank composition in semipermanent prairie wetlands. *Can. J. Bot.* 67: 856 - 864.
- Ramírez, N. & I. Brito. 1987. Patrones de floración y fructificación en una comunidad pantanosa tipo Morichal (Calabozo-Guárico, Venezuela). *Act. Cient. Venez.* 38:376-381.
- Schneider, R. L. & R. R. Sharitz. 1986. Seed bank dynamics in Southeastern riverine swamp. *Amer. J. Bot.* 73: 1022 - 1030.
- Smith, L. M. & J. Kadlec. 1983. Seed banks and their role during draw-down of a North American marsh. *J. Applied. Ecol.* 20: 673 - 684.
- Schnee, L. 1984. *Plantas Comunes de Venezuela*. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 822p.
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Arnold, Londres. 610p.
- Tabacchi, E. 1995. Structural variability and invasions of pioneer plant communities in riparian habitats of the middle Adour River (SW France). *Can. J. Bot.* 73: 33 - 44.
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed banks. p. 231 - 258. In M. Fenner (Ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. C. A. B. I, Inglaterra.
- Titus, J. H. 1991. Seed bank of a Hardwood Floodplain Swamp in Florida. *Castanea* 56: 117 - 127.
- Ungar, I. A. & 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 & C. W. P. N. Blom. 1993. Flooding regimenes and life-history characteristics of short-lived species in river forelands. *J. Ecol.* 81: 121 - 130.
- van der Valk, A. G. 1981. Succession in wetlands: A Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688 - 696.
- 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. 1991. Response of wetland vegetation to a change in water level. p. 7- 16. In Finlayson, C. M. & T. Larsson (Eds.). *Wetland Management and Restoration*. Proc. Workshop, Sweden 1990, Sweden Enviromental Protection Agency Report, Suecia.
- van der Valk, A. G. & C. B. Davis. 1976. The seed banks of prairie glacial marshes. *Can. J. Bot.* 54: 1832 - 1838.
- van der Valk, A. G. & C. B. Davis. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322 - 335.
- van der Valk, A. G. & C. B. Davis. 1979. A reconstruction of the recent vegetational history of a prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed bank. *Aquat. Bot.* 6: 29 - 51.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 992p.

- Velásquez, J., & E. Gordon. 1986. Plantas Acuáticas Vasculares. En Bases para el diseño de medidas de Mitigación y Control de las Cuencas hidrográficas de los ríos Cárís y Pao (Estado Anzoátegui). Proyecto Meneven Car 33, Vol. VI. Informe Final. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 200 p.
- Wallsten, M. & P. Forsgren. 1989. The effects of increased water level on aquatic macrophytes. *J. Aquat. Plant. Manage.* 27: 32 - 37.
- Welling, C. H., R. L. Pederson & A. G. van der Valk. 1988. Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a drawdown in a prairie wetland. *J. Ecol.* 76: 483 - 496.
- Wilcox, D. A. & J. E. Meeker. 1991. Disturbance effects on aquatic vegetation in regulated and unregulated lakes in Northern Minnesota. *Can. J. Bot.* 69: 542-1551.
- Wood, J. M. & G. Tanner. 1990. Graminoid community composition and structure within four overglades management areas. *Wetlands* 10: 127-149.