



BANCO DE SEMILLAS GERMINABLE EN LA FRANJA TERRESTRE DE DOS HUMEDALES URBANOS

Germinable seed bank in the terrestrial environment of two urban wetlands

David Santiago Muñoz Romero¹, Andrea Fernanda Morales Pisco² & Alba Luz González Pinto³

Muñoz R, D., Morales P, A. & González P, A. (2017). Banco de semillas germinable en la franja terrestre de dos humedales urbanos. *Colombia Forestal*, 20(1), 31-44.

Recepción: 3 de mayo de 2016

Aceptación: 24 de octubre de 2016

Resumen

En los humedales Tibanica y La Vaca ubicados en la ciudad de Bogotá (Colombia), se caracterizó el banco de semillas germinable (BSG) en la franja terrestre, con el fin de establecer las implicaciones que puede tener en su recuperación. En cada humedal se definieron 15 parcelas de 4 m², donde se recolectaron muestras de suelo a diferentes profundidades (0-10, 10-20 y 20-30 cm), a partir de las cuales se realizó el conteo e identificación de las semillas germinadas, durante 4 meses. Se registraron en total 960 semillas germinadas de 22 especies y 14 familias. La densidad total fue de 1445 semillas.m⁻² en Tibanica y 2086 semillas.m⁻² en La Vaca. El BSG estuvo compuesto por especies herbáceas en su mayoría naturalizadas y adventicias, en las que predominan la dispersión de semillas anemócora y el ciclo de vida anual. La recuperación de estos humedales a través del banco de semillas es limitado, por lo que se requiere combinar estrategias que superen la barrera que impone el pastizal dominado por *Pennisetum clandestinum*, así como el enriquecimiento con semillas e individuos de especies propias del ecosistema.

Palabras clave: banco de germoplasma, Bogotá, humedal La Vaca, humedal Tibanica, restauración ecológica.

Abstract

In Tibanica and La Vaca wetlands located in Bogotá (Colombia), the germinable seed bank (GSB) of the terrestrial environment was characterized in order to establish the implications that may have in the recuperation of these ecosystems. In each wetland defined 15 plots of 4 m², which were collected samples of soil at different depths (0-10, 10-20 and 20-30 cm), from which was made the counting and the identification of germinated seeds, for 4 months. The record were 960 germinated seeds of 22 species in 14 families. The total density was 1445 seeds.m⁻² in Tibanica and 2086 seeds.m⁻² in La Vaca. In the GSB, most of the species were herbaceous naturalized and adventitious, in which the dispersion of seeds and the annual life cycle. The restoration of these wetlands through the seed bank is limited, it should be considered use strategies that exceed the barrier imposed by the grassland dominated by *Pennisetum clandestinum* and enrichment with seeds and individuals of native species.

Key words: seed bank, Bogotá, Tibanica wetland, ecological restoration.

1 Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. davitao@hotmail.com

2 Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. andreuferch@hotmail.com

3 Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis. Bogotá, Colombia. albaluzgp@gmail.com. Autor para correspondencia.

INTRODUCCIÓN

La restauración de los humedales degradados y la recuperación de su diversidad son aspectos prioritarios a nivel global (Nishihiro *et al.*, 2006). En Bogotá, los quince humedales de origen natural que han sido declarados como áreas protegidas de orden distrital (Alcaldía Mayor de Bogotá, 2004) desde mediados del siglo XX han quedado inmersos en un medio urbano, por lo que su estructura y función han sido fuertemente alterados. Razón por la cual desde la década de los 90 se han iniciado acciones de protección, recuperación y educación ambiental que han contado con apoyo financiero de entidades privadas y del Estado, con aportes de la comunidad científica y universitaria mediante el desarrollo de proyectos de investigación y una fuerte participación comunitaria. Entendiendo el enorme potencial que tienen en cuanto a los bienes y servicios ambientales que provee a la ciudad, sobre todo los relacionados con la conservación de la biodiversidad, la regulación del microclima local y de los caudales hídricos, la fijación de nitrógeno y carbono, la provisión de sumideros de nutrientes y agentes tóxicos y la descomposición de la materia orgánica (van der Hammen *et al.*, 2008).

En los proyectos de restauración de ecosistemas algunas actividades están relacionadas con la revegetalización de los mismos (Febles-Patrón *et al.*, 2007; Vargas, 2011; Vargas *et al.*, 2012), por lo que el conocimiento del banco de semillas es básico para comprender el potencial de regeneración de las especies vegetales (McNicoll & Augspurger, 2010) y su uso como fuente de recolonización de plantas se constituye en una técnica de alto valor ecológico (Nishihiro *et al.*, 2006).

El banco de semillas incluye todas las semillas viables que se encuentran en un perfil del suelo, desde la superficie hasta varios centímetros debajo de esta. No obstante, la viabilidad varía mucho de acuerdo a la persistencia y dormancia de las semillas (Saatkamp *et al.*, 2014). El banco de semillas es reabastecido tanto por semillas producidas por la vegetación como las dispersadas de otros lugares y

su germinación conduce al reclutamiento de plántulas en la vegetación. Incluso las semillas de antiguas comunidades vegetales pueden estar aún presentes en el suelo después de que las especies desaparecieron de la vegetación (Bossuyt & Honnay, 2008).

La abundancia y composición del banco de semillas es variable para cada ecosistema, ya que depende de las características de la vegetación y de los agentes dispersores. Por tanto, en aquellos ecosistemas donde son altamente perturbadas las fuentes de propágulos de las plantas nativas disminuye y por ende también lo hace la capacidad de regeneración (Cárdenas *et al.*, 2002). La capacidad de las especies vegetales para producir semillas que permanecen viables en el suelo les permite superar temporalmente las condiciones inadecuadas del hábitat para la germinación y el establecimiento, extendiendo su germinación en el tiempo y conservando la variación genética de la población a largo plazo (Bossuyt & Honnay, 2008).

La información sobre las características de los bancos de semillas de especies nativas e invasoras es indispensable para el desarrollo eficiente de programas de control y restauración de ecosistemas (Gioria *et al.*, 2012), pues brinda información acerca de las especies potencialmente capaces de reemplazar las existentes, el estado sucesional de la vegetación, el tipo de especies que componen la vegetación actual y algunos de los rasgos de vida de las mismas (Bedoya-Patiño *et al.*, 2010). Dentro de los humedales de planicie más deteriorados y reducidos de la ciudad de Bogotá (Colombia), se encuentran Tibanica y La Vaca, los cuales se consideran estratégicos por su ubicación teniendo en cuenta que al encontrarse en una zona de la ciudad que presenta un déficit hídrico, es fundamental su función como regulador ambiental, hídrico y de humedad relativa (DAMA, 2006). Bajo esta premisa, el objetivo del estudio fue caracterizar el BSG de la franja terrestre en los humedales Tibanica y La Vaca, con el fin de establecer las implicaciones que pueden tener en su regeneración y de esta forma apoyar los procesos de restauración ecológica que se adelanta actualmente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La presente investigación se realizó en dos humedales andinos de planicie, de origen fluvio-lacustre, ubicados en la sabana de Bogotá (Colombia), por debajo de los 2700 m de altitud, con un espejo múltiple y áreas inundables morfométricamente no uniformes (DAMA, 2006).

Teniendo en cuenta la compatibilidad entre la vegetación nativa de la sabana de Bogotá y las áreas en las que se ubican los dos humedales, se toman como referentes para la franja terrestre: 1) las coberturas vegetales de los ecosistemas de bosques y matorrales de zonas inundables que se originaron producto de la erodación del río Bogotá y sus afluentes en el sedimento de la laguna de la sabana; y 2) los matorrales xerofíticos condicionados y definidos principalmente por las bajas precipitaciones que oscilan entre 600 a 700 mm y la presencia de suelos Alfisoles o Inceptisoles, con un horizonte argílico endurecido (*clay pan*) que conserva poco humus (van der Hammen et al., 2008).

De acuerdo a los inventarios realizados por van der Hammen (1998), en coberturas vegetales en áreas de influencia de humedales la especie dominante es *Alnus acuminata*, acompañada de *Acinodendron reclinatum*, *Ageratina fastigiata*, *Cestrum buxifolium*, *Prunus serotina*, *Baccharis revoluta*, *Ludwigia peruviana* y varias hierbas higrófilas. Mientras que el matorral xerofítico está compuesto de *Opuntia* sp., *Salvia bogotensis*, *Ageratina* sp. y *Dodonaea viscosa*, con otras especies características como *Lycianthes lycioides*, *Stevia lucida*, *Lantana* sp. y *Agave* sp.

Humedal Tibanica

Se encuentra ubicado al suroccidente de Bogotá, en la localidad de Bosa, en límite con el municipio de Soacha, a los 4°36'11" N y 74°12'16" W (figura 1). Cubre una superficie de 28.8 ha (Valenzuela et al., 2007) y se encuentra en la cuenca del río Bogotá, específicamente en la subcuenca del río

Tunjuelo (Bettín, 2007a). El valor medio anual de la temperatura es 12.9 °C y de la humedad relativa, 79.8 %; se ubica en una de las zonas más secas de la ciudad siendo su precipitación ligeramente superior a 600 mm anuales, con una precipitación bimodal que se caracteriza por presentar dos temporadas de altas precipitaciones, la primera en abril y mayo y la segunda en octubre y noviembre (Bettín, 2007b).

El humedal ha sido transformado en su estructura y función por acciones antrópicas, dentro de las que se cuentan el uso de áreas cercanas al humedal como campos agrícolas y pecuarios, los vertimientos de aguas residuales domésticas, industriales y urbanas y la construcción de infraestructura urbana y vial que han llevado a la reducción de la diversidad de especies y la alteración de la estructura de las comunidades bióticas, los flujos de energía y materiales, el régimen hídrico y la calidad del agua (Hernández & Nates, 2007).

En el humedal predominan los suelos *Aeric Epiaquents*, típicos de zonas inundables con periodos cortos de aireación que se caracterizan por su alcalinidad, poca profundidad y saturación de humedad (Barranco, 2007). Los suelos son cubiertos por una capa de agua de duración variable, algunas áreas presentan inundación estacional otras tienen una mayor duración de inundación y otras están permanentemente inundadas (Hernández & Valenzuela, 2007) y su capacidad de infiltración es nula debido al permanente vertimiento de aguas servidas producto de conexiones erradas (Barranco & Bettín, 2007).

De acuerdo con Azula (2014), actualmente la vegetación de la franja terrestre está dominada en el estrato herbáceo por *Pennisetum clandestinum*, acompañada de herbáceas de origen exótico; en el estrato arbustivo la mayoría de individuos han sido reintroducidos por las ONG y comunidades aledañas, por lo que se encuentran en los primeros años de establecimiento. La especie más abundante es *Baccharis latifolia* y las mejor adaptadas al medio corresponden a *Baccharis bogotensis*, *Ageratina aristei* y *Escallonia paniculata*.

Humedal La Vaca

El humedal La Vaca se localiza al suroccidente de Bogotá, en la localidad de Kennedy. El sector norte se encuentra entre la avenida Agoberto Mejía y la carrera 91 Sur, a los 4°37'39" N y 74°9'40" W (figura 1). Tiene un área de 7 ha y hace parte de la subcuenca del río Tunjuelo. El valor medio anual de la temperatura es 13.6 °C y la humedad relativa es de 79 %. Su precipitación es bimodal, con una media anual de 551.5 mm y dos periodos lluviosos: el primero de marzo a junio y el segundo de septiembre a noviembre (IDEADE, 2009).

Los factores generadores de la problemática ambiental en este humedal se asocian al relleno del 95 % de su área natural y su posterior fragmentación por procesos de invasión y urbanización, introducción de ganado y vertimientos directos de las viviendas e industrias de los alrededores. Esto ha desencadenado una alta pérdida de biodiversidad, contaminación, sedimentación, colmatación y déficit hídrico (IDEADE, 2009). Los suelos en el

humedal son limo arcilloso y arcilloso, de plasticidad baja, media y alta, humedad media a baja, cubiertos por rellenos antrópicos constituidos de desechos de material de construcción, recebo, suelo orgánico y ocasionalmente basura (Ingeniería y Ambiente, 2001; citado en INGETEC, 2008). Actualmente, las aguas que ingresan al humedal se encuentran contaminadas, producto de las conexiones erradas que se presentan en la mayor parte de la cuenca de drenaje (IDEADE, 2009).

De acuerdo con Zabaleta (2014), en la franja terrestre la vegetación herbácea está dominada por la especie *P. clandestinum*; en el estrato arbustivo las especies más abundantes son *Xylosma spiculifera*, *Citharexylum subflavescens*, *Duranta mutisii*, *D. viscosa* y *Viburnum triphyllum*; y en el estrato arbóreo las especies más abundantes son *Salix humboldtiana* y *Acacia decurrens*. Los individuos vegetales de los estratos arbóreo y arbustivo hacen parte de los procesos de revegetalización adelantados por las ONG y la comunidad aledaña.

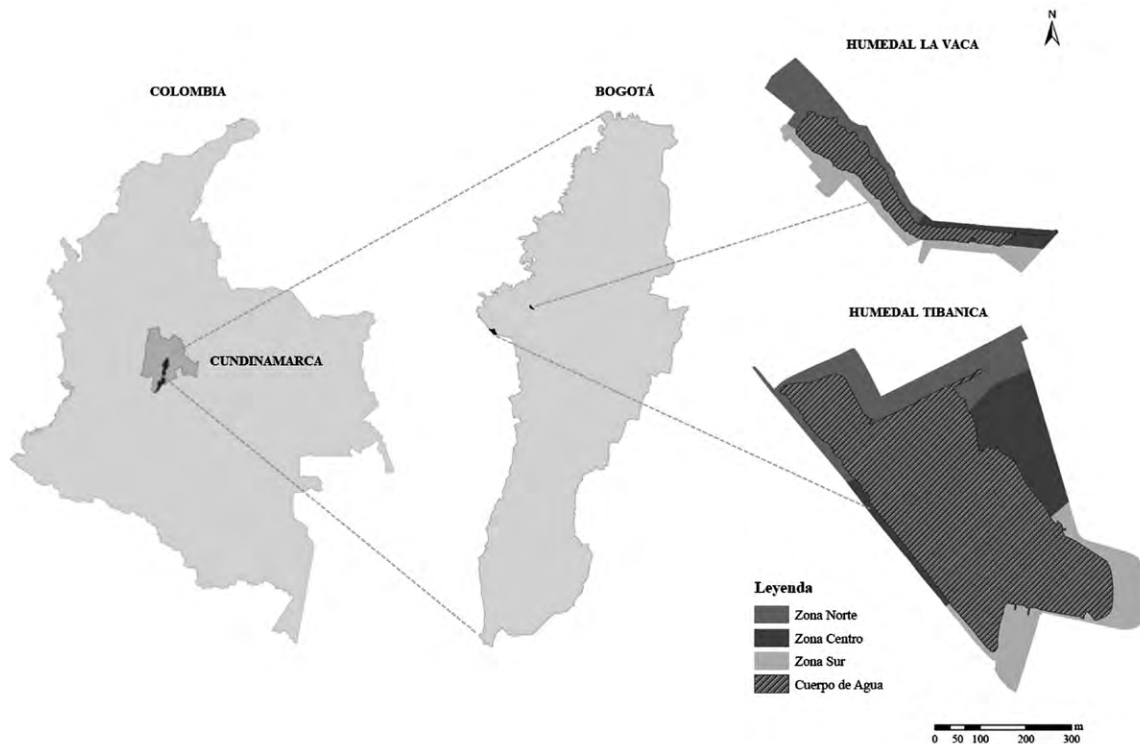


Figura 1. Ubicación y zonificación de los humedales Tibanica y La Vaca, Bogotá (Colombia).

Banco de semillas germinable

En la franja terrestre de los humedales Tibanica y La Vaca, de acuerdo a las unidades de vegetación diferenciables durante la fase de campo, se establecieron tres zonas: zona norte, zona centro y zona sur (figura 1). En el humedal Tibanica la vegetación de la franja terrestre está dominada por un pastizal de *P. clandestinum* y la diferenciación de zonas obedece a la presencia de individuos de hábito arbóreo y arbustivo siendo mayor en la zona norte, teniendo en cuenta que es donde se realizaron plantaciones de vegetación nativa como parte del proceso de recuperación ecológica en el año 2013, razón por la cual la mayoría se encuentra en etapas tempranas de crecimiento. Y, en menor medida, en las zonas centro y sur, diferenciándose esta última por la presencia de pequeños parches de *B. latifolia* producto de regeneración natural. En el humedal La Vaca, la franja terrestre también se encuentra dominada por un pastizal de *P. clandestinum*, en la cual se diferencia una zona que tiene una baja presencia de vegetación arbórea y arbustiva (norte), una zona en la que hay un aumento de la cobertura arbórea, arbustiva y herbácea (centro) y una zona en la que predomina la vegetación herbácea (sur).

Mediante un muestreo aleatorio estratificado, en el que se consideró cada zona como un estrato, se trazaron parcelas de 2 x 2 m cuyo número

de la muestra se determinó de acuerdo al área de cada estrato, con un error de muestreo del 10 % (tabla 1). De acuerdo a la metodología de (Cárdenas *et al.*, 2002), en cada parcela se retiró la vegetación y con un cilindro de 10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, se tomaron tres muestras de suelo en cada una de las profundidades establecidas en este estudio: 0-10 cm, 10-20 cm y 20-30 cm. Estas profundidades fueron consideradas teniendo en cuenta que en algunas zonas de los humedales, se han dado alteraciones del suelo que han generado la formación de nuevo sustrato, lo que generó el interés de establecer si en profundidades mayores a 15 cm podía presentarse acumulación de semillas. Las tres muestras de cada profundidad se mezclaron y formaron una única muestra de un volumen de 2356 cm³. Las muestras fueron empaquetadas en bolsas plásticas con cierre hermético, etiquetadas y transportadas al invernadero del Jardín Botánico José Celestino Mutis, ubicado en la ciudad de Bogotá.

Posteriormente, siguiendo las metodologías de García-Franco & Rico-Gray (1997) y Cárdenas *et al.* (2002), las muestras se pasaron en dos tamices: uno con ojo de malla de 2 mm para retener las raíces y restos de necromasa vegetal sin descomponer y otro con ojo de malla de 0.5 mm para retener las semillas.

Las muestras tamizadas fueron extendidas en bandejas germinadoras de plástico de 55 x 29 cm,

Tabla 1. Área, número de parcelas y medidas de diversidad específica para cada zona y profundidad en los humedales Tibanica y La Vaca, Bogotá (Colombia).

Humedal	Zona	Área (ha)	Número de parcelas	Diversidad (Índice de Shannon)		
				0-10 cm	10-20 cm	20-30 cm
Tibanica	Norte	2.1	6	1.6	2.0	1.6
	Centro	1.7	5	0.0	1.0	0.6
	Sur	1.3	4	1.5	1.8	1.4
La Vaca	Norte	3.3	5	1.8	2.1	1.9
	Centro	3.2	5	2.0	2.0	2.2
	Sur	3.0	5	1.7	1.5	0.6

las cuales fueron subdivididas en tres porciones iguales, representando cada bandeja una parcela y cada segmento una profundidad. Las muestras se mantuvieron bajo condiciones de invernadero, a $17 \pm 7^\circ\text{C}$ de temperatura, $76 \pm 20\%$ de humedad relativa y riego por aspersión cada tercer día por 15 minutos. Durante cuatro meses se realizó semanalmente el conteo de las plántulas. Estas fueron clasificadas en morfoespecies y de cada una se trasplantaron cinco individuos para permitir su desarrollo y posterior identificación a especie.

Para determinar el tipo de BS de los dos humedales se utilizó la clasificación de [Thompson et al. \(1997\)](#), en función de la distribución vertical de las semillas en el suelo, siendo transitorio si las semillas se encuentran en la capa superficial del suelo y persistente cuando se presentan en los niveles intermedio o inferior.

Análisis de datos

Se determinó la composición y densidad del BSG en las tres profundidades. Se expresó la densidad como el número de semillas germinadas por metro cuadrado (semillas.m^{-2}), utilizando el área ocupada por las muestras en las bandejas ([Montenegro-S et al., 2006](#)). Las variables evaluadas corresponden a la densidad total del BSG y por especie, riqueza (número de especies) y diversidad (índice de Shannon). Los datos de densidad y riqueza fueron normalizadas con la transformación logarítmica ($x' = \log(x+1)$) y a la variable diversidad se le aplicó la transformación cuadrática ($x' = x^2$). Los datos de densidad y riqueza fueron analizados mediante análisis de varianza univariante ($p < 0.05$) y comparaciones múltiples de Tukey ($p < 0.05$), para establecer las diferencias entre zonas y profundidades. Para determinar las diferencias significativas entre los índices de diversidad, se utilizó la prueba t de Student. La información fue digitalizada y procesada en los programas Excel®, IBM® SPSS® Statistics versión 19.0 ([IBM, 2010](#)) y Past versión 3.10 ([Hammer, 2015](#)).

RESULTADOS

Composición y riqueza de especies

En el BSG de los humedales estudiados se registraron en total 22 especies (15 en Tibanica y 19 en La Vaca), distribuidas en 14 familias, de las cuales 10 tenían una sola especie. Las familias con mayor número de especies, fueron Asteraceae (4) y Polygonaceae (3).

El BSG de los dos humedales está compuesto en su totalidad por especies herbáceas. De acuerdo a su origen, el 33 % corresponde a especies nativas y el 67 % a especies adventicias, cultivadas y naturalizadas. En las especies registradas predomina la estrategia de dispersión anemócora, el ciclo de vida anual y la propagación por semillas (tabla 2).

El número de especies que componen el BSG en el humedal Tibanica mostró diferencias significativas entre las zonas ($F = 8.882$, $gl = 2$, $p = 0.001$). Esta diferencia fue significativa entre la zona norte y la zona centro ($p = 0.001$), en la primera se registró mayor número de especies (14) con respecto a la segunda (4). No hubo grandes diferencias en el número de especies entre profundidad ($F = 0.873$, $gl = 2$, $p = 0.426$) y en la interacción de zonas por profundidad ($F = 0.269$, $gl = 4$, $p = 0.896$).

En el humedal La Vaca el comportamiento es similar al observado en el humedal Tibanica, donde el número de especies difiere notoriamente entre zonas ($F = 6.335$, $gl = 2$, $p = 0.005$), pero no existen diferencias entre profundidad ($F = 0.906$, $gl = 2$, $p = 0.414$) y en la interacción de zonas por profundidad ($F = 0.513$, $gl = 4$, $p = 0.727$). Esta diferencia entre zonas fue significativa entre la zona norte y sur ($p = 0.003$), siendo la primera la que mayor número de especies registró (15).

Densidad

Se registraron en total 384 individuos en el humedal Tibanica y 576 individuos en el humedal La Vaca. Esto corresponde a una densidad promedio

Tabla 2. Especie, familia, densidad promedio (semilla.m⁻²) en cada humedal, origen, dispersión, ciclo de vida, tamaño de la semilla y propagación de las especies del BSG de los humedales Tibanica y La Vaca, Bogotá (Colombia). Origen: adventicia (ad), cultivada (cu), nativa (nv), naturalizada (nz). Dispersión: anemocoria (a), barocoria (b), explosión (e), hidrocoria (h). Ciclo de vida: anual (a), perenne (p). Propagación: semilla (s), vegetativa (v).

Especie (Familia)	Densidad (semillas.m ⁻²)		Origen	Dispersión	Ciclo de vida	Semilla (mm)	Propagación	Fuente
	Tibanica	La Vaca						
<i>Brassica rapa</i> L. (Brassicaceae)	—	4 ± 16	nz	z	a	1.5-2	s	Monsalve & Cano, 2003; Vargas-Rincón <i>et al.</i> , 2013
<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All. (Asteraceae)	—	16 ± 48	ad	a	p	1	v, s	Renobales & Sallés, 2001; Missouri Botanical Garden, 2016
<i>Chenopodium album</i> L. (Amaranthaceae)	12 ± 37	—	nz	a, b, h	a	1.0-1.3	s	Tolaba, 2006
<i>Chenopodium quinoa</i> Willd. (Amaranthaceae)	—	10 ± 20	cu	a, b	a	1.8	s	Tolaba, 2006; Bhargava <i>et al.</i> , 2008
<i>Erigeron bonariensis</i> L. (Asteraceae)	—	3 ± 7	ad	a	a	1-1.5	s	Vibrans, 2009
<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav. (Asteraceae)	—	14 ± 20	nv	a	a	1-2	s	Vibrans, 2009
<i>Lepidium bipinnatifidum</i> Desv. (Brassicaceae)	7 ± 18	3 ± 7	nv	a, z	a	2-2.5	s	Monsalve & Cano, 2003; Villagrán & Castro, 2004
<i>Malva sylvestris</i> L. (Malvaceae)	13 ± 33	—	nz	a, b, h	a	2	s	Rita, 2007; Peralta & Ro-yuela, 2015
<i>Melilotus albus</i> Medik. (Fabaceae)	171 ± 311	14 ± 37	nz	a, h	a	2	s	Vibrans, 2009
<i>Oxalis corniculata</i> L. (Oxalidaceae)	53 ± 93	73 ± 81	nz	e	p	1-1.5	v, s	Vibrans, 2009
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov. (Poaceae)	116 ± 129	146 ± 115	nz	a	p	2	v, s	Vibrans, 2009; CABI, 2015a
<i>Persicaria nepalensis</i> (Meisn.) Miyabe (Polygonaceae)	4 ± 11	11 ± 19	nz	z	a	2	s	Vibrans, 2009; CABI, 2015b
<i>Persicaria punctata</i> (Elliott) Small (Polygonaceae)	11 ± 32	—	nv	a, h	a	3	s	Vibrans, 2009
<i>Physalis peruviana</i> L. (Solanaceae)	12 ± 17	164 ± 336	nv	z, b	a	2.4	v, s	CONABIO, 2015
<i>Plantago major</i> L. (Plantaginaceae)	—	143 ± 329	nz	a, z	p	1	v, s	Vibrans, 2009
<i>Pterocaulon virgatum</i> (L.) DC. (Asteraceae)	44 ± 76	19 ± 33	ad	a	a	0.5-0.6	s	Herrera & Campos, 2010
<i>Ranunculus cf. flagelliformis</i> Sm. (Ranunculaceae)	4 ± 8	23 ± 53	nv	b	a	1	s	Velásquez, 1994; Czarnicka, 2005; Posada & López, 2011
<i>Rumex conglomeratus</i> Murray (Polygonaceae)	—	19 ± 69	ad	a, b, z, h	p	1.5-2	v, s	Gálvez <i>et al.</i> , 2015
<i>Solanum americanum</i> Mill. (Solanaceae)	3 ± 10	60 ± 208	nv	z	a	1	s	BNT, 2015; Vibrans, 2009
<i>Sonchus oleraceus</i> (L.) L. (Asteraceae)	9 ± 36	63 ± 196	ad	a	a	3	s	Vibrans, 2009; Rita, 2007
<i>Spergula arvensis</i> L. (Caryophyllaceae)	9 ± 36	6 ± 21	nz	a, b	a	1	s	Vibrans, 2009
<i>Verbena litoralis</i> Kunth (Verbenaceae)	44 ± 170	33 ± 91	nv	a	p	1.5	v, s	Vibrans, 2009

de 533 ± 640 semillas.m⁻² en Tibanica y 823 ± 1086 semillas.m⁻² en La Vaca.

De acuerdo a la distribución de la densidad de las especies en las diferentes zonas y profundidades (figura 2), en el humedal Tibanica se evidencia que en la zona norte domina la especie *M. albus*, acompañada de *P. clandestinum*, *Oxalis corniculata*, *Verbena litoralis* y *Pterocaulon virgatum*, las cuales están presentes en su mayoría en las tres profundidades, y una reducción gradual en la densidad de las demás especies. La zona centro

registró la menor cantidad de especies y en su mayoría presentan valores similares de densidad. En la zona sur las especies con mayor densidad fueron *P. clandestinum* y *P. virgatum*. En el humedal La Vaca, la zona norte muestra que las especies con mayor densidad corresponden a *Physalis peruviana*, *Plantago major*, *P. clandestinum*, *Sonchus oleraceus*, *O. corniculata* y *Solanum americanum*. En la zona centro la mayor densidad la registró *V. litoralis*, mientras que en la zona sur corresponde a *P. clandestinum*.

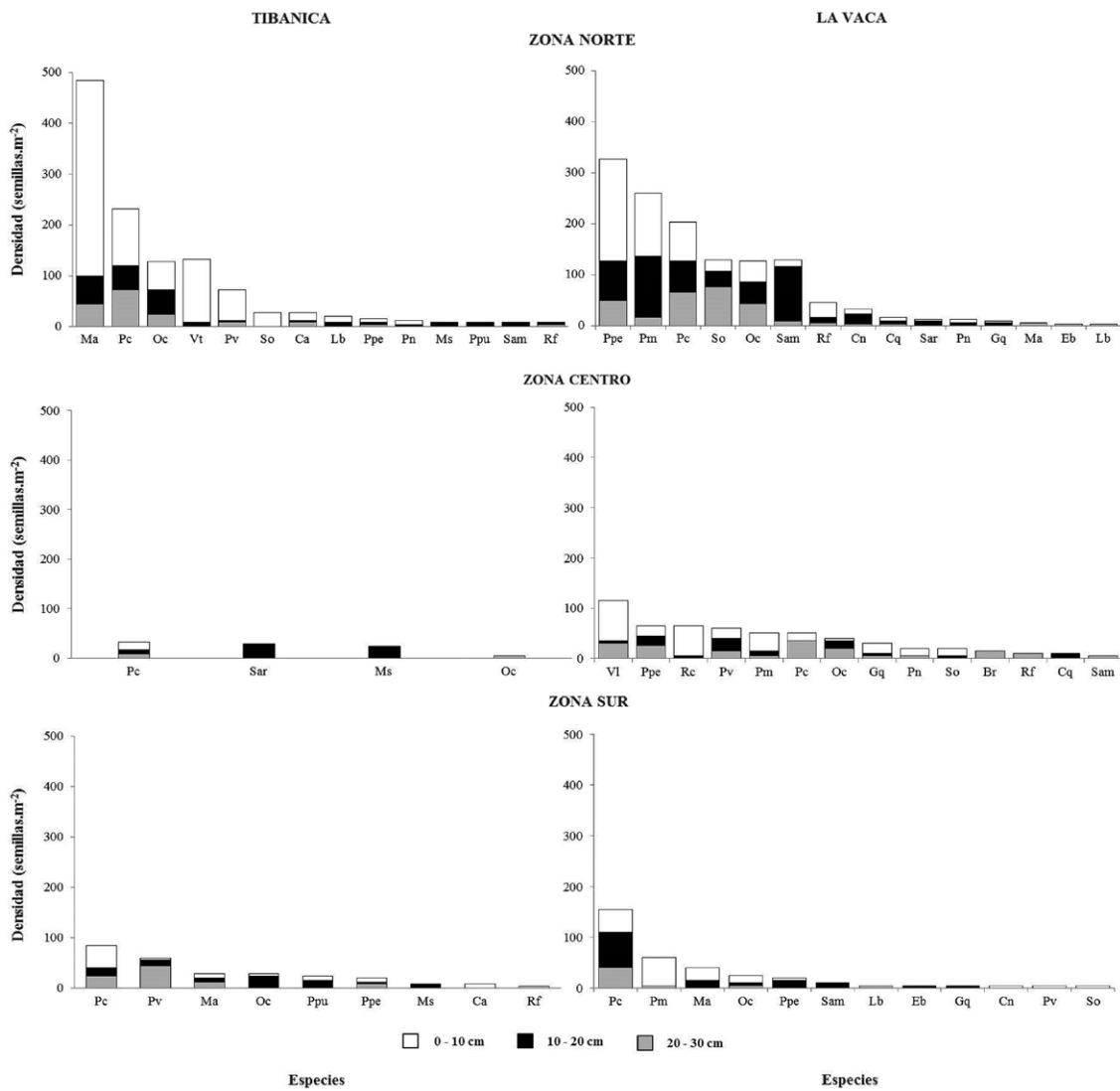


Figura 2. Densidad (semillas.m⁻²) por especie, para las zonas y profundidades establecidas en los humedales Tibanica y La Vaca.

En el humedal Tibanica la densidad difiere significativamente entre las zonas ($F = 9.269$, $gl = 2$, $p = 0.001$), entre profundidad ($F = 3.878$, $gl = 2$, $p = 0.03$) y en la interacción zonas por profundidad ($F = 3.269$, $gl = 4$, $p = 0.022$). Estas diferencias fueron significativas entre la zona norte y las zonas centro ($p = 0.001$) y sur ($p = 0.008$), y entre la profundidad 0-10 cm y 20-30 cm ($p = 0.036$). La zona norte registró la mayor densidad promedio (1184 ± 704 semillas. m^{-2}) respecto a las zonas centro (88 ± 108 semillas. m^{-2}) y sur (264 ± 248 semillas. m^{-2}). Con respecto a la profundidad, la densidad promedio fue mayor hasta los 10 cm (304 ± 489 semillas. m^{-2}) y menor a una profundidad de 20 a 30 cm (88 ± 103 semillas. m^{-2}).

En cuanto al humedal La Vaca, la densidad difiere significativamente entre zonas ($F = 3.775$, $gl = 2$, $p = 0.033$), pero no es significativa entre profundidad ($F = 0.472$, $gl = 2$, $p = 0.628$) y la interacción entre zonas por profundidad ($F = 0.193$, $gl = 4$, $p = 0.94$), indicando que son las condiciones específicas de cada zona las que determinan el número de individuos presente. Estas diferencias fueron significativas ($p = 0.046$) entre la zona norte (1323 ± 1567 semillas. m^{-2}) y sur (340 ± 91 semillas. m^{-2}).

Diversidad

Con respecto a la diversidad en los dos humedales, no se observa una tendencia a aumentar o disminuir con respecto a la profundidad. En el humedal Tibanica la diversidad en las tres zonas es mayor a una profundidad de 10 a 20 cm, mientras que en el humedal La Vaca la diversidad varía diferencialmente entre zonas y profundidades (tabla 1). Sin embargo, estos valores no difieren estadísticamente ($t = 2.067$, $gl = 16$, $p = 0.055$).

DISCUSIÓN

Los estudios de BSG en ecosistemas de humedal se han centrado en las zonas de borde, sometidas a inundación estacional y con presencia de especies vegetales que se asocian según la profundidad

y fluctuaciones del agua (van der Hammen, 1998), donde se han reportado densidades promedio mayores a las registradas en este estudio para la franja terrestre de los humedales Tibanica (384 semillas. m^{-2}) y La Vaca (576 semillas. m^{-2}), como es el caso de Gordon (2000), con 8239 plántulas. m^{-2} y Zepe-da-Gómez et al. (2015), con $35\ 084$ plántulas. m^{-2} , y es similar al encontrado por Montenegro-S et al., (2006), en un parche de vegetación dominado por *Ludwigia peploides*-*Bidens laevis* (662 semillas. m^{-2}) del humedal Jaboque (Bogotá, Colombia).

Las bajas densidades registradas pueden estar asociadas al régimen de disturbios antrópicos a los que se sometieron los dos humedales que han generado condiciones que favorecen el ingreso de especies oportunistas e invasoras terrestres en el BSG, produciendo así la eliminación o desplazamiento de especies propias de estos ecosistemas (Montenegro-S et al., 2006). En áreas con reciente reintroducción de individuos vegetales de especies nativas en los dos humedales (zona norte) es probable que las actividades asociadas a este proceso como la remoción del suelo y la incorporación de enmiendas orgánicas brindaran condiciones que permitieron que especies como *M. albus*, *O. corniculata*, *P. clandestinum*, *P. virgatum*, *S. oleraceus* y *V. littoralis*, tuvieran un rápido crecimiento y una abundante producción de semillas, que entró a formar parte del BSG y generó las altas densidades observadas (Baldwin & Derico, 1999).

Considerando la distribución en profundidad de las semillas (Thompson et al., 1997), la totalidad de las especies registradas en el BSG de los dos humedales presenta un banco de semillas persistente, característico de este tipo de hábitats (Sattkamp et al., 2014). El potencial de formar este tipo de banco de semillas está dado por el pequeño tamaño de las semillas. En este estudio las especies determinadas en el BSG presentaron semillas cuyo tamaño varía entre 0.5 y 3 mm, favoreciendo el enterramiento, lo que les permite escapar de la depredación posdispersión y arribar a sitios con condiciones propicias para su germinación (Peco et al., 2003; Gioria et al., 2012).

Todas las especies herbáceas anuales que integran el BSG de los dos humedales se caracterizan por soportar alteraciones y mayor cantidad de disturbios (De Souza *et al.*, 2006). La capacidad de colonizar hábitats disponibles está asociada a un conjunto de atributos tales como tamaño pequeño de la semilla, alta capacidad de dispersión, ciclo de vida corto, índices de crecimiento relativamente altos, bajo índice de deterioro de la población de semillas en el suelo y curva de dispersión ascendente (Cook, 1980).

Dentro de las especies que registraron valores altos de densidad en la zona norte del humedal Tibanica, de acuerdo a la clasificación del estado de invasión de las especies presentes en los humedales de Bogotá (Díaz-Espinosa *et al.*, 2012), *P. clandestinum* tiene un alto grado de invasión y *Verbena litoralis* (nativa) se considera potencialmente invasora. La especie *P. clandestinum* abarca gran parte del área de estos dos humedales y tiende a invadir las zonas de borde con alto grado de sedimentación y colmatación, penetrando al interior del cuerpo de agua y llegando incluso a trepar sobre las especies acuáticas flotantes (Caro *et al.*, 2012). Así mismo, la especie *V. litoralis* tiene la capacidad de formar parches, especialmente en áreas colmatadas (Pinzón *et al.*, 2012; Vargas *et al.*, 2012).

En los humedales estudiados, la restauración de las comunidades de plantas nativas a través del banco de semillas se puede ver afectada por un gran número de semillas persistentes de especies invasoras, ya que la vegetación recientemente establecida estaría dominada por estas especies (Saatkamp *et al.*, 2014). En los humedales Tibanica y La Vaca la principal especie invasora fue *P. clandestinum*, la cual ocupa un área considerable (Rosselli & Stiles, 2012; Azula, 2014; Zabaleta, 2014), 18 % en Tibanica y 58 % en La Vaca (Díaz-Espinosa *et al.*, 2012). De acuerdo a este estudio, la especie presentó una alta densidad de semillas en el suelo y, teniendo en cuenta que se caracteriza por la extraordinaria reproducción vegetativa por rizomas y estolones que impide el establecimiento de otras especies vegetales (Caro *et al.*, 2012), se hace necesario

implementar estrategias como la erradicación manual, competencia con otras especies y tratamientos de sombra para superar la barrera que impone en relación con el destino de las semillas de especies nativas (Vargas, 2011; Vargas *et al.*, 2012).

Los requisitos de germinación de las especies pueden interactuar con disturbios de diferente tipo e intensidad y modificar de esta forma la abundancia de semillas del suelo (Saatkamp *et al.*, 2014). En estos humedales, los diferentes disturbios antrópicos pudieron agotar el banco de semillas de especies nativas y aumentar la presencia de especies no nativas, donde predominan las plantas anuales que pueden indicar un bajo potencial de restauración, situación que ya ha sido reportada en estudios realizados en pastizales sometidos a diferentes disturbios (López-Toledo & Martínez-Ramos, 2011; Auestad *et al.*, 2013).

CONCLUSIONES

El BSG de los humedales evaluados está conformado principalmente por especies cultivadas, naturalizadas y adventicias que se asocian a áreas disturbadas, en las que predomina el ciclo de vida anual y la estrategia de dispersión anemócora. Dentro de las cuales sobresalen por sus valores de densidad *M. albus* y *P. clandestinum* en el humedal Tibanica, y *P. peruviana*, *P. clandestinum* y *P. major* en el humedal La Vaca.

Teniendo en cuenta que las especies registradas en el BSG no son propias de los ecosistemas de humedal, es importante que en el marco de los procesos de restauración ecológica que se adelantan actualmente se concentren esfuerzos en superar la barrera que impone el pastizal dominado por *P. clandestinum*, en relación con la incorporación de semillas de especies nativas en el suelo a través de la combinación de estrategias como eliminación manual de la matriz de pastos, tratamientos de sombra y enriquecimiento con semillas de individuos de especies herbáceas y leñosas propias de estos ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Subdirección Científica del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis por la financiación y apoyo a la investigación. A Robert Leal Pulido, de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, por su apoyo durante el desarrollo de la investigación. A los investigadores Gilberto Emilio Mahecha y Gustavo Morales del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis y a Orlando Vargas, de la Universidad Nacional de Colombia, por su colaboración en la determinación taxonómica de algunas de las especies vegetales.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcaldía Mayor de Bogotá D. C.** (2004). Decreto 190, por medio del cual se compilan las disposiciones contenidas en los Decretos Distritales 619 de 2000 y 469 de 2003, que conforman el Plan de Ordenamiento Territorial (POT) de Bogotá D. C. Recuperado de <http://www.alcaldiabogota.gov.co/sisjur/normas/Norma1.jsp?i=13935>
- Auestad, I., Rydgren, K., & Spindelbock, J. P.** (2013). Management history affects grassland seed bank build-up. *Plant Ecology*, 214(12), 1467-1477.
- Azula, M. C.** (2014). Actualización de la caracterización biótica y física de la Zona de Manejo y Preservación Ambiental (ZMPA) del Parque Ecológico Distrital de Humedal Tibanica. Bogotá: Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.
- Baldwin, A. H., & Derico, E. F.** (1999). The seed bank of a restored tidal freshwater marsh in Washington, D.C. *Urban Ecosystems*, 3, 5-20.
- Barranco, F.** (2007). Fisiografía y suelos. En: Instituto de Estudios Ambientales (IDEA): Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (pp. II-42–II-51). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- Barranco, F. & Bettín, M.** (2007). Aguas subterráneas. En IDEA: Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (pp. II-64–II-68). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- Bedoya-Patiño, J. G., Estévez-Varón, J. V., & Castañón-Villa, G. J.** (2010). Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 14(2), 77-91.
- Bettín, M.** (2007a). Clima. En IDEA: Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (pp. II1-II4). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- Bettín, M.** (2007b). Geología y geomorfología. En IDEA: Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (p. II-20). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- Bhargava, A., Shukla, S., & Ohri, D.** (2008). Implications of direct and indirect selection parameters for improvement of grain yield and quality components in *Chenopodium quinoa* Willd. *International Journal of Plant Production*, 2(3), 184-191.
- Bahamas National Trust -BNT.** (2015). *Solanum americanum*. Recuperado de <http://www.levypreserve.org/Plant-Listings/Solanum-americanum>
- Bossuyt, B., & Honnay, O.** (2008). Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*, 19, 875-884.
- Cárdenas, C. de los Á., Posada Vergara, C., & Vargas, O.** (2002). Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotrópicos*, 15(1), 51-60.
- Caro, A., Díaz Espinosa, A., & Díaz, J.** (2012). *Pennisetum clandestinum*. En Díaz-Espinosa et al. (eds.), Catálogo de plantas invasoras de los humedales de Bogotá (pp. 87-91). Bogotá D. C.: Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Restauración Ecológica-Universidad Nacional de Colombia.
- Centre for Agriculture and Bioscience International (Cabi).** (2015a). *Pennisetum clandestinum*. Recuperado de <http://www.cabi.org/isc/datasheet/39765>
- Centre for Agriculture and Bioscience International (Cabi).** (2015b). *Persicaria nepalensis*. Recuperado de <http://www.cabi.org/isc/datasheet/42690>
- Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (Conabio).** (2015). Tomate (*Physalis*

- peruviana*). Recuperado de <http://bios.conabio.gob.mx/especies/6058020>
- Cook, R.** (1980). The biology of seeds in the soil. En Solbrig, O.T. (ed.), *Demography and evolution in plant populations* (pp. 107-129). Oxford, UK.: Blackwell Scientific Publications.
- Czarnecka, J.** (2005). Seed dispersal effectiveness in three adjacent plant communities: xerothermic grassland, brushwood and woodland. *Annales Botanici Fennici*, 42, 161-171.
- De Souza, M., Maia, F. C., & Pérez, M. A.** (2006). Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia*, 23(1), 33-44.
- Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente (Dama).** (2006). Política de humedales del Distrito Capital (1^{era} edición). Bogotá D. C.: Alcaldía Mayor de Bogotá. Recuperado de http://ambientebogota.gov.co/c/document_library/get_file?uuid=b3186a1c-c2a6-4cae-8e85-3eaecfee4fb7&groupId=55886
- Díaz-Espinosa, A. M., Díaz-Triana, J. E., & Vargas, O.** (2012). Catálogo de plantas invasoras de los humedales de Bogotá. Bogotá D. C.: Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia y Secretaria Distrital de Ambiente.
- Febles-Patrón, F.-P., Novelo López, J., & Batllori Sampedro, E.** (2007). Efecto de factores abióticos en el desarrollo de raíces primarias, crecimiento y supervivencia de propágulos en *Rhizophora mangle* L. *Madera y Bosques*, 13(2), 15-27.
- Galvéz, F.** (2015). *Rumex conglomeratus*. Recuperado de <http://www.floravascular.com/index.php?spp=Rumex%20conglomeratus>
- García-Franco, J. G., & Rico-Gray, V.** (1997). Dispersión, viabilidad, germinación y banco de semillas de *Bdallophyton bambusarum* (Rattlesiaceae) en la costa de Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 45(1), 87-94.
- Gioria, M., Pyšek, P., & Moravcová, L.** (2012). Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia*, 84(2), 327-350.
- Gordon, E.** (2000). Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Revista de Biología Tropical*, 48(1), 25-42.
- Hammer, Ø.** (2015). Past (Versión 3.10) [Windows]. Oslo, Noruega: University of Oslo. Recuperado de <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Hernández, C., & Nates, J.** (2007). Evaluación ecológica. En IDEA: Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (p. VIII-1). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- Hernández, C., & Valenzuela, E.** (2007). Clasificación. En IDEA: Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (pp. I-10-I-12). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- Herrera, M., & Campos, J. A.** (2010). Flora alóctona invasora en Biskaia. Biskaia, España: Instituto para la Sostenibilidad de Biskaia. Recuperado de http://editaefa.com/aeafa/PDF/Herrera/Flora_castellano.pdf
- International Business Machines Corp (IBM).** (2010). IBM SPSS Statistics (Versión 19.0) [Windows]. New York: IBM. Recuperado de <http://www.ibm.com/analytics/us/en/technology/spss>
- Instituto de Estudios Ambientales (IDEADE, P. U. J.).** (2009). Plan de Manejo Ambiental del Humedal de La Vaca. Bogotá D.C.: Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.
- López-Toledo, L., & Martínez-Ramos, M.** (2011). The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(2), 663-678.
- Mcnicoll, M. B., & Augspurger, C. K.** (2010). A comparison of vegetation and seed bank community structure in a sand prairie in Illinois, U.S.A. *The American Midland Naturalist*, 164(1), 136-150.
- Missouri Botanical Garden.** (2016). *Chamaemelum nobile*. Recuperado de <http://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?kempercode=b144>
- Monsalve, C., & Cano, A.** (2003). La familia Brassicaceae en la provincia de Huaylas, Áncash. *Revista Peruana de Biología*, 10(1), 20-32.
- Montenegro-S, A. L., Ávila Parra, Y. A., Mendivelso-Ch., H. A., & Vargas, O.** (2006). Potencial del banco de semillas en la regeneración de la vegetación del

- humedal Jaboque, Bogotá, Colombia. *Caldasia*, 28(2), 285-306.
- Nishihiro, J., Nishihiro, M. A., & Washitani, I.** (2006). Restoration of wetland vegetation using soil seed banks: lessons from a project in Lake Kasumigaura, Japan. *Landscape and Ecological Engineering*, 2(2), 171-176.
- Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sánchez, A. M., & Azcárate, F. M.** (2003). Seed size shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research*, 13(1), 87-95.
- Peralta, J., & Royuela, M.** (2015). *Malva sylvestris* L. Recuperado de http://www.unavarra.es/herbario/html/Malv_sylv.htm
- Pinzón, Y., Díaz Espinosa, A., & Díaz, J. E.** (2012). *Rumex spp.* En Díaz-Espinosa et al. (eds.), Catálogo de plantas invasoras de los humedales de Bogotá (pp. 130-135). Bogotá: Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Restauración Ecológica-Universidad Nacional de Colombia.
- Posada, J. A., & López, M. T.** (2011). Plantas acuáticas del altiplano del oriente antioqueño, Colombia. Rionegro, Colombia: Grupo de Limnología y Recursos Hídricos-Universidad Católica de Oriente. Recuperado de <http://www.ianas.org/books/plantasAcuaticas.pdf>
- Renobales, G., & Sallés, J.** (2001). *Chamaemelum nobile*: morfología y ecología. Recuperado de <http://www.missouribotanicalgarden.org/PlantFinder/PlantFinderDetails.aspx?kempercode=b144>
- Rita, J.** (2007). *Sonchus oleraceus* L. Recuperado de <http://herbarivirtual.uib.es/cas-ub/especie/4274.html>
- Rosselli, L., & Stiles, G.** (2012). Wetland habitats of the Sabana de Bogotá Andean Highland Plateau and their birds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 22(3), 303-317.
- Saatkamp, A., Poschlod, P., & Venable, L.** (2014). The Functional Role of Soil Seed Banks in Natural Communities. En Gallagher (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (3^{era} ed., p. 304). London, UK: College of Agricultural Banking International (Cabi).
- Thompson, K., Bakker, J. P., & Bekker, R. M.** (1997). The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tolaba, J. A.** (2006). Flora del Valle de Lerma-Serie Flora. *Aportes Botánicos de Salta*, 7(18), 1-48.
- Valenzuela, E., Silva, A. & Hernández, C.** (2007). Ubicación y delimitación. En: IDEA: Plan de manejo ambiental humedal Tibanica (p. I-1). Bogotá D. C.: Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá.
- van der Hammen, T.** (1998). Plan ambiental de la cuenca alta del Río Bogotá. Análisis y orientaciones para el ordenamiento territorial. Bogotá D. C.: Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR).
- van der Hammen, T., Stiles, F. G., Rosselli, L., Chisacá Hurtado, M. L., Camargo Ponce de León, G., Guillot Monroy, G., & Rivera Ospina, D.** (2008). Protocolo de recuperación y rehabilitación ecológica de humedales en centros urbanos (1^{era} ed.). Bogotá: Secretaria Distrital de Ambiente.
- Vargas, J. O.** (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2), 221-246.
- Vargas, O., Díaz Espinosa, A., & Díaz, J. E.** (2012). *Verbena litoralis*. En Díaz-Espinosa et al. (eds.), Catálogo de plantas invasoras de los humedales de Bogotá (p. 248). Bogotá: Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Restauración Ecológica-Universidad Nacional de Colombia.
- Vargas, O., Díaz, J. E., Reyes, S. P., & Gómez, P. A.** (2012). Guías técnicas para la restauración ecológica de los ecosistemas de Colombia. Bogotá: Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Grupo de Restauración Ecológica-Universidad Nacional de Colombia. Recuperado de <https://www.researchgate.net/publication/260365693>
- Vargas-Rincón, C., Sánchez-León, G., & Jiménez-Morales, P.** (2013). La producción de metabolitos secundarios en la familia Brassicaceae. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 9(2), 282-305.
- Velásquez, J.** (1994). Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Vibrans, H.** (2009). Malezas de México. Recuperado de <http://www.conabio.gob.mx/>

malezademexico/2inicio/paginas/lista-plantas.htm

Villagrán, C., & Castro, V. (2004). Ciencia indígena de los andes del norte de Chile (1^{era} ed.). Santiago de Chile: Editorial Universitaria.

Zabaleta, Á. M. (2014). Actualización de la caracterización biótica y física de la Zona de Manejo y Preservación Ambiental (ZMPA) del Parque Ecológico

Distrital de Humedal La Vaca. Bogotá: Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.

Zepeda-Gómez, C., Lot, A., Antonio-Nemiga, X., & Manjarrez, J. (2015). Evaluación del banco de semillas y su importancia en la rehabilitación de la vegetación de humedales del centro de México. *Botanical Sciences*, 93(4), 695-707.

