

## Vegetación acuática en lagunas de rebalse del Río Orinoco (sector Orinoquia, Venezuela).

### Aquatic vegetation in overflow lagoons of the Orinoco River (Orinoquia Sector, Venezuela).

Elizabeth Gordon-Colón<sup>1</sup>, Lourdes Suárez-Villasmil<sup>1</sup> y Ana María Quevedo<sup>1</sup>

#### Resumen

Durante la temporada de la sequía del año 2010 se estudió la vegetación acuática en nueve lagunas de la planicie de inundación ubicadas en la cuenca del río Orinoco. La riqueza total fue de 35 especies distribuidas en: Monocotiledóneas (cinco familias y 16 especies), Dicotiledóneas sensu lato (nueve familias y 15 especies) y Pteridofitas (tres familias y cuatro especies). Las familias Cyperaceae, Poaceae y Onagraceae fueron las de mayor riqueza y el grupo dominante fueron las emergentes o helófitas (22 especies). En siete lagunas la riqueza total varió entre 5 y 18 especies. Las especies con mayor número de veces de aparición fueron en orden: *Salvinia sprucei* Kuhn, *Ludwigia inclinata* (L.f.) M. Gómez, *Pistia stratiotes* L., *Salvinia auriculata* Aubl., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms y *Paspalum repens* P. J. Bergius; las dos últimas con mayor cobertura. La riqueza total y la de las emergentes se correlacionaron con la distancia al río. La  $\beta$ -diversidad entre las lagunas fue alta, exceptuando las más cercanas entre sí, sugiriendo alto recambio de especies, probablemente a limitaciones en la dispersión y colonización de estas plantas. La correlación entre la distancia geográfica y la similitud en la composición de especies entre las lagunas estudiadas no fue significativa. Los resultados sugieren alta heterogeneidad entre la vegetación asociada a estas lagunas. La riqueza total y composición de especies no depende solamente de la distancia de las lagunas al río, también a las características propias de cada una, determinadas por la geología, geomorfología y dinámica del río, produciendo cambios físico-químicos del agua y de los sustratos potenciales para la colonización y propagación de las plantas acuáticas.

**Palabras claves:** Planicie de inundación, conectividad, estructura de la comunidad, plantas acuáticas, Venezuela.

#### Abstract

During the drought season of 2010, aquatic vegetation was studied in nine lagoons of the floodplain located in the Orinoco River basin. The total richness was 35 species distributed in: Monocotyledoneae (five families and 16 species), Dicotyledoneae (nine families and 15 species) and Pteridophyta (three families and four species). The families Cyperaceae, Poaceae and Onagraceae were the richest, and the emergent or helophytes was the dominant group (22 species). In seven lagoons aquatic plants were recorded, with total richness varying between five and 17 species. The most frequent species were: *Salvinia sprucei* Kuhn, *Ludwigia inclinata* (L.f.) M. Gómez, *Pistia stratiotes* L., *Salvinia auriculata* Aubl., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms and *Paspalum repens* P. J. Bergius. The last two species with greater coverage total. The total richness and the

<sup>1</sup>Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas 1041-A, Venezuela. <sup>1</sup>Miembros Activos del Grupo Humedales de Venezuela. Correo electrónico: elizabeth.gordon@ciens.ucv.ve; egordoncolon@gmail.com

emergent were correlated with the distance to the river. The  $\beta$ -diversity among the lagoons was high, except the ones closest to each other, suggesting that the replacement of the species is attributable to the limitations in the dispersion and colonization of these plants. The correlation between the geographic distance and the similarity in the species composition between the lagoons studied was not significant. The results suggest that the total richness and composition of the species depends not only on the distance of the lagoons to the river, but also on the characteristics of each one, the geology, the geomorphology and the dynamics of the river, producing physicochemical changes in water and potential substrata for colonization and propagation of aquatic plants, which explains the high heterogeneity among the vegetation associated to these lagoons.

**Keywords:** Floodplains, connectivity, community structure, aquatic plants, Venezuela.

## Introducción

Los grandes ríos tropicales, poseen extensas llanuras aluviales y deltas, son importantes fuentes de nutrientes y sedimentos para los ambientes marinos, contribuyen al balance global de carbono y proveen servicios a los ecosistemas asociados a ellos con su alta productividad biológica (Hamilton, 2010). El río Orinoco tiene una llanura aluvial que se extiende más o menos paralelo a él, aproximadamente 600 km desde el delta hasta la confluencia del río Meta (Lewis Jr. *et al.* 2000), la cual incluye áreas inundadas por su desbordamiento, y zonas sujetas a inundaciones estacionales por fuentes locales que drenan a través de la llanura aluvial hacia el río (Lewis Jr. *et al.* 2000). El régimen hidrológico es considerado el factor clave en el funcionamiento ecológico y en los patrones de biodiversidad del sistema de planicie de inundación (Montoya *et al.* 2011). El ciclo hidrológico anual en el Orinoco está definido por dos estaciones: inundación, y aislamiento, cuando el río está conectado o desconectado de su llanura aluvial, respectivamente, lo que determina que algunos humedales permanecen continuamente conectados al mismo (Lewis *et al.* 2000), mientras que otros estén aislados, excepto durante el pulso de

inundación del río (*sensu* o véase: Junk *et al.* 1989).

La desconexión del canal principal del río Orinoco se da en el lapso de sequía, período de aislamiento o fragmentación que conlleva a que los cuerpos de agua (ej. caños y lagunas) se desconecten unos de otros (Lewis Jr. *et al.* 2000; Montoya *et al.* 2011), apareciendo separados como unidades espacialmente discretas sin conexión hidrológica lateral (Thomaz *et al.* 2007). La conexión o no de la llanura al río puede influir en la riqueza y composición de la vegetación de acuática (Bornette *et al.* 1998; Maltchik *et al.* 2007; Dittrich *et al.* 2016; Marchettia & Scarabottiba, 2016), en la distribución espacial de los grupos ecológicos que se espera respondan a la inundación con estrategias ecológicas y biológicas similares (Mormul *et al.* 2015), y en general en los patrones e intensidad de las interacciones biológicas (Riis & Biggs, 2001; Schneider *et al.* 2015).

En el sistema río-planicie del Orinoco se han abordado aspectos geológicos, químicos, clasificación y calidad de las aguas (Lewis Jr., 1998; Weibezahn *et al.* 1990; Hamilton & Lewis Jr., 1987, 1990; Mora *et al.* 2007, 2009), y el efecto de la estacionalidad hidrológica

sobre diversos grupos de organismos (Montoya *et al.* 2011). Lasso *et al.* (2010, 2014) resumen diversos aspectos señalados previamente, y abordan lo referente a la biodiversidad de la cuenca del Orinoco. Las plantas acuáticas (macrófitas) son fundamentales para el mantenimiento y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y de los humedales asociados a ellos (Cronk & Fennessy, 2001; Lacoul & Freedman, 2006; Chambers *et al.* 2008; Bornette & Puijalon, 2011; Schmidt-Mumm & Janauer, 2014; Mitsch & Gosselink, 2015). Sin embargo, a pesar de su valor ecológico la información sobre este grupo no es muy abundante en el sistema lagunar del Orinoco o lagunas de rebalse (Colonnello 1990). En ellos destacan los trabajos de Sánchez & Vásquez (1986) en el Bajo Orinoco, Rodríguez & Betancourt (1999), Rodríguez *et al.* (2007) y Díaz-P. (2009) en el Orinoco Medio. Rial (2014) describió algunas comunidades de plantas acuáticas en los humedales de la cuenca del Orinoco, y Colonnello *et al.* (2014) explicaron las características generales de las lagunas de rebalse del Orinoco. Otras investigaciones comprenden caracterización de la vegetación acuática de tributarios de la cuenca del Orinoco (Sánchez *et al.* 1985; Velásquez & Gordon, 1986), y del Delta (Colonnello *et al.* 1993; Colonnello, 1995, 1996, 2004).

Los planes del estado venezolano, implican el uso de los recursos acuáticos de la cuenca del río Orinoco de manera directa o indirecta (represas, minería, pesquería, industrias). Este trabajo tuvo como objetivo analizar el efecto de la distancia al río sobre la riqueza y composición de especies de plantas acuáticas presentes en lagunas del rebalse, considerando que la conectividad hidrológica (lateral y longitudinal) es uno de los aspectos más afectados cuando ocurren intervenciones humanas que modifican el régimen hidrológico natural de los ríos (Montoya *et al.*

2011). El tema es poco investigado en el sistema río-planicie del Orinoco, por lo que es importante conocer aspectos sobre la composición y distribución las plantas acuáticas en éstos ecosistemas, lo cual es indispensable para el manejo del recurso agua y vegetación acuática en general (Ciecierska & Kolada, 2014).

## **Materiales y Métodos**

### *Área de estudio.*

El área de estudio se ubica sobre el río Orinoco, en el sector Palital (municipio Independencia) situado en la Altiplanicie inundable de los Llanos orientales al sur del estado Anzoátegui. El clima dominante es cálido, con una temperatura media anual entre los 27 y 28 °C, con un régimen pluviométrico biestacional, que se caracteriza por la alternancia de una pronunciada estación seca de cuatro a cinco meses entre noviembre y marzo o abril, con un período húmedo menos prolongado de tres a cuatro meses (de Stefano & Huber, 2007). En la cercanía de Ciudad Bolívar la precipitación total anual es de 1.000 mm/año (Silva León, 2005), y en el Tigre es de 1016 mm (COPLANARH, 1974).

Desde el punto de vista geológico en el área de estudio se distinguen cuatro unidades diferenciadas en: depósitos lacustres, aluviones recientes del río Orinoco acumuladas en el margen río, Formación Mesa y afloramientos del Complejo Imataca. La Formación Mesa de origen sedimentario (Cuaternario, Pleistoceno); las “Mesas Orientales” en Venezuela representan el bloque más grande y uniforme de la Formación Mesa, con suelos altamente meteorizados, ácidos, constituidos por capas superficiales muy arenosas dominadas por cuarzo; con variables aumentos de arcillas (predominando las caolinitas), con la profundidad; con bajas saturaciones en bases intercambiables y de materia orgánica, que los convierte en suelos de muy baja fertilidad y

con poca retención de humedad (COPLANARH, 1974; Schargel, 2007; 2015), categorizadas como oligotróficas (Schargel & Aymard citado por Huber, 2007). El Complejo Imataca es una secuencia sedimentaria altamente metamorfizada, al Norte del Escudo de Guayana, que junto al resto del Macizo Guayanés tienen una de las formaciones más antiguas de la Tierra, que se caracteriza por la presencia de gneis, anfibolitas piroxénicas, cuarcitas ferruginosas, intrusionados por rocas graníticas y diques basálticos (<http://www.petroleoamerica.com>).

La vegetación dominante es de sabanas arboladas hasta inarboladas, están ubicadas dentro de la zona de vida Bosque Seco Tropical (*sensu*: Ewel & Madriz, 1968), las cuales están dominadas por una matriz herbácea de *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze, con la presencia de árboles, entre los que destacan: *Curatella americana* L. (“Chaparro”), *Bowdichia virgilioides* Kunth (“Alcornoque”) y *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (“Manteco”) como los elementos más abundantes (Huber, 2007).

La cuenca del Orinoco está dividida en 10 % de Alto Orinoco, 60 % de Orinoco Medio y 30 % de Bajo Orinoco (Silva, 2005). El flujo del Bajo Orinoco, sección donde se realizó este trabajo, se deriva del escudo Guayana (35%), de los Andes y las montañas costeras (15%), y de los Llanos (50%), cuya descarga ( $m^3/s$ ) puede variar estacionalmente por un factor de 10, con la máxima en agosto y la mínima en marzo, en donde la profundidad del agua del río muestra rápidos cambios en respuesta a la precipitación (Mora *et al.* 2009). Por su parte, la planicie de inundación está sometida a un pulso anual de inundación, que no depende de la precipitación local, desde los meses de julio hasta noviembre, con una duración y profundidad que varía de acuerdo a la posición geomorfológica entre 0,5 a 1 m hasta 10 m (Díaz & Rosales, 2006).

En la Figura 1 se muestra la ubicación del área de estudio, y las localidades de muestreo cuyas coordenadas se indican en la Tabla 1. Previamente mediante el uso de una imagen reciente del satélite SPOT 5 y con la orientación de un GPS (Sistema de Posición Geográfica), fueron posicionadas sus coordenadas UTM, utilizando el Datum WGS84 y trabajando con un error promedio (precisión del GPS) de 6,5 m.

En general, las lagunas se caracterizan por un pH neutro ( $7 \pm 0,56$ ); en los sectores Macapaima y Bañador (ubicadas en el lado derecho de la zona de estudio) el agua es ligeramente ácida; en el área del El Caimán y Las Palometas el pH se sitúa entre 7,58 y 7,83 (ligeramente alcalino); en las lagunas restantes el pH fue neutro e igual al del Río Orinoco. Respecto a la conductividad del agua la media fue  $48,23 \pm 16,88 \mu S/cm$ , con valores mínimos en Guarampo ( $25 \mu S/cm$ ), y máximos en Los Ramoneros ( $76 \mu S/cm$ ) y en el río Orinoco fue de  $42 \mu S/cm$  (datos de Ramón Montero no publicados Tabla 1). En el Bajo Orinoco hay fuertes cambios estacionales e interanuales de los cationes disueltos y varios elementos trazas, cuyas escalas de variabilidad son afectados por el clima y los factores hidrológicos; así el pH, alcalinidad, conductancia, concentraciones de cationes disueltos (Na, K, Ca y Mg) son más altos en aguas bajas, contrariamente las de sólidos suspendidos y disueltos de Fe, Mn y Cu son más elevados en aguas altas (Mora *et al.* 2009).

#### *Trabajo de campo*

Entre el 19 y 26 de enero 2010 (temporada de sequía), se realizó el muestreo en las lagunas y caños situados en la planicie de inundación del Río Orinoco señaladas en la Tabla 1. En cada sitio se realizaron recorridos a pie, y con el uso de un bote para cubrir la zona donde se hallaban plantas acuáticas. Para obtener el inventario general por cuerpo de agua, y en

consecuencia la composición de especies y de los grupos ecológicos se recolectaron especímenes botánicos, que se procesaron por las técnicas tradicionales de prensado y alcoholizado de muestras vegetales para su posterior proceso de secado e identificación en el laboratorio y herbario. Con base a la información bibliográfica (Sánchez & Vásquez, 1986; Rodríguez & Betancourt, 1999; Rodríguez *et al.* 2007), sobre las especies dominantes en lagunas de rebalse del Orinoco (*Paspalum repens* P. J. Berg., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Cyperus blepharoleptos* Steud. (*Oxycaryum*

*cubense*), se estimó sólo la cobertura de dichas especies con base a la escala de abundancia-dominancia propuesta por Braun-Blanquet (1979) en una parcela de área de 10 x 10 m<sup>2</sup>. Simultáneamente, se observaron indicios de perturbación por actividades antrópicas (tala, quema, disposición de desechos sólidos), diferenciándose en leve (L), moderada (M) y fuerte (F), así como presencia o no de vegetación acuática y arbórea (Tabla 1). Asimismo, se hizo una descripción del tipo de borde o costa (abrupta, suave), tipo de sustrato (arenoso, rocoso) de la zona litoral de cada cuerpo de agua.

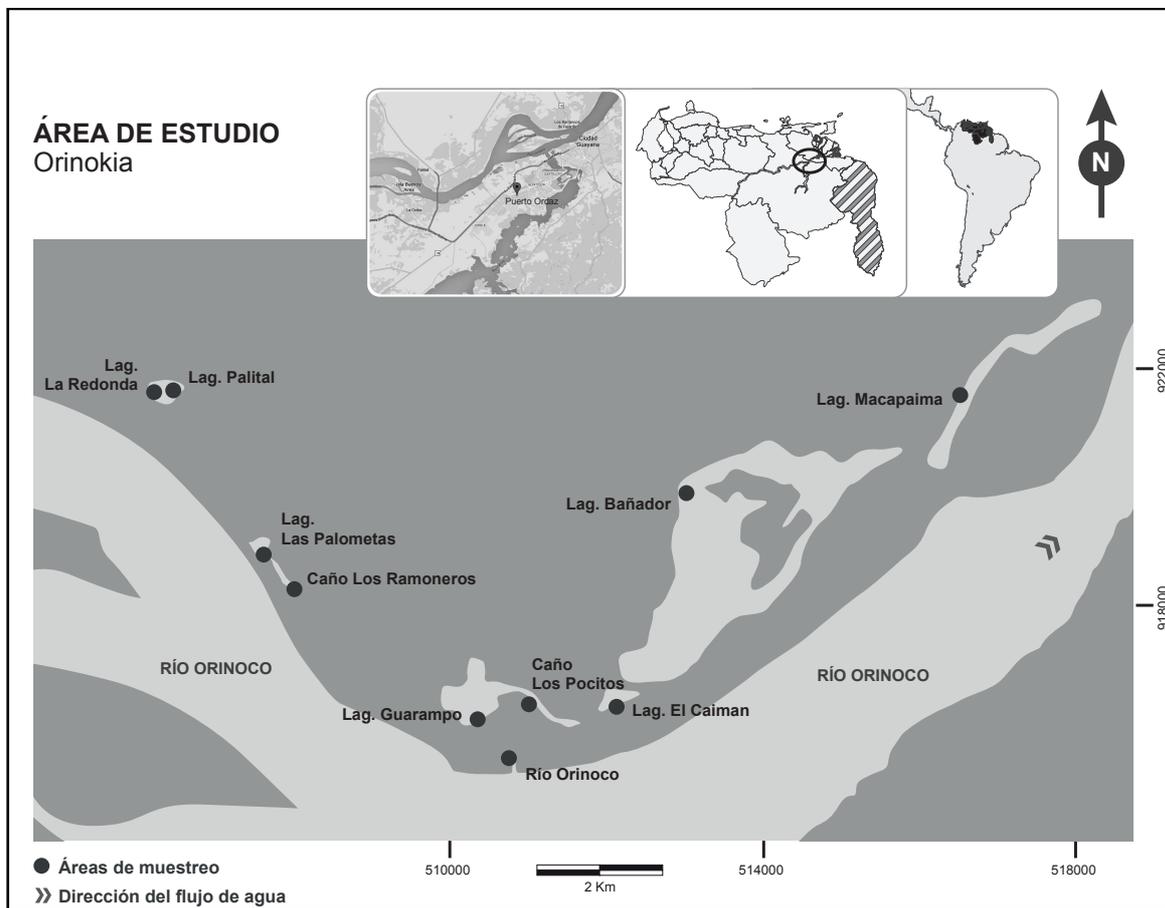


Figura 1. Ubicación nacional y regional del área de estudio (de Ramón Montero, no publicado; modificado por Daniel García).

#### Trabajo de laboratorio

En el laboratorio se identificaron las muestras botánicas colectadas, mediante el uso de bibliografía especializada (Velásquez, 1994;

Rial, 2009), consulta a expertos, comparación con el material depositado en el Herbario Nacional (VEN), y con el del Herbario del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas

(LEPA, IZET, UCV), en el cual se depositaron los especímenes botánicos. Los nombres científicos de las especies de plantas se revisaron utilizando la bibliografía disponible para tal fin (Duno *et al.* 2007; Hokche *et al.* 2008), y a través de la consulta en páginas web, entre otras la colección neotropical del Field Museum (<http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>), la base de datos Trópicos del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), y <https://en.wikipedia.org/>. Una vez identificadas los especímenes de herbario, se elaboró la lista de especies presentes, donde se indica su nombre vulgar o común, grupo taxonómico (Dicotiledóneas, Monocotiledóneas, Pteridofitas, con sus respectivas familias) y ecológico (forma de vida). Para la clasificación de las plantas por forma de vida se usó la terminología de Sculthorpe (1969).

#### *Análisis de Datos*

Las distancias (Km) entre las lagunas se calcularon a partir de sus coordenadas

geográficas, y la de cada laguna respecto al río Orinoco se hizo trazando una línea recta perpendicular desde cada una de ellas hasta el punto más cercano al borde del río Orinoco, con lo cual dependiendo de la cercanía o no al río se estableció como gradiente de conexión o conectividad respecto al río.

La riqueza de especies se definió como el número de especies presentes en cada laguna (Bini *et al.* 2001), la cual fue relacionada con la distancia de las lagunas al río, mediante el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ) (Hammer 1999-2015b). La beta-diversidad se estimó a través del complemento del Índice Sorensen:  $S=1-2w/(a+b)$ , donde **a** y **b** representan el número de especies en cada comunidad y **w** es el número de especies comunes entre ambas comunidades. Este índice mide la similitud o disimilitud en la composición de especies entre las comunidades estudiadas (Whittaker, 1960).

Tabla 1. Coordenadas geográficas, tipo de hábitat, distancia al río, tipo de vegetación (Veg.) acuática y/o arbórea y nivel de perturbación por actividades humanas (L: leve, M: moderada y F: fuerte) de las localidades señaladas en la Figura 1. \*La distancia aproximada se calculó trazando una línea recta desde el río hasta el sitio de muestreo. Coordenadas en Google Earth: Zona 20

Localidad	Tipo de Hábitat	Norte	Este	*Distancia (Km)	<sup>1</sup> pH	<sup>2</sup> Cond. (µS/cm)	Veg. Arbórea	Veg. Acuática	Perturbación
Los Pocitos	Caño	916395,50	511470,50	0,80	7,20	43,90	Presente	Parches aislados	F
Los Ramoneros	Caño	918910,00	508012,00	0,27	7,19	76,35	Presente	Escasa	F
El Caimán	Laguna	916676,00	512406,00	0,98	7,58	38,00	Presente	No	M
Macapaima	Laguna	919959,50	517597,50	1,25	6,27	55,00	Presente	Si	L
Bañador	Laguna	919117,00	513783,00	2,53	6,00	38,30	Presente	Si	F
Las Palometas	Laguna	917078,69	509823,68	0,25	7,83	49,00	Presente	Escasa	F
Palital	Laguna	921307,00	506897,00	0,84	7,13	54,70	Presente	Si	L
La Redonda	Laguna	921211,00	506702,00	0,72	7,12	43,00	Presente	Si	M
Guarampo	Laguna	916427,00	510678,00	0,81	7,13	24,60	Presente	No	F
Orinoco	Río	915577,00	510700,00	0,00	7,13	42,40	Presente	No	

1 y 2: Valores de pH y conductividad proporcionados por Ramón Montero (No publicados)

Para determinar si la similitud en la composición de especies tiene relación con la distancia geográfica entre las lagunas se aplicó la prueba de Mantel (Mantel & Valand, 1970), midiendo la similitud entre sitios con el índice de Sørensen y la distancia geográfica entre ellas en Km, que se calculó a través de la extensión XLSTAT 2017 de Excel (<https://www.xlstat.com>). La ordenación de las especies de plantas acuáticas se realizó mediante un análisis de correspondencia (AC), para determinar si existe algún patrón en la distribución de las especies respecto a las lagunas, para ello se usó la matriz de presencia o ausencia de todas las especies. Las correlaciones de Spearman, las similitudes entre lagunas y el AC se hicieron a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer, 1999-2015a).

## Resultados y Discusión

### *Composición general de la vegetación*

En la mayoría de las lagunas muestreadas, la vegetación circundante era del tipo bosque estacionalmente inundable, y en casi todas

ellas había evidencia de perturbación por actividades antropogénicas, tales como quema, tala, senderos o caminerías y presencia de desechos sólidos, con variada intensidad (Ligero o débil, moderado y fuerte) (Tabla 1).

La Tabla 2 contiene el listado de las especies de plantas acuáticas, diferenciadas de acuerdo al grupo biológico (Monocotiledóneas, Dicotiledóneas y Pteridofitas) y de su forma de vida (E: emergente; FA: flotante arraigada; FL: flotante libre y S: sumergidas) presentes en las lagunas muestreadas. La riqueza total fue de 35 especies; de ellas las Monocotiledóneas (Monocots) tuvieron 16 especies distribuidas en cinco (5) familias (3,2 especies/familia), con las Cyperaceae como la familia de mayor riqueza (7 especies), seguidas de Poaceae con cuatro especies. Las Dicotiledóneas (Dicots) presentes con 15 especies, repartidas en nueve familias (1,7 especies/familia), con las Onagraceae con el mayor número de especies (7 especies). Las Pteridofitas (helechos) con cuatro especies en tres familias (1,33 especies/familias).

Tabla 2. Presencia (+) de las especies de plantas acuáticas de acuerdo al grupo taxonómico (Monocotiledóneas: Monocots, Dicotiledóneas: Dicots, y Pteridofitas: Pteridos), y ecológico (Forma de vida: emergente (E); flotante arraigada (FA); flotante libre (FL) y sumergida (S)) presentes en las lagunas muestreadas: 1. Macapaima; 2. Bañador; 3. Palital; 4. La Redonda; 5. Los Pocitos; 6. Las Palometas; 7. Los Ramoneros. Solo se dan los datos de cobertura (%) de las especies indicadas en la sección de métodos.

Grupo/Familia	Nombre común		FV	1	2	3	4	5	6	7
Genero y Especie		Simb.								
<b>Monocots</b>										
<b>Araceae</b>										
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welw.	Lenteja de agua	Lae	<sup>3</sup> FL	+		+	+			
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Lechuga de agua	Pst	<sup>13</sup> FL	+	+	+	+	+		
<i>Spirodela intermedia</i> W. Koch.	Lenteja de agua	Sin	<sup>3</sup> FL	+		+	+			
<b>Cyperaceae</b>										
<i>Cyperus articulatus</i> L.	Junquillo	Car	<sup>3</sup> E							+
<i>Cyperus blepharoleptos</i> Steud.	Camalote	Cbl	<sup>13</sup> E	10		45	5			
<i>Cyperus ligularis</i> L.		Cli	E		+					+

Grupo/Familia	Nombre común	Simb.	FV	1	2	3	4	5	6	7
<i>Cyperus luzulae</i> (L.) Rottb.	Cortadera	Clu	E						+	+
<i>Cyperus odoratus</i> L.	Junco	Cod	<sup>2,3</sup> E		+			+		
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Junco	Ein	<sup>1,3</sup> E					+		
<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Junquillo	Emu	<sup>1,3</sup> E						+	+
<b>Hydrocharitaceae</b>										
<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.)		Lla	<sup>3</sup> FA			+	+			
Heine										
<b>Poaceae</b>										
<i>Eragrostis hypnoides</i> (Lam.) Britton, Sterns & Poggenb.		Ehy	E		+					
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Paja de agua	Ham	<sup>1,2,3</sup> E		+					
<i>Paspalum repens</i> Bergius	Gamelote de Agua	Pre	<sup>1,2,3</sup> E	35	2	1	60			
<i>Paspalum</i> sp.		Psp	E		+					
<b>Pontederiaceae</b>										
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Bora, Lirio de Agua	Ecr	<sup>1,2,3</sup> F L	40	80	35	20			
<b>Total Monocots</b>			<b>16</b>	<b>6</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>2</b>
<b>Dicots</b>										
<b>Euphorbiaceae</b>										
<i>Caperonia palustris</i> (L.) A.St.-Hil.	Caperonia, Botoncillo	Cpa	E	+		+	+			
<b>Fabaceae</b>										
<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.		Aru	<sup>3</sup> E	+						
<b>Gentianaceae</b>										
<i>Coutoubea ramosa</i> Aubl	Fregosillo	Cra	E							+
<b>Lentibulariaceae</b>										
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Carnívora	Ufo	<sup>1,3</sup> S			+				
<b>Mimosaceae</b>										
<i>Mimosa pigra</i> L.	Espina	Mpi	<sup>3</sup> E	+						
<b>Onagraceae</b>										
<i>Ludwigia decurrens</i> Walter	Clavo e pozo	Lde	E			+	+			
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G. Don) Exe	Golondrina	Lhy	<sup>2</sup> E		+			+		
<i>Ludwigia inclinata</i> (L.f.) M. Gómez	Clavo e pozo	Lin	FA	+		+		+	+	+
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H. Hara	Clavo e pozo	Lle	<sup>3</sup> E		+	+	+			
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) Hara		Lhe	<sup>1,3</sup> FA	+			+	+		
<i>Ludwigia sedoides</i> (Bonpl.) H. Hara	Clavo e pozo	Lse	<sup>1,3</sup> FA			+				

Grupo/Familia	Nombre común	Simb.	FV	1	2	3	4	5	6	7
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven	Clavo e pozo	Loc	<sup>3</sup> E						+	+
<b>Rubiaceae</b>										
<i>Oldenlandia lancifolia</i> (Schumach.) DC.	Paja de agua	Ola	E				+			
<b>Sphenocleaceae</b>										
<i>Sphenoclea zeylanica</i> Gaertner	Mastranto de agua	Sze	<sup>2,3</sup> E		+					
<b>Verbenaceae</b>										
<i>Stachytarpheta indica</i> (L.) Vahl	Verbena negra	Sid	E		+	+		+		
<b>Total Dicots</b>			<b>15</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>2</b>
<b>Pteridos</b>										
<b>Azollaceae</b>										
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Terciopelo de agua	Afi	<sup>2,3</sup> FL		+	+		+		
<b>Salviniaceae</b>										
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Oreja de Ratón	Sau	<sup>1,2,3</sup> F L	+		+	+	+		
<i>Salvinia sprucei</i> Kuhn	Voy contigo	Spr	<sup>1,3</sup> FL	+		+	+	+	+	+
<b>Pteridaceae</b>										
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	Helecho	Cpt	<sup>2,3</sup> FA, E		+	+	+			
<b>Total Pteridos</b>			<b>4</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<b>Total Especies</b>			<b>35</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>18</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>5</b>	<b>5</b>

Especies compartidas con: <sup>1</sup>Sánchez y Vásquez (1986), <sup>2</sup>Díaz-P (2009) y <sup>3</sup>Colonello (1996).

La mayor riqueza de Monocotiledóneas, principalmente Cyperaceae y Poaceae, concuerda con lo hallado por Gordon (1998, 2000, 2016), Momul *et al.* (2010), Sieben *et al.* (2010), Schmidt-Mumm & Janauer (2014), Suarez-Villasmil *et al.* (2015), en distintos cuerpos de agua dulce. Terneus (2002) sugirió que la dominancia en términos de riqueza de Monocotiledóneas sobre las Dicotiledóneas pueden atribuirse a la capacidad de adaptación de este grupo a ambientes inestables donde son frecuentes los cambios estacionales en la profundidad del agua. Con base a su distribución (con cuatro o más

veces que aparecen en las lagunas o frecuencia), las especies más importantes en las lagunas fueron en orden; *Salvinia sprucei* Kuhn, *Ludwigia inclinata* (L.f.) M. Gómez, *Pistia stratiotes* L. (Lechuga o Repollo de Agua), *Salvinia auriculata* Aubl. (Oreja de ratón, trompa de cochino), *Eichhornia crassipes* (Bora, jacinto o lirio de Agua) y *Paspalum repens* (Tapón Volador) estás últimas dos con las de mayor cobertura (Tabla 2). Sánchez & Vásquez (1986) hallaron a *E. crassipes* y *P. repens* como las especies más importantes, con cobertura variable espacial y temporalmente en comunidades de plantas acuáticas presentes en cuatro lagunas de la planicie de

inundación en la Sección Baja del Orinoco. Colonnello (1996, 2004), para el Delta del Orinoco, también halló a *E. crassipes* y *P. repens* como las especies dominantes. Rodríguez *et al.* (2007) en tres lagunas ubicadas en el Orinoco Medio encontraron a *E. crassipes* como la especie dominante, lo cual también coincide con lo reportado por Díaz-P. (2009) en un inventario de las comunidades vegetales aledañas al 3<sup>er</sup> puente del Orinoco (en construcción). *E. crassipes* es una especie frecuente en los grandes ríos de Sur América, debido a su éxito en la ocupación de cuerpos de agua sujetos a fluctuaciones en el nivel del agua (Neiff *et al.* 2001, 2008).

A pesar que el muestreo se realizó durante corto lapso (temporada de sequía), comparativamente la riqueza total (35 especies) resultó superior a lo hallado por Sánchez & Vásquez (1986), quienes encontraron 17 especies, de las cuales 12 son comunes con este trabajo. Respecto al Delta del Orinoco, la riqueza total es inferior a lo reportado por Colonnello (1996) quien registró 100 especies para lagunas y pantanos herbáceos de dicho sistema, el cual obviamente cubre una mayor área de estudio que las de las lagunas estudiadas. Sin embargo, Colonnello (1996) citó que del total de especies, 35 se encuentran en lagos y lagunas, valor relativamente similar al de este trabajo, de las cuales 23 son comunes al Delta (Tabla 2). Por su parte, Díaz-P (2009) inventarió 50 especies, de ellas 18 están asociadas a lagunas, con nueve especies comunes con este trabajo (Tabla 2). Rial (2014) consideró que la lista de especies de plantas acuáticas en humedales en la cuenca del Orinoco es una tarea pendiente, aspecto fundamental para entender el funcionamiento de estos ecosistemas a los fines de su conservación y/o su grado de transformación. De lo anterior se deduce que las diferencias en la riqueza de especies y composición entre distintos autores no sólo se debe a las características específicas de cada

laguna, determinadas por aspectos geológicos y geomorfológicos que influyen notablemente en la microtopografía de la zona litoral del cuerpo del agua, de la fisicoquímica del agua, sino también por el efecto del tiempo, lo que indudablemente incidirá en la dinámica sucesional de las comunidades de plantas en respuesta a la dinámica del río. A lo anterior hay que considerar las discrepancias en la intensidad y frecuencia del muestreo (dos Santos & Thomaz, 2007), a las diferencias en los sistemas de clasificación y resoluciones taxonómicas (Momul *et al.* 2010), y a la presencia de especies como *Stachytarpheta indica* (L.) Vahl, reconocida como invasora, que normalmente habita terrenos perturbados, cultivados abandonados, y a lo largo de bordes de camino, aunque también se encuentra cerca de lugares húmedos (<http://tropical.theferns.info>).

De acuerdo con la forma de vida, 22 especies corresponden a las emergentes o helófitas (E), con igual número (11 especies) en las Monocots y en las Dicots, siete especies pertenecen a las flotantes libres (FL): cuatro en las Monocots y tres en las Pteridofitas. En las flotantes arraigadas (FA) se hallaron cinco especies, y en las sumergidas sólo una sola especie (Tabla 3).

#### *Riqueza de especies y conectividad.*

En general los ambientes muestreados (caños y lagunas) más cercanos al canal principal del río y por ende más conectados al mismo en comparación a los más alejados o desconectados (Tabla 1), pueden considerarse que constituyen un gradiente de conectividad al río, y del tiempo de residencia del agua (Dos Santos & Thomaz, 2007; Hermoso *et al.* 2012). Esto afectará las características de los cuerpos de agua en sus atributos bióticos (estructura y composición, riqueza, distribución espacial de los gremios, interacciones bióticas) y abióticos (profundidad, fisicoquímica del agua,

turbidez, morfometría del cuerpo de agua, hidroperíodo, luz, tiempo de retención y los volúmenes absolutos de agua) (Bornette *et al.*

2008; Reid *et al.* 2016) a lo largo del gradiente de conectividad.

Tabla 3. Resumen de la riqueza de especies (spp.) de plantas acuáticas respecto al grupo biológico (Monocotiledóneas: Monocots, Dicotiledóneas: Dicots y Pteridofitas: Pteridos), y de su forma de vida (Emergente: E; Flotante libre: FL; Flotante arraigada: FA; Sumergidas: S) en los cuerpos de agua muestreados.

	Total spp.	Macapaima	Bañador	Palital	La Redonda	Los Pocitos	Las Palometas	Los Ramoneros
<b>Total Monocots</b>	16	6	8	7	7	5	2	2
<b>E</b>	11	2	6	2	2	4	2	2
<b>FL</b>	4	4	2	4	4	1		
<b>FA</b>	1			1	1			
<b>Total Dicots</b>	15	5	4	7	5	4	2	2
<b>E</b>	11	3	4	4	4	2	1	1
<b>FA</b>	3	2		2	1	2	1	1
<b>S</b>	1			1				
<b>Total Pteridofitas</b>	4	2	2	4	3	3	1	1
<b>FL</b>	3	2	1	3	2	3	1	1
<b>FA</b>	1		1	1	1			
<b>Total spp.</b>	35	13	14	18	15	12	5	5
<b>Total E</b>	22	5	10	6	6	6	3	3
<b>Total FL</b>	7	6	3	7	6	4	1	1
<b>Total FA</b>	5	2	1	4	3	2	1	1
<b>Total S</b>	1			1				

De un total de nueve lagunas, en dos no se registraron plantas acuáticas vasculares, como es el caso de las lagunas Caimán, Guarampo. En el caño Los Pocitos la vegetación acuática se observó en parches aislados, y escasa en las Palometas y Los Ramoneros (Tabla 1). La ausencia de una vegetación abundante y diversa puede atribuirse a:

1.-. Las lagunas Caimán, Guarampo están más cercas del río Orinoco (Fig. 1, Tabla 1), y consecuentemente más conectadas al mismo,

lo que en principio dependiendo del carácter hidráulico de las inundaciones pueden perturbar los hábitats conectados (Thomaz *et al.* 2007); así durante inundaciones rápidas, la velocidad del flujo aumenta, arrastra y remueve sedimentos, nutrientes y materia orgánica, y fragmenta y desarraiga a las plantas (Riis & Biggs, 2003; Fortney *et al.* 2004; Bornette *et al.* 2008; Bornette & Puijalon, 2011; Reid *et al.* 2016) dificultando el establecimiento de plantas acuáticas, lo que

quizás produce una renovación continua de la vegetación. Sin embargo, la conectividad facilita o aumenta el flujo de materiales y biota entre hábitats (Pringle, 2003; dos Santos & Thomaz 2007; Thomaz *et al.* 2007). Este efecto impredecible de la inundación y conectividad, depende principalmente de la pendiente o gradiente de conectividad, del tamaño de los sedimentos del río, y de la morfología de los cuerpos conectados.

2.- Las lagunas El Caimán y Guarampo presentaban costas muy abruptas, pendientes pronunciadas con desniveles entre 1-4 m. La laguna las Palometas, igualmente tenía borde abrupto, sin formación de playas o costas suaves, y en donde había fuerte actividad humana (Tabla 1). El caño Los Pocitos posee orillas rocosas, reduciéndose la presencia de las plantas a puntos aislados sobre relieve menos escarpado, sustratos arenoso-rocosos, y en sitios con poca acción de la corriente de agua, lo que permite explicar su relativa alta riqueza de especies a pesar de hallarse cerca del canal principal (Tabla 2). Los Pocitos y Guarampo estaban conectados entre sí, pero la construcción de una vía asfaltada la eliminó, dándose continuidad entre ellas solo durante el periodo de inundación. Las características de estas lagunas responden a factores geológicos y geomorfológicos, que obviamente incidirán en la composición del agua y en la naturaleza de los sustratos.

Además debe considerarse la morfología, si es un caño (riachuelo, canal) o una laguna o lago (Tabla 1); así canales rectos, pueden experimentar altas velocidades, lo que desarraiga las plantas y altera la comunidad vegetal, incluso remover completamente materiales orgánicos e inorgánicos previamente depositados; mientras que en lagos y meandros pueden darse solo aumentos en la profundidad sin efectos destructores sobre los organismos acuáticos (Amoros & Bornete, 2002). La morfología del

cuerpo de agua, dependiendo de la acción del viento determinará zonas de erosión con sustratos más gruesos y deficientes en nutrientes, o de deposición de sedimentos. El viento puede afectar directamente a la vegetación al desenterrar semillas, desarraigar plántulas y dañar a las plantas maduras (Spence, 1982; Coops *et al.* 1991). De tal manera que la exposición al viento (olas) producirá distintos patrones de la vegetación, con zonas con crecimiento más densas que otras (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Spence, 1982; Azza *et al.* 2007), lo que influye de manera importante en el establecimiento de las plantas enraizadas, determina la biomasa de plantas sumergidas (Spence, 1982,) y afecta los patrones de disipación de la energía y dinámica de sedimentos (Schneider *et al.* 2015).

Lo anterior se visualizó en la laguna Macapaima, que si bien tiene relativa alta riqueza total de especies y de formas de vida (Tablas 2 y 3), en la misma existe una zona de erosión sin plantas con desniveles de la costa entre 3 y 4 m, y otra de acumulación de sedimentos por acción de las corrientes y del viento que crea cierto oleaje. En el área de acumulación, con menor pendiente y erosión se establecen comunidades de plantas acuáticas, dominadas por *P. repens*, *Cyperus blepharoleptos* (*Oxycaryum cubense*) y *E. crassipes* (Tabla 2). En esta laguna, se observaron “Islas flotantes” (pantanos flotantes, embalsados) conformadas por *P. repens* y *E. crassipes* de variado tamaño, que se mueven con las subidas y bajadas del nivel del agua que con frecuencia se rompen y flotan, y se desplazan por la acción del viento y las corrientes de agua a otras partes de las lagunas, lagos o río abajo (Neiff *et al.* 2004; Fortney *et al.* 2004). Estas islas pueden soportar árboles que durante las inundaciones proveen refugio a la fauna silvestre, ej. aves pescadoras (Garzas y Cotúas), puesto que nunca son cubiertos por el agua, y cuyas

raíces alojan huevos de peces, y de otros animales acuáticos (Blanco-Belmonte, 1990; Deluque *et al.* 2006).

Entre las lagunas, la riqueza media de especies fue  $14,63 \pm 9,43$ , con un máximo de 18 especies en Palital y mínimos de cinco especies en las Palometas y Los Ramoneros (Tabla 3). El coeficiente de correlación de Spearman entre la riqueza total de especies y la distancia aproximada de las lagunas respecto al río dio significativa ( $r_s=0,73$ ;  $p<0,05$ ). En la Figura 2, se denota que la riqueza es menor en los hábitats más cercanos al río, con máximo en las lagunas que están situadas más o menos en posición intermedia, la cual luego de disminuir vuelve a aumentar al final del gradiente de conectividad. La relación entre riqueza de especies y conectividad ha resultado contradictoria (Amoros & Bornete, 2002), esta depende del grupo de organismos, del río y su llanura de inundación e incluso del grupo ecológico (Dittrich *et al.* 2016). Estas contradicciones surgen porque los efectos de la conectividad hidrológica no pueden reducirse a un simple gradiente, sino a varios fenómenos que interactúan como resultado de estas conexiones (Amoros & Bornete, 2002).

Al respecto, dos Santos & Thomaz (2007), observaron que en el río Paraná el número total de especies en cada laguna varió marcadamente en el tiempo, pero no hubo grandes diferencias entre lagunas conectadas y desconectadas, a su vez, encontraron menor riqueza de especies de PAV en lagos desconectados. Giblin *et al.* (2014), notaron en río Mississippi que la cobertura de plantas acuáticas, y la biomasa de flotantes libres fue notablemente menor en ambientes altamente conectados, posiblemente como resultado de las diferencias en la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua a través del gradiente de conectividad. Schneider *et al.* (2015) (río Paraná), hallaron que la riqueza de

especies no se diferencia estadísticamente entre lagos conectados y desconectados, y que la misma depende de la combinación de factores morfológicos y abióticos. Marchetti & Scarabotti (2016) (ríos Salado y Paraná, Argentina) registraron que la riqueza y cobertura de macrófitas aumentaron después de la conexión con el canal principal, y que las variables morfométricas y abióticas mostraron fuerte correlación con la riqueza bajo diferentes grados de conectividad. Reid *et al.* (2016), en meandros abandonados (“Billabongs”, Australia) señalaron que la conectividad hidrológica no influyó en la abundancia de las plantas o semillas germinables (banco de semillas), pero si en la presencia-ausencia de las especies (Composición de especies), número de taxa y pool de especies de la vegetación en pie. , La máxima riqueza en los cuerpos de agua estudiados se observó en las lagunas más o menos situadas en posiciones intermedias y que vuelve a aumentar al final del gradiente (Fig. 2). Ward *et al.* (1999), postularon que la biodiversidad estará en su máximo en algún nivel intermedio de conectividad. Si la inundación es un factor de perturbación (Ward *et al.* 1999; Amoros & Bornete, 2002; Bornete & Puijalon 2011), entonces en un gradiente de conectividad, habrá un gradiente de incidencia de dicha perturbación. En condiciones de perturbación intermedia, la diversidad es máxima debido a que ninguna especie puede dominar completamente la comunidad, mientras que en extremos de perturbación (alta o baja inundación) la comunidad está dominada por plantas muy competitivas o por plantas tolerantes a condiciones inusuales (Amoros & Bornete, 2002).

La tendencia al aumento de la riqueza de especies a medida que nos alejamos del río (Fig. 2), puede explicarse a través de la biocomplejidad en las llanuras aluviales (Amoros & Bornete, 2002), que se expresa en

la presencia de diversos cuerpos de agua, incluyendo el canal principal, brazos laterales, lagos y lagunas, entre otros, debido a varios procesos que operan a diferentes escalas espaciales y temporales (Ward *et al.* 1999; Amoros & Bornete, 2002; Bornete & Puijalon, 2011). Estos cuerpos de agua distribuidos en un gradiente de conectividad con el canal principal, experimentarán diferencialmente la acción de las inundaciones anuales, donde los ecotonos, la conectividad y la sucesión desempeñan un papel importante en la estructuración de la heterogeneidad espacio-temporal de la alta biodiversidad que caracteriza al sistema río-llanura de inundación (Ward *et al.* 1999).

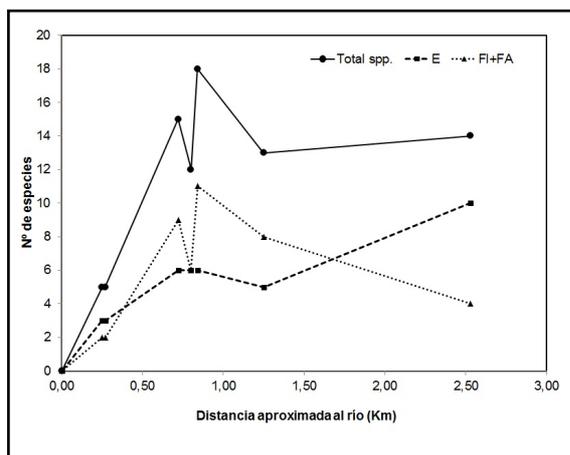


Figura 2. Riqueza de especies total (Total spp.), de emergentes (E) y de la suma de Flotantes libres (FL) y flotantes arraigadas (FA) respecto a la distancia (Km) aproximada al río Orinoco.

En este sentido, cada cuerpo de agua exhibe patrones sucesionales diferentes y se caracteriza por una comunidad biótica distinta (Ward *et al.* 1999; Amoros & Bornete, 2002). La sucesión ecológica modifica las condiciones del hábitat y la composición de especies, de modo que se genera un mosaico de parches o ambientes, resultantes de la coocurrencia de diferentes estados sucesionales, causados por condiciones iniciales del hábitat distintas, diferentes edades (cuando se inició la sucesión), y de tasas de

sucesión, relacionadas con la productividad del sistema (origen del suministro del agua), combinados con el efecto neto del arrastre local versus sedimentación (disturbios locales) y pulso de conectividad (alternancia de las fase de producción y transporte) (Amoros & Bornete, 2002). A su vez, los lagos y lagunas difieren en su morfología y en condiciones limnológicas, de modo que la biodiversidad puede diferir entre cuerpos de agua vecinos debido a factores locales (Dittrich *et al.* 2016).

Además de los cambios en la riqueza total de especies a lo largo del gradiente de conectividad, también los hubo en el número y composición de los grupos ecológicos (Tabla 3, Fig. 2). La correlación entre la riqueza de emergentes (E) y la distancia dio significativo ( $r_s = 0,82$ ,  $p < 0,02$ ). Esto se evidencia en la zona de máxima riqueza total, la cual se explica por el aumento en la riqueza de flotantes libres (FL) y flotantes arraigadas (FA), las cuales se agruparon porque el coeficiente de correlación entre ellas fue significativo ( $r_s = 0,95$ ;  $p < 0,002$ ). A medida que los cuerpos de agua están alejados del canal principal o más aislados, se vuelven más similares a un ambiente terrestre durante la estación seca, decreciendo el volumen de agua y el área de suelos hidromórficos, lo cual crea condiciones para el establecimiento de plantas emergentes, que son más resistentes a la desecación que otros grupos de plantas. Además, durante la estación seca, puede aumentar la competencia por espacio y recursos, de modo que las plantas flotantes y sumergidas no tienen espacio suficiente o agua para crecer, y el ambiente se vuelve dominado por plantas emergentes y anfibias. En los cuerpos de agua más cercanos al río, las emergentes, principalmente Cyperaceae (Tabla 2), dominan la comunidad de PAV, mientras que en posiciones intermedias destacan las flotantes libres y flotantes arraigadas, y hacia el final son preponderantes

las emergentes (Fig. 2), por lo que la variabilidad espacial cambia los atributos de la comunidad en cuanto a riqueza y composición de los grupos funcionales (Mormul *et al.* 2015).

A lo anterior hay que agregar los cambios en las condiciones fisicoquímicas de los cuerpos de agua a través del gradiente de conectividad. Al respecto, en la Tabla 1 se visualiza que en la medida que nos alejamos del río, el pH del agua disminuye hasta seis unidades en Bañador, con coeficiente de correlación de Spearman negativo y significativo ( $r_s = -0,66$ ;  $p < 0,08$ ) con la distancia al río. Estos cambios en pH del agua quizás se deben al sustrato geológico, puesto que la zona de estudio se halla sobre afloramientos del Complejo Imataca, y de la Formación Mesa. La primera caracterizada por la presencia de gneis, anfibolitas piroxénicas, cuarcitas ferruginosas y la segunda con suelos altamente meteorizados y ácidos (Oxisoles), y con presencia de capas superficiales muy arenosas cuarcíticas. En resumen, la riqueza total, y de

los grupos ecológicos y su composición se puede explicar a partir de la conectividad, morfometría y características fisicoquímicas de los cuerpos de aguas, en este caso expresada en los cambios de pH.

#### *Composición de especies y conectividad*

Además de las variaciones en elementos de la estructura de las comunidades de PAV (riqueza de especies y constitución de los grupos ecológicos) con la distancia al canal principal, también hubo cambios en la composición de especies. La disimilitud ( $\beta$ -diversidad) entre las lagunas fue alta (Tabla 4) exceptuando entre Macapaima, La Redonda y Palital, estas dos últimas muy cercanas entre sí, y entre las Palometas y Los Ramoneros, también muy próximas entre sí (Fig. 1). En cuerpos de agua contiguos se espera que haya intercambio de propágulos vegetativos y sexuales de las plantas acuáticas mediante el transporte por el agua (hidrocoria) (Reid *et al.* 2016) durante la estación lluviosa previa, y a través de la zoocoria (Mormul *et al.* 2015) y el viento (Morris, 2012).

Tabla 4. Índice de disimilitud de Sørensen (Beta Diversidad = 1-Índice de Sørensen) entre los cuerpos de agua muestreados.

	Macapaim Bañado		Los				
	a	r	Palital	La Redonda	Pocitos	Las Palometas	Los Ramoneros
Macapaima	0,00						
Bañador	0,78	0,00					
Palital	0,35	0,56	0,00				
Redonda	0,29	0,66	0,21	0,00			
Los Pocitos	0,60	0,54	0,60	0,70	0,00		
Las Palometas	0,78	1,00	0,83	0,90	0,76	0,00	
Los Ramoneros	0,78	1,00	0,83	0,90	0,76	0,20	0,00

El papel de la conectividad hidrológica se ha relacionado con la hidrocoria como mecanismo de transporte de propágulos

mediado por el agua (Riis & Biggs, 2003), el cual influye en la distribución y estructuración de las comunidades de plantas acuáticas y

riberañas (van Eck *et al.* 2005). La hidrocoria debe aumentar cuando la frecuencia de las perturbaciones (inundaciones) son altas (Bornette *et al.* 2008). Sin embargo, los propágulos pueden ser removidas otra vez por las inundaciones (dispersión secundaria) (Gordon & van der Valk, 2003). Desentrañar el papel de la hidrocoria en la distribución de las plantas acuáticas y de ribera es difícil, debido a que otros vectores (aves acuáticas y otros animales, y el viento), pueden influir en el efecto de transporte por el agua (Reid *et al.* 2016). Gordon (1998), observó que el síndrome de dispersión por factores bióticos (epizoochoria o endozoochoria) en plantas acuáticas de humedales herbáceos ribereños era eventual, presente en el 11% de las especies, mientras que por factores abióticos (hidrocoria y anemocoria) constituyó el 77%. Respecto a las estructuras asexuales como medio de dispersión, Capers *et al.* (2009), consideró que las plantas acuáticas, aunque producen abundantes fragmentos vegetativos, pocas de ellos pueden alcanzar nuevos lagos o lagunas por animales (aves) o por actividad humana.

La beta diversidad alta sugiere un alto recambio de especies atribuible a las limitaciones de dispersión y colonización de estas plantas (Padial *et al.* 2014), lo que contribuye a que numerosas especies experimenten aislamiento, y consecuentemente aumente la disimilitud, esto se evidencia en el hecho que un alto porcentaje (83%) de especies que aparecen una o dos veces entre las lagunas, y sólo una de ellas está presente en seis de las siete lagunas (Tabla 2). La prueba de Mantel dio que no hay correlación entre la distancia geográfica y la similitud en la composición de especies ( $r_s = -0,199$ ;  $p < 0,389$ ) entre las lagunas estudiadas. Este resultado coincide con lo hallado por Carpers *et al.* (2009), en el sentido de que al aumentar la distancia entre

cuerpos de agua, las comunidades de plantas se vuelven menos similares entre sí. La beta-diversidad alta durante el período de mayor heterogeneidad del hábitat (Dittrich *et al.* 2016), que corresponde el período de sequía cuando los cuerpos de agua están desconectados o aislados unos de otros, y sujetos a factores locales que producen particularidades bióticas y abióticas en ellos, como consecuencia o bien de la estocasticidad en el ambiente, o de la trayectoria de la sucesión ecológica después de las perturbaciones provocadas por las inundaciones, lo que en principio ocasiona disimilitud en la composición de las plantas acuáticas (Thomaz *et al.* 2007).

Los factores locales, que inducen heterogeneidad, incluyen: origen o fuente del agua (aportes laterales y subterráneos), que determina las características físicas y químicas, lo cual grandemente influye en la heterogeneidad del hábitat, reclutamiento de plantas y animales y productividad del ecosistema; viento y animales inducen resuspensión de los sedimentos, lo que afecta a los cuerpos de agua dependiendo de sus variables morfológicas: profundidad, perímetro, pendiente de la zona litoral, los cuales afectan la distribución de las PA (dos Santos y Thomaz, 2007), así como en la disponibilidad de nutrientes y características fisicoquímicas (Schneider *et al.* 2015). Cambios pequeños en el grado de conexión entre los cuerpos de agua y el río puede afectar fuertemente la morfología, exposición al viento, características fisicoquímicas y biológicas, las cuales varían ampliamente durante el período de aguas bajas (Thomaz *et al.* 2007).

Lo anterior determina que cada ambiente acuático (laguna, lago, canal), después del aislamiento continuará con su propia dinámica sucesional, cuya secuencia dependerá de la identidad de los propágulos

transportados por el agua durante la última inundación y de las respuestas de las plantas a las características ambientales locales o propias de cada laguna. La sucesión tiende a que se desarrollen comunidades únicas en cada hábitat y subsecuentemente aumenta la disimilitud durante las aguas bajas (Thomaz *et al.* 2007), lo que permite explicar nuestros resultados de alta beta diversidad. En este sentido Amoros & Bornette (1999) plantearon que las relaciones entre los grandes ríos y la vegetación de la llanura de inundación es multivariada y no lineal, donde la respuesta de la vegetación es compleja, como resultado de la interacción de diversos factores, tal como disponibilidad de nutrientes, de propágulos, procesos de arrastre y deposición de materiales orgánicos y minerales (Bornette *et al.* 2008), y de los patrones e intensidad de las interacciones biológicas (Riis & Biggs 2001; Bornette *et al.* 2008; Hermoso *et al.* 2012).

El análisis de correspondencia (AC) acumuló en sus 3 primeros ejes 75% de la información (inercia) contenida en la matriz original. Los dos primeros ejes con autovalores de 35% y 25%, en conjunto acumulan el 60% de la variación original. El coeficiente de correlación de Spearman entre los “scores” del primer eje y la distancia dio poco significativo ( $r_s=0,67$ ;  $p<0,12$ ). La riqueza total de especies y la de las emergentes se correlacionaron positiva y significativamente con el eje 1 ( $r_s=0,82$ ;  $p<0,03$ ;  $r_s=0,96$ ,  $p<0,002$ , respectivamente). El eje 1 se correlacionó negativa y significativamente con la conductividad ( $r_s=-0,77$ ;  $p<0,05$ ) y ligeramente con el pH ( $r_s=-0,69$ ;  $p<0,10$ ). El eje 2 no se correlacionó con ninguna de las variables mencionadas. Esto indica que la composición de especies además de la conectividad al río depende de características propias de las lagunas. Rooney *et al.* (2013) afirmaron que la composición de

comunidades de plantas sumergidas y flotantes se relaciona con el grado de conectividad al río, posiblemente por el efecto de los disturbios físicos, la erosión, y el arrastre durante el pulso anual de inundación. Schneider *et al.* (2015) encontraron que la composición del ensamble de macrófitas estuvo relacionada primariamente con el grado de conectividad al canal principal del río. Marchetti & Scarabotti (2016), observaron que la cobertura, riqueza y composición de la comunidad de macrófitas estuvo asociada con la distancia al canal principal del río. Padial *et al.* (2014) notaron que las variables espaciales fueron importantes en explicar las variaciones en la estructura de las comunidades de macrófitas, con la conectividad como la de mayor poder explicativo.

La Figura 3, muestra la ordenación de las especies sobre los dos primeros ejes del análisis de correspondencia. En esta se observa dos trayectorias; la primera muestra la distribución de las especies sobre el eje 1; con *Eleocharis mutata* (L.) Roem. & Schult. (Emu), *Cyperus luzulae* (L.) Rottb. ex Retz. (Clu), *Coutoubea ramosa* Aubl. (Cra) y *Ludwigia octovalvis* (Jacq.) Raven (Loc) asociadas a Los Ramoneros y Las Palometas, luego *Ludwigia inclinata* (Lin) se halló en Macapaima y Palital, y *S. sprucei*, que no estuvo presente sólo en Bañador. En la otra trayectoria distribuida sobre el eje 2 se da una secuencia de aparición de especies desde *Eragrostis hypnoides* (Lam.) Britton, Sterns & Poggenb. (Ehy), *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (Ham), *Sphenoclea zeylanica* Gaertn. (Sze), *Cyperus articulatus* L. (Car), *Eleocharis interstincta* (Vahl) Roem & Schult. (Ein), *Azolla filiculoides* Lam (Afi), *Ludwigia hyssopifolia* (G. Don.) Exell (Lhy), *Paspalum* sp. (Psp), *Stachytarpheta indica* (Sid), *Cyperus ligularis* L. (Cli), *C. odoratus* L. (Cod) especies vinculadas a los Pocitos y Bañador (Tabla 2), pasando por *P. stratiotes* (Pst), *Ceratopteris pteridoides* (Hook.) Hieron. (Cpt),

*Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara (Lhe), *E. crassipes* (Ecr), *P. repens* (Pre), *Ludwigia sedoides* (Bonlp.) H. Hara (Lse), *Utricularia foliosa* L. (Ufo), *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd) Heine (Lla), *Ludwigia decurrens* Walter (Lde), *Spirodela intermedia* W. Koch (Sin), *Cyperus blepharoleptos* (*O. cubense*) (Cbl), *Lemna aequinoctialis* Welw. (Lae), *Caperonia palustris* (L.) St. Hil. (Cap), *Aeschynomene rudis* Benth (Aru), *Mimosa pigra* L. (Msp), y *Oldenlandia lancifolia* (Schumach.) DC (Ola), especies que confluyen en las lagunas Palital, La Redonda y Macapaima. Este resultado muestra el efecto de las inundaciones previas durante la temporada de lluvias, puesto que si no hay correlación entre la distancia y la similitud en la composición de especies entre las lagunas, algunas de ellas separadas por hasta 11 Km, como es el caso

de la distancia entre Macapaima-Palital y Macapaima-La Redonda, entonces ¿como se explica que la disimilitud entre ellas fuese baja? En lagunas de rebalse del Orinoco, Sánchez & Vásquez (1986), mencionan que en el período de inundación, ocurre el mayor crecimiento en términos de cobertura y producción de semillas de plantas acuáticas, lapso en el cual se produce transporte de propágulos vegetativos y de semillas por el agua (hidrocoria), especialmente de flotantes libres como *E. crassipes*, especies de Lemnaceae y de *Salvinia* spp., que una vez entrada la sequía, los cuerpos de agua experimentan aislamiento (Thomaz *et al.* 2007) y cuyo resultado es el cambio en la riqueza y composición de los grupos funcionales y de especies a medida que nos alejamos del río.

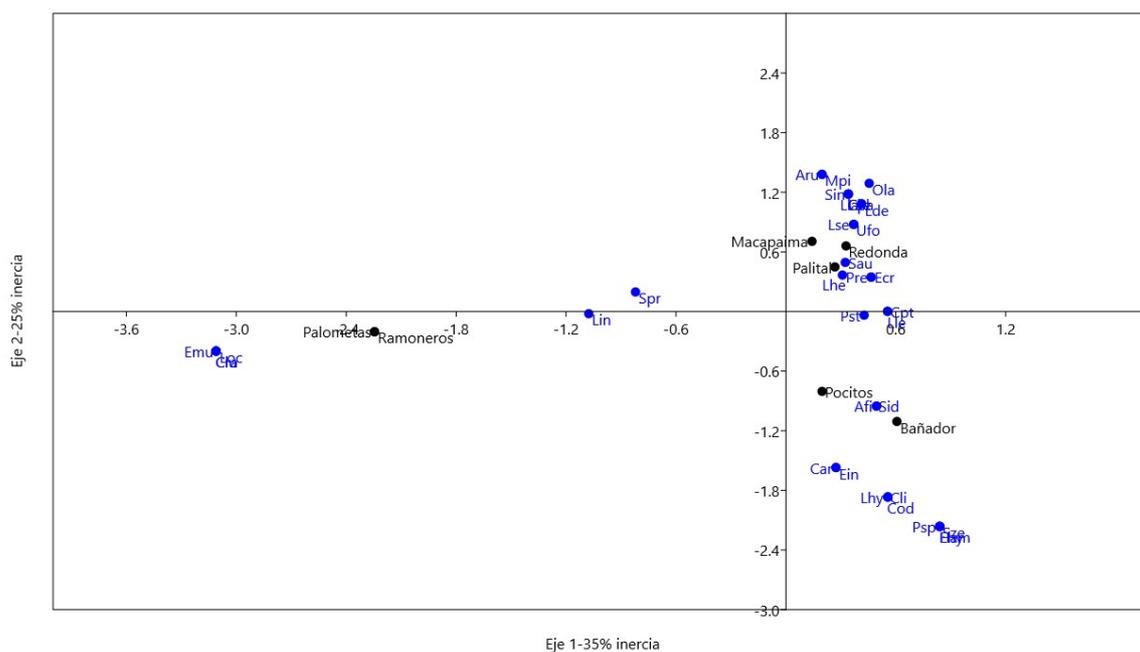


Figura 3. Ordenación de las especies a través del análisis de correspondencia con base a la presencia y ausencia de todas las especies. Los símbolos representan la identificación de las especies como en la Tabla 2.

## Conclusiones

La riqueza total de especies, de emergentes y composición de especies se relacionan con la

distancia al río, es decir los atributos de la comunidad de plantas acuáticas en cuanto a composición y riqueza cambian a medida que nos alejamos del río, posiblemente

ocasionado por el efecto de los disturbios físicos, la erosión, y el arrastre durante el pulso anual de inundación. La disimilitud ( $\beta$ -diversidad) fue relativamente alta, excepto entre las que estaban más cercanas entre sí. Las discrepancias en la composición y riqueza de especies de plantas acuáticas entre las lagunas puede ser el resultado de la heterogeneidad ambiental, determinadas principalmente por factores locales como morfología y características fisicoquímicas de cada una de ellas, de modo que cada ambiente acuático (laguna, lago, canal), después del aislamiento en la temporada de sequía siga su propia dinámica sucesional, cuya secuencia dependerá de la identidad de los propágulos transportados por el agua durante la última inundación y de las respuestas de las plantas a las características ambientales locales o propias de cada laguna, lo que conduce a un alto recambio de especies en la composición de especies.

Finalmente, las llanuras aluviales están entre los ambientes más productivos y diversos del planeta, destacándose la cuenca del Orinoco como una de las importantes de Suramérica. Actualmente estos ecosistemas están seriamente amenazados por las diversas actividades antrópicas sin planificación que se desarrollan a lo largo de su recorrido, y por supuesto alteraciones en su dinámica pueden modificar su composición de especies y biodiversidad, de allí la importancia de continuar las investigaciones sobre la vegetación, sobre todo a raíz de los Cambios Climáticos globales, para determinar cómo éstos afectarán los patrones de distribución de la riqueza, y la extinción de especies a nivel local o regional, y para establecer planes de gestión y conservación de la biodiversidad en estos ecosistemas.

### **Agradecimientos**

A PDVSA-Fundación UCV por el financiamiento de esta investigación a través

del Proyecto Institucional: Estudio de microlocalización de los muelles de embarque y patio de almacenamiento de sólidos en el sector Orinokia del río Orinoco. A José Ramón Grande Allende por su participación en la identificación de las especies, y a Gerardo Aymard (PORT) por sus sugerencias al manuscrito original.

### **Literatura citada**

- Amoros, C. & G. Bornette. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47:761-776.
- Azza, N., J. van de Koppel, P. Denny & F. Kansime. 2007. Shoreline vegetation distribution in relation to wave exposure and bay characteristics in a tropical great lake, Lake Victoria. *Journal of Tropical Ecology* 23(3): 353-360.
- Blanco-Belmonte, L. 1990. Estudio de las comunidades de invertebrados asociados a las macrófitas acuáticas de tres lagunas de inundación de la sección baja del río Orinoco, Venezuela. *Memoria Sociedad Científica La Salle* 49-50: 71-107.
- Bini, L. M., S. M. Thomaz, & D. C. Souza. 2001. Species richness and  $\beta$ -diversity of aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Archiv für Hydrobiologie* 151 (3): 511-525.
- Bornette, G. & S. Puijalon. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: A Review. *Aquatic Science* 73:1-14.
- Bornette G., E. Tabacchi, C. Hupp & J. C. Rostan. 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology* 53: 1692-1705.
- Bornette, G., C. Amoros & N. Lamouroux. 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39:267-283.
- Capers, R., S. Selsky & G. J. Bugbee. 2009. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55: 952-966.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Blume Ediciones, Madrid. 820 p.

- Chambers, P. A., P. Lacoul, K. J. Murphy & S. M. Thomaz. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 9-26.
- Colonnello, G. 2004. Las planicies deltaicas del río Orinoco y Golfo de Paria: aspectos físicos y vegetación. Pp. 37-54. En: C. Lasso, L. Alonso, A. Flores & G. Love (eds.). Evaluación rápida de la biodiversidad y aspectos sociales de los ecosistemas acuáticos del Delta del río Orinoco y Golfo de Paria, Venezuela. Boletín RAP de Evaluación Biológica 37. Conservation International, Washington, D.C. USA.
- Colonnello, B. G. 1996. Aquatic vegetation of the Orinoco River Delta (Venezuela): An overview. *Hydrobiologia* 340: 109-113.
- Colonnello, B. G. 1990. Elementos fisiográficos y ecológicos de la Cuenca del río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15: 476-485.
- Colonnello, B. G., A. Rial & E. Gordon. 2014. Laguna de rebalse – inundación. Pp: 182-187. En: C. S. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison & F. Trujillo (Eds). XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Colonnello, B. G., M. A. Solé & J. Velásquez. 1993. Inventario Preliminar de plantas acuáticas del Delta del Río Orinoco, Venezuela. Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 53 (139): 147-159.
- Coops, H., R. Boeters & H. Smith. 1991. Direct and indirect effects of wave attack on helophytes. *Aquatic Botany* 41:333-352.
- COPLANARH (Comisión del Plan Nacional de Aprovechamiento de los Recursos Hidráulicos). 1974. Inventario nacional de tierras, regiones Centro Oriental y Oriental. CARACAS, Venezuela, Publicación No. 35, Ministerio de Agricultura y Cría, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas, Venezuela. 245 p.
- Cronk J. K. & M. S. Fennessy. 2001. Wetland Plants. CRC Press, Florida. 482 p.
- Deluque, J., S. Reyes, T. Sierra-Labastidas & W. López. 2006. Primeros reportes de familias de macroinvertebrados asociados a macrófitas acuáticas en la ciénaga del cerro de San Antonio (Río Magdalena, Colombia). *Intropica (Revista del Instituto de Investigaciones Tropicales)* 3: 77-86.
- Díaz-P., W. A. 2009. Composición florística de las comunidades vegetales aledañas al tercer puente sobre el río Orinoco, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 43 (3): 337-354
- Díaz-P., W. A. & J. Rosales. 2006. Análisis florístico y descripción de la vegetación inundable de Várzeas Orinoquenses en el bajo Río Orinoco, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 29: 39-68.
- Dittrich, J., J. D. Dias, C. C. Bonecker, F. A. Lansac-Tôha & R. E. A. Padial. 2016. Importance of temporal variability at different spatial scales for diversity of floodplain aquatic communities. *Freshwater Biology* 61(3): 316-327.
- dos Santos, A. M & S. M. Thomaz. 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32:177-190.
- Duno de Stefano, R., G. Aymard & O. Huber (eds.). 2007. Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela. Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela. 703 p.
- Fortney, R. H., M. Benedict, J. F. Gottgens, T. L. Walters, N. S. Leady & J. Rentch. 2004. Aquatic plant community composition and distribution along an inundation gradient at two ecologically-distinct sites in the Pantanal region of Brazil. *Wetlands Ecology and Management* 12(6): 575-585.
- Giblin, S. M., J. N. Houser, J. F. Sullivan, H. A. Langrehr, J. T. Rogala & B. D. Campbell 2014. Thresholds in the response of free-floating plant abundance to variation in hydraulic connectivity, nutrients, and macrophyte abundance in a large floodplain River. *Wetlands* 34:413-425
- Gordon, E. 1998. Seed characteristics of plants species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany* 60: 417-43.

- Gordon, E. & A. G. van der Valk, 2003. Secondary seed dispersal among seed bank in *Montrichardia arborescens* (L.) Schott dominated wetlands in Laguna Grande, Venezuela. *Plant Ecology* 168: 177-190.
- Hamilton, S. K. 2010. Biogeochemical implications of climate change for tropical rivers and floodplains. *Hydrobiologia* 657:19-35.
- Hamilton, S. K. & W. M. Lewis Jr. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Archiv fur Hydrobiologie* 119: 393-425.
- Hamilton, S. K. & W. M. Lewis Jr. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography* 32: 1277-1290.
- Hammer, Ø. 1999-2015a. PAST (Paleontological STatistics) Version 3.10. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Hammer, Ø. 1999-2015b. PAST Ver. 3.10. Reference manual. Natural History Museum, University of Oslo, Noruega. 248 p.
- Hermoso, V., D. P. Ward & M. J. Kennard. 2012. Using water residency time to enhance spatio-temporal connectivity for conservation planning in seasonally dynamic freshwater ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 49:1028-1035.
- Huber, O. 2007. Sabanas de los Llanos venezolanos. Pp. 73-105. En: R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (eds.). Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela. Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela.
- Hutchinson, G.E., 1975. A Treatise on Limnology: Limnological Botany. Vol. 3. Wiley, New York, 660 p.
- Junk, W., P. B. Bayley & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: D. P. Dodge (ed.), Proceedings of the International Large River Symposium (LARS). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110-127.
- Lacoul, P. & B. Freedman. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Review* 14: 89-136.
- Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison & F. Trujillo (eds). 2014. XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 303 p.
- Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo & A. Rial (eds). 2010. Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia. 609 p.
- Lewis Jr., W. M. 1988. Primary production in the Orinoco River. *Ecology* 69: 679-692.
- Lewis Jr., W. M., S. K. Hamilton, M. A. Lasi, M. Rodríguez & J. F. Saunders III. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bioscience* 50: 681-692.
- Maltchik, L., A. S. Rolon & P. Schott. 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8(1): 23-28.
- Mantel, N. & R. S. Valand. 1970. A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics* 26: 547-558.
- Marchettia, Z.Y. & P. A. Scarabottiba. 2016. Macrophyte assemblages in relation to environmental, temporal and spatial variations in lakes of a subtropical floodplain-river system, Argentina. *Flora* 225: 82-91.
- Mitsch, W. J. & J. G. Gosselink. 2015. Wetlands. 5<sup>ta</sup> Ed. Wiley, New York. 456 p.
- Montoya, J. V., M. M. Castillo & L. Sánchez. 2011. La importancia de las inundaciones periódicas para el funcionamiento y conservación de los ecosistemas inundables de grandes ríos tropicales: estudios en la Cuenca del Orinoco. *Interciencia* 36 (12): 900-907.

- Mora, A., J. A. Alfonso, L. Sánchez, M. Calzadilla, S. Silva, J. J. LaBrecque & J. A. Azócar. 2009. Temporal variability of selected dissolved elements in the lower Orinoco River, Venezuela. *Hydrological Processes* 23: 476-485.
- Mormul, R. P., F. A. Esteves, V. F. Farjalla & R. L. Bozelli. 2015. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquatic Botany* 126: 54-59.
- Mormul, R. P., F. A. Esteves, T. Sala Michelin, P. Carvalho, M. J. Silveira & S. M. Thomaz. 2010. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Revista de Biología Tropical* 58 (4): 1437-1452.
- Morris, K. 2012. Wetland connectivity: understanding the dispersal of organisms that occur in Victoria's wetlands. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical Report Series No. 225. Department of Sustainability and Environment, Heidelberg, Victoria. 56 p.
- Neff, J. J. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. Pp. 157-186. In: Gopal, B., W.J. Junk & J.A. Davis (eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys, Leiden, South Holland, The Netherlands.
- Neff, J. J., S. L. Casco & A. Poi de Neff. 2008. Response of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to water level fluctuations in two lakes with different connectivity in the Paraná River floodplain. *Revista de Biología Tropical* 56 (2): 613-623
- Neff, J. J., S. L. Casco & J.C. Arias. 2004. Glosario de humedales de Iberoamérica. Pp. 336-380. En: *Humedales de Iberoamérica*. J. J. Neff (Ed.). CYTED, Subprograma XVII – Red Iberoamericana de Humedales. Cuba. ISBN: 959-270-036-2.
- Padial, A. A., F. Ceschin, S. A. J. Declerck, L. De Meester, C. C. Bonecker, F. A. Lansac-Tôha, L. Rodrigues, L. C. Rodrigues, S. Train, L. F. M. Velho & L. M. Bini. 2014. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLOS ONE* 9(10): 1-8.
- Pringle, C. M. 2001. Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: a global perspective. *Ecological Applications* 11(4): 981-998.
- Reid, M. A., M. C. Reid & M. C. Thoms. 2016. Ecological significance of hydrological connectivity for wetland plant communities on a dryland floodplain river, MacIntyre River, Australia. *Aquatic Science* 78:139-158.
- Rial, B. A. 2014. Plantas acuáticas: utilidad para la identificación y definición de límites en humedales de la Orinoquia. Pp: 63-94. En: C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (eds). XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Riis, T & B. J. F. Biggs. 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and Oceanography* 48(4): 1488-1497.
- Rodríguez, R. J. C., M. Chire, S. Rodríguez & J.A. Betancourt L. 2007. Variación estacional de la floración de bora (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms en rebales del Tramo Medio, Río Orinoco, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 24 (Supl. 1): 220-224.
- Rodríguez, J.C. & J. A. Betancourt. 1999. Caracterización físico-química de una laguna de inundación del tramo Orinoco medio y su relación con la biomasa de la cobertura de bora (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). *Interciencia* 24: 243-250.
- Sánchez, L., & E. Vásquez. 1986. Notas sobre las macrófitas acuáticas de la Sección Baja del Río Orinoco, Venezuela. *MEMORIA Sociedad de Ciencias Naturales La Salle Tomo 46: 125-126.*
- Sánchez, L. & E. Vásquez. 1985. Limnological investigation of the rivers Uracoa, Yabo, Morichal Largo and Claro in the Eastern Plains of Venezuela. *Verhandlungen des*

- Internationalen Verein Limnologie 22: 2153-2160.
- Schmidt-Mumm, U. & G. Janauer. 2014. Seasonal dynamics of the shoreline vegetation in the Zapatosá floodplain lake complex, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 62 (3): 1073-1097.
- Schargel, R. 2015. Suelos llaneros: geomorfología, distribución geográfica y caracterización. Pp. 63-153. En: R. López-Falcón, J. M. Hétiér, D. López-Hernández, R. Schargel, A. Zinck (eds.), *Tierras Llaneras de Venezuela*. Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones. Mérida, Venezuela.
- Schargel, R. 2007. Geomorfología y suelos. Pp. 21-42. En: R. Duno de Stefano, G. Aymard & O. Huber (eds.) *Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela*. Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela.
- Schneider, B., E. R. Cunha, M. Marchese & S. M. Thomaz. 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Hydrobiologia* 579:1-13.
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold Ltd, London. xviii + 610 p.
- Silva León, G. 2005. La cuenca del río Orinoco: visión hidrográfica y balance hídrico. *Revista Geográfica Venezolana* 46(1): 75-108.
- Spence, D. H. N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12: 37-125.
- Terneus, E. 2002. Comunidades de plantas acuáticas en lagunas de los páramos del norte y sur del Ecuador. *Caldasia* 24(2): 379-391.
- Thomaz, S. M., Carvalho, P., Padial, A. A. & J. T. Kobayashi. 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69(2): 617-625.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1-13.
- van Eck, W.H.J.M., H. M. van de Steeg, C.W.P.M. Blom & H. de Kroon. 2005. Recruitment limitation along disturbance gradients in river floodplains. *Journal of Vegetation Science* 16: 103-110.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 942 p.
- Velásquez, J., y E. Gordon. 1986. *Plantas Acuáticas Vasculares*. Informe Final. 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. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 200 p.
- Ward, J. V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8 (1): 2-8.
- Ward, J.V., K. Tockner & F. Schiemer. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers Research & Management* 15: 125-139.
- Weibezañ, F., H. Álvarez & W. M. Lewis Jr. (eds.). 1990. *El Río Orinoco como Ecosistema*. Electrificación del Caroní (EDELCA), Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, C.A. Venezolana de Navegación (CAVN), Universidad Simón Bolívar, Impresos Rubel C.A, Caracas. 430 p.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- <http://tropical.theferns.info>. *Stachytarpheta indica* (L.) Vahl. [Consulta 26/07/2017]
- <http://www.petroleoamerica.com/2011/03/geologia-de-venezuela-y-terminos.html>. Complejo Imataca. [Consulta 08/06/2017]
- <https://www.xlstat.com/es/>. Software estadístico intuitivo para PC & MAC: Pruebas de correlación/asociación: Test de Mantel [Consulta 08/06/2017].