



SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

XI. HUMEDALES DE LA
ORINOQUIA
(COLOMBIA-VENEZUELA)



Carlos A. Lasso, Anabel Rial, Giuseppe Colonnello,
Antonio Machado-Allison y Fernando Trujillo
(Editores)



SERIE RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS
Y PESQUEROS CONTINENTALES
DE COLOMBIA

XI. HUMEDALES DE LA **ORINOQUIA** (COLOMBIA - VENEZUELA)

Carlos A. Lasso, Anabel Rial, Giuseppe Colonnello,
Antonio Machado-Allison y Fernando Trujillo
(Editores)



Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2014

Los textos pueden ser citados total o parcialmente citando la fuente.

SERIE EDITORIAL RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS Y PESQUEROS CONTINENTALES DE COLOMBIA
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH)

Editor: Carlos A. Lasso

Revisión científica: Josefa C. Señaris y Donald Taphorn

Revisión de textos: Carlos A. Lasso

Fotos portada: Ivan Mikolji y Fernando Chan

Foto contraportada: Carlos A. Lasso

Foto portada interior: Ivan Mikolji

Diseño y diagramación: zOOm diseño S.A.S.

Impresión: JAVEGRAF-Fundación Cultural Javeriana de Artes Gráficas.

1.000 ejemplares.

CITACIÓN SUGERIDA:

Obra completa: Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Editores). 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 pp.

Capítulos o fichas: Lasso, C. A. 2014. Tipología de aguas (blancas, claras y negras) y su relación con la identificación y caracterización de los humedales de la Orinoquia. Pp. 50-61. *En:* Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Editores). 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.

Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela) / editado por Carlos A. Lasso, Anabel Rial, Giuseppe Colonnello, Antonio Machado-Allison y Fernando Trujillo; Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, XI -- Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2014.

303 p.: il., col.; 16,5 x 24 cm.
Incluye bibliografía, tablas, mapas
ISBN DIGITAL: 978-958-8889-24-5

1. Humedales -- Colombia -- Venezuela 2. Humedales -- caracterización
3. Vegetación acuática 4. Cuencas hidrográficas 5. Orinoquia I. Lasso, Carlos A. (Ed) II. Rial, Anabel (Ed) III. Colonnello, Giuseppe (Ed) IV. Allison-Machado, Antonio (Ed) V. Trujillo, Fernando (Ed) VI. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

CDD: 333.918 Ed. 23
Número de contribución: 503
Registro en el catálogo Humboldt: 14942

Catalogación en la publicación – Biblioteca Instituto Humboldt – Nohora Alvarado

Responsabilidad. Las denominaciones empleadas y la presentación del material en esta publicación no implican la expresión de opinión o juicio alguno por parte del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Así mismo, las opiniones expresadas no representan necesariamente las decisiones o políticas del Instituto, ni la citación de nombres, estadísticas pesqueras o procesos comerciales. Todos los aportes y opiniones expresadas son de la entera responsabilidad de los autores correspondientes.

F. Mijares



COMITÉ CIENTÍFICO

- **Anabel Rial Bouzas** (BioHábitat A. C., Venezuela y consultora independiente)
- **Aniello Barbarino** (Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias – INIA, Venezuela)
- **Antonio Machado-Allison** (Universidad Central de Venezuela)
- **Carlos Barreto-Reyes** (Fundación Humedales, Colombia)
- **Carlos A. Rodríguez Fernández** (Fundación Tropenbos, Colombia)
- **Célio Magalhães** (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia INPA/CPBA, Brasil)
- **Donald Taphorn** (Universidad Experimental de los Llanos – Unellez, Venezuela)
- **Edwin Agudelo-Córdoba** (Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - Sinchi, Colombia)
- **Fernando Trujillo** (Fundación Omacha, Colombia)
- **Francisco de Paula Gutiérrez** (Universidad Jorge Tadeo Lozano, Colombia)
- **Germán Galvis Vergara** (Universidad Nacional de Colombia)
- **Hernando Ramírez-Gil** (Universidad de los Llanos - Unillanos, Colombia)
- **Hernán Ortega** (Universidad Nacional Mayor de San Marcos – UNMSM, Perú)
- **Jaime De La Ossa** (Universidad de Sucre, Colombia)
- **John Valbo Jørgensen** (Departamento de Pesca y Acuicultura, FAO)
- **Josefa C. Señaris** (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela)
- **Luz F. Jiménez-Segura** (Universidad de Antioquia, Colombia)
- **Mauricio Valderrama Barco** (Fundación Humedales, Colombia)
- **Myriam Lugo Rugeles** (Universidad Nacional de Colombia)
- **Ramiro Barriga** (Instituto Politécnico de Quito, Ecuador)
- **Ricardo Restrepo M.** (Universidad Santo Tomás de Aquino – USTA, Colombia)
- **Rosa E. Ajiaco-Martínez** (Universidad de los Llanos – Unillanos, Colombia)



F. Mijares



3. PLANTAS ACUÁTICAS: UTILIDAD PARA LA IDENTIFICACIÓN Y DEFINICIÓN DE LÍMITES EN HUMEDALES DE LA ORINOQUIA

Anabel Rial B.

Las mayores planicies inundables neotropicales (Amazonas, Paraguay-Paraná y Orinoco) mantienen gran parte de la biodiversidad del continente, a su vez la flora acuática es el soporte de otros organismos y de las funciones de estos sistemas (Junk 1986, Neiff 1986, Colonnello 1996, Pott y Pott 2000, Murphy *et al.* 2003, Santos y Thomaz 2007, Thomaz *et al.* 2009, Ferreira *et al.* 2011, Agostinho *et al.* 2007, Theel *et al.* 2008, Thomaz *et al.* 2008, Fernández *et al.* 2009, Rial 2009, Lasso *et al.* 2010, 2011, Mormul *et al.* 2010).

El criterio botánico para la tipificación, caracterización y delimitación de humedales, se basa en tipos de vegetación acuática, claramente visibles y directamente relacionados al agua del ecosistema y es útil incluso en condiciones de afectación antrópica. El consenso internacional ha situado a las plantas acuáticas como organismos clave en la caracterización, clasificación y delimitación de humedales (Beal 1977, Rzedowski 1981, Best 1988, Reed 1988, Lavania *et al.* 1990, Tiner 1993, Gopal y Sah 1995, Gopal *et al.* 2001, Mitsch y Gosselink 1993, Suárez *et al.* 2005, Drechsler *et al.* 2009, Marrero 2011, Aponte y Cano 2013, Junk

et al. 2013, Rial y Lasso 2014). Su presencia indica ciertos atributos del hábitat y por ello se emplean para definirlo. Pero además, muchos aspectos que pasan desapercibidos para observadores eventuales, pueden advertirse por la presencia de estos vegetales capaces de reflejar condiciones de mediano y largo plazo en el humedal, como por ejemplo intensidad y duración de los ciclos de inundación y sequía, alteración del flujo hídrico o composición fisicoquímica del agua.

En Colombia son el elemento clave en el proceso de identificación, caracterización y establecimiento de límites de humedales que adelanta el país (Lasso *et al.* 2014). En la Orinoquia si cabe son de mayor utilidad, dado que la flora y vegetación acuática de esta región es mejor conocida que la de otras cuencas en el país como el Amazonas, Magdalena-Cauca, Caribe y Pacífico. Así pues, siguiendo el criterio propuesto y discutido para la Orinoquia (Rial y Lasso 2014), se considerará planta acuática aquel organismo vegetal que habita en ecosistemas acuáticos permanentes o temporales, inundables (por desborde) o anegables (por lluvia), que completa su ciclo vital

PLANTAS ACUÁTICAS

en condiciones alternantes de lluvia y sequía, con las siguientes precisiones: 1) indistintamente en agua o en suelos casi secos y sobreviviendo al siguiente ciclo; 2) mediante modificaciones morfológicas (ecofenos) visibles en ambos períodos (ecofases) (lluvia y sequía) y con floración durante la ecofase acuática; 3) con o sin variaciones morfológicas y con floración durante la ecofase terrestre.

También la riqueza (diversidad α) de plantas acuáticas sirve para la identificación caracterización y establecimiento de límites en humedales, pero la diversidad β es más útil aun. En un gradiente dado, las singularidades en la composición de especies de los humedales sirve para detectar diferencias y especies indicadoras. Con el conjunto de datos es posible caracterizar ambientes, analizar sistemas, ver respuestas al pulso de inundación, a las variaciones interanuales y a otras dinámicas ecológicas que implican integridad ecosistémica, conjuntos de atributos susceptibles de degradación o preservación.

Características de los ambientes

Hay humedales en los cuatro grandes paisajes de la Orinoquia: Andes, Llanos, Guayana y Delta. Por su naturaleza pueden ser naturales o artificiales. Su origen geológico y condiciones climáticas se asocian a otras características que definen su biota: a) altitud; b) tipo de agua y suelo; c) modo de circulación del agua; d) hidroperíodo-pulso de inundación; e) conectividad con otros sistemas acuáticos y f) dimensión y profundidad. Estos atributos influyen en la composición de las comunidades vegetales, y algunas de ellas determinan la presencia de ciertas especies, que se convierten entonces en indicadoras de hábitat.

Altitud

En el gradiente Andes-Delta, las diferencias geológicas y bioclimáticas permiten separar a los humedales de altura de aquellos de tierras bajas. Por una parte los humedales de los tepuyes de la Guayana, el segundo sistema montañoso más alto de Suramérica, cuyas cimas alcanzan elevaciones entre 1.500 y 3.015 m s.n.m. y cuyos suelos suelen estar saturados de agua debido a alta pluviosidad, tienen quebradas, charcos, turberas, ciénagas o grietas y canales en las que habitan plantas acuáticas propias de estos ambientes antiguos y aislados. Algunos cursos de agua se precipitan al vacío formando saltos de agua de mayor o menor magnitud, como el Salto Ángel (970 m) el mayor del mundo, en cuya base, la recepción del agua da lugar a un humedal con plantas, curiosamente delicadas (p. e. *Genlisea* sp), adaptadas no solo a la saturación hídrica del sustrato, sino del aire, por el efecto spray de la caída y el microclima que se genera en las paredes rocosas.

Del lado occidental hay más humedales de altura, en la cordillera de los Andes. En Colombia, Flórez *et al.* (1997) diferencian tres franjas altitudinales: a) 3.000 y 3.500 m s.n.m., con lagos, pantanos o turberas; b) 2.600 y 3.000 m s.n.m. con lagunas y pantanos; c) 2.000 y 3.300 m s.n.m. con los mayores complejos de lagos y humedales en el denominado altiplano. Franco *et al.* (2013) cuentan al menos 1.629 sitios de humedales altoandinos en Colombia. En Venezuela estos ambientes se distribuyen desde los 3.800 - 4.500 m s.n.m hasta los 3.000 - 3.800 m s.n.m. a partir de los cuales, Hernández (2005) propone clasificarlos en: a) lagunas de origen glacial; b) afloramientos de agua permanentes y/o estacionales (nacientes y ojos de agua); c) sistemas fluviales permanentes y/o estacionales (quebradas, afluentes y cauces de

río); d) pantanos permanentes y/o estacionales; e) ciénagas bajo la influencia de congelamiento diario; f) turberas y g) céspedes andinos sobre fondos de valle, a partir de la clasificación de humedales continentales propuesta por la Convención Ramsar y adaptada por Rodríguez-Altamiranda (1999) y Molinillo y Monasterio (2002), para los humedales de Venezuela.

Suelo y agua

Los humedales de suelo rocoso y arenoso, son propios de los Andes y la Guayana. Pero dado su origen reciente el primero, y muy antiguo el segundo, también sus aguas son distintas (Figuras 1 a,b): turbias, ricas en minerales y neutras, las andinas (blancas) y transparentes, oligotróficas y ácidas, las guayanesas (negras) (*sensu* Sioli 1984). En los llanos las aguas son claras o blancas porque discurren sobre suelos arenoso-arcillosos (Figuras 2 a,b,c). Las arenas forman los bancos o zonas más altas de las llanuras inundables, altiplanicies y planicies eólicas, y las arcillas se depositan en las zonas más bajas del microrelieve, en las depresiones, a las que le otorgan con su impermeabi-

lidad- la cualidad de retener agua por más tiempo. En el Delta, destino final del Orinoco, confluyen todas. En el largo tramo antes de la desembocadura, la carga de sedimentos y materia orgánica es alta. Esta planicie en tres partes (alta, media y baja) conformada por marismas, terrenos anegadizos y aguas de diversa tipología (claras, blancas, negras y salobres), representa un cambio notable de fisonomía, que en la flora acuática se hace visible por ejemplo, en las comunidades de manglares, indicadoras de estos ambientes con influencia marina.

Circulación del agua

La velocidad de la corriente limita la presencia de muchas especies. La riqueza es mayor en los ambientes lénticos que en los lóuticos, pues el caudal del curso intermedio (rithron) de los ríos, impide la colonización de las riberas por plantas arraigadas (Ramírez y San Martín 2006) y la permanencia de otras bioformas en el canal o cauce principal. La excepción es el caso de las agrupaciones densas de Podostemaceae en raudales o rápidos, o algunas especies de Eriocaulaceae y Xyridaceae en afloramientos



M. A. Morales-B.

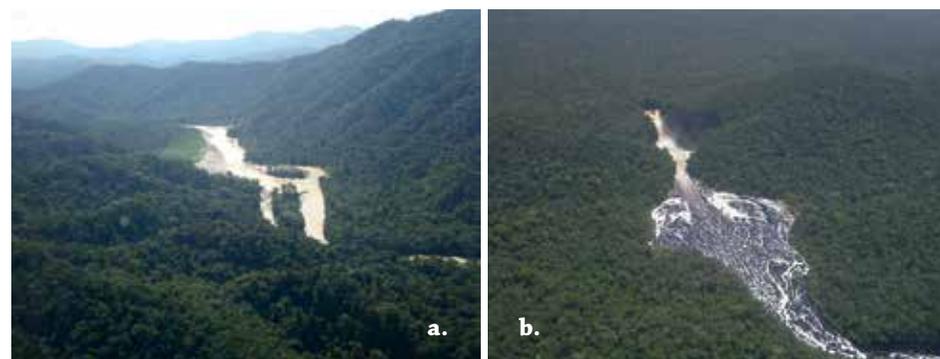


Figura 1. a) Río aguas blancas piedemonte andino venezolano; b) río aguas negras de la Guayana venezolana. Fotos: A. Rial.

PLANTAS ACUÁTICAS

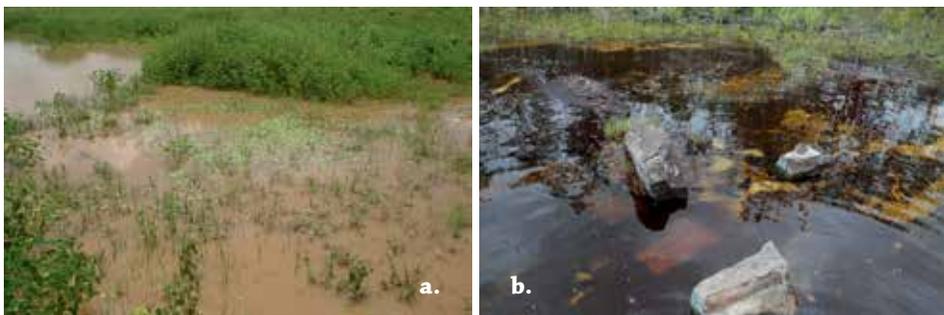


Figura 2. a) Aguas blancas y turbias, Llanos inundables de Venezuela; b) aguas negras transparentes del río Atabapo. Fotos: A. Rial (a), F. Trujillo (b).

tos rocosos de algunos ríos de la Guayana tanto en Colombia como Venezuela. Así, los ríos albergan menos plantas acuáticas que los ambientes de aguas tranquilas, a menos que su circulación haya sido impedida (diques, carreteras) pasando a comportarse en dichos tramos como sistemas lénticos, en cuyo caso la abundancia de ciertas especies dominantes aumenta casi siempre en detrimento de otras. Sin embargo, es preciso considerar las sinuosidades del curso en cuyos hábitats marginales, la menor incidencia de la corriente puede favorecer -especialmente en aguas bajas- la presencia de vegetación acuática y el asentamiento de islas flotantes.

En los ríos en los que la fluctuación del nivel del agua en época de lluvias y sequía es mayor a uno o dos metros, la vegetación acuática suele ser marginal y estar compuesta por especies de amplia distribución en la cuenca, p. e. *Heliotropium procumbens* Mill., *Mimosa pigra* L. y varias especies de *Ludwigia*. En las orillas de los ríos son comunes las colonias de ciperáceas y/o poáceas. También en los caños, cursos de menor magnitud y profundidad con márgenes frecuentemente menos abruptos, es

común el género *Paspalum* en todos los tipos de aguas (blancas, claras y negras). Sin embargo, las Xyridaceae no habitan o son poco comunes en márgenes de ríos llaneros y son frecuentes en márgenes de ríos guayanenses.

En aguas bajas, las orillas de ríos, usualmente con restos de troncos derribados y/o arrastrados por las crecidas, y los remansos, son el hábitat eventual de especies flotantes como *Pistia stratiotes* L., *Paspalum repens* P. J. Bergius. *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. Las islas flotantes de bora, denominadas camalotes en Argentina (Neiff y Neiff 1980), embalsados en Paraguay (Mereles 1998-2000) y buchones en Colombia, son agrupaciones de esta y/u otras especies que provienen de derivas y divagan río abajo hasta quedar retenidas entre estos obstáculos que detiene la corriente. Tal como se verá a continuación, el flujo y la conectividad provista por estos corredores fluviales favorecen la dispersión y amplía la distribución geográfica de las especies capaces de tolerar los cambios en el recorrido a lo largo de ríos de aguas blancas y negras (Rial 2013), como por ejemplo a través del Inírida-Guaviare-Orinoco-Atabapo.

Hidroperiodo y conectividad

El pulso de inundación es la fuerza principal que determina la existencia, productividad e interacción de la biota en los grandes sistemas fluviales inundables (Junk *et al.* 1989). Este evento vital ha sido documentado por diversos autores llamando la atención sobre la importancia de atender las características del ciclo hidrológico en las grandes planicies de Suramérica (Junk 1986, Neiff 1986, Junk *et al.* 1989, Neiff 1999, Rial 2009, Rial *et al.* 2010, Junk *et al.* 2013, Varandas *et al.* 2013). En las planicies del Orinoco esta función determina la aparición y renovación continua de ambientes espacio-temporales y favorece la diversidad β . Gracias a las adaptaciones de las plantas acuáticas a las fases del ciclo anual, tanto el pulso de inundación como la conectividad entre ambientes y/o con sistemas fluviales, contribuyen a la riqueza y a la dispersión de estos organismos entre humedales de la región. En aguas altas, los ambientes acuáticos de las planicies (lagunas, esteros, bajíos, bajos, zurales, charcos, caños de sabana), pierden su identidad en un plano inundable que provee flujos continuos de energía y materia, tales como la dispersión de bioformas, ecosafes flotantes, estolones y semillas.

Cuando el agua de lluvia y/o de desborde llena todas las depresiones y aumenta el caudal de caños y ríos, se favorece la propagación de algunas especies y la colonización de otros hábitats con conexiones permanentes o temporales en la cuenca. Cuando las cualidades adaptativas de estas especies son altas, pueden convertirse en invasoras o en malezas (Fridley 2011). Si el hábitat está alterado (eutroficación, aumento de CO_2 en el agua, disminución de O_2 disuelto, salinización, aumento de T° , sedimentación), el grado de susceptibilidad a una invasión o la dominancia (maleza)

será previsiblemente mayor; igual que si las especies nativas han sido erradicadas, por ejemplo, sustituidas por pastos introducidos o arroz. La conectividad y el ciclo de lluvia-sequía propician la renovación y enriquecimiento del agua, el transporte y asentamiento de semillas, propágulos e individuos. Son el movimiento (flujo) y el corredor (conectividad) para la dispersión de muchas plantas acuáticas nativas de estos sistemas interconectados de la cuenca, las mas conocidas, usualmente consideradas malezas acuáticas: *Salvinia auriculata*, *Eichhornia crassipes*, *Limnobium laevigatum* y *Azolla filiculoides*.

Dimensión y profundidad

La dimensión y profundidad del cuerpo de agua son tal vez, los factores menos determinantes de la riqueza de especies, si consideramos que son usualmente las aguas someras, los márgenes y las orillas móviles, los hábitats con mas recambio y riqueza de especies (Rial 2014).

Formas de vida y ecofases

Los términos forma de vida, forma de crecimiento, bioforma y hábito de crecimiento, suelen emplearse como sinónimo -no siempre apropiadamente- pero siempre de modo práctico, para describir el aspecto externo de las plantas. Así lo definieron Font Quer (1977) o más recientemente Judd *et al.* (2002), manteniendo la clasificación de Teofrasto (300 A. C.), al separar árboles de arbustos y hierbas. Esta arquitectura propia de las angiospermas, no aplica a las divisiones de briofitos y helechos, para todas las cuales, la clasificación de Sculthorpe (1967) es útil al diferenciar las formas enraizadas de las libres; las que emergen de las que flotan o están sumergidas, en las siguientes categorías comunes en toda la Orinoquia: arraigadas emergente (ae), arraigada flotante (af), flotante libre (f) y sumergida o pleustófito (s).



M. A. Morales-B.

PLANTAS ACUÁTICAS

Estas cuatro bioformas ampliamente reconocidas, están presentes y sirven para comparar comunidades de esta macrocuenca. Tal vez una singularidad se presenta en los páramos andinos (Venezuela, Colombia), cuya vegetación ha sido clasificada en general, según las formas de vida de Cuatrecasas (1968), Vareschi (1970), Monasterio (1980) y Hofstede (1995). En tales altitudes, son comunes las formas singulares de roseta y cojín. Así, Rangel-Ch. *et al.* (2000) se refieren a turberas, cojines y vegetación de pantano o acuática, como tipos de vegetación o comunidades. Según el caso, las tres pueden ser comunidades o tipos de vegetación acuática, diferenciables a la vez en arraigadas, emergentes y sumergidas.

Las bioformas sumergidas (p. e. *Najas arguta* Kunth, *Elodea* spp, *Mayaca longipes* Mart. ex Seub, *Mayaca fluviatilis* Aubl. *Mayaca sellowiana* Kunth, *Callitriche nubigera* Fassett.), se distribuyen en toda la cuenca y todo el gradiente de profundidad, en aguas con suficiente transparencia para permitir la fotosíntesis. Su presencia puede ser temporal o permanente. Temporal incluso efímera, en orillas de esteros y lagunas durante las primeras lluvias del llano; en quebradas o riachuelos de las sabanas de arenas blancas de la Guayana. Su estabilidad es mayor en aguas eutroficadas de embalses y represas cuando ocurren, pero surgen temporalmente en madrevejas de la Guayana y lagunas de inundación de los llanos inundables cuando las lluvias aportan nutrientes a estos ambientes oligotróficos (Guayana) o desecados por el verano (Llanos) (*Cabomba furcata* Schult. y Schult.f.).

Las arraigadas flotantes también habitan a lo largo del gradiente de profundidad, desde las orillas someras hasta el espejo de agua, a profundidades variables, usualmente me-

nores de un metro. Casi siempre en aguas con un cierto grado de transparencia. Las especies con esta arquitectura, suelen considerarse acuáticas estrictas. No obstante, muchas tienen ecofase terrestre sobre suelo húmedo, en ambientes temporales sometidos al pulso de inundación; es el caso por ejemplo de *Sagittaria guayanensis* Kunth, *Ludwigia helmintorrhiza* (Mart.) H. Hara, *Ludwigia sedoides* (Humb. y Bonpl.) H.Hara o *Marsilea polycarpa* Hook. y Grev., entre otras.

Los pleustófitos o flotantes libres habitan en todo el gradiente, desde la orilla móvil hasta el espejo de agua. En los cuerpos de agua de gran magnitud, una vez presentes pueden colonizar desde la orilla hasta el centro, avanzando tanto como los nutrientes en el agua, el viento y la corriente lo permitan (Figura 3). También pueden quedar en el cinturón externo que limita con el espejo de agua (Figura 4) o desplazarse a otras orillas de un ambiente léntico, o a otros ambientes o tramos del mismo, si viajan por cursos de agua corriente. En caños y ríos de planicies inundables son frecuentes las islas flotantes de especies libres solitarias; pequeñas poblaciones o incluso comunidades mas o menos complejas formadas por especies que se desarraigan y constituyen sustratos que sirven de balsa o remanso a otras especies por ejemplo: *Eichhornia azurea*, *Paspalum repens* con *Salvinia auriculata*, *Pistia stratiotes* y *Eichhornia crassipes*.

Las bioformas arraigadas emergentes son abundantes y caracterizan las orillas móviles “moveable shoreline” (Rial 2014) de los cuerpos de agua sometidos a variaciones en el nivel hidrométrico. Su presencia requiere de una cierta morfología de las orillas para colonizar, pendientes suaves o playas en lugar de paredes



M. A. Morales-B.



Figura 3. Distribución de las plantas acuáticas flotantes (*Azolla*) en el gradiente de profundidad de un embalse andino, Colombia. Foto: A. Rial.



Figura 4. Cinturón externo de plantas acuáticas en el límite del espejo de agua en los llanos inundables. Foto: A. Rial.

verticales o cauces abruptos y ausencia de corrientes. La lista de especies arraigadas emergentes es la más larga de las cuatro bioformas y si bien son estimadas en su mayoría como especies helofitas, anfíbias o facultativas, su presencia en los humedales es indicadora de una de las características más relevantes de los humedales tropicales: la fluctuación. *Hydrolea spinosa* L., *Thalia geniculata* L., *Pacourina edulis* Aubl., *Ipomoea carnea* Jacq, *Caperonia palustris* (L.) A.St. Hill, *Eleocharis instersticta* (Vahl) Roem. Ex Schult., *E. tiarata* Gomez-Laur, *E. mutata* (L.) Roem. y Schult, *Cyperus luzulae* (L.) Retz., *Oxycaryum cubense* (Poepp. y Kunth) Palla y *Sesbania* sp, son algunos ejemplos. Además de las bioformas, en los sistemas de alta fluctuación, surgen adaptaciones para persistir en ambas fases (Neiff 1996, Casco 2003), estas son las ecofases, imprescindibles en la comprensión de dichos



M. A. Morales-B.

PLANTAS ACUÁTICAS

sistemas y en el concepto de planta acuática (Rial 2003). Los organismos que están condicionados preponderantemente por la fase de inundación o por la fase de sequía, son denominados estrategias de fase, mientras que los que se adecuan a una gama amplia de condiciones del régimen pulsátil, son conocidos como euritípicos (plásticos) o anfítolerantes (Neiff 1996).

Riqueza de especies y aspectos de su distribución

Se estima entre 350-400 especies la riqueza de plantas acuáticas de la Orinoquia, una

cifra alta en relación a otros inventarios en el Neotrópico (Tabla 1). En sus principales regiones: Andes, Llanos, Guayana y Delta, las listas incluyen 171 especies en el delta del Orinoco (Colonnello 2004), 198 en los llanos inundables (Rial 2009) y más de 200 en las planicies inundables del Orinoco-Guayana (Sanoja *et al.* 2010). En las porciones llanera (excepto Arauca) y guayanesa de esta cuenca en Colombia, el listado preliminar incluye 211 especies (Rial 2013), en tanto que en los Andes, los inventarios recientes dan cuenta de 89 especies en el área específica del Páramo de Chingaza

Tabla 1. Algunos inventarios de plantas acuáticas en el Neotrópico.

PAÍS	HUMEDAL	RIQUEZA ESTIMADA	AUTOR
Ecuador	Lagunas de páramo	19	Terneus (2002)
Venezuela	Embalse Represa hidroeléctrica de Guri- Guayana	27	Vegas-Vilarrubia y Cova (1993)
Ecuador	Reserva Prod. Fauna. Cuyabeno. Sistema lacustre-riberino Amazonia	28	Terneus (2007)
Venezuela	Lagunas Pumar y Seca-Páramo Guaramacal	30	Cuello y Cleef (2009)
Paraguay	Chaco húmedo	32	Mereles <i>et al.</i> (1992)
Brasil	Planicie de inundacion del alto río Paraná	55	Thomaz <i>et al.</i> (2009)
Suriname	Surinám	68	Werkhoven y Peeters (1993)
Chile	Patagonia occidental	86	San Martín <i>et al.</i> (2011)
Colombia	Páramo de Chingaza	89	Schmidt-Mumm y Vargas-Ríos (2012)
México	Región de Tamaulipas	93	Mora-Olivo <i>et al.</i> (2008)
Colombia	Altiplano del oriente antioqueño	94	Posada y López (2011)
México	Humedales México	111	Lot <i>et al.</i> (1986)
Argentina	Delta del Paraná, isla Martín García y ribera Platense	112	Lahitte y Hurrel 1999
Paraguay	Humedales Paraguay	114	Mereles (2004)

PAÍS	HUMEDAL	RIQUEZA ESTIMADA	AUTOR
Perú	Humedales de la costa de Lima	123	Aponte y Cano (2013)
Argentina	Esteros del Iberá	127	Neiff y Poi de Neiff (2006)
Colombia	Humedales Bogotá (Fúquene-Cucunuba y Palacio)	134	Guzmán (2012)
Brasil	Planicies inundables alto Paraná	153	Alves-Ferreira <i>et al.</i> (2011)
Venezuela	Delta del Orinoco	171	Colonnello (2004)
Venezuela	Llanos inundables del Orinoco- Venezuela	198	Rial (2009)
Venezuela	Planicies inundables Orinoco-Guayana	> 200	Sanoja <i>et al.</i> (2010)
Colombia	Región llanera (sin Arauca) y guayanesa del Orinoco - Colombia	> 211	Rial (2013)
Brasil	Pantanal	247	Pott y Pott (2000)
Brasil	Río Grande do Sul (naturales y manejados)	250	Rolon <i>et al.</i> (2010)
Costa Rica	Palo Verde y valle del río Tempisque	320	Crow (2002)
Brasil	Delta do Jacui (incluyendo leñosas)	331	Longhi-Wagner y Feijó (1981)
Brasil	Planicie inundable Amazonas	338	Junk y Piedade (1993)
Chile	Chile	455	Hauenstein (2006)
Bolivia	Llanos de Moxos (incluyendo leñosas)	483	Beck (1984)
Venezuela	Venezuela	509	Velásquez (1994)
Brasil	Río Grande do Sul (planicie costera)	400-500	Irgang y Gastal (1996)
ORINOQUIA COLOMBIA-VENEZUELA		350-400	Estimaciones de la autora

(Schmidt-Mumm y Vargas-Ríos 2012) y 134 especies en los humedales de Bogotá y lagunas de Fúquene, Cucunubá y Palacio, en una recopilación de Guzmán (2012). De

esta riqueza, una parte está restringida a determinados ambientes e incluso hábitats y otra es compartida, es decir especies de amplia distribución en la cuenca.



M. A. Morales-B.

PLANTAS ACUÁTICAS

Andes

Ciertas comunidades de plantas acuáticas presentes en los páramos de Colombia (Cleef 1981, Franco *et al.* 1986, Rangel-Ch. *et al.* 2000, Madriñán 2010), también habitan del lado venezolano entre los 2.900 y 3.100 m s.n.m (Cuello y Cleef 2009). En los humedales paramunos y altotepuyanos, las plantas inferiores (líquenes, musgos y hepáticas) son más abundantes que en los llanos, Guayana y el Delta. Las cumbres andinas son hábitats muy específicos para especies formadora de turberas como *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm y en general para comunidades de briófitos con una función determinante en los procesos de colmatación autóctona de lagunas someras, charcas o pantanos (Sánchez *et al.* 1989).

En los Andes, se distinguen así, los ambientes altos de páramo y subpáramo con quebradas, turberas, esfangales, pantanos, charcos, lagunas y zonas mas bajas del altiplano (entre 2.500 y 2.700 m s.n.m), con lagunas, quebradas, jagüeyes o préstamos y embalses. Diversos autores han registrado la vegetación acuática (Cuatrecasas 1958, Wink y Wijninga 1987, Wijninga *et al.* 1989, Velásquez 1994, Schmidt-Mumm 1998, Cortés y Rangel-Ch. 1999, Rangel-Ch. *et al.* 2000, Guzmán 2002, 2012, Romero 2002, Chaparro 2003, Granés 2004, Cuello y Cleef 2009, Vásquez y Serrano 2009, Schmidt-Mumm y Vargas-Ríos 2012, entre otros), lo que permite una aproximación preliminar a la riqueza de plantas acuáticas en la región andina de la cuenca. La tabla 2 muestra

Tabla 2. Especies de plantas acuáticas en ambientes andinos de la cuenca del Orinoco.

FAMILIA	ESPECIE
Apiaceae	<i>Eryngium humile</i> Cav.
	<i>Lilaeopsis chinensis</i> (L.) Kuntze
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i> L.
	<i>Wolffiella lingulata</i> (Hegelm.) Hegelm.
	<i>Wolffiella oblonga</i> (Phil.) Hegelm
	<i>Zantedeschia aethiopica</i> (L.) Spreng.
Araliaceae	<i>Hydrocotyle bondplandii</i> A. Rich.
	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.
	<i>Hydrocotyle umbellata</i> L.
Azollaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.
Balantiopsaceae	<i>Isotachis serrulata</i> (Sw.) Gottsche
Begoniaceae	<i>Begonia fischeri</i> Schrank
Brassicaceae	<i>Nasturtium officinale</i> R.Br
	<i>Rorippa nasturium-aquaticum</i> (L.) HayeK
	<i>Rorippa pinnata</i> (Sessé & Moc.) Rollins
Cabombaceae	<i>Brasenia schreberi</i> J. F. Gmel
Calceolariaceae	<i>Calceolaria mexicana</i> Benth
Compositae	<i>Ambrosia peruviana</i> Willd.

FAMILIA	ESPECIE
Asteraceae	<i>Acmella oppositifolia</i> (Lam.) R. K. Jansen
	<i>Baccharis breviseta</i> DC
	<i>Bidens laevis</i> (L.) "Britton, Sterns & Poggenb."
	<i>Cotula coronopifolia</i> L.
	<i>Erechtites valerianifolius</i> (Wolf) DC
	<i>Gnaphalium americanum</i> Mill
	<i>Senecio carbonelli</i> S. Díaz
Crassulaceae	<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.
	<i>Vazquezia anemonifolia</i> (Kunth) S.F. Blake
Cyperaceae	<i>Crassula venezuelensis</i> (Steyermark) Bywater & Wickens
	<i>Carex lurida</i> Wahlenb.
	<i>Carex teres</i> Boott
	<i>Cyperus alternifolius</i> L
	<i>Cyperus compactus</i> Retz
	<i>Cyperus papyrus</i>
	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.
	<i>Eleocharis dombeyana</i> Kunth
	<i>Eleocharis macrostachya</i> Britton
	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.
	<i>Eleocharis stenocarpa</i> Svenson
	<i>Eleocharis sellowiana</i> Kunth
	<i>Isolepis inundata</i> R.Br.
	<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A.Mey) Soják
Ditrichaceae	<i>Ditrichum submersum</i> Cardot & Herzog
Elatinaceae	<i>Elatine paramoana</i> Schmidt-M. & Bernal
	<i>Elatine triandra</i> Schkuhr
Equisetaceae	<i>Equisetum bogotense</i> HBK
Halogaraceae	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc
	<i>Myriophyllum quitense</i> Kunth
Hydrocharitaceae	<i>Egeria densa</i> Planch
	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine
Hypericaceae	<i>Hypericum brathys</i> Sm.
Isoëtaceae	<i>Isoetes karstenii</i> A. Braun
	<i>Isoetes lechleri</i> Mett
	<i>Isoetes novo-granadensis</i> H.P. Fuchs
	<i>Isoetes palmeri</i> H.P. Fuchs
	<i>Isoetes triquetra</i> A. Br.
Juncaceae	<i>Juncus densiflorus</i> Kunth
	<i>Juncus effusus</i> L.
	<i>Juncus involucratus</i> Steud.
	<i>Juncus microcephalus</i> Kunth



M. A. Morales-B.

PLANTAS ACUÁTICAS

FAMILIA	ESPECIE
Juncaceae	<i>Juncus sellowianus</i> Kunth
	<i>Distichia muscoides</i> Nees & Meyen
Jungermanniaceae	<i>Cryptochila grandiflora</i> (Lindenb. & Gottsche) Grolle
Lamiaceae	<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.
Leguminosae	<i>Trifolium repens</i> L.
Lemnaceae	<i>Lemna gibba</i> L.
	<i>Lemna minor</i> L.
	<i>Lemna valdiviana</i> Phil.
	<i>Wolffia columbiana</i> H.Karst
Lentibulariaceae	<i>Utricularia gibba</i> L.
Limncharitaceae	<i>Hydrocleys nymphoides</i> (Willd.) Buchenau
Lithraceae	<i>Cuphea racemosa</i> (L.f.) Spreng
	<i>Marsilea mollis</i> B.L. Rob. & Fernald
Marsileaceae	<i>Marsilea</i> sp.
	<i>Pilularia mandoni</i> A. Br
Najadaceae	<i>Najas guadalupensis</i> (Spreng.) Magnus
	<i>Epilobium denticulatum</i> Ruiz & Pav.
Onagraceae	<i>Ludwigia hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Zardini, H.Y. Gu & P.H. Raven
	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven
	<i>Ludwigia peruviana</i> (L.) H. Hara
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum crotalophoroides</i> Walt.
	<i>Ophioglossum ellipticum</i> Hook & Grew
Orchidaceae	<i>Habenaria repens</i> Nutt
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca bogotensis</i>
Plantaginaceae	<i>Callitriche deflexa</i>
	<i>Callitriche heterophylla</i> Pursh
	<i>Callitriche nubigera</i> Fasset
	<i>Gratiola bogotensis</i> Cortés
	<i>Plantago rigida</i> Kunth
Poaceae	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.
	<i>Calamagrostis efussa</i> (Kunth) Steud
	<i>Chusquea tessellata</i> Munro
	<i>Cortaderia nitida</i> (Kunth) Pilg.
	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.
Podostemaceae	<i>Phalaris angusta</i> Nees ex Trin
	<i>Apinagia</i> sp
	<i>Marathrum</i> sp
	<i>Rhyncholacis</i> sp
Polygonaceae	<i>Tristicha trifaria</i> (Bory ex Willd.) Spreng
	<i>Persicaria hydropiperoides</i> (Michx.) Small
	<i>Persicaria punctata</i> (Elliott) Small
	<i>Persicaria sagittata</i> (L.) H. Gross.

FAMILIA	ESPECIE
Polygonaceae	<i>Persicaria segetum</i> (Kunth) Small.
	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray
	<i>Rumex obtusifolius</i> L.
Polypodiaceae	<i>Pityrogramma trifoliata</i> (L.) Tryon
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms
Portulacaceae	<i>Mona meridensis</i> (Fierdrich) Ö. Nilsson
	<i>Potamogeton bertereanus</i> Phil.
	<i>Potamogeton illinoensis</i> Morong
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton pusillus</i> L.
	<i>Ranunculus flagelliformis</i> Smith
Ranunculaceae	<i>Ranunculus limoselloides</i> Turcz.
	<i>Ranunculus praemorsus</i> Kunth ex DC
	<i>Ricciaceae</i>
Ricciaceae	<i>Ricciocarpus natans</i> L. (Corda)
Rubiaceae	<i>Arcytophyllum muticum</i> (Wedd.) Standl.
	<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schlttdl.
Seligeriaceae	<i>Galium ascendens</i> Willd. ex Spreng
	<i>Blindia magellanica</i> Schimp
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i> Mill.
	<i>Solanum marginatum</i> L. f.
	<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.
Sphagnaceae	<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm
	<i>Sphagnum cyclophyllum</i> Sull. & Lesq.
	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.
Typhaceae	<i>Typha angustifolia</i> L.
	<i>Typha dominguensis</i> Pers.
	<i>Typha latifolia</i> L.
Verbenaceae	<i>Verbena litoralis</i> Kunth

130 especies en 80 géneros y 47 familias, de las cuales Cyperaceae y Compositae con 13 y 10 especies, Polygonaceae (7), Poaceae y Juncaceae (6) e Isoëtaceae y Plantaginaceae (5), pueden considerarse las más representativas.

Las poblaciones de *Plantago rigida* Kunth con apariencia de cojín verde, indican acumulación de agua en estos páramos andinos. Otras especies de la lista andina, al menos 20, están presentes en otros hu-

medales de la cuenca, especialmente en el Llano:

- *Ambrosia peruviana* Willd.
- *Azolla caroliniana* Willd.
- *Bidens laevis* (L.) Britton, Sterns & Poggenb.
- *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms
- *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult.
- *Habenaria repens* Nutt
- *Hydrocleys nymphoides* (Willd.)

PLANTAS ACUÁTICAS

- *Hydrocotyle ranunculoides* L. f.
- *Hydrocotyle umbellata* L.
- *Lemna gibba* L.
- *Lemna minor* L.
- *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine
- *Ludwigia hexapetala* (Hook. & Arn.) Zardini, H.Y. Gu & P.H. Raven
- *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven
- *Ludwigia peruviana* (L.) H. Hara
- *Marsilea* sp.
- *Najas guadalupensis* (Spreng.) Magnus
- *Persicaria hydropiperoides* (Michx.) Small
- *Persicaria punctata* (Elliott) Small
- *Pistia stratiotes* L.
- *Ricciocarpus natans* L. (Corda)
- *Utricularia gibba* L.

El resto habita solo en esta región montañosa de la cuenca. *Crassula venezuelensis* (Steyer.) M. Bywater y Wickens, *Carex bonplandii* Kunth, *Callitriche nubigena* Fasset, *Calamagrostis effusa* (Kunth) Steud, *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm, *Eleocharis macrostachya* Britton, *Ranunculus flagelliformis* Sm. y *R. nubigenus* Kunth ex DC, caracterizan los humedales de páramo (Schmidt-Mumm y Vargas-Ríos 2012). También son propias de esta región andina ciertas comunidades de herbazales de *Phytolacca bogotensis* Kunth que junto a *Solanum americanum* Mill y algunas especies de *Ludwigia*, crecen en lagunas y antiguos meandros del río Bogotá y sus áreas de inundación (Wijninga et al. 1989). Especies como *Mona meridensis* (Fierdrich) Ö. Nilsson y *Crassula venezuelensis* (Steyermark) Bywater y Wickens se restringen también a los Andes.

A menor altitud, determinadas especies como *Schoenoplectus californicus* (C. A. Mey.) Soják o *Thypha angustifolia* L. son dominantes en lagunas del valle del río Ubaté

(Guzmán 2012), en donde mas del 80% de la vegetación acuática corresponde a bioformas arraigadas emergentes. En los humedales de la sabana de Bogotá también predominan (mas del 50%) estas bioformas, junto a algunas especies sumergidas como *Myriophyllum* sp. (Chaparro 2003) y flotantes libres como *Azolla filiculoides*, *E. crassipes* o *Lemna gibba* L.

Algunas de las especies registradas en estos ambientes según Chaparro (2003), Cuatrecasas 1958, Wink y Wijninga (1987), Wijninga et al. (1989) y Cortés y Rangel-Ch. (1999), los siguientes:

- *Azolla filiculoides* Lam
- *Bidens laevis* "Britton, Sterns & Poggenb."
- *Cotula coronopifolia* L.
- *Cuphea racemosa* (L. f.) Spreng.
- *Cyperus papyrus* L.
- *Eichhornia crassipes* Mart. Solms.
- *Epilobium denticulatum* Ruiz & Pavón
- *Hydrocotyle bonplandii* A. Rich.
- *Hydrocotyle ranunculoides* L. f.
- *Juncus effusus* L.
- *Lemna gibba* L.
- *Lemna* sp
- *Lilaeopsis* sp
- *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd) Heine
- *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven
- *Ludwigia peruviana* (L.) H. Hara
- *Myriophyllum* sp
- *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov
- *Persicaria punctata* (Elliott) Small
- *Phytolacca bogotensis* Kunth
- *Rorippa pinnata* (Sessé & Moc.) Rollins
- *Rumex obtusifolius* L.
- *Schoenoplectus californicus* (C. A. Mey.) Soják
- *Scutellaria racemosa* Pers.
- *Typha angustifolia* L.

- *Vazquezia anemonifolia* (Kunth) S. F. Blake

Algunas de estas especies son de amplia distribución en la Orinoquia (*Persicaria punctata* (Elliott) Small, *Limnobium laevigatum* (Humb. y Bonpl. ex) Heine, *E. crassipes*) o restringida a esta franja altitudinal andina como *Phytolacca bogotensis* Kunth.

En los humedales artificiales andinos, abundantes y de gran extensión que sirven como reservorio de agua y/o para generación de electricidad, la flora acuática está particularmente condicionada por los niveles de nitrógeno y fósforo disponibles, usualmente variables a lo largo del año, y por la acidificación de los suelos que quedan expuestos en las orillas en tiempos de bajo

caudal. La riqueza y abundancia pueden ser similares entre embalses a la misma altura y tipo de agua y sustrato, pero en el caso de dos de ellos, meso-oligotróficos y ubicados uno en los Andes de Colombia (Neusa) y otro en la Guayana de Venezuela (Guri), hay diferencias significativas. En el primero la riqueza y composición de especies es baja y la cobertura de las pocas especies alta. En este embalse habitan *Egeria densa* Planch y *Azolla filiculoides*, sumergida y flotante libre respectivamente (Figura 5), mientras que las arraigadas emergentes son escasas (*Polygonum* sp, *Eleocharis* sp). En Guri (Figura 6), un embalse que puede alcanzar los 4.200 km² que surte a la séptima hidroléctrica del mundo, la riqueza es mayor. Según Vegas-Vilarrubia y Cova (1993) 27 especies, con predominio de flotantes y arraigadas



M. A. Morales-B.


Figura 5. *Egeria densa* y *Azolla filiculoides*, embalse andino. Foto: A. Rial.

PLANTAS ACUÁTICAS



Figura 6. Represa del Guri, Guayana venezolana. Foto: A. Rial.

emergentes y ausencia de sumergidas. Este embalse ha albergado especies provenientes de la cuenca del Caroní, de todas las bioformas conocidas en la Orinoquia, incluyendo sumergidas (*Elodea granatensis* Humb. y Bonpl., *Utricularia* spp), flotantes libres (*Lemna minor* L., *Salvinia auriculata*, *E. crassipes*), arraigadas flotantes (*Nymphoides indica* L. (Kuntze), *Heteranthera reniformis* Ruiz y Pav.), arraigadas emergentes (*Habenaria repens* Nutt., *Eleocharis interstincta* (Vahl) Roem. y Schult.) e incluso una podostemaceae: *Mourera fluviatilis* Aubl. (Velásquez 1994).

Llanos

En las planicies de Colombia y Venezuela habitan entre 200-250 especies de plantas acuáticas de unas 60 familias, de las cuales Cyperaceae y Poaceae son siempre las más abundantes -con más de 30 especies cada una- definiendo el extenso ecosistema de sabana de esta cuenca. En general, es muy frecuente el género *Ludwigia*

(Onagraceae) con unas 15 especies, así como las compuestas (Asteraceae) y los jacintos de agua, boras, buchones, nombres locales para las especies de la familia Pontederiaceae (*Eichhornia crassipes*, *E. azurea* (Sw.) Kunth, *Pontederia subovata* (Seub.) Lowden, *Heteranthera reniformis* y *H. limosa* (Sw.) Willd.) así como las Rubiaceae, Alismataceae, Araceae y Euphorbiaceae que aunque con menos especies, suelen estar presentes en todos los ambientes de la cuenca (Rial 2009, 2013). Algunas especies son indicadoras de suelos enriquecidos con urea, comunidades nitrófilas de *Heteranthera limosa*, *H. reniformis*, *Murdannia nudiflora* (L.) Brennan, presentes en charcos y zanjas temporales cercanas a poblados o potreros.

Otras especies son dominantes en ciertos humedales y los definen, por ejemplo el palmar llanero de *Copernicia tectorum* (Kunth) Mart., los corozales de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. y los maporales o chagüaramales de *Roystonea*

oleracea (Jacq.) O. F. Cook; pero el caso más representativo y extenso es el del *Mauritia flexuosa* L. f. El morichal es un sistema diferenciable y complejo (González-Boscán y Rial 2010, Lasso *et al.* 2013), mixto, con corrientes profundas y calma superficial, dominado por esta palma acuática, en comunidades de variada composición y estructura (Fernández 2007), según la variante fisionómica de este ecosistema en Colombia y Venezuela. Se distribuyen en la sabana (Llanos y Guayana) y en el Delta y pueden ser incluso transiciones entre morichal y herbazal de pantano. Al menos 104 especies de 77 géneros y 43 familias han sido registrados en diversas comunidades de estos ambientes (Tabla 3). En general, son frecuentes las ciperáceas (*Rhynchospora* spp, *Cyperus haspan* L., *C. luzulae* (L.) Rottb. Ex Retz., *Eleocharis* spp) y onagráceas (*Ludwigia* spp). Cuando en los morichales de sabana el caño es de menor dimensión y predominan un pantano o una laguna de aguas transparentes, las utricularias (Lentibulariaceae) *Utricularia breviscapa* Wr. Ex Griseb, *U. foliosa* L., *U. hispida* Lam., *U. hydrocarpa* Vahl y *U. myrioscista* A. St. Hill y Girard, son abundantes y se acompañan de especies de familias menos comunes en el resto de la sabana como Eriocaulaceae, Xyridaceae y Droseraceae, típicas de suelos arenosos, junto a otras de amplia distribución como por ejemplo las Pontederiaceae, Araceae, Nyphaeaceae y Alismataceae. Velásquez (1994) comenta que el pH ácido determina la presencia de algunas de estas especies mencionadas y de otras como *Tonina fluviatilis* Aubl, *Mayaca fluviatilis* Aubl. o *Syngonanthus* spp.

En la sabana inundable, con gran variedad de hábitats, la riqueza de plantas acuáticas es mayor en sistemas lénticos en lluvias y aguas altas, respecto a los lóticos, sequía y aguas bajas. Son mayoritariamente de

hábito arraigado emergente y escasamente sumergidas, dada la turbidez del agua. Este hábito de crecimiento o bioforma, aparece solo temporalmente en aquellas lagunas y márgenes de esteros que se llenan con agua de lluvia o en morichales de suelo arenoso.

En el gran humedal llanero Poaceae y Cyperaceae son dominantes, pero a la vez parte de comunidades dinámicas en su composición y estructura durante el ciclo anual.

Debe tenerse en cuenta, que si bien algunas comunidades de plantas acuáticas definen ciertos humedales llaneros, las fluctuaciones que produce el pulso de inundación, determinan el reemplazo de especies en ensamblajes sucesivos o comunidades climax dinámicos (Rial 2004, 2006). De modo que algunas especies que caracterizan un hábitat durante uno o varios periodos o ciclos, pueden desaparecer y ser sustituidas por otras que ocupan el rol dominante de la comunidad. Por esta razón, en los llanos inundables el carácter predictivo del método fitosociológico no resulta en todos los casos tan útil como en otros sistemas más estables. Aquellas asociaciones fitosociológicas que definen un hábitat pueden cambiar si se alteran natural o antrópicamente los parámetros funcionales. Para analizar cuantitativamente las relaciones entre recurrencia, intensidad, duración y estacionalidad de los eventos hidrológicos, y la organización de las comunidades bióticas se creó la herramienta PULSO (Neiff y Neiff 2003).

La riqueza de estos sistemas está determinada por la estabilidad del cambio (Rial 2004, 2006) que implica la ocurrencia natural y alternante de la inundación y la sequía. Por ejemplo, una especie como *Pacourina edulis* Aubl. habita en los llanos



M. A. Morales-B.



M. A. Morales-B.

PLANTAS ACUÁTICAS

Tabla 3. Especies de plantas acuáticas registradas en diversos morichales de la cuenca del Orinoco.

FAMILIA	ESPECIE
Acanthaceae	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.
	<i>Echinodorus</i> sp.
Alismataceae	<i>Sagittaria guayanensis</i> Kunth
	<i>Sagittaria rhombifolia</i> Cham.
Amaranthaceae	<i>Gomphrena globosa</i> L.
Apocynaceae	<i>Mandevilla hirsuta</i> (Rich.) K.Schum.
	<i>Marsdenia sprucei</i> Rothe
	<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott
	<i>Anthurium</i> sp.
Araceae	<i>Philodendron</i> cf <i>krauseanum</i> Steyererm.
	<i>Philodendron acutatatum</i> Schott Picatón
	<i>Philodendron brevispathum</i> Shott
	<i>Urospatha sagittifolia</i> (Rudge) Schott
Asteraceae	<i>Micania micrantha</i> H.B.K.
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia maxima</i> Jacq.
Cabombaceae	<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult. f.
Commelinaceae	<i>Murdannia nudiflora</i> (L.) Brenan
Asteraceae	<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.
Costaceae	<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe
	<i>Costus arabicus</i> L.
Cyperaceae	<i>Cyperus haspan</i> L.
	<i>Cyperus luzulae</i> (L.) Retz.
	<i>Eleocharis filiculmis</i> Kunth
	<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.
	<i>Fimbristylis complanata</i> (Retz.) Vahl
	<i>Fuirena unbellata</i> Rottb.
Cyperaceae	<i>Rhynchospora cephalotes</i> (L.) Vahl
	<i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton
	<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. Ex Schltldl. & Cham.
Droseraceae	<i>Drosera capillaris</i> Poir.
Dryopteridaceae	<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C. Presl
	<i>Eriocaulon humboldtii</i> Kunth
Eriocaulaceae	<i>Philodice hoffmannseggii</i> Mart
	<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.
Eriocaulcaul	<i>Syngonanthus caulescens</i> (Poir.) Ruhland
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cataractarum</i> Spruce ex Peyr.

FAMILIA	ESPECIE
Euphorbiaceae	<i>Caperonia palustris</i> (L.) A. St. -Hil.
	<i>Croton trinitatis</i> Millsp.
Fabaceae	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.
Gentianaceae	<i>Chelonanthus alatus</i> (Aubl.) Pull
Heliconiaceae	<i>Heliconia psittacorum</i> L.f.
Lamiaceae	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl.) Kuntze
	<i>Genlisea</i> sp.
	<i>Utricularia breviscapa</i> C. Wright ex Griseb.
	<i>Utricularia foliosa</i> L.
Lentibulariaceae	<i>Utricularia hispida</i> Lam.
	<i>Utricularia hydrocarpa</i> Vahl
	<i>Utricularia myrioscista</i> A. St.-Hil. & Girard
	<i>Rotala ramosior</i> (L.) Koehne
Lythraceae	<i>Cuphea antisiphilitica</i> Kunth
	<i>Cuphea odonelli</i> Lourteig
Malvaceae	<i>Byttneria</i> sp.
Maranthaceae	<i>Thalia geniculata</i> L.
Mayaceae	<i>Mayaca fluviatilis</i> Aubl.
	<i>Mayaca madida</i> (Vell.) Stellfeld
	<i>Miconia racemosa</i> (Aubl.) C.
	<i>Acisanthera crassipes</i> (Naudin) Wurdack
	<i>Acisanthera uniflora</i> (Vahl) Gleason
Melastomataceae	<i>Nepsera aquatica</i> (Aubl.) Naudin
	<i>Pterolepis trichotoma</i> (Rottb.) Cogn.
	<i>Rhynchanthera bracteata</i> Triana
	<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Kunth) DC.
Menyanthaceae	<i>Nymphoides indica</i> (L.) Kuntze
Mimosaceae	<i>Mimosa orthocarpa</i> Spruce ex Benth.
	<i>Mimosa pigra</i> L.
	<i>Mimosa sensitiva</i> L.
Mimosaceae	<i>Mimosa velloziana</i> Mart.
Nymphaea	<i>Nymphaea novogranatensis</i> Wiersema
Ochnaceae	<i>Sauvagesia erecta</i> L.
	<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) H. Hara
	<i>Ludwigia sediodes</i> (Humb. & Bonpl.) H.Hara
Onagraceae	<i>Ludwigia inclinata</i> (L.f.) M. Gómez
	<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G. Don) Exell
	<i>Ludwigia lithospermifolia</i> (Mitch.) Mars
Orchidaceae	<i>Habenaria repens</i> Nutt.

PLANTAS ACUÁTICAS



M. A. Morales-B.

FAMILIA	ESPECIE
Plantaginaceae	<i>Bacopa myriophylloides</i> (Benth.) Wettst.
	<i>Bacopa salzmanii</i> (Benth) Wettst. Ex Edwall
	<i>Benjaminia reflexa</i> (Benth.) D'Arcy
	<i>Conobea aquatica</i> Aubl.
Poaceae	<i>Panicum parvifolium</i> Lam.
	<i>Pelteaea trinervis</i> C. Presl
	<i>Andropogon bicornis</i> L.
	<i>Eriochrysis cayenensis</i> Beauv.
	<i>Leptocoryphium lanatum</i> (Kunth) Nees
	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) M. Kerguelen
	<i>Heteranthera zosterifolia</i> Mart.
Pontederiaceae	<i>Pontederia parviflora</i> Alexander
	<i>Pontederia subovata</i> (Seub.) Lowden
	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link
Rubiaceae	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey
	<i>Coccocypselum hirsutum</i> Bartl. Ex DC.
	<i>Diodella sarmentosa</i> (Sw.) Bacigalupo & E.L. Cabral
	<i>Diodella teres</i> (Walter) Small
	<i>Perama galioides</i> (Kunth) Poir.
	<i>Sabicea venezuelensis</i> Steyerm.
	<i>Sipanea veris</i> S. Moore
Salviniaceae	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.
Schophulariaceae	<i>Lindernia microcalyx</i> Pennell & Stehlé
	<i>Agalinis hispidula</i> (Mart.) D'Arcy
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i> sp.
Sterculiaceae	<i>Melochia spicata</i> (L.) Fryxell
	<i>Melochia villosa</i> (Mill.) Fawc. & Rendle
Xyridaceae	<i>Xyris fallax</i> Malme
	<i>Xyris laxifolia</i> Mart.

inundables (Apure y Arauca) pero suele ser rara en los inventarios; Aristiguieta (1964) incluso la consideró rara en Venezuela. Fue ocasional-escasa durante varios años (1999-2003) en un gran humedal llanero en el estado de Apure en Venezuela (Rial 2009). Sin embargo, coincidiendo con un

ciclo de precipitaciones abundantes, se convirtió en la especie dominante y abundante en las aguas someras de algunos bajíos y esteros, mostrando un cambio visible en la fisonomía (composición y estructura) de estos ambientes. Esto recuerda, entre otros aspectos que aún se desconocen, uno al



Figura 7. Morichal llanero de aguas claras. Foto: K. González.

que no se ha prestado suficiente atención: el banco de semillas viables en el suelo. Un alto porcentaje de la flora potencial de un humedal puede estar en el banco de semillas (Gordon 2000) a partir del cual, muchas especies de plantas emergentes y efímeras se regeneran y sobreviven (der Valk y Davis 1978, Ungar y Riehl 1980, van der Valk 1981), con lo cual el banco de semillas sería un indicador potencial de la apariencia de un humedal que aún no germina.

Guayana

Los ambientes acuáticos de esta región también incluyen morichales y sabanas inundables de zonas blancas, así como raudales, saltos, zonas torrentosas y charcos sobre lajas marginales a los ríos de aguas negras, típicos de esta región. Estos humedales de aguas negras, conforman el hábitat de plan-

tas acuáticas menos frecuentes o ausentes del resto de la cuenca.

Las familias Eriocaulaceae, Podostemaceae y Xyridaceae son típicas de las aguas negras de la Guayana de Venezuela (edo. Bolívar) y Colombia (dpto. Guainía y porciones del Vichada y Meta). Algunas Xyridaceae y Eriocaulaceae (Figura 8) caracterizan fisionómicamente ciertos ambientes guayanese. Si bien hay especies endémicas de los llanos como *Eriocaulon rubescens* Moldenke y al menos unas 14 especies compartidas de ambas regiones (Aymard 2007), al menos una docena de especies de Xyridaceae parecen ser exclusivas de la Guayana, entre ellas: *Xyris garcia-barrigae* Idrobo y L. B. Sm., *X. filiscapa* Malme, *X. stenostachya* Steyerm., *X. juncifolia* Maguire L.B.Sm, *X. bicephala* Gleason, *X.*

PLANTAS ACUÁTICAS



Figura 8. *Abolboda pulchella* en suelo rocoso-arenoso. Foto: A. Rial.

aquatica Idrobo y L.B.Sm, *X. involucrata* Nees, *X. longiceps* Malme, *Abolboda grandis* Griseb., *A. macrostachya* Spruce ex Malme, *A. americana* (Aubl.) Lanj. En el caso de las Eriocaulaceae algunas son incluso endémicas de la región como *Paepalanthus kunhardtii* Mold. o de las cimas de los tepuyes *Paepalanthus chimantensis* Hensold del Macizo de Chimantá (Hensold 1999).

Las especies de la familia Podostemaceae, habitan adheridas a las rocas en rápidos y saltos de agua. Generalmente tienen dos ecofases; una acuática (vegetativa) como arraigada sumergida y una terrestre (reproductiva) como arraigada emergente, en la que quedan estacionalmente expuestas al aire en sequía. Si bien la familia está presente en toda la cuenca (Phillbrick com. pers.) puede considerarse indicadora de

ambientes torrentosos, aguas oxigenadas, transparentes y ácidas; incluye 26 especies sólo en la Guayana de Venezuela (Berry 2004) (*Apinagia* Tul., *Jenmaniella* Engl., *Maranthrum* Bonpl. *Mourera* Aubl. *Osarya* Tul y Wedd., *Rhyncholacis* Tul) además del nuevo género *Autana* C. T. Philbrick y la especie *A. andersonii* descritos recientemente por Phillbrick *et al.* (2011), provenientes de cuatro ríos afluentes del Orinoco en Venezuela. En la Orinoquia de Colombia esta familia no ha sido estudiada aun y la especie más conspicua y emblemática es *Macarenia clavigera* P. Royen, endémica de ambientes de influencia guayanesa en Colombia (Figuras 9a, b). Es probable, que algunas especies de *Apinagia*, *Maranthrum*, *Mourera*, *Rhyncholacis* y *Weddellina* que habitan en la Amazonia también estén presentes en la Orinoquia.



M. A. Morales-B.

Así pues, en los ambientes guayaneses de suelos arenosos y rocosos y aguas ácidas se encuentran especies, algunas de las cuales se muestran en la tabla 4, poco frecuentes o usualmente ausentes de la región llanera. En los suelos arenosos y rocosos de los tepuyes se encuentran endemismos también entre las Lentibulariaceae como en el caso de *Genlisea glabra* P. Taylor (Aprada tepuy 2.100-2.500 m s.n.m.) o *G. pygmaea* A. St-Hil. (Ilú tepuy, Kukenán-tepuy, Ptari-tepuy, Murisipán-tepuy 1.300-2.700 m s.n.m.) (Taylor 1999). También son especies de ambientes rocosos y aguas corrientes de Colombia y Venezuela *Utricularia neottioides* A. St. Hil y Girard y *Utricularia oliveriana* Steyerl.

En la desembocadura de este gran río al mar, en el delta del Orinoco, la flora acuática y los procesos hidrológicos han sido ampliamente descritos por Colonnello (1995, 2004). Unas 80 especies presentes en estos humedales se encuentran también en los Llanos. Las especies más frecuentes en el Delta (Colonnello 1995), corresponden también a las de mayor valor de importancia en los llanos inundables de Venezuela y son *E. crassipes* y *P. stratiotes*.

Las especies indicadoras más conspicuas del Delta, son los manglares y están presentes en aguas salobres en ambientes con influencia marina. Son abundantes y de las familias Combretaceae (*Laguncularia racemosa* (L.) C. F. Gaertn.), Acanthaceae (*Avicennia germinans* (L.) y Rhizophoraceae (*Rhizophora racemosa* G. Mey. y *Rhizophora mangle* L.), que forman comunidades extensas junto a especies también indicadoras pero de menor porte como *Crenea maritima* Aubl. (Lythraceae) o *Spartina alterniflora* Loisel (Poaceae).

También hay que tener en cuenta que algunas especies de plantas acuáticas aparecen rara vez en los inventarios. Por ejemplo *Phyllanthus fluitans* Benth. Ex Müll. Arg. En Venezuela Colonnello (1995) colectó un solo ejemplar en el delta del Orinoco, en una pequeña laguna de aguas claras. En los llanos se colectó una sola muestra durante un año en un tramo de caño represado también de aguas claras (Rial 2009). Esta especie no está incluida en el libro de la flora vascular de los llanos de Venezuela (Duno *et al.* 2007) y en Colombia hay un solo registro de herbario proveniente de un caño en el Arauca (FMB-51842) probablemente con

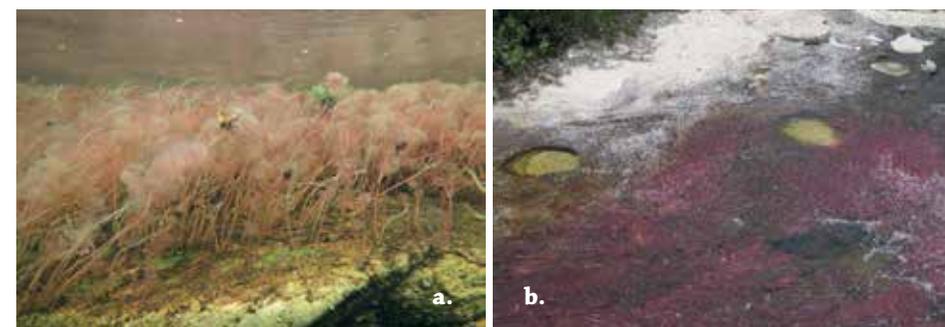


Figura 9. *Macarenia clavigera*: a) especie; b) hábitat (fondo rocoso), caño Cristales, serranía de La Macarena. Fotos: C. A. Lasso.

PLANTAS ACUÁTICAS



M. A. Morales-B.

Tabla 4. Algunas plantas acuáticas características de suelos arenosos, rocosos y aguas negras en la región guayanesa de la cuenca del Orinoco.

Sabanas inundables de aguas negras y arenas blancas	
Droseraceae	<i>Drosera biflora</i> (Willd. ex Roem. Schult.)
Droseraceae	<i>Drosera cayennensis</i> Sagot ex Diels
Eriocaulaceae	<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.
Gentianaceae	<i>Chelonanthus alatus</i> (Aubl.) Pulle
Lentibulariaceae	<i>Utricularia simulans</i> Pilg.
Melastomataceae	<i>Siphanthera foliosa</i> (Naudin) Wurdack
Cyperaceae	<i>Scleria mitis</i> P. J. Bergius
Poaceae	<i>Andropogon leucostrachyus</i> Kunth
Poaceae	<i>Paspalum conjugatum</i> P. J. Bergius
Lajas rocosas en rios de aguas negras	
Xyridaceae	<i>Abolboda pulchella</i> Bonpl.
Commelinaceae	<i>Callisia filiformis</i> (M. Martens & Galeotti)
Gentianaceae	<i>Coutoubea minor</i> Kunth
Gentianaceae	<i>Coutoubea reflexa</i> Benth
Solanaceae	<i>Melananthus ulei</i> Carvalho
Melastomataceae	<i>Pachyloma huberoides</i> (Naudin) Triana
Rubiaceae	<i>Perama galioides</i> (Kuth) Poir.
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon humboldtii</i> Kunth
Portulacaceae	<i>Portulaca pusilla</i> Kunth
Saltos y rápidos (raudales) rocosos de aguas torrentosas	
Podostemaceae	<i>Apinagia longifolia</i> (Tul.) P. Royen
Podostemaceae	<i>Apinagia richardiana</i> (Tul.) P. Royen
Podostemaceae	<i>Apinagia ruppioides</i> (Kunth) Tul.
Podostemaceae	<i>Apinagia multibranchiata</i> (Kunth) Tul.
Podostemaceae	<i>Macarenia clavigera</i> P. Royen
Podostemaceae	<i>Marathrum aeruginosum</i> Royen
Podostemaceae	<i>Marathrum squamosum</i> Wedd.
Podostemaceae	<i>Mourera fluriatilis</i> Aubl.
Podostemaceae	<i>Rhyncholacis divaricata</i> Matth.
Podostemaceae	<i>Rhyncholacis penicillata</i> Matth.
Podostemaceae	<i>Weddellina squamulosa</i> Tul.

las mismas características fisicoquímicas. A pesar de su amplia distribución (México, Antillas, Venezuela, Colombia y Guyana hasta Paraguay), *Ludwigia torulosa* (Arn.) H. Hara es una especie menos común que otras de la familia, que puede hallarse tanto en aguas blancas como negras. *Helianthus tenellus* (Mart. ex Schult.f.) J. G. Sm. también es poco frecuente, tal vez vale decir también inconspicua. En Venezuela los pocos ejemplares colectados provienen de la Guayana (Duno *et al.* 2007), de los Llanos (Duno *et al.* 2007, Rial 2009) y del Delta (Colonnello 1995). En Colombia los cinco registros de la especie (COL) en la Orinoquia provienen del departamento del Meta.

Conclusiones

- Las plantas acuáticas sirven para identificar, clasificar y delimitar humedales a partir de sus relaciones espacio-temporales con la calidad y cantidad de agua en estos ambientes.
- Las ecofases que amplían el concepto de planta acuática, reflejan la variación morfológica y estratégica de las plantas acuáticas de la Orinoquia.
- La riqueza de plantas acuática de las cuatro regiones de la cuenca binacional del Orinoco se estima entre 350-400 especies. Los llanos y el Delta comparten gran parte de sus inventarios, y las especies de hábitat restringido se encuentran principalmente en los Andes y la Guayana.
- La altitud es determinante para algunas plantas acuáticas. Los ambientes de páramo y las cimas de los tepuyes son hábitat únicos para especies que no están presentes en las tierras bajas de la cuenca.
- La corriente del agua impide el asentamiento de las plantas acuáticas. Por eso su riqueza es mayor en ambientes de aguas tranquilas. Sin embargo, la

familia Podostemaceae es indicadora de este factor en su extremo: las aguas torrentosas y sus especies constituyen grandes poblaciones en aguas muy oxigenadas y ácidas de la Guayana.

- Las familias Sphagnaceae y Plantaginaceae se asocian con los páramos andinos y las Eriocaulaceae, Podostemaceae y Xyridaceae a las aguas negras de la Guayana.
- Las plantas acuáticas pueden ser indicadores del tipo de ambiente o de sus alteraciones. Las especies de distribución restringida en la cuenca sirven en el primer caso. Para indicar condiciones del ambiente, incluso las especies de amplia distribución pueden señalar alteraciones en la calidad y cantidad de agua.
- Las listas de especies de gran parte de los humedales a lo largo de los ciclos hidrológicos anuales, es una tarea pendiente. Se necesita este conocimiento para entender el funcionamiento de estos ecosistemas tan dinámicos para decidir su conservación o su grado de transformación.
- La extensión y funcionalidad de los humedales debe determinarse en términos físicos, teniendo en cuenta todas las escalas: la zona de transición acuático-terrestre (ATTZ), el concepto de litoral móvil (Junk *et al.* 1989) y el de orilla móvil (Rial 2014) y en términos bióticos, mediante la riqueza, composición, estructura y dinámica de las biocenosis acuáticas.
- Los bancos de semillas son el reservorio de gran parte de la flora de un humedal. Pero puede ser además muy útil como indicador de la composición potencial de ese ambiente. Hay que prestarle mayor atención y estudio.
- A diferencia de los animales, la plasticidad genética de las plantas les confie-

PLANTAS ACUÁTICAS



M. A. Morales-B.

re, especialmente a las acuáticas, grados de tolerancia a patrones variables de temperatura, oxígeno y nutrientes. Las más tolerantes, lo son mediante estrategias fisiológicas, reproductivas, ecológicas para la eficiente productividad y adaptación al medio. Esta es la condición de las plantas más ampliamente distribuidas en la cuenca; algunas de ellas consideradas maleza. Las menos tolerantes se restringen a ciertas aguas y definen estos ambientes.

- Las invasoras o malezas en un humedal, causa de pérdida de especies nativas, un indicador de previa perturbación humana. Las malezas e invasoras pueden indicar un estado alterado, pueden señalar que somos la causa al menos temporalmente, de dicha disfuncionalidad del sistema.
- En algunos países, las comunidades vegetales de los humedales están protegidas bajo figuras como comunidades ecológicas amenazadas, y amparadas por leyes vinculadas a la conservación de especies.
- Por último, las plantas acuáticas son los productores primarios de los humedales, son de enorme y subestimada utilidad, e indican nada menos que el inicio del ciclo vital de estos sistemas acuáticos que recién empezamos a conocer.

Bibliografía

- Agostinho, A., S. Thomaz, L. Gomes y S. Baltar. 2007. Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611-619.
- Alves-Ferreira, F., R. P. Mormul, S. M. Thomaz, A. Pott y V. J. Pott. 2011. Macrophytes in the upper Paraná river floodplain: checklist and comparison with other large South American wetlands. *Revista de Biología Tropical* 59 (2) : 541-556.
- Aponte, H. y A. Cano. 2013. Estudio florístico comparativo de seis humedales de la costa del Lima (Perú); Actualización y nuevos retos para su conservación. *Revista Latinoamericana de Conservación* 3 (2): 15-27.
- Aristiguieta, L. 1964. Compositae. Flora de Venezuela. Vol. X Parte segunda. Instituto Botánico. Caracas. 483 pp.
- Aymard, G. 2007. Eriocaulaceae. Pp. 268-270. En: Duno, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los llanos de Venezuela. Catálogo anotado e ilustrado. FUDENA. Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas.
- Beal, E. 1977. A manual of marsh and aquatic vascular plants of North Carolina, with habitat data. Technical Bulletin 247. North Carolina Agric. Exp. Station. 298 pp.
- Beck, S. G. 1984. Comunidades vegetales de las sabanas inundables del NE de Bolivia. *Phytocoenología* 12: 321-350.
- Berry, P. E. 2004. Podostemaceae. Pp. 301-315. En: Steyermark, J., P. Berry, K. Yatskievych y B. Holst (Eds.). Flora of the Venezuela Guayana. Volume 8. Poaceae-Rubiaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis.
- Best, E. P. 1988. The phytosociological approach to the description and classification of aquatic macrophytic vegetation. Pp. 155-182. En: Symoes, J. J. (Ed.). *Vegetation of Inland Waters, Handbook of Vegetation*. Kluwer, Dordrech.
- Casco, S. L. 2003. Poblaciones vegetales centrales y su variabilidad espacio-temporal en una sección del bajo Paraná influenciada por el régimen de pulsos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 127 pp.
- Cleef, A. M. 1981. The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae* 61, Cramer, Vaduz. 320 pp.
- Colonnello, G. 1995. La vegetación acuática del delta del río Orinoco. (Venezuela) Composición florística y aspectos ecológicos (I). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* (144): 3-34.
- Colonnello, G. 1996. Aquatic vegetation of the Orinoco River Delta (Venezuela). An overview. *Hidrobiología* 340: 109-113.
- Colonnello, G. 2004. Las planicies deltaicas del río Orinoco y golfo de Paria: aspectos físicos y vegetación. Pp. 37-54. En: Lasso, C. A., L. E. Alonso, A. L. Flores y G. Love (Eds.). Rapid assessment of the biodiversity and social aspects of the aquatic ecosystems of the Orinoco Delta and the Gulf of Paria, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment 37. Conservation International. Washington D.C, USA.
- Cortés, S. y O. Rangel-Ch. 1999. Relictos de la vegetación en la sabana de Bogotá, Memorias del 1er Congreso Colombiano de Botánica (versión CD Rom) ICN. UNA. Diagnóstico ambiental y conservación de la BD en la cuenca alta del río Bogotá.
- Crow, G. E. 2002. Plantas acuáticas del Parque Nacional Palo Verde y el Valle del río Tempisque. 1ed. Santo Domingo de Heredia, INBIO, Costa Rica. 300 pp.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas* 10 (40): 221-268.
- Cuatrecasas, J. 1968. Páramo vegetation and its life forms. En: Troll, C. (Ed.). *Geology of the mountainous regions of the tropical Americas*. Coll. Geogr. 9: 163-186.
- Cuello, N. y A. Cleef. 2009. The páramo vegetation of Ramal de Guaramacal, Trujillo State, Venezuela. 2. Azonal vegetation. *Phytocoenología* 39 (4): 389-409.
- Chaparro, R. B. 2003. Reseña de la vegetación en los humedales de la sabana de Bogotá. Pp. 71-89. En: Los humedales de Bogotá y la Sabana. Acueducto de Bogotá, Conservación Internacional-Colombia. Bogotá.
- Crow, G. E. 2002. Aquatic plants of Palo Verde National Park and the Tempisque, Costa Rica. Editorial INBio. 296 pp.
- Duno, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). 2007. Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los llanos de Venezuela. Catálogo anotado e ilustrado. FUDENA. Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. 738 pp.
- Drechsler, M., R. Lourival y H. Possingham. 2009. Conservation planning for successional landscapes. *Ecological modeling* 220: 438-450.
- Fernández, A. 2007. Los morichales de los llanos de venezolanos. Pp. 91-98. En: Duno, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los llanos de Venezuela. Catálogo anotado e ilustrado. FUDENA. Fundación Empresas Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas.
- Fernández, R., A. Agostinho, E. Ferreira, C. Pavanelli, H. Suzuki, D. Lima y L. Gomes. 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 669-680.
- Ferreira, F. A., R. P. Mormul, S. M. Thomaz, A. Pott y V. J. Pott. 2011. Macrophytes in the Upper Paraná River floodplain: checklist and comparisons with other large South American wetlands. *Revista de Biología Tropical* 59: 541-556.
- Flórez, A., J. L. Ceballos, J. W. Montoya y L. Castro. 1997. Geosistemas de la alta montaña colombiana. Departamento de Geografía, Universidad Nacional de Colombia e Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales -Ideam. Bogotá. 409 pp.
- Franco, R., O. Rangel-Ch. y G. Lozano C. 1986. Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental-II. Las comunidades vegetales de los alrededores de la Laguna de Chingaza (Cundinamarca). *Caldasia* 15 (71-75): 219-248.
- Franco, V. L., J. Delgado y G. Andrade. 2013. Factores de la vulnerabilidad de los humedales altoandinos de Colombia al cambio climático global. Cuadernos de Geografía: *Revista Colombiana de Geografía* 22 (2): 69-85.
- Font Quer P. 1977. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, Barcelona.
- Fridley, J. D. 2011. Invasibility of communities and ecosystems. Pp. 356-360. En: Simberloff, D. y M. Rejmánek (Eds.). *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley.

PLANTAS ACUÁTICAS



M. A. Morales-B.

- González-Boscán, V. y A. Rial. 2010. las comunidades de morichal en los Llanos orientales de Venezuela, Colombia y el Delta del Orinoco: impactos de la actividad humana sobre su integridad y funcionamiento. Pp. 125-143. En: Lasso, C. A., S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). 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 Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, Colombia.
- Gopal, B. y M. Sah. 1995. Inventory and classification of wetlands in India. *Vegetation* 118: 39-48.
- Gopal, B., W. J. Junk y J. A. Davis (Eds.). 2001. Biodiversity in wetlands: assesment, functions and conservation. Volumen 2. Backhuys Publishers Leiden. 311 pp.
- 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.
- Granés, A. 2004. Caracterización florística y fisionómica de la vegetación del humedal de Jaboque. Trabajo de Grado, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
- Guzmán, A. 2002. Vegetación acuática del humedal del Córdoba, Localidad de Suba, Bogotá. Trabajo de Grado, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. Colombia. 80 pp.
- Guzman, A. 2012. Plantas de los humedales de Bogotá y del valle de Ubaté. Fundación Humedales, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Fondo Hugo de Vries. Bogotá, 192 pp.
- Hauenstein, E. 2006. Visión sinóptica de los macrofitos dulceacuicolas de Chile. *Guayana* 70 (1): 16-23.
- Hensold, N. 1999. Eriocaulaceae. Pp. 1-58. En: Berry, P. E., K. Yatskievych y B. K. Holst (Eds.). Flora of the Venezuela Guayana. Volumen 5. Eriocaulaceae-Lentibulariaceae.
- Hernández, Z. 2005. Modelos arquitectónicos en humedales andinos. Un abanico de respuestas funcionales. (Andes de Venezuela). Tesis de Postgrado, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 147 pp.
- Hofstede, R. 1995. Effects of burning and grazing on a colombian páramo ecosystem. PhD. thesis, University of Amsterdam, Amsterdam. 199 pp.
- Irgang, B. E. y Gastal Jr., C. V. 1996. Macrófitas acuáticas da Planície Costeira do RS. Porto Alegre. 290 pp.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2002. Plant Systematics: A Phylogenetic Approach. Sinauer, Sunderland. 576 pp.
- Junk, W. J. 1986. Aquatic plants of the Amazon system. Pp. 319-337. En: Davies B. R. y K. F. Walker (Eds.). The ecology of river systems. Dr. W. Junk Publishers: Dordrecht, The Netherlands.
- Junk W. J. y M. T. F. Piedade. 1993. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 12: 467-484.
- Junk, W. J., P. B. Bayley y R. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain Systems. Pp. 110-127. En: Dodge, D. (Ed.). Proceedings of the International Large Canadian Special Publication Fish Aquatic Sciences 106.
- Junk, W. J., M. T. F. Piedade, R. Lourival, F. Wittmann, P. Kandus, L. D. Lacerda, R. Bozelli, F. A. Estevez, C. Nunes de Cunha, L. Maltchik, J. Schöngart, Y. Schaeffer-Novelli y A. A. Agostinho. 2013. Brazilian wetlands: their definition, delineation and classification for research, sustainable management and protection. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 5-22.
- Lahitte, H. B., y J. A. Hurrell. 1999. Árboles rioplatenses: árboles nativos y naturalizados del delta del Paraná, isla Martín García y ribera platense. Buenos Aires: L.O.L.A.
- Lavania, G. S., S. C., Paliwal y B. Gopal. 1990. Aquatic vegetation of the Indian subcontinent. Pp. 29-72. En: Gopal, B. (Ed.). Ecology and Management of Aquatic Vegetation in the Indian Subcontinent Kluwer Academic Publishers.
- Lasso, C. A., S. Usma, F. Trujillo y A. Rial. 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 de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, Colombia. 609 pp.
- Lasso, C. A., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. C. Señaris, A. Díaz, G. Corzo y A. Machado-Allison (Eds.). 2011. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: II áreas prioritarias para su conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, Colombia. 304 pp.
- Lasso, C. A., A. Rial y V. González (Eds.). 2013. Morichales y canaguchales de Colombia y Venezuela. Parte I. Serie Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 339 pp.
- Lasso C. A., F. de P. Gutiérrez y D. Morales-B. (Eds.). 2014. X. Humedales interiores de Colombia: identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. 281 pp.
- Longhi-Wagner, H. M. y R. F. Ramos. 1981. Composição florística do Delta do Jacuí, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 26: 145-163.
- Lot, A., A. Novelo y P. Ramírez-García. 1986. Angiospermas acuáticas mexicanas 1. V. Listados florísticos de México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 60 pp.
- Madriñán, S. 2010. Flora ilustrada del Páramo de Chingaza. Guía de campo de plantas comunes. Segunda Edición. Universidad de los Andes, Ediciones Uniandes. Bogotá. 62 pp.
- Marrero, C. 2011. La vegetación de los humedales de agua dulce de Venezuela. *Biollania* (Edición especial) 10: 250-263.
- Mereles, F. 2004. Los humedales del Paraguay: principales tipos de vegetación. Pp. 67-88. En: Salas, D., F. Mereles y A. Yanosky. (Eds.). Los Humedales de Paraguay. Comité Nacional de Humedales. Asunción.
- Mereles, F., R. Degen y N. López de Kochalca. 1992. Humedales en el Paraguay: Breve reseña de su vegetación. *Amazoniana* 12: 305 - 316.
- Mitsch W. J. y J. G. Gosselink 1993. Wetlands. Segunda edición. Van Nostrand Reinhold, New York. 722 pp.
- Molinillo, M. y M. Monasterio. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotrópicos* 15 (1): 19-34.
- Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. Pp. 94-158. En: Monasterio, M. (Ed.). Estudios ecológicos de los páramos andinos. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Mora-Olivo, A. J. L. Villaseñor, I. Luna-Vega y J. J. Morrone. 2008. Patrones de distribución de la flora vascular estricta en el estado de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana Biodiversidad* 79 (2): 435-488.
- Mormul, R. P., S. M. Thomaz, J. Higuti y K. Martens. 2010. Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non- native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644: 185-193.
- Murphy, K. J., G. Dickinson, S. M. Thomaz, L. M. Bini, K. Dick, K. Greaves, M. P. Kennedy, S. Livingstone, H. McFerran y J. M. Milne 2003. Aquatic plant communities and predictors of diversity in a subtropical river floodplain: the upper rio Paraná, Brazil. *Aquatic Botany* 77: 257-276.
- Neiff, J. J. 1986. Aquatic plants of the Paraná system. Pp. 557-571. En: Davies, B. R.

PLANTAS ACUÁTICAS

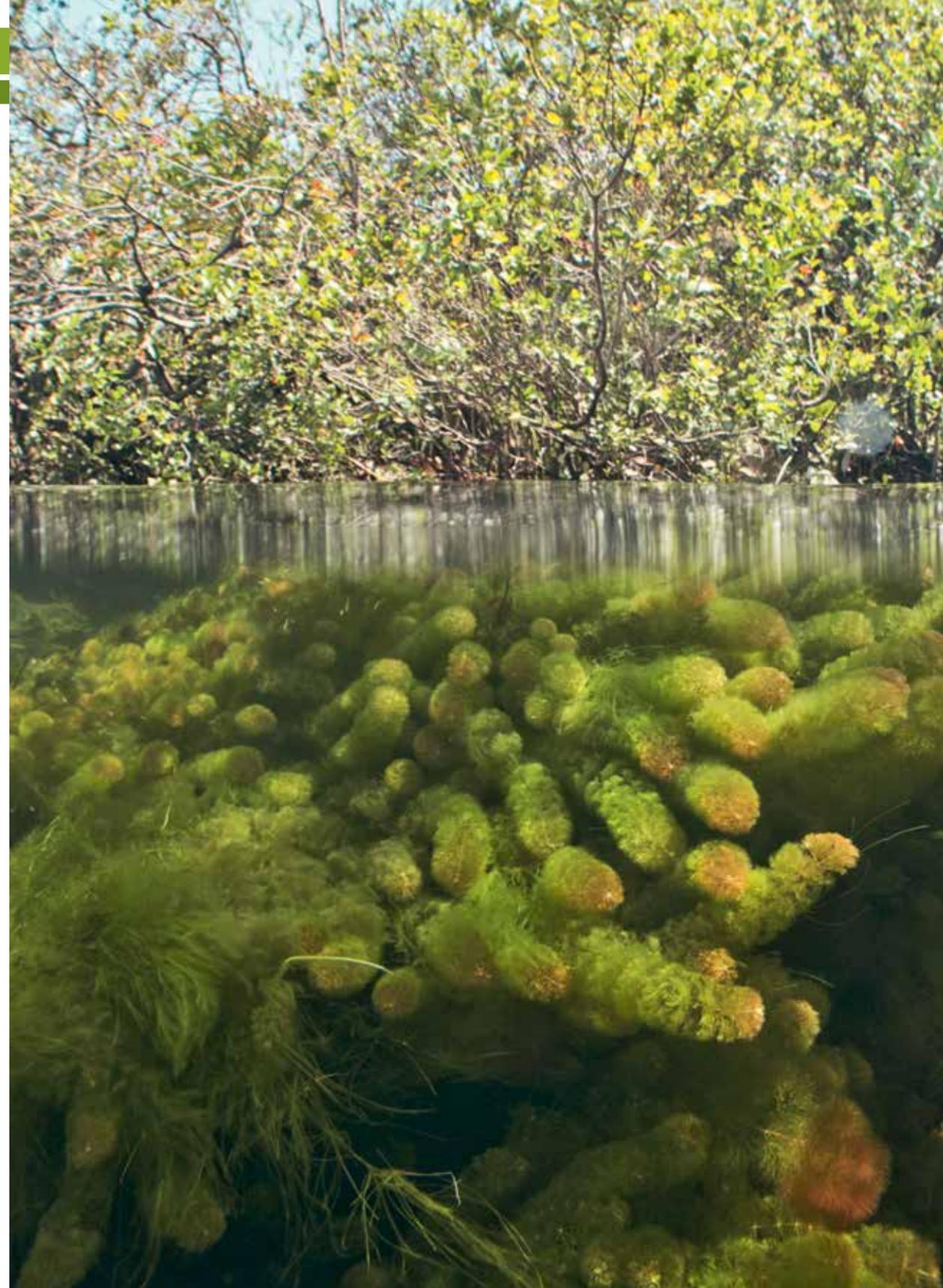


M. A. Morales-B.

- y K. F. Walker (Eds.). The Ecology of River Systems. Dr W. Junk Publishers: Dordrecht, The Netherlands.
- Neiff, J. J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 167-180.
 - Neiff, J. J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. Pp. 1-49. *En: Malvárez, A. I. y P. Kandus (Eds.). Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos ORCYT-MAB (UNESCO) Montevideo.*
 - Neiff, J.J. y M. Neiff. 2003. PULSO, software para análisis de fenómenos recurrentes. Dirección Nacional de Derecho de Autor N. 236164 (Argentina) Buenos Aires. Consultado 17 de febrero 2014: <http://www.neiff.com.ar>.
 - Neiff, J. J. y A. Poi de Neiff. 2006. Situación ambiental en la ecorregión Iberá. Pp. 177-184. *En: Brown, A., U. Martínez-Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (Eds.). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires.*
 - Philbrick, T., J. Malecki, N. Ippery y H. Stevens. 2011. A new genus of Podostemaceae from Venezuela. *Novon* 21:475-480.
 - Posada, J. A. y M. T. López. 2011. Plantas acuáticas del altiplano del Oriente Antioqueño. Universidad Católica de Oriente. Colombia. 121 pp.
 - Pott, V. J. y A. Pott. 2000. Plantas acuáticas do Pantanal. Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia: Brasília, Brazil. 354 pp.
 - Ramírez, C. y C. San Martín 2006. Ecosistemas dulceacuicolas. Pp. 112-124. *En: Saball, P., M. T. Arroyo, J. C. Castilla, C. Estades, J. M. Ladrón de Guevara, S. Larrain, C. Moreno, F. Rivas, J. Rovira, A. Sánchez y L. Sierralta (Eds.). Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Santiago.*
 - Rangel-Ch. O., J. L. Fernández, M. Celis y J. Sarmiento. 2000. Espermatófitos. Pp. 129-378. *En: Rangel-Ch., O. (Ed.). La Región de vida paramuna de Colombia. Diversidad Biótica III. Universidad Nacional de Colombia, Unibiblos, Bogotá.*
 - Reed, P. 1988. National List of plant species that occur in wetlands: National summary U.S. Fish and Wild life Service. *Biological report* 88 (24): 2-244.
 - Rial, A. 2003. El concepto de planta acuática en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Memoria Fundación La Salle Ciencias Naturales* 155: 119-132.
 - Rial, A. 2004. Acerca de la dinámica temporal de la vegetación en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Memoria Fundación La Salle Ciencias Naturales* 158: 59-71.
 - Rial, A. 2006. Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 52 (2): 403-413.
 - Rial, A. 2009. Plantas acuáticas de los Llanos del Orinoco. Editorial Orinoco-Amazonas Caracas. Editorial Orinoco. Amazonas, Caracas. 392 pp.
 - Rial, A. 2013. Flora acuática de la Orinoquia colombiana. II Convocatoria Nacional de Biodiversidad. Convenio N° 5211419 Ecopetrol-Universidad de los Andes. Informe técnico final. 306 pp.
 - Rial, A. 2014. Diversity, bioforms and abundance of aquatic plants in a wetland of the Orinoco floodplains (Venezuela). *Biota colombiana* 15 (1): 1-9.
 - Rial, A. y C. A. Lasso. 2014. Plantas acuáticas. Pp. 103-112. *En: Lasso C. A., F. de P. Gutiérrez y D. Morales- B. (Eds.). 2014. X. Humedales interiores de Colombia: identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.*
 - Rial, A., C. A. Lasso y J. Ayarzagüena. 2010. Efectos en la ecología de un humedal de los llanos de Venezuela (cuenca del Orinoco) causados por la construcción de diques. Pp. 416-431. *En: Lasso, C. A., J. S. Usma. F. Trujillo y A. Rial (Eds.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la conservación y uso sustentable de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá. Colombia.*
 - Rodríguez-Altamiranda, A. R. 1999. Conservación de humedales en Venezuela: inventario, diagnóstico ambiental y estrategia. Comité Venezolano de la UICN, Caracas, Venezuela. 110 pp.
 - Rolón, A. S., H. Flores Homem y L. Maltchik. 2010. Aquatic macrophytes in natural and managed wetlands of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasileira* 22 (2): 133-146.
 - Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D. F. 432 pp.
 - Romero, E. 2002. Elaboración de los diseños detallados para la adecuación hidráulica y restauración ecológica del humedal del Torca. Acueducto de Bogotá- Gerencia Técnica. Bogotá.
 - Rosales, J., C. F. Suárez y C. A. Lasso. 2010. Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. Pp. 51-73. *En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). 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 Recurso Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá. Colombia.*
 - San Martín, C., Y. Pérez, D. Montenegro y M. Álvarez. 2011. Diversidad, hábito y hábitat de Macrófitos acuáticos en la Patagonia occidental (Región de Aisén, Chile). *39 (1): 23-41.*
 - Sánchez, R., J. O. Rangel-Ch. y J. Aguirre. 1989. Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental, IV: Aspectos sinecológicos de la brioflora de los depósitos turbosos paramunos de los alrededores de Bogotá. *Caldasia* 16: 41-57.
 - Sanoja, E., W. Díaz, J. Rosales y P. Rodríguez. 2010. Lista de especies de la Orinoquia guayanesa seleccionadas siguiendo el criterio de subcuencas del Orinoco de la flora de la Guayana Venezolana. Anexo 1. Pp. 449-532. *En: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Eds.). Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco. Bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y usos sostenibles de la biodiversidad. Instituto 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.*
 - Santos, A. M. y S. M. Thomaz. 2007. Aquatic macrophyte diversity in lakes of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32: 177-190.
 - Schmidt-Mumm, U. 1998. Vegetación acuática y palustre de la Sabana de Bogotá y plano del río Ubaté. Tesis de Maestría, Facultad de Biología, Universidad Nacional de Colombia.
 - Schmidt-Mumm, U. y O. Vargas. 2012. Comunidades vegetales de las transiciones terrestre-acuáticas del páramo de Chingaza, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 60 (1): 35-64.
 - Sculthorpe, C. D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London. U.K. 610 pp.
 - Sioli, H. 1984. The Amazon, Limnology and landscape ecology of a mighty river and its basin. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht.
 - Suárez, M. L., A. Mellado, M. M. Sánchez-Montoya y M. R. Vidal-Abarca. 2005. Propuesta de un índice de macrófitos (IM) para evaluar la calidad ecológica de los ríos de la cuenca del Segura. *Limnetica* 24 (3-4): 305-318.
 - Taylor, P. 1999. Lentibulariaceae. Pp. 782-803. *En: Berry, P. E., K. Yatskievych y B. K. Holst (Eds.). Flora of the Venezuelan Guayana. Volumen 5. Eriocaulaceae-Lentibulariaceae. Missouri Botanical Garden, St. Louis.*
 - Terneus E. 2002. Comunidades de plantas acuáticas de los páramos de norte y sur del Ecuador. *Caldasia* 24 (2): 379-391.
 - Theel, H. J., E. D. Dibble y J. D. Madsen. 2008. Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on

PLANTAS ACUÁTICAS

- a macroinvertebrate assemblage: an experimental implication of exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia* 600: 77-87.
- Thomaz, S. M., E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti y L. M. Bini. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358-367.
 - Thomaz, S. M., P. Carvalho, A. Padial y J. T. Kobayashi. 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 617-625.
 - Tiner, R. W. 1993. Using plants as indicators of wetland. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 144: 240-243.
 - Ungar, I., A. y T. E. Riehl. 1980. The effect of seed reserves on species composition in zonal halophyte communities. *Botanical Gazette* 141: 447 - 452.
 - van der Valk, A. G. 1981. Succession in wetlands: A Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688 - 696.
 - van der Valk, A. G. y C. B. Davis. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322 - 335.
 - Varandas, S., J. Milne, S. Thomaz, S. McWatters, R. Mormul, M. Kennedy y K. Murphy. 2013. Anthropogenic and natural drivers of changing macrophyte community dynamics over twelve years in a Neotropical riverine floodplain system. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23: 678-697. DOI: 10.1002/aqc.2368.
 - Vareschi, W. 1970. Flora de los páramos de Venezuela. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
 - Vásquez, V. H. y M. A. Serrano. 2009. Las áreas naturales protegidas de Colombia. Conservación Internacional Colombia. Fundación Biocolombia. Bogotá D.C. 696 pp.
 - Vegas-Vilarrubia, T. y M. Cova. 1993. Estudios sobre la distribución y ecología de macrófitos acuáticos en el embalse de Guri. *Interciencia* 18 (2): 77-82.
 - Velásquez, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela, CDCH. Caracas. 992 pp.
 - Werkhoven, M. C. y G. M. Peeters. 1993. Aquatic macrophytes. Pp. 99-112. En: Quiboter, P. E. (Ed.). Freshwater ecosystems of Suriname. Kluwer Academic, Dordrecht, Holanda.
 - Wijninga, V. M., O. Rangel-Ch. y A. M. Cleef. 1989. Botanical ecology and conservation of the Laguna de la Herrera (Sabana de Bogotá, Colombia). *Caldasia* 16 (76): 23-40.
 - Wink, R. y V. Wijninga. 1987. The vegetation of the semi-arid region of Herrera, Cundinamarca. Colombia.



Río de aguas claras, en época de aguas altas. Foto: I. Mikolji