

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/313659626>

Acerca de la dinámica temporal de la vegetación en un humedal de los llanos del Venezuela

Article · January 2004

CITATIONS

12

READS

258

1 author:



Anabel Rial

56 PUBLICATIONS 396 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



UICN SSC Red List Andes Tropicales [View project](#)



humadales del Orinoco [View project](#)

Ensayo

Acerca de la dinámica temporal de la vegetación en un humedal de los Llanos de Venezuela

Anabel Rial B.

Resumen. Se discute la aplicación de los conceptos de sucesión y fluctuación, en la dinámica temporal de la vegetación de un humedal de Venezuela, situado en los Llanos del estado Apure. Se analiza el carácter favorable o desfavorable de los cambios en el ecosistema, y la relación entre el régimen hidrológico y aspectos de la organización de las comunidades vegetales acuáticas más conspicuas.

Palabras clave. Sucesión. Fluctuación. Plantas acuáticas. Humedal. Venezuela.

On the temporal dynamics of vegetation in a wetland of the Venezuelan plains

Abstract. The use of the succession and fluctuation concepts in the temporal dynamics of aquatic plant communities in a floodplain wetland of the Venezuelan llanos is discussed. The favourable or unfavourable character of changes in the ecosystem and the relation between the hydrological regime and the development of the main aquatic plant communities are analyzed.

Key words. Succession. Fluctuation. Aquatic plants. Wetland. Venezuela.

Introducción

En el humedal de los Llanos de Apure como en otros sistemas de grandes humedales de Sudamérica, los periodos alternos de lluvia y sequía y sus consecuencias sobre las comunidades vegetales, constituyen aspectos aún poco conocidos y de gran relevancia para la conservación y otras formas de manejo (Junk 1984, Neiff 1986, Gopal y Sharma 1990, Rial 2001). Tales cambios, pueden ser analizados según los conceptos convencionales de sucesión (Clements 1916, Margalef 1963) llegando en cada caso a conclusiones distintas. Por ejemplo, Margalef (*op. cit.*) afirmó que la sucesión es el intercambio del exceso de energía disponible en el presente, por un futuro incremento de biomasa; de modo que si no hay exceso de producción disponible o si es drenada fuera del sistema, la sucesión no va mas allá.

En vista de que la sucesión organísmica va en una dirección –la de una comunidad más madura–, debería considerarse en cualquier estimación de tal madurez, no sólo la diversidad, sino también la predictibilidad del cambio en el tiempo (Clements 1916, Margalef 1963). Además de tal característica, es importante decidir respecto al carácter de los cambios. Por ejemplo, si se trata o no de factores de estrés. Si

respondemos afirmativamente, se supone que los asumimos como desfavorables (Levitt 1980) y esto, en términos de la sucesión clementsiana, se traduciría en un entorno inestable, de tensión, que aumentaría la entropía de la comunidad manteniéndola lejos de la “madurez”, o estado de mayor organización.

Si por el contrario se considera como una desviación del estado de “no estrés”, en el cual las comunidades se hayan en armonía con su medio (Tsimilli-Michael *et al.* 1996), la interpretación correspondería a: sucesivos estados maduros que se logran en cortos periodos de tiempo, que sirven a su vez, para aumentar la capacidad adaptativa de las especies después de cada reacción al cambio.

El estudio de las plantas acuáticas en los Llanos inundables de Apure (Figura 1) llevado a cabo durante el año 1997 (Rial 2001), planteó una serie de interrogantes acerca de la dinámica sucesional de la vegetación de los humedales. Las observaciones mensuales en 14 ambientes acuáticos, sirvieron para determinar la composición y la estructura de las comunidades vegetales y proyectaron, como veremos a continuación, algunas ideas respecto a los cambios cíclicos de la vegetación, en cuanto a considerarles no como sucesivos estados inmaduros sino como un clímax dinámico.

Sucesión vs. Fluctuación

La dinámica de la vegetación se refiere al aspecto temporal de los cambios. Los términos sucesión y fluctuación han sido propuestos para clasificar las diferencias temporales de la vegetación, en términos de: 1) la escala de tiempo en la cual ocurren y 2) las características del cambio en sí.

La escala de tiempo define los términos cortos para las fluctuaciones y largo para las sucesiones (Glen-Lewin y van der Maarel 1992). Sin embargo, tal distinción es arbitraria, ya que una fluctuación suficientemente prolongada puede convertirse en sucesión (Austin 1981, Bornkamm 1988). En cuanto a las características del cambio, se trata principalmente de la permanencia de las especies dominantes de la comunidad y del ingreso de otras nuevas.

En el siglo pasado, Clements (1916) entendió la comunidad como un organismo, por tanto la sucesión era considerada un fenómeno direccional y autogénico, que reconocía la vegetación en forma de comunidades características que llegaban finalmente a un estado maduro denominado clímax. Para Gleason (1917) sin embargo, la sucesión significó cambios en la abundancia relativa o en la composición florística de un área, idea que encontró apoyo posteriormente (McIntosh 1975, Whittaker 1977) y condujo al desarrollo de la hipótesis del continuo, en la que se considera que cada especie responde al ambiente de forma diferente, por lo cual las poblaciones presentan patrones de distribución individuales, no necesariamente asociativos. Otros autores (Odum 1969, 1971, 1983, Austin 1981), han enfocado el concepto en aspectos estructurales y ecosistémicos de la comunidad. Por ser la sucesión un concepto de organización central, un patrón de cambios predominantemente direccionales en el tiempo, es holístico y no depende particularmente de las especies presentes (Peet 1992).

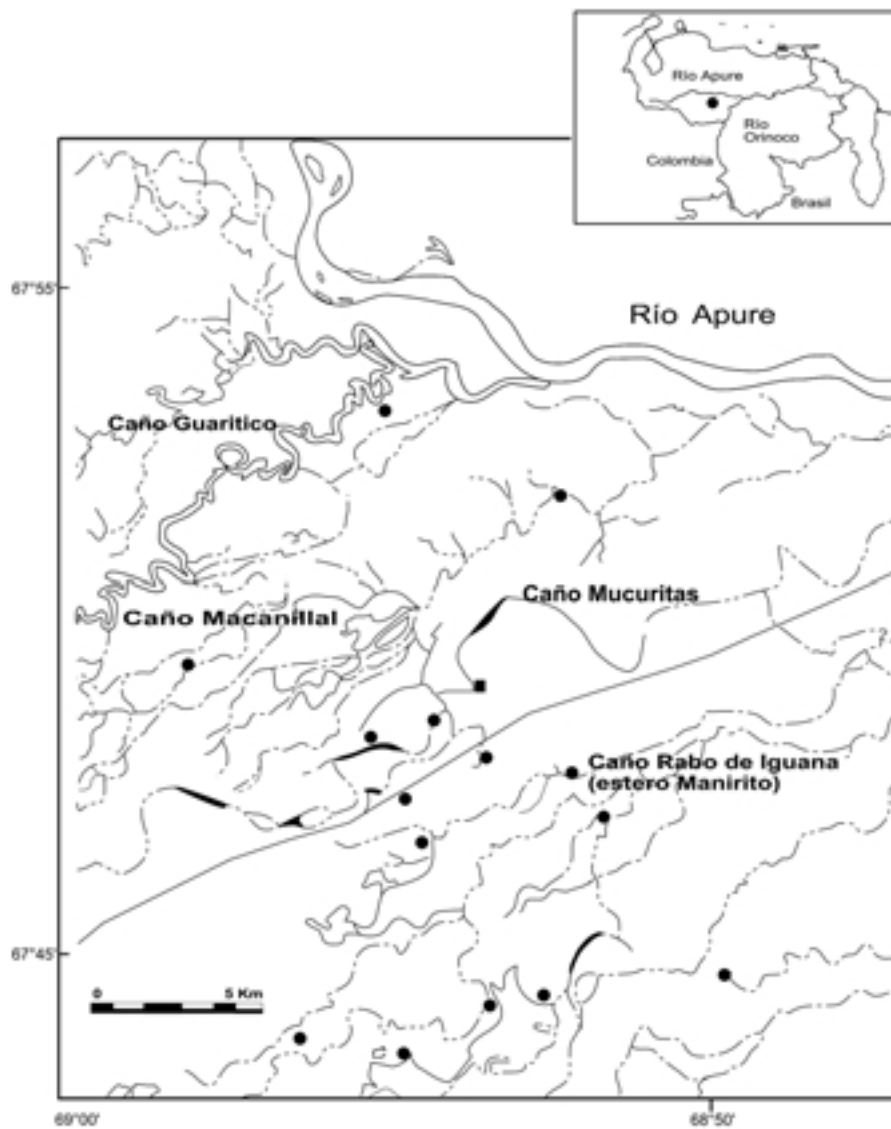


Figura 1. Ubicación geográfica del humedal de estudio: Hato El Frío, Llanos inundables del Orinoco, Estado Apure, Venezuela.

A pesar de ello, van der Valk (1982) definió la sucesión como cambios en la composición florística de la vegetación de un año a otro, y lo denominó sucesión “gleasoniana”, admitiendo las variadas combinaciones entre especies, en un territorio dado, en una secuencia de tiempo. Para Braun-Blanquet (1979) la sucesión implica una secuencia de estados generalmente poco reversibles, de no mediar factores catastróficos que darían comienzo a una sucesión secundaria.

Por otra parte, las fluctuaciones han sido definidas como cambios temporales de la vegetación, que comprenden variaciones en la abundancia o el aspecto de la comunidad en un corto periodo de tiempo (Rabotnov 1974, Miles 1979, van der Valk 1981, 1985, Vale 1982), admitiendo una condición de oscilación de la estructura, dentro de un estado determinado. Margalef (1974) representa estos cambios como las vueltas de un helicoide, en donde en cada vuelta, se regresa a un estado próximo al punto de partida del aro que se encuentra por debajo. La distancia entre el aro de la base y el que se halla al final del resorte, podría representar la sucesión (Margalef *op. cit.*) e incluir cambios en las especies diagnósticas o dominantes (Glen-Lewis y van der Maarel 1992) así como la segregación e inmigración de especies con sus respectivos cambios en la abundancia (Kent y Coker 1992).

Visto esto, surge el planteamiento de cuándo una fluctuación es realmente distinta de una sucesión y de qué manera reconocerla. Podría ocurrir que sólo algunas especies importantes cambiasen o que sólo unas pocas nuevas entraran al sistema, y entonces, ¿estaríamos frente a una sucesión o a una fluctuación?, ¿sería el lapso de tiempo en cuestión, el que definiría el término?, ¿cómo estar seguros de la dimensión de los cambios?. Margalef (1993) integró ambos procesos de forma que cada cambio (fluctuación) conduciría a la sucesión. Sin embargo esta explicación no deja de estar cargada del determinismo Clementsiano, que define la sucesión como un proceso predecible que conduce a un clímax o estado final, y sobre el cual se han presentado muchas evidencias en contra (Colimbaum 1974, Mitsch y Gosselink 1993).

En los Llanos inundables de Apure, la fisonomía de un ambiente determinado puede cambiar al menos un par de veces a lo largo de un año (inundación y sequía), pudiendo desaparecer las especies dominantes y ser colonizado por nuevas (Rial 2000) y ese ciclo probablemente se repita al año siguiente del mismo modo, o tal vez no. Según Glenn-Lewin y van der Maarel (1992), si en los análisis de gradiente el eje espacial es reemplazado por el temporal, el aumento o disminución en la abundancia de especies representará la dinámica de la población y la forma de la curva revelará la magnitud del cambio.

Cabe preguntarse hasta dónde estos cambios corresponden a un proceso de “maduración” organísmica y no simplemente a variaciones bruscas en el medio físico. Es un hecho la relación entre los cambios hidrológicos de este tipo de sistemas y el reemplazo de especies y variaciones en la estructura de las comunidades (Rial 2000). Por ejemplo el periodo crítico de fin de la sequía e inicio de lluvias, se manifiesta en términos de una mayor abundancia y riqueza de especies en la mayoría de los principales hábitat acuáticos del llano (caños, lagunas y esteros) (Figura 2), así como en ciertos cambios en la proporción de bioformas (Figura 3).

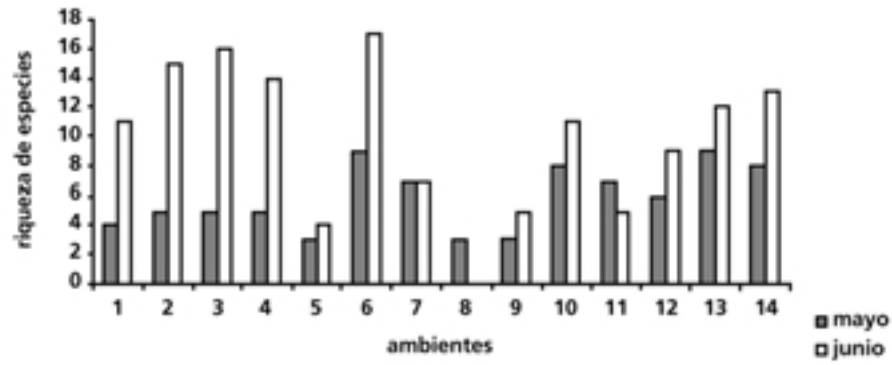


Figura 2. Cambios en la riqueza de especies durante el periodo crítico de sequía (mayo)-inicio de lluvias (junio), en diversos ambientes acuáticos del Llano (laguna, estero y caño).

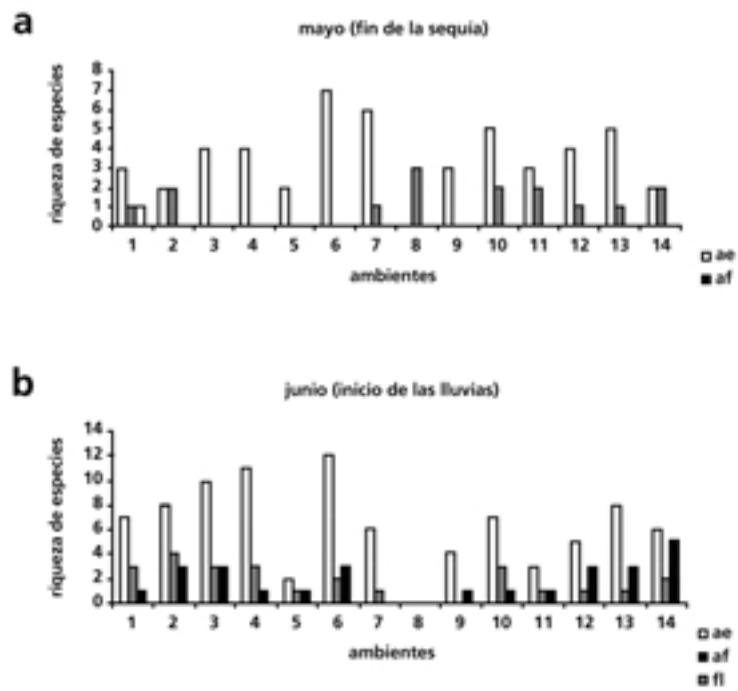


Figura 3. Cambios en la proporción de bioformas en diversos ambientes acuáticos del Llano (laguna, estero y caño). a) Durante el período crítico de sequía (mayo), b) Inicio de lluvias (junio).

Si se consideran las ideas de Clements (1916) en relación a los procesos sucesionales en las comunidades vegetales: “sere”, “estado seral” y “clímax”, complementados por Odum (1956) con referencia a los humedales, puede concluirse que estas comunidades de plantas se mantienen en un estado seral bajo, a causa de la inundación y sequía periódicas, lo cual de acuerdo a dichos conceptos, resulta en una continua vuelta atrás en el desarrollo de la comunidad. Tal apreciación surge sin embargo, de una inadecuada definición del sistema, así como del desconocimiento de la dinámica de pulsos y del comportamiento de las plantas de los humedales. Se observa, tal como sugiere Neiff (com. pers.), que un conjunto de pocas especies no es necesariamente nuevo y no necesariamente se encuentra en “etapas tempranas”. Pocas especies anfiterales constituyen un sistema de alta resistencia que mantiene a la vegetación del humedal en un permanente ajuste a las fases de sequía e inundación alternantes.

Siguiendo el mismo concepto, Gopal y Sharma (1990) consideran que estas comunidades de los humedales en lugar de ser serales son ya estables o clímax. En todo caso, la mayoría de los autores parece asumir que se trata de sucesiones y no de fluctuaciones, en vista de que los conceptos que aplican “sere” y “clímax”, derivan de tal asunción. Pero en todo caso, la sucesión es una interpretación, un modelo que depende por entero de la escala de tiempo asumida, por ende no es más que una convención operativa.

Por ejemplo, Kent y Coker (1992) han afirmado que sucesivos grupos de especies pueden invadir el ambiente en forma de estados serales, interpretando que cuando una cobertura vegetal establecida es removida o modificada por un estado seral temprano, se denomina sucesión secundaria. En el humedal llanero, se ha observado que durante la fase terrestre se inicia la germinación de especies en toda el área inundable, sin embargo éstas son eliminadas en la siguiente fase acuática. Del mismo modo, al inicio de la sequía las flotantes libres comienzan a ser colonizadas por las especies palustres (Rial 2000), hasta que el pulso de inundación vuelve atrás el proceso de sucesión manteniendo a la comunidad de plantas acuáticas en lo que podría denominarse un estado seral temprano, tal como señalan entre otros autores Junk y Piedade (1997). Pero la idea de sucesión separa y confronta a las distintas fases que de hecho son una sola e indisoluble en estos sistemas, con lo cual por ahora, entenderlas como fluctuaciones parece más apropiado.

Tomando en cuenta que los diferentes estados de inundación regulan las comunidades, puede hacerse el siguiente análisis. Las épocas de lluvia y sequía incluyen los periodos propuestos por Neiff (1986) como críticos, de compensación, normal y de aguas bajas. Haciendo las correspondencias con el humedal llanero, el primer periodo corresponde a la inundación repentina por la saturación del suelo con aguas provenientes de diversas fuentes; el periodo de compensación ocurre cuando se estabilizan dichas aguas, lo cual varía en los diferentes ambientes de acuerdo a las características bióticas y abióticas del cuerpo de agua. En ese lapso se registra la mayor riqueza y generalmente la mayor cobertura. En el periodo normal se mantienen los

atributos y variables de la comunidad tanto tiempo como permanecen las condiciones estables. Al bajar las aguas las comunidades deben sobrevivir en hábitat intermedios, de modo que las especies se van reemplazando paulatinamente de acuerdo a sus adaptaciones o a sus condiciones intrínsecas de tolerancia al medio. En este periodo la riqueza disminuye, y la mayor abundancia corresponde a las especies que sobreviven a las condiciones dinámicas del cambio.

La diferenciación de tales etapas no siempre es precisa (Poi de Neiff y Neiff 1984), especialmente cuando la presencia de agua es constante. Neiff (1986) entiende este proceso de establecimiento de otras plantas y aumento de la riqueza, como un patrón de sucesión que puede variar en cada ambiente y corresponderse con micro-sucesiones.

El régimen de inundación y sequía como factor constructivo

Se ha mencionado que la dinámica de la vegetación se entiende mejor si se consideran las características ecológicas de las especies en las fases secas y húmedas, concomitantemente con los cambios en el nivel hidrológico (Gopal y Sharma 1990).

Se debe reconocer que los cambios en el nivel del agua de los humedales son eventos normales, y que en ausencia de estos cambios, existiría un paisaje diferente al de un humedal. La idea de que éste sea un factor de estrés, implica desconocer los procesos de regulación de los humedales. Según Gopal (1986) dicho reconocimiento nos llevaría a modificar nuestro concepto de dinámica de la vegetación en estos ambientes.

En los Llanos inundables los cambios en el nivel del agua deben considerarse normales. Ante ellos, las especies responden agrupándose en comunidades que varían de acuerdo al nivel hidrológico, estando o no en el mismo lugar, en un momento determinado. Al respecto, Gleason (1926) presentó ideas aplicables a las comunidades vegetales acuáticas de este humedal. El ambiente más frecuente -que resulta de las fluctuaciones anuales causadas por la variación del clima y los efectos de las poblaciones vegetales- estará cercano al óptimo para ciertas especies, cercano al límite fisiológico para algunas y completamente fuera de las necesidades esenciales para otras.

En los Llanos se ha observado, un primer grupo de especies que permanece a lo largo del ciclo anual, p. ej. *Eichhornia* spp (Pontederiaceae), *Salvinia auriculata* Aubl. (Salviniaceae), *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (Poaceae), un segundo que permanece tanto como puede durante un periodo del ciclo anual *Neptunia oleraceae* Lour., (Mimosaceae) *Justicia laevilinguis* (Nees) Landau (Acanthaceae) y un tercer grupo de especies efímeras que cumplen su ciclo en un corto lapso de tiempo *Pacourrina edulis* Aublet., *Tricospira verticillata* (L.) Blake (Asteraceae) o *Nymphaea novo-granatensis* Wiersema (Nymphaeaceae) (Rial 2001) (Tabla 1). De acuerdo a esto y coincidiendo con Gopal y Sharma (1990), la dinámica también puede interpretarse como cambios en la dominancia de especies en el tiempo o en regímenes hidrológicos distintos. La respuesta a los cambios naturales en el nivel del agua, se observa a través de un balance en la dominancia de especies y formas de vida (Rial 2000).

Tabla 1. Continuación.

ESPECIES	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	TOTAL
<i>Eclipta prostrata</i>													5
<i>Paratheria prostrata</i>													5
<i>Landoltia punctata</i>													5
<i>Melochia manducata</i>													5
<i>Eleocharis mutata</i>													4
<i>Urochloa brizantha</i>													4
<i>Echinodorus grandiflorus</i>													3
<i>Eleocharis</i> sp.													3
<i>Ludwigia peploides</i>													2
<i>Reimarochloa acuta</i>													3
<i>Echinochloa colona</i>													3
<i>Najas arguta</i>													2
<i>Panicum elephantipes</i>													2
<i>Solanum hirtum</i>													2
<i>Urena sinuata</i>													2
<i>Cyperus celluloso-reticulatus</i>													2
<i>Cynodon dactylon</i>													1
<i>Melochia</i> sp.													1
<i>Nymphaea novo-granatensis</i>													1
<i>Pacourina edulis</i>													1
<i>Spilanthes ocyimifolia</i>													1
<i>Trichospira verticillata</i>													1

La aplicación de los conceptos

Con base en el estudio del humedal llanero (Rial 2001), surgen dudas sobre los conceptos establecidos. Pueden formularse algunas preguntas y respuestas con respecto a su aplicación en estos ambientes dinámicos. Por ejemplo: ¿son las plantas de ciclo de vida corto, capaces de descomponerse y formar un sustrato convirtiendo así el proceso en autogénico?; sin generalizar, hemos observado en muchos casos como la descomposición del material vegetal de una comunidad sirve de sustrato a la siguiente en las distintas fases del ciclo hidrológico. Sucede a menudo con las boras (*Eichhornia* spp.) y ciertas especies de las familias Poaceae, Cyperaceae (*Eleocharis* spp.) y Lentibulariaceae (*Utricularia* spp.) (Rial *op. cit.*).

En cuanto a los estados serales, son breves periodos de permanencia de ciertas comunidades, que son eliminadas y sustituidas por otras. En este sentido, tal reemplazo existe en un tiempo que puede apreciarse como corto si lo comparamos con comunidades terrestres. Pero una vez más, la escala de tiempo puede ser la clave. En los Llanos de Apure, los ambientes acuáticos son diversos y la dinámica hidrológica –aunque en cierto grado predecible, por cuanto se repite en cada ciclo en una época

determinada— es singular en su intensidad y en sus efectos en cada momento y en cada ambiente. No obstante, las especies demuestran estar sincronizadas con ese ritmo de cambios: cuando logran desarrollarse vegetativamente, la mayoría madura y se reproduce, completando su ciclo de vida en la escala de tiempo precisa.

¿Tal ritmo de cambios debe considerarse como factor de estrés? ¿Es desfavorable el ambiente de los humedales?, Tsimilli-Michael *et al.* (1996) proponen la continua búsqueda y aproximación de las comunidades hacia el estado armónico con el ambiente. En dicho concepto ningún factor ambiental se considera *a priori* desfavorable y en tal sentido, la planta no “resiste” sino que reacciona. Como ya se mencionó, se ha observado sincronía entre las fases del desarrollo vegetal y los ciclos ambientales del humedal. Cada especie reacciona de acuerdo a su plasticidad, a su estrategia, a su adaptación. La inundación o la sequía, han sido considerados factores de estrés, pero en este caso podría tratarse de factores constructivos que aumentan las oportunidades, la resistencia y la evolución adaptativa.

En los humedales, como en muchos otros sistemas, cualquier cambio ambiental ocasiona perturbaciones en lo que Tsimilli-Michael *et al.* (1996) han denominado estado de armonía con el ambiente. Los autores explican que después de una perturbación, existe una demanda termodinámica para alcanzar nuevamente el óptimo, generándose entonces un estado de fuerzas de cambio que conducen a un nuevo estado de estabilidad y armonía con el ambiente. Esto es aparentemente lo que ocurre en el humedal llanero durante un ciclo de inundación y sequía, donde cualquier perturbación ocasionada, principalmente por la fluctuación en el nivel del agua, es seguida de inmediato por un re-arreglo de las comunidades. Sólo en los casos en donde ocurren perturbaciones extraordinarias, como por ejemplo la remoción mecánica, hemos visto alterada la “estabilidad” del sistema.

Existe cierta flexibilidad en el desarrollo de las poblaciones, las cuales pueden soportar ciertos extremos, es decir periodos más largos o más cortos de inundación o sequía, como es el caso de *Ludwigia helmintorrhiza* (Onagraceae) (Mart) Hara (Rial 2001). En conjunto, también las comunidades tienen una variedad de respuestas para cada caso. Si la inundación se prolonga más tiempo de lo habitual en el ciclo, ciertas especies y bioformas son favorecidas (p. ej. los pleustofitos como *Pistia stratiotes* L.); pero si disminuye hasta la desecación entonces las anteriores desaparecen y otras germinan y completan su desarrollo. Sin embargo, los daños que ocasiona la alteración mecánica de diques en estos sistemas, parece ser mucho más graves, entre otras razones porque destruye no sólo las comunidades vegetales sino su hábitat particular.

Muchos argumentos se oponen al concepto original de sucesión de Clements. Al respecto convenimos con lo expresado por Middleton (1999), en cuanto a que las comunidades no poseen ADN, es decir no son organismos en el sentido genético, de manera que no poseen mecanismos para responder como una unidad (Gleason 1916). En tal sentido, convendría asumir el análisis de las comunidades, al menos en este humedal, desde el punto de vista de las especies y sus relaciones con el medio, en lugar de establecer asociaciones permanentes de especies.

Probablemente en las comunidades vegetales acuáticas de los humedales, los estados finales o comunidades maduras no se alcanzarán algún día con el paso del tiempo, simplemente porque se suceden continuamente. No hay razón para pensar que en estas condiciones las comunidades no son estables. Whittaker (1953) plantea que el estatus de clímax no debe estar determinado por la concepción generalizada de que debe ser lo último o más maduro, sino por cual población reemplaza actualmente a otra población manteniéndose a sí misma.

La definición del estado final de la sucesión es entonces incierta y queda abierta al razonamiento en estos ecosistemas. Según Margalef (1993) “casi nadie cree que valga la pena tomar como referencia una etapa ideal final, a la que se llamó clímax”. Tal afirmación cobra especial sentido en el caso del humedal llanero considerado, entre otras razones, porque aún no está muy claro si la repetición anual del ciclo inundación-sequía puede impedir un mayor grado de madurez de su vegetación.

Consideraciones Finales

Es evidente que la vegetación de los humedales y en especial el caso estudiado, no pueden analizarse bajo los principios de la sucesión terrestre, la cual usualmente se resume en un proceso que tiende a un estado final o clímax, en un ambiente estable, cuyas especies crecen y se dispersan lentamente y cuyos requerimientos ecológicos son especiales. Los humedales por el contrario, se consideran un medio ambiente cambiante, cuya diversidad específica es comparativamente menor a la terrestre, así como los requerimientos especiales de sus especies, en donde de hecho predominan las plantas euritípicas con amplia tolerancia a los cambios hidrológicos. Si como afirma Ricklefs (1979), la persistencia es la clave del clímax, efectivamente al persistir el ciclo en los humedales, ese sería el clímax.

Sólo la recolección de datos a lo largo de una serie de varios años -con sus respectivos ciclos- permitirá la valoración objetiva de la dinámica de la vegetación en este humedal, llegando tal vez a decidir, si se trata de fluctuaciones o sucesiones. Aún entonces si interpretásemos la dinámica como sucesional, debería analizarse el carácter “estable” del clímax.

Agradecimientos. A La Familia Maldonado e INVEGA C.A, propietarios del Hato El Frío. C. A. Lasso y J. Castroviejo por su apoyo en la realización del estudio. J. J. Neiff y G. Colonnello por sus comentarios.

Bibliografía.

- AUSTIN, M. P. 1981. Permanent quadrates: an interface for theory and practice. *Vegetatio* 42:11-22.
- BORNKAMM, R. 1988. Mechanisms of succession on fallow land. *Vegetatio* 77: 95-101.
- CLEMENTS, F. E. 1916. Plant succession, an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institute Washington Publications* 242: 1-512.

- COLIMVAUX, P. 1973. Introduction to Ecology. John Wiley and Sons, INC. New York. 621 pp.
- GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin Torrey Botany* 53: 7-26.
- GLEASON, H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin Torrey Botany* 44: 463-481.
- GLEN-LEWIN, F. D. Y E. VAN DER MAAREL. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. Pp. 11-44. *En*: D. C. Glen-Lewin-R. Peet y T. Veblen (Eds.), *Plant Succession Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- GOPAL, B. 1986. Vegetation dynamics in temporary and shallow freshwater habitat. *Aquatic Botany* 23: 391-396.
- GOPAL, B. Y K. P. SHARMA. 1990. Ecology of plant populations. I: Growth. Pp. 79-106. *En*: B. Gopal (Ed.), *Ecology and Management of Aquatic Vegetation in the Indian Subcontinent*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- JUNK, 1984. *Aquatic plant of the Amazon system*. *En*: H. Sioli (Ed.), *The Amazon, Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- JUNK, W. J. Y M. T. PIEDADE. 1997. Plant life in the Floodplain with special reference to herbaceous plants. Pp. 147-181. *En*: Junk (Ed.), *The Central Amazon Floodplain*. Ecology of a Pulsing System. Springer Verlag, Berlin.
- KENT, M Y P. COKER. 1992. Vegetation Description and Analysis. C.R.S. Press. Boca Ratón *Annals Arboretum Belhaven Press*, London. 361 pp.
- LEVITT, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York.
- MARGALEF, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* 97: 357-374.
- MARGALEF, R. 1974. Ecología. Omega, Barcelona. 961 pp.
- MARGALEF, R. 1993. Teoría de los Sistemas Ecológicos. 2ona Edició. Universitat de Barcelona. 290 pp.
- MCINTOSH, R. P. 1975. Gleason individualistic ecologist, 1892-1975. *Bulletin Torrey Botany* 12: 253-283.
- MIDDLETON, B. A. 1999. Wetland Restoration: Flood Pulsing and Disturbance Dynamics. John Wiley and Sons New York. 388 pp.
- MILES, J. 1979. Vegetation Dynamics. Chapman y Hall London.
- MITSH, W. J. Y J. G. GOSSELINK. 1993. Wetlands. Second Edition. Van Nostrand Reinhold, New York. 722 pp.
- NEIFF, J. J. 1986. Aquatic plants of the Paraná River System. Pp. 557-571. *En*: B. R. Davies y K. Waker (Eds.), *The Ecology River System*. Dr. Junk Publishers. The Netherlands.
- POI DE NEIFF, A. Y J. J. NEIFF. 1984. Dinámica de la vegetación acuática flotante y su fauna en charcos temporarios del sudeste del Chao (Argentina). *Physis*, secc. B 42 (103): 53-67.
- ODUM, E. P. 1969. The strategy of ecosystems development. *Science* 164: 262-272.
- ODUM, E. P. 1971. Fundamentals of Ecology. Third Edition, Saunders, Philadelphia. 574 pp.
- ODUM, E. P. 1983. Basic Ecology. CBS College Publishing, Philadelphia. 613 pp.
- TSIMILI-MICHAEL, M., G. H. KRUNGER Y R. J. STRASSER. 1996. About the perpetual state of changes in plants approaching harmony with their environment. *Archives Science Geneve* 49(2): 173-203.
- PEET, R. K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pp. 103-151. *En*: Glenn-Lewin, D. R. Peet y T. Veblen (Eds.), *Plant Succession Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.

- RABOTNOV, T. A. 1974. Differences between fluctuations and succession. Examples in grassland phytocenosis of the U.S.S.R. Pp. 19-24. *En*: R. Knapp (Ed.), *Vegetation Dynamics*. Dr. Junk Publishers, The Hague.
- RIAL, B. A. 2000. Aspectos cualitativos de la zonación y estratificación de las comunidades de plantas acuáticas de un humedal llanero (Venezuela). *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 153: 69-86.
- RIAL, B. A. 2001. *Plantas acuáticas de los Llanos inundables del Orinoco*, Estado Apure, Venezuela: contribución taxonómica y ecológica. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, España. 458 pp. + 72 lám.
- RICKLEFS, R. E. 1979. *Ecology*. Second edition, Chiron Press, New York. 966 pp.
- VALE, T. R. 1982. *Plants and people. Vegetation change in North America*. Resource Publications in Geography Association American Geographers, Washington. D.C.
- VALK VAN DER, A. G. 1981. Succession in Wetlands: A Gleasonian Approach. *Ecology* 62(3): 688-696.
- VALK VAN DER, A. G. 1982. Succession in temperate North American wetlands. Pp. 169-217. *En*: Gopal, B., R. E. Turner, R. G. Wetzel y D. F. Whigham (Eds.), *Wetlands: Ecology and Management*. National Institute for Ecology and International Science Publications, Jaipur, India.
- VALK VAN DER, A. G. 1985. Vegetation dynamics of prairie glacial marshes. Pp. 293-312. *En*: J. White (Ed.), *The Population Structure of Vegetation*. Junk. Dordrecht.
- WHITTAKER, R. H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23: 41-78
- WHITTAKER, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. Pp. 1-67. *En*: M. K. Hecht, W. S Steere y B. Wallace (Eds.), *Evolutionary Biology*. Vol. 10. Plenum New York.

Recibido: 08 abril 2002
Aceptado: 13 enero 2003

Anabel Rial B.

Museo de Historia Natural La Salle, Apartado 1930, Caracas 1010-A, Venezuela.
anabel.rial@fundacionlasalle.org.ve

Normas de publicación

Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales es una revista científica arbitrada y periódica -semestral- que publica artículos originales y ensayos sobre botánica, zoología, geología, ecología, oceanografía, limnología, acuicultura, pesquerías, conservación y manejo de recursos. El envío de un trabajo implica la declaración explícita por el autor o autores que éste no ha sido previamente publicado, ni aceptado para su publicación, ni remitido a otro órgano de difusión científico. Igualmente todos los trabajos son responsabilidad de sus autores y no de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, ni de la Revista o sus editores.

Los trabajos pueden estar escritos en español, inglés y/o portugués, y no deben exceder las 30 páginas incluyendo tablas, figuras y anexos. En casos especiales, los editores pueden considerar la publicación de trabajos más extensos y/o monografías.

Los manuscritos deben ser enviados a: Daniel Lew y/o Carlos Lasso, Editores Adjuntos, Museo de Historia Natural La Salle, Apartado 1930, Caracas 1010-A, Venezuela (teléfono/fax (580212)7938321, correo electrónico revista.memoria@fundacionlasalle.org.ve). El manuscrito deberá presentarse en original y dos copias de calidad, todos ellos con tablas y/o figuras completas. Los autores enviarán el texto del manuscrito en formato digital PC o Macintosh (formato RTF). No deben enviarse inicialmente los originales de figuras, ya que éstos le serán solicitados oportunamente.

Formato del manuscrito. Deberá presentarse en hojas tamaño carta (215 mm x 280 mm) escrito por una sola cara, a doble espacio y con las páginas numeradas consecutivamente. El orden de la presentación es el siguiente: Título, Autores y Direcciones, Resumen y Palabras clave, Abstract y Key words, Introducción, Materiales y Métodos, Resultados, Discusión, Conclusiones (optativo), Agradecimientos (optativo) y Bibliografía. Seguidamente se presentará una página con las leyendas de tablas, figuras y anexos, y por último se colocarán las tablas, figuras y anexos en hojas separadas debidamente identificadas.

Página inicial. Debe contener el título del trabajo, el cual será conciso pero suficientemente explicativo del contenido, nombres de los autores, dirección postal, teléfono, fax y correo electrónico y título resumido propuesto ("running head"), sin exceder los 40 caracteres, incluyendo los espacios en blanco.

Palabras clave y resúmenes. Deberán presentarse hasta cinco palabras clave en el idioma del trabajo e igual cantidad en el segundo idioma. El resumen y el abstract corresponderán a una sinopsis clara del objeto, desarrollo, resultados y conclusiones de la investigación, cada uno tendrá un máximo de 200 palabras.

Texto. Los nombres científicos de géneros, especies y subespecies se escribirán en cursiva (itálica o bastardilla) o se subrayarán, igualmente se procederá con los términos en latín (p.ej. *sensu*, *et al.*). No subraye ninguna otra palabra o título. No utilice notas al pie de página. En cuanto a las abreviaturas y sistema métrico decimal se utilizarán las normas del Sistema Internacional de Unidades (SI) recordando que siempre debe dejar

un espacio libre entre el valor numérico y la unidad de medida (p.ej. 16 km, 23 °C). Los números del uno al diez se escribirán siempre con letras, excepto si precedieran a una unidad de medida (p.ej. 23 cm) o si se utilizan como marca-dores (p.ej. parcela 2, muestra 7). No utilizar punto para separar los millares, millones, etc. Utilícese la coma para separar en la cifra la parte entera de la decimal (p.ej. 3,1416), sin embargo la normativa internacional también acepta el punto en este caso (p.ej. 3.1416). Las horas del día se enumerarán de 0:00 a 24:00. Los años se expresarán con todas las cifras sin demarcadores de miles (p.ej. 1996-1998). En español los nombres de los meses y días (enero, julio, sábado, lunes) siempre se escriben con la primera letra en minúscula, no así en inglés. Los puntos cardinales (norte, sur, este y oeste) siempre deben ser escritos en minúscula, a excepción de sus abreviaturas N, S, E, O (en inglés W), SE, NO (en inglés NW), etc. La indicación correcta de coordenadas geográficas es como sigue: 02°37'53"N-56°28'53"O. La altitud geográfica se citará como se expresa a continuación: 1180 m s.n.m. (en inglés 1180 m a.s.l.). Las abreviaturas se explican únicamente la primera vez que son usadas. Las figuras (gráficas, diagramas, ilustraciones y fotografías) se referirán sin abreviación (p.ej. Figura 3) al igual que las tablas (p.ej. Tabla 1).

Al citar las referencias en el texto se mencionarán los apellidos de los autores en caso de que sean uno o dos, y el apellido del primero seguido por et al. cuando sean tres o más. Si se mencionan varias referencias, éstas deben ser ordenadas cronológicamente y separadas por comas (p.ej. Rojas 1978, Bailey *et al.* 1983, Sephton 2000, 2001).

Agradecimientos (opcional). Párrafo sencillo y conciso entre el texto y la bibliografía. Evite títulos como Dr., Lic., TSU, etc.

Bibliografía. Contiene únicamente la lista de las referencias citadas en el texto. Se ordenarán alfabéticamente por autores y cronológicamente para un mismo autor. Si hay varias referencias de un mismo autor(es) en el mismo año se añadirán las letras a, b, c, etc. Los nombres de las revistas no se abreviarán. Las referencias se presentarán estrictamente en el siguiente formato, incluyendo el uso de espacios, comas, puntos, mayúsculas, etc.:

- **Artículo**

COLLADO, C., C. H. FERNANDO Y D. SEPHTON. 1984. The freshwater zooplankton of Central America and the Caribbean. *Hidrobiología* 113: 105-119.

- **Libro, tesis e informes técnicos**

BAILEY, R. S. Y B. B. PARRISH. 1987. Developments in fisheries research in Scotland. Fishing News Books Ltd, Farnham, England. 282 pp.

Herrera, M. 2001. Estudio comparativo de la estructura de las comunidades de peces en tres ríos de morichal y un río llanero, en los Llanos orientales de Venezuela. Tesis Doctoral, Universidad de los Andes, Mérida. 111 pp.

- **Capítulo en libro o en informe**

MARGALEF, R. 1972. LUZ Y TEMPERATURA. Pp. 100-129. *En:* Fundación La Salle (Ed.), Ecología Marina. Editorial Dossat, Caracas, Venezuela.

- **Resumen en congreso, simposio, entre otros**

SEÑARIS, J. C. 2001. Distribución geográfica y utilización del hábitat de las ranas de cristal (Anura; Centrolenidae) en Venezuela. *En:* Programa y Libro de Resúmenes del IV Congreso Venezolano de Ecología. Mérida, Venezuela. 29 de octubre - 2 noviembre de 2001, p. 124.

- **Páginas Web**

No serán incluidas en la bibliografía, sino que se

describirán claramente en el texto al momento de mencionarlas.

Leyendas de tablas y figuras. Las leyendas de tablas y figuras serán presentadas en hoja aparte, debidamente identificadas con números arábigos. Cuando una figura contenga varias partes, cada una de ellas deberá estar claramente identificada con letras (a, b, c, etc.) tanto en la leyenda como en la figura.

Tablas. Las tablas deben presentarse en hoja aparte, identificadas con su respectivo número arábigo. Las llamadas a pie de página de tabla se harán con letras colocadas como exponentes. Evitar tablas grandes sobrecargadas de información y líneas divisorias o presentadas en forma compleja, tomando en cuenta el formato de la revista. Los autores deberán indicar, mediante una nota escrita a mano al margen derecho del artículo, la ubicación sugerida para la inserción de las tablas. Se recomienda consultar un número reciente de la revista.

Figuras. Las figuras se presentarán en hoja aparte, debidamente identificadas con su respectivo número arábigo. Serán presentadas en blanco y negro, al igual que las fotografías. Deben ser nítidas y de buena calidad, evitando complejidades innecesarias (por ejemplo, tridimensionalidad en gráficos de barras), cuando sea posible usar sólo colores sólidos en lugar de tramas. Las letras, números o símbolos de las figuras deben ser de un tamaño adecuado de manera que sean claramente legibles una vez reducidas. Evítese figuras de tamaño superior al formato de la revista. La inclusión de fotografías o dibujos en color deberán ser financiadas por los autores, previo acuerdo con los editores. Los autores indicarán, mediante una nota escrita a mano al margen derecho del artículo, la ubicación sugerida para la inserción de las figuras, la cual será respetada siempre que las limitaciones de diagramación lo permitan. En el caso de las figuras digitales es necesario que éstas sean guardadas con formato tiff con una resolución de 300 dpi.

Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales también acepta **Notas**, que consisten en comunicaciones cortas no mayor a seis páginas impresas, incluyendo tablas y figuras. Se seguirán las mismas normas establecidas para los artículos, excluyendo los encabezados de Introducción, Materiales y métodos, Resultados, Discusión y Conclusiones. Se mantendrá el encabezado de Bibliografía.

Los autores recibirán pruebas de galeras para correcciones finales, sin embargo no se aceptarán cambios extensivos. Los autores recibirán 50 separatas de su trabajo y si desea un número superior deberá notificarlo a los Editores en el momento de recibir la notificación de aceptación del manuscrito, quedando sujeto al precio a pagar al momento de la facturación presentada por la imprenta.

Publication Norms

Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales is a biannual refereed scientific journal that publishes original research and experiments in botany, zoology, geology, ecology, oceanography, limnology, aquaculture, fisheries, conservation, and resource management. It is explicitly understood that any author who submits a manuscript declares that the same has not been previously published nor simultaneously submitted to other publishers. Liability for the contents of the manuscript rests with the author and not with the La Salle Foundation nor the Journal and its Editors.

Manuscripts are accepted in Spanish, English and Portuguese. Manuscript length is limited to 30 pages including tables, figures and appendixes. However, in special cases, the editors may consider more extensive works as well as monographs.

Manuscripts should be mailed to: Daniel Lew and /or Carlos Lasso, Adjunct Editors, Museo de Historia Natural La Salle, Apartado 1930, Caracas 1010-A, Venezuela (phone/fax +58 0212 793-8321, e-mail revista.memoria@fundacionlasalle.org.ve). Authors must send printed versions of the original and two copies complete with tables and copies of any figures as well as a digitalized version (format RTF) in either a PC or a Macintosh version. Original figures will be requested once the manuscript has been accepted.

Manuscript Format: Manuscripts are to be formatted for letter-sized paper (8.5" x 11"), printed on one side only with double-spaced lines and consecutively numbered pages. The content is to be organized as follows: Title, Authors and Addresses, Abstract and Key Words (in the language of the manuscript and in Spanish), Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Conclusions (optional), Acknowledgements (optional) and Bibliography. Following the Bibliography, a separate page will list the legends for the tables, figures and appendixes followed by the tables, figures and appendixes presented on separate pages and correctly identified.

Initial page: Must contain a brief but concise title of the manuscript, sufficient to explain the contents, as well as the names of the authors, postal address, telephone, fax and e-mail, and a running head that is limited to 40 total spaces.

Key words and abstracts: Limit the key words to five terms in the language of the manuscript as well as their equivalent in the second language. The abstracts, one in Spanish and one in the language of the manuscript (maximum of 200 words each), present a clear synopsis, development, results and conclusions of the investigation.

Text: Scientific names (e.g. genera, species and subspecies) as well as other Latin terms (*sensu, et al.*, etc.) are either written in *italics* or underlined. No other word or title is to be underlined. Do not use footnotes. For abbreviations and decimal system use the International Unit System (SI): leaving one space between the numeric value and the unit of measure (e.g. 16 km, 23 °C). In the running text, the numbers 1 through 10 are

spelled-out unless they precede a unit of measure (e.g. 9 cm) or if they refer to markers (e.g. plot 2 sample 7). Do not use the period to separate thousands or millions etc (e.g. 1.000, 10.000). Instead, only use the comma to separate a whole number from the decimal (e.g. 3,1416). The hours of the day are based on the 24-hour system 0:00 - 24:00. In Spanish, the names of months and days are written in lower case. The cardinal points are also written in lower case unless they are abbreviated (e.g. N, S, E, W). The correct format for indicating geographic coordinates is 02°37'53"N-56°28'53"W and geographic altitudes are expressed as 1180 m a.s.l.). Abbreviations are only explained the first time that they appear in the text. The figures (graphs, diagrams, illustrations and photographs) are cited without abbreviations (e.g. Figure 3). The same holds true for the citing of tables (e.g. Table 1). When citing bibliographic references within the text note only the last names of the authors when there are no more than two. Where there are more than two authors, cite the last name of the first author followed by an *et. al.* If several references are to be cited simultaneously, these should be ordered chronologically and separated by comas (e.g. Rojas 1978, Bailey *et al.* 1983, Sephton 2000, 20001).

Acknowledgements: Optional. A simple and concise paragraph located between the main text of the manuscript and the bibliography. Do not include academic titles.

Bibliography: Only list the references cited in the text and order them alphabetically according to authors, and chronologically if there is more than one reference by a single author. If there are various titles by the same author published in the

than one reference by a single author. If there are various titles by the same author published in the same year, identify them according to their appearance in the text with letters. Do not abbreviate the names of journals. The bibliography must be elaborated according to the following format:

- **Article**

COLLADO, C., C. H. FERNANDO Y D. SEPHTON. 1984. The freshwater zooplankton of Central America and the Caribbean. *Hidrobiologia* 113: 105-119.

- **Books, thesis and technical reports**

BAILEY, R. S. Y B. B. PARRISH. 1987. Developments in fisheries research in Scotland. Fishing News Books Ltd, Farnham, England. 282 pp.

HERRERA, M. 2001. Estudio comparativo de la estructura de las comunidades de peces en tres ríos de morichal y un río llanero, en los Llanos orientales de Venezuela. Tesis Doctoral, Universidad de los Andes, Mérida. 111 pp.

- **Chapter in a book or report**

MARGALEF, R. 1972. Luz y temperatura. Pp. 100-129. *En*: Fundación La Salle (Ed.), *Ecología Marina*. Editorial Dossat, Caracas, Venezuela.

- **Abstract of a meeting, symposia and others**

SEÑARIS, J. C. 2001. Distribución geográfica y utilización del hábitat de las ranas de cristal (Anura; Centrolenidae) en Venezuela. *En*: Programa y Libro de Resúmenes del IV Congreso Venezolano de Ecología. Mérida, Venezuela. 29 de octubre - 2 noviembre de 2001, p. 124.

- **Web pages**

These are not to be included in the bibliography.

Rather they are to be included in the main text of the manuscript.

Legends of tables and figures: Table and figure legends are to appear on a separate page and clearly identified with Arabic numbers. When a figure has various parts, each must be clearly identified with letters (a, b, c, etc.) in the legend as well as in the figure.

Tables: Tables are to be presented on separate pages and identified with their respective Arabic numbers. Notes at the base of the tables must be identified by letters expressed as exponents. Avoid large overburdened tables as well as dividing lines. Keep in mind the limitations of the text block of the journal. Authors should note the insertion point for the individual tables on the margins of the hard copy.

Figures: Figures are also to be presented on separate pages with their respective Arabic number. Figures and photographs will be published in black and white. All figures and photographs must be clear and of publishable quality. Avoid three-dimensional graphs. When possible use only solid colors instead of patterned fills such as crosshatching and diagonal lines in the bar graphs. The letters, numbers and symbols of the figures must be of an adequate point size to remain legible once the graph is downsized to fit into the text block. Avoid figures that are of a larger format than that of the journal. Color photographs and illustrations must be financed by the author with prior agreement of the editors. Authors will indicate on the margins of the hardcopy where they wish their figures to be inserted. This will be respected whenever possible. Digitalized figures must be saved in a tiff format with a resolution of 300 dpi.

Memoria de La Fundación La Salle de Ciencias Naturales also publishes short communications limited to six manuscript pages including tables and figures. These will follow the established format for the articles excluding the headers of the Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion and Conclusions. They will maintain the header of the bibliography.

Authors will receive the galley proofs to correct. However, extensive changes will not be accepted. Authors are entitled to 50 reprints. A greater number can be provided at the author's cost but the editors must be notified before the article goes to press.

ESTE LIBRO SE TERMINÓ DE IMPRIMIR EN
EL MES DE JUNIO DE DOS MIL CUATRO
EN LAS PRENSAS VENEZOLANAS DE
ORGANIZACIÓN GRÁFICAS CAPRILES,
EN LA CIUDAD DE CARACAS