

MEMORIA

Fundación La Salle de Ciencias Naturales
Tomo LX, número 153, enero/junio 2000

ASPECTOS CUALITATIVOS DE LA ZONACIÓN Y ESTRATIFICACIÓN DE COMUNIDADES DE PLANTAS ACUÁTICAS EN UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA

Anabel Rial B.

Museo de Historia Natural La Salle
Apdo. 1930, Caracas 1010-A
Venezuela.

Correo electrónico: rialanabel@hotmail.com

Palabras clave: Plantas acuáticas. Zonación. Estratificación. Humedales. Planicies anegables. Orinoco. Venezuela.

RESUMEN

Se presenta la zonación y estratificación de las poblaciones de plantas acuáticas de los llanos inundables venezolanos. Catorce ambientes fueron estudiados durante el hidropérido (lluvia-sequía) de un año. Se encontraron diferencias espacio-temporales en la composición de especies de la colectividad, como respuesta a las fluctuaciones del nivel del agua. Se discute la utilidad del análisis de *bioformas* como indicadores de cambios biológicos en el gradiente de profundidad de los ambientes analizados y los patrones de estratificación de estas poblaciones de macrófitos en llanuras inundables con marcada estacionalidad, en la región de los Llanos del Orinoco.

QUALITATIVE ASPECTS OF THE ZONATION AND STRATIFICATION OF AQUATIC PLANT COMMUNITIES IN A WETLAND OF THE VENEZUELAN LLANOS

Key words: Aquatic plants. Zonation. Stratification. Wetland. Floodplains. Orinoco. Venezuela.

ABSTRACT

Detailed observations of the zonation and stratification of the aquatic plant communities of the Orinoco floodplain are presented. Differences among the fourteen habitats studied during the annual hydrological cycle (rainy season/dry season) are pointed out. Spatial and temporal variation in species composition was observed, apparently in response to fluctuations in water level. I discuss the utility of analyzing bioforms as indicators of biological changes along a depth gradient in the habitats studied. I also consider stratification patterns in these macrophyte communities of the seasonally-flooded Llanos of the Orinoco.

INTRODUCCIÓN

El término *estructura* se refiere a la distribución espacial de las poblaciones en un espacio y tiempo dados. La zonación y la estratificación son aspectos relacionados también con el espacio, que muestran la disposición de las plantas -de acuerdo a su forma de crecimiento- a lo largo de un gradiente de profundidad (horizontal) y en la columna de agua (vertical) .

La influencia del hidroperíodo como condicionante de la distribución y abundancia de las plantas de los humedales es bien conocida (Brinson, 1993; Neiff 1978, 1997). La relación entre el hidroperíodo y los patrones de paisaje es de gran importancia para la comprensión de los procesos relacionados con la dinámica de la vegetación, especialmente con la oferta de hábitat para colectividades animales fitófilas (Lasso *et al.*, 1998) y también para prever posibles impactos derivados de modificaciones en el hidroperíodo como consecuencia de obras civiles (Collonello, 1995; Neiff, 1997). En este estudio se puso énfasis en los cambios fisionómicos ocurridos en las diferentes fases del hidroperíodo, que en estos llanos pueden desagregarse en al menos cuatro etapas: entrada y salida de aguas, inundación y sequía. En cada fase, la estructura de la vegetación varía de acuerdo al nivel de agua, en y sobre el suelo.

Las poblaciones de plantas acuáticas generalmente poseen una distribución simple. De acuerdo al tipo de sedimento del fondo y a la altura de la columna de agua, las diferentes poblaciones ocupan posiciones relativas (Zutchi y Gopal, 1990). Resulta operativamente válido considerar comunidades distintas (p. ej. flotantes libres, sumergidas, enraizadas sumergidas y emergentes) todos aquellos ensamblajes bióticos condicionados por una o más poblaciones centrales de la colectividad, que corresponden a alguna de las bioformas antes mencionadas. En este estudio se denomina *comunidad* al conjunto de poblaciones de distintas formas de vida, cohabitantes de un espacio delimitado arbitrariamente en una transecta y que representa sólo un segmento del conjunto total de comunidades del ambiente que habitan. La distribución de tales bioformas en el gradiente de profundidad se ha denominando zonación y estratificación de la comunidad.

En vista de la complejidad del patrón de paisaje de los Llanos de Apure, se analizó -en esta primera aproximación- la vegetación de los ambientes acuáticos más conspicuos: caños, esteros y lagunas, así como la estratificación durante los diversos períodos de desarrollo de sus comunidades a lo largo del ciclo anual. De forma descriptiva se muestran a continuación los resultados de tales observaciones.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

La región de los Llanos centrales de Venezuela ocupa una extensión de 70.400 km² (7,6% del territorio nacional). En los Llanos inundables del Estado Apure se encuentra el área de estudio -Hato El Frío-, entre las coordenadas geográficas

7°35'-7°55'N - 68°50'-69°00'O. El área es un humedal con períodos de inundación durante los meses de mayo a octubre y de sequía de noviembre a marzo. Esta región de clima cálido tiene promedios mensuales de temperatura de 27 °C, de precipitación 115 mm y 77% de humedad relativa (Estación Meteorológica de Mantecal). La fisiografía está caracterizada por los denominados bancos, bajíos y esteros, cuya característica diferencial se basa en la capacidad de retención de agua durante la sequía. De estas tres unidades, los bajíos y esteros ocupan la parte baja del terreno. En ellos, las lagunas y los caños representan las unidades más deprimidas del terreno, capaces de albergar agua durante todo o parte del ciclo anual. Son cuerpos de agua someros, que se comportan como polimícticos por su régimen térmico, con escaso o ningún desarrollo de la zona pelágica. La oscilación del nivel del agua fluctúa de acuerdo al tipo de ambiente. Los caños secundarios pueden variar su profundidad en más de un metro (Fig. 1a), mientras que los esteros, sometidos incluso a control por medio de diques, apenas oscilan unos centímetros (Fig. 1b). En general, los sistemas lóticos y lénticos del Hato El Frío rara vez superan los dos metros de profundidad, a excepción del Caño Guaritico y probablemente de las zonas más profundas de algunos esteros en la temporada de lluvias.

Desde enero hasta diciembre de 1997 se analizaron la estructura y la dinámica de la vegetación acuática y palustre de los Llanos de Apure, sobre la base de los atributos y variables que sirven como indicadores de cambio: forma de crecimiento, cobertura y área ocupada por las plantas en el humedal. En términos generales se emplearon estas características como expresivas de la estructura de la vegetación, siguiendo los procedimientos propuestos por Matteucci y Colma (1982).

Se seleccionaron catorce estaciones de muestreo (transectas), representativas de los cuerpos de agua presentes en el Hato El Frío, principalmente esteros, lagunas y caños. En cada una de las estaciones se dispuso un transecto espacial desde la orilla -definida como el borde del cuerpo de agua en el primer mes de muestreo (enero)- hacia el centro del espejo de agua, de posición fija durante todo el estudio y conformado por diez parcelas (cuadratas) consecutivas de 1 m². Para la selección de dichos transectos se consideraron los siguientes aspectos: representatividad de las especies de plantas acuáticas en la comunidad, cierto grado de homogeneidad fisonómica y facilidad de acceso.

En cada transecto se realizaron observaciones mensuales desde enero a diciembre de 1997, colocándose una cinta métrica a ras del agua y estudiando siempre las comunidades limitadas por las parcelas de la margen derecha de la cinta. Se registraron en dichas parcelas, las especies presentes, así como su abundancia y distribución. Las plantas acuáticas fueron asignadas a cuatro categorías conocidas: arraigadas emergentes, arraigadas flotantes, flotantes libres y sumergidas (Sculthorpe, 1967). La cobertura fue estimada como porcentaje de la superficie de la parcela ocupado por las porciones aéreas de cada planta (Mateucci y Colma, 1982).

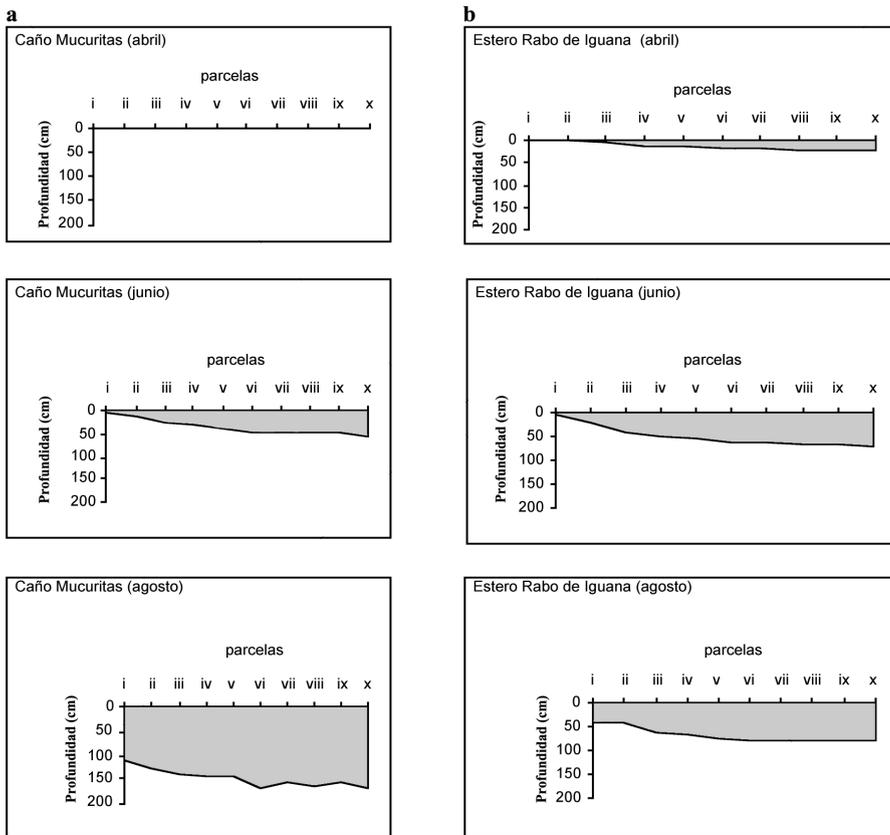


Figura 1

Gradiente de profundidad en las diez parcelas del transecto: a) Caño Mucuritas y b) Estero Rabo de Iguana, en los meses de sequía (abril), entrada de lluvias (junio) y aguas altas (agosto) de 1997.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De las 72 especies registradas en las catorce transectas de estudio, la forma de crecimiento arraigado emergente dominó en todos los ambientes durante el período de este estudio (Fig. 2). A esta bioforma correspondió el mayor número de especies en las orillas y aguas someras. Igualmente, la mayor abundancia de formas arraigadas emergentes se registró en los transectos ubicados en la zona de transición o litoral móvil. En general las formas flotantes abundaron en las zonas más profundas (40-150 cm) y las sumergidas fueron escasas y exclusivas de las aguas quietas y transparentes de ciertas lagunas.

La observación de numerosos ambientes acuáticos de los Llanos de Apure durante el año de estudio, permite confirmar que las bioformas arraigadas

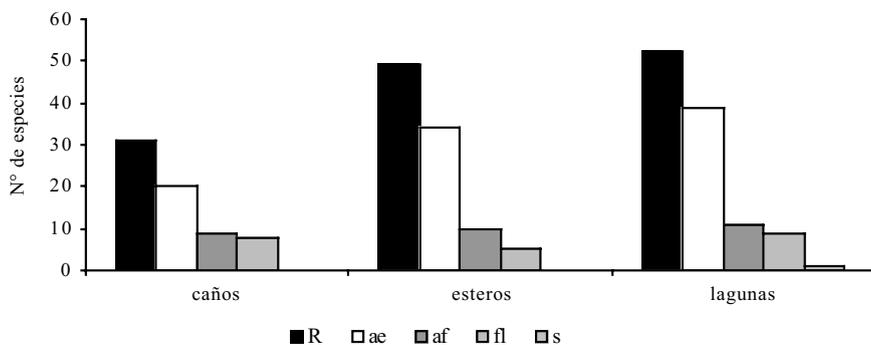


Figura 2

Proporción de especies de las distintas formas de crecimiento en los tres tipos de habitat. **ae**= arraigada emergente; **af**= arraigada flotante; **fl**= flotante; **s**= sumergida.

efectivamente dominan estos humedales en todos los casos. Las formas arraigadas emergentes y arraigadas flotantes habitan en zonas someras e intermedias del gradiente de profundidad, mientras que las flotantes libres no tienen mayores restricciones, siendo capaces de ocupar cualquier espacio abierto en la orilla y el espejo de agua con la condición de disponer de agua en forma permanente. Las sumergidas son menos frecuentes, escasas y sólo están presentes durante un cierto período del año en lagunas de desborde del Caño Guarítico, en lagunas recién colmadas de agua de lluvia (quietas y transparentes) y en orillas de esteros cuando se inicia la época seca y los aguaceros aún no enturbian el agua. Estas formas de crecimiento están muy limitadas en los Llanos de Apure, debido principalmente a la escasa transparencia de sus aguas durante la mayor parte del año. Son las orillas que se desplazan a lo largo del ciclo anual, las zonas con mayor variedad de bioformas. En estas zonas de transición, cuyo régimen de humedad varía de la desecación a la inundación, todos los hábitos de crecimiento pueden estar presentes. Por esta condición, esta zona de las lagunas puede considerarse una zona de estrés prolongado, en donde las plantas que la habitan deben "reaccionar" (Tsimilli-Michael *et al.*, 1996) a situaciones muy contrastadas de sequía e inundación, o bien deben tener ciclos de vida cortos que le permitan colonizar rápidamente dichos ambientes. La mayor riqueza de especies en esta faja se explica por la coexistencia de plantas de las distintas bioformas consideradas, excepto de las sumergidas, que raramente son encontradas allí.

Se propone la representación cualitativa de la presencia espacio-temporal de las especies en dos ejes de coordenadas independientes, en el que se visualiza el gradiente de profundidad (en el eje horizontal) y la estacionalidad (en el vertical) (Fig. 3). De esta manera, cualquier recta en el sentido horizontal muestra la profundidad en la que puede habitar la especie y en el sentido vertical, la época del año en la que se desarrolla, sin que la intersección de ambos ejes de coordenadas

en el espacio, implique una condición de asociación entre ambas. Representando de este modo la distribución de las especies más comunes en los ambientes estudiados, se observan diferencias interesantes. Por ejemplo, *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees es una hierba perenne que se desarrolla preferentemente en la estación de lluvias, pero que puede permanecer durante la sequía en ambientes de profundidad menos variable, tales como préstamos o esteros (Fig. 3 a, b), en cuyos casos es la especie dominante. *Salvinia auriculata* Aubl., por ser una especie flotante libre, se la encuentra tanto en las áreas más profundas de los transectos (150 cm) como en las más someras y dado que el agua condiciona su presencia, puede ausentarse de algunos ambientes en sequía o permanecer durante todo el ciclo en otros que mantengan suficiente profundidad (Fig. 3 a, c, d, e).

En un mismo ambiente también pueden existir claras diferencias fisionómicas, tanto en la composición florística como en la estructura de sus comunidades. A primera vista un sector del estero aparece como un pastizal de formas cilíndricas (*Eleocharis interstincta* (Vahl.) R. & S.) y otro de hojas redondeadas (*Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth). Efectivamente, es posible identificar en el primer caso, una comunidad más homogénea en donde las especies parecen distribuidas uniformemente en el espacio, dominada por el junco *E. interstincta* (de culmos alargados y cilíndricos), la paja de agua *H. amplexicaulis* y la flotante libre *S. auriculata*, con *Hydrocleys parviflora* Seub. y *Ludwigia sedoides* (H. & B.) Hara como acompañantes, mientras en otro sector a pocos kilómetros de distancia, la otra comunidad está dominada todo el año por la bora *Eichhornia azurea* (de hojas anchas y redondeadas), la gramínea *Luziola subintegra* Swallen, la flotante arraigada *Nymphoides indica* (L.) Kuntze y la flotante libre *S. auriculata*.

A pesar de que las características del ambiente no son evidentemente distintas (Tabla 1), sí puede serlo la combinación de factores que determinan tal variación en la composición y estructura: la calidad del banco de semillas (Gordon, 2000), el nivel del agua y las características fisicoquímicas al momento de la germinación o el efecto de los diques, entre otros.

Zonación

De acuerdo a la forma de vida, las plantas acuáticas se disponen a lo largo del gradiente de profundidad, diferenciándose zonas con predominio de vegetación arraigada emergente, arraigada flotante, sumergida o flotante libre. La colonización de especies con determinados hábitos de crecimiento, está determinada fundamentalmente por el nivel hidrométrico, pero además está condicionada por factores abióticos tales como la morfología de la cubeta y la pendiente o topografía de las orillas, el tipo de sustrato y la quietud y transparencia del agua, entre otros aspectos. Prolongados períodos de aguas altas "eliminan" a las especies emergentes, mientras que la sequía "suprime" aquellas que no toleran la falta de agua, las cuales son reemplazadas por especies emergentes del banco de semillas (Neiff,

1975, 1978; Moore y Keedy, 1988). En términos generales, van der Valk (1981) estableció que las especies de los humedales pueden dividirse en dos grupos, con base en los requerimientos para su establecimiento: 1) las que se establecen en ausencia de agua superficial ("drawndown species") y 2) las que se establecen con agua superficial ("standing species"). La disposición de las plantas en el gradiente de estos ambientes acuáticos es variable en el tiempo y en el espacio. La relación entre las diferentes formas de vida y el ambiente es evidente y determinadas especies son encontradas con mayor probabilidad en un rango más amplio o más estrecho de condiciones ambientales.

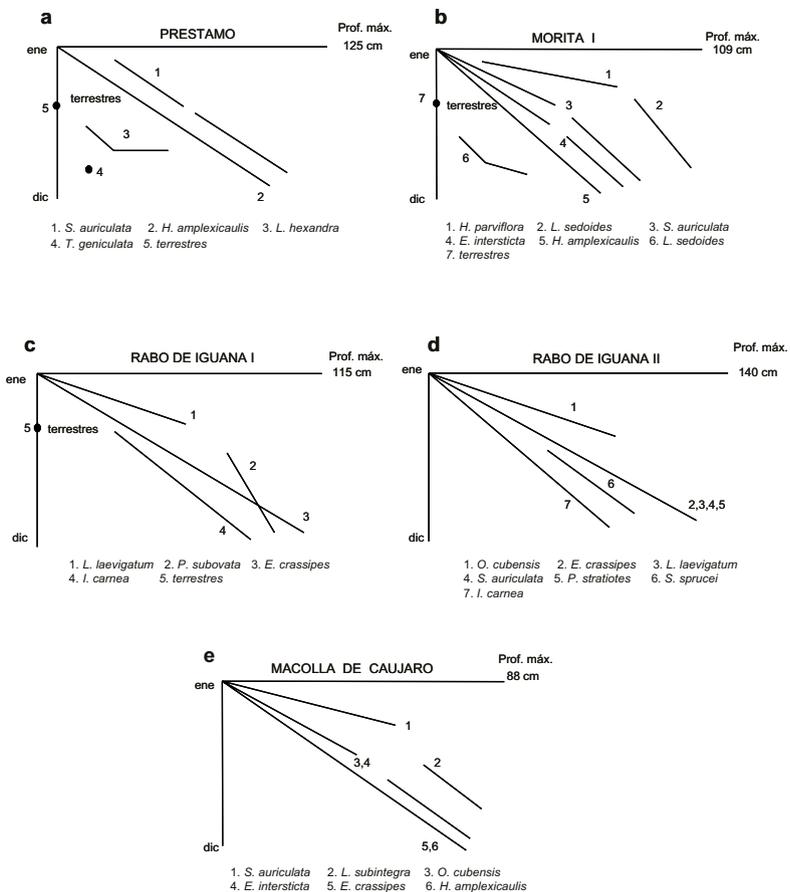


Figura 3

Representación de la presencia espacio-temporal de algunas especies en los ambientes del Hato El Frío, Venezuela. a: préstamo, b: estero Morita I, c: estero Rabo de Iguana I, d: estero Rabo de Iguana II, e: laguna Macolla de Caujaro.

Tabla 1

Características de dos sectores del mismo estero (La Morita) en el Hato El Frío.

Parámetros	Sector I	Sector II
Transparencia	total	variable
Color del agua	té	té
Temperatura (°C)	27,9 - 32,8	26 - 33
Oxígeno (mg/l)	0,2 -11,1	1 - 9,4
pH	6,2 - 7,6	6,8 - 7,8
Sólidos disueltos (ppm)	10 - 130	10 70
Profundidad (cm)	0 - 23 - 109	0 - 36 -180
Riqueza de especies	8 a 16	6 a 12
Cobertura vegetal	permanente	permanente

No hay una relación biunívoca entre profundidad del agua y la presencia de determinadas especies, debido a que las plantas acuáticas son plásticas (euritípicas) de nichos amplios, por lo que las combinaciones entre tipos de planta y ambiente externo son múltiples.

A los cambios en el medio, le siguen cambios en la vegetación. Sin embargo y aunque no suele suceder (Neiff, com. pers.), también hemos observado que ciertas comunidades sobreviven tanto tiempo como permanezca estable el ambiente (p. ej. los borales con *E. crassipes*, *E. azurea*, *P. subovata* o los juncuales de estero y bajo dominados por *E. interstincta*).

En este humedal llanero, la zonación de un estero en aguas altas difiere de la de un caño en la misma época. Pero una laguna puede tener más similitudes con un estero en sequía que con otra laguna en la misma época. La temporalidad de los ambientes es un factor de gran influencia en la zonación de la vegetación. Básicamente porque en unos el agua está presente todo el año y en otros no. La topografía condiciona la disponibilidad de agua durante un determinado tiempo, de modo que los sectores más planos tienen generalmente un período más prolongado de sequía anual.

En las lagunas, la zona más profunda se observa usualmente como un espejo de agua libre de plantas. Las formas arraigadas dominan en la sequía y sólo algunos individuos de forma flotante quedan adheridos al limo o en los charcos de la orilla. Al iniciarse las lluvias, dicha zona de transición se enriquece con formas flotantes libres que ocupan los espacios descubiertos entre otras plantas de todo el gradiente (p. ej. *S. auriculata*, *Pistia stratiotes*), aunque sigue dominada por las formas arraigadas emergentes (p. ej. *Cyperonia palustris* (L.) A. St. Hill, *L. subintegra*, *Spermacoce scabiosoides* Cham & Schl.). En aguas altas, la zona de la antigua orilla sigue ocupada exclusivamente por arraigadas emergentes y flotantes, mientras que la zona más profunda del gradiente, antes desprovista de vegetación, se cubre de formas flotantes libres. Al finalizar la estación de lluvias, las aguas inician su descenso y las plantas arraigadas emergentes se retraen hacia la orilla

de aguas someras, mientras el resto del gradiente es ocupado por plantas flotantes libres (Fig. 4)

Los esteros de este humedal son ambientes permanentes de gran dimensión, en los cuales la cobertura vegetal es casi total. De ellos pueden señalarse dos diferencias con las lagunas: 1) la mayor riqueza de especies se agrupa en la zona de transición de la orilla -que suele ser menos extensa que en las lagunas- en donde se mezclan diferentes formas de crecimiento y 2) la vegetación flotante libre puede retraerse hacia la orilla y ciertos sectores pueden quedar libres de plantas - principalmente por acción del viento- cuando se trata de grandes profundidades. En estos ambientes hay una mayor proporción de formas arraigadas flotantes (*L. sedoides*, *N. indica*, *H. parviflora*, *Marsilea polycarpa* Hook & Grew) (Fig. 5). En términos generales el aumento en el nivel del agua favorece la presencia de plantas flotantes libres, mientras que las arraigadas emergentes permanecen en algunos casos y desaparecen en otros. Así, durante el periodo de máxima inundación, el área ocupada por las formas arraigadas se acorta, mientras que aumenta la cobertura de flotantes libres.

A causa del represamiento y la colmatación, los caños de esta región del llano no pueden ser vistos como ambientes homogéneos a lo largo de su recorrido. En verdad ningún ambiente lo es, sin embargo, en los ambientes lóticos se espera una fluidez del agua capaz de mantener la dinámica horizontal característica de estos sistemas. En los caños del Hato El Frío fueron clasificados algunos sectores dentro de la categoría de temporales, dado que en el periodo de estiaje llegan a secarse por completo. Por tanto, la vegetación asociada a estos sectores está bajo la influencia de peculiares condiciones lénticas más que lóticas y muchos ejemplos de zonación distinta pueden ser observados a lo largo del cauce.

En los tramos represados de estos caños que se secan temporalmente, se observó la mezcla de formas flotantes libres con formas arraigadas durante la inundación. Al inicio del estiaje, las plantas arraigadas se restringen a la orilla y aguas someras, mientras que al igual que en el resto de los ambientes, las flotantes libres (*S. auriculata*, *S. sprucei* y *P. stratiotes*) se mezclan con las anteriores en todo el gradiente, formando además una franja externa y exclusiva de estas plantas que limita con el espejo de agua (Fig. 6). En aquellos sectores en donde las consecuencias son más agudas (menor velocidad de la corriente, menor influencia del viento, mayor colmatación y mayor cobertura vegetal permanente), las formas de vida arraigadas emergentes, entremezcladas con algunas flotantes libres, ocupan el cauce principal durante todo el año. Más tarde, durante la sequía y a medida que retrocede el agua, las arraigadas flotantes y especialmente las flotantes libres sobrenadan en las orillas sucesivas -litoral movable-, quedando finalmente adheridas al limo -en ecofase terrestre- para la reproducción sexual (p. ej. *M. deflexa* y *M. polycarpa*, *P. stratiotes*) o asexual (p. ej. *S. auriculata*). Pueden distinguirse tres pasos en el proceso de colonización de estas comunidades: 1) establecimiento de condiciones ambientales que permitan la ocupación poblacional (ecesis) de

una zona determinada del gradiente, 2) colonización de los espacios por las nuevas especies, mediante la ocupación progresiva de zonas por las respectivas bioformas y 3) consolidación del proceso y establecimiento de zonas.

En todos los ambientes, la profundidad determina en gran medida el establecimiento y mantenimiento de zonas de crecimiento de las especies. La sequía o inundación prolongadas afectan la probabilidad de supervivencia de las especies menos tolerantes (Gordon, 2000). Pocas macrofitas toleran mayores variaciones del nivel del agua, a excepción de las boras *E. crassipes*, *E. azurea* o *Pontederia subovata* (Castroviejo y López, 1985), especialmente de las dos últimas. La colonización eficiente y consiguiente permanencia de determinada especie en la comunidad depende entre otros aspectos, de su hábito perenne y su capacidad de propagarse vegetativamente (Gordon, 2000).

ESTRATIFICACIÓN

El término se refiere a la posición vertical (en el espacio tridimensional) que ocupan las diferentes formas de crecimiento en un determinado hábitat. Las poblaciones resultan en general, más simples, usualmente de uno o dos estratos, mientras que la mayor estratificación se observa en comunidades en las que cohabitan especies de las cuatro formas de vida mencionadas. Muy raramente estuvieron representadas todas las bioformas, ya que no es usual que las formas sumergidas ocupen los estratos inferiores de zonas habitadas por plantas emergentes. Debido a la escasa transparencia del agua en los llanos, las plantas sumergidas ocupan pequeños claros de lagunas poco profundas y desprovistas de vegetación emergente, probablemente limitadas por cualquier factor que reduzca la cantidad de luz incidente.

Generalmente los ambientes se encuentran más estratificados durante las lluvias. Podría precisarse incluso, que en la mayoría de los casos se logra una organización más compleja al final de las lluvias. Una mayor cantidad de especies y formas de vida cohabitan al aumentar el nivel de las aguas, después de la sequía. En esa etapa fue posible diferenciar tres estratos: uno inferior, a ras del agua, formado por flotantes libres; uno intermedio ocupado por plantas flotantes o arraigadas emergentes y uno superior caracterizado por formas emergentes, que sobresalen en tamaño.

Este esquema de tres estratos es una muy elemental clasificación de la realidad. Ocurren muchas variaciones en la estratificación de las plantas acuáticas de estos ambientes. Es el caso de algunas plantas que ocupan el estrato inferior durante una parte de su ciclo de vida, pero que en otra etapa de su crecimiento, hasta el tamaño adulto (*Oxycarium cubensis* Poep. & Kunth) o cuando llegan a la floración, (*Hydrocleys parviflora*, *Ludwigia sedoides*) habitan en otro nivel de la organización vertical de esta colectividad. Como en el caso del helecho *Ceratopteris pteridoides* (Hook) Hieron que flota libremente durante la fase juvenil para

arraigarse luego en las orillas durante su estado adulto. En otros casos la presencia de un estrato superior está asociada únicamente a las orillas de lagunas, caños o esteros y normalmente son las formas arraigadas emergentes subfruticasas o arbustivas de gran porte (*Ipomoea carnea* Jacq., *Mimosa pigra* L., *Thalia geniculata* L.). Otras veces la presencia de dicho estrato se debe a un crecimiento extraordinario en tamaño de alguna especie, como por ejemplo *Hymenachne amplexicaulis*, que puede estar postrada o erguirse hasta dos metros sobre el agua durante el periodo de lluvias, como ocurre también con otras plantas en grandes planicies inundables de Suramérica (Junk, 1970; Neiff, 1978). En esos casos presentan ecofenos propios para la fase de sequía y para la de inundación, con una estratificación vertical muy diferente.

Puede pensarse que al igual que en los lagos de aguas transparentes, el aspecto más relevante de la estratificación de una comunidad es su relación con la captación de luz. Las plantas de un cierto estrato reciben una determinada cantidad de energía, que podría expresarse como: la diferencia entre la total incidente menos la captada por los estratos superiores. Cuantos más estratos existan, menos luz recibirán los niveles inferiores. Sin embargo, en la planicie de los Llanos de Apure, intervienen otros aspectos que resultan de igual o mayor importancia: el ingreso de aguas turbias cargadas de sedimentos, que traen los ríos de la vertiente de Los Andes durante las inundaciones, puede bloquear temporal o permanentemente la entrada de luz al sistema; también puede existir un "bloqueo biológico" de la energía. La morfología foliar de las plantas implicadas es determinante, pues aquellas de tallos largos y de hojas delgadas y lineares - como algunas gramíneas (*Paspalum repens* Berg., p. ej.)- no pueden obstruir la entrada de luz de igual forma que las densas poblaciones de boras (*Eichhornia* spp), cuyas hojas de formas ovadas, sagitadas o reniformes, se orientan además en distintas direcciones, abarcando un área mayor. Estas plantas ejercen también un efectivo bloqueo de la luz a nivel del denso y continuo estrato radicular que ocupa el primer metro de profundidad. Por otra parte, una densa cobertura de macrófitas flotantes condiciona fondos con poco oxígeno y reductores, creando además interrelación por competencia de luz (Duarte *et al.*, 1990), lo cual puede explicar en parte, la dominancia absoluta de las praderas de boras en las áreas más profundas de los esteros y de las grandes lagunas de los Llanos.

Con base en estas consideraciones se propone una clasificación cualitativa, para describir la distribución vertical de las plantas acuáticas observadas en este humedal. Las dimensiones del estrato son variables y están en función de las diferencias de tamaño de los individuos de la misma especie.

- 1- **Estrato superficial plano:** ocupado por plantas semi-sumergidas, flotantes libres y flotantes arraigadas, cuyas hojas sobrenadan a ras de la lámina de agua. Por ej. *Utricularia* spp, *Salvinia* spp, *Landoltia punctata* (G. Mey) Les & Crawford, *Marsilea* spp o *Cabomba aquatica* y *Ludwigia sedoides*, *Nymphoides indica*, *Hydrocleys parvifolia* (en estado vegetativo).

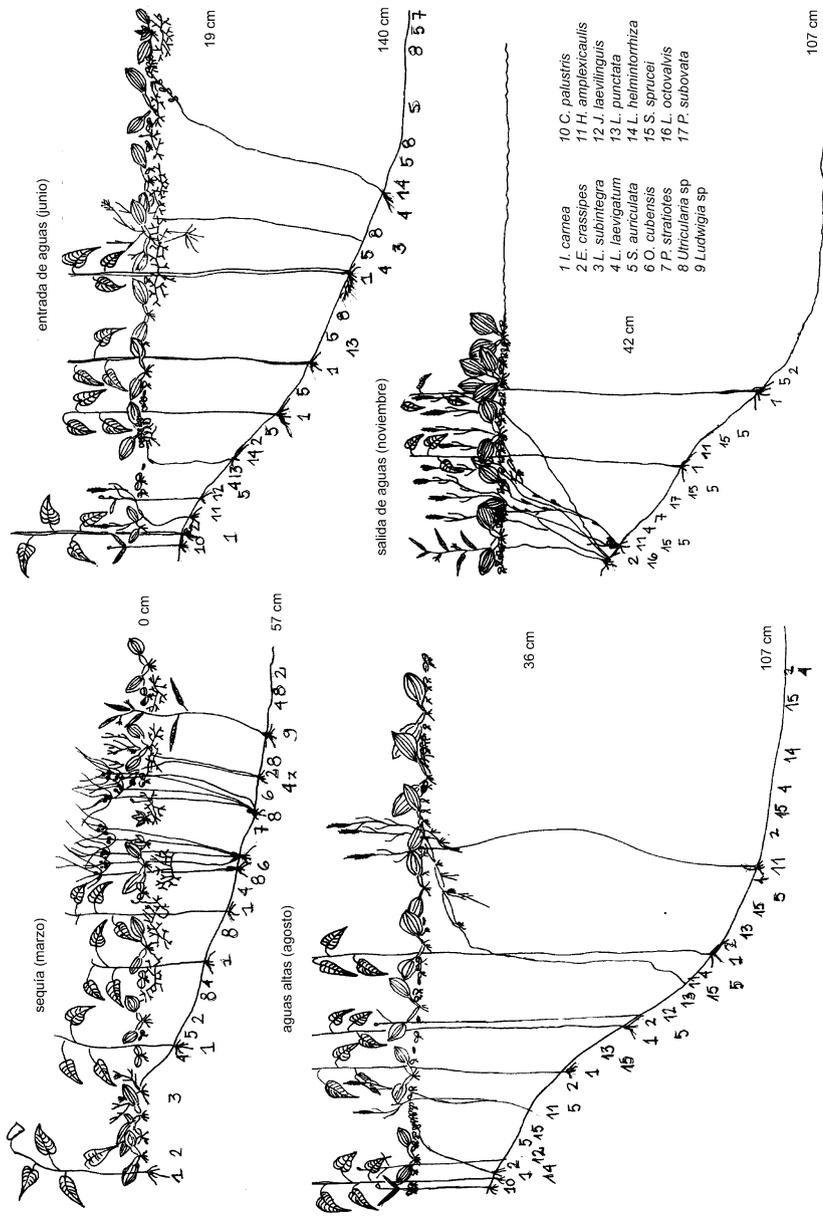


Figura 5 Perfil ecológico y caracterización florística de un estero (Rabo de Iguana I) en los periodos críticos del ciclo hidrológico.

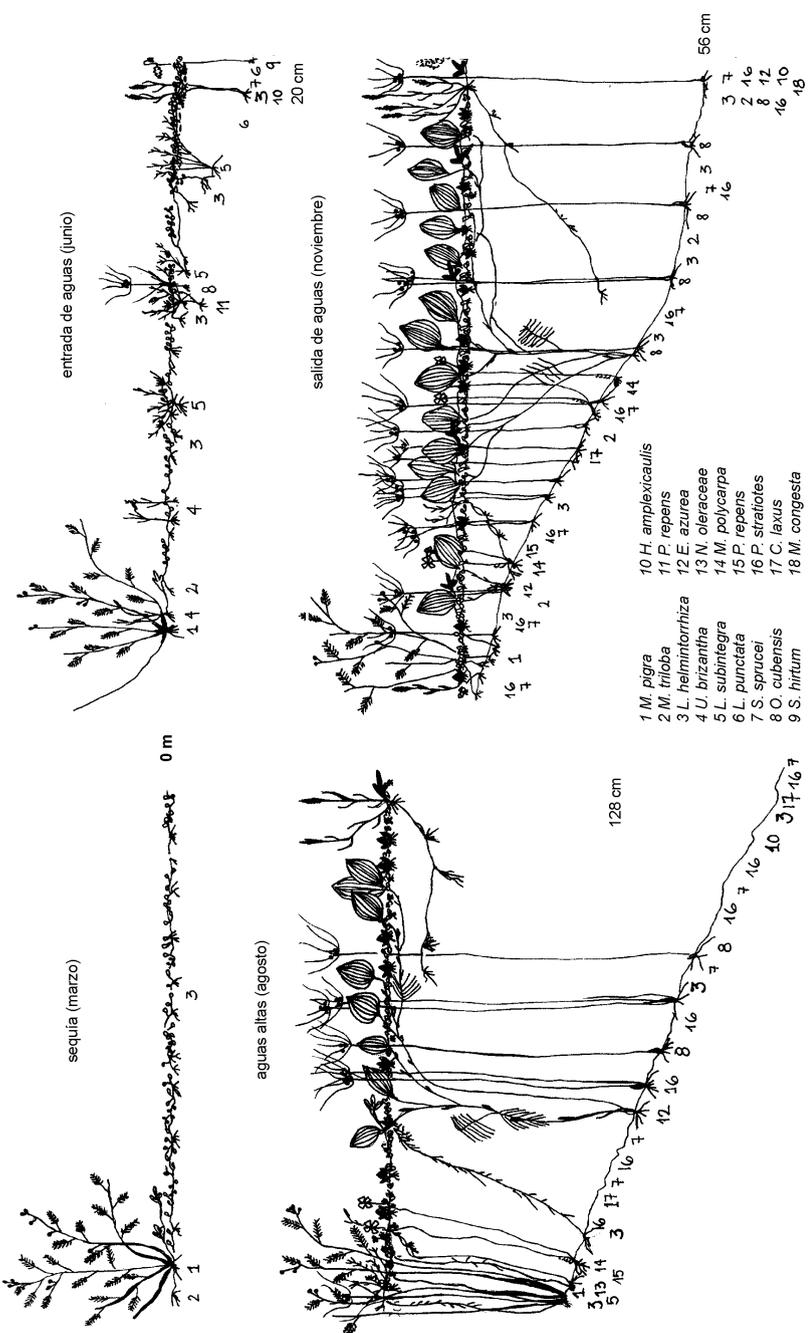


Figura 6 Perfil ecológico y caracterización florística de un caño (Macanilla) en los períodos críticos del ciclo hidrológico.

- 2- **Estrato superficial alzado:** ocupado por plantas flotantes libres o arraigadas con un cierto volumen que sobresale del agua. Por ej. *P. stratiotes*, *Ludwigia helminorrhiza*, *Neptunia oleraceae*, juveniles en ecofase acuática de *C. pteridoides*, forma aerenquimatosa de *Limnobium laevigatum*, juveniles de *O. cubensis*, *L. sedoides*, *N. indica* y *H. parvifolia* en floración.
- 3- **Estrato bajo:** ocupado por plantas flotantes o emergentes de bajo porte o que apenas sobresalen del agua en sus porciones foliares (*Eichhornia* spp, *Melothria triloba*, *Paspalum repens*, *Caperonia palustris*, *Justicia laevilinguis*, *Hydrolea spinosa* -ecofase acuática-).
- 4- **Estrato medio:** ocupado por plantas emergentes arraigadas de mediano porte (*Oxycarium cubensis*, *Luziola subintegra*, *Polygomun punctatum*, *Cyperus laxus*, *E. interstincta*) o de mayor porte en estadios juveniles (*I. carnea*).
- 5- **Estrato alto:** ocupado por plantas arraigadas emergentes de mayor porte (*H. amplexicaulis*, *Sesbania exasperata*, *I. carnea*, *Pacourrina edulis*, *Oryza rufipogon*, *I. carnea*).
- 6- **Estrato superior:** exclusivamente en las zonas marginales del cuerpo de agua. Conformado por especies de gran porte (*Thalia geniculata*, *I. carnea*, *Mimosa pigra*).

Nuevamente la geomorfología del terreno y la fluctuación del nivel del agua condicionan la presencia de colectividades más estratificadas de ciertas lagunas o menos estratificadas como las praderas de boras en los esteros.

CONCLUSIONES

El nivel del agua es el macro-factor físico que condiciona la estructura de la comunidad en este humedal. Por ello, la disposición horizontal y vertical –zonación y estratificación– de las plantas en el gradiente de profundidad varía en los distintos ambientes acuáticos del llano y a lo largo del hidropériodo. Las poblaciones reaccionan a los cambios hidrológicos y en consecuencia se observan cambios en el aspecto de las comunidades. Las zonas más dinámicas son siempre las orillas, sometidas a una mayor perturbación -en cierto grado predecible-, durante el hidropériodo. En estas zonas y en general en todos los ambientes, las formas de vida arraigadas emergentes dominan el humedal durante todo el año. Las formas sumergidas son poco frecuentes debido a la escasa transparencia de las aguas de la región, a la poca profundidad de los cuerpos de agua y a la fluctuación del nivel del agua. Las formas flotantes libres habitan en todos los ambientes y épocas del año, en tanto haya agua permanente y profundidad suficiente (más de 20-50 cm). El mayor número de estratos se registró durante el período de lluvias. En esta época todas las formas de crecimiento se hallan presentes y las poblaciones pueden encontrarse en distintas fases de desarrollo.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio forma parte del Proyecto "Plantas Acuáticas del Hato El Frío, Llanos inundables del Estado Apure (Venezuela)", el cual ha sido parcialmente financiado por Asociación Amigos de Doñana, España y ha contado con el apoyo de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales. A la familia Maldonado e INVEGA C.A., Carlos Lasso y Javier Castroviejo, Alexis Aguirre y guías de la Estación Biológica El Frío, J. Meri, K. Nakamura y J. C. Señaris. A. J. J. Neiff y F. Mereles por la exhaustiva lectura del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Brinson, M. M. 1993. A hydrogeomorphic classification for wetlands. *U.S. Army Corps of Eng. Wetlands Res. Progr. Tech. Rep., WRP-DE- 4: 1-79.*
- Castroviejo, S. y G. López. 1985. Estudio y descripción de las comunidades vegetales del "Hato El Frío" en los Llanos de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 65(124): 79-152.*
- Colonnello, G. 1995. La vegetación acuática del Delta del río Orinoco (Venezuela). Composición florística y aspectos ecológicos (I). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 55(144):3-34.*
- Duarte, C., C. Montes, S. Agustí, P. Martino, M. Bernués y J. Kalf. 1990. Biomasa de macrófitos acuáticos en la marisma del Parque Nacional de Doñana (SW España): importancia y factores ambientales que controlan su distribución. *Limnética, 6: 1-12.*
- Gordon, E. 2000. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Rev. Bio. Trop., 48(1): 23-42.*
- Junk, W. J. 1984. Aquatic plants of the Amazon system. En: *The Amazon, Limnology and Landscape Ecology of a Mighty tropical River and its basin.* H. Sioli (Ed.) Dr. W. Junk Publishers, 319-337 pp.
- Junk, W. J. 1986. Aquatic plants of the Amazon system. En: *The Ecology of River Systems.*, B.R. Davies & K.F. Walker (Eds.), Dr. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 319-338 pp
- Junk, W. J. 1970. Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana, 2: 449-495.*
- Lasso, C., A. Rial y O. Lasso-Alcalá. 1998. Composición y variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los Llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venez., 19(2):1-28.*
- Matteucci, S. y A. Colma 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación.* Secretaría general de la OEA. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico Washington D. C. 168 p.

- Moore, D. R. J. y P. A. Keddy. 1988. Effects of a water-depth gradient on the germination of lakeshore plants. *Can. J. Bot.*, 66: 548-552.
- Neiff, J. J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15 (6): 424-441.
- Neiff, J. J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 167-180.
- Neiff, J. J. 1978. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis*, 85(38): 41-53.
- Neiff, J. J. 1997. Aspectos conceptuales para la evaluación ambiental de tierras húmedas continentales de América del Sur. *Anais do VIII Seminario Regional de Ecología, Vol. VIII, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, UFSCar, São Carlos, Brasil: 1-18 pp*
- Sculthorpe, C. F. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Arnolf, London, 610 p.
- Tsimilli-Michael, M., G. H. Krüger y R. J. Strasser. 1996. About the perpetual state changes in plants approaching harmony with their environment. *Archs. Sci. Genève*, 49(2): 173-203.
- van der Valk, A. G. 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, 62 (3): 688-696.
- Zutshi, D. P. y B. Gopal. 1990. Structure and dynamics of plant communities. En: *Ecology and Management of Aquatic Vegetation in the Indian Subcontinent*. B. Gopal (Ed.), Kluwer Academic Publishers. 127-146 pp.

Recibido: 20.06.2001
Aceptado: 25.07.2001

