

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/281971824>

El concepto de planta acuática en un humedal de los Llanos de Venezuela

Article · January 2003

CITATIONS

17

READS

1,163

1 author:



Anabel Rial

56 PUBLICATIONS 435 CITATIONS

SEE PROFILE

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



humedales del Orinoco [View project](#)



Oil produced water REUSE - IECM Dominic Kulik [View project](#)

Ensayo

El concepto de planta acuática en un humedal de los Llanos de Venezuela

Anabel Rial B.

Resumen. El término planta acuática ha sido utilizado de diversos modos. Su significado ha dejado de ser estricto para muchos autores, principalmente como resultado del mayor conocimiento de los ambientes acuáticos. Se emplea generalmente en un sentido amplio, adecuado a la plasticidad genética y fenotípica de los vegetales a los cuales describe. El humedal llanero, con una gran variedad de ambientes que se suceden en tiempos y espacios distintos, muestra una amplia gama de bioformas acuáticas y constituye el escenario para la discusión del término planta acuática. Estas poblaciones pueden completar su ciclo vital, en ambientes con inundaciones y sequías alternantes dada su plasticidad ecológica. La discusión, más que una consideración semántica, trata de establecer un acuerdo conceptual útil en las discusiones respecto de la biodiversidad y el manejo de la vegetación acuática en planicies de la cuenca del Orinoco y otros ríos.

Palabras clave. Planta acuática. Humedales. Ecofases. Llanos inundables. Orinoco. Venezuela.

The aquatic plant concept in a floodplain of the Venezuelan Llanos

Abstract. The term "aquatic plant" has been used in diverse manners. As a result of an increasing knowledge concerning aquatic environments, many authors have applied this term rather loosely. It is generally used in broad sense to account for the genetic and phenotypic plasticity of the vegetation being described. The varied environments of the Llanos wetlands demonstrate distinct time and space regimens produce a wide gamma of aquatic bioforms and constitute the setting for a discussion of the term "aquatic plant". These populations can complete their life cycles in environments experiencing alternating flooding and dry periods due to their ecological plasticity. The discussion, more than a mere semantic exercise, tries to establish a useful conceptual agreement with respect to discussions of biodiversity and the management of aquatic vegetation on the plains of the Orinoco and other rivers.

Key words. Aquatic plant. Wetlands. Ecophases. Floodplains. Orinoco. Venezuela.

¿A qué se llama planta acuática?

Theophrastus (371-287 a.C.) fue uno de los primeros estudiosos de las plantas acuáticas: "Hay un grupo de plantas que solo puede vivir en sitios húmedos y a su vez, pueden distinguirse entre ellas por el grado de humedad que requieren. Algunas crecen en pantanos, otras en lagos, otras en ríos y otras aún en el mar. Algunas tienen su cuerpo totalmente sumergido en el agua, mientras que otras solo tienen una parte del tallo y las raíces en el agua, pero el resto de su cuerpo sobre el agua" (Sculthorpe 1967).

El grupo abarca todas aquellas plantas herbáceas o no, que viven al menos periódicamente en un sustrato sometido a condiciones anaerobias o con menor contenido de oxígeno que el aire.

El término hidrófito no es nuevo. El prefijo *hidro* sugiere el agua como hábitat dominante. Originalmente se refería a plantas, en su mayoría herbáceas, que crecían en agua o en suelos muy húmedos. Schouw lo sugirió por primera vez en un informe publicado en 1822. En 1909 Warming lo empleó para describir hábitat halófito o xerófito. Así pues, la definición de hidrófito como planta que crece sólo en agua ha sido usada en varias clasificaciones de hábitat de vegetación y de formas de vida por diversos autores (Warming 1909, Arber 1920, Braun-Blanquet 1932, Raunkiaer 1934, Weaver y Clements 1929, entre otros). La visión de estos investigadores enfatizaba que los órganos perennes se encontraban sumergidos en las épocas de invierno o excesivo calor a fin de preservarse de los efectos desfavorables de esas temperaturas, concepto ya presente en Theophrastus (Sculthorpe 1967).

Warming (1909) identificó dos clases ecológicas asociadas a suelos “muy húmedos”: hidrófitos (plantas con órganos que crecen sumergidos en el agua) y helófitos (plantas de pantanos cuyas hojas crecen a ras del agua o en suelos húmedos) y estableció que no existe un límite preciso entre las plantas que crecen en suelos anegados y aquellas terrestres. Reconoció que la frontera entre las plantas acuáticas y anfibias en los humedales, es una transición gradual entre las condiciones acuática y terrestre, a tal punto que en áreas boscosas puede resultar imposible distinguir entre el pantano de bosque y uno de tierras secas. Esta opinión ha sido compartida años más tarde y en los mismos términos, por varios autores (Beal 1977, Best 1988, Lavania *et al.* 1990, Tiner 1993, entre otros) y representa lo observado en los Llanos inundables de Apure, en Venezuela.

Clements (1920) reconoció los helófitos, a los que definió como plantas anfibias enraizadas en tierra o en lodo, pero considerándolas como un subgrupo de las hidrófitas. Más tarde, Weaver y Clements (1929) establecieron que “las hidrófitas típicas crecen en agua, en suelo cubierto de agua o en suelo usualmente saturado de agua”, dividiéndolas, en tres grupos: sumergidas, flotantes y anfibias. Raunkiaer (1934) basó su clasificación de bioformas vegetales sobre las adaptaciones morfológicas a las estaciones adversas, considerando a los hidrófitos como plantas con órganos vegetativos flotantes o sumergidos pero no emergentes, y que se mantienen en forma de yemas o brotes sumergidos durante la estación desfavorable, bien adheridos a un rizoma o libres en el espejo de agua. Esta definición excluiría a especies tales como *Salvinia* o *Azolla*. Dos décadas después Braun-Blanquet (1951) clasificó a estas especies dentro de su sistema de formas de vida como Hydroterófitas, la cual comprendería formas exclusivamente herbáceas.

Iversen (1936) propuso el término limnófito y basó su clasificación sobre adaptaciones morfológicas al agua, considerando a las plantas acuáticas bajo la misma acepción que Raunkiaer, añadiendo que la mayor parte de ellas son capaces de desarrollarse vegetativa y generativamente “reducidas” a formas terrestres.

Muenschler (1944) consideró hidrófitos a todas aquellas especies que crecen normalmente en el agua o pasan la mayor parte de su ciclo de vida sumergidas o parcialmente sumergidas. Daubenmire (1947) las dividió en cinco grupos morfoecológicos: flotantes, suspendidas, sumergidas arraigadas, flotantes arraigadas y emergentes arraigadas, incluyendo en este último grupo a los manglares de los géneros *Rhizophora* y *Avicennia*.

Casi dos décadas después, Hartog (1964) afirmó: “la mejor clasificación de plantas acuáticas es aquella que mejor refleje la realidad”. El mismo año, Hartog y Segal (1964) propusieron: “plantas acuáticas son aquellas capaces de completar su ciclo generativo cuando todas sus partes vegetativas están bajo el agua o flotando (hojas flotantes), o aquellas que normalmente están sumergidas e inducen su reproducción sexual cuando sus partes vegetativas mueren a causa de la emersión”. Excluyeron de la definición los tres grupos siguientes:

- pseudohidrófitos: plantas sumergidas que se mantienen a través de reproducción vegetativa pero que son incapaces de completar su ciclo en esas condiciones. Muestran una marcada diferenciación en aguas someras o cuando emergen sus partes vegetativas, produciéndose entonces la reproducción sexual (p. ej. *Sagittaria sagittifolia*).
- helófitos: plantas cuyas partes basales se encuentran sumergidas pero cuyas hojas e inflorescencias emergen (p. ej. *Typha*, *Scirpus*).
- pleustófitos: plantas flotantes libres con sistema radicular sumergido (p. ej. *Eichhornia crassipes*).

Hartog y van der Velde (1988) mantuvieron excluidos del concepto anterior a los macrófitos flotantes *E. crassipes* y *Pistia stratiotes* e incluyeron a las plantas flotantes *Limnobium laevigatum* y *Phyllanthus fluitans* como verdaderos macrófitos acuáticos. No obstante, el hecho de que estas plantas produzcan flores y hojas emergentes las descalificaría como plantas acuáticas según su propia definición (Schmidt-Mumm 1998).

Según Fasset (1957) y Cook *et al.* (1974) *macrófito acuático* incluye a todas las plantas (Charophyta, Briophyta, Pteridophyta y Spermatophyta) cuyas partes fotosintéticamente activas son visibles y están permanentemente o por algunos meses sumergidas o en condiciones fluctuantes del nivel de agua.

Vareschi (1966) propone un sistema de clasificación de las formas biológicas, especialmente para las regiones tropicales, en el que separa dos grandes grupos: plantas terrestres y plantas acuáticas, dividiendo éstas últimas en cinco formas: 1) *Hydrophyta radicans*: plantas acuáticas fijas al suelo bajo el agua; 2) *Hydroneurion*: plantas superiores flotantes en la superficie del agua; 3) *Hydroplancton*: plantas suspendidas en el agua; 4) *Phytoneuston*: plantas microscópicas pegadas a la superficie del agua por tensión superficial y 5) *Phytobenthos*: plantas muy adheridas a un soporte subacuático.

Así, numerosas clasificaciones propuestas se basaron en la ubicación de las hojas y órganos radiculares con respecto al espejo de agua, y a su forma libre o arraigada (Hutchinson 1975).

La palabra “macrófita” ha sido empleada para designar a las plantas verdes que pueden observarse sin magnificación. El término se ha usado en la literatura hidrobotánica como sinónimo de “higher aquatic plants”. Raspopov (1978), consideró que el uso de “macrófita” es inexacto, ya que no tiene en cuenta ni la estructura de la planta ni la posición taxonómica. Los términos “higher aquatic plants”, “aquatic vascular plants”, “aquatic angiosperms” y “höhere Wasserpflanzen” usados en la literatura extranjera, incluyen a grandes plantas con esporas o con fructificación y floración en un ambiente acuático (Lallana com. pers.)

Best (1988) designa como planta acuática a todas aquellas plantas herbáceas y macroscópicas que forman parte de la vegetación de las zonas litorales o pantanosas. Gopal y Sharma (1990) y Lavania *et al.* (1990) también señalan la confusión en cuanto a la delimitación de la zona litoral, por tanto emplean el término planta acuática en sentido general, incluyendo a todas aquellas plantas que crecen en ambientes periódica o permanentemente sumergidos y cuyo crecimiento es favorecido por el encharcamiento o la inmersión.

En los humedales, Tinner (1993) señala que no es conveniente restringir el concepto de hidrófito a plantas que viven en agua, puesto que la mayoría de los cuerpos de agua de estas áreas, tales como charcos o lagunas, no están permanentemente inundados. Así pues, considera el concepto en su forma más amplia, es decir: plantas que crecen en agua o en suelos húmedos con el fin de emplearlo como indicadores en la identificación de los humedales. Según él, el concepto más amplio de hidrófito, procedía de los Manuales Federales de los Estados Unidos, refiriéndose a la delimitación de humedales con fines reguladores o de inventario, y es esencialmente el de Daubenmire (1947).

En la monografía sobre las plantas acuáticas de Venezuela, Velásquez (1994) asume como planta acuática aquella que permanece y tolera largos períodos de inmersión (al menos el sistema radical), e incluye formas taloides, herbáceas o leñosas, arraigadas, flotantes o sumergidas, creciendo en agua, en suelos saturados o cubiertos de agua y agrupándolas en dos categorías: hidrófitos (dominancia de formas herbáceas) y helófitos. Esta última considera formas terrestres, arbustos, sufrutices y hierbas, de acuerdo a su grado de tolerancia a las condiciones anaerobias de la inundación.

Lallana (1997) propone seguir el criterio de Sculthorpe (1967) mediante la siguiente clasificación:

1. Hidrófitos adheridos al sustrato
 - sumergidos
 - con hojas flotantes
 - emergentes
 - flotantes enraizadas
 - gramíneas acuáticas
 - otras plantas

2. Hidrófitos flotantes libres

Junk (1997) concluyó que la diferencia entre organismos acuáticos y terrestres no es sólo un problema semántico sino funcional, debido a la dinámica de cambios que se producen en estos ecosistemas, ya que muchas plantas herbáceas de estos ambientes, ocupan posiciones intermedias entre las acuáticas y terrestres. A estas plantas usualmente se les ha denominado helófitos y se les ha considerado una categoría dentro de las plantas acuáticas, lo cual podría entenderse como una indirecta ampliación del término, aún cuando se insista en clasificaciones que los diferencian de los hidrófitos. En el caso de las plantas acuáticas de los Llanos de Apure, se pone de manifiesto la dificultad que representa definir a un conjunto de plantas que habitan en extensas zonas de contacto entre la tierra y el agua.

Las plantas acuáticas en el humedal llanero

En el área de los Llanos de Apure, situada entre las coordenadas 7°35'-7°55' N - 68°50'-69°00' O, se definió como *plantas acuáticas* a un conjunto de organismos vegetales que crecen en suelos sometidos a distintos niveles de anegamiento y grados de humedad, asociados a cualquier cuerpo de agua (bajíos, esteros, lagunas, préstamos y caños) y que se diferencian claramente de las plantas terrestres de los bancos (zonas más elevadas del terreno y de suelo arenoso), no inundables (Rial 2000, 2001). Sin embargo, el conjunto de especies consideradas no podría definirse como acuáticas según acepciones como la de Hartog (1964) o la de Raunkiaer (1934).

Establecer un tiempo determinado de inmersión para la definición, puede ser conflictivo. Tal vez no puedan considerarse “acuáticas” por el hecho de que también pasan por fases terrestres. Sin duda existe un conjunto de plantas en los llanos, que son claramente terrestres -las que habitan en los bancos- sin embargo no es tan fácil decidir en cuanto a aquellas poblaciones vegetales que soportan niveles de inundación del suelo variables, según sean las condiciones de años muy húmedos o muy secos.

Es obvio que los límites impuestos a la definición a través de la historia de estudio, han sido el resultado de la observación de determinadas comunidades y ambientes. Aparentemente, cuanto más complejo resulta el sistema, más amplia debería ser la definición propuesta. Los conceptos más rigurosos pierden vigencia por inaplicables. Con el mayor conocimiento de los ecosistemas, se han eludido los límites concisos de la clasificación funcional de los hidrófitos. Por ejemplo, Schmidt-Mumm (1998) señala que en la Sabana de Bogotá y el plano del Río Ubaté, existen muchos ejemplos que no corresponden a típicos macrófitos acuáticos.

Con respecto al estudio de la vegetación de los Llanos de Apure pueden considerarse válidas ciertas definiciones propuestas hace un siglo y someterse a sus restricciones, las cuales son suficientemente estrictas para excluir sin duda, a muchas especies. Esto obligaría a reclasificar las bioformas acuáticas de plantas de este humedal (Rial 2001), dada la dificultad de precisar ciertos aspectos:

- No siempre es posible observar el ciclo reproductivo de las especies en su medio natural. Muchas veces la reproducción sexual no ocurre en un ciclo anual o pasa

inadvertida a la observación más minuciosa en el campo. (p. ej. *Najas* spp) y tampoco es posible determinar cuál es la estación "desfavorable". En algunos casos, tanto las lluvias como la sequía favorecen la reproducción y el crecimiento vegetativo (p. ej. *Sagittaria guyanensis* H.B.K.). En los Llanos del Orinoco no existen las condiciones ambientales limitantes (de temperatura p. ej.) que motiven clasificaciones como la de Raunkiaer.

- Si ocurriese la reproducción sexual en el agua y en la tierra ¿Cómo debería definirse a la especie? (p. ej. *Nymphoides indica* (L.) Kuntze). En los humedales, muchos individuos de especies que habitan permanentemente en el agua, mantienen sus partes vegetativas flotando durante toda su vida y se reproducen asexualmente. La reproducción sexual es menos frecuente y en algunas especies, raramente forman frutos (p. ej. *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.). ¿Debe entenderse que se trata de plantas terrestres adaptadas a vivir en el agua? -al punto de desarrollar estructuras especializadas- o serán plantas acuáticas cuya forma de vida y estrategia reproductiva resulta más exitosa en el agua.

- Además podrían formularse las siguientes preguntas: ¿Cuán largo debe ser el período de permanencia en agua para que una planta pueda ser considerada acuática?. Los individuos de una especie -p. ej. *Xyris caroliniana* Walter- que habitan un lago permanente en Canadá ¿están sometidos al mismo ritmo biológico que aquellos que habitan una laguna en un humedal tropical?. Si así fuera ¿es acaso ese tiempo de permanencia en el agua -dentro de un ciclo de inundación/sequía-, comparable al tiempo de permanencia en un hábitat templado e invariablemente acuático?. ¿Es ese tiempo determinante en igual medida para la distribución y abundancia de todas las plantas?.

Es posible que un gran número de vegetales conserven en su genoma la información que dicta la capacidad de crecer en el agua, el medio original, y que aquellas plantas regularmente sometidas a inundación expresen el fenotipo adecuado en condiciones cambiantes, adecuando la forma de su cormo al medio en que crecen (Junk 1973, Neiff 1978) como lo hacen algunas especies de *Echinochloa*, *Paspalum* y *Ludwigia*.

Por ejemplo, Johnson (1986) concluyó que todos los miembros de la familia Marsileaceae comparten adaptaciones acuáticas que las especies terrestres aún conservan. En ese caso, las adaptaciones que permiten a las plantas sobrevivir en condiciones terrestres durante parte de su ciclo vital, son adquisiciones secundarias más que primitivas, siendo éstas superpuestas a las formas originales de vida de las plantas y al ciclo de vida en el agua.

Sculthorpe (1971) y Vareschi (1992) entre otros, comentan que los precursores de todas las fanerógamas provienen del agua. Posteriormente invadieron el medio terrestre, y luego algunas de estas plantas superiores regresaron al agua, mostrando una exitosa adaptación a ese otro medio y a los límites entre ambos. Lallana (1997) ofrece un cuadro de características que permitiría separar a las plantas acuáticas sumergidas de las terrestres, pero no es tan preciso cuando se trata de diferenciar a las

denominadas anfibias de las flotantes libres, pues aún cuando difieren en una serie de características, funcionalmente ambas son también acuáticas.

Desde el punto de vista filogenético tampoco parecen existir conclusiones definitivas en cuanto al concepto de “planta acuática”. Según Hejny (1960) y Segal (1971) en Velásquez (1994), para identificar y ubicar a este grupo de plantas en un sistema natural y filogenético del reino vegetal, los órganos reproductores son esenciales, especialmente la flor, debido a la escasa influencia que puede ejercer el ambiente en el corto período de vida de estas estructuras. Existe información diversa acerca de estructuras anatómicas de adaptación al medio acuático, p. ej. el aerénquima. ¿Sería posible que tales estructuras fuesen usadas como caracteres filogenéticos?; para determinar con base en ello, la condición de acuática o terrestre de determinada especie.

Según Philbrick (1988) un conjunto de monocotiledoneas y dicotiledoneas son acuáticas, señala sin embargo, que la definición precisa del significado “acuática” puede ser debatida. Indica también que la invasión de los ambientes acuáticos ha sucedido muchas veces en la evolución de las angiospermas y que el estudio de los sistemas reproductivos es fundamental para entender la evolución del taxa. Discute además acerca de uno de los más desconcertantes problemas filogenéticos, taxonómicos y de evolución en la sistemática de las angiospermas. Se trata precisamente de algunas características de las plantas acuáticas, tales como la reducción convergente de los sistemas vasculares y estructuras reproductivas, el polimorfismo vegetativo, la frecuente reproducción vegetativa y los inusuales sistemas de polinización. También es controversial la frase de Sculthorpe (1967) respecto a un aspecto obvio de las angiospermas acuáticas: “Es en la fase reproductiva cuando más claramente las hidrófitas vasculares traicionan a su ancestro terrestre”. *Eichhornia crassipes* (bora o camalote) florece durante dos o tres días, tiene polinización entomófila y la inflorescencia se curva y se sumerge en el agua -entre las raíces del mismo individuo- para completar el proceso de fructificación (Lallana 1987).

¿Denominarlas “plantas acuáticas de los humedales” sería apropiado?. ¿Agregar el término humedal nos permitiría extender los límites de la definición?. Es un hecho la necesidad de adoptar ideas y emplear términos que nos permitan delimitar y comprender lo realmente apreciable, que no es otra cosa que la capacidad de estas plantas de crecer en ambos medios, en un proceso constante de evolución.

Ecofases y factores determinantes

La plasticidad genotípica de las plantas acuáticas en los Llanos inundables de Apure, les permite adaptarse a la dinámica ambiental, persistiendo a pesar de las drásticas fluctuaciones del nivel del agua. A lo largo de la evolución estas plantas han desarrollado variaciones fenotípicas que pueden confundir al observador durante el reconocimiento taxonómico, pareciendo a veces especies distintas, cuando en realidad se trata de ecofenos de una misma especie. Por tal dificultad se han establecido en el curso de los estudios sobre la materia una serie de términos y clasificaciones

(Raunkiaer 1934, Hejny 1957, Vareschi 1966) que amplían el conocimiento de las especies a través de la consideración de los distintos fenotipos.

Diversos ejemplos en este humedal, sustentan lo dicho. *Ludwigia helminorrhiza* (Mart). Hara muestra cambios a lo largo del ciclo anual: si se recolecta la especie en época de sequía, encontraremos una planta sin flores, con hojas pequeñas, tallos rojizos y finas raíces arraigadas al suelo reseco. Los tallos serán muy cortos y se encontrarán distribuidos en roseta a pocos centímetros del suelo. En suelo inundado, la misma planta flota con tallos largos tendidos sobre el agua, de los que se desprenden neumatóforos bien desarrollados, es verde y con flores vistosas.

A simple vista y sin observar el ciclo completo, parecerían dos especies distintas, cuando son ecofenos distintos. Es decir, que las variaciones ecológicas -morfología, fisiología, comportamiento reproductivo-, se adecuan rápidamente a condiciones ecológicas particulares, dado que la misma planta sobrevive al siguiente ciclo desarrollando un ecofeno correspondiente a suelo seco. Esta plasticidad ha sido encontrada en otras plantas (*Ludwigia peploides*, *Panicum elephantipes*, *Echinochloa polystachia*, *Paspalum repens* y otras) de otras planicies inundables de Sudamérica (Neiff 1978).

Los ecofenos son característicos de la vegetación de estos humedales. El conocimiento de los mismos es necesario para el reconocimiento de las especies y ayuda a ampliar la definición del término. Por el contrario, el desconocimiento de esta característica puede complicar tanto la labor sistemática como la intención de incluirlas en alguna de las clasificaciones antes mencionadas. Por ejemplo, las especies del género *Marsilea* se reconocen por la diferencia en el número de esporocarpos, los cuales sólo son visibles por poco tiempo, durante la ecofase terrestre o limosa en la cual los tallos quedan al descubierto sobre el fango. Si no se estudia la planta justo en ese período, siempre habrá dudas respecto a su asignación específica.

La rapidez con la que ocurren los cambios es otro factor en contra de la labor sistemática. Un método de observación frecuente y detallado no es siempre factible. En este ambiente se estudiaron las comunidades vegetales de las zonas de contacto agua-tierra de los principales tipos de ambiente acuático, al menos durante todos los meses de un ciclo hidrológico (Rial 2001). Esto permitió observar interesantes aspectos: 1) transformaciones morfológicas importantes de una especie a lo largo de su desarrollo, pareciendo a veces no una, sino varias especies distintas (p. ej. *Ceratopteris pteridoides* (Hook) Hieron, (Figuras 1a, b) *Oxycarium cubense* (Poep. & Kunth) K. Lye, *Oryza rufipogon* Griff., 2) cambios de tamaño en individuos en etapa reproductiva *Heteranthera limosa* (Sw.) Willd., *N. indica*, especialmente durante ambas ecofases *Sagittaria guyanensis* H.B.K. (Figuras 2a, b), 3) floración inconspicua de especies como *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine (Figura 3) *Pistia stratiotes* L o *Salvinia auriculata* Aubl., 4) juveniles de ciertas especies en ecofase terrestre *Ricciocarpus natans* (L.) Corda (Figura 4).

Tal como ocurre en otros ambientes similares, la observación del desarrollo vegetal durante todo el ciclo hidrológico en este humedal llanero, ha permitido advertir tales aspectos, reconociendo en todos los cambios y manifestaciones, a una



Figura 1a. *Ceratopteris pteridoides* (Hook) Hieron. Juveniles en ecofase acuática.



Figura 1b. *Ceratopteris pteridoides* (Hook) Hieron. Adulto en ecofase terrestre.



Figura 2a. Floración de *Sagittaria guyanensis* H.B.K. en el agua. Hojas 8 cm de largo.



Figura 2b. Fructificación de *Sagittaria guyanensis* H.B.K en suelo húmedo. Hojas 1-2 cm de largo.

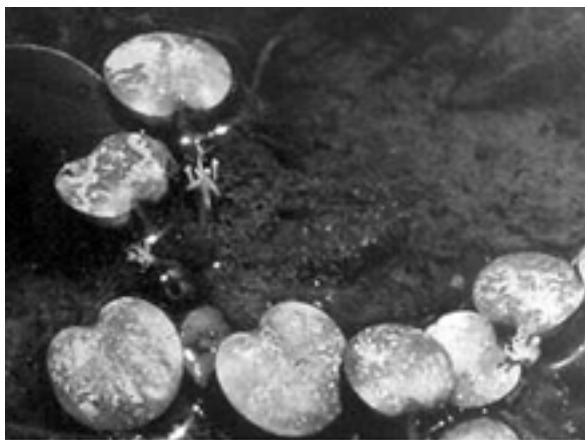


Figura 3. Floración inconspicua de *Limnobium laevigatum* (Humb.& Bonpl. ex Willd.) Heine.



Figura 4. *Ricciocarpus natans* (L.) Corda en ecofase terrestre (asociada a *Eleocharis interstincta*).

misma especie, diferenciando sus ecofases terrestre y acuática e incluyéndola en una designación específica generalmente correcta.

Consideraciones Finales

Casi un siglo después de Warming (1909), procuramos una clasificación de las plantas acuáticas operativamente válida para los Llanos de Apure, de acuerdo a su ecología más que a sus caracteres genéticos “fijos”. Como advierte Cook (1990) en su obra: “muchas plantas cambian su dependencia al agua durante su desarrollo normal y se indica en el texto como juvenil sumergido o estacionalmente sumergido”. Las plantas que pasan un tiempo sumergidas o flotando o en tierra, es porque se encuentran en ecofases diferentes y eso dificulta su inclusión precisa en el concepto de hidrófito (Cook 1990).

Para poder organizar un sistema de clasificación basado en la ecología, es preciso conocer la naturaleza (Hoehne 1948).

De 194 especies de plantas acuáticas identificadas en los Llanos inundables de Apure, el 80% presentó ecofases terrestre y acuática (Rial 2001). Tomando cuatro ejemplos de “hidrófitos” muy comunes: *N. indica*, *P. stratiotes*, *E. crassipes* y *L. helmintorrhiza*, se advierten tres grupos de estrategias -en estas y muchas otras especies- durante sus ecofases a lo largo del periodo lluvia-sequía en el Llano. En consecuencia, se propone considerar la manifestación de las ecofases en la definición del término planta acuática de los humedales, según los siguientes apartados:

- plantas que completan sus ciclos vitales indistintamente en agua o en suelos casi secos y sobreviven al siguiente ciclo (p. ej. *N. indica*, *E. crassipes*)

- plantas que completan sus ciclos en agua y en suelos casi secos mediante visibles modificaciones morfológicas en ambos períodos (lluvia-sequía) y con floración durante la ecofase acuática (*L. helminorrhiza*)
- plantas que completan sus ciclos en agua y suelos casi secos (lluvia-sequía) sin aparentes modificaciones morfológicas y con floración durante la ecofase terrestre (*P. stratiotes*).

Agradecimientos. A los propietarios del Hato El Frío: INVEGA C. A y Familia Maldonado. C. A. Lasso y J. Castroviejo por colaborar en el proyecto de estudio de las plantas acuáticas en los Llanos inundables del Orinoco. A. J. J. Neiff y V. Lallana por sus interesantes comentarios y aportes al manuscrito.

Bibliografía

- AMSTRONG, W. 1972. A re-examination of the functional significance of aerenquima. *Physiologia Plantarum* 27: 173-177.
- AMSTRONG, W. 1973. Radical oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. *Physiologia Plantarum* 25: 192-197.
- ARBER, A. 1920. Water Plant a Study of Aquatic Angiosperma. *Historiae Naturalis Classica*, Tomus XXIII. Second reprint. 1972. Verlag von J. Cramer Lehre. Cambridge University Press. 436 pp.
- BEAL, E. 1977. A Manual of Marsh and Aquatic Vascular Plants of North Carolina, with habitat data. Technical Bulletin, 247. N. Carolina Agric. Exp. Station. 298 pp.
- BEST, E. P. H. 1988. The phytosociological approach to the description and classification of aquatic macrophytic vegetation. Pp.155-182. *En*: J. J. Symoes. (Ed.), *Vegetation of Inland Waters, Handbook of Vegetation*. Kluwer, Dordrecht.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1932. Plant sociology. Mc-Graw-Hill. New York.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1951. Pflanzensoziologie. Second edition. Vienna. 631 pp.
- CLEMENTS, F. E. 1920. Plant Indicators: The Relation of Plant Communities to Process and Practice. Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.
- COOK, C. D. K., B. GUT, M. RIX, J. SCHNELLER Y M. SEITS. 1974. Water Plants of the World. Dr. Junk b.v. Publishers, The Hague. 561 pp.
- COOK, C. D. K. 1990. Aquatic Plant Book. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. 227 pp.
- DAUBENMIRE, R. F. 1947. Plants and Environment: A Text Book of Plant Autoecology. John Wiley & Sons. New York.
- DAUBENMIRE, R. F. 1968. Plants Communities: A Text Book of Plant Synecology. Harper y Row, New York.
- FASSET, N. C. 1957. A Manual of Aquatic Plants. Second Edition. The University of Wisconsin Press, Madison. 405 pp.

- 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 Publishers.
- HARTOG, C. DEN. 1964. Typologie des Brackwassers. Helgoländer Wiss. Meeresunt.
- HARTOG, C. DEN Y S. SEGAL 1964. A new classification of the water plants communities. *Acta Botanica Neerlandica* 13: 367-393.
- HARTOG, C. DEN Y VAN DER VELDE. 1988. Structural aspects of aquatic plant communities. *En: J. J. Symoes (Ed.), Vegetation of Inland Waters. Handbook of Vegetation Science,* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 15 (1): 113- 154.
- HEJNY, S. 1957. Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten den tschechoslowakischen Niedrigungsgewässer. *Preslia* 29: 349-368.
- HEJNY, S. 1960. Ökologische Charakteristik der Wassen und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet). Bratislava, Verlag der Slowakischen Akademie der Wissenschaften.
- HOEHNE, F. C. 1948. Plantas Acuáticas. Sao Paulo. 168 pp.
- HUTCHINSON, G. E. 1975. A treatise of Limnology. III. Limnological Botany. Wiley, New York, 660 pp.
- IVERSEN, J. 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetations forschung. Thesis, Copenhagen.
- JOHNSON, D. M. 1986. Systematics of the New World species of *Marsilea* (Marsileaceae) *Systematic Botany Monographs* 11:1-87.
- JUNK, W. J. 1997. General aspects of Floodplain ecology with special references to Amazonian Floodplains. Pp. 3-17. *En: The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System.* Springer-Verlag.
- LALLANA, V. H. 1987. Evaluación de la fructificación de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach ("camalote"). *Boletín de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 7(1): 5-10.
- LALLANA, V. H. 1997. Fisiología en Condiciones de Estrés. Mimeogr. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Entre Ríos. 17 pp.
- LALLANA, V. H. y M. C. MARTA. 1980. Biología floral de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. En el río Paraná medio. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 11: 73-81.
- LAVANIA, G. S., S. C., PALIWAL Y B. GOPAL. 1990. Aquatic vegetation of the Indian subcontinent. Pp. 29-72. *En: B. Gopal (Ed.), Ecology and Management of Aquatic Vegetation in the Indian Subcontinent.* Kluwer Academic Publishers.
- MUENSCHER, W. C. 1944. Aquatic plants of the United States. Ithaca. N.Y.
- NEIFF, J. J. 1978. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná medio. *Physis*, (B) 38: 41-53.
- PHILBRICK, T. 1988. Reproductive biology of freshwater aquatic angiosperms: an introduction. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(3): 739-740.
- RASPOPOV, I. M. 1978. Some concepts in hydrobotany (A survey). *Hydrobiological Journal* 14 (3): 15-20.
- RAUNKIAER, C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford University Press. Oxford UK.
- RIAL, B. A. 2000. Aspectos cualitativos de la zonación y estratificación de comunidades de plantas acuáticas en un humedal Llanero (Venezuela). *Memoria de la Fundación La Salle 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 láminas.
- SCHMIDT-MUMM, U. 1998. Vegetación Acuática y Palustre de la Sabana de Bogotá y Plano del Río Ubaté. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Santa Fé de Bogotá. 181 pp.
- SCHOUW, J. F. 1822. Grundtrack til en Almnelling Plantgeografie. German edition, Berlin.
- SCULTHORPE, C. D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London, U.K. 610 pp.
- TINER, R. W. 1993. Using plants as indicators of wetland. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 144: 240-243.
- VARESCHI, V. 1966. Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26 (110): 504-518.
- VARESCHI, V. 1992. Ecología de la Vegetación Tropical. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 307 pp.
- VELÁSQUEZ, J. 1994. Las Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas. 992 pp.
- WARMING, E. 1909. *Oecology of Plants, an Introduction to the Study of Plant Communities*. Oxford Univ. Press., Londres. 422 pp.
- WEAVER, J. E. Y F. E. CLEMENTS. 1929. *Plant Ecology*. Mc Graw-Hill, N.Y.

Recibido: 22 abril 2002
Aceptado: 13 enero 2003

Anabel Rial B.

Museo de Historia Natural La Salle. Apartado 1930 Caracas 1010-A. rianabel@hotmail.com.