

Variabilidad espacio-temporal de las 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; anabel.rial@fundacionlasalle.org.ve

Recibido 22-XI-2002. Corregido 28-X-2003. Aceptado 15-VI-2004.

Abstract. Spatial-Temporal variability of aquatic plant communities in the Venezuelan Llanos. The richness and abundance of aquatic plant communities were studied in 14 habitats of the Venezuelan “llanos” (07°35' - 07°55' N - 68°50' - 69°00' W, Apure) during an annual cycle. Annual means were 27°C, 115 mm rainfall and 77% relative humidity. A permanent transect was set in each habitat (ten consecutive square meter quadrats from the shore to the water). The plants and the area they covered in each quadrat were recorded monthly for a year. The total richness was 69 species. Alatalo and Alatalo's diversity analysis indicates that season, and its correlate, water level, influence species diversity and abundance more than habitat (spatial factor: geometric index-Euclidean distance). *Rev. Biol. Trop.* 54(2): 403-413. Epub 2006 Jun 01.

Key words: aquatic plants, diversity, hydroperiod, wetland, Orinoco floodplain, Llanos, Venezuela.

Los humedales suramericanos están controlados por el pulso de inundación (Neiff 2001). La variación en el nivel del agua es el factor que influye en mayor medida sobre la riqueza y abundancia de las comunidades vegetales acuáticas en la planicie inundable de los Llanos de Apure (Rial 2001). Las características de cada ambiente o tipo de hábitat (morfología de la cubeta, gradiente de profundidad, tipo de fondo, propiedades físico-químicas del agua, entre otras) ejercen menor influencia sobre dichos parámetros. Las comunidades se definen aquí como conjuntos de plantas de diferentes especies y formas de crecimiento, que habitan juntas y asociadas a un cuerpo de agua determinado durante un tiempo variable del ciclo anual. Se refiere a unidades de carácter práctico; segmentos relativamente uniformes del ecosistema que resultan de la técnica de muestreo (Margalef 1974).

Los estudios ecológicos en humedales de Suramérica han tenido especial atención en las últimas décadas (Neiff 1978, 1986, 2001, Beck 1984, Junk 1984, 1993, Mereles y

Kochalca 1992, Gantes y Tur 1993, Werhoven y Peters 1993, Colonnello 1995, Gordon 2000, Rial 2000, 2001), entre otros. En los Llanos inundables de Apure, se estudió mensualmente y durante un ciclo hidrológico, un conjunto de hábitat que representa las zonas más dinámicas del humedal (zonas de transición-ecotonos), con el fin de determinar si las mayores variaciones se debían a la fluctuación en el nivel del agua y cuales serían los efectos de las combinaciones entre variación del tipo de ambiente y estacionalidad. El objetivo del trabajo fue investigar sistemáticamente los cambios de las comunidades vegetales acuáticas –en términos de su riqueza y abundancia– en diversos ambientes durante los doce meses del ciclo hidrológico. Asimismo, cuantificar y describir la intensidad de dichas variaciones durante los periodos críticos del ciclo hidrológico (especialmente fin de la sequía e inicio de lluvias). Finalmente, precisar las diferencias que observamos cualitativamente y *a priori*, respecto a cuanto más diferente puede ser la comunidad de un mismo ambiente en los meses de

transición lluvia-sequía, al compararla con la de otro ambiente durante la misma época.

Area de estudio. El estudio se llevo a cabo en el Hato El Frío, una extensión de 80.000 ha de sabanas inundables, situado entre las coordenadas geográficas 07°35'-07°55' N - 68°50'-69°00' W en el Estado Apure, al suroeste de Venezuela. Es una región de clima cálido con promedios mensuales de temperatura de 27°C, 115 mm de precipitación y 77% de humedad relativa (datos de la estación meteorológica de Mantecal). La biestacionalidad es marcada y apreciable en los periodos de lluvia y sequía que se inician en mayo y octubre, respectivamente. La fisiografía está caracterizada por los denominados bancos, bajíos y esteros, diferenciables fundamentalmente por su capacidad de retención de agua durante la sequía. En las zonas menos elevadas (esteros) se hallan diversos cuerpos de agua someros, polimicticos, lénticos y lóticos, permanentes y temporales

tales como caños, esteros, bajíos, lagunas y préstamos (lagunas artificiales -abrevaderos para el ganado- derivadas de la extracción de tierra para construcción de terraplenes) cuyas profundidades máximas no superan los 2 m. La planicie inundable del Hato el Frío alberga una riqueza superior a las 194 especies de plantas vasculares acuáticas (Rial 2001). Cabe resaltar su alta diversidad de aves, mamíferos, más de 180 especies de peces (Lasso 2000) y la presencia de reptiles en peligro de extinción como el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron catorce ambientes representativos de los caños, esteros y lagunas del humedal llanero (Cuadro 1). Se dispuso en cada ambiente un transecto permanente, conformado por diez parcelas consecutivas de 1 m² desde la orilla hasta el espejo de agua. Se

CUADRO 1

Transectos de estudio en los catorce ambientes representativos del humedal. Características fisicoquímicas registradas en el gradiente de profundidad durante el año 1997

Transecto (10 m ²)	Ambiente	Tipo	Ámbito del parámetro en el gradiente durante el año 1997			
			profundidad	pH (cm)	O ₂ (mg/l)	sólidos disueltos (ppm)
R. Iguana I	estero	léntico	10 - 115	6.2 - 7.1	0.2 - 6.7	10 - 70
R. Iguana II	estero	léntico	0 - 140	6.4 - 7.6	0.2 - 13.6	10 - 40
Manirito	estero	léntico	0 - 150	6.3 - 7.9	0.3 - 8.9	20 - 170
Morita I	estero	léntico	0 - 109	6.2 - 7.6	0.2 - 11.1	10 - 130
Morita II	estero	léntico	0 - 180	6.8 - 7.8	1 - 9.4	10 - 70
Boral I	laguna	léntico	0 - 105	5.5 - 7.6	1.6 - 5.9	10 - 60
Boral II	laguna	léntico	0 - 190	5.7 - 7.4	0.5 - 8.6	10 - 510
Mac. Caujaro	laguna	léntico	0 - 88	5.8 - 8.3	0.3 - 17.9	10 - 110
Carmera	laguna	léntico	0 - 114	6.2 - 8.2	1.1 - 8.7	20 - 60
Cochina	laguna	léntico	0 - 92	6.9 - 8	2 - 13.2	10 - 100
Ventanas	laguna	léntico	0 - 81	6.4 - 8.2	0.4 - 13.6	30 - 700
Préstamo	laguna	léntico	0 - 200	6.5 - 8.9	0.7 - 8.6	10 - 80
Mucuritas	caño	lótico	0 - 175	6.2 - 8	0.8 - 6.7	10 - 60
Macanillal	caño	lótico	0 - 128	6 - 8.1	1.1 - 14.9	10 - 30

determinó la frecuencia acumulada de especies mediante el muestreo sistemático y mensual de los catorce transectos. La abundancia en cada una de las diez parcelas de cada transecto, se estimó mediante la cobertura específica. Para tal fin se registraron intervalos de porcentaje correspondientes a un equivalente numérico del 1 al 6, según categorías modificadas de Braun-Blanquet (1979).

La cobertura mensual por especie y transecto se obtuvo asumiendo que el valor máximo de una especie en cada parcela es 6 (75-100%), de tal forma que 60 (6 x 10 parcelas) es el valor máximo de una especie en un transecto y representa el 100%. Para determinar la magnitud de los cambios en la diversidad, debida a los componentes espaciales y temporales, se empleó el análisis de diversidad con interacción (Alatalo y Alatalo 1977) a dos escalas: a) detallada, considerando el ciclo anual y cada parcela de cada transecto (gradiente de profundidad) y b) general, empleando el ciclo anual y cada transecto (ambiente). En el primer análisis (por parcela), los componentes fueron: 1) intra parcelas - intra épocas: correspondiente a la diversidad α (riqueza) presente en cada parcela en cada época; 2) intra épocas - inter parcelas: indicando cuanto se incrementa la diversidad de cada parcela por efecto de las épocas; 3) inter épocas - intra parcelas: mostrando cuán diferente es la composición de la comunidad entre las parcelas en una misma época; 4) Interacción: mide el efecto de la interacción épocas-parcelas sobre la riqueza de especies. En el segundo análisis (por transecto), los componentes no variaron, pero se consideró la riqueza en cada transecto en lugar de en cada parcela.

Se aplicó el índice geométrico de las distancias Euclídeas para examinar el grado de disimilitud en cada ambiente a lo largo del ciclo inundación-sequía. Se emplearon las abundancias mensuales de especies en cada transecto, para agrupar aquellas épocas o meses del año en las cuales la composición de especies fue similar. Con el fin de detectar discontinuidades en pequeñas unidades (meses del año en un mismo transecto) se emplearon uniones

simples o "single-linkage" para fusionar los grupos en el cluster.

RESULTADOS

Cobertura. Sólo un transecto (laguna La Cochina) se encontró totalmente desprovisto de vegetación durante un largo periodo del año (7 meses). El resto de los ambientes mantuvo una cubierta vegetal más o menos constante durante el año de estudio. Los ambientes con la cobertura menos variable fueron el estero Rabo de Iguana II (6.4% en diciembre y 10% en agosto y septiembre) y la laguna Macolla de Caujaro (5.63% en mayo y 10.2% en marzo).

Caños: la cobertura vegetal en el caño Macanillal evolucionó progresivamente a lo largo del año, asociada al régimen de inundación. A medida que avanzó la sequía y disminuyó el nivel hidrométrico, el porcentaje se redujo hasta su mínimo (3.2%) en el mes más seco (abril). Igualmente en el caño Mucuritas, el mínimo (6.1%) se alcanzó en sequía (abril) y el máximo (13.2%) en aguas altas (julio).

Esteros: en Rabo de Iguana I, encontramos un patrón similar al de los caños. En los meses de aguas altas (julio, agosto y septiembre) el transecto estuvo más provisto de vegetación acuática que en el resto del año (13%). El estero Rabo de Iguana II, fue el ambiente más homogéneo del conjunto, en cuanto a la cobertura vegetal. No hubo cambios drásticos durante el ciclo, alcanzándose el valor máximo en el mes de aguas altas (julio, 11.1%).

Lagunas: la evolución de la cobertura vegetal fue similar en las cinco lagunas. Destaca Macolla de Caujaro como la más homogénea del conjunto, con mínimo en mayo (5.6%) y máximos en febrero y marzo (10.1 y 10.2%). En las lagunas restantes el porcentaje disminuyó desde el final de las lluvias hasta el mínimo en los meses más secos: marzo (El Boral II, 4.7%), abril (Las Ventanas, 3.4%) y mayo (El Boral I, 1.9% y La Carmera, 3.6%) y máximos durante las aguas altas julio (El Boral I, 13.2%; La Carmera, 12.9% y Las Ventanas,

13%) y agosto (El Boral II, 12%). En general la cobertura vegetal aumenta a mediados del año, en los meses de lluvia y es menor de enero a marzo (final de la sequía).

Frecuencia acumulada y riqueza de especies. La frecuencia acumulada de especies se obtuvo de los inventarios mensuales. Se registraron catorce especies en los catorce transectos durante el primer mes de muestreo (enero) y se alcanzó la riqueza máxima de 69 especies en el mes de octubre valor que se mantuvo constante hasta diciembre. La riqueza total de los transectos (69 sp.) (anexo 1), representó el 36% del inventario de especies de plantas acuáticas del Hato El Frío (Rial 2001). La riqueza mensual en todos los transectos, agrupados en caños, esteros y lagunas, se muestra en la figura

1 a-c. En general sigue la misma tendencia que la cobertura, aumento en entrada de lluvias y disminución al final de la sequía.

Caños: el transecto del caño Macanillal tiene un promedio de cuatro especies en los primeros meses del año (sequía), que aumenta hasta 13 en el mes de septiembre (final de las lluvias) manteniéndose con un promedio de 12 especies en la segunda mitad del año, correspondiente a las lluvias e inicio de la sequía. En el transecto del caño Mucuritas los meses de lluvia propiciaron los mayores valores de riqueza (15 sp. en junio).

Esteros: en estos ambientes los niveles del agua suelen ser poco variables. La riqueza total fue de 48 especies (67% del total), la más homogénea en relación a caños y lagunas. El final de la sequía (febrero) parece asociada a

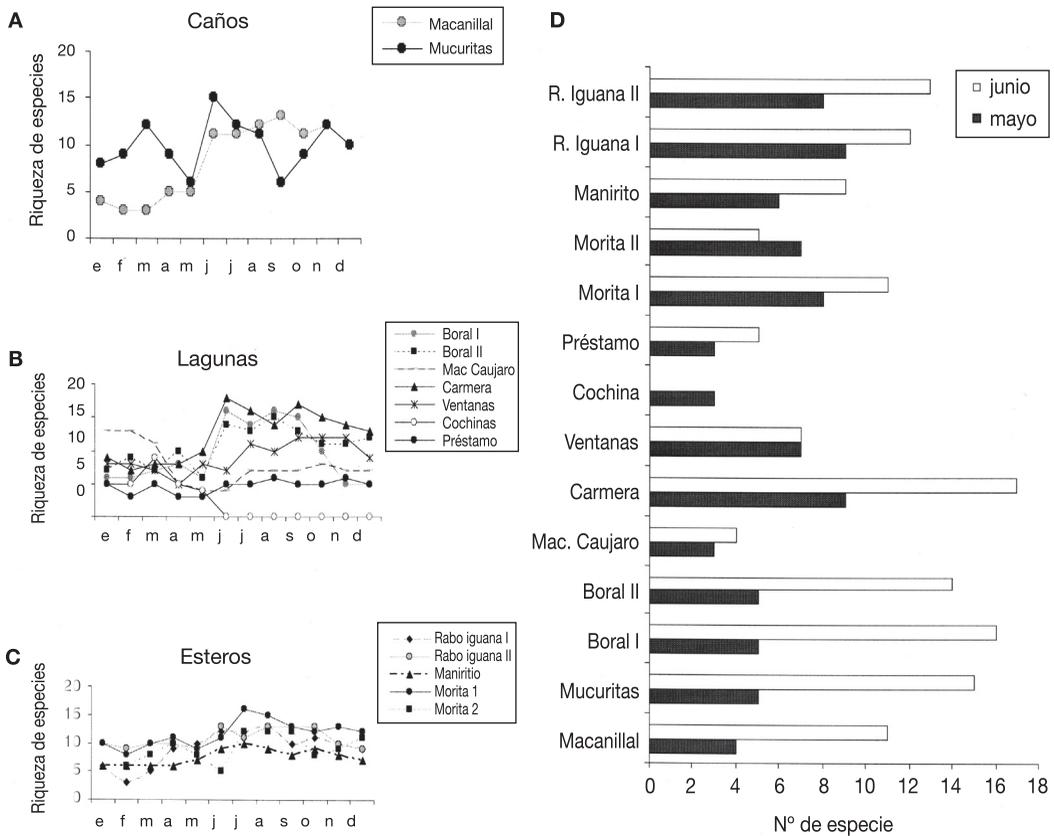


Fig. 1. Variación mensual de la riqueza de plantas acuáticas en los catorce transectos de estudio (A,B,C); especialmente en el periodo crítico: sequía-inicio de lluvia (D).

la menor riqueza específica en los ambientes Rabo de Iguana I y II y Morita I, (3, 9 y 8 sp.) y en Manirito (6 sp. en abril). Excepcionalmente, la Morita II registró el menor número de especies al inicio de las lluvias (5 sp. en junio). El mayor número de especies se observó en todos los casos durante los meses de lluvia, entre junio y septiembre.

Lagunas: la riqueza total de las lagunas estudiadas fue de 55 especies, la mayor de todos los ambientes. En general fue menor en los meses iniciales del año, salvo en la laguna Macolla de Caujaro, en donde el comportamiento de la curva muestra la tendencia opuesta: mayor número de especies en sequía (13 sp. en enero y febrero), una drástica disminución al final de éste periodo (4 sp.) y un leve aumento al inicio de las lluvias (7 sp.) que se mantiene casi constante hasta el final del año. En la laguna La Carmera - la más rica de todas- el número de especies aumenta al inicio de las lluvias (18 sp. en junio) y disminuye levemente en aguas altas (14 sp.) manteniéndose el promedio hasta el final del año. Este comportamiento concomitante con el régimen de lluvia-sequía se observa también en las lagunas Boral I y II.

La intensidad de los cambios en la riqueza específica de los ambientes durante el periodo crítico sequía-inicio de lluvias se muestra en la figura. 1d. El aumento del nivel del agua afectó diferencialmente a las comunidades de los diversos ambientes. En los cuerpos de agua temporales la respuesta fue inmediata, duplicándose el número de especies. Así ocurrió por ejemplo, en los caños -cuyos transectos fueron dispuestos en sectores represados o cercanos a diques- y lagunas de menor dimensión.

Variabilidad espacio-temporal de la riqueza. En el análisis de la diversidad con interacción (Alatalo y Alatalo 1977) en el que consideramos la estacionalidad y los transectos (tipo de ambiente), obtuvimos que la variable tipo de ambiente causa la mayor fuente de variación, incidiendo sobre la riqueza

en mayor grado (30.8) que la estacionalidad (14.1). El análisis más detallado que considera la estacionalidad y cada parcela del transecto (gradiente), muestra que las fluctuaciones hidrométricas, debidas al régimen biestacional, ejercen mayor influencia que la posición física dentro del gradiente de profundidad del transecto. El análisis determinó que once de los catorce transectos están más influenciados por el componente temporal, mientras que solo en cuatro ambientes (dos esteros y dos lagunas) la riqueza depende mayormente del gradiente de profundidad y del espacio físico que ocupa la parcela. En once casos la interacción fue negativa, indicando que el efecto conjunto de ambos componentes podría limitar la presencia de ciertas especies, es decir reducir la riqueza de especies. En el cuadro 2 se resume la contribución de cada fuente de variación en este análisis detallado (gradiente y estacionalidad).

Variabilidad espacio-temporal de la abundancia. La abundancia de las especies durante los doce meses del año en cada transecto, parece estar influenciada tanto por el ciclo inundación-sequía, como por la condición temporal o permanente del agua en cada ambiente. Los meses de abril, junio y julio (máxima sequía e inicio de lluvias) fueron los más disímiles en siete de los 14 transectos. En el resto de los casos, se generaron dos grandes grupos diferenciados justamente en los meses de lluvia (junio a agosto). La separación general de grupos se atribuye a la influencia de la inundación sobre la abundancia de las especies en cada ambiente. Así, en algunos casos (laguna Las Ventanas), el grupo julio y agosto (pico de lluvias) se diferenció del resto (Fig. 2), mientras que en el Caño Mucuritas los grupos más amplios muestran la diferencia paulatina que ocurre entre la sequía (diciembre a junio) y la inundación (julio-noviembre). La laguna La Carmera mostró pequeños grupos formados cada dos o tres meses, lo que indica pequeñas diferencias que solo son más evidentes en los meses de máxima sequía (abril-mayo).

CUADRO 2
Análisis de la diversidad con interacción (Alatalo y Alatalo 1977)
empleando los componentes estacionalidad y parcelas (gradiente)

	Intra parcela- Intra mes	Inter mes- Intra parcela	Intra mes- Inter parcela	Interacción mes-parcela	total
BI N° sp	3	9	7	-0.5	18.5
%	17	50	38	3	100
B2 N° sp	5	14.1	5.8	-3.3	21.6
%	23	65	27	15	100
RI1 N° sp	2.43	8.1	6.7	-2.87	14.3
%	17	57	43	20	100
RI2 N° sp	4.7	8.4	6.1	-2.4	16.8
%	28	50	36	14	100
Man N° sp	3.4	4.2	4.2	3.4	8.4
%	40	50	50	40	100
Mo1 N° sp	4.6	8.1	7.1	-3.6	15.9
%	29	51	45	23	100
Mo2 N° sp	3.4	6.1	6.8	-2.7	13.6
%	25	45	50	20	100
MC N° sp	4.1	7.3	3.7	-0.5	14.6
%	28	50	25	3	100
Mac N° sp	3.98	8.7	4.4	-0.32	16.8
%	24	52	26	2	100
Muc N° sp	5.1	11.24	4.9	1.24	20
%	26	57	25	6	100
Pre N° sp	1.53	2.78	3.1	1.21	6.2
%	25	45	50	20	100
Ch N° sp	0.9	6.4	1.4	-4.1	4.6
%	20	139	30	89	100
Ven N° sp	4.3	8.9	11	-2.2	22
%	20	40	50	10	100
Car N° sp	5.5	14.6	6.9	-2.2	24.8
%	22	59	28	9	100

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos demuestran la influencia del régimen de inundación sobre la variación espacio temporal de la riqueza y abundancia de las especies de plantas acuáticas. En el área de estudio ambos parámetros

aumentaron durante las lluvias y disminuyeron durante la sequía, siendo críticos los periodos de entrada de aguas y aguas altas. Investigadores con gran conocimiento de los sistemas inundables tropicales tales como Junk (1984), Neiff (1986) y Gopal (1990) entre otros, coinciden en señalar que las fluctuaciones hídricas ocasionan

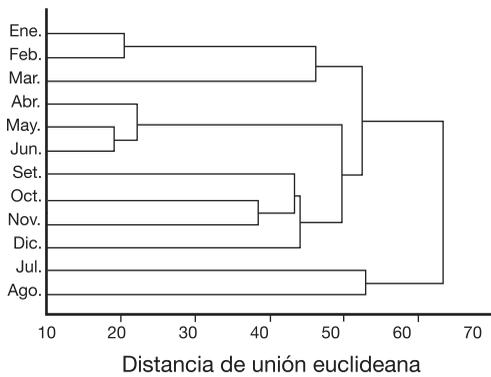


Fig. 2. Dendrograma de disimilitud de las comunidades vegetales acuáticas (abundancia) durante el ciclo hidrológico anual en la laguna Las Ventanas.

cambios drásticos sobre la diversidad y abundancia de las especies. Zutchi y Gopal (1990) destacan la influencia de la profundidad del agua y la periodicidad de la inundación sobre la composición de las comunidades vegetales que habitan en cuerpos de agua similares.

La singularidad de cada cuerpo de agua del Llano inundable, puede favorecer o limitar el establecimiento de determinadas comunidades vegetales dado que las características físicas de cada caño, laguna o estero, determinan distintos grados de afectación por las lluvias e inundación consecuente. El nivel de anegamiento de cada ambiente, depende de la capacidad de retención de agua de la cubeta, condición se relaciona con las dimensiones físicas, topográficas, morfológicas y con las características del suelo, en especial con el grado de permeabilidad (contenido de arcillas en su estructura). Algunos estudios muestran que pequeñas diferencias de elevación (< 0,5 m) (van der Valk y Davies 1979), y consecuentemente de inundación, pueden generar mosaicos espaciales de diferentes tipos de hábitat que soportan a su vez diversas comunidades de plantas. Así pues, el régimen de lluvias ocasiona niveles máximos de inundación que pueden estar desfasados en los diferentes ambientes (Rial 2000). En consecuencia, los atributos y variables de las comunidades vegetales responden de modo

particular a la inundación a pesar de que la tendencia general coincide con las fluctuaciones del agua en lluvia y sequía. Al respecto, tendremos presente que más que la comparación entre ambientes, la disposición de los transectos en el área de transición agua-tierra, permite establecer las semejanzas y diferencias entre las zonas más dinámicas del humedal. La cobertura (abundancia) vegetal de un estero en su zona de transición, es menor y a la vez más diversa que en el propio espejo de agua, ya que las zonas más profundas suelen ser menos susceptibles a las fluctuaciones hidrométricas y por ende, más estables.

La riqueza de especies también responde positivamente al aumento en el nivel del agua, especialmente al cambio drástico de condiciones durante la transición sequía-lluvia. Los ambientes de laguna fueron los más variados en términos de la composición de especies, seguidos de los esteros y los caños. La mayor complejidad del paisaje se observó durante el periodo de aguas altas en los ambientes de laguna. Las especies dominantes en cada ambiente (1-3 sp.) persistieron durante todo el ciclo. En general el conjunto de especie subordinadas se diferenciaron en dos grupos: uno que desapareció al secarse el suelo y otro que apenas sobrevivió un breve tiempo del ciclo (1 - 3 meses). De la condición temporal o permanente de los ambientes, se derivan diferencias en la composición y riqueza de las comunidades. Así, los transectos considerados temporales por cuanto se secan una parte del año, sufrieron un incremento en más del 50% de su riqueza específica durante el breve periodo de transición sequía-lluvias, es decir entre mayo y junio del año 1997. La entrada de las lluvias produjo un cambio inmediato en estas áreas, que en mayo mostraban suelos secos y en junio estaban saturadas de agua bajo una lámina de hasta medio metro de profundidad. Todos estos transectos tuvieron en común un gradiente de profundidad de escasa pendiente, originado con las primeras lluvias, con encharcamientos en la orilla y seguido de un suave desnivel hasta los 50 cm de profundidad en la parcela más

distante (a los 10 metros). De esta manera, la mayor proporción de nuevas especies coloniza las zonas someras a lo largo de dicho gradiente. En la laguna Macolla de Caujaro por ejemplo, el fenómeno de transición fue más brusco, de la desecación total se pasó a una inundación con escaso gradiente -debido a la morfología de la orilla- que no favoreció la colonización de nuevas especies, salvo de *Oxycaryum cubense*. Por el contrario, permanecieron las especies ya presentes (*Eichhornia crassipes*, *Eleocharis intersticta* e *Hymenachne amplexicaulis*) hecho que nos recuerda la condición oportunista de muchas comunidades acuáticas señalada por Zutshi y Gopal (1990). También se esperaría una mayor riqueza en los suelos de la zona de transición, donde las plantas se descomponen en cada turno de inundación y sequía (Walker *et al.* 1999) y en donde los beneficios de una mayor cantidad de nutrientes pueden ser aprovechados por las especies que allí se establezcan.

El análisis de la diversidad con interacción según el método de Alatalo y Alatalo (1977), muestra dos aspectos importantes: 1) el efecto temporal o estacional sobre la riqueza de especies; 2) el efecto espacial, bien en términos del tipo de ambiente o espacio físico que ocupa dentro del humedal, o bien en términos del gradiente de profundidad o espacio físico que ocupa en el gradiente del transecto. Al mencionar el efecto temporal, nos referimos al ciclo de inundación-sequía que sucede en un periodo de doce meses.

El primer caso, en el que se analizan todos los transectos o ambientes a lo largo del año, pone en evidencia la contribución de las características del ambiente a la diversidad entendida como riqueza de especies. Efectivamente, esta diversidad puede ser mayor en las lagunas que en los caños, como hemos mostrado anteriormente. De muchas formas parece el medio más adecuado para el establecimiento de las especies de plantas acuáticas: la escasa turbulencia del agua, la aparente mayor disponibilidad de nutrientes por efectos de sedimentación y la morfología de las orillas, son factores intrínsecos del ambiente que favorecen la diversidad de las comunidades vegetales que

las habitan. En ese primer análisis en el que se agrupan ambientes y meses, la contribución del ambiente supera así, al de la estacionalidad. Sin embargo, al afinar los términos, es decir, al sustituir los ambientes por microhábitat o parcelas, comprobamos el efecto de la inundación y la sequía sobre la riqueza de las comunidades y concluimos que su contribución es mayor que la del espacio físico que ocupan las especies en el gradiente. Consideramos entonces el hecho de que en cada cuerpo de agua, las parcelas -que se sitúan en microhábitat consecutivos en el gradiente de profundidad- están sometidas a distintos niveles de inundación (debido a sus características físicas), de tal forma que no es la posición espacial lo que determina una mayor riqueza específica, sino la condición de humedad. De este modo, la disponibilidad de agua en lluvias y sequía, contribuye en mayor grado a incrementar este valor, entendido aquí como diversidad. Con respecto a estos dos niveles de análisis y sus resultados, parecen apropiadas las siguientes observaciones. Las pequeñas diferencias topográficas en los ambientes, generan mosaicos de hábitat, microhábitat de comunidades vegetales diferentes (van der Valk y Davies 1979) y cualquier fluctuación temporal será impuesta a éstos patrones espaciales (Greening y Gerritsen 1987). Lo anterior podría apoyar la recomendación de Neiff (1986) en cuanto a caracterizar el paisaje y delimitar sus unidades considerando su variabilidad temporal.

Pielou (1984) mostró que a largo plazo, la estabilidad del ecosistema y la comunidad es dependiente de la estabilidad del ambiente. Pero los humedales no son precisamente ambientes estables. Aún cuando los cambios puedan ser predecibles, siguen siendo cambios en toda la extensión de la palabra. Estos cambios o perturbaciones pueden favorecer la diversidad (Connell 1978), y pueden considerarse a la vez un factor que favorece la adaptación y evolución de las especies (Tsimilli-Michael *et al.* 1996). Neiff (2001) afirma que los humedales influenciados por el pulso de inundación fluvial, poseen mayor riqueza de especies o diversidad alfa.

De los resultados obtenidos del método de agrupación concluimos una vez más que la

estacionalidad influye efectivamente sobre las comunidades de plantas acuáticas en los distintos ambientes. En general, los meses de lluvia crearon la separación de grupos, de forma que la abundancia de especies mostró mayores diferencias en las distintas épocas de transición sequía-inundación de cada ambiente. En cada caso, las comunidades presentes a lo largo del año, se diferenciaron entre sí en grados distintos y esto puede tener causas variadas y de diversa índole: físicoquímicas, morfológicas, hidrológicas, ecológicas, las cuales consideraremos en estudios posteriores. Por ejemplo, la laguna con la mayor riqueza de especies (La Carmera) mostró pequeños grupos cada dos o tres meses, lo que señala pequeñas diferencias que solo son más evidentes durante los meses de máxima sequía. De forma más drástica, en la laguna las Ventanas la diferencia entre los meses de pico de lluvias (julio y agosto) muestran una comunidad marcadamente distinta a la del resto del año. Todo esto puede ser observado fácilmente en el campo, ya que algunos ambientes cambian más drásticamente que otros y es sencillo hallar cierta relación con el grado y la forma en que la inundación ocurre.

En conclusión, observamos que en este humedal de los Llanos de Apure las diferencias temporales dentro de una comunidad de plantas acuáticas, son superiores y solo en algunos casos equiparables, a las diferencias espaciales con otras comunidades, es decir en otro tipo de ambiente acuático, tanto desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo (composición y abundancia).

AGRADECIMIENTOS

A la Familia Maldonado e INVEGA C.A. por el apoyo logístico. C.A. Lasso, J. Castroviejo, Asociación Amigos de Doñana, L. Bulla, A. Aguirre y guías de la Estación Biológica El Frío.

RESUMEN

A fin de describir la variabilidad espacio temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela, se estudiaron su riqueza y abundancia, en 14 hábitat, durante un ciclo anual. En los transectos de estudio se identificó un total de 69 especies. Según el análisis de diversidad con interacción de Alatalo y Alatalo el aspecto temporal, es decir el régimen anual de lluvia-sequía y la consecuente variación del nivel del agua, es el factor que ejerce mayor influencia sobre la riqueza de especies, en relación al aspecto espacial, o tipo de hábitat. Según el índice geométrico de las distancias euclídeas, se concluye igualmente que la variación en la abundancia de especies se debe más a las fluctuaciones hidrométricas (estacionalidad) que al hábitat considerado.

REFERENCIAS

- Alatalo, R. & R. Alatalo. 1977. Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology* 58: 900-906.
- Beck, S.G. 1984. Comunidades vegetales de las sabanas inundables del NE de Bolivia. *Phytocoenología* 12: 321-350.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. H. Blume, Madrid. 820 p.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Colonnello, G. 1995. La vegetación acuática del Delta del Río Orinoco (Venezuela). Composición florística y aspectos ecológicos. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. 55(144): 3-34.
- Gantes, P.H. & N.M. Tur. 1993. Variación temporal de la vegetación en un arrollo de llanura. *Rev. Brasil. Biol.* 55: 259-266.
- Gopal, B. & K.P. Sharma. 1990. Ecology of plant populations I: Growth. p. 79-106. *In* B. Gopal (ed.). *Ecology and management of aquatic vegetation in the Indian subcontinent*. Kluwer Academic, Dordrecht, Holanda.
- Gordon, E. 2000. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Rev. Biol. Trop.* 48: 23-42.

- Greening, H.S. & J. Gerritsen. 1987. Changes in macrophytes community structure following drought in the Okefenokee swamp, Georgia, USA. *Aquatic Bot.* 28: 113-128.
- Junk, W.J. 1984. Aquatic plants of the Amazon system. p. 319-337. *In* H. Sioli (ed.). *The Amazon, limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Junk, W.J. 1993. Wetlands of tropical South America. p. 679-739. *In* D.F. Whingham *et al.* (ed.). *Wetlands of the world. Vol. 1 Inventory, Ecology and Management*. Kluwer Academic, Dordrecht, Holanda.
- Lasso, C. 2000. Peces de los Llanos de Venezuela: Guía Bioecológica de los Peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico, Estado Apure. Publicaciones del Comité Español del Programa MaB y de la Red IberoMaB de la Unesco, N°3 (en prensa)
- Neiff, J.J. 1978. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná medio. *Physis* 38: 41-53.
- Neiff, J.J. 1986. Aquatic plants of the Paraná system. p. 557-571. *In* B.R. Davies & K.F. Waker (eds.). *The ecology river system*. Dr. W. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Neiff, J.J. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of south America. p. 157-186. *In* B. Gopal, W.J. Junk & J.A. Davies (eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Vol. 2 Backhuys, Leiden, Holanda.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona, España.
- Mereles, M.F. & N. López de Kochalca. 1992. Humedales del Paraguay: breve reseña de su vegetación. *Amazoniana* 12(2): 305-316.
- Pielou, E.C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data*. Wiley Interscience, Nueva York. 263 p.
- Rial, B.A. 2000. Aspectos cualitativos de la zonación y estratificación de comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Mem. Fundación La Salle Cienc. Nat.* 60(153): 69-85.
- Rial, B.A. 2001. Plantas acuáticas de los Llanos inundables del Orinoco. Estado Apure, Venezuela: contribución taxonómica y ecológica. Tesis de doctorado, Universidad de Sevilla, Sevilla, España. 552 p.
- Tsimilli-Michael, M., G.H. Kruger & R.J. Strasser. 1996. About the perpetual state changes in plants approaching harmony with their environment. *Archs. Sci. Genève*. 49(2): 173-203.
- Valk, van der A.G. & C.B. Davies. 1979. A reconstruction of the recent vegetational history of a prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed bank. *Aquatic Bot.* 6: 29-51.
- Walker, I., R. Miyai & M.D.A. de Melo. 1999. Observations on aquatic macrophyte dynamics in the reservoir of the Balbina Hydroelectric powerplant, Amazons state, Brazil. *Acta Amazonica*. 282: 243-265.
- Werkhoven, M.C. & G.M. Peeters. 1993. Aquatic macrophytes. p. 99-112. *In* P.E. Quboter (ed.) *Freshwater ecosystems of Suriname*. Kluwer Academic, Dordrecht, Holanda.
- Zutshi, D.P. & B. Gopal. 1990. Structure and dynamics of plant communities. p. 127-146. *In* B. Gopal (ed.). *Ecology and management of aquatic vegetation in the indian subcontinent*. Kluwer Academic, Dordrecht, Holanda.

ANEXO 1

Lista de especies identificadas en los catorce transectos de estudio. Hato El Frío, Llanos inundables de Apure, Venezuela

<i>Aeschynomene evenia</i> Wright	CAR 17583	<i>Melothria trilobata</i> Cong.	CAR 17507
<i>Caperonia palustris</i> (L.) St. Hill	CAR 17510	<i>Mikania congesta</i> DC.	CAR 17479
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook) Hieron	CAR 18608	<i>Mimosa pigra</i> L.	CAR 17553
<i>Cynodon dactylon</i> L. Pers.	CAR 17625	<i>Najas arguta</i> H.B.K.	CAR 17414
<i>Cyperus celluloso-reticulatus</i> Boeck	CAR 17219	<i>Neptunia oleraceae</i> Lour.	CAR 18613
<i>Cyperus ochraceus</i> Vahl.	CAR 17231	<i>Nymphaea novogranatensis</i> Wiersema	CAR 17253
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link.	CAR 17634	<i>Nymphoides humboldtiana</i> (Kunth) Kuntze	CAR 17548
<i>Echinodorus grandiflorus</i> (Cham. Et Schl.) Mich	CAR 17348	<i>Oryza rufipogon</i> Griff	CAR 17691
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	CAR 17212	<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	CAR 17772
<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth	CAR 17422	<i>Pacourina edulis</i> Aublet.	CAR 17234
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	CAR 17419	<i>Panicum elephantipes</i> Nees	CAR 17702
<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	CAR 17425	<i>Paratheria prostrata</i> Nees	CAR 17708
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) R & S	CAR 17758	<i>Paspalum repens</i> Berg.	CAR 17718
<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem & Schult	CAR 17750	<i>Pistia stratiotes</i> L.	CAR 17375
<i>Eleocharis</i> sp.	CAR 17329	<i>Polygonum punctatum</i> Ell.	CAR 17342
<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.		<i>Pontederia subovata</i> (Seub.) Lowden	CAR 17442
<i>Hydrocleys parviflora</i> Seub.	CAR 17398	<i>Reimarochloa acuta</i> (Fluge) Hitch	CAR 17719
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	CAR 17520	<i>Sagittaria guayanensis</i> H.B.K.	CAR 17360
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	CAR 17332	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	CAR 18611
<i>Ipomoea asarifolia</i> (Desv.) Roem. & Shult	CAR 17213	<i>Salvinia sprucei</i> Kuhn	CAR 18609
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	CAR 17502	<i>Senna aculeata</i> (Bentham) Irwin & Barneby	CAR 17491
<i>Justicia laevilinguis</i> (Nees) Landau	CAR 17457	<i>Sesbania exasperata</i> H.B.K.	CAR 17584
<i>Landoltia punctata</i> (G. Mey) Les y Crawford	CAR 18599	<i>Solanum hirtum</i> Vahl	
<i>Leersia hexandra</i> Swartz	CAR 17665	<i>Spermacoce scabiosoides</i> (Cham. & Shul) Kuntze	CAR 17601
<i>Limnobiium laevigatum</i> (H&B ex. Willd) Heine	CAR 17386	<i>Spermacoce verticillata</i> L.	CAR 17605
<i>Ludwigia erecta</i> (L.) Hara	CAR 17565	<i>Spilanthes ocyimifolia</i> (Lam.) A.H. Moore	CAR 17236
<i>Ludwigia helmintorrhiza</i> (Mart.) Hara	CAR 17567	<i>Thalia geniculata</i> L.	CAR 17410
<i>Ludwigia inclinata</i> (L.f.) Raven	CAR 17571	<i>Trichospira verticillata</i> (L.) Blake	CAR 17485
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven	CAR 17572	<i>Urena sinuata</i> L.	CAR 17454
<i>Ludwigia peploides</i> (H.B.K.) Raven	CAR 17578	<i>Urochloa brizantha</i> (Horchst. ex. Rich.) R. Webster	CAR 17728
<i>Ludwigia sedoides</i> (H. & B.) Hara	CAR 17580	<i>Utricularia hydrocarpa</i> Vahl.	
<i>Luziola subintegra</i> Swallen	CAR 17690	<i>Utricularia inflata</i> Walter	
<i>Marsilea polycarpa</i> Hook & Grew	CAR 18618	<i>Utricularia foliosa</i> L.	CAR 17534
<i>Melochia manducata</i> Wright	CAR 17254	<i>Utricularia</i> spp.	CAR 17503
<i>Melochia</i> sp.	CAR 17619		