

PLANCTON Y VEGETACIÓN DE UNA SABANA INUNDABLE EN MANTECAL (ESTADO APURE, VENEZUELA)

PLANKTON AND VEGETATION FROM A FLOODING SAVANNA IN MANTECAL (APURE STATE, VENEZUELA)

Evelyn Zoppi de Roa, Elizabeth Gordon, Federico González y Edie Montiel

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
Apdo. 47058, Los Chaguaramos, Caracas, 1041-A, evelyn.zoppi@ciens.ucv.ve.

RESUMEN

Se estudió una sabana inundable del hatu La Iguana en Mantecal, estado Apure, de la cual se obtuvo la composición de especies y densidad del plancton y la vegetación, biomasa y asociaciones con los cambios espaciales y variables ambientales. El estero se dividió de acuerdo al gradiente de profundidad en cuatro estratos: E1, E2, E3 y E4 (espejo de agua). Las muestras se colectaron en cada estrato durante la transición sequía-lluvia. La riqueza florística total fue de 11 especies, la cual varió a lo largo del gradiente profundidad del agua, con ausencia de especies en el espejo de agua; *Leersia hexandra* fue la especie dominante, con cobertura vegetal entre 40-74%. La biomasa muerta en pie y en descomposición (sapropel) fueron mayores que la verde; la biomasa no difirió entre los estratos E2 y E3, pero sí entre éstos y E1, que resultó el estrato más homogéneo. En el perifiton estuvieron presentes cuatro grandes taxa, en orden de importancia: Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanobacteria y Euglenophyta;. El fitoplancton total representado solamente por tres grupos algales, igualmente las clorofitas como dominantes (68%), pero con ausencia de las Bacillariophyta. En el zooplancton, los rotíferos resultaron con la mayor densidad, seguidos de los copépodos y cladóceros. La densidad media zooplanctónica resultó mayor (Ind./L) en E1, pero el valor máximo de biomasa (0,4 g/L) se determinó en E2, donde la cobertura y biomasa vegetal fueron mayores. No hubo diferencias significativas de las abundancias medias del zooplancton entre los estratos, por lo que se trata de ambientes homogéneos.

ABSTRACT

Plankton and vegetation species composition and density, biomass, and their relations with environmental variables and spatial changes were studied in a *estero* (flooding savanna) in La Iguana, Mantecal Apure state, Venezuela. The *estero* was divided by depth gradient in four strata: E1, E2, E3 and E4; The last one being the body of water. Samples were collected in each stratum during the dry-rain season transition. Total species richness was 11, which varied along the gradient of water depth; no species were present in the water body. Vegetation cover varied between 40-74% with *Leersia hexandra* as the dominant species. The standing dead and decomposition (sapropel) biomass were greater than green biomass. Biomass did not differ between the E2 and E3 strata. E1 was more homogeneous strata and different from E2 And E3. Periphyton in four major taxa were present, in order of importance they were: Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanobacteria and Euglenophyta. Total phytoplankton represented only three algal groups; chlorophytes were dominant, and Bacillariophyta were absent. In the zooplankton rotifers presented the highest density followed by copepods and cladocerans. The average density of zooplankton was higher in E1, and the maximum value of biomass was determined in E2. There were no significant differences in mean abundance of zooplankton between the strata, which evidenced a rather homogeneous environment.

Palabras clave: plancton, vegetación, sabana inundable, Venezuela
Keywords: plankton, vegetation, flooding savanna, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Los llanos inundables de Venezuela se encuentran entre los humedales continentales más grandes e importantes de Suramérica (Dugan, 1993; Iriondo, 2004). Se caracterizan por tener una estación lluviosa y una seca, y están dominados básicamente por sabanas que se inundan periódicamente (Mitsch y Gosselink, 2000). El doble juego de las condiciones edáficas y de relieve, junto al de una pluviometría muy abundante y estacional, generan una formación típica de gramíneas con ausencia de un estrato leñoso (Ramia, 1968). En estos humedales se genera una gran variedad de microhábitats y ecotonos (Lowe-MacConnell, 1987), con características particulares que permiten el establecimiento de una amplia diversidad de especies de aves y reptiles, y es el hábitat por excelencia del capibara o chigüire.

Las sabanas inundables del estado Apure han sido ampliamente estudiadas. Respecto a la vegetación se han abordado desde su caracterización y clasificación (Ramia, 1968; Sarmiento y Monasterio, 1969; Sarmiento, 1990), hasta su productividad y producción (Bulla y *col.*, 1980a y b; Bulla y *col.*, 1990; Sarmiento y *col.*, 2004), descomposición (Aparicio y *col.*, 2007), así como la dinámica de la vegetación en respuesta a la hidrología en estos sistemas (Chacón-Moreno y *col.*, 2007). En referencia al plancton, microalgas y perifiton las investigaciones en las sabanas inundables del estado Apure han arrojado resultados pioneros sobre la variación estacional y sucesión del fitoplancton (Taramona, 1981), taxonomía, fluctuaciones temporales, espaciales, sucesión del zooplancton, depredación, producción, diapausa (Montiel y Zoppi de Roa, 1979; Michelangelli y *col.*, 1980; Zoppi de Roa y Michelangelli, 1981; Zoppi de Roa y *col.*, 1985; Jiménez y Zoppi de Roa, 1987; Zoppi de Roa y Vásquez, 1991; Zoppi de Roa, 1994; Zoppi de Roa y *col.*, 1998), y sobre producción primaria de microalgas y perifiton (Salazar, 1996; Salazar y Guerra, 1998).

En las sabanas inundables la distribución de las especies de plantas se relaciona con gradientes ambientales, que pueden reflejar cambios graduales en el régimen de inundación, disponibilidad de agua, gradientes de textura y nutrientes del suelo (Silva y Sarmiento, 1976a y b; San José y *col.*, 1998). La distribución de las especies de plantas a lo largo de

estos gradientes posiblemente generan condiciones ambientales específicas que conducen a la existencia de áreas propicias para la asociación y relaciones directas e indirectas con el plancton, tal como lo reporta entre otros, Zoppi de Roa y *col.* (2002). En los humedales herbáceos, las plantas al no ser consumidas y asimiladas por animales, entran a la cadena de detritos donde son descompuestas, y consumidas por organismos detritívoros (Mitsch y Gosselink, 2007), convirtiéndose así en alimento para el plancton. Asimismo, proporcionan habitats y refugio a la comunidad planctónica, tal como han encontrado Torres (2003) y García-Angarita (2008) en humedales neotropicales.

El objetivo de este trabajo fue analizar en una sabana inundable situada en Mantecal, estado Apure, las relaciones espaciales entre la composición de especies, densidad del plancton (microalgas fitoplanctónicas, perifíticas y zooplancton) y biomasa del zooplancton, con las variables fisicoquímicas del agua y la vegetación acuática, incluyendo su composición y biomasa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación del Área de Estudio. En una sabana (estero) ubicada en el Módulo Experimental Los Militares, denominado Hato La Iguana, en Mantecal, estado Apure (Fig. 1A), se llevó a cabo la presente investigación durante el período de transición sequía-lluvia. Varios autores (Smith y *col.*, 2006; Jongman y *col.*, 2008) han descrito el clima y la geomorfología de las sabanas inundables de Mantecal, las cuales han sido clasificadas dependiendo de la disponibilidad de agua durante el año y el patrón estacional fenológico (Sarmiento, 1990), y están asociadas a diferentes unidades geomorfológicas, denominadas bancos, bajíos y esteros (Ramia, 1968; Chacón-Moreno y *col.*, 2007).

De acuerdo al gradiente de profundidad del agua y la pendiente, el estero se dividió en 3 estratos: E1, E2 y E3, y se incluyó el espejo de agua como E4 (Figs. 1 A y B). Se identificaron las especies de plantas presentes, se colectaron los especímenes botánicos para su identificación taxonómica en el laboratorio y se hizo la descripción fisonómica de la vegetación; así mismo se midió la conductividad, el pH y la profundidad del agua. El componente comunitario incluyó coleccionar tres (3) muestras aleatorias en cada uno de los estratos.

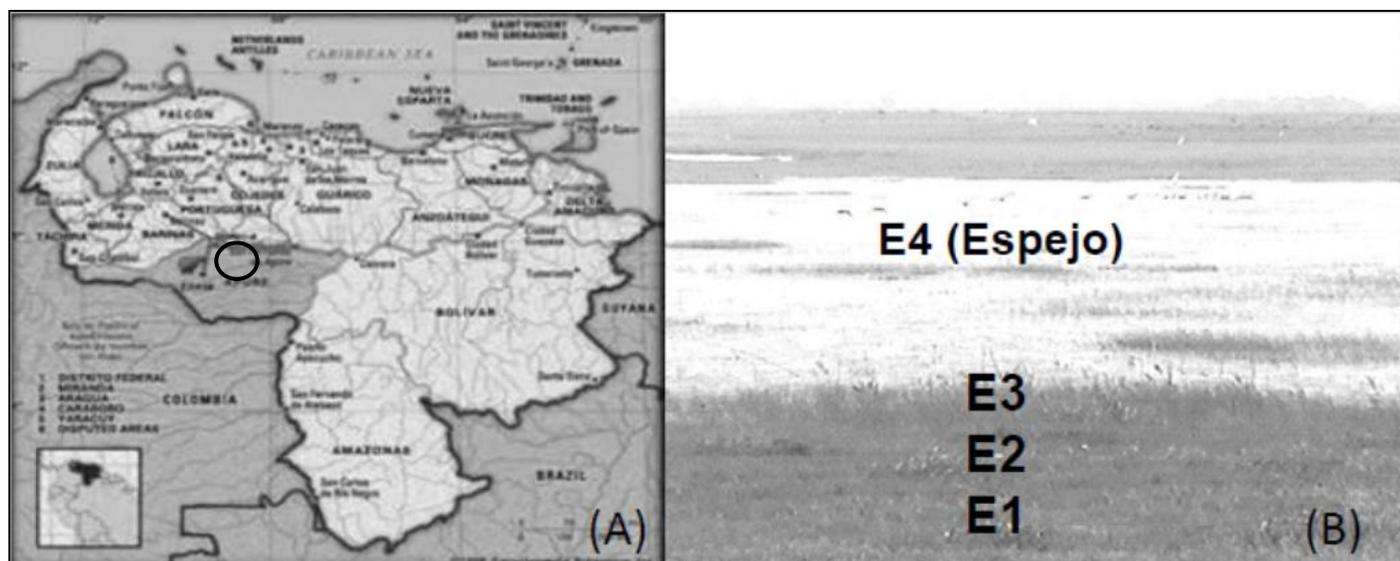


Figura 1. (A) Ubicación relativa de Mantecal (círculo negro), estado Apure; (B) Vista de la sabana inundable mostrando los estratos E1, E2, E3 y E4 (espejo).

Para el estudio de la vegetación, en cada estrato se ubicaron al azar tres cuadratas de 1 m², en las cuales se estimó el porcentaje de la cobertura vegetal por especie y la total. Luego, dentro de cada cuadrata se cosecharon las plantas para estimar la biomasa por estrato y adicionalmente se recolectaron muestras de plantas para el estudio de las comunidades perifíticas asociadas. Paralelamente se recolectaron las muestras de fitoplancton y zooplancton con botella de captación tipo La Motte de 1 L, las primeras se fijaron *in situ* con solución de lugol, y las segundas se preservaron *in situ* con solución de formalina pura.

El material vegetal cosechado fue lavado para eliminar restos de detrito; luego se separó en material verde (hojas), seco (muerto en pie) y muerto en descomposición (sapropel); seguidamente se procedió a secar el material clasificado a 80°C por 48 h, y luego a pesarlo. La biomasa aérea o en pie quedó expresada en biomasa seca por unidad de área (g/m²) (Cronk y Fennessy, 2001). En cuanto a la identificación de las especies botánicas se utilizó la bibliografía disponible para tal fin (Cook, 1990; Velásquez, 1994).

El perifiton se separó de las muestras de vegetación usando el método de raspado con cuchilla y lavado con agua filtrada. Se hicieron las identificaciones taxonómicas de las especies ficológicas que componen

la comunidad del perifiton y se expresaron en células por litro (cel./L). El fitoplancton fue expresado en células por litro (cel/L). El zooplancton se identificó y cuantificó, quedando expresado en individuos por litro (Ind./L). Para la identificación del material planctónico se utilizaron los trabajos de Bourelly (1972), Michelangelli y col. (1980), Zoppi de Roa y col. (1985), Zoppi de Roa y Vásquez (1991), Dussart (1984), Salazar y Guerrero (1998). La biomasa del zooplancton se determinó por el método del peso húmedo (Omori e Ikeda, 1984) quedó expresada en gramos por litro (g/L).

Se hicieron análisis estadísticos descriptivos de los datos de vegetación, el plancton y físicoquímica del agua. Se incluyen las figuras correspondientes (diagramas de caja con prolongaciones, histogramas y diagramas de barras Salama (1987). Para el procesamiento de los datos se usó el paquete Statistica versión 5.5.

RESULTADOS

Profundidad y físicoquímica *in situ* del agua. La profundidad del agua en el estrato E1 tuvo una media de 18 cm, variando entre 10 y 29 cm; para el estrato E2, la profundidad estuvo entre 53 y 58 cm, con media de 56 cm, en E3 la profundidad media fue de 65 cm, con

intervalo entre 63 y 70 cm (Fig. 2A). La conductividad del agua decreció a medida que aumenta la profundidad del agua, con valores que variaron entre 0,135 y 0,74 μS (Fig. 2B). En general, el pH del agua varió poco entre los estratos, con valores entre 5,6 y 6, y media de 5,8.

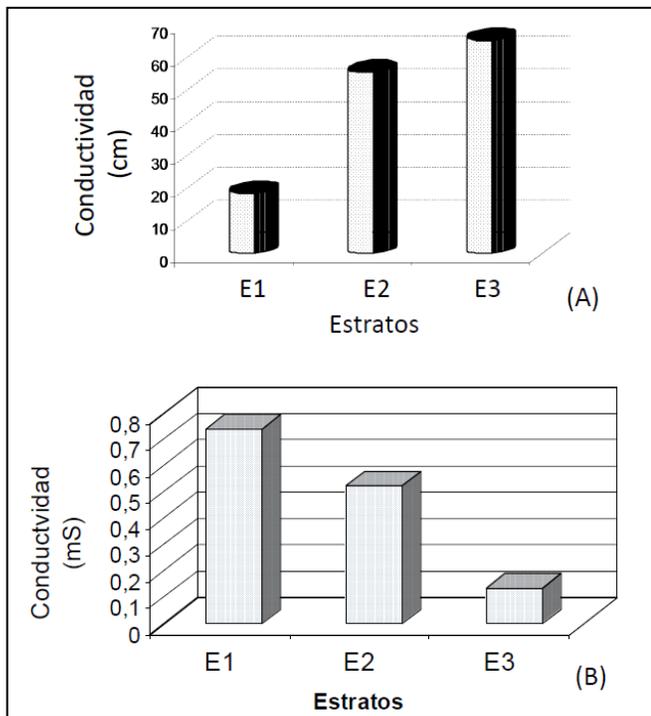


Figura 2. (A) Profundidad (cm) y (B) conductividad (mS) por estrato.

Composición y biomasa de la vegetación. En total se identificaron 11 especies, distribuidas de acuerdo a su forma de vida en emergentes, flotantes arraigadas, flotantes libres, y sumergidas. La riqueza disminuyó con la profundidad del agua. De acuerdo a la cobertura, la especie más importante en el humedal fue *Leerxia hexandra*, cuya abundancia fue menor en el E1, donde *Eichhornia crassipes* está presente con similar cobertura. En el E2 se destaca que además de *L. hexandra*, la abundancia está repartida entre las 8 especies restantes. En el E3, si bien *L. hexandra* es la especie más abundante, *Hymenachne amplexicaulis* aparece como la segunda especie importante en este estrato (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza, cobertura (porcentaje) de especies de plantas y de formas de vida presentes en cada estrato en el Hato La Iguana (Mantecal, estado Apure).

Especies	Formas de Vida	Estratos		
		E1	E2	E3
<i>Echinodorus paniculatus</i>	Emergente	10	5	-
<i>Eichhornia crassipes</i>	Flotante libre	40	-	-
<i>Eichhornia heterosperma</i>	Flotante arraigada	1	-	-
<i>Eleocharis interstincta</i>	Emergente	1	5	1
<i>Eleocharis mutata</i>	Emergente	-	1	-
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	Emergente	1	5	25
<i>Leerxia hexandra</i>	Emergente	40	73	70
<i>Sagittaria guyanensis</i>	Flotante arraigada	1	5	-
<i>Salvinia auriculata</i>	Flotante libre	1	-	-
<i>Thalia trichocalyx</i>	Emergente	1	5	1
<i>Utricularia sp.</i>	Sumergida	1	1	-
Cobertura Total		97	100	97
Riqueza Total (11 especies)		10	9	4

Los datos de los distintos componentes de la biomasa resultaron altamente variables dentro y entre estratos, resultando en que no hubo diferencias estadísticas entre los estratos. En general la biomasa muerta en pie, y en descomposición sobre la superficie del suelo (sapropel), fue mayor que la biomasa verde y la de raíces. La biomasa de raíces fue mayor en el estrato E3, mientras que la verde fue menor en E1 y poco diferente en los estratos E2 y E3; la biomasa muerta en pie y sapropel resultaron mayores en el E2, lo que permite explicar el mayor valor de la biomasa total en dicho estrato (Tabla 2).

Tabla 2. Valores medios y su desviación estándar (\pm) de los componentes de la biomasa (g/m^2) en cada estrato en el Hato La Iguana (Mantecal, estado Apure).

Estratos	Verde	Raíces	Muerto en pie	Sapropel	Muerto Total	Biomasa Total
E1	16 \pm 2	30 \pm 29	39 \pm 1	22 \pm 16	61 \pm 16	107 \pm 24
E2	21 \pm 8	35 \pm 24	127 \pm 107	104 \pm 50	231 \pm 111	287 \pm 124
E3	21 \pm 8	87 \pm 43	97 \pm 61	57 \pm 52	153 \pm 105	262 \pm 139
Media general	20 \pm 6	51 \pm 40	87 \pm 73	61 \pm 51	148 \pm 107	218 \pm 126

En términos de porcentaje, en el E2 la biomasa muerta (muerta en pie y sapropel) alcanzó valores de hasta 90% respecto a la biomasa total. Por su parte la biomasa verde (hojas) tuvo porcentajes <20% de la biomasa total, variando entre 6 y 18%, con su mayor porcentaje en E1. La biomasa de raíces (parámetro poco estimado en ecología de plantas por sus dificultades técnicas) fue menor a 50%, variando entre 6 y 49% de la biomasa total, cuyo porcentaje resultó mayor en el E3 (Fig. 3).

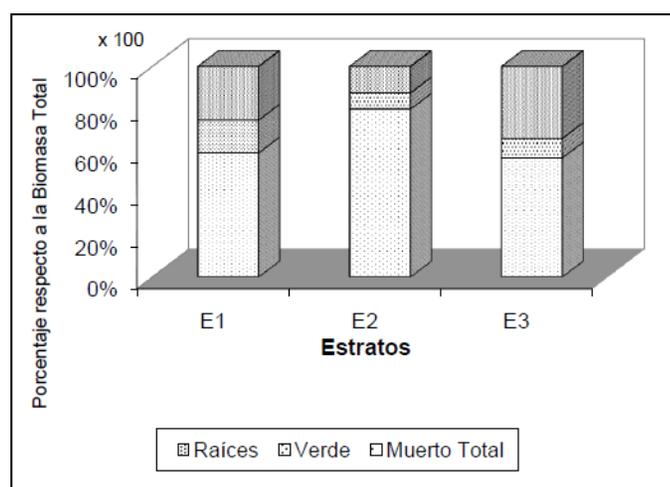


Figura 3. Porcentaje de componentes de biomasa vegetal respecto a la biomasa total en cada estrato.

Comunidades perifíticas y fitoplanctónicas. La importancia relativa de los grupos biológicos varió en función del perifiton y el fitoplancton, así como de los estratos seleccionados. El perifiton se caracterizó por la presencia de cuatro grandes grupos algales, destacándose en orden de importancia las clorofitas o algas verdes (Chlorophyta), seguidas de las diatomeas (Bacillariophyta), las verde-azules o cianobacterias (Cyanobacteria), y por último las euglenofitas (Fig. 4).

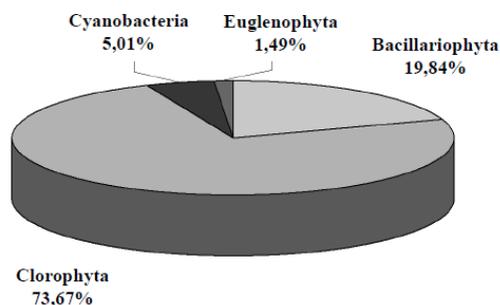


Figura 4. Relación porcentual total de los taxa del perifiton.

La Tabla 3 muestra la presencia de los grupos taxonómicos perifíticos por estrato; el mayor número de especies correspondió a las clorofitas (30 especies en total) con el valor máximo en el estrato E3 (23 especies); cabe mencionar que *Spyrogira tenuissima* (clorofita) resultó la especie más abundante.

Tabla 3. Lista de especies del perifiton por estrato en Hato La Iguaña (Mantecal, Apure).

GRUPOS BIOLÓGICOS/ESPECIES	E1	E2	E3
Bacillariophyta (Diatomeas)			
<i>Denticula</i> sp.	x		
<i>Fragilaria</i> sp.	x	x	x
<i>Fritilaria</i> sp.	x		
<i>Nitzschia</i> sp.		x	
<i>Pinnularia</i> sp.		x	
<i>Pinnularia gibba</i>	x		
<i>Tabellaria</i> sp.			x
Riqueza total (7)	4	3	2
Chlorophyta			
<i>Cladophora</i> sp.	x		
<i>Closterium</i> sp.		x	x
<i>Coelastrum</i> sp.	x		x
<i>Cosmarium contractum</i>			x
<i>Cosmarium itsmodondrum</i>	x		x
<i>Cosmarium pyramidatum</i>			x
<i>Cosmarium</i> sp.	x	x	x
<i>Dynobryon</i> sp.			x
<i>Enastrum evolutum</i>			x
<i>Hyalotheca</i> sp.			x
<i>Microspora</i> sp.			x
<i>Pediastrum</i> sp.			x
<i>Pithophora aldogonia</i>	x		
<i>Pithophora</i> sp.			x
<i>Plectonema</i> sp.	x		
<i>Pleurotaenium rectum</i>	x		
<i>Scenedesmus dimorfus</i>			x
<i>Scenedesmus</i> sp.	x		x
<i>Sphaeroszma laeve</i>			x
<i>Spirogyra fragilissima</i>	x	x	
<i>Spirogyra tenuissima</i>			x
<i>Staurastrum</i> sp.1			x
<i>Staurastrum</i> sp.2			x
<i>Stauroidesmus lobatus</i>			x
<i>Stauroidesmus</i> sp.		x	x
<i>Stauroidesmus venezuelensis</i>			x
<i>Teilingia granulata</i>			x
<i>Ulothrix</i> sp.	x	x	
<i>Volvox</i> sp.	x		
<i>Xantidium</i> sp.			x
Riqueza total (30)	11	5	23
Cyanobacteria			
<i>Microcystis aeruginosa</i>			x
<i>Microcystis</i> sp.			x
<i>Oscillatoria</i> sp.	x		
Riqueza total (3)	1	0	2
Euglenophyta			
<i>Trachelomona superba</i>	x		
<i>Trachelomona hispida</i>	x		
<i>Euglena</i> sp.	x	x	
<i>Phacus acuminatus</i>	x		
Riqueza total (4)	4	1	0
Riqueza total perifiton (44)	20	9	27

La densidad de individuos totales por grupo algal del perifiton presentó fluctuaciones espaciales, destacándose que las clorofitas como la división que mostró mayores cambios en relación al resto de los taxa, con un aumento en E3. Las diatomeas revelaron un incremento gradual hacia E3. La abundancia y número total de las especies del perifiton aumentan con el incremento de profundidad del agua (E3) (Tabla 3, Fig. 5), sin evidenciar relación con la biomasa y cobertura vegetal.

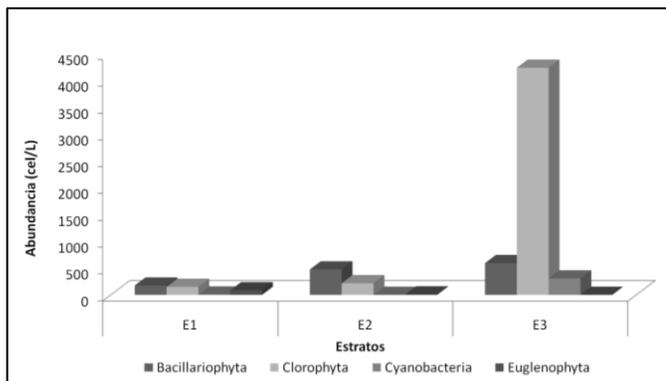


Figura 5. Abundancia de los taxa del perifiton en los estratos E1, E2 y E3.

La composición porcentual total de los diferentes taxa fitoplanctónicos, a diferencia del perifiton, estuvo representado solamente por tres grupos algales, resaltando igualmente las clorofitas como dominantes (68%), seguidas de las cianobacterias, muy baja proporción de las euglenofitas, con ausencia de las diatomeas (Fig. 6).

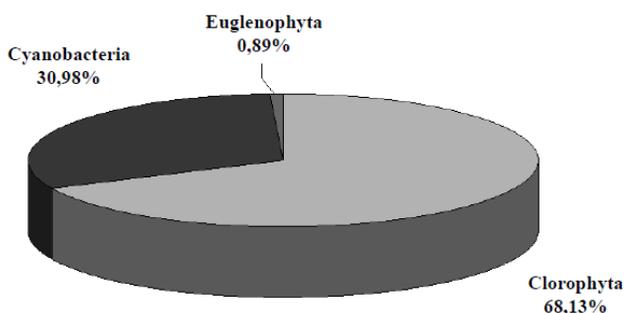


Figura 6. Relación porcentual de los taxa fitoplanctónicos.

La Tabla 4 muestra las diferentes divisiones y especies fitoplanctónicas presentes en los tres estratos, destacándose que la riqueza total del fitoplancton aumenta con la profundidad del agua. La cianobacteria *Mycrocystis robusta* apareció en los tres estratos.

Tabla 4. Especies fitoplanctónicas por estrato del Hato La Iguana (Mantecal, Apure).

GRUPOS BIOLÓGICOS/ESPECIES	E1	E2	E3
Chlorophyta			
<i>Closterium</i> sp1	x		x
<i>Closterium</i> sp2	x	x	x
<i>Coelastrum cambricum</i>	x	x	
<i>Cosmarium contractum</i>		x	x
<i>Cosmarium istmodondrum</i>	x	x	x
<i>Cosmarium</i> sp1		x	
<i>Cosmarium</i> sp2 (pequeño)	x	x	x
<i>Euastrum evolutum</i>	x	x	
<i>Pleurotaenium rectum</i>	x		
<i>Rivularia planctonica</i>		x	
<i>Scenedesmus</i> sp.	x	x	x
<i>Sphaerocystis</i> sp.			x
<i>Sphaeroszma laeve</i>			x
<i>Spirogyra tennissima</i>	x		x
<i>Staurastrum leptacanthum</i>			x
<i>Staurastrum nuticum</i>		x	x
<i>Staurastrum setigerum</i>		x	
<i>Staurastrum</i> sp1	x	x	x
<i>Staurastrum</i> sp2		x	x
<i>Staurastrum trifidum</i>		x	x
<i>Stauroidesmus aureolatum</i>		x	x
<i>Stauroidesmus lobatus</i>		x	x
<i>Stauroidesmus</i> sp1		x	x
<i>Stauroidesmus</i> sp2			x
<i>Stauroidesmus venezuelensis</i>		x	
<i>Ulothrix</i> sp.	x		x
<i>Volvox</i> sp.	x		
<i>Xanthidium antilopaeum</i>		x	
<i>Xanthidium mamillosum</i>		x	
Riqueza total (29)	12	20	19
Cyanobacteria			
<i>Aphanothece</i> sp.		x	
<i>Chroococcus limeticus</i>		x	
<i>Sphaerocystis</i> sp.			x
<i>Oscillatoria</i> sp.	x	x	
<i>Mycrocystis robusta</i>	x	x	x
<i>Mycrocystis aeruginosa</i>			x
<i>Dimorphococcus lunatus</i>		x	
Riqueza total (7)	2	5	3
Euglenophyta			
<i>Microcolens</i> sp.			x
<i>Phacus pleuronectes</i>	x		x
<i>Trachelomona hispida</i>	x		
Riqueza total (3)	2	0	2
Riqueza total fitoplancton (39)	16	25	24

La densidad de individuos totales del fitoplancton presentó fluctuaciones espaciales entre los estratos; al comparar la densidad de individuos totales de los tres taxa encontrados, donde las clorofitas resaltan en los

estratos E2 y E3. Por su parte, las cianobacterias resultaron abundantes solamente en el estrato E2. Los resultados indican que las clorofitas y cianobacterias constituyeron las microalgas mayores fluctuaciones espaciales en su densidad (Fig. 7).

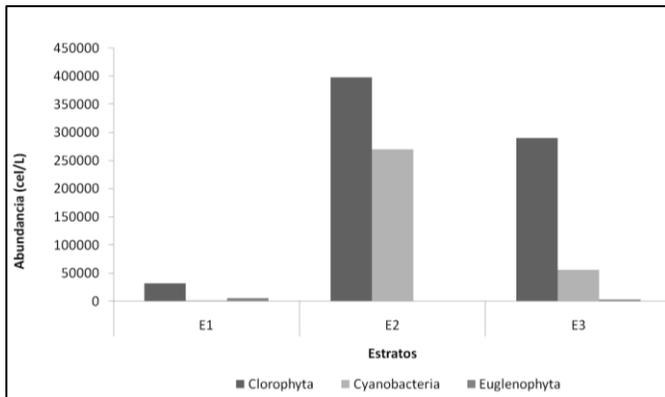


Figura 7. Abundancia de los taxa del fitoplancton en los estratos E1, E2 y E3.

Comunidades zooplanctónicas. La comunidad zooplanctónica estuvo integrada en orden de importancia por los rotíferos, cladóceros y copépodos, seguidos en muy baja representación por los rizópodos, ostrácodos y nemátodos. Al tomar en cuenta solamente la composición porcentual de los tres grandes taxones del zooplancton y de los rizópodos, destaca la dominancia de los rotíferos con 45% seguidos de los copépodos (35%) y los cladóceros (20%); los rizópodos tuvieron porcentajes < 1%.

Rotíferos. Dado que los rotíferos constituyeron el grupo más importante dentro de la comunidad zooplanctónica se determinó su densidad a lo largo del gradiente de profundidad del agua. La densidad media de los rotíferos fue relativamente similar en la mayoría de los estratos, con excepción de E1. La mayor abundancia ocurrió en el estrato E3 (Fig. 8). En la Tabla 5 se muestra la presencia de las especies de rotíferos, como destacado componente zooplanctónico, en el cual ocurrió el mayor número de especies (47), con quince (15) nuevos registros para Mantecal. El número total de especies de rotíferos resultó mayor en el estrato E2 (27 especies), y algo similares en los otros estratos. En cuanto a la presencia de las especies *Lecane bulla*, *Polyarthra vulgaris*, *Trichocerca braziliensis* y *T. similis grandis*, estuvieron

presentes en todos los estratos, aunque con abundancia variables entre ellas. Adicionalmente se puede mencionar que *Lecane leontina*, *Mytilina ventralis* f. *macracantha*, fueron las especies más abundantes en el estrato E2; y *Trichocerca braziliensis*, *Lecane bulla* y *Sinantherina spinosa* en E3. Además del componente característico de especies de ambientes litorales, destaca la especie pelágica *Keratella lenzi* presente en E2, (Tabla 5).

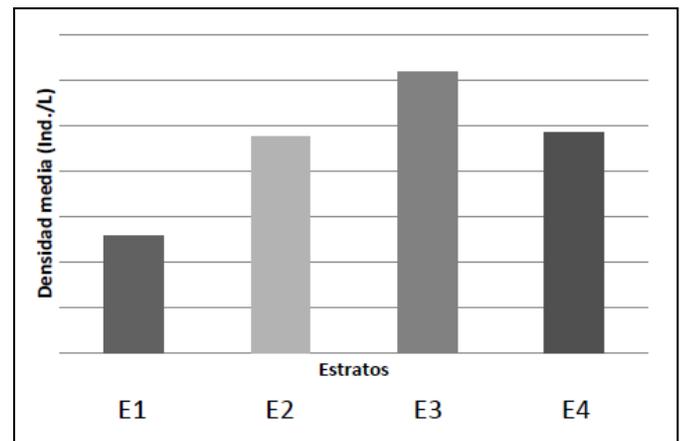


Figura 8. Densidad media de rotíferos en los estratos E1, E2, E3 y E4 (Espejo de agua).

Cladóceros y copépodos. La Tabla 6 muestra la presencia de los cladóceros y copépodos y componentes menores del zooplancton, destacando los cladóceros con diez (10) especies y los copépodos con seis (6) especies. Los rizópodos, nemátodos y ostrácodos aparecieron en todas las muestras, pero con poca representación. En referencia al número de especies de cladóceros por estrato, la mayoría ocurrió en E3 (10 especies), en el resto el número de especies muy parecido. Los cladóceros, *Macrothrix* grupo *triserealis*, *Diaphanosoma birgei*, *Moina minuta* y *Pseudosida bidentata* resultaron presentes en todos los estratos. *Moinodaphnia macleayi*, *M. triserealis* y *Chydorus pubescens* con una destacable densidad en E1; *Diaphanosoma birgei* en E2. Es interesante mencionar la presencia de hembras sexuales portando efipios, estrategia que adoptan ciertos cladóceros para que una vez iniciado el período de lluvia estos huevos que resisten la sequía eclosionen y de esto modo garantizar su continuidad en la comunidad.

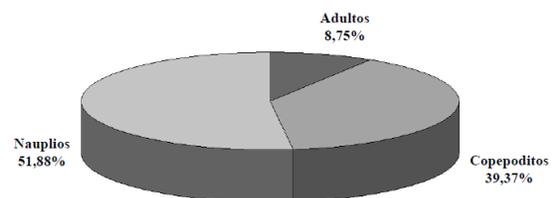
Tabla 5. Especies de rotíferos por estrato en Hato La Iguana (Mantecal, Apure). * 1er registro para Mantecal.

Grupos biológicos/Especies	Espejo de agua				Primer Registro
	E1	E2	E3	E4	
Rotifera					
<i>Brachionus quadridentatus mirabilis</i>			x		
<i>Cephalodella forficula</i>		x			*
<i>Colurella uncinata uncinata</i>		x	x	x	*
<i>Euchlanis dilatata</i>		x	x		
<i>Euchlanis incisa</i>	x	x			
<i>Keratella lenzi</i>		x		x	
<i>Lecane arcuata</i>				x	*
<i>Lecane bulla</i>	x	x	x	x	
<i>Lecane cornuta</i>	x	x			
<i>Lecane curvicornis f. nitida</i>	x			x	
<i>Lecane doryssa</i>		x			
<i>Lecane furcata</i>		x			*
<i>Lecane halyclista</i>		x			
<i>Lecane inermis</i>			x		*
<i>Lecane leontina</i>	x	x	x		
<i>Lecane ludwigi</i>		x		x	
<i>Lecane ludwigi f. ohioensis</i>		x			*
<i>Lecane lunaris</i>	x				
<i>Lecane papuana</i>	x			x	
<i>Lecane pyriformis</i>		x			*
<i>Lecane quadridentata</i>	x		x		
<i>Lecane signifera f. ploenensis</i>		x			
<i>Lecane ungulata</i>	x	x	x		
<i>Lepadella acuminata</i>				x	*
<i>Lepadella rhomboides</i>				x	
<i>Lepadella patella</i>	x	x			
<i>Lepadella sp.</i>				x	
<i>Macrochaetus sericus</i>		x			
<i>Manfredium eudactylota</i>	x				
<i>Monommata sp.</i>			x		
<i>Mytilina michelangellii</i>	x	x			
<i>Mytilina ventralis f. macracantha</i>		x	x		
<i>Plationus macracanthus</i>		x	x	x	
<i>Plationus patulus</i>	x	x	x		
<i>Platylas leloupi</i>	x			x	*
<i>Platylas quadricornis brevispinus</i>	x				*
<i>Polyarthra dolychoptera</i>				x	*
<i>Polyarthra remata</i>	x		x	x	*
<i>Polyarthra vulgaris</i>	x	x	x	x	
<i>Sinantherina spinosa</i>	x	x	x		
<i>Testudinella patina dendradena</i>	x				
<i>Testudinella mucronata</i>			x		*
<i>Trichocerca bicristata</i>		x		x	
<i>Trichocerca bidens</i>			x		*
<i>Trichocerca braziliensis</i>	x	x	x	x	
<i>Trichocerca similis grandis</i>	x	x	x	x	*
<i>Trichocerca tenuior</i>			x	x	
Riqueza Total de Especies: 47	21	27	20	19	15

Tabla 6. Lista de especies de cladóceros, copépodos y otros taxa presentes (x) en cada estrato del Hato La Iguana (Mantecal, Apure). E4 = Espejo de Agua.

Grupos biológicos/ Especies	Espejo de Agua			
	E1	E2	E3	E4
Cladocera				
<i>Chydorus barroisi</i>	x	x	x	x
<i>Chydorus eurynotus</i>			x	x
<i>Chydorus pubescens</i>	x	x	x	
<i>Diaphanosoma birgei</i>	x	x	x	x
<i>Llyocryptus spinifer</i>		x	x	
<i>Macrothrix grupo triserealis</i>	x	x	x	x
<i>Moina minuta</i>	x	x	x	x
<i>Moinadaphnia macleayi</i>	x	x	x	
<i>Oxyurella longicaudis</i>	x			
<i>Pseudosida bidentata</i>	x		x	x
Riqueza Total de Especies: 10	8	7	9	6
Copepoda				
Copepoditos	x	x	x	x
Nauplios	x	x	x	x
<i>Ectocyclops rusbescens</i>		x		
<i>Mesocyclops longisetus</i>	x	x	x	x
<i>Microcyclops anceps</i>	x	x	x	
<i>Microcyclops varicans</i>	x	x	x	x
<i>Notodiptomus henseni</i>			x	
<i>Prionodiptomus colombiensis</i>			x	x
Riqueza Total de Especies: 6	3	4	5	3
Rhizopoda	x	x	x	x
Nematoda	x	x	x	x
Ostracoda	x	x	x	
Riqueza Total : 16				

A los cladóceros le sucedieron los copépodos, con el mayor número de especies (6 especies) en el estrato E3 (Tabla 6). En los copépodos, *Microcyclops varicans*, *Mesocyclops longisetus* y *Prionodiptomus colombiensis* resultaron las especies dominantes en todos los estratos. Es importante señalar la presencia de hembras ovadas y de los dos estadios prematuros de los copépodos (nauplios y copepoditos). En este sentido, la estructura etaria de los copépodos se caracterizó por un predominio de nauplios (52%), seguidos de los copepoditos y los adultos (Fig. 9). Como una observación complementaria, en el estrato E1 los adultos destacaron por su abundancia.

**Figura 9.** Estructura etaria de los copépodos (adultos, copepoditos y nauplios).

Abundancia del zooplancton. La abundancia media del zooplancton mostró una tendencia de fluctuaciones ligeras entre los cuatro estratos, con valores superiores en E1 seguido de E3 (Fig. 10).

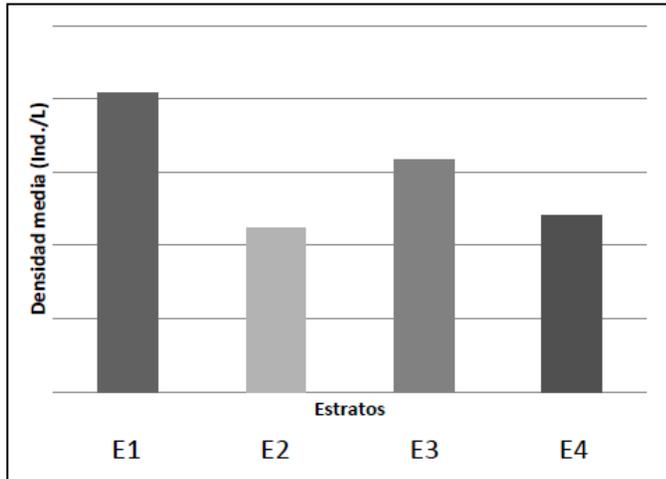


Figura 10. Densidad media del zooplancton en los estratos E1, E2, E3 y E4 (Espejo de agua).

Las comparaciones entre las abundancias medias de zooplancton a través del gráfico de cajas muestran que no hay diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) entre los estratos, por lo que se trata de ambientes homogéneos. En general, los datos presentaron gran dispersión, principalmente en E1 y el menos variable corresponde a E2 (Fig. 11).

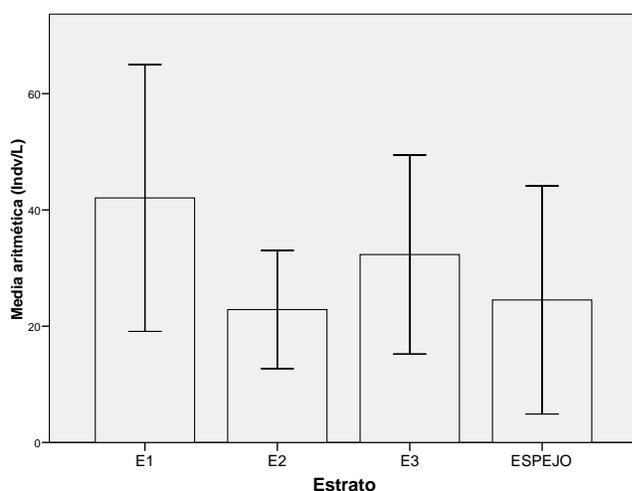


Figura 11. Diagrama de cajas con prolongación de abundancias medias con los intervalos de confianza para los estratos E1, E2, E3 y E4 (Espejo de agua).

En cuanto a los grupos zooplanctónicos más representativos, un nuevo gráfico de cajas permite observar que existen diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) entre las medias poblacionales de cladóceros y copépodos, pero no así entre rotíferos y los dos grupos anteriores. Por otra parte, al relacionar las medias poblacionales de estos tres grupos se tiene que el taxón más abundante y variable lo constituyen los cladóceros, mientras que el segundo grupo en importancia es el de los rotíferos y finalmente los copépodos con los valores medios menores. El error estándar resultó bajo en copépodos y rotíferos indicando que se trata de dos grupos homogéneos, mientras que los cladóceros se constituyeron en el más heterogéneo por su gran dispersión de datos (Fig. 12).

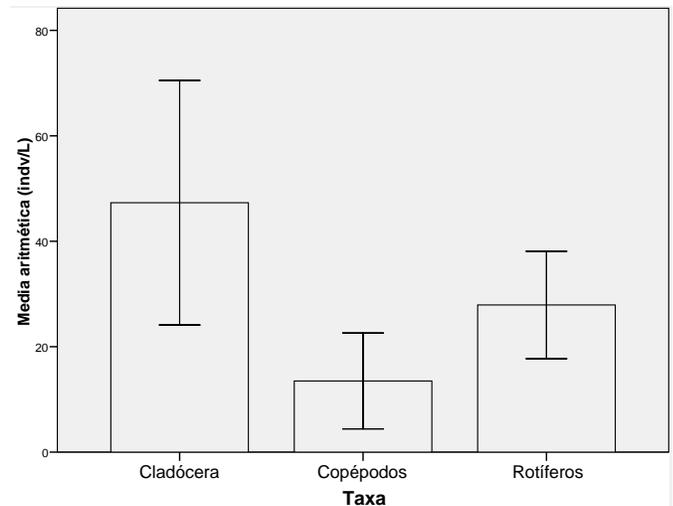


Figura 12. Diagrama de cajas con prolongación para los tres grupos zooplanctónicos.

Una medida complementaria a la abundancia, riqueza y composición de especies es la biomasa, la cual es una variable que indica la producción y el aporte energético del zooplancton a los otros niveles de la trama trófica de los ecosistemas acuáticos. La biomasa zooplanctónica total respecto a los estratos evidencia que el valor máximo se halló en el estrato E2 (aprox. 0,4 g/L), seguido de E1 con un decrecimiento hacia E4 (espejo de agua) (Fig. 13).

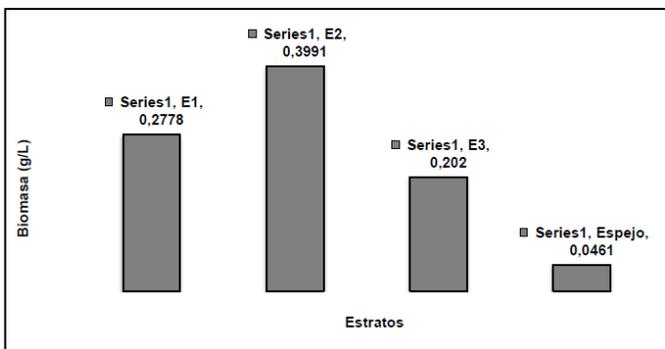


Figura 13. Valores de biomasa para todos los estratos.

DISCUSIÓN

Composición de especies y biomasa de la vegetación. El régimen de inundación es el factor más importante que controla el crecimiento y la composición de especies en humedales. En estos sistemas los cambios en la profundidad del agua influyen grandemente sobre procesos ecológicos como germinación de semillas, crecimiento, productividad, descomposición y dinámica de nutrientes. A través de estos procesos, los patrones de variaciones en la profundidad del agua (estacional, anual y a largo plazo) pueden determinar la estructura de las comunidades y sucesión en estos ecosistemas (Mitsch y Gosselink, 2007). El hidroperíodo (duración, frecuencia y profundidad del agua) limita o estimula la riqueza de especies, puesto que actúa seleccionando plantas tolerantes y excluye a las intolerantes a la inundación (Mitsch y Gosselink, 2007). Los suelos saturados, con los subsecuentes cambios en la disponibilidad de oxígeno y otras condiciones químicas limita el número y tipo de especies enraizadas que pueden sobrevivir en estos ambientes (Mitsch y Gosselink, 2007).

La riqueza total de especies hallada, al compararla con otros resultados provenientes de ambientes acuáticos de Venezuela, la misma resultó baja, sólo comparable a los valores de algunas lagunas andinas, en donde la riqueza total varió entre 3 y 25 especies, con una media de 12 especies (Gordon y Polanco, 2005). Martín (2000) en un pantano herbáceo estacional situado entre los estados Guárico y Apure, halló que la riqueza total fue de 28 especies en la temporada de lluvia y 15 especies en la de sequía (Martín, 2000). Por su parte Ramia (1980), en las sabanas de Arichuna (Bajo Apure), encontró una riqueza total de 33 especies

a lo largo de tres perfiles topográficos que abarcaban las unidades fisiográficas: lagunas, estero, bajío y banco. Este trabajo se realizó en la temporada sequía – lluvia, período en el cual posiblemente gran parte de las especies flotantes libres y arraigadas aún no habían germinado.

En cuanto a los cambios en la riqueza de especies evidenciados con el gradiente de profundidad, se tiene que Martín (2000) encontró que la riqueza total de especies no cambia sustancialmente a lo largo del gradiente de profundidad durante la temporada de lluvia, no así la composición de especies y de formas de vida, disminuyendo la riqueza de especies emergentes con la profundidad del agua, lo cual coincide con lo encontrado en este trabajo. Ramia (1980), en tres transectos ubicados a lo largo del gradiente de humedad en esteros de las sabanas de Arichuna, encontró que la riqueza y composición de especies variaba dependiendo de las características locales (textura del suelo, pH, nutrientes y profundidad del agua) en cada transecto, así la riqueza promedio varió entre 5 y 12 especies, con un promedio total de 8 especies, a su vez, en una transecto la riqueza se mantiene más o menos constante, en las otras dos disminuye o aumenta con la profundidad del agua. En la zona de estudio, si bien la riqueza y formas de vida cambiaron con la profundidad del agua, el porcentaje de la cobertura total varió poco entre los estratos.

La dominancia de las especies en las sabanas inundables del estado Apure cambia dependiendo de la unidad geomorfológica (banco, bajío y estero) donde se encuentran (Chacón-Moreno, 2007). En el área de estudio la especie dominante fue *Leerxia hexandra* con cobertura que varió entre 40 y 73% dependiendo de la profundidad del agua. Velásquez (1994) indicó que en las sabanas inundables es común encontrar a *L. hexandra* como una de las especies dominantes, acompañada de *Hymenachne amplexicaulis*; en este caso la cobertura de *H. amplexicaulis* resultó baja, pero aumentó con la profundidad del agua. Ramia (1980) reportó que la abundancia de las especies cambió con la profundidad, y a su vez que *L. hexandra* era dominante a profundidades promedio entre 5 y 18 cm, mientras que *H. amplexicaulis* lo era a niveles de agua mayores a los 50 cm. Bulla y col. (1990) señaló que a medida que la profundidad del agua se estabiliza, tal como ocurre en sabanas moduladas, la especie dominante era *H. amplexicaulis*. Chacón-Moreno y col. (2007) halló en una sabana semiestacional, ubicada en un estero (Hato El Frío, estado Apure) que *L. hexandra* predomina sobre

otras especies de plantas y que *Hymenachne amplexicaulis* y *Eleocharis interstincta* estaban presentes con altos valores de frecuencia y cobertura; a su vez indicó que la duración del agua en el suelo es el factor principal que controla la distribución de las plantas en las sabanas inundables, las cuales no se sobrepone en su distribución, y determina la respuesta ecológica del ecosistema.

Los datos de biomasa y PPNA son importantes para establecer modelos de energía y flujos de nutrientes y carbono dentro del ecosistema (Bradbury y Grace, 1983). Sin embargo, los resultados de biomasa, productividad y producción anual en muchos casos no son comparables, entre otras causas por diferencias en la metodología, tiempo y especie estudiada, así como diferencias en los factores (nutrientes, luz, temperatura, hidrología, herbivoría o suelos) que regulan el crecimiento de las plantas, aspectos que permiten explicar los contrastes en los valores de biomasa total y sus distintos componentes dentro y entre humedales (Finlayson, 1991, Cronk y Fennessy, 2001). Varios autores, entre otros Bulla y col. (1980b), Gordon y Velásquez (1989), Cronk y Fennessy (2001), Gordon y Feo (2007), Gordon y col. (2007), han reportado que la profundidad y sus cambios estacionales afectan la distribución de la biomasa y la estructura de la misma.

Al respecto, Sarmiento y col. (2004) reportaron que las especies más importantes (entre ellas *Leersia hexandra*) en una sabana hiperestacional en un estero del estado Apure (Hato El Frío) tuvieron un similar patrón de crecimiento, alcanzando su pico de biomasa hacia el final de la temporada de lluvias, y casi desapareciendo durante los 4 meses de sequía. Gordon y Feo (2007) hallaron que la biomasa total y de hojas de *Hymenachne amplexicaulis* aumentaron durante el primer pico de inundación, mientras que en el mes de máxima inundación, la biomasa total y sus componentes decrecieron sensiblemente. Gordon y Velásquez (1989) determinaron en *Eleocharis interstincta* que la mayor biomasa total se determinó en el período seco, pero la mayor biomasa viva se estimó durante la época de inundación. Por su parte, Kirkman y Sharitz (1993) encontraron en *Panicum hemitomon* y *Leersia hexandra* que la biomasa aérea fue mayor en condiciones de inundación. En este trabajo sólo se evidencian cambios en la biomasa con el gradiente de profundidad del agua, con los valores mayores de biomasa total y biomasa en pie en profundidades del agua entre 53 y 58 cm.

Los resultados muestran también cambios en la estructura de la biomasa con el gradiente de profundidad del agua. Los distintos componentes de la biomasa resultaron altamente variables dentro y entre estratos, lo que se tradujo en que no haya diferencias estadísticas entre los estratos. En general la biomasa muerta en pie y en descomposición (sapropel) fue mayor que la biomasa verde y la de raíces. La biomasa de raíces fue mayor en el estrato E3, mientras que la verde fue menor en E1 y poco diferente en los estratos E2 y E3; la biomasa muerta en pie y sapropel resultaron mayores en el E2, lo que permite explicar el mayor valor de la biomasa total en dicho estrato. En términos de porcentaje, en E2 la biomasa muerta total (muerta en pie y sapropel) alcanzó valores de hasta 90% respecto a la biomasa total. Por su parte la biomasa verde (hojas) tuvo porcentajes < 20 % de la biomasa total, variando entre 6 y 18%, con su mayor porcentaje en E1.

La biomasa de raíces < 50%, variando entre 6 y 49 % de la biomasa total, aumentó en términos absolutos y porcentuales en E3, zona con mayor profundidad (media: 65 cm; intervalo: 63 - 70 cm). Los mecanismos de tolerancia a la inundación incluyen plasticidad morfológica y modificación en el patrón de distribución de los recursos energéticos (biomasa aérea, biomasa subterránea), lo que facilita la supervivencia de las plantas en un amplio intervalo de cambios en la profundidad del agua (Coops y col., 1996). Los ajustes morfológicos a la inundación incluyen cambios en las características biométricas (respuestas de acomodación) (Cronk y Fennessy, 2001; Gordon y Feo, 2007; Gordon y col., 2007), formación raíces adventicias y de un sistema radical superficial o poco profundo y cambios en la relación raíz/vástago (Mitsch y Gosselink, 2007). Fenster (1997) y Gordon y col. (2000) reportaron que el aumento en la profundidad del agua se traduce en incrementos en la densidad y biomasa de raíces.

Comunidades perifíticas y fitoplanctónicas. La abundancia del perifiton, en general, se encontró dentro de los intervalos de abundancia observados en otros trabajos realizados en la zona. Salazar (1996) destacó estas concentraciones de microalgas y además mencionó a las clorofitas, en especial las desmidiales, como el grupo predominante del perifiton en el cuerpo de agua.

De acuerdo a la distribución espacial del perifiton, la abundancia del grupo aumentó con la profundidad y, como era de esperarse, hubo un incremento de las microalgas a medida que aumentó la cobertura vegetal, debido a que las microalgas presentan estructuras

especializadas para la fijación al sustrato. Del mismo modo, las diatomeas encontradas también presentan estas características, de allí se explica su abundancia en vegetación con gran cobertura.

Aparentemente se puede inferir que hay una relación entre la densidad fitoplanctónica y la biomasa vegetal. El fitoplancton de este cuerpo de agua se caracterizó por tener una composición elevada de clorofitas, especialmente en los estratos estudiados más profundos, donde la cobertura vegetal aumentó de E2 a E3, lo que indica que el fitoplancton no estuvo limitado en forma parcial a la distribución de luz en el humedal, tampoco al régimen hidrológico que por evaporación del cuerpo de agua produce mayor concentración en las zonas libres de vegetación. Esto coincide con muchos autores que destacan que esos aumentos en la abundancia del fitoplancton son comunes en los sistemas lénticos bajo condiciones de alta insolación, altas temperaturas, estabilidad de la columna de agua y calma de los vientos (Pizzolon, 1996). Los niveles de biomasa y productividad fitoplanctónica de estos cuerpos de agua dependen de varios factores físicos, químicos y biológicos que interactúan entre sí, y que a su vez son funciones de los regímenes hidrológico y climático, el tamaño y la naturaleza de la vertiente, de la morfología del lecho del cuerpo de agua, de la naturaleza y volumen de sus tributarios y de la estructura de la trama trófica (Kimmel y col., 1990).

Comunidades zooplanctónicas. Dentro de la comunidad zooplanctónica, los rotíferos se destacaron debido a que las especies encontradas presentan amplia distribución geográfica y la taxocenosis es característica de ambientes litorales lacustrinos, siendo los géneros *Lecane* (35%), *Trichocerca* (14%) y *Lepadella* (7%) los mejor representados por el número de especies. El estrato E1 favoreció el desarrollo de las especies *Lecane leontina*, *L. ungulata*, *L. bulla*, *Sinantherina spinosa* y *Trichocerca similis grandis*. En el estrato E2 hubo un incremento de la abundancia de las especies *Euchlanis dilatata*, *Lecane bulla* y *S. spinosa*, mientras que las especies *L. leontina*, *L. ungulata*, *Mytilina ventralis* f. *macracantha* y *Trichocerca braziliensis* se destacaron en la zona. En el estrato E3 se presentó como el más favorable para el desarrollo y permanencia de la mayoría de las especies registradas, algunas de ellas solamente presentes en este estrato. En el espejo se encontró una mayor abundancia de las tres especies del género *Polyarthra*, *Keratella lenzi* y *Trichocerca similis grandis*, lo que se corresponde con sus hábitos pelágicos.

Continuando con los rotíferos, dadas las diferencias encontradas entre los tres estratos con vegetación, se puede señalar que la presencia de la mayoría de las especies en E3 puede deberse a que se trata de un ambiente rico en alimentos finos en descomposición (detrito) y microorganismos (algas unicelulares, protozoarios, etc.) suspendidos, ítems que forman parte importante de su alimentación. El rotífero *Sinantherina* se caracteriza por ser micrófaga (no depredadora). Los individuos pueden ser solitarios y adherirse temporalmente a la vegetación acuática, así como formar colonias libres, de allí que es posible encontrarlos formando parte del plancton, tanto en los ambientes litorales como en los pelágicos. Su gran abundancia en todas las estaciones podría indicar aguas con gran carga de materia orgánica en suspensión, así como la presencia de numerosos microorganismos. Las especies pelágicas *Polyarthra vulgaris* y *P. remata* encontradas en E1 y *Keratella lenzi* en E2 son indicios de la inclusión de esas especies provenientes del espejo de agua, como lo menciona Pardo (2003).

Al tomar en cuenta la dominancia de los rotíferos, se pudo notar que la densidad media del zooplancton ocurrida en la mayoría de los estratos (de E2 a E4) estuvo relacionada en parte con una mayor concentración de rotíferos. Hay que considerar que todas las especies de rotíferos e inclusive los nuevos registros para Mantecal se han mencionado previamente para la Cuenca del río Orinoco (Zoppi de Roa y col., 1993; Vásquez y col., 1998; Pardo, 2003). Por otro lado, hay que destacar que la dominancia de la densidad zooplanctónica ocurrida en el estrato E1 se debió en parte a la abundancia mayor de los cladóceros sobre los rotíferos.

La riqueza de especies de cladóceros y copépodos en el estrato E3 es consecuencia de la inclusión de especies del ambiente pelágico, es decir, del estrato 4 (espejo de agua), especialmente los calanoides *Notodiaptomus henseni* y *Prionodiaptomus colombiensis* y los cladóceros *Diaphanosoma birgei*, *Pseudosida bidentata* y *Moina minuta*. Las especies de cladóceros y copépodos identificadas en este trabajo han sido mencionadas para Mantecal (Zoppi de Roa y col., 1985; Zoppi de Roa y Vásquez, 1991; Zoppi de Roa, 1994a y b); sin embargo, la riqueza de especies encontrada resultó en proporciones menores. Para garantizar la continuidad en el período de lluvias, se debe destacar la presencia de hembras sexuales con epipios, observaciones igualmente mencionadas en el trabajo de Jiménez y Zoppi de Roa (1987).

Un aspecto destacable en los copépodos es su estructura etaria, la cual presentó variaciones porcentuales, destacando a los nauplios con porcentajes superiores al 50%, seguidos por los copepoditos y los adultos, resultados esperados por los investigadores, ya que están muy relacionados con el período de estudio. Los valores generales de biomasa no guardan una relación concomitante con las abundancias en cada estrato, posiblemente debido al tipo de zooplancton encontrado en cada localidad. El incremento de biomasa en E2 podría estar relacionado con el mayor número de especies de gran tamaño y la abundancia de cladóceros.

AGRADECIMIENTOS

Al CDCH por el financiamiento del Proyecto N° 03-31-4795-2000. A la Dra. María José Pardo por la identificación de rotíferos. A los licenciados Rubén Torres, María Reyes y Sergio Pacheco, a los Técnicos Químicos Alexander Yaguaramay y Fernando Ramos, agradecemos a todos ellos su participación valiosa en el trabajo de campo y de laboratorio. Al Lic. Jorge Zegarra por la revisión del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Aparicio R., M. González-Ronquillo, R. Torres, L. Astudillo, L. Córdova y J. Carrasquel. 2007. Degradabilidad de los pastos lambedora (*Leersia hexandra*) y paja de agua (*Hymenachne amplexicaulis*) en cuatro épocas del año de una sabana inundable del estado Apure, Venezuela. *Zoot. Trop.* 25(3):225-228.
- Bradbury, I. K. y J. Grace. 1983. Primary production in wetlands. En: *Ecosystems of the world. 4A. Mires, swamp, bog, fen and moor* (Gore A.J.P., Ed.), Elsevier, Amsterdam. Cap. 4A: 285-310.
- Bourrelly, P. 1972. *Les algues d'eau Douce. I: Les Algues Vertes*. De. N. Boubée 572 pp.
- Bulla, L., R. Miranda y J. Pacheco. 1980a. Producción, descomposición, flujo de materia orgánica en una sabana de banco del Módulo Experimental de Mantecal (estado Apure, Venezuela). *Acta Cient. Venez.* 31:331-338.
- Bulla, L., R. Miranda y J. Pacheco. 1980b. Ciclo estacional de la biomasa verde, muerta y raíces en una sabana inundada de estero en Mantecal (Venezuela). *Acta Cient. Venez.* 31:339-344.
- Bulla, L., J. Pacheco y L.G. Morales. 1990. Seasonally flooded Neotropical savanna closed by dikes. En: *Managed Grasslands: Regional Studies* (Brey Meyer A., Ed.), Elsevier, Amsterdam 177-211.
- Chacón-Moreno¹, J.K. Smith, A.K. Skidmore, H.H.T. Prins y A.G. Toxopeus. 2007. Modeling spatial patterns of plant distribution as a consequence of hydrological dynamic processes in a Venezuelan flooding savanna. *Ecotrópicos* 20:55-73
- Cook, C.D.K. 1990. *Aquatic Plant Book*. SPB Academic Publishing, La Haya.
- Cronk, J. K. y M.S. Fennessy. 2001. *Wetland Plants*. Lewis, New York.
- Coops, H., F. van den Brink y G. van der Velde. 1996. Growth and morphological response of four helophyte species in an experimental water depth gradient. *Aquatic Bot.* 54: 11-24.
- Dugan, P. 1993. *Wetlands in Danger*. Mitchell Beazley, en asociación con la UICN – La Unión Mundial para la Naturaleza. Reed International Books Ltd., Londres, 192 pp.
- Dussart, B.H. 1984. Some crustacea copepoda from Venezuela. *Hydrobiologia* 113:25-67.
- Fenster, C.B. 1997. Ecotypic differentiation for flood – tolerance and its morphological correlates in *Chamaecrista fasciculata*. *Aquat. Bot.* 56:215-231.
- Finlayson, C.M. 1991. Production and major nutrient composition of three grass species on the Magela floodplain, Northern Territory. Australia. *Aquatic Bot.* 41:263-280.
- Iriondo, M. 2004. Large wetlands of South America: a model for Quaternary humid environments. *Quat. Internat.* 114:3-9.
- García-Angarita, A. 2008. Variación del zooplancton en tres criaderos de la larva de *Anopheles aquasalis* en la Península de Paria, estado Sucre. Trabajo Especial de Grado. Facultad de

- Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Gordon, E. y J. Velásquez. 1989. Variaciones estacionales de la biomasa de *Eleocharis interstincta* (Vahl.) R & S. en la laguna El Burro (Guárico, Venezuela). *Rev. Hidrobiol. Trop.* 22:201 - 212
- Gordon, E. y L. Polanco. 2005. Vegetación acuática en lagunas del Estado Mérida. VI Congreso Venezolano de Ecología. Maracaibo, Venezuela.
- Gordon, E. y Y. Feo, 2007. Dinámica de crecimiento de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal herbáceo ubicado en el Estado Miranda (Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 30:1-18.
- Gordon E, Y. Feo y L. Suárez. 2007. Efecto de la profundidad del agua sobre el crecimiento de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal herbáceo (estado Miranda, Venezuela). *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 24(1):214-219.
- Gordon, E., L. Polanco y C. Peña. 2000. Contribución a la ecología de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). I. Demografía. *Acta Biol. Venez.* 20:51-64.
- Jiménez, B. y E. Zoppi de Roa. 1987. Reproductive variations on cladocerans in grassland periodically flooded for irrigation in Mantecal, Venezuela. *Hydrobiologia* 145:293-298.
- Kirkman, L. y R. Sharitz. 1993. Growth in controlled wáter regimes of three grasses common in freshwater wetlands of the Southeastern USA. *Aquatic Bot.* 44:345-359.
- Kimmel, BL, O.T. Lind y L.J. Paulson. 1990. Reservoir primary production. En: *Reservoir limnology: Ecological perspectives.* (Thorton KW, B.L. Kimmel y F.E. Payne, Eds.) Wiley. New York, EEUU. 133-193.
- Jongman, R.H.G. J.K. Smith, E.J. Chacón-Moreno y J.H. Loedeman. 2008. Assessing flooding patterns in Llanos of the Apure region (Venezuela) using radar images. *Ecotrópicos* 21:34-45
- Lowe -McConnel, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities.* Cambridge Univ. Press. Cambridge, 350 pp.
- Martín, A. 2000. Distribución de las plantas acuáticas vasculares en un pantano herbáceo estacional en los Llanos de Venezuela: Factores ambientales asociados. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Michelangelli, F., E. Zoppi de Roa y R. Pourriot. 1980. Rotíferos de sabanas inundables en Mantecal. Edo. Apure, Venezuela. *Cah. Hydrobiol. O.r.s.t.o.m.* 13(1-2):47-59
- Mitsch, W. J. y J.G. Gosselink. 2007. *Wetlands.* Wiley, New York. 920 pp.
- Montiel, E. y E. Zoppi de Roa. 1979. Notas sobre la disposición horizontal de copépodos en un cuerpo de agua temporal en el alto Apure, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 10(1):109-128.
- Omori, M y T. Ikeda, 1984. *Methods in marine zooplankton ecology.* John Wiley & Son, Inc. Estados Unidos. 332 pp.
- Pardo, M.J. 2003. Rotíferos de la Clase Monogononta planctónicos y perifíticos de la zona litoral de tres lagunas inundables de los Esteros de Camaguán, estado Guárico. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 234 pp.
- Pizzolon, L. 1996. Importancia de las cianobacterias como factor de toxicidad en las aguas continentales. *Interciencia* 21:239-245.
- Ramia, M. 1968. Nuestras sabanas. *El Farol* 224:8-12.
- Ramia, M. 1980. Las sabanas de Arichuna (Bajo Apure). *Boletín Soc. Venezolana de Botánica* 137: 321-354.
- Salazar, C. 1996. Flora perifítica (Desmidiaceae y Euglenaceae) asociados a *Hymenachne amplexicaulis* en una sabana inundable de Venezuela. Memoria para el Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias. Instituto de Zoología Tropical. UCV. 194 pp.
- Salazar, C. y S. Guerrero. 1998. *Staurodesmus* Teiling (Desmidiaceae) asociados a *Hymenachne amplexicaulis* en una sabana inundable de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 21(2):113-126.
- Salama, D. 1987. *Estadística metodología y aplicaciones.* Tipografía Principios, Venezuela, 308 pp.
- Sarmiento, G. 1990. Las Sabanas Americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización. En: *Ecología Comparada de Ecosistemas de Sabana en América del Sur* (G. Sarmiento, Ed.), Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Mérida. 15-56.
- Sarmiento G. y M. Monasterio. 1969. Studies on the savanna vegetation of the Venezuelan Llanos. *J. Ecol.* 57: 579-598.
- Sarmiento, G., M. Pinillos, M. Pereira da Silva y D. Acevedo. 2004. Effects of soil water regime and grazing on vegetation diversity and production in a hyperseasonal savanna in the Apure Llanos, Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 20: 1-12.

- Smith J.K., E.J. Chacón – Moreno, R. H. Jongman, P.H. Wenting y J. H. Loedeman. 2006. Effect of dike construction on water dynamics in the flooding savannahs of Venezuela. *Earth Surface Processes and Landforms* 31:81-96.
- Taramona, M. 1981. Variación estacional y sucesión del fitoplancton en dos pastizales de Mantecal, Estado Apure. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Torres, R. 2003. El zooplancton asociado a la vegetación acuática de un humedal herbáceo (Península de Paria, Edo. Sucre). Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 992 pp.
- Vásquez, E., M.J. Pardo, E. Zoppi de Roa y C. López. 1998. Rotifer fauna from Venezuela. *Amazoniana* 15 (1/2):11-24.
- Zoppi de Roa, E. y F. Michelangelli. 1981. El zooplancton en los cuerpos de agua de las sabanas inundables de Mantecal, Edo Apure. (La producción de materia orgánica en sabanas). *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 35(139):105-120
- Zoppi de Roa, E., F. Michelangelli y L. Segovia. 1985. Cladocera (Crustacea-Branchiopoda) de las sabanas inundables de Mantecal, Edo. Apure. *Acta Biol. Venez.* 12 (1): 43-55
- Zoppi de Roa, E. y W. Vásquez. 1991. Additional cladoceran records for Mantecal and new for Venezuela. *Hydrobiologia* 225:45-62.
- Zoppi de Roa, E., M.J. Pardo y W. Vásquez. 1993. Nuevas adiciones a la fauna de rotíferos de Venezuela. *Rev. Hidrobiol. Trop.* 26(3):165-173.
- Zoppi de Roa, E. 1994. Species assemblages of cyclopoid Copepoda from Mantecal, Venezuela. *Hydrobiologia* 292/293:429-435.
- Zoppi de Roa, E. 1994. Seasonal variations of copepods from a flooding savanna of Venezuela. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25:1383-1388.
- Zoppi de Roa, E., E. Montiel y G.H. Betancourt. 1998. Estimation of copepod production in a flooded savanna of Venezuela. *J. Marine Systems* 15:171-176.
- Zoppi de Roa, E., E. Gordon, E. Montiel, L. Delgado, J. Berti y S. Ramos. 2002. Association of Cyclopoid copepods with the habitat of the malaria vector *Anopheles aquasalis* in the Península de Paria, Venezuela. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 18(1):47-51.