
MORICHAL DE LA CUENCA ALTA DEL RÍO TIGRE (ANZOÁTEGUI, VENEZUELA): AGUAS, SUELOS Y VEGETACIÓN

Carolina Peña-Colmenarez^{1,3} y Elisabeth Gordon-Colón^{2,3,*}

¹Postgrado en Ecología, UCV; ²Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas; ³Miembros Activos del Grupo Humedales de Venezuela.

*egordoncolon@gmail.com, elizabeth.gordon@ciens.ucv.ve.

RESUMEN

Se analizaron las variaciones espacio temporales de características fisicoquímicas de las aguas y los suelos, junto con la estructura y la composición florística del morichal, en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela). Se establecieron parcelas de 0,1ha en ocho estaciones de muestreo a lo largo del río. En cada estación, entre mayo-2000 y mayo-2001, cada dos meses se midieron *in situ* pH y conductividad, y recolectaron muestras de agua para determinar dureza total, cationes (Ca, Mg, Na, K), cloruros, N-total y P-total. Se recogieron muestras compuestas de suelo de los primeros 20 cm para determinar textura, materia orgánica, pH, conductividad, cloruros, Ca, K y Mg. En cada parcela se contaron y se midió el diámetro de tallos de todos los individuos de altura ≥ 2 m, se estimó la altura del dosel, y se tomaron otros atributos como: número de estratos, árboles emergentes, bases de los troncos. Se calculó el índice de importancia de las especies y se aplicó un Análisis de Correspondencia. La fisicoquímica de las aguas mostró un patrón temporal relacionada con las lluvias. Los suelos resultaron minerales, de textura arenosa y franco arcillo arenosa, su alta variabilidad espacial se atribuyó a las inundaciones, y a la dinámica y morfología lateral del río. Se identificaron 218 especies de plantas. A lo largo del río se mantuvo una vegetación tipo Palmar de Pantano, con un estrato arbóreo dominado por *Mauritia flexuosa* (palma moriche) seguida de *Virola surinamensis*, *Calophyllum brasiliense* e *Inga vera*. Los atributos estructurales y composición de especies mostraron que a lo largo de río no hay un continuo en sentido estricto, sino un mosaico de comunidades que responden a la heterogeneidad del sustrato como resultado del gradiente altitudinal del río, las inundaciones, el depósito y el transporte de materiales, tanto lateral como longitudinalmente.

Palabras clave: bosque ribereño, fisicoquímica, cationes, estructura y composición florística, riqueza, diversidad.

Morichal of the upper basin of the Tigre River (Anzoátegui, Venezuela): water, soil and vegetation

Abstract

The spatio-temporal variations of water and soil physicochemical characteristics, as well as the structure and floristic composition of the morichal in the upper basin of the Tigre River (Anzoátegui, Venezuela), were analyzed. Plots of 0.1ha were established in eight sampling stations along the river. In each station, between May-2000 and May-2001, pH

and conductivity were measured in situ every two months, and water samples were collected to determine total hardness, cations (Ca, Mg, Na, K), chlorides, total-N and total-P. Composite soil samples of the first 20 cm were collected to determine texture, organic matter, pH, conductivity, Ca, K, Mg and chlorides. In each plot, the diameter of the stems of all individuals with a height of ≥ 2 m was counted and measured, the height of the canopy was estimated, and other attributes such as number of strata, emergent trees and trunk bases were recorded. The importance index of the species was calculated and a Correspondence Analysis was applied. The water physicochemistry showed a temporal pattern related to the rains. The soils were mineral, with a sandy texture and sandy clay loam, their high spatial variability was attributed to flooding, and dynamics and lateral morphology of the river. 218 plant species were identified. A swamp palm vegetation type was observed along all the river, with an arboreal layer dominated by *Mauritia flexuosa* (Moriche palm) followed by *Virola surinamensis*, *Calophyllum brasiliense* and *Inga vera*. The structural attributes and species composition showed that along the river there was not a continuum in the strict sense, but a mosaic of communities that respond to the heterogeneity of the substrate as a result of the river's altitudinal gradient, floods, and transversal and longitudinal deposit and transport of materials.

Keywords: riverine forest, physicochemical, cations, structure and floristic composition, richness, diversity.

INTRODUCCIÓN

Venezuela posee una gran variedad de ecosistemas, entre ellos los morichales, los cuales de manera exuberante están asociados a cursos de aguas permanentes o bordeando ríos. Estos ecosistemas presentan fisionomía de bosque, dominado por la palma *Mauritia flexuosa* L. f., desarrollando una asociación florística con diversas especies leñosas, con la presencia de un componente herbáceo y arbustivo (Aristeguieta, 1968). Además, en ellos se favorece el flujo continuo de materiales y por ende de energía, entre esta comunidad y la acuática vecina, de lo que dependerá el mantenimiento de la cadena trófica de dichos cuerpos de aguas lóxicos (González, 1987).

Los palmares dominados por *M. flexuosa* son únicos en el mundo; se consideran islas botánicas, con amplia distribución en la mayor parte del norte de Sudamérica (Trujillo *y col.*, 2011), específicamente en las cuencas del Orinoco y del Amazonas (González-B, 2016), en países como Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador, Surinam, Guyana, Guayana francesa, Perú, Venezuela. Los morichales venezolanos son sistemas conspicuos en las altiplanicies antiguas de los Llanos Centrales, Meridionales y Orientales, así como en ciertas penillanuras del Escudo Guayanés y en planicies cenagosas del Delta Medio e Inferior del Orinoco, encontrándose en los estados Amazonas, Apure, Bolívar, Cojedes, Delta Amacuro, Guárico, Monagas, y Sucre (Aristeguieta, 1968; González, 1987; Velásquez, 1994), entre los 5 y 950 msnm (Fernández, 2007; Delascio-Chitty, 2016;

<http://www.pdvsa.com>).

González (1987), señaló que estas comunidades se encuentran distribuidas de acuerdo con un definido paisaje geográfico, obedeciendo a la combinación e interacción de distintas variables ambientales, a saber: (1) clima tropical con al menos 1.000 mm de lluvia anual, (2) sustrato edáfico permanentemente saturado de agua, (3) relieve o forma de terreno que limita o actúa como eje de concentración de las aguas de escorrentía superficiales y subsuperficiales, (4) paisaje geomorfológico similar al de valle, que a su vez está restringido y dominado en cuanto a la altura por el de altiplanicie, (5) formas de terreno caracterizadas por la presencia de un horizonte subsuperficial arenoso suprayacente a otro menos permeable, que reduce la posibilidad de pérdida de agua por infiltración, (6) agua superficial y subsuperficial que circula con movimiento más o menos continuo a través del sustrato de estas comunidades, de modo que mantiene cierto grado de oxigenación; el moriche no soporta condiciones parciales o totalmente anóxicas, pero en algunas circunstancias tolera la presencia de una lámina de agua sobre el sustrato (González-B, 2016).

Otra condición importante para el mantenimiento de los morichales es la lentitud del flujo del agua del río debido a la escasa pendiente, lo que impide la erosión de las orillas. Este tipo ecosistema se desarrolla en orillas bajas, vegas, complejos orillares de meandros abandonados y depresiones laterales paralelas al cauce del río, separadas de éste ocasionalmente por un banco (CIDIAT, 1985). Estos ecosistemas se consideran humedales ribereños, que actúan como zonas de transición o de amortiguación entre los ecosistemas acuáticos (ríos o corrientes) y terrestres (Brinson 1993; Naiman *y col.*, 1993; Naiman y Décamps, 1997; Mikkelsen y Vesho, 2000; Mitsch y Gosselink, 2000a; Dufour y Rodríguez-González, 2019), y se encuentran conectados con las aguas del canal de río y lateralmente con las tierras altas, que muestran una vegetación y suelos diferentes a los sistemas aledaños, en donde la vegetación responde a gradientes de humedad, de tipos de suelos y de la forma de valle (Dufour y Rodríguez-González, 2019).

Las funciones de los humedales ribereños dependen de la estructura, abundancia y composición de la vegetación, de la diversidad ecológica y la posición en el paisaje, en donde habitan numerosas especies de animales, o los utilizan durante alguna temporada del año, y frecuentemente constituyen hábitat para anfibios e invertebrados que requieren ambientes de alta humedad (Kozlowski, 2002). Por su posición en el paisaje, actúan como sumideros, transformadores o fuentes de nutrientes en los ciclos biogeoquímicos, en el control de la inundación y de la erosión, en el suministro de agua y recarga de los acuíferos (Johnston *y col.*, 1997; Imbellone *y col.*, 2009; Mitsch y Gosselink, 2000a; Tecimen y Kavgaci, 2010; Dufour y Rodríguez-González 2019).

La vegetación ribereña coadyuva al mantenimiento del ciclo hidrológico, al control de la inundación y de la erosión, ya que estabiliza los sedimentos del banco del río y de la llanura de inundación, de allí que contribuye a reducir la carga de sedimentos aguas abajo o a mejorar la calidad del agua (Mitsch y Gosselink, 2000a), lo que puede modificar la hidráulica y la rugosidad del sustrato, y consecuentemente el arrastre y la deposición de sedimentos (Noe, 2013), incluyendo la turbulencia, infiltración y desviación del flujo de agua (Tabacchi *y col.*, 2000). Dependiendo de la densidad y extensión, la vegetación también influye directamente en la cantidad de sedimentos que se vierten al río desde las tierras altas y en la tasa de inmovilización de fertilizantes, pesticidas y otras sustancias provenientes de las tierras altas (Patten, 1998; Noe, 2013). En este sentido, los humedales ribereños con su alta diversidad, capacidad de purificación del agua y como sumideros de carbono se consideran invaluableles (Tecimen y Kavgaci, 2010), además de la provisión de suministros y servicios culturales (Nilsson y Svedmark, 2002; López, 2008; Marrero, 2011; de Sosa *y col.* 2018; Dufour y Rodríguez-González, 2019).

La función y estructura de la comunidad en los humedales ribereños depende de la fuente, cantidad y calidad de las aguas (Brinson, 1993; Rosales *y col.* 2001), cuya contribución relativa es determinada por el flujo y el volumen de agua, junto con el contenido de minerales (Heliotis y DeWitt, 1983; Mitsch y Gosselink, 2000a). En estos sistemas la hidrología se ve influenciada por las aguas superficiales y subterráneas, precipitación y evapotranspiración, en tanto que la composición química del agua depende de diversos factores, a saber: litológicos, geomorfológicos, climáticos y antropológicos, que condicionan de manera importante su variabilidad espacial (Margalef, 1983; Mitsch y Gosselink, 2000a).

Los ríos de morichal son denominados coloquial y técnicamente como ríos de aguas negras. Se les designa así, análogamente a otros ríos de la cuenca amazónica, por su apariencia inusual, ya que sus aguas vistas a la distancia exhiben una coloración oscura o marrón rojiza (Marrero y Rodríguez-Olarte, 2014). El tinte oscuro de las aguas se acentúa como consecuencia del fenómeno de refracción óptica, inducido por la presencia de una amplia gama de compuestos químicos, mayoritariamente ferrosos, coloides minerales u orgánicos y ácidos húmicos en disolución (Marrero y Rodríguez-Olarte, 2014). Vegas-Vilarrúbia *y col.* (1988) concluyeron que la designación de ríos de aguas negras no implica composición química específica, sino que reflejan preferentemente las características de los ecosistemas que ellos drenan, y de las sucesiones y asociaciones vegetales que se establecen en estos sistemas, cuya cualidad común para este tipo de aguas parece ser bajo contenido de nutrientes y alto contenido de sustancias orgánicas disueltas (ácidos húmicos y fúlvicos principalmente), derivadas de la descomposición de

la hojarasca (Mora *y col.* 2008; Lasso, 2014).

Las aguas de los morichales son transparentes, oxigenadas, ácidas, con poca cantidad de materiales finos y sólidos disueltos, y conductividad baja, de modo que han sido categorizados como oligotróficos (Fernández, 2007), generalmente con fondos arenosos y en ocasiones cubiertos con abundante hojarasca (Herrera *y col.*, 2012). Respecto a los aspectos fisicoquímicos de las aguas de los ríos de morichales de Venezuela cabe mencionar los trabajos de Callejón (1985) y Mora *y col.* (2008); en este último se aborda la geoquímica de estos ríos en los Llanos Orientales de Venezuela. Mesa y Lasso (2013) realizaron una revisión de aspectos geoquímicos de algunos morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia.

Generalmente, los suelos de los humedales se consideran pertenecientes al régimen de humedad ácuico, en donde la saturación del suelo puede darse en cualquier momento del año. También han sido definidos como suelos hídricos, los que por sus condiciones de mal drenaje están saturados, inundados o estancados a lo largo de la estación de crecimiento (Imbellone, 2018), los que en el caso de los ribereños son primariamente afectados por la conexión hidrológica entre la llanura de inundación y el canal del río (Unghire *y col.*, 2011). Las características hidromorfias de los suelos en ecosistemas ribereños varían dependiendo de la geomorfología, geología, cambios en la elevación, gradiente y velocidad del flujo de agua, entre otros; a nivel local el gradiente topográfico se refleja en la forma de la sección transversal del humedal, lo que determina el régimen de humedad y desarrollo de los suelos (Mitsch y Gosselink, 2000a). de Sosa *y col.* (2018) evaluaron las características generales de los suelos ribereños y su asociado suministro de recursos al ecosistema.

En estos suelos, las condiciones anaeróbicas inciden en las transformaciones biogeoquímicas y suministro de los elementos, que afectan la química del suelo, en la entrada y salida de nutrientes minerales, en la importación, remoción y descomposición de la materia orgánica (Mausbach y Parker, 2001; Mitsch y Gosselink, 2000a; Reddy y DeLaune, 2008; Tecimen y Kavgaci, 2010). En estos ambientes, a las plantas nunca les falta el agua, pero con frecuencia experimenta escasez de oxígeno en las raíces o condiciones anóxicas (Mitsch y Gosselink, 2000a), causando estrés, afectando el crecimiento, desarrollo y supervivencia de las plantas (Etherington 1975; Cronk y Fennessy, 2001; Kozłowski 2002; López, 2008; Parent *y col.* 2008), y consecuentemente incidiendo en el establecimiento y regeneración de la vegetación hidrófila (Mitsch y Gosselink, 2000a; Tecimen y Kavgaci, 2010).

Si bien existen numerosas referencias que cubren diversos aspectos sobre los morichales en Venezuela y en diferentes países de Latinoamérica, en los cuales se aborda desde la geología, suelos, y condiciones generales

donde se establecen, hasta la fauna, uso y perturbaciones antrópicas (Fernández, 2007; Lasso *y col.* 2013; 2016; Marrero y Rodríguez-Olarte, 2014); la geoquímica de las aguas en los Llanos orientales de Venezuela (Mora *y col.* 2008), y de sur América (Mesa y Lasso 2013), sin embargo, la información disponible sobre las características de los suelos hídricos en Sur América (Imbellone, 2018), y en particular sobre morichales es escasa, destacándose en Venezuela los trabajos de Mazorra (1986) en el río Tigre (Edo. Anzoátegui), y los de Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras (2008) en el Delta inferior del río Orinoco, zona donde Vegas-Vilarrúbia *y col.* (2007) reportan que los morichales se desarrollan sobre suelos limosos, turbosos, muy ácidos, cubiertos casi siempre por aguas anoxicos. Fernández (2007) y Herrera *y col.* (2012) señalaron que los suelos no se ven afectados por la estacionalidad climática, que son pobres en nutrientes y sustancias químicas en solución. Los suelos hídricos son dinámicos y diversos, siendo esencial conocer los cambios espaciales y temporales de sus características a los fines de manejar y preservar estos ecosistemas (de Sosa *y col.*, 2018).

En cuanto a la vegetación de los morichales en Venezuela destacan los trabajos sobre la riqueza, biodiversidad florística y estructura (Pittier, 1948; Aristeguieta, 1968; Salazar y Arreaza, 1981; Mazorra, 1986; González, 1986; 1987; Terán y Duno, 1988; Márquez y Briceño, 2000), los de plantas acumuladoras de aluminio (Mazorra *y col.*, 1987), los referidos a aspectos ecofisiológicos (Bracho y San José, 1990; San José *y col.*, 1999, San José *y col.*, 2001), los de germinación (Ponce, 1999; Hernández-Valencia *y col.*, 2017), fenología, síndromes de dispersión (Ramírez y Brito, 1988; Gordon, 1998), fructificación (Ponce, 2002), polinización y biología reproductiva de la comunidad morichal (Ramírez y Brito, 1990; 1992), los de biología poblacional del moriche (Ponce, 1996; 1999; 2000) y los de conservación (CIDIAT, 1985; Delascio, 1999). Fernández (2007) realizó una revisión sobre los morichales de los Llanos de Venezuela, en la cual describió la estructura y composición de especies de acuerdo a las etapas sucesionales definidas por González (1987). González-B (2016), en el trabajo sobre *M. flexuosa* y sus pantanos en Suramérica, trató desde las condiciones del hábitat para su establecimiento, hasta aspectos sucesionales, ecofisiológicos, germinación y dispersión, así como el papel de estos ecosistemas como sumideros de carbono, entre otros. González-B y Rial (2013) trataron lo atinente a la terminología empleada y los tipos de agrupación de *M. flexuosa* según el paisaje.

Los morichales presentan una alta diversidad faunística, no sólo por su desarrollo vertical y horizontal, sino también por la cercanía a los cursos de agua permanentes y a la heterogeneidad espacial en el sentido lateral creada por los distintos tipos de morichal a todo lo largo de la planicie de inundación o vega de los ríos, lo que se traduce en una amplia oferta de hábitats y microclimas, por ende en cadenas tróficas ramificadas y complejas, tanto terrestres como acuáticas (Lasso y Rial, 2013). Autores como González (1987),

González y Rial (2011) y Marrero y Rodríguez-Olarte (2014), refieren a los atributos faunísticos de estos ecosistemas en Venezuela. En lo específico, Blanco-Belmonte (2013) estudió la composición de insectos acuáticos asociados a ríos de morichal de los Llanos Orientales durante las temporadas de sequía y lluvia, y períodos transicionales. Malavé-Moreno (2016) refirieron a las aves y mamíferos asociados al ecosistema morichal en Venezuela, señalando su riqueza y composición. Pérez (1984), Marrero *y col.* (1997) y Herrera *y col.* (2012) estudiaron la comunidad de peces de estos ecosistemas en Venezuela, en tanto que Machado-Allison *y col.* (2013), reportaron lo relativo a la composición de peces de morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana.

Los humedales dominados por *M. flexuosa* tienen un valor económico importante para los pobladores de las cercanías y comunidades indígenas, cuyos usos van desde alimentación, tierras de cultivo (conucos – cultivos diversificados), artesanía, vivienda, cacería y hasta turismo por su potencial paisajístico y recreacional (Salazar y Arreaza, 1981; González, 1987; Velázquez, 1994; Morales, 1989; Villalón, 1984; Ponce, 2000; Fernández, 2007; González y Rial, 2011; Trujillo-González, 2011; Marrero y Rodríguez-Olarte, 2014; Delascio-Chitty, 2016). A lo anterior se agrega que estos ecosistemas constituyen, la única fuente de agua permanente, en especial durante el periodo de sequía, no sólo para la fauna de la sabana, sino también para muchas comunidades humanas (consumo directo, riego), debido a su asociación directa con acuíferos de gran magnitud que mantienen los flujos de agua hacia el río de morichal todo el año, lo que garantizan la calidad y la cantidad de agua disponible para los ecosistemas terrestres circundantes (Fernández, 2007; Lasso y Rial, 2013).

Los bosques ribereños dominados por *M. flexuosa*, están siendo destruidos por actividad antrópica en muchos sectores de su área de distribución, por lo que su desaparición nos privarán de tres funciones irremplazables para el ser humano: reservas de agua, corredores de conservación de la biodiversidad y sumideros de carbono (Fernández, 2007; Lasso y Rial, 2013; Quinteros *y col.*, 2016). En este sentido, el Estado Venezolano en el Decreto N° 846 estableció Normas para la Protección de los Morichales (República de Venezuela 1990), que permiten y prohíben una serie de actividades tanto en el morichal como en su franja adyacente, aproximadamente de 300 metros de ancho. Sin embargo, como se mencionó antes, han sido afectados por diversas actividades humanas, entre otros descargas de efluentes domésticos e industriales, destacando las vinculadas a la explotación, almacenamiento y transporte del petróleo (González y Rial, 2011), cuyos impactos (Bevilacqua, 1988; Prado, 1994; Bevilacqua y González, 1994), así como la recuperación a estos impactos han sido evaluados (Márquez, 1995). Recientemente Hernández-Valencia (2018) analizó los principales impactos ambientales producidos por la industria petrolera en estos sistemas ecológicos.

A pesar de la amplia información que existe sobre *M. flexuosa* y sus pantanos, como se ha señalado previamente, no obstante, es escasa sobre los cambios que experimenta la vegetación a lo largo de ríos de morichal. Las zonas ribereñas y por ende los bosques ribereños son altamente influenciados por la dinámica del río, a saber, dependiendo del tipo de río, la fluctuación entre las fases sumergidas y emergidas, la frecuencia y la duración de la inundación, y los procesos de sedimentación, tienden a formar una red de comunidades cuya composición de especies y estructura varía considerablemente sobre pequeñas áreas (Richter, 2000). De allí que son altamente heterogéneos, ligados por un lado a una dinámica fluvial (Nilsson *y col.*, 1989; Naiman y Décamps, 1997), que determina gradientes transversales, longitudinales y verticales, así como también a procesos y disturbios en las terrazas adyacentes (Naiman *y col.* 1993; Ward *y col.*, 2002).

En el contexto de las premisas expuestas anteriormente sobre el conocimiento que se tiene hoy día sobre los morichales y la distribución de las comunidades a lo largo de los ríos, se consideró analizar la distribución de las comunidades vegetales a lo largo la cuenca alta del río Tigre. Para ello durante un año (2000 - 2001) se llevó a cabo el proyecto sobre las variaciones espaciales y temporales de las características bióticas (vegetación) y abióticas (agua y suelo) del morichal aledaño al río Tigre, el cual bordea las ciudades de El Tigre, El Tigrito y San Tomé, al sur del Edo. Anzoátegui, conformando la cuenca alta de dicho río (Callejón, 1985). En este sentido, este trabajo se ha estructurado en tres partes: en una primera se presenta lo referido a las características fisicoquímicas de las aguas del río, y en la segunda los resultados sobre aspectos fisicoquímicas de los suelos del morichal. En la tercera parte se aborda lo relativo a la composición y estructura de la vegetación y su relación con las características de los suelos a lo largo de la cuenca alta de dicho río, partiendo de que las condiciones fisicoquímicas del ambiente son relevantes en la organización y estructura de las comunidades vegetales de los bosques inundables (Rosales *y col.*, 2001; Veneklaas *y col.*, 2005; Slezák *y col.*, 2017), los cuales afectan y son afectadas por el río y sus procesos asociados (Dufour y Rodríguez-González, 2019). Estos ecosistemas, si bien tienen gran importancia ecológica, además de los servicios que prestan a la humanidad (Mitsch y Gosselink, 2000b; de Groot *y col.*, 2012; Noe, 2013), de acuerdo a las predicciones, a futuro serán susceptibles a cambios inducidos por la crisis climática (Hamilton, 2010; Kristensen, 2014).

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El río Tigre se encuentra en la altiplanicie de los Llanos orientales, entre los Municipios Simón Rodríguez, Guanipa, Freitas e Independencia.

Desde su nacimiento en la Mesa de Guanipa, recorre 304 km y desemboca en el río Morichal Largo, 10 km antes de la descarga al caño Mánamo (MARNR-PDVSA, 1987). En los primeros kilómetros recibe la descarga del río Guaraguara; posteriormente sus afluentes principales en la margen izquierda son el Aisme y el Oritupano, que a su vez recibe el Chive y el Ñato y en la margen derecha al Areo (MARNR-PDVSA, 1987). La zona de estudio corresponde a la “cuenca alta del río Tigre”, la cual atraviesa Cantaura, El Tigre y El Tigrito y cuyas coordenadas UTM son 979.000m – 990.000m de latitud norte y 360.000m – 400.000m de longitud oeste (Figura 1). La Tabla 1 muestra las coordenadas geográficas, así como el tipo y nivel de perturbación que se dan en la cuenca alta del río Tigre. De la Figura 2 a la 13, se muestran fotografías de las estaciones de muestreo ubicadas a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui, Venezuela).

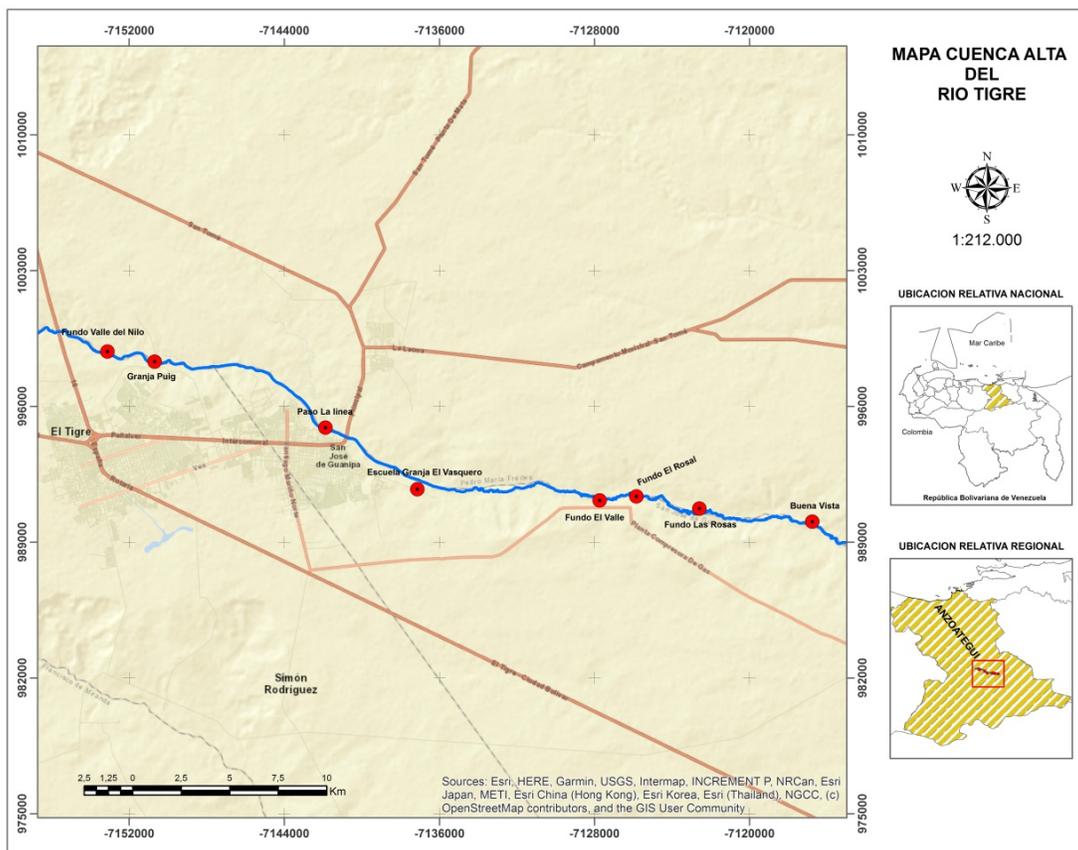


Figura 1. Ubicación relativa nacional y regional del área de estudio (Cuenca alta del río Tigre). Las coordenadas de los puntos de muestreo se hallan en la Tabla 1.



Figura 2. Vista aérea del área de estudio; **Figura 3.** Estación I, Sector Puente Piedra; **Figura 4.** Estación II, Granja Puig; **Figura 5.** Estación II, Sector La Bomba; **Figura 6.** Estación III, Sector Paso La Línea; **Figura 7.** Estación IV, Escuela Granja El Vasquero; **Figura 8.** Estación V, Fundo El Valle; **Figura 9.** Estación VI, Sector Los Dos Puentes.



Figura 10. Estación VII, Sector Cristobero; **Figura 11.** Estación VIII, Sector Bella Vista; **Figura 12.** Vista aérea, Sector Bella Vista; **Figura 13.** Vista aérea, Laguna de Oxidación.

Tabla 1. Coordenadas geográficas, tipo y nivel de nivel de perturbación (L: leve, M: moderada; F: fuerte) por actividades humanas en cada uno de los puntos de muestreo en la cuenca Alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

	Estaciones de muestreo							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Localidad	Fundo Valle del Nilo	Granja Puig	Paso La Línea	Escuela Granja El Vasquero	Fundo El Valle	Fundo El Rosal	Fundo Las Rosas	Buena Vista
Municipio	Simón Rodríguez	Simón Rodríguez	Guanipa	Guanipa	Guanipa	Guanipa	Guanipa	Guanipa
Coordenadas	8° 56'10"N 64°15'27"O	8°55'53"N 64°14'09"O	8° 54'09"N 64°09'19"O	8° 52'23"N 64°06'50"O	8°52'05"N 64°01'46"O	8°52'12"N 64°00'45"O	8°51'52"N 63°58'59"O	8°51'30"N 63°55'51"O
Tipo de Perturbación	Deforestación, tendido eléctrico, conucos, tuberías de gas y petróleo.	Paso de ganado, tala y quema, Granja avícola	Balneario, Paso de vehículos Caminerías, Quema	Tubería de Aguas servidas Caminerías	Balneario Caminerías	Balneario Quema, Ganado, Tuberías, Puente Caminerías	Balneario Quema, Ganado, Tuberías, Puente Caminerías	Petrolera, Caminerías
Nivel de Perturbación								
Leve	x							
Moderada	x							
Fuerte	x	x	x	x		x	x	x

La Figura 14 muestra la altitud y ubicación de las ocho estaciones de muestreo establecidas a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, donde se ilustra el gradiente altitudinal, que cubre una distancia aproximada sobre el río de 37,67 km. La relación entre la altitud y la distancia fue de $r=-0,98$ ($R^2 = 0,9527$) ($p<0,00005$), con una recta de regresión: Y (Altitud.) = $-2,4223x + 228,78$. Si bien hay una pendiente general aproximada de 3%, ésta varía, de tal modo que entre la estación I y la IV la inclinación estimada fue del 2%, mientras que desde la IV hasta la VIII el desnivel calculado fue del 3% (Figura 14).

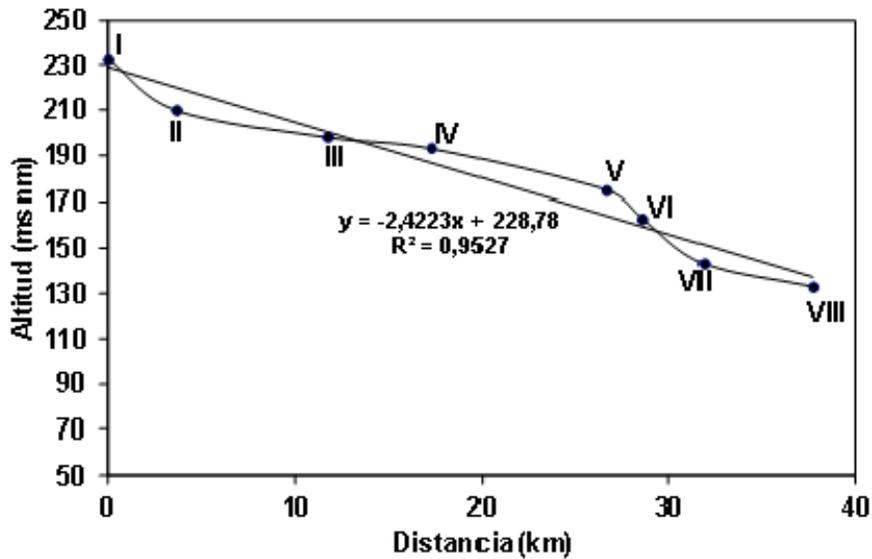


Figura 14. Altitud (msnm) de las estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui, Venezuela).

Desde el punto de vista geológico, la zona de estudio pertenece a la Formación Mesa, de origen sedimentario (Cuaternario, Pleistoceno); específicamente, la Mesa de Guanipa ocupa la parte más elevada de los Llanos Orientales, cuya altitud varía entre 220 y 320 msnm (CORPOVEN-PALMAVEN-MARNR, 1995), cuya topografía es esencialmente plana con escasas pendientes. En el área de estudio predominan las unidades fisiográficas de llanura y valles de los ríos Tigre, Guaraguara y Los Rieciños. Las extensas llanuras se caracterizan por paisajes de relieve plano a moderadamente ondulado, con pendientes que varían entre 0,5 y 8 %. El paisaje de valle tiene forma de depresiones alargadas y estrechas.

Las “Mesas Orientales” en Venezuela representan el bloque más grande y uniforme de la Formación Mesa, cuya composición litológica cambia a distancias cortas, con suelos altamente meteorizados, ácidos, constituidos por capas superficiales muy arenosas dominadas

por cuarzo de grano fino a grueso y gravas de grano fino; con variables aumentos de arcillas (predominando las caolinitas) con la profundidad; con bajas saturaciones en bases intercambiables y de materia orgánica, que los convierte en suelos de muy baja fertilidad y con poca retención de humedad (COPLANARH, 1974; Schargel, 2007; 2015), categorizadas como oligotróficas (Schargel y Aymard, cit. Huber, 2007). Con base en el Sistema de Clasificación del U.S.D.A. (Soil Taxonomy), los suelos presentes corresponden a los grandes grupos: Kandistults, Quartzipsamments, Haplustox, Tropaquents y Ustorthent, donde los procesos formadores que han influido sobre el material parental son laterización o ferralitización, eluviación e iluviación de arcillas, erosión superficial, adición de materia orgánica, pedoturbación y desaturación del complejo adsorbente (gleyzación y acidificación) (CORPOVEN-PALMAVEN-MARNR, 1995).

La Formación Mesa fue modificada por deformaciones tectónicas locales, erosión regresiva truncamiento de los suelos, coluviación y formación de coraza ferruginosa y como consecuencia se encuentra cortada por valles con cursos de agua encajonados, los cuales difieren en la magnitud de acumulación aluvial (Schargel, 2007). En los fondos de valles coluvio-aluviales se encuentran suelos muy pobremente drenados con altos contenidos de materia orgánica y texturas desde gruesas a medias, los cuales son ácidos, pobres en nutrientes y con baja capacidad de intercambio catiónico, y altas concentraciones de aluminio intercambiable (Mazorra, 1986; González, 1987). En el perfil del suelo predominan las texturas franco arenosas, franco arcillosas, franco arcillo arenosas, y arena francosas (Fernández, 2007); los colores son grises a consecuencia del hidromorfismo, y en la superficie pueden presentar materia orgánica poco descompuesta de hasta un metro de espesor (COPLANARH, 1974; Mazorra, 1986; González, 1987). Schargel (2007) consideró que estos suelos pueden clasificarse como: H: Histosoles, si la capa orgánica tiene un grosor de 40 cm o más; E: Entisoles, si la capa orgánica es delgada (<20 cm), e I: Inceptisoles, si la capa orgánica tiene un grosor entre 20 y 40 cm.

El clima dominante es cálido, con una temperatura media anual entre los 27 y 28 °C, y un régimen pluviométrico biestacional, que se caracteriza por la alternancia de una pronunciada estación seca de cuatro a cinco meses entre noviembre y marzo o abril, y con un período húmedo menos prolongado de tres a cuatro meses (Duno y Huber, 2007). Los meses de máxima precipitación corresponden a julio y agosto, con más del 50% de las precipitaciones anuales (COPLANARH, 1974). La Figura 15 muestra la distribución de la precipitación total y la temperatura promedio mensual registradas por el Centro de Análisis PDVSA - San Tomé, durante el período de estudio (Mayo 2000 – Mayo 2001).

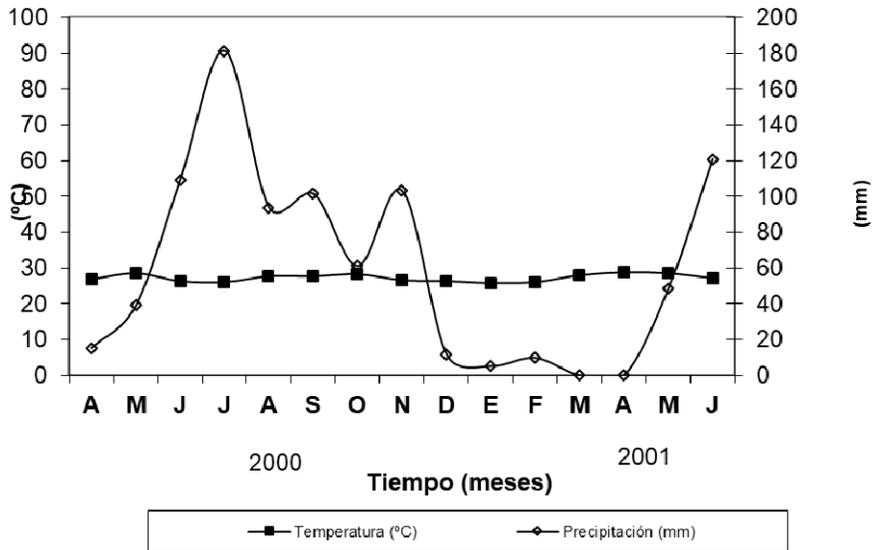


Figura 15. Temperatura media mensual y precipitación total mensual entre mayo 2000 – mayo 2001. Fuente: Laboratorio de Petróleo, PDVSA - San Tomé.

La vegetación en la cuenca alta del río Tigre, se ubica dentro de la zona de vida Bosque Seco Tropical (*sensu* Ewel y Madriz, 1968), es de sabanas arboladas hasta inarboladas en las zonas más elevadas y en los relieves con alta pendiente, las cuales están dominadas por una matriz herbácea de *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze, con la presencia de árboles, entre los que destacan: *Curatella americana* L. (“Chaparro”), *Bowdichia virgilioides* Kunth (“Alcornoque”) y *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (“Manteco”) como los elementos más abundantes (Huber, 2007). También están presentes bosques bajos medianamente densos a densos en las partes internas de las cárcavas, pequeños grupos de matorrales en áreas intervenidas y abandonadas, bosques estacionalmente inundados y morichales en los valles de los cursos de agua permanentes (Fernández, 2007); estos últimos también se encuentran entre otros ríos del estado Anzoátegui, como son Caris, Manasma, Moquete y Uruspía (Gordon, 1998).

Fernández (2007) indicó que en los Llanos, los valles de morichal están dominados por altiplanicies, en la cuales debido a la textura arenosa de sus sedimentos, hacen que gran parte de la precipitación infiltre profundamente hasta sustratos impermeables, de modo que se evita su percolación profunda y el agua se mueve en sentido lateral debido a las pendientes leves de estos estratos. Este movimiento de agua a través de la altiplanicie o mesas, reaparece en los valles, los cuales alimenta los cauces, mantiene saturados los suelos y un flujo más o menos continuo a lo largo del año (González, 1987).

Estado de la cuenca alta del río Tigre. Callejón (1985) definió tres zonas en la cuenca del Río Tigre: una alta ubicada en el área de mayor influencia urbana, donde las concentraciones de metales son elevadas; una cuenca media influenciada por la actividad petrolera, en la cual destacaron los afluentes de los ríos Aisme, Chive y Oritupano, con un alto contenido de sodio y cloruros, y una cuenca baja caracterizada por la presencia de sabanas abiertas dedicadas a la cría extensiva del ganado vacuno y al cultivo de pinos, considerándola con menor grado de intervención. Las nacientes ubicadas al norte de la ciudad de El Tigre vía Caico Seco, del lado oeste de la carretera El Tigre - Cantaura, conforman una región que ha sido afectada por procesos naturales y antrópicos, de tal modo que el río ha perdido su cauce y su vegetación de tipo morichal. Se observan parches de morichal seco, ya que el suelo sólo se mantiene saturado durante los períodos de lluvia y no existe un cauce definido. Es a partir del sector El Palomar (08°55'39"N – 64°10'11"W) donde se advierte un cauce, con velocidad de corriente bastante baja.

La acción del ser humano se manifiesta en el uso inadecuado de las tierras, deforestación, déficit de infraestructuras de servicios, desarrollo de actividades urbanas, industriales y agropecuarias que producen grandes cantidades de efluentes y sedimentos, que contaminan los cursos de agua permanentes y los vastos acuíferos del área. Sobre la base de evaluaciones de carácter ambiental se ha identificado una serie de factores involucrados en la contaminación de las aguas superficiales y subterráneas, tales como la disminución del nivel freático, el deterioro de los recursos suelo, fauna y vegetación, y la disposición inadecuada de desechos sólidos (CORPOVEN-PALMAVEN-MARNR, 1995). Cabe mencionar que el acuífero de la Mesa de Guanipa ha sido considerado entre los de mayor potencial con fines de consumo al norte del Orinoco, con un volumen estimado de 1260 millones/m³ (Guzmán y Pereira, 2009).

Entre las fuentes puntuales más importantes de contaminación se encuentran: una alfarería cercana al puente en la vía El Tigre – Barcelona (08° 56' 47" N – 64° 16' 41" W), cuya actividad genera arrastre de desechos sólidos hacia el río; la granja Las Mercedes (08° 55' 50" N – 64°13'29" W) y otras relativamente cercanas al Sector La Bomba, empresas aledañas al puente El Tigrito vía San Tomé, producen desechos orgánicos que llegan al río por falta de mantenimiento, también una laguna de oxidación aproximadamente a 50 m de la margen derecha del río (Figura 13) y pozos sépticos con vaciado periódico (MARNR – PDVSA, 1987). A lo anterior se añade, la presencia de barriadas muy cercanas al río que no disponen de un servicio de red de cloacas (CORPOVEN-PALMAVEN-MARNR, 1995).

En un monitoreo de aguas de los ríos de la Faja Petrolífera del Orinoco (FAPO) realizado a través del Convenio MARNR-PDVSA (1987), se concluyó que no existía contaminación directa debido a actividades petroleras en el

río Tigre, así como tampoco en los acuíferos de la zona donde nace este río. En el estudio no se detectó la presencia de sustancias tóxicas, como metales, a concentraciones que alteren la potabilidad de las aguas. Sin embargo, a través del Convenio MARNR-PDVSA (1987), se apuntó que la calidad bacteriológica fue muy baja, amenazando la salud en sitios de recreación, toma directa de agua y abrevaderos. Mediante el convenio CORPOVEN-PALMAVEN-MARNR (1995) se editó un folleto sobre los problemas ambientales de la cuenca alta del río Tigre, donde se resaltan las consecuencias del desarrollo de las actividades antrópicas en la región.

Peña (2004) evaluó algunos parámetros sobre la calidad del agua de la cuenca alta del río Tigre relacionados con el consumo humano (aguas Tipo 1), y las contempladas en la uso agropecuario (aguas Tipo 2), uso recreativo y pesca de subsistencia (aguas Tipo 4) y hasta para uso industrial que no requiere agua potable (aguas Tipo 5), de acuerdo lo establecido en el Decreto N° 883 sobre “Normas para la Clasificación y Control de las Calidad de los Cuerpos de Agua y Vertidos o Efluentes Líquidos” (República de Venezuela, 1995). En el período mayo 2000-mayo 2001, se encontró que los detergentes, sodio, cloruros y dureza total estuvieron muy por debajo del límite máximo permitido para las aguas más exigentes (subtipo 1-A y 1-B). Sin embargo, las concentraciones de aceites y grasas estuvieron por encima del límite máximo tolerado para las aguas de consumo humano en la mayor parte de las estaciones de muestreo; asimismo, los valores de fenoles estuvieron todos por encima del máximo permitido por la legislación. Con base en esos resultados, Peña (2004) recomendó el monitoreo del oxígeno disuelto, fenoles, aceites y grasas en la cuenca alta del río Tigre a los fines de conservar la calidad de las aguas de dicho río.

PARTE I. ASPECTOS FISICOQUÍMICOS DE LAS AGUAS

Trabajo en campo. Como se mencionó antes, las ocho estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Figura 1, Tabla 1), desde el sector Puente Piedra hasta el Sector Buena Vista, cubren una distancia aproximada sobre el río de 37,67 km. La captación de muestras de agua se hizo a partir de la estación II, ya que en la estación I no se mantuvo una lámina de agua, ni existió un cauce definido río arriba. En el lapso de estudio se llevaron a cabo siete salidas de campo, desde mayo del 2000 hasta mayo del 2001, cada dos meses, de tal forma que se tuvieron registros de la temporada de lluvias (julio, septiembre y noviembre de 2000), sequía (enero y marzo de 2001) y los períodos transicionales (mayo de 2000 y de 2001).

En cada estación y período de muestreo se midieron parámetros ‘*in situ*’, como el pH con el equipo EP1 Pocket Sized de HANNA Instruments y la conductividad con el dispositivo de campo YSI Modelo 85.

Simultáneamente, se tomaron muestras compuestas de agua superficial del canal principal del río, para la determinación de nitrógeno total, fósforo total (preservadas con ácido clorhídrico en envases de vidrio), calcio, sodio, magnesio y potasio y dureza (preservadas con ácido nítrico en envases de plástico); las muestras para la determinación de cloruro no requerían preservativo alguno. Las muestras posteriormente fueron transportadas bajo refrigeración al laboratorio. Para el procedimiento de recolección y preservación de las muestras de agua se siguió las indicaciones señaladas en el Standard Methods (Greenberg *y col.* 1992).

Trabajo en laboratorio. Las determinaciones químicas de la dureza total, y de cloruros en el agua se llevaron a cabo de acuerdo al protocolo 2340 B y 4500-Cl- B, respectivamente, del Standard Methods (Greenberg *y col.* 1992). Los cationes se determinaron mediante una digestión ácida y absorción atómica, tal como describe la EPA (“Environmental Protection Agency”, 1982), y el Standard Methods (Greenberg *y col.*, 1992). Para el fósforo total en el agua se siguió la metodología del Standard Methods (4500-P E), que consiste básicamente en digestión y posterior determinación por fotocolorimetría. El nitrógeno total se determinó por Macro Kjeldahl, 4500Norg B (Standard Methods, Greenberg *y col.* 1992).

Análisis de datos. A todas las variables determinadas en el agua, se les aplicó una prueba de normalidad, de acuerdo a la prueba de Shapiro-Wilk (1965, cit. Hammer, 1999-2015a); dado que los datos no cumplieron la prueba de normalidad, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis junto con el test a posteriori de Mann-Whitney (Hammer, 1999-2015a) para determinar si habían diferencias significativas de las variables fisicoquímicas entre estaciones y periodos de muestreo. El procesamiento de los datos se hizo a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer1999-2015b).

Resultados y Discusión

pH. El pH del agua en general no varió entre estaciones ($H=8,93$; $p<0,17$) ni entre periodos de muestreo ($H=0,76$; $p<0,68$), cuya media general considerando todo el periodo y estaciones de muestreo fue $6,5\pm 0,2$ (Tabla 2), por lo que se ubican como aguas ligeramente ácidas. El pH del agua es controlado por el balance entre el dióxido de carbono, los iones bicarbonato y carbonato, que actúan como un sistema buffer que amortigua los cambios de pH (Reddy y DeLaune, 2008). Las fuentes posibles de CO_2 son: respiración del perifiton y del plancton, detritus de las plantas, disolución de minerales carbonatados y CO_2 atmosférico (Reddy y DeLaune, 2008). Mora *y col.* (2008) señalaron que la acidez de las aguas de los morichales se debe a la pobreza de carga carbonática en el componente lítico de la formación Mesa, la cual produce un menor potencial de neutralización del agua de lluvia, traduciéndose en una pobre capacidad tampón del sustrato.

Tabla 2. Valores de pH, conductividad, dureza total y calcio en el agua a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela) entre mayo 2000 y mayo 2001.

MES	pH								Conductividad (µS/cm)							
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t
M-2000	6,4	6,4	6,4	6,4	5,6	4,6	7,2	6,1	55,0	60,4	38,3	27,0	43,4	49,5	38,2	44,5
J-2000	6,5	6,4	6,3	6,2	6,5	6,5	6,4	6,4	52,0	52,4	55,7	55,5	48,3	49,5	52,2	52,2
S-2000	6,3	6,6	7,0	6,8	6,8	6,8	6,8	6,7	45,6	59,2	55,3	58,6	55,9	49,5	46,8	53,0
N-2000	6,0	6,0	6,9	6,0	6,1	6,7	6,1	6,3	43,2	48,1	54,0	59,0	56,0	51,9	56,0	52,6
E-2000	6,3	6,9	6,9	6,6	6,6	6,7	6,8	6,7	34,9	46,5	47,7	55,3	52,3	48,4	54,8	48,6
Ma-2001	5,8	6,4	6,4	6,3	6,5	6,7	6,7	6,4	35,3	42,6	47,1	58,0	54,7	49,8	56,4	49,1
M-2001	6,5	6,9	7,2	6,7	6,7	6,5	6,7	6,7	36,8	43,9	47,3	66,5	60,6	53,6	59,3	52,6
X_e	6,3	6,5	6,7	6,4	6,4	6,4	6,7	6,5*	43,3	50,4	49,3	54,3	53,0	50,3	52,0	50,4*
	Dureza Total (mg CaCO ₃ /l)								Calcio (mg/l)							
M-2000	0,93	2,19	2,86	2,85	2,65	2,38	2,50	2,34	0,11	0,20	0,32	0,4	0,37	0,31	0,21	0,27
J-2000	2,72	4,89	5,97	4,50	4,31	3,90	4,79	4,44	0,20	0,49	0,84	0,58	0,54	0,44	0,45	0,51
S-2000	3,35	5,02	5,24	4,82	4,61	3,82	4,48	4,48	0,27	0,51	0,50	0,53	0,56	0,44	0,46	0,47
N-2000	5,69	3,71	3,84	3,65	3,46	3,18	3,57	3,87	0,76	0,48	0,50	0,57	0,51	0,48	0,44	0,53
E-2000	2,18	2,45	2,79	2,99	2,71	2,56	3,30	2,71	0,28	0,29	0,36	0,44	0,41	0,40	0,43	0,37
Ma-2001	2,22	2,22	2,73	2,78	2,65	2,46	3,34	2,63	0,23	0,28	0,32	0,42	0,37	0,36	0,35	0,33
M-2001	2,49	2,49	3,33	3,84	3,67	3,22	4,18	3,32	0,27	0,19	0,31	0,5	0,48	0,40	0,42	0,37
X_e	2,34	4,44	4,48	3,87	2,71	2,63	3,32	3,40*	0,27	0,51	0,47	0,53	0,37	0,33	0,37	0,41*

X_e = media tomando las estaciones de muestreo; X_t = media tomando todo el periodo de muestreo: mayo (M), julio (J), septiembre (S), noviembre (N), enero (E), marzo (Ma). * Media general para todo el periodo y estaciones de muestreo.

La media general y los intervalos de variaciones del pH fueron <7, lo que coincide con lo reportado por algunos autores para el río Tigre y otros ríos de la zona (Tabla 3). Ello puede deberse en principio, a la naturaleza y a los procesos que se dan en el material parental, más los aportes de agua de lluvia, la cual normalmente es ácida por su contenido de CO₂ y a la presencia de ácidos orgánicos provenientes de la descomposición de la materia orgánica (Allan, 1995; Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010).

Sioli (1965, cit. Vegas-Vilarrúbia *y col.*, 1988) encontró para ríos de aguas negras del Amazonas intervalos de pH de 3,8 a 4,9, quien explicó que la fuerte acidez se debía a la capacidad de intercambio catiónico de las sustancias húmicas, las cuales pueden liberar protones e incorporar cationes. En este proceso, la acidificación de las aguas se origina por la lixiviación del aluminio del suelo, el cual se acompleja con los ácidos orgánicos y así se liberarán los iones H⁺ (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). Mora *y col.* (2008) atribuyeron la disminución de pH durante la temporada de lluvias de los morichales estudiados por ellos a la presencia de estas sustancias húmicas.

Los cambios del pH en el agua también pueden darse como consecuencia de las prácticas agrícolas que conducen a la lixiviación de aniones hacia el subsuelo, más allá de la zona de las raíces. Típicamente los nitratos, aunque también bicarbonatos, cloruros, sulfatos y aniones orgánicos que son lixiviados en asociación con cationes (calcio, magnesio y

potasio), dejando un exceso de iones H^+ en la superficie del suelo, que luego por escurrimiento son transportados al flujo de agua (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010).

Tabla 3. Valores de pH, conductividad, dureza total y concentraciones de P- total, N-total de las aguas de la cuenca alta del río Tigre y de distintos ríos de Venezuela y del mundo.

MORICHALES/ Ríos de aguas negras	pH	Conduct. ($\mu S/cm$)	Dureza total (mg $CaCO_3/l$)	Cloruros (mg/l)	P- total (mg/l)	N-total (mg/l)	Fuentes
Uracoa, Monagas	4,9-6,9	22-Sep					Pérez, 1984
Río Tigre, Cuenca Alta	5,2-6,3	30-70		1,71-10,60			Callejón, 1985
Río Tigre (1983-1987)	5,3-6,3	----	8 - 15	5,0-18,1	0,04-0,74	0,62-1,5*	MARNR-PDVSA, 1987
La Pica y La Puente, Monagas	4,5-5,6	20 - 110	4 - 20	13-Jun	< 3	0,12-0,68	LEPA, 1996
Río Tigre	5,88-7,03	----		4,14-58,0			INTERLAB, 2000
Áreo, Morichal Largo, Uracoa, Yabo	4,2-6,95	17,2 - 72,2		4-6 5,8-8,8	0,006-0,055	0,1-6,0	Mora y col., 2008
Cáris	5,5-5,8	30-80					
Morichal Largo	6,4	29					Herrera y col., 2012
Moquete	6,9-7,0	40					
Uracoa, Morichal Largo, Queregua, Moquete, Atapirire	4-5,3	31-45					Marrero y Rodríguez, 2014
Tefé, Amazonas	5,03	7,36		0,85	0,033	0,24	Ríos-Villamizar y col., 2014
Promedio río de aguas negras, Amazonas				0,4-3,5			Horbe y da Silva Santos, 2009
NO MORICHALES/ Ríos de aguas blancas							
Alto y Medio Orinoco	6,2-6,8	6,2-72,9 Min: 3,4-42,1 Max: 16,6-134	3,5-17,0 Min:0-11 Max:3,5-17	0,11-0,32		0,017-0,035* 0,052-0,111**	Weibezahn, 1990
Cauce principal del Orinoco y tributarios cerca desembocadura	5,8-7,5	10-30 Aa 17-52 Ab	>20 (6-16)				Sánchez, 1990
Río Solimões, Amazonas	6,00-7,90	47,4-96,9		0,74-4,90	0,014-0,136	0,36-0,84	Furch y Junk, 1997
Promedio Ríos de Aguas Blancas, Amazonas				1,7-4,9			Horbe y da Silva Santos, 2009
Ríos de la Península de Paria (1999)	6,5-7,9	100-200		12,78-18,75		0,11-0,13	Gordon, 2003
Bajo Orinoco	4,74-6,80 6,23 Ab 5,61 Aa	22,5-55,5	3,2-19 13,9 Ab, 7,0 Aa				Mora y col., 2009
Guarapiche, Amana, Apure	6,4-7,1	111-250					Marrero y Rodríguez-Olarte, 2014
Juruá (aguas blancas), Amazonas, Brazil	7,27	191.14			0,08	0,08	Ríos-Villamizar y col., 2014
Promedio de Ríos del mundo				7,8	0,02	0,2	Mitsch y Gosselink, 2000a
Promedio de Ríos del mundo				8,3			Hem, 1985
Río Tigre	4,6 - 7,2	27 - 66,5	0,93 - 5,97	7-15	0,01 - 1,51	0,15 - 6,31	Este Trabajo

AB: aguas bajas; AA: aguas altas. * Nitratos; ** Nitritos

El pH puede influenciar las tasas de las reacciones químicas y los procesos biológicos que se dan en la naturaleza (Reddy y DeLaune, 2008). Pérez (1984) en su trabajo sobre el río Uracoa, señaló que el alto contenido de gases como CO_2 y O_2 en las aguas infiltradas, facilita la oxidación de elementos metálicos y la disminución del pH. Ello puede dar lugar a la alteración del proceso de descomposición de la materia vegetal que interactúa con el agua de la planicie boscosa.

Conductividad. La conductividad es una medida de la capacidad del agua de conducir una corriente y para un cuerpo de agua en específico, se relaciona con los sólidos totales disueltos y con los iones mayoritarios presentes (Chapman y Kimstach, 1996). La conductividad de la mayoría de las aguas dulces naturales se encuentra entre los $10\mu\text{S}/\text{cm}$ y los $350\mu\text{S}/\text{cm}$, aunque, por supuesto depende del tipo de geología (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). La conductividad en el área de estudio tuvo una ligera discrepancia entre estaciones de muestreo ($H= 11,45$; $p<0,08$), con los valores menores y mayores en las estaciones V y II, respectivamente. La conductividad media tendió a aumentar a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Tabla 2), lo que sugirió el incremento en la concentración de sales disueltas a medida que las aguas fluían a lo largo del río.

Temporalmente, la conductividad no varió entre lapsos de muestreo ($H=4,66$; $p<0,60$), quizás producto de la variabilidad entre los datos (Tabla 2). Sin embargo, temporalmente cada sitio de muestreo presentó características propias; no obstante la tendencia general fue el aumento en la conductividad durante la temporada de lluvias, correspondiente a los meses julio, septiembre y noviembre (Tabla 2). Mora *y col.* (2008) plantearon que seguramente el aumento en la conductividad durante las lluvias se debe a un mayor aporte de elementos por las precipitaciones y por el lavado del sustrato, que se impone sobre el proceso dilución debido al aumento del caudal y volumen del agua. A lo anterior se agrega el efecto de las aguas subterráneas, las cuales al recargar al humedal, se genera un lavado más intenso del sustrato, que se traduce en un aumento de la conductividad, fenómeno favorecido por la naturaleza de los suelos que son de texturas gruesas (Fernández, 2007).

La media general de la conductividad considerando todos los sitios y períodos de muestreo fue de $50,4\pm 7,8 \mu\text{Scm}^{-1}$, cuyos valores mayores y menores caen dentro de los intervalos reportados para ríos de morichal en los Llanos orientales, siendo comparativamente parecidos en algunos casos con ríos de aguas blancas (Tabla 3).

Dureza total. La media general de la dureza total en las aguas fue de $3,4\pm 1,0 \text{ mg eqCaCO}_3/\text{l}$. Temporalmente la dureza difirió significativamente entre los lapsos de muestreo ($H=31,5$; $p<0,00002$), cuya media fue mayor en los meses de julio y septiembre de 2000 (período de lluvias) y menor en mayo de 2000. Esto indica que la tendencia en general fue presentar mayores valores de dureza total en el lapso de lluvias y menores en el de sequía (Tabla 2). A lo largo del río, la media de la dureza total fue más alta en la estación IV y más baja en la estación II. No se observó una tendencia a aumentar con el flujo del río, así como tampoco diferencias significativas entre estaciones de muestreo ($H: 7,38$; $p<0,29$). La dureza total determinada en este trabajo resultó comparativamente similar a la de otros morichales de los Llanos orientales (Tabla 3).

La dureza del agua se utiliza como indicador de calidad para consumo humano y se interpreta como la concentración de compuestos minerales presentes en el agua, en particular sales de magnesio y calcio, que definen la dureza temporal, en tanto la dureza permanente está determinada por sales de cloruros (Cl^-) y sulfatos (SO_4^{2-}), que en conjunto constituyen la dureza total (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). El agua denominada comúnmente como “dura” tiene una elevada concentración de dichas sales, mientras que el agua “blanda” contiene dichas sales en muy bajas concentraciones, de modo que las aguas de la cuenca alta de río Tigre, a partir de los valores de dureza total se clasifican como de aguas muy suaves a suaves o muy blandas (Millán *y col.*, 2003) y se les consideran biológicamente poco productivas.

Cationes y Cloruros.

Calcio. La concentración media general de calcio fue $0,41 \pm 0,07$ mg/l; entre las estaciones de muestreo los valores menores y mayores se hallaron en los sitios II y V, respectivamente, observándose la tendencia aumentar a lo largo del río (Tabla 2). Mediante la prueba de Kruskal-Wallis la concentración de calcio varió estadísticamente entre estaciones ($H=13,11$; $p<0,04$), que con base al test post comparaciones de Mann-Whitney, las estaciones IV, V, VI, VII y VIII discreparon de la II ($p<0,02$). Entre los meses de muestreo, los mayores valores de Ca se determinaron en julio, septiembre y noviembre (período de lluvias), con valores entre 0,47 y 0,53 mg/l, en tanto los menores se hallaron en enero y marzo 2001 (meses de sequía) y de transición sequía lluvia (mayo 2000). La prueba de Kruskal-Wallis indicó que la concentración de Ca discrepó significativamente entre meses de muestreo ($H=24,06$; $p<0,0005$); el test post comparaciones de Mann-Whitney arrojó que la concentración de calcio cambió significativamente entre los meses de julio, septiembre y noviembre ($p<0,05$), y estos a su vez de los restantes meses ($p<0,002$). Mora *y col.* (2008), hallaron que la concentración de calcio fue mayor en la temporada de lluvias y lo asociaron al aporte por las lluvias y al lavado desde los suelos.

En un punto dado de un río, las características de las aguas dependen entre otros factores de: los aportes por escorrentía superficial y por las aguas subterráneas, las reacciones que se dan dentro del mismo sistema, la mezcla de las aguas y la entrada de contaminantes (Meybeck *y col.*, 1996), procesos que aportan elementos químicos a la carga disuelta lo que finalmente influye en la composición química de las aguas de los ríos (Mora *y col.*, 2008). Los intervalos de variación de las concentraciones de Ca en las aguas de la cuenca alta del río Tigre obtenidas en este trabajo son comparables a los valores reportados por otros autores en otros morichales del país, incluso con ríos de aguas negras del Amazonas, siendo mucho menores que las concentraciones para ríos de aguas blancas (No morichal) (Tabla 4). Las concentraciones de Ca en morichales se consideran mínimas, lo que se atribuye a la baja disponibilidad de

carbonatos de calcio en la formación Mesa (Mora *y col.*, 2008). Vegas-Vilarrúbia *y col.* (1988) plantearon que la interacción del calcio con los componentes húmicos del agua no es tan directa como para determinar la presencia o ausencia de éste en el agua.

La presencia de calcio en aguas naturales varía de acuerdo con la proximidad a la fuente natural. Típicamente se encuentra en concentraciones menores a 15 mg Ca²⁺/l, mientras que en aguas cercanas a rocas carbonatadas puede variar entre 30 mg Ca²⁺/l y 100 mg Ca²⁺/l (Chapman y Kimstach, 1996). Las aguas residuales contribuyen de manera importante a los niveles de calcio en las aguas superficiales. La lluvia ácida puede incrementar el lixiviado de los iones calcio del suelo (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010).

Magnesio. El magnesio está presente en las aguas como ion Mg²⁺ y junto con el calcio, definen la dureza temporal del agua. Proviene principalmente de los minerales ferromagnésicos y de algunas rocas que contienen carbonatos (Nikanorov y Brazhnikova, 2009). También se encuentra en la clorofila, en diferentes compuestos organometálicos, en la materia orgánica, y constituye un elemento esencial para los seres vivos. Su concentración natural varía entre 1mg/l y hasta 100 mg/l, dependiendo del tipo de roca de la que provenga (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010), específicamente en aguas de ríos su concentración varía entre 1 y 10 mg/l (Nikanorov y Brazhnikova, 2009). Aunque el magnesio se utiliza en muchos procesos industriales, estos contribuyen relativamente poco al magnesio total en aguas superficiales (Chapman y Kimstach, 1996).

Las concentraciones de magnesio durante todo el lapso y estaciones de muestreo variaron entre 0,16 y 0,97 mg/l, con media de 0,58±0,19 mg/l Mg⁺² (Tabla 4). Entre los sitios de muestreo las concentraciones medias más altas se determinaron en las estaciones IV y VIII y las más bajas en las estaciones II y VII; sin embargo, no hubo diferencias significativas entre estaciones de muestreo (H=6,2; p<0,40). Temporalmente, el test de Kruskal-Wallis dio que la concentración de magnesio contrastó significativamente entre los meses de muestreo (H=31,6; p<0,00004), donde los meses julio, septiembre y noviembre (2000) difieren (p<0,005) de los restantes meses según el test post comparaciones de Mann-Whitney. El magnesio al igual que el calcio tendió a ser mayor en la temporada de lluvias (Tabla 4), que como se mencionó se asocia al aporte por aguas de lluvias y al lavado desde los suelos (Mora *y col.*, 2008).

Los intervalos de concentración de Mg a lo largo de la cuenca alta del río Tigre se corresponden con los valores reportados para otros morichales del Oriente venezolano (Mora *y col.*, 2008) y los ríos de aguas negras del Amazonas y del Orinoco; sin embargo, resultaron menores que los hallados por Callejón (1985) para el mismo río Tigre y para otros ríos no morichales o de aguas

blancas (Tabla 5). Las concentraciones mínimas de Ca y Mg en los morichales explican la dureza total baja, y se atribuyen a la baja disponibilidad de carbonatos de calcio y de magnesio en la formación Mesa (Mora *y col.*, 2008).

Potasio. Los iones alcalinos más abundantes en el agua son el Na⁺ y el K⁺, los cuales están presentes en el medio acuoso a causa de procesos de meteorización de los minerales. El ion potasio es un nutriente esencial para las plantas y en cuerpos de aguas dulces sus concentraciones son menores a 10 mg K⁺/l. A pesar que la solubilidad del potasio es muy similar al sodio, sus concentraciones en aguas superficiales son más bajas, pues tiene una capacidad migratoria débil, debido a que fácilmente es incorporado a las estructuras minerales y a que es acumulado por la biota acuática, debido a que participa activamente en los procesos biológicos (Chapman y Kimstach, 1996; Nikanorov y Brazhnikova, 2009).

La concentración general media de potasio fue de 2,33±0,12 mg/l (Tabla 4). En los sitios de muestreo V y VI se determinaron los valores más altos, y en la estación II las menores (Tabla 4), pero no hubo diferencias estadísticas entre las estaciones de muestreo (H=5,82; p<0,44). Temporalmente, los valores mayores de potasio se encontraron en los meses de septiembre y noviembre de 2000 y enero de 2001, y los menores en mayo de 2001 (Tabla 4). La prueba de Kruskal-Wallis dio diferencias significativas entre los meses de muestreo (H= 15,68; p<0,02), que de acuerdo al test post comparaciones de Mann-Whitney, los meses de julio, septiembre y noviembre de 2000 (época de lluvias), enero y marzo de 2001 (sequía) difirieron de mayo 2000; a su vez los meses de lluvia discreparon de los de sequía. Esto indica que temporalmente el potasio, al igual que el calcio y magnesio tendió a ser mayor en la época de lluvias. Las medias de las concentraciones espacial y temporal caen dentro de lo reportado por Mora *y col.* (2008), pero resultaron superiores al compararlos con los de Callejón (1985) para el mismo río Tigre y con los obtenidos para ríos de aguas negras del Amazonas, e incluso con ríos no morichales o de aguas blancas (Tabla 5). Las concentraciones de potasio pueden aumentar por deposición atmosférica (lluvia, polvo), escorrentía de terrenos agrícolas e influencia de drenajes de irrigación (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010).

Sodio. Las concentraciones de ion sodio en aguas naturales superficiales varían de manera considerable dependiendo de las condiciones geológicas locales y de descargas de aguas residuales. Los valores pueden variar entre 1mg Na⁺/l a 10 mg Na⁺/l (Chapman y Kimstach, 1996; Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). Muchas aguas superficiales, incluyendo las que reciben aguas residuales, tienen concentraciones muy por debajo de 50 mg/l. No obstante, en aguas subterráneas las concentraciones de sodio frecuentemente exceden los 50 mg/l (Chapman y Kimstach, 1996).

Tabla 4. Concentraciones de magnesio, potasio, sodio, cloruros, y relación Na/Cl del agua a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela) entre mayo 2000 y mayo 2001.

Mes	Magnesio (mg/l)								Potasio(mg/l)							
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t
M-2000	0,16	0,41	0,50	0,45	0,42	0,39	0,48	0,40	0,67	2,19	2,19	2,43	2,33	2,28	1,29	1,91
J-2000	0,54	0,89	0,94	0,74	0,72	0,68	0,89	0,77	2,53	2,40	2,44	2,37	2,25	2,36	2,37	2,39
S-2000	0,65	0,91	0,97	0,85	0,78	0,66	0,81	0,80	3,14	2,67	2,35	2,62	2,37	2,36	2,40	2,56
N-2000	0,92	0,61	0,63	0,54	0,53	0,48	0,60	0,62	2,85	2,57	2,48	2,60	2,55	2,42	2,48	2,56
E-2000	0,36	0,42	0,46	0,46	0,41	0,38	0,54	0,43	2,08	2,07	2,09	2,21	2,50	2,48	2,36	2,26
Ma-2001	0,40	0,37	0,47	0,42	0,42	0,38	0,60	0,44	1,88	2,04	2,19	2,48	2,40	2,37	2,57	2,28
M-2001	0,44	0,49	0,62	0,63	0,60	0,54	0,76	0,58	1,88	2,07	2,25	2,74	2,67	2,44	2,57	2,37
X_e	0,50	0,59	0,66	0,58	0,55	0,50	0,67	0,58*	2,15	2,29	2,28	2,49	2,44	2,39	2,29	2,33*
Mes	Sodio(mg/l)							Cloruro (mg/l)								
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t	
M-2000	1,92	4,70	5,78	5,14	4,80	4,48	5,54	4,62	11	11	10	10	10	14	11	
J-2000	3,58	6,46	7,01	6,21	5,85	5,52	6,21	5,83	13	14	14	14	12	13	14	
S-2000	3,65	6,11	6,00	6,21	6,06	5,38	5,95	5,62	12	12	11	10	10	10	11	
N-2000	3,88	6,57	6,32	6,92	6,47	6,03	6,47	6,09	11	12	10	13	11	10	11	
E-2000	3,30	6,08	6,32	6,87	6,67	6,06	6,67	6,00	8	11	10	11	10	9	10	
Ma-2001	3,22	6,08	6,03	6,82	6,47	6,03	7,01	5,95	7	10	9	10	10	10	10	
M-2001	3,32	5,85	6,11	7,66	6,91	6,31	6,81	6,14	9	11	9	12	11	11	11	
X_e	3,27	5,98	6,22	6,55	6,18	5,69	6,38	5,75*	10	12	10	11	11	10	13	
Na/Cl**	0,50	0,80	0,92	0,88	0,90	0,84	0,77									
Na/Cl***	0,32	0,52	0,60	0,57	0,58	0,55	0,50									

X_e = media tomando las estaciones de muestreo; X_t = media tomando todo el período de muestreo: mayo (M), julio (J), septiembre (S), noviembre (N), enero (E), marzo (Ma). * Media general para todo el periodo y estaciones de muestreo. ** Relación calculada en mmoles/l/mmoles/l; ***Relación calculada en masa mg/l/mg/l.

Las concentraciones de sodio variaron entre 1,92 y 7,66 mg/l, con una media general de 5,75±1,21 mg/l (Tabla 4), las cuales resultaron más bajas en la estación II, y aumentaron ligeramente en sentido aguas abajo, aunque los mayores valores se encontraron en las estaciones V y VIII. La prueba de Kruskal-Wallis dio diferencias significativas entre los sitios de muestreo (H=24; p<0,0005), que de acuerdo al test post comparaciones de Mann-Whitney la concentración de sodio en el sitio II discrepó de las restantes estaciones de muestreo (p<0,002); la estación V difirió de la VII (p<0,04).

La media de la concentración de sodio respecto a los meses de muestreo fue menor en mayo-2000 y mayor en noviembre-2000 (Tabla 4). Los valores de sodio discreparon significativamente entre los meses de muestreos (H=12,94; p<0,04), diferenciándose mayo-2000 del resto de los meses (p<0,04), de los cuales discreparon ligeramente los meses de septiembre y de noviembre (p<0,06). En general se visualizó la tendencia de mayores concentraciones de sodio en la temporada de lluvias a lo largo del río, con un comportamiento parecido a los otros cationes: calcio, magnesio y potasio, aspecto que coincidió con lo reportado por Mora *y col.* (2008).

Las concentraciones medias de sodio espacial y temporalmente estuvieron dentro de lo hallado por Mora *y col.* (2008), por Callejón (1985) para el mismo río Tigre y con los obtenidos para ríos de aguas negras del

Amazonas, e incluso con ríos no morichales o de aguas blancas (Tabla 5). Mora *y col.* (2008) consideraron que las concentraciones de Na (2,2-7,8 mg/l) encontradas por ellos, eran altas para ríos de aguas negras y lo atribuyeron a la cercanía de los ríos de morichales a la costa del océano del Atlántico. Junk *y col.* (2015) para ríos de aguas negras del Amazonas mencionan que a pesar de que en éstos el contenido de metales alcalinotérreos es muy bajo, contribuyendo al 50 % del total de cationes, sin embargo el sodio es el que predomina en dichos ríos. En las aguas de la cuenca alta del río Tigre, el sodio del total de cationes analizados, fue el mayoritario con porcentajes entre el 53 y 66%, lo cual pudo deberse además de fuentes puntuales y no puntuales de contaminación (Tabla 1), a la recarga desde los acuíferos, y como señalaron Mora *y col.* (2008) a las deposiciones atmosféricas (lluvias y polvo).

Cloruro. El cloruro se encuentra en todas las aguas naturales, sobre todo en forma de sales solubles, como cloruros de sodio, de potasio y de magnesio (Nikanorov y Brazhnikova, 2009), cuyas concentraciones en aguas dulces prístinas generalmente son inferiores a 20mg Cl⁻/l (Goldman y Horne, 1983), e incluso menos de 2mg Cl⁻/l (Chapman y Kimstach, 1996). En las aguas de lluvia y en ríos en promedio se encuentran concentraciones de 0 a 2mg Cl⁻/l, y 0 a 100 mg Cl⁻/l, respectivamente (Goldman y Horne, 1983).

La presencia de cloruros en las aguas se atribuye a la disolución de depósitos de sales, deposición atmosférica, concentración por evaporación y contaminación provenientes de actividades industriales, aguas excedentarias de riegos agrícolas (Granato *y col.*, 2015); también puede darse contaminación de origen doméstica, en particular proveniente de orinas de humanos y de animales, que en término medio contiene 5mg Cl⁻/l (Catalán *y col.*, 1971, cit. Rosas, 2001). Debido a su alta solubilidad presenta pocas reacciones de precipitación y solubilización, de modo que su patrón de distribución está relacionado con el movimiento del agua (Osorio y Céspedes, 2000, cit. Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). En la mayor parte de corrientes superficiales (ríos, arroyos, quebradas) el cloruro está presente en concentraciones muy por debajo del sulfato o bicarbonato; sin embargo, en algunas de estas corrientes pueden recibir altas cantidades a través de las aguas subterráneas con altos niveles de cloruro, o desechos industriales, o se ven afectadas por exposición a mareas oceánicas o por espray salino en agua de lluvia movida por el viento (Hem, 1985).

La concentración media de cloruro fue de 10,8±0,1 mg/l, la cual discrepó significativamente entre estaciones de muestreo (H=14,11, p<0,02), que de acuerdo al Test post comparaciones Mann-Whitney, los sitios de muestreo II, IV, VI y VII se diferenciaron estadísticamente de la estación VIII (p<0,03), en donde se determinaron los valores más altos

(Tabla 4). Temporalmente, la concentración media de cloruros fue 11,0 ±1,3 mg/l y varió estadísticamente entre los meses de muestreo (H=21,23; p<0,002), con la tendencia de valores más altos en los meses julio, septiembre y noviembre 2000 (época de lluvias) y menores en los meses de sequía (enero-marzo 2001) (Tabla 4).

Tabla 5. Concentraciones de cationes: calcio, magnesio, potasio y sodio en la cuenca alta del río Tigre y en distintos ríos de Venezuela y del mundo.

Morichales/Ríos de Aguas Negras	Sodio (mg/l)	Potasio (mg/l)	Magnesio (mg/l)	Calcio (mg/l)	Fuentes
Río Tigre	3,9 – 13,8	1,36 – 1,90	0,83 – 5,54	0,4 – 3,2	Callejón, 1985
Areo, Morichal Largo, Uracoa, Yabo	2,2-7,8	1,2-5,5	0,09- 0,86	0,1-0,82	Mora <i>y col.</i> , 2008
Promedio de ríos de aguas negras Amazonas	0,1-2,9	0.1-2.1	< 0.70	< 4.5	Horbe y da Silva Santos, 2009
Tefé, Amazonas, Brasil	0,4	1,41	0,22	0,71	Ríos-Villamizar <i>y col.</i> , 2014
No Morichales/Ríos de aguas blancas					
Alto y Medio Orinoco	0,74-2,74	0,11-0,93	0,03-0,53	0,07-2,50	Weibezahn, 1990
Ríos de América del Sur	3,3	1	4,1	6,3	Allan, 1995
Río Solimões, Amazonas Brasil	1,04 – 5,01	0,35 – 1,33	0,53 – 2,86	3,22 – 11,48	Furch y Junk, 1997
Promedio de Aguas Blancas, Amazonas	1.8-6.0	0.9-2.0	1.0-2.3	5.3-16.4	Horbe y da Silva Santos, 2009
Ríos de la Península de Paria, Sucre	8,88-15,21	0,29—0,60	2,43-6,2	3,6-19,5	Gordon, 2003
Bajo Orinoco	0,71–2,46 1,95 Ab 1,03 Aa	0,49–0,94 0,8 Ab 0,67 Aa	0,53–1,28 1,04 Ab 0,70 Aa	2,03–5,67 4,.62 Ab 2,83 Aa	Mora <i>y col.</i> , 2009
Juruá, Amazonas, Brasil	10,19	1,98	4,42	32,55	Ríos-Villamizar <i>y col.</i> , 2014
Promedio de Ríos del mundo	6,3	2,3	4,1	15	Mitsch y Gosselink, 2000a
Promedio de Ríos del mundo	7,2	1,4	3,7	14,7	Hem, 1985
Río Tigre 2001-2002	1,92 – 7,66	0,67 – 3,14	0,16 – 0,97	0,11 – 0,84	Este Trabajo

Mora *y col.* (2008), consideraron que debido a la ausencia de evaporitas en la formación Mesa, la presencia de los iones cloruros en las aguas de morichales se origina del aporte del agua de lluvia enriquecida por sales

marinas provenientes de la formación de aerosoles de estas sales en la atmósfera. Estos autores hallaron mayores concentraciones de cloruros en mayo y lo explicaron asumiendo una acumulación durante la época de sequía de aerosoles de sales marinas provenientes del Atlántico, los cuales son transportados y precipitados con las primeras lluvias. Cabe mencionar que las fuentes antropogénicas de cloruros se originan de la disolución de depósitos de minerales, drenajes de agua de riego, lixiviaciones difusas, escorrentía de terrenos agrícolas, entre otras (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). Como se mencionó, el río Tigre atraviesa ciudades como El Tigre, El Tigrito y San Tomé, en el cual se desarrollan diversas actividades antrópicas (Tabla 1), que posiblemente expliquen la presencia de cloruros en las aguas del morichal estudiado.

Comparando los valores medios e intervalos de variación en la concentración de cloruro, éstos caen dentro de los reportados para otros morichales y para ríos de aguas blancas (Tabla 5), pero a su vez son superiores a ríos de aguas negras del Amazonas, para los cuales Junk *y col.* (2015) reportaron que en estos ríos el anión dominante es el cloruro seguido de los sulfatos.

La composición química de las aguas de los ríos refleja los diferentes procesos naturales que aportan elementos químicos a la carga disuelta. Estos procesos pueden ser la meteorización de rocas y suelos, el aporte atmosférico del agua de lluvia y las perturbaciones antropogénicas (Mora *y col.*, 2008). En este sentido, debido a la naturaleza conservativa del ion Cl y a que su principal fuente proviene de la atmósfera, más que de las rocas, el cálculo de la relación de los diferentes cationes calcio, magnesio, potasio y sodio respecto a este ion, permite obtener un estimado de la meteorización química (Weingarten *y col.*, 1990). Previamente se mencionó que Mora *y col.* (2008) en morichales de los Llanos orientales y Junk *y col.* (2015) en ríos de aguas negras del Amazonas hallaron que el Na constituyó el catión dominante, lo cual coincidió con lo encontrado en este trabajo, puesto que el Na porcentualmente (53 y 66%) fue el catión mayoritario en las aguas de la cuenca alta del río Tigre, de allí que solo se calculó la relación molar sodio/cloruro (Figura 16), para evaluar si las concentraciones de cloruros a lo largo del morichal estudiado proviene de fuentes antrópicas más que las naturales mencionadas anteriormente.

Möller (1990) reportó que en agua de mar la relación Na/Cl como proporción en masa o molar está entre 0,56 mg/l/mg/l o 0,86 mmoles/l/mmoles/l, respectivamente. La relación molar varió entre 0,50 y 0,92, media=0,80±0,14 mmoles/l/mmoles/l (0,32 y 0,60, media=0,52±0,09 mg/l/mg/l), y con mayores valores entre las estaciones IV y VII (Figura 16). Calculando la relación molar Na/Cl para los datos aportados por Callejón (1985) para la cuenca alta de río Tigre hasta los 45 km, varió entre 0,97 y 1,13 mmoles/l/mmoles/l. Estos resultados indican aportes de cloruros al

agua de la cuenca alta del río Tigre, que pueden provenir de aportes atmosféricos a través del espray salino proveniente del océano (Sutcliffe, 1998; Granato *y col.*, 2015), concentración por evaporación y por aguas subterráneas. Asimismo, constituyen fuentes importantes la contaminación ocasionada por actividades industriales, aguas excedentarias de riegos agrícolas y domésticas (Granato *y col.*, 2015); esto se evidenció a partir de las distintas actividades antrópicas y su nivel de perturbación que se realizan a lo largo del río, principalmente a partir de la estación IV desde donde posiblemente hay descargas de aguas servidas (Tabla 1).

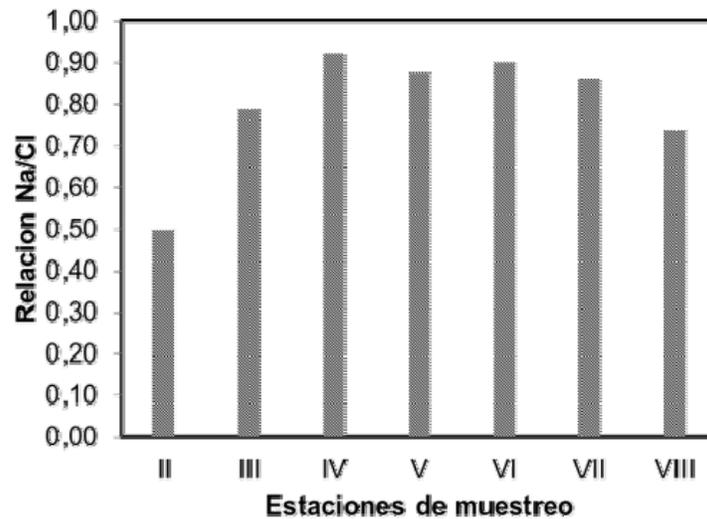


Figura 16. Relación molar sodio-cloruro (mmoles/l/mmoles/l) en cada una de las estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui, Venezuela).

Nitrógeno total. El nitrógeno, elemento limitante que regula la productividad y producción en ambientes terrestres, húmedales y ecosistemas acuáticos, en los cuales existen complejas mezclas de compuestos nitrogenados, tanto en formas orgánicas particuladas y disueltas, como inorgánicas (nitratos, nitritos y amonio) presentes en formas disueltas, cuyas proporciones depende de las tasas relativas de las entradas y del recambio de ellos (Reddy & DeLaune, 2008). El N en forma disuelta está regulado por varios procesos biogeoquímicos, que se dan en el suelo, y en la columna de agua, cuyas tasas relativas dependen de las características fisicoquímicas y biológicas de la columna de agua, del suelo y de los sustratos orgánicos presentes en el medio (Reddy y DeLaune, 2008). Las concentraciones de N-total en aguas naturales varían espacial y temporalmente, y dependiendo de la trofia del sistema, sus valores van desde 661 μ g/l N-total (0,661mg/l) en ambientes oligotróficos, 753 μ g/l mesotróficos (0,753 mg/l), y 1875 μ g/l (1,875 mg/l) en medios eutróficos (García, 2016).

La concentración media de N-total general entre estaciones y meses de muestreo fue de $2,29 \pm 0,69$ mg/l, la cual fue mayor en la estación VII y menor en la IV (Tabla 6). El análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis mostró que no hubo diferencias significativas entre los sitios de muestreo ($H=5,9$; $p<0,43$), quizás producto de la gran variabilidad de los datos entre las estaciones. Sin embargo, el test a posteriori de Mann-Whitney arrojó que las estaciones IV y VI se distinguieron estadísticamente de la VII ($p<0,04$). En general, con base a lo planteado por García (2016), las concentraciones de N-total dependiendo del sitio de muestreo a lo largo del río se pudieron categorizar entre mesotróficas y eutróficas, con algunos valores puntuales que cayeron en la condición de oligotróficas.

Respecto a los meses de muestreo los mayores niveles de N-total se hallaron en los de sequía (enero y marzo de 2001) y los menores en los de lluvia (Tabla 5). El análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis arrojó que no existen diferencias significativas entre los meses de muestreo ($H=6,52$; $p<0,16$); no obstante el test a posteriori de Mann-Whitney dio ligeras diferencias entre el mes de noviembre-2000 y enero-2001 ($p<0,06$). Contrario a Mora *y col.* (2008), quienes hallaron que estacionalmente las concentraciones más altas de N-total se determinaron al inicio de las lluvias y durante los meses siguientes, en este caso correspondió a la temporada de sequía, periodo en el cual al bajar el nivel del agua la descomposición de la materia orgánica pudo ser mayor; en ese lapso posiblemente aumentó la concentración de oxígeno y consecuentemente hubo mayor liberación de compuestos inorgánicos y orgánicos solubles y particulados. La sequía y la humedad definen la naturaleza física del ambiente donde se da la descomposición, altera la calidad del material vegetal y cambia las condiciones de nutrientes. La descomposición puede ser retrasada por anoxia o deposición de sedimentos, o aumentada por factores físicos (lavado o fragmentación por acción del agua o alternancia de los ciclos sequía/humedad) y procesos biológicos (actividad microbiológica o consumo por invertebrados) (Langhans y Tockner, 2006).

Tabla 6. Concentraciones de N-total (mg/l) y P-total (mg/l) del agua a lo largo de la cuenca alta del río Tigre entre mayo 2000 y mayo 2001 (Anzoátegui, Venezuela).

Mes	N-total (mg/l)								P-total (mg/l)							
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	X _t
M-2000	-	-	-	-	-	-	-	-	1,39	1,29	1,44	1,22	1,51	1,29	1,30	1,35
J-2000	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
S-2000	2,07	0,23	0,46	3,77	1,90	2,15	0,28	1,55	0,01	0,01	0,01	0,51	0,01	0,01	0,01	0,08
N-2000	3,69	0,27	1,72	0,15	0,15	4,34	0,15	1,50	0,38	0,11	0,19	0,79	0,75	0,58	0,34	0,45
E-2000	3,26	6,31	2,67	3,66	2,93	2,82	1,07	3,24	0,31	0,07	0,14	0,87	0,75	0,68	0,43	0,46
Ma-2001	3,06	5,69	0,16	1,60	1,70	4,99	5,46	3,24	0,20	0,03	0,19	0,89	0,87	0,97	0,4	0,50
M-2001	1,23	1,23	2,44	1,32	1,88	3,01	2,44	1,93	0,34	0,05	0,14	1,18	1,14	0,94	0,68	0,64
X_c	2,66	2,75	1,49	2,10	1,71	3,46	1,88	2,29*	1,35	0,01	0,08	0,45	0,46	0,51	0,64	0,50*

X_e = media tomando las estaciones de muestreo; X_t = media tomando todo el periodo de muestreo: mayo (M), julio (J), septiembre (S), noviembre (N), enero (E), marzo (Ma). * Media general para todo el periodo y estaciones de muestreo. abla 6. Concentraciones de N-total y P-total del agua a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela) entre mayo 2000 y mayo 2001.

Los valores de N-total fueron comparables a los obtenidos por Mora *y col.* (2008), pero mayores a los reportados por el LEPA (1996); en general fueron más altos que las concentraciones de los ríos de aguas blancas y de otros ríos de aguas negras del Amazonas (Tabla 2). A su vez, resultaron superiores a los encontrados en el río Catatumbo de $1,24 \pm 0,26 \text{ mg/l}$ (Ávila *y col.*, 2007), y en ambientes eutróficos (García, 2016). Estos valores altos de N-total en la cuenca alta del río Tigre, pudieron deberse a factores antrópicos que se desarrollan a lo largo de este río, puesto que el mismo atraviesa las ciudades de Cantaura, El Tigre, El Tigrillo y San Tomé, en las cuales se realizan entre otras, actividades agrícolas y pecuarias, se producen descargas domésticas e industriales o bien una combinación de ellas (Peña, 2004), lo que puede provocar lixiviados y contaminación del agua subterránea, además de inducir eutrofización (Pérez-Díaz *y col.*, 2019).

Mora *y col.* (2008), encontraron concentraciones altas de N-total (0,01 y 6 mg/l) en distintos morichales del oriente venezolano, y lo atribuyeron a la baja o ineficiente capacidad de retención de N por estos sistemas, los cuales liberan el exceso a través del drenaje. Mora *y col.* (2008), a partir de las concentraciones elevadas de N-total, y los valores bajos de nitratos y amonio encontrados por ellos, plantearon que el 92% del N-total se encuentra en la forma de N orgánico contenido en la fase soluble (sustancias húmicas), dado que estos ríos de sabana arrastran poca cantidad de material suspendido.

Fósforo total. El fósforo es un macroelemento esencial, que puede ser acumulado por una amplia variedad de seres vivos. Es considerado el principal elemento a tomar en cuenta en el control de la eutrofización de los ecosistemas acuáticos, de allí que se han establecido valores de P-total en la columna de agua, de modo que pueden ser descritos como: ultraoligotróficas ($< 4,0 \mu\text{g/l} = < 0,004 \text{ mg/l}$), oligotrófica ($< 10,0 \mu\text{g/l}$), mesotrófica (0,010 - $35 \mu\text{g/l}$), eutrófica (35 - $100 \mu\text{g/L}$) e hipertrófica ($> 100 \mu\text{g/l}$) (Reddy y DeLaune, 2008; Moreno *y col.*, 2010). El límite de P-total para aguas no contaminadas es de $0,005 \text{ mg/l}$ (Wetzel, 1981). Con unas pocas excepciones, en muchos humedales el P no es limitante, contrario a lo que se da en sistemas acuáticos como lagos y ríos, de modo que la disponibilidad en estos sistemas regula la producción primaria. En los sistemas donde el P es de limitada disponibilidad es controlado y ciclado estrictamente para mantener la estabilidad del ecosistema (Reddy y DeLaune, 2008).

La concentración media de P-total tomando en cuenta el tiempo y las estaciones de muestreo fue de $0,50 \text{ mg/l}$ (Tabla 6). Temporalmente, los niveles de P-total fueron más altos en mayo de 2000 y de 2001, y los más bajos en julio y septiembre de 2000 (Tabla 6). La prueba de Kruskal- Wallis mostró que las concentraciones de P-total variaron estadísticamente entre los meses de

muestreo ($H=35,97$; $p<0,00003$). El test *a posteriori* de Mann-Whitney arrojó que el mes de mayo-2000 difirió significativamente de los otros lapsos de muestreo ($p< 0,002$); a su vez las concentraciones de P-total en julio y septiembre discreparon de los restantes meses ($p<0,008$). Agrupando los meses por temporada, en general los niveles de P-total resultaron menores en la temporada de lluvias (julio, septiembre y noviembre) (Tabla 6) con una media entre estos meses de $0,18\pm 0,14$ P-total mg/l, mientras que en los de sequía (enero y marzo de 2001) se obtuvo una media de $0,49\pm 0,35$ P-total mg/l. Por otra parte, durante los meses de mayo de 2000 y 2001, la concentración media fue de $0,99\pm 0,23$ P-total mg/l. Independientemente de la gran variabilidad de los datos (Tabla 6), hubo la tendencia de menor concentración de P-total en el lapso de lluvias, quizás por efecto de dilución del aumento del flujo y volumen de agua ocasionado por las precipitaciones. Mora *y col.* (2008) hallaron un leve aumento del P-total al inicio de las lluvias (abril-mayo), atribuido a procesos de lavado del sustrato; pero en el morichal Areo después de ese lapso, durante la temporada de lluvias la concentración de P-total resultó menor (Mora *y col.* 2008), lo que muestra un comportamiento parecido al encontrado en este trabajo.

En cuanto a los cambios espaciales, la menor y mayor concentración de P-total se determinaron en las estaciones de muestreo III y V, respectivamente (Tabla 6); sin embargo con base al test de Kruskal-Wallis, no hubo diferencias estadísticas entre sitios de muestreo ($H=6,09$; $p<0,36$). Cotejando la medias generales e intervalos de concentración (Tabla 2) con los reportados para otros morichales, incluso con ríos no morichales o de aguas blancas, resultaron superiores, con la excepción de un solo caso (morichales La Pica y La Puente, LEPA 1996), igualmente fueron superiores a los reportados por Vegas-Vilarrúbia *y col.* (1988) para Morichal Largo, cuya concentración fue de $0,046$ mg/l P-Total.

En la desembocadura del río Catatumbo, Rivas *y col.* (2009) hallaron una concentración de $0,59 \pm 0,51$ mg/l de P-total, considerada 118 veces el límite establecido para aguas no contaminadas (Wetzel, 1981). En este trabajo la concentración media general de $0,50\pm 0,49$ mg/l resultó 125 veces superior al límite establecido para ambientes oligotróficos (Reddy y DeLaune, 2006; Moreno *y col.* 2010) y 100 veces mayor a lo señalado para aguas no contaminadas (Wetzel, 1981), de allí que podría considerarse a las aguas de la cuenca alta del río Tigre como hipereutróficas. Sin embargo, esta condición varió estacionalmente (Tabla 6); así durante los meses junio y septiembre las aguas pudieron clasificarse como oligotróficos, pasando luego a una condición de eutrofia entre noviembre-2000, enero y marzo de 2001, en tanto que mayo de 2000 y de 2001, que representaron el 29% de los muestreos, las aguas se categorizaron como hipereutróficas. En este sentido, el 71% de los muestreos indicaron más bien condiciones eutróficas de la cuenca alta del río Tigre.

La alta concentración de P-total en la cuenca alta del río Tigre puede atribuirse, al igual que el N-total, a la intensa actividad antrópica que se lleva a cabo en las cercanías de este río (Tabla 1). La proporción o relación del nitrógeno y del fósforo en las cuencas fluviales donde la actividad humana es más intensa y hay más población, se está alterando de tal forma que el fósforo ha pasado de ser un elemento esencial a constituirse en un contaminante global, acumulándose más rápido que el nitrógeno (Yan *y col.*, 2016), como consecuencia del vertido continuo de detergentes, pesticidas, fertilizantes y aguas residuales urbanas e industriales en muchas cuencas fluviales del mundo, que añaden cantidades excesivas de fósforo. Esta carga en los sistemas de agua dulce, podría tener grandes efectos sobre las cadenas tróficas y ciclos biogeoquímicos de áreas finales donde desembocan sus aguas, como son las zonas estuarinas y costeras, de allí que es imperativo reforzar la rehabilitación y/o restauración de estos ecosistemas (Yan *y col.*, 2016). A su vez, la alta concentración de nitrato y fosfato puede provocar lixiviados y contaminación de las aguas subterráneas (Pérez-Díaz *y col.*, 2019).

PARTE II. ALGUNAS CARACTERÍSTICAS FISICOQUÍMICAS DE LOS SUELOS

Trabajo en campo. En cada una de las ocho estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Figura 1, Tabla 1), se estableció una parcela de 0,1 ha (50m x 20m), específicamente sobre el banco a orillas del río. Durante los siete períodos de muestreo, se recolectó una muestra compuesta conformada por tres submuestras de suelo de los primeros 20 cm de profundidad en cada parcela de la estación respectiva, con el uso de un barreno ($\Theta = 7\text{cm}$); luego se trasladaron al laboratorio. Durante el lapso de estudio entre mayo-2000 y mayo-2001, se llevaron a cabo siete salidas de campo cada dos meses, cubriendo las temporadas de lluvias, sequía y los períodos transicionales; sin embargo, a los fines de este trabajo se presentan los resultados sobre las características fisicoquímicas medias de los primeros 20 cm de los suelos del morichal de la cuenca alta del río Tigre.

Trabajo en laboratorio. Las muestras de suelo fueron esparcidas en bandejas y secadas a temperatura ambiente (aproximadamente a 25°C por 72 horas), luego se homogeneizaron y pasaron por un tamiz de apertura del poro de 2mm. Las determinaciones químicas en el suelo se realizaron de acuerdo a las metodologías propuestas por organismos internacionales; así para la textura, el pH, la conductividad y la materia orgánica del suelo se siguió la metodología de Anderson e Ingram (1992); los cloruros en el suelo a través de la metodología de Greenberg *y col.* (1992). Los cationes Mg, K y Na en el suelo se determinaron mediante una digestión ácida y absorción atómica, tal como lo describe la Environmental Protection Agency (EPA) (1982) y el Standard Methods (Greenberg *y col.*, 1992).

Análisis de datos. Para observar las relaciones existentes entre las diferentes variables características de los suelos, se estimó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s). Luego se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) con una matriz de correlación para explorar las conexiones espaciales de las características de los suelos en las diferentes estaciones de muestreo, esto es, determinar las relaciones entre las distintas variables en un espacio bidimensional resultante del análisis. Previamente los datos fueron estandarizados a través de la expresión: $Z = (x - \text{media}) / \text{desviación estándar}$ (Bulla, 1995), dado que las diferentes variables tenían distintas unidades de medición (Legendre y Legendre, 1998). El procesamiento de los datos se hizo a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer 1999-2015b).

Resultados y Discusión

Composición granulométrica y textura de los suelos. La Tabla 7 muestra un resumen de las variables fisicoquímicas de los suelos de las ochos estaciones estudiadas en la cuenca alta del río Tigre, determinadas entre mayo 2000 y mayo 2001. En general, la textura de los suelos de 0 - 20 cm de profundidad va desde franco arcillo arenosa en los primeras cuatro sitios de muestreo hasta suelos arenosos en las siguientes estaciones, destacándose que a lo largo del humedal ribereño, el porcentaje de arena más bajo correspondió a la estación I y el más alto en la estación VI. Los mayores y menores porcentajes de arcilla se hallaron en las estaciones I y VI. En cuanto al limo, los porcentajes fueron más altos en los sitios IV y VIII y el menor en la estación VI.

Tabla 7. Valores medios (\pm SD) de los parámetros fisico-químicos de los suelos (0 - 20cm) a lo largo de la cuenca alta del Río Tigre, Edo. Anzoátegui.

Variables	Estaciones de muestreo							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Arena (%)	50 \pm 17	80 \pm 6	71 \pm 15	67 \pm 9	79 \pm 6	91 \pm 3	83 \pm 6	71 \pm 5
Arcilla (%)	36 \pm 15	9 \pm 3	15 \pm 9	15 \pm 7	9 \pm 6	4 \pm 3	9 \pm 3	13 \pm 3
Limo (%)	14 \pm 4	11 \pm 4	14 \pm 7	18 \pm 3	13 \pm 3	5 \pm 4	9 \pm 3	16 \pm 3
Textura	FAa	Fa	Fa	FAa	a	a	a	a
MO (%)	19 \pm 2.5	5 \pm 3	10 \pm 4	21 \pm 6	17 \pm 7	4 \pm 2	5 \pm 2	17 \pm 7
pH	4 \pm 0,7	5 \pm 0,6	5 \pm 0,6	5 \pm 0,5	5 \pm 0,7	5 \pm 0,5	5 \pm 0,4	5 \pm 0,5
Cond. (μS/cm)	332 \pm 292	192 \pm 79	380 \pm 262	267 \pm 100	279 \pm 106	183 \pm 78	282 \pm 38	349 \pm 78
Cl (mEq/100g)	0,05 \pm 0,02	0,08 \pm 0,06	0,05 \pm 0,05	0,07 \pm 0,06	0,06 \pm 0,05	0,05 \pm 0,04	0,09 \pm 0,06	0,09 \pm 0,08
Mg (mEq/100g)	1,93 \pm 0,40	0,89 \pm 0,64	1,90 \pm 0,60	1,85 \pm 0,71	1,20 \pm 0,42	0,63 \pm 0,39	1,08 \pm 0,12	3,10 \pm 1,08
Na (mEq/100g)	0,11 \pm 0,05	0,33 \pm 0,12	0,47 \pm 0,14	0,53 \pm 0,23	0,33 \pm 0,11	0,20 \pm 0,10	0,37 \pm 0,12	0,44 \pm 0,14
K (mEq/100g)	1,38 \pm 0,27	0,44 \pm 0,19	0,52 \pm 0,15	0,51 \pm 0,20	0,42 \pm 0,24	0,26 \pm 0,13	0,49 \pm 0,10	1,00 \pm 0,61
ΣCatión (mEq/100g)	3,42 \pm 0,71	1,66 \pm 0,96	2,90 \pm 0,89	2,88 \pm 1,14	1,95 \pm 0,53	1,08 \pm 0,61	1,93 \pm 0,34	4,55 \pm 1,83

Cond.= Conductividad. F: franco; a: arenoso; A: arcilloso; Σ Catión: suma de cationes Ma, Na, K.

La textura de los suelos varía sustancialmente a través de la zona ribereña y de la planicie de inundación, la cual es predictiblemente afectada por diferencias en la velocidad y turbulencia del flujo de agua (Johnston *y col.*, 2001), que a su vez depende, entre otros del gradiente o pendiente que atraviesa el río en su recorrido (Mitsch y Gosselink, 2000a). De la misma manera, el régimen de inundación local de la zona ribereña está determinado por la elevación de la cuenca de drenaje, el tamaño de la cuenca y su pendiente. De esta forma, las tasas de sedimentación varían entre las formas geomorfológicas en estos ecosistemas fluviales (James, 1985; Johnston *y col.*, 2001). La geomorfología también puede modificar o alterar la frecuencia de las inundaciones, la conectividad hidrológica con el canal del río, la textura, el contenido de materia orgánica, la aireación del suelo y el crecimiento de las plantas (Mitsch y Gosselink, 2000a).

El hecho de que la mayoría de los suelos sean de texturas gruesas se atribuye a la deposición de arenas sobre el banco del río, las cuales son de mayor peso y tamaño, en comparación con las arcillas y limos. Con base a los resultados de las proporciones granulométricas y la pendiente (2%) de los primeros cuatro sitios de muestreo se presume que prevalecen los procesos de sedimentación, en comparación con las estaciones restantes, en las cuales se consideró son mayores los procesos de arrastre y de turbulencia por el flujo de agua, por cuanto la inclinación estimada fue de 3%. La capacidad de transporte de las aguas clasifica los sedimentos por tamaño, llegando a las zonas más alejadas o bajas los de menor tamaño o de mayor facilidad de transporte. El carácter textural de los sedimentos en un punto dado refleja el balance entre suministro desde fuentes aguas arriba y de la salida de ellos durante la inundación (Southwell y Thoms, 2006). De esta forma, el tamaño de los sedimentos debe disminuir desde las cabeceras hasta la desembocadura de los ríos, debido a la meteorización, fraccionamiento y desgaste por fricción (González del Tánago y García de Jalón, 1995). Las variaciones locales en la topografía y los procesos hidráulicos pueden alterar este patrón, lo que resulta en una distribución "irregular" de la textura de los suelos (Southwell y Thoms, 2006).

Los resultados en cuanto al porcentaje de arena, arcilla y limo concuerdan con los obtenidos por otros autores para bosques dominados por *M. flexuosa* (Tabla 8), destacando que en la mayoría de estos ecosistemas se encuentran suelos francos o arenosos, cuya proporción granulométrica varía dependiendo de las características geomorfológicas particulares de cada sitio (Fernández, 2007; Schargel, 2007).

Además de las variaciones observadas en el contenido de arena, limo y arcilla en los primeros 20 cm del suelo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, Peña (2004) reportó que en todos los sitios de muestreo, los perfiles del suelo se caracterizaron por tener texturas arenosas, con un aumento del porcentaje de arena hasta un metro de profundidad. Esto refleja que sólo en las capas

superficiales del suelo se encuentran partículas de menor tamaño, ya que los contenidos de arcilla y limo disminuyeron a lo largo del perfil (Peña, 2004). Probablemente, la pequeña fracción de limos y arcillas de las capas subsuperficiales del suelo atrapadas en la matriz arenosa sean removidas por las inundaciones y por los cambios en el nivel de agua. González (1987) señaló que en los morichales los horizontes arenosos garantizan un movimiento continuo subsuperficial del agua de escorrentía.

pH. La media general del pH de los suelos fue $4,88 \pm 0,35$ en los primeros 20 cm del suelo, el cual varió poco desde cuatro en la estación I, a cinco partir de la estación II (Tabla 7). Peña (2004) halló que con la excepción de la estación III, el pH de los suelos tiende a aumentar con la profundidad, con valores promedios que variaron entre 3,65-5,10 en los primeros 20 cm hasta 3,76-5,23 entre 80-100 cm de profundidad, con media $4,51 \pm 0,43$ a lo largo del perfil del suelo. Estos valores de pH permiten categorizar los suelos desde fuerte a moderadamente ácidos. El pH de los suelos del morichal presentados en este trabajo coincide con los reportados por otros autores para este tipo de ecosistema (Tabla 8).

Tabla 8. Parámetros fisicoquímicas de suelos de morichales en algunos lugares de Venezuela y Colombia.

Morichales	Prof (cm)	Arena (%)	Arcilla (%)	Limo (%)	Tex	pH	MO (%)	Na (mEq/100g)	Mg (mEq/100g)	K (mEq/100g)	Fuente
Río Tigre	0-20							0,16-0,34	0,31-2,48	0,13- 0,40 (sequia) 0,12- 0,21(lluvia)	Callejón, 1985
Río Tigre	0-20	58	21,75	20,25	FAa	4,2	2,11				Mazorra, 1986
Guárico	0-20	15,0-76,2	2,8-56,2	9,0-34,8	F, a	3,7-5,0	1,66-13,84				Mazorra, 1986
Anzoátegui	0-20	12,0-83,8	11,8-45,2	4,0-42,8	aF, Fa	47,5-90	1,42-12,74				Mazorra, 1986
Monagas	0-20	47,5-90	8,5-35	1,5-26	FAa	4,6-5,4	1,30-7,19				Mazorra, 1986
DIRO Capa orgánica	0-10					4,09	41,7				Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras, 2007
DIRO Capa Inorgánica	20-10	8,78	58,9	33,3	FAI	6,47	7,13	59,7	18,7	0,48	Vegas-Vilarrúbia y col., 2008*
Río Yucao	0-15	60,2-48	27,2-38,2	12,6-13,7	FAa	4,43	9,1		0,28**	0,18**	Veneklaas y col., 2005
Río Yucao	40					4,83			0,12**	0,12**	
Río Tigre	0-20	50-92	4-36	5-18	FAa, a	4-5	5-21	0,11- 0,53	0,63-3,10	0,26-1,38	Este trabajo

DIRO: Delta Inferior del Río Orinoco, Venezuela; Río Yucao: Afluente del río Meta, Colombia; = ** Mg y K intercambiables. Tex: Textura; F: Franco; A: arcilloso; a: arenoso; l: limoso; Prof.: profundidad; MO: materia orgánica

Se ha encontrado que los suelos ligeramente arenosos son más susceptibles a cambios de pH ante las inundaciones, mientras que los que tienen alto contenido de arcilla muestran menos variaciones debido a las propiedades de absorción de iones por el complejo de cambio de las

arcillas (Vickery, 1987). Los valores de pH están relacionados con el equilibrio de los hidróxidos, carbonatos, sulfuros, fosfatos y silicatos en los suelos sumergidos (Reddy y DeLaune, 2008). A su vez, este equilibrio regula la precipitación y disolución de sólidos, la adsorción y liberación de iones y la concentración de nutrientes o sustancias como Al^{3+} , Fe^{2+} , H_2S , H_2CO_3 y ácidos orgánicos (Ponnamperuma, 1972; Reddy y DeLaune, 2008). El grado en el cual el pH del suelo cambia, depende de las cantidades relativas de hierro, aluminio y materia orgánica.

El aumento del pH con la profundidad en suelos ácidos e inundados se debe a la presencia de hierro y manganeso en forma de hidróxidos y carbonatos, y principalmente a la hidrólisis de fosfatos de hierro y aluminio (Mitsch y Gosselink, 2000a). En suelos ácidos la reducción del hierro involucra el consumo de iones de hidrógeno, lo que explica el aumento del pH, probablemente por la conversión de sesquióxidos de hierro inertes a hidróxidos ferrosos más básicos. El equilibrio de sesquióxidos de hierro también es gobernado por el potencial redox en condiciones de inundación. El Fe_3O_4 actúa como un oxidante suave, y mientras éste se mantiene en el suelo, el potencial redox no cae a niveles donde el suelo comienza a ser tóxico, por la producción de sulfuros o concentraciones altamente excesivas de hierro ferroso (Etherington, 1975; Mausbach y Richardson, 1994). Esta resistencia al cambio de pH se conoce como amortiguamiento (Vickery, 1987). Por su parte, en suelos orgánicos con alto contenido de Fe, la sumersión no siempre incrementa el pH, los cuales frecuentemente permanecen ácidos después de la sumersión debido a la producción de ácidos húmicos y a la lenta oxidación de compuestos de azufre cerca de la superficie, produciendo ácido sulfúrico (Mitsch y Gosselink, 2000a; Reddy y DeLaune, 2008).

Conductividad. La conductividad del suelo en los primeros 20 cm de profundidad cambió a lo largo de las estaciones de muestreo, con los mayores valores en las estaciones I y III y los menores en las I y VI (Tabla 7), con una media general de $283 \pm 0,07 \mu\text{S}/\text{cm}$. Peña (2004) encontró que con la excepción de las estaciones II y VII, la conductividad disminuye a lo largo del perfil del suelo con valores entre $82,79\text{-}563,08 \mu\text{S}/\text{cm}$ desde 0-20 cm, y $44,6\text{-}198,6 \mu\text{S}/\text{cm}$ entre 80-100 cm de profundidad. Estos cambios también reflejan el balance entre las reacciones que liberan iones y las aquellas que los inactivan o reemplazan con el movimiento lento de los iones (Ponnamperuma, 1972; Etherington, 1975).

En comparación con los morichales del Campo Socororo (Anzoátegui) en donde la conductividad varió entre 700 y $1000 \mu\text{S}/\text{cm}$ (PROSERVFACICA, 1999), en los suelos del morichal estudiado la conductividad fue bastante baja. La conductividad eléctrica es una medida indirecta de la salinidad del suelo y consecuentemente de la presencia de sales en el mismo. Vegas-Vilarrúbia *y col.*, (2007), en los

morichales de la Sección Inferior del Delta del Orinoco reportaron valores de salinidad de $0,06 \pm 0,02\%$ (6 ± 2 mg/l) en la fracción orgánica y $0,22 \pm 0,03\%$ (22 ± 3 mg/l) en fracción mineral del suelo; éstos al transformarse a conductividad mediante la expresión: $\sigma = (5/3) * c$; donde σ = conductividad en dS/m (1 dS/m = 1000 μ S/cm) y c: concentración de sales disueltas por litro de agua en el suelo (g/l) (<https://es.wikipedia.org>), resultaron valores de 10 dS/m y 37 dS/m (10.000 μ S/m y 37.000 μ S/m), los cuales están muy por encima de los obtenidos en este trabajo (Tabla 7).

Materia orgánica. La media general del porcentaje de la materia orgánica (%MO) en el suelo fue de $12,3 \pm 6,90\%$, cuyos valores varían entre las estaciones, desde un 4 y 5% hasta un máximo de 21% (Tabla 7). En general estos valores son menores al 20%, lo que permite ubicarlos como suelos minerales; sin embargo, con base al % de carbono orgánico (CO) (% CO = % MO/2) y el porcentaje de arcilla (Figura 5), los suelos en la estaciones I, IV, V y VIII se ubican entre un suelo orgánico y mineral, que pueden categorizarse como suelos minerales con toda la materia orgánica descompuesta (“mucky mineral soil material”), mientras que en el resto de los sitios de muestreo los suelos son minerales (Mitsch y Gosselink, 2000a). Esto indica como se mencionó antes el predominio de procesos de sedimentación y descomposición de la MO dependiendo de las características geomorfológicas locales y de la pendiente. Esta última varió de 2% en las primeras cuatro estaciones, con suelos de textura franco arcillo arenoso, y desde la estación V hasta la VIII los suelos son arenosos, donde la pendiente aumentó (3%). Resalta el hecho que el % de MO se relacionó positiva y significativamente con las proporciones de limo y arcilla (Figura 17, Tabla 9).

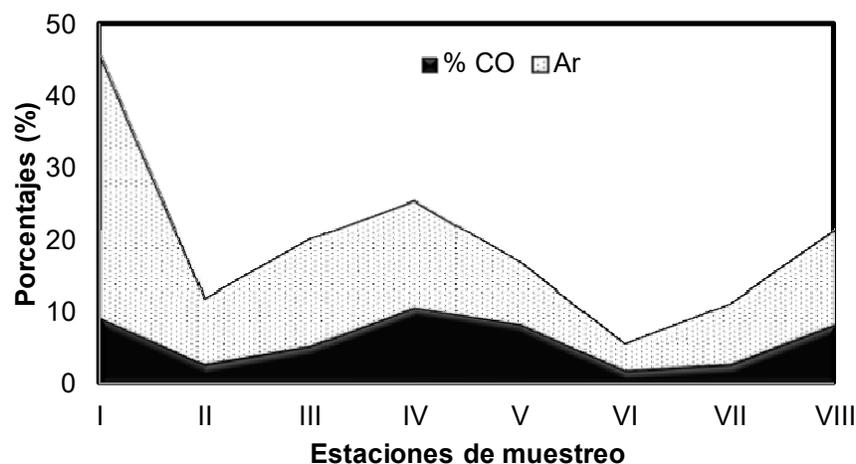


Figura 17. Porcentaje (%) de carbono orgánico (CO) y % de arcillas (Ar) respecto a las estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

Peña (2004), reportó que el % de MO disminuyó con la profundidad del suelo, con media en todas las estaciones desde $11 \pm 7,50\%$ en la superficie (0-20 cm) hasta $2 \pm 1,30\%$ a un 1m de profundidad (80-100 cm). Con base a los resultados y al criterio señalado por Schargel (2007), los suelos en general se podrían clasificarse como Entisoles, ya que si bien la MO se halló a través de todo el perfil, no alcanzó un espesor como para ubicarlos en Inceptisoles, y menos aún como Histosoles.

Herrera *y col.* (2012) señalaron que los ríos de morichal de los Llanos orientales presentan características particulares como son la presencia de substratos edáficos ácidos, mal drenados, turbosos, los cuales soportan una lámina de agua permanente de profundidad poco variable durante todo el año, por lo que ellos no se ven afectados por la estacionalidad climática. Los suelos suelen ser ricos en materia orgánica, pero sus aguas son pobres en nutrientes y sustancias químicas en solución. Aunado a esto, en estas comunidades los suelos al estar permanentemente saturados, junto con la lentitud del flujo de agua por la baja pendiente (Figura 2), se dificulta la erosión de las orillas.

Los ciclos de humedad y sequía que se dan en ambientes de suelos hídricos pueden traer como consecuencia procesos aeróbicos y anaeróbicos que pueden darse separados o simultáneamente en un área determinada, de los cuales dependerá el proceso de descomposición. De esta forma, el contenido de materia orgánica puede estar inversamente relacionado con el número de ciclos de humedad y sequía durante el año (Mausbach y Richardson, 1994). A su vez, los flujos de materia orgánica, de sedimentos, y sus deposiciones dependen de las inundaciones y de su fluctuación anual (Mitsch y Gosselink, 2000a; de Sosa *y col.*, 2018). Los suelos ribereños pueden tener altos contenidos de carbono orgánico (Figueiredo *y col.*, 2016; Graf-Rosenfellner, 2016), en comparación a las áreas adyacentes no ribereñas, determinada principalmente por la inundación y sedimentación (Graf-Rosenfellner, 2016).

Los porcentajes de MO obtenidos en este trabajo comparativamente coinciden con los intervalos reportados por otros autores (Tabla 8). Las diferencias entre estaciones de muestreo y las de otros lugares puede atribuirse entre otros, a las características de la cuenca de drenaje y a las condiciones geomorfológicas locales, que incidirán en la dinámica fluvial, y consecuentemente en la deposición y arrastre de materiales orgánicos y minerales, condiciones de inundación (Mitsch y Gosselink, 2000a). Estos factores afectan la descomposición de la materia orgánica, haciendo este proceso lento en condiciones anaeróbicas (Mitsch y Gosselink, 2000a; Reddy y DeLaune, 2008; Torres *y col.*, 2013).

Cabe mencionar que a través de la descomposición vegetal se hace disponible la materia orgánica en el suelo, la cual es el resultado de varios procesos que actúan en forma simultánea, e incluye todos los cambios físicos y químicos (lavado, fragmentación mecánica, colonización microbiana, procesamiento por invertebrados) que se dan después de la senescencia y muerte del tejido vegetal, empezando por moléculas orgánicas complejas y culminando en moléculas inorgánicas simples (Brinson *y col.*, 1981; Oliver *y col.*, 2002). Como proceso complejo es regulado por factores internos (características químicas y físicas de los tejidos vegetales), externos físicos y químicos (temperatura, oxígeno, pH, régimen de inundación, estatus trófico del ecosistema, entre otros) y biológicos (Webster y Benfield, 1986; Langhans y Tockner, 2006; Reddy y DeLaune, 2008).

Cationes y cloruros.

Sodio. La concentración media de sodio en suelo en los primeros 20 cm y entre todas las estaciones de muestreo fue $0,35 \pm 0,14$ mEq/100g, variando entre 0,11 y 0,53 mEq/100g, con valores mayores y menores a lo largo del humedal ribereño en las estaciones IV y VI, respectivamente (Tabla 7). Peña (2004) reportó que la concentración de Na disminuyó con la profundidad del suelo, excepto en las estaciones II y VII, con media general de $0,20 \pm 0,07$ mEq/100g entre 80-100 cm de profundidad. Los valores obtenidos son comparables con los de Callejón (1985) para el mismo río Tigre; a su vez son menores a los hallados por Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras (2008) para el morichal situado en el delta inferior del Delta del Orinoco (Tabla 8) el cual tiene mayor influencia del Océano Atlántico y en consecuencia mayor exposición al espray salino que el morichal estudiado en este trabajo. Sin embargo, hay que considerar que los resultados obtenidos por Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras (2008) corresponden a profundidades del suelo distintas a las consideradas en este estudio.

Potasio. A lo largo de los sitios de muestreo, la concentración media de potasio en el suelo fue $0,63 \pm 0,37$ mEq/100g, variando entre 0,26 y 1,38 mEq/100g, con valores mayores y menores en las estaciones I y VI, respectivamente (Tabla 7). Peña (2004) reportó que los niveles de K, al igual que el Na, disminuyen con la profundidad del suelo, con niveles entre 0,09-0,29 mEq/100g, (media de $0,21 \pm 0,08$ mEq/100g) entre 80-100 cm de profundidad. Concentraciones de K entre 0,08 - 0,15 mEq/100g en suelos arenosos y arenoso limosos y de 0,15 - 0,25 mEq/100g para suelos franco arenosos, se consideran deficientes o bajas en este elemento (<https://www.intagri.com/>). De allí, que los valores de K en el suelo del morichal de la cuenca alta del río Tigre pueden calificarse como bajos. La calidad y cantidad de arcillas son los principales parámetros que definen el contenido total de K de un suelo. En este sentido, un suelo arenoso con baja capacidad de intercambio catiónico, tiene baja capacidad tampón de

K, y esto representa un potencial bajo para mantener la concentración de K en la solución del suelo, el cual se pierde por lixiviación (<http://www.ipni.net/publication/>).

Con la excepción de las estaciones I y VIII, las concentraciones de K en el suelo son comparables a los reportados por Callejón (1985) en el río Tigre (Tabla 8). Comparar estos resultados de K y de otros cationes obtenidos con los de Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras (2008), los de Veneklaas *y col.* (2005) y otros autores es difícil, puesto que depende de las condiciones locales (topografía, microtopografía), de los métodos y frecuencia de recolección de las muestras (número de muestras y submuestras), incluyendo la profundidad a las cuales fueron tomadas las muestras, temporada de muestreo, entre otros factores.

Magnesio. Las concentraciones de magnesio dependen principalmente del material parental, del contenido de arcilla y de la materia orgánica en los suelos. La mayoría de las deficiencias de Mg se dan en suelos de textura gruesa (arenosos) y ácidos con baja capacidad de intercambio catiónico (CIC). La concentración media de Mg observada fue $1,57 \pm 0,79$ mEq/100g, cuyos valores menores (0,63 mEq/100g) y mayores (3,10 mEq/100g) se hallaron en las estaciones VI y VIII, respectivamente (Tabla 7). Estas concentraciones, con excepción de la estación de muestreo VIII, se pueden considerar de bajas a medianas (Bianchini, 2010). Callejón (1985) en el morichal del río Tigre halló valores comparables a los obtenidos en este trabajo (Tabla 8). Vale también para el magnesio la misma consideración en el caso del K y Na, respecto a comparar con los resultados reportados por Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras (2008) y Veneklaas *y col.* (2005).

La cantidad y distribución de elementos como magnesio, sodio y potasio en el suelo, depende de la composición del material parental, de la génesis del suelo, y el nivel de meteorización y lixiviación (Furch, 1997), así como también de las asociaciones y reacciones químicas en los cuales estos se involucran. Por ejemplo, el potasio se recicla en forma continua, ya que los compuestos de este elemento son muy solubles y se lixivian con facilidad; a su vez son lavados de las hojas vivas por la lluvia y entran en el suelo para ser reabsorbidos por las raíces. La mayor parte del potasio del suelo se retiene como catión no intercambiable en las redes de arcilla, siendo mínima la cantidad que se retiene en los compuestos orgánicos (Vickery, 1987). Las propiedades físicas de los suelos dependen de la composición de los cationes intercambiables, de la concentración electrolítica y del tipo de sales presentes, lo cual afecta la distribución de iones próximos a la superficie y por ende, el ordenamiento de las partículas en los suelos (Martínez *y col.*, 2001).

Cloruros. El cloro se encuentra en la naturaleza principalmente como anión cloruro (Cl⁻). Su contenido en el suelo, varía entre amplios márgenes (50-3.000 kg Cl⁻/ha), dependiendo de las sales presentes como el cloruro sódico y en menor medida, cloruro cálcico y magnésico (<http://edafologia.fcien.edu.uy/>). Analizar cloruros en el suelo no es una práctica común, debido a que existen pocos datos e información que permitan interpretar adecuadamente los valores resultantes (<https://www.fertilab.com.mx/>). Es importante mencionar que los cloruros del suelo están regulados de forma natural, ya que al ser un anión que no es retenido por las arcillas, tienen un comportamiento similar al de los nitratos. Los iones cloruro no entran de manera significativa en las reacciones oxidación o reducción y no forman como soluto ningún complejo importante con otros iones a menos que su concentración sea excesivamente alta, no forman sales de baja solubilidad, no se adsorben significativamente en las superficies minerales y su papel en los procesos bioquímicos vitales no es considerado determinante (Hem, 1985).

En el morichal estudiado, las concentraciones de cloruro en los primeros 20 cm de profundidad del suelo variaron poco entre las estaciones, con valores entre 0,05 y 0,09 mEq/100g y media general de $0,07 \pm 0,02$ mEq/100g, pero con la tendencia a aumentar a lo largo de las estaciones de muestreo (Tabla 7). Peña (2004), con la excepción de la estación VII, reportó que la concentración de cloruros disminuyó con la profundidad, con una media de $0,03 \pm 0,03$ mEq/100g entre 60-80 cm de profundidad. La presencia de cloruros en los suelos puede explicarse a través de la escorrentía superficial y lixiviados desde las partes más altas, las cuales están influenciadas por las actividades humanas, en muchos casos fuertes, que se dan en la cuenca alta del río Tigre (Peña 2004) (Tabla 1), así como por los aportes de las aguas de lluvia enriquecidas con sales marinas debido a la formación de aerosoles de estas sales en la atmósfera, puesto que la formación Mesa se caracteriza por la ausencia de evaporitas (Mora *y col.*, 2008).

Correlación entre las variables y análisis de los componentes principales. La Tabla 9 muestra el resultado del coeficiente de correlación de Spearman entre las variables determinadas en el suelo. Esta destaca la tendencia esperada de correlación negativa y significativa del % arena con el % arcilla, con el % limo, % de MO, las concentraciones de cationes Mg, K y la Σ Cationes. El Mg, el K, y la Σ Cationes se correlacionaron positivamente con la arcilla, el limo y la conductividad. El % de MO se relacionó positivamente con el limo, la arcilla, Mg y la Σ Cationes (SC). El pH del suelo, los cloruros y el sodio no se correlacionaron con ninguna de las otras variables.

Tabla 9. Coeficientes de correlación de Spearman (rs) entre las variables medidas en el suelo del morichal del río Tigre (Anzoátegui). A: arena; Ar: arcilla; Li: limo; MO: materia orgánica; Cond: conductividad; Σ Cat.: suma de cationes (Mg, K, Na).

	A	Ar	L	pH	MO	Cond.	Cl	Mg	Na	K	Σ Cat.
A	0										
Ar	-0,961	0									
L	-0,891	0,812	0								
pH	0,58	-0,6	-0,17	0							
MO	-0,921	0,802	0,882	-0,42	0						
Cond	-0,54	0,65	0,5	-0,25	0,36	0					
Cl	0,19	-0,22	0,09	0,43	-0,02	0,02	0				
Mg	-0,842	0,822	0,832	-0,41	0,732	0,832	0,04	0			
Na	-0,24	0,28	0,59	0,58	0,3	0,34	0,38	0,31	0		
K	-0,832	0,901	0,723	-0,58	0,63	0,792	0,04	0,901	0,23	0	
ΣCat.	-0,842	0,822	0,832	-0,41	0,732	0,832	0,04	1,001	0,31	0,901	0

1: p<0,007; 2: p<0,03; 3: p<0,05; el resto de los valores no significativos (NS).

Con base en estos resultados, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) en el cual no se incluyó el pH, como variable que explica el espacio multidimensional de ordenación de las estaciones o sitios de muestreo en función de la fisicoquímica del suelo, ya que prácticamente fue constante entre las estaciones de muestreo. El Cl, a pesar de no relacionarse con ninguna de las otras variables, mostró la tendencia a aumentar a lo largo de las estaciones de muestreo (Tabla 7). El Na aunque tampoco se correlacionó con alguna con las variables analizadas, fue incluido en el análisis ya que presentó un comportamiento variable a lo largo del humedal.

La Figura 18 muestra la ordenación de las estaciones realizada a través del ACP respecto a las características de los suelos. El primer componente incorpora el 53% y el segundo 26%, para un total de 78 % de la varianza explicada del espacio conformado por 7 ejes. En esta figura denota un gradiente creciente de los componentes fisicoquímicos del suelo en el sentido del componente-1, el cual se relacionó positivamente con % de arcilla, % de MO, conductividad, Mg y K, y negativamente con el % de arena. El componente-2 se vinculó positivamente con el % de limo, Na y Cl. En la dirección del componente-1 las estaciones III, IV, y VIII caracterizadas por mayores valores de arcilla, MO, conductividad, Mg y K se separaron de la estación V relacionada con mayor contenido de arena en sus suelos. En la dirección del componente-2, las estaciones II y VII se separaron de la I y la VI por valores más altos de Cl, Na y limo.

Estos resultados denotan la naturaleza compleja del sistema ribereño, donde la disposición de las estaciones no sigue un patrón secuencial con su ubicación a lo largo del humedal ribereño, sino que resulta en un arreglo de parches de ambientales, que dependen de las características hidrogeomorfológicas locales, distancia al canal del río, la inundación y la textura de los suelos (Lindbo y Richardson, 2001). La variedad de depósitos sedimentarios da lugar a una compleja distribución de los

suelos a través de la llanura de inundación, los cuales están directamente relacionados con sus características geomórficas (Lindbo y Richardson, 2001), en donde puede haber transporte bidireccional por el intercambio de materiales entre la zona de inundación y el río (Lockaby y Walbridge, 1998). De esta forma, la naturaleza de los cambios laterales o transversales, se refleja en el gradiente topográfico local y en la forma de la sección transversal del río, lo que determina el régimen de humedad local y del suelo; los cambios horizontales en la deposición de sedimentos y texturas resultan en una serie de suelos con gran grado de variabilidad, de manera tal que en estos sistemas dinámicos, el sustrato puede cambiar rápida y drásticamente (Mitsh y Gosselink, 2000a). Asimismo, la altitud es un factor complejo y multivariado que siempre se relaciona con el sustrato, la inundación y la vegetación e influye en las propiedades del suelo (Xia y col., 2018).

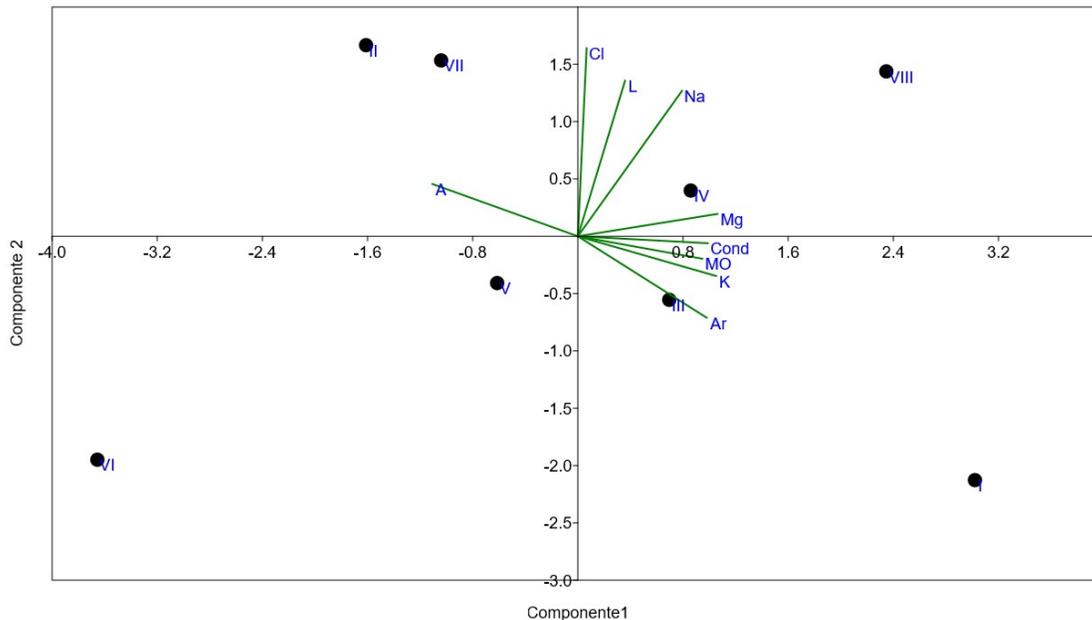


Figura 18. Ordenación de las estaciones (ACP) de muestreo con relación a las variables evaluadas en los suelos del morichal de la cuenca alta del Río Tigre, estado Anzoátegui. A; arena; Ar: arcilla; Li: limo; MO: materia orgánica; Cond: conductividad; Mg: magnesio, K: potasio, Na: sodio; Cl: cloruro.

Gallardo (2003) planteó que en este tipo de ecosistemas la distribución espacial de las propiedades del suelo es la suma de una heterogeneidad local subyacente, probablemente relacionada con la microtopografía y la vegetación, además del efecto direccional de un gradiente ambiental relacionado con las inundaciones. Este gradiente ambiental afecta de forma diferenciada la distribución espacial de

variables que están bajo control biológico o geológico, creando así un entorno edáfico heterogéneo. La heterogeneidad espacial de las propiedades del suelo en las zonas ribereñas, la forma lineal del sistema, probablemente está relacionada con la microtopografía, la vegetación y el efecto direccional de los gradientes ambientales relacionados con la inundación (Xia *y col.*, 2018). Los suelos son espacialmente heterogéneos como una consecuencia de la acción combinada de procesos físicos, químicos y biológicos que se dan a diferentes escalas (Fennessy y Mitsch, 2001). La heterogeneidad espacial de las propiedades de los suelos es afectada principalmente por el material parental, topografía, clima, vegetación, condiciones biológicas y actividades humanas, entre otras uso de la tierra como agricultura (Xia *y col.*, 2018).

PARTE III. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LA VEGETACIÓN

Trabajo en campo. En cada una de las estaciones de muestreo se estableció una parcela de 0,1ha (50m x 20m), específicamente sobre el banco a orillas del río (Figura 19). Dentro de cada parcela se contaron todos los individuos de altura mayor o igual a 2m, a los cuales se les estimó la altura y midió el diámetro de los troncos o tallos a la altura del pecho (DBH). Entre los atributos fisionómicos de la vegetación se tomaron en cuenta características tales como altura del dosel del bosque, presencia de estratos y árboles emergentes, bases de los troncos. Los datos del estrato arbóreo o superior del morichal se recopilaron durante el primer muestreo, mientras que entre mayo 2000 y mayo 2001 se recolectaron especímenes botánicos dentro y en las cercanías de las parcelas para realizar el inventario general de la vegetación. Las muestras botánicas fueron procesadas por la técnica tradicional de herbario.

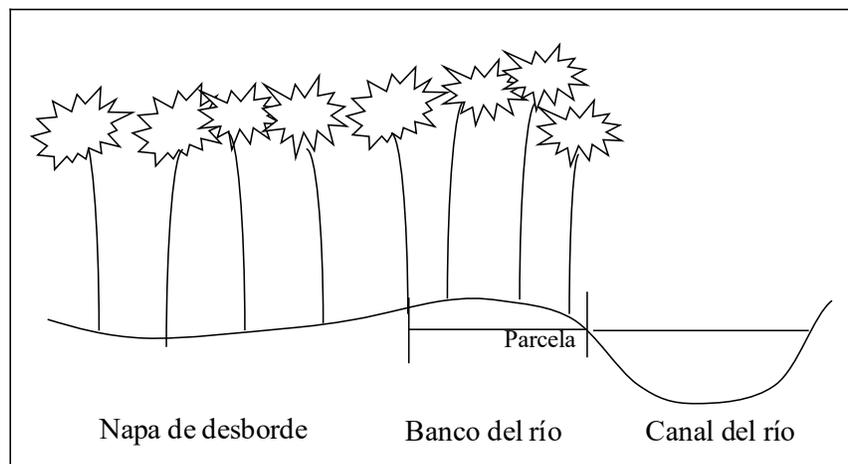


Figura 19. Ubicación de las parcelas en la sección transversal del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

Trabajo en laboratorio. En el laboratorio las muestras botánicas fueron secadas en una estufa a 60°C por aproximadamente 96 horas, las cuales fueron identificadas mediante el uso de bibliografía especializada (Velásquez, 1994), consulta a expertos, comparación con el material depositado en el Herbario Nacional (VEN) y en el Herbario del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas (LEPA, IZET, UCV). La determinación del estatus de los nombres científicos de las especies de plantas se revisaron utilizando la bibliografía disponible (Duno *y col.*, 2007; Hokche *y col.*, 2008; Aymard, 2017), así como la consulta en páginas web, entre otras, la colección neotropical del Field Museum, la base de datos del Missouri Botanical Garden y Wikipedia.

Análisis de datos. Una vez identificados los especímenes de herbario se elaboró la lista general de especies que fue organizada de acuerdo al grupo taxonómico: Dicotiledóneas (Dicots), Monocotiledóneas (Monocots), y Pteridofitas (Pteridos), forma de crecimiento (FC) y nombre común. La forma de crecimiento (FC) se asignó según la terminología propuesta por Whittaker (1975). En algunos casos la FC y el nombre común se estableció a partir de la información reportada por Díaz-P. y Delascio-Chitty (2007), Duno *y col.*, (2007), Rial (2009), Rondón (2009), Gordon y Pardo (2012), Aymard (2017), y en páginas web: <http://www.biodiversidadvirtual.org/>, www.conabio.gob.mx/malezasdemexico, <http://tropical.theferns.info/>, <https://en.wikipedia.org/>.

Los ecosistemas con frecuencia se caracterizan en términos de su composición de especies y genética, sin embargo, éstos pueden ser descritos a partir de su estructura y función (Ferris y Humphrey, 1999; McElhinny *y col.*, 2005). No obstante, los elementos estructurales y composicionales también pueden ser indicadores funcionales, esto es, son interdependientes (Ferris y Humphrey, 1999; McElhinny *y col.* 2005), de allí que para solventar esta dificultad se han definido los denominados atributos estructurales.

La estructura del rodal (“stand”) comúnmente se define en términos de dos componentes en la literatura ecológica: atributos estructurales y complejidad del rodal. Los primeros incluyen medidas de abundancia, por ejemplo densidad de árboles, abundancia relativa, área basal, diámetro a la altura pecho (DBH), riqueza de especies, riqueza de especies arbóreas, riqueza de especies arbustivas, variación en el tamaño (desviación estándar del DBH), y variación espacial (McElhinny *y col.*, 2005). Al respecto, en este trabajo la composición florística del estrato superior (arbóreo) se expresó a través del índice de importancia ecológica (IIE) de cada especie. Este IIE (en porcentaje) se obtuvo mediante la suma de la Densidad Relativa (DR) y Cobertura Relativa (CR), para un valor máximo de 200%. La primera se determinó a través del número de individuos de cada especie por parcela, y la cobertura mediante el diámetro a la altura

del pecho (DBH). Con estos datos por estación se obtuvieron además del IIE por especie, la riqueza de especies en cada una de las estaciones a lo largo del tramo estudiado del río Tigre. La riqueza de especies, y la de los grupos taxonómicos y ecológicos (formas de crecimiento) se definió como el número de especies presentes en cada estación de muestreo o en cada grupo.

Aunque la diversidad de especies es parte de la complejidad estructural de un rodal, ésta se define como la variación en los diámetros y alturas de árboles individuales y heterogeneidad del tamaño del árbol (diámetro y/o altura) dentro de un rodal (“stand”) (Ali, 2019). En este contexto se ha ideado una variedad de índices con el objetivo de expresar la complejidad estructural con un solo número, facilitando así las comparaciones cuantitativas (Richter, 2000; Ali, 2019), incluso realizar análisis multivariados complejos (McElhinny *y col.*, 2005); entre ellos tenemos el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Ali, 2019), que permite no sólo calcular la diversidad de especies, sino también se puede aplicar a las áreas basales y a la de las alturas de los individuos (Ali *y col.*, 2016). De allí que como parte de la complejidad estructural se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), y el índice de equidad (IE) de Pielou para medir la proporción de la diversidad observada en cada estación con relación a la máxima diversidad esperada, cuyo valor va de cero a uno, de forma que uno corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988). El cálculo se efectuó según la siguiente expresión $IE = H' / H_{max}$, donde $H_{max} = \log_2(S)$, S= es el número máximo de especies en la muestra.

Además de los índices señalados previamente, la complejidad estructural del estrato superior en cada estación de muestreo se calculó a partir de la expresión: índice de complejidad estructural (ICE)= [densidad total (número total de individuos/0,1ha) * área basal total ($m^2/0,1$ ha) * altura media de los árboles en m* número de especies] * 10^{-3} (Samper-Villarreal, 2012). Con los datos del ICE, índice de diversidad de especies, equidad, altura promedio del estrato, riqueza total y de árboles, área basal total se realizó una ordenación de las estaciones a través de un análisis de los componentes principales (ACP) para determinar si había algún patrón en la complejidad estructural del morichal a lo largo del río.

Posteriormente se hizo una ordenación de las especies de plantas del estrato arbóreo del morichal mediante un análisis de correspondencia (AC) (Legendre y Legendre, 1998), para determinar si existía alguna asociación particular de las especies de plantas respecto a las estaciones de muestreo. Previamente los datos fueron transformados a través de \sqrt{x} (x: valor del IIE), la cual comprime los valores altos y expanden los pequeños; aunque Legendre y Legendre (1998), recomienda en el caso de datos en porcentajes o en fracciones, como los de IIE cuyo valor máximo es de 200%, transformarlos en $\arcsen \sqrt{x}$. Sin embargo no fue posible usar dicha

expresión. Luego los ejes resultantes de la ordenación fueron relacionados mediante el coeficiente de correlación de Spearman (rs) con las variables del suelo para determinar si algunas de éstas juegan un papel en la distribución de las especies. El análisis de los datos se hizo a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer, 1999-2015b).

Resultados y Discusión

Características generales del morichal. La Tabla 10 contiene información sobre algunos atributos fisionómicos de la vegetación a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, a través de la cual se mantuvo una vegetación forestal, del tipo Palmar de Pantano, que va desde palmares de pantano medio a palmares de pantano altos y densos, con una superficie del dosel que varió entre irregularmente continuo a continuo, casi siempre cerrado, donde por lo general se diferenció un estrato, excepto en las estaciones I, II y VI en las cuales estaban presentes dos estratos; también se hallaron epifitas y trepadoras principalmente leñosas, y se observó gran acumulación de hojarasca y troncos caídos. La altura máxima media del dosel del bosque fue de $14,25 \pm 1,67$ m y la mínima de $10,50 \pm 1,77$ m, que varió entre las estaciones de muestreo, y aumentó en sentido aguas abajo.

Casi todos los elementos arbóreos estaban constituidos por un sólo tronco o tallo, con distintos tipos de raíces: tabulares, tipo zanco y neumatóforos (Tabla 10), que constituyen adaptaciones morfológicas a ambientes que se inundan bien sea permanente o estacionalmente (Kozłowski, 1997; Cronk y Fennessy, 2000; Lytle y Poff, 2004; Parolin *y col.*, 2004; Wittmann y Parolin, 2005; Mitsch y Gosselink, 2000a; Parent *y col.*, 2008; Parolin, 2012). En este tipo de ambiente ocurren cambios fisicoquímicos del suelo, incluyendo disponibilidad de oxígeno (Ponnamperuma, 1972; Reddy y DeLaune, 2008), causando estrés, y consecuentemente afectando el crecimiento, desarrollo y supervivencia de las plantas (Etherington, 1975; Cronk y Fennessy, 2001; Kozłowski, 2002; López, 2008; Parent *y col.*, 2008). Las deficiencias de oxígeno afectan los procesos de descomposición de la materia orgánica y la biogeoquímica de los suelos (Mausbach y Parker, 2001; Mitsch y Gosselink, 2000a; Reddy y DeLaune, 2008; Tecimen y Kavgaci, 2010).

Las variaciones en las características fisionómicas del morichal pudieran deberse entre otros factores al microrelieve, al grado de intervención y el uso actual de las tierras adyacentes a lo largo humedal ribereño, entre los que encuentran deforestación, quema, construcción de acequias y lagunas de oxidación (Figura 13), disposición de desechos sólidos y líquidos, tendidos eléctricos, oleoductos, gasoductos y actividades de recreación (Tabla 1).

Tabla 10. Características generales de la vegetación de la cuenca Alta del Río Tigre.

Características	Estaciones de muestreo							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Superficie del techo del bosque								
Más o menos continuo			x					
Medianamente continuo	x			x	x	x	x	x
Muy irregular o discontinuo		x						
Altura del techo del bosque								
Máximo (m)	14	12	14	12	16	16	16	14
Mínimo (m)	12	10	10	8	10	10	14	10
Densidad del dosel								
Cerrado (copas se superponen)	x		x	x	x	x	x	x
Abierto (copas separadas)		x						
Estrados arbóreos diferentes								
Un estrato			x	x	x		x	x
Dos estratos	x	x				x		
Presencia de estrato emergente (altura promedio, m)								
			13	14	16			
Ramificación de los troncos								
Un sólo tronco erecto	x	x	x	x	x	x	x	x
Más de dos troncos desde la base del suelo				x			x	x
Formando marañas			x	x				
Base de los troncos y tipos de raíces								
Raíces tabulares	x		x	x		x	x	x
Bases hinchadas y redondas		x	x					
Raíces de soporte (zanco)	x	x		x	x	x	x	x
Recta	x		x	x	x	x	x	x
Presencia de trepadoras								
Erectas parcialmente				x	x			
Con espinas								
Sin espinas	x		x	x	x	x	x	x

Composición general de la vegetación. El Anexo 1 muestra el catálogo que contiene el total de especies, organizadas respecto al grupo taxonómico (Monocotiledóneas: Monocots, Dicotiledóneas: Dicots y Pteridofitas: Pteridos), familia y forma de crecimiento (Árboles (A);

Arbustos (Ar); Hierbas anuales (Ha) y perennes (Hp); Trepadoras (T); Trepadoras leñosas (Tl) y herbáceas (Th); Sufrútices (S) presentes en la vegetación situada en las ocho estaciones de muestreo y recolectadas entre mayo 2000 – mayo 2001 en la cuenca alta del río Tigre.

En total se recolectaron 218 especies; de ellas, en las Dicots nueve y 16 se identificaron a nivel de familia y género, respectivamente, y cinco indeterminadas, mientras que en las Monocots sólo dos se ubicaron a nivel de género (Anexo 1).

Las 218 especies estuvieron repartidas en 76 familias y 166 géneros. De las 76 familias, 43 (57%) fueron unigenéricas, 22 (29%) con dos a tres géneros y 11(14%) con cuatro o más géneros; respecto al números de especies por familia, 17 tenían cuatro o más especies, 26 con dos a tres especies, y 33 (43%) con una especie.

La comparación de los atributos de la vegetación, como riqueza y composición de especies con otros autores es difícil, por cuanto depende de la intensidad y área de muestreo, así como las características del ambiente donde se desarrolla la vegetación, sobre todo los humedales ribereños, incluyendo bosques de pantano estacionalmente inundados, que pueden ser extremadamente variables de un sitio a otro, así como dentro y entre regiones, que a menudo varían más que los hábitats adyacentes bien drenados (Pitman *y col.*, 2014). Los resultados de vegetación se compararán cuando sea posible, con los de morichales y de otros palmares de pantano, así como con otros humedales boscosos del neotrópico.

Como resultado de expediciones a los Llanos del norte del Orinoco, Aristeguieta (1968) publicó un trabajo pionero en el que recopiló los resultados de Pittier y Tamayo en la Mesa de Guanipa del estado Anzoátegui, y del morichal Parmana del Estado Guárico, respectivamente, en el que reportó un total de 193 especies. Delascio (1999) encontró 55 familias, 105 géneros y 111 especies, y consideró a la palma moriche como una especie pionera y oportunista, que favorece el establecimiento y coexistencia de otras especies propias de lugares pantanosos. Fernández (2007) en su revisión de los morichales de los Llanos de Venezuela indicó que en éstos se hallan 474 especies, distribuidas en 106 familias y 304 géneros. De allí que la riqueza de especies, géneros y familias encontradas en este trabajo porcentualmente representan el 46%, 55% y 72%, respectivamente, de los valores reportados por Fernández (2007).

Cotejando con trabajos recientes de morichales de Sudamérica, los datos de riqueza de especies varían ampliamente. Así, Veneklaas *y col* (2005), en un morichal de los Llanos colombianos (río Yucao, tributario del Meta y parte de la cuenca del Orinoco) reportaron seis especies arbóreas, de las cuales cuatro son exclusivas de esta comunidad. Quinteros *y col.*

(2016) en aguajales dominados por *M. flexuosa* en San Martín (Perú), en un inventario rápido registró un total de 118 especies divididas en 45 familias y 88 géneros, donde la mayoría de las especies fueron unigenéricas (57,8%), y sólo 11,1% tenían cinco o más géneros. Por su parte, Householder y Wittmann (2016), entre 2011 y 2014 en una amplia área geográfica de la Amazonia brasileña muestrearon 19 pantanos dominados por *M. flexuosa*, registrando más de 700 especies representadas en árboles, arbustos y hierbas, con lo cual concluyeron que estos resultados contradicen la percepción de que estos ecosistemas sean homogéneos, sino que son altamente heterogéneos y complejos, como consecuencia de un amplio espectro de condiciones hidrológicas y geomorfológicas. Colonnello *y col.* (2016), en humedales dominados por la palma *Roystonea oleracea* (Jacq.) O.F. Cook en distintas localidades de Venezuela, identificaron 273 especies, de las cuales 162 fueron árboles, 28 especies arbustivas y subarbustivas, 59 lianas, 25 hierbas y dos hemiepífitas.

En el morichal del río Tigre, las Dicot resultaron ser el grupo dominante, con 59 familias, 130 géneros y 172 especies (Tabla 11), donde las familias con tres o más especies representaron 50% del total de especies de este grupo, con las Asteraceae con la mayor riqueza de especies y géneros, seguida por las Fabaceae, y Rubiaceae (Tabla 11). En conjunto las Caesalpinaceae, Mimosaceae y Fabaceae totalizaron 19 géneros y 21 especies. Fernández (2007) para las Dicots, reportó que las familias con mayor riqueza de especies fueron las Fabaceae (31 especies), seguidas de las Melastomataceae (26 especies), Euphorbiaceae (18) y Rubiaceae (18), mientras que las familias con mayor número de géneros fueron las Fabaceae (20 géneros), seguidas de Asteraceae (14), Rubiaceae (14), Euphorbiaceae (11). Quinteros *y col.* (2016) en aguajales dominados por *M. flexuosa* en San Martín (Perú), hallaron que las familias con mayor riqueza de especies fueron las Melastomataceae y Fabaceae con 12 y ocho especies, respectivamente, con otras familias bien representadas: Rubiaceae y Piperaceae con seis especies, Asteraceae y Clusiaceae con cinco especies cada una.

Las Monocots presentaron 12 familias, 31 géneros y 38 especies, en las cuales las familias con tres o más especies (68% del total) con mayor número de especies y géneros fueron las Cyperaceae, seguidas de las Araceae, Poaceae y Arecaceae (Tabla 11). Fernández (2007) halló en las Monocots que la familia con mayor riqueza de especies fueron las Cyperaceae (45 especies), seguidas por las Poaceae (36 especies), mientras que la de mayor número de géneros fueron las Poaceae (27 géneros), seguidas de las Cyperaceae (10 géneros). Quinteros *y col.* (2016) reportaron que en las Monocots, las familias más importantes fueron las Araceae y Arecaceae, cada una con siete especies. Respecto a las Pteridos (helechos), estuvieron representadas con cinco familias, seis géneros y ocho especies; en este grupo, la familia Pteridaceae fue la de mayor riqueza de especies representadas en un género (Tabla 11).

Tabla 11. Número de familias, géneros y especies de plantas (spp.), y para las familias (flias) con ≥ 4 especies por grupo taxonómico presentes a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, Edo. Anzoátegui.

Grupo taxonómico/Familias	N° familias	N° Géneros	N° Spp.	N° Spp/gen
Pteridofitas				
Pteridaceae		1	4	4,00
Total Pteridofitas	5	5	8	1,33
Monocotiledóneas				
Arecaceae		4	4	1
Poaceae		5	5	1,00
Araceae		5	6	1,20
Cyperaceae		6	11	1,83
Total Monocotiledóneas	12	31	38	1,22
Dicotiledóneas				
Caesalpinaceae		4	4	1,00
Flacourtiaceae		1	4	4,00
Hypericaceae		1	4	4,00
Solanaceae		1	4	4,00
Piperaceae		2	5	2,50
Myrtaceae		2	5	2,50
Chrysobalanaceae		3	5	2,00
Euphorbiaceae		5	6	1,20
Melastomataceae		4	7	1,00
Malvaceae		7	7	1,00
Rubiaceae		10	14	1,40
Fabaceae		12	14	1,08
Asteraceae		14	18	1,29
Total Dicotiledóneas	59	130	172	1,32
Total	76	166	218	1,31

Muchas de las familias principales hallados en este trabajo se conocen que son importantes a través del neotrópico (Gentry, 1988), especialmente las Leguminosae sensu lato (Caesalpinaceae, Fabaceae y Mimosaceae), Rubiaceae, Melastomataceae y Euphorbiaceae (Freitas, 1996; Rosales *y col.*, 2003; Haugaasen y Peres, 2006; Wittmann *y col.*, 2006; Navarro, 2013; Cabrera, 2014; Quinteros *y col.*, 2016). Las diferencias en la abundancia de estas familias pudiera deberse a variaciones en los patrones de distribución geográfica (Freitas, 1996).

Con relación a las Arecaceae, Delascio-Chitty (2016), en su trabajo sobre las palmas asociadas a los morichales situados en los Llanos venezolanos, ciertos sectores del Escudo Guayanés y del estado Delta Amacuro (delta del Orinoco), reportó 10 géneros y 15 especies, con *Bactris* como el género dominante con cuatro especies. En este trabajo se citan cuatro especies de palmas, presentes en cuatro géneros (Tabla 11). Rodríguez del Castillo (2016) en palmares permanentemente inundados

(aguajales), con un dosel esencialmente compuesto por *M. flexuosa* en la Amazonía peruana hallaron 11 especies/ha de palmas, de ellas cuatro especies representaron el 90,2% de la comunidad de palmeras. Quinteros *y col.* (2016) encontraron que las siete especies de Arecaceae estuvieron representadas en siete géneros. Por su parte, Navarro (2013) en dos aguajales (Iquitos, Loreto, Perú), dominados por *M. flexuosa* señaló que las 6 especies de palmas estuvieron distribuidas en cinco géneros.

La Tabla 12 muestra la riqueza de especies (no se incluyen las indeterminadas) de acuerdo a la forma de crecimiento, organizadas respecto a las familias y géneros, con las familias más importantes en cada grupo ecológico. En el humedal boscoso estudiado, de acuerdo a la recolecta general de especímenes, en el componente arbóreo se registraron un total por 63 especies, distribuidas en 36 familias y 53 géneros, de las cuales las familias Arecaceae y Fabaceae, Chrysobalanaceae y Caesalpinaceae fueron las más importantes en términos de especies y géneros. Al respecto, Salazar y Arreaza (1981), en el trabajo de Bases Ecológicas para la Administración de las Mesas Orientales reportaron para morichales de los estados Anzoátegui y Monagas, un total de 18 especies arbóreas. Pérez y Mijares (2013) en morichales del departamento de Arauca, Colombia hallaron en el componente arbóreo 51 especies, 43 géneros y 29 familias. Veneklaas *y col.* (2005), en bosques de galería del río Yucao (cuenca del Orinoco, Colombia), reportaron 147 especies arbóreas pertenecientes a 110 géneros y 45 familias, mientras que en el dominado por *M. flexuosa* sólo hallaron 6 especies arbóreas (2,5 especies/parcela; 1 parcela=20mx20m). Colonnello *y col.* (2016), en humedales dominados por la palma *R. oleracea* en distintas localidades de Venezuela, hallaron 162 especies de árboles, y las familias más importantes fueron Fabaceae, Moraceae, Malvaceae y Salicaceae.

Aun cuando el morichal estudiado constituye un humedal boscoso, el grupo ecológico con mayor riqueza de especies y géneros fue el de las hierbas, principalmente las perennes, con la familia Cyperaceae como la más importante (Tabla 12). En cuanto a los arbustos estuvieron distribuidas en 41 especies, 26 géneros y 18 familias, con las Melastomataceae con la mayor riqueza de especie. Las trepadoras repartidas en 36 especies, 31 géneros y 18 familias, con las Fabaceae como la de mayor riqueza de géneros y especies; en este grupo 17 especies fueron trepadoras leñosas. Colonnello *y col.* (2016), en palmares dominados por *R. oleracea* hallaron que de las 59 especies de lianas, las Fabaceae fue la familia dominante. Los sufrútices fue el grupo ecológico menos representado en cuanto a especies, géneros y familias, con las Malvaceae y Onagraceae con la mayor riqueza de especies (Tabla 12).

Tabla 12. Número de especies (spp.) de acuerdo a la forma de crecimiento presentes a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, Edo. Anzoátegui.

Árboles	N° Familias	N° Géneros	N° Especies
Total	36	52	63
	Caesalpinaceae	3	3
	Arecaceae	4	4
	Fabaceae	4	4
	Hypericaceae	1	4
	Salicaceae	1	4
	Chrysobalanaceae	3	5
Arbustos	N° Familias	N° Géneros	N° Especies
Total	18	26	41
	Asteraceae	3	3
	Euphorbiaceae	4	4
	Rubiaceae	3	4
	Melastomataceae	2	6
Sufrútices	N° Familias	N° Géneros	N° Especies
Total	3	5	7
	Malvaceae	3	3
	Onagraceae	1	3
Trepadoras (T)	N° Familias	N° Géneros	N° Especies
Total	18	31	36
	T		4
	T herbáceas		15
	T leñosas		17
	Rubiaceae	3	3
	Convolvulaceae	2	3
	Cucurbitaceae	2	3
	Araceae	3	3
	Fabaceae	5	6
	Rubiaceae	3	3
Hierbas (H)	N° Familias	N° Géneros	N° Especies
Total	29	58	66
	H		5
	H anuales		14
	H perennes		47
	Araceae	3	3
	Pteridaceae	4	4
	Asteraceae	5	5
	Poaceae	5	5
	Rubiaceae	5	5
	Cyperaceae	11	11

Householder y Wittmann (2016), en 19 palmares de pantano dominados por *M. flexuosa* de la Amazonia brasileña, encontraron que aproximadamente el 80% de la diversidad de estos humedales estuvo restringida al sotobosque, distribuida casi en igual proporción entre el componente leñoso de bajo porte y el herbáceo, destacando que esta comunidad constituyó el 38% de la riqueza total de especies. En este trabajo, las hierbas perennes o anuales representaron el 31%; en conjunto las trepadoras herbáceas o leñosas, sufrútices, y arbustos conformaron el 39%, y los árboles el 30%, de allí que al igual que lo reportado por Householder y Wittmann (2016), el sotobosque aportó la mayor riqueza con un 70% del total de especies al morichal de la cuenca alta del río Tigre.

Riqueza de especies y estructura del estrato arbóreo o superior del morichal a lo largo de la cuenca alta del río Tigre. La lista de especies del estrato arbóreo o superior del morichal situado en la cuenca alta del río Tigre, organizadas respecto a la familia, forma de crecimiento e índices de importancia ecológica (IIE) se muestra en la Tabla 13 y el resumen de los elementos estructurales en la Tabla 14. En dicho estrato definido sobre la base de individuos $\geq 2\text{m}$ de alto en parcelas de 0,1ha, se encontró un total de 49 especies (aproximadamente 61 especies/ha con base a un área total de muestreo 0,8 ha, repartidas en 35 familias y 48 géneros (1,02 spp/género). Las 49 especies estuvieron distribuidas en cuatro géneros de palmas (*Bactris*, *Desmoncus*, *Mauritia*, *Euterpe*), y en 35 de árboles presentes en 26 familias, y 29 géneros (1,21 spp/género; 20 géneros con una especie); de las 26 familias de árboles, solo dos tuvieron tres especies (Chrysobalanaceae e Hypericaceae (Clusiaceae)). Además se identificaron cinco géneros de trepadoras, incluyendo un helecho herbáceo (*Lygodium volubile* Sw.), dos arbustos y cuatro hierbas perennes de gran porte, entre ellas *Costus arabicus* L. y *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Tabla 13).

Tabla 13. Índices de Importancia Ecológica (IIE) de las especies presentes en el estrato superior (< 2m) respecto a las familias y forma de crecimiento (FC: A: árbol; Ar: arbusto; Hp: Hierba perenne; T: trepadora) en las estaciones de muestreo situadas en la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui). Frec: frecuencia (número de veces que aparece la especie entre las estaciones de muestreo). IIE=Den. Rel +Cob. Rel.

Familia/Especies	Abrev.	FC	Estaciones de muestreo								Frec	
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII		
Anacardiaceae												
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Tgui	A	7,0						5,7	33	3	
Arecaceae												
<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	Mfle	A	85,3	127,7	90,9	134,9	74,3	80,7	54,3	87,3	8	
<i>Bactris major</i> Jacq.	Bmaj	A							19		1	
<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	Eole	A					0,7		4,7	3,7	3	
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	Dort	A				3,8					1	
Aquifoliaceae												
<i>Ilex</i> sp.	Ilex	A								4,2	1	
Bignoniaceae												
<i>Jacaranda obtusifolia</i> Humb. & Bompl.	Jobt	A						12,9		1,6	2	
Bignoniaceae 1	Bign	T				2,2					1	
Burseraceae												
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Phep	A						24,5	16,8	0,8	3	
Caesalpinaceae												
<i>Dialium guianense</i> Sandwith ex A.C.Sm	Dgui	A	2,7	0,8							4,0	3
<i>Macrobium acaciifolium</i> (Benth.) Benth.	Macc	A								8,5	1	
Calophylliaceae												
<i>Calophyllum brasiliense</i> Camberss.	Cbra	A	33,5					6,7	31,7	0,8	29,7	5
Cannabaceae												
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Tmic	A		1,6							1	
Cecropiaceae												
<i>Cecropia peltata</i> L.	Cpel	A		15,7	17,1			1,7		8,9	4	
Chrysobalanaceae												
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Hrac	A	3,5					4,8	2,0	1,6	4	
<i>Parinari cf. campestris</i> Aubl.	Pcam	A						4,3			1	
<i>Parinari cf. pachyphylla</i> Rusby	Ppac	A						9,7	4,0		2	
Ebenaceae												
<i>Lissocarpa benthamii</i> Guerke	Lben	A	1,1					1,1			2	
Euphorbiaceae												
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Mgui	A					2,3	2,3	4,7	2,2	4	

Fabaceae												
<i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq.	Poff	A			11,8				8,0		3	
Flacurtiaceae												
<i>Casearia mariquitensis</i> Kunth.	Cmar	A				4,0					1	
Hypericaceae												
<i>Vismia baccifera</i> (L.) Tr.&Pl.	Vbac	A	4,0			2,2	3,5	1,5			4	
<i>Vismia cf. cayennensis</i> (Jacq.) Pers.	Vcay	A	2,1								1	
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	Vgui	A						4,3			1	
Lacistemataceae												
<i>Lacistema aggregatum</i> (Bergius) Rusby	Lagg	A	4,8				1,3	2,8	1,7		4	
Lamiaceae												
<i>Vitex capitata</i> Vahl.	Vcap	A				6,8		1,4			2	
Melastomataceae												
<i>Henriettea cf. succosa</i> (Aubl.) DC.	Hsuc	A						5,3			1	
Mimosaceae												
<i>Inga vera</i> Willd.	Iver	A	1,6		1,0	4,3	3,4		2,2		5	
Moraceae												
<i>Ficus maxima</i> P. Miller.	Fmax	A	23,6	2,4	42,8						3	
<i>Maquira coriacea</i> (H. Karst.) C.C.Berg.	Mcor	A					2,4	2,2	6,5		3	
Myrsinaceae												
<i>Cybianthus</i> sp.	Cysp	A						2,0			1	
Myristicaceae												
<i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb.	Vsur	A	34,8	1,5	19,7	21,4	64,4	12	47,8	23,1	8	
Myrtaceae												
<i>Syzygium jambos</i>	Sjam	A				3,5					1	
Phyllanthaceae.												
<i>Amanoa guianensis</i> Aubl.	Agui	A						5,5			1	
Polygonaceae												
<i>Coccoloba latifolia</i> Lam.	Clat	A	2,6				1,8	2,7	17,3		4	
Siparunaceae												
<i>Simarouba cf. amara</i> Aubl.	Sama	A						1,4			1	
<i>Siparuna guianensis</i> Aublet.	Sgui	A						1,4			1	
Sterculiaceae												
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Gulm	A	1,1		4,8						2	
Euphorbiaceae												
<i>Mabea taquari</i> Aubl.	Mtaq	Ar						2,3	0,8		2	
Melastomataceae												
<i>Miconia stephananthera</i> Ule	Mste	Ar				1,9	0,7		5,9		3	
Araceae												
<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott.	Marb	Hp	41,1	10,9	2,0						3	
Costaceae												
<i>Costus arabicus</i> L.	Cara	Hp	0,8	2,0				0,7			3	
Lygodiaceae												
<i>Lygodium volubile</i> Sw.	Lvol	Hp	0,8								1	
Marantaceae												
<i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Körn.	Iaro	Hp							0,8		1	
Fabaceae												
<i>Vigna adenantha</i> (G. Mey.) Maréchal, Mascherp & Stainier	Vade	T				3,0					1	
Dilleniaceae												
<i>Doliosiphon dentatus</i> (Aubl.) Standl.	Dden	T							0,8		1	
Rubiaceae												
<i>Uncaria guianensis</i> (Aubl.) Gmelin	Ugui	T				1,9			0,8		2	
<i>Malanea macrophylla</i> Bartl. ex Griseb.	Mma	T					2,4				1	
Vitaceae												
<i>Cissus erosa</i> L. C. Rich	Cero	T							1,6		1	
Riqueza Total			49	11	12	8	14	13	23	23	11	49

Pérez y Mijares (2013), en morichales de Colombia (Departamento de Arauca), hallaron en el estrato arbóreo 51 especies distribuidas en 43 géneros (1,19 spp/género) y 29 familias, de las cuales las Melastomataceae y Moraceae fueron las más importantes en términos de especies y géneros. Navarro (2013) en dos aguajales (Iquitos, Loreto, Perú), dominados por *M. flexuosa*,

identificaron 49 especies de árboles, pertenecientes a 21 familias y 44 géneros, con las familias Euphorbiaceae, Fabaceae, y Arecaceae como las más importantes. Comparando con otro tipo de humedal boscoso, en el río Caura del Edo. Bolívar, Rosales *y col.* (2001) reportaron 110 especies de árboles. En el bajo Orinoco, Colonnello (1990) registró 34 especies de árboles y 10 de trepadoras leñosas. Díaz *y col.* (2012) en el río Kakada (Cuenca del río Caura, Edo. Bolívar) en los bosques ribereños reportó 61 especies de árboles en 0,6ha de trabajo. En Trinidad, Bonadie y Bacon (1999) en el bosque pantanoso de palmas dominado por *Mauritia setigera* Griseb. & H. Wendl. y *Pterocarpus officinalis* Jacq., identificaron 34 especies, representadas por 23 familias, tres monocotiledóneas, 20 dicotiledóneas y un helecho. Wittmann *y col.* (2006) en bosques inundables (ríos de aguas blancas (várzeas)) en la Amazonia central hallaron que las familias más importantes fueron las Leguminosae, seguidas de Euphorbiaceae, Bombacaceae, Moraceae y Arecaceae.

Tabla 14. Riqueza de especies y elementos estructurales del estrato superior o arbóreo del morichal en las estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

Variables	Abre	Estaciones de muestreo							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Riqueza Total (49 spp)	RT	11	12	8	14	13	23	23	11
Riqueza árboles (37 spp)	RA	11	9	6	9	11	21	17	11
Riqueza total acompañantes (12 spp.)	Ra	-	3	2	5	2	2	6	-
Arbustos (2 spp.)	Ar	-	-	-	1	1	1	2	-
Hierbas perennes (4 spp.)	HP	-	3	2	1	-	1	1	-
Trepadoras (6 spp.)	T	-	-	-	3	1	-	3	-
H (Índice de Diversidad)	H	3,02	2,28	2,36	2,62	2,51	3,79	3,61	2,77
Hmax	Hma	3,46	3,17	2,58	3,17	3,46	4,39	4,09	3,46
Equidad	E	0,87	0,64	0,29	0,69	0,73	0,84	0,80	0,80
ICE*10 ²	ICE	14,6	9,79	4,09	8,85	11,35	30,16	29,91	8,37
Área basal total (m ² /0,1ha)	AB	134,99	92,48	175,04	185,36	98,08	96,16	114,91	123,69
Densidad total de árboles	DA	89	130	49	51	145	145	125	68
Altura promedio (m)	A	11,05	9,05	7,95	10,4	10,45	10,3	12,25	9,05

H: Índice de Diversidad de Shannon-Weaver. E: Índice de Equidad: de Pielou. ICE= índice de complejidad estructural del área (0,1ha) en cada estación o sitio de muestreo. La unidad de muestreo, parcela de 0,1ha.

A lo largo de la cuenca alta del río Tigre, la riqueza total de especies del estrato superior varió entre 8-23/0,1ha especies, con media de 14,38±5,60 especies/0,1ha, cuyos valores menores y mayores se encontraron en las estaciones III, y VI y VII, respectivamente. El número de especies arbóreas varió entre seis y 21, con media 11,88±4,82 especies/0,1ha, con la menor y mayor riqueza en los sitios de muestreo III y VI, respectivamente. Otros elementos acompañantes del estrato arbóreo (hierbas perennes, arbustos, trepadoras) estuvieron ausentes en las estaciones I y VIII, con el valor más alto de riqueza en la estación VII (Tabla 14). Díaz *y col.* (2012) en el río Kakada (Cuenca del río Caura, Edo. Bolívar), reportó en bosques inundables una riqueza de árboles entre 51 especies/0,2 ha, y en bosques esporádicamente inundables 24 especies/ 0,1 ha. Colonnello *y col.* (2016), en humedales dominados por *R. oleracea* en distintas localidades de

Venezuela, identificaron entre 10 a 40 especies leñosas/0,1ha con diámetro > 2,5 cm. Wittmann *y col.* (2006) en ríos de aguas blancas (várzeas), dependiendo del gradiente de inundación reportaron valores de riqueza de árboles > 10 cm DBH de 5,7 especies/0,1ha (56,9 especies/ha) en bosques más inundados y 10,08 especies/0,1ha (100,8 especies/ha) en los menos inundados.

La altura media de la palma moriche *M. flexuosa* fue de $11,98 \pm 1,86$ m, y varió entre 9 y 16m a lo largo del río, con el menor y mayor porte en las estaciones III y VII, respectivamente (Figura 20). El alto medio de árboles acompañantes fue menor que la del moriche en todas las estaciones de muestreo, y cambió entre 7 y 9 m, con media de $8,15 \pm 0,93$ m, con las alturas mayores y menores en las estaciones I y II, respectivamente; no obstante, se puede apreciar que éste se mantiene poco variable respecto a la altura del moriche (Figura 20). El mayor porte de *M. flexuosa* respecto a los otros árboles, muestra su importancia como elemento estructurador del dosel del humedal ribereño.

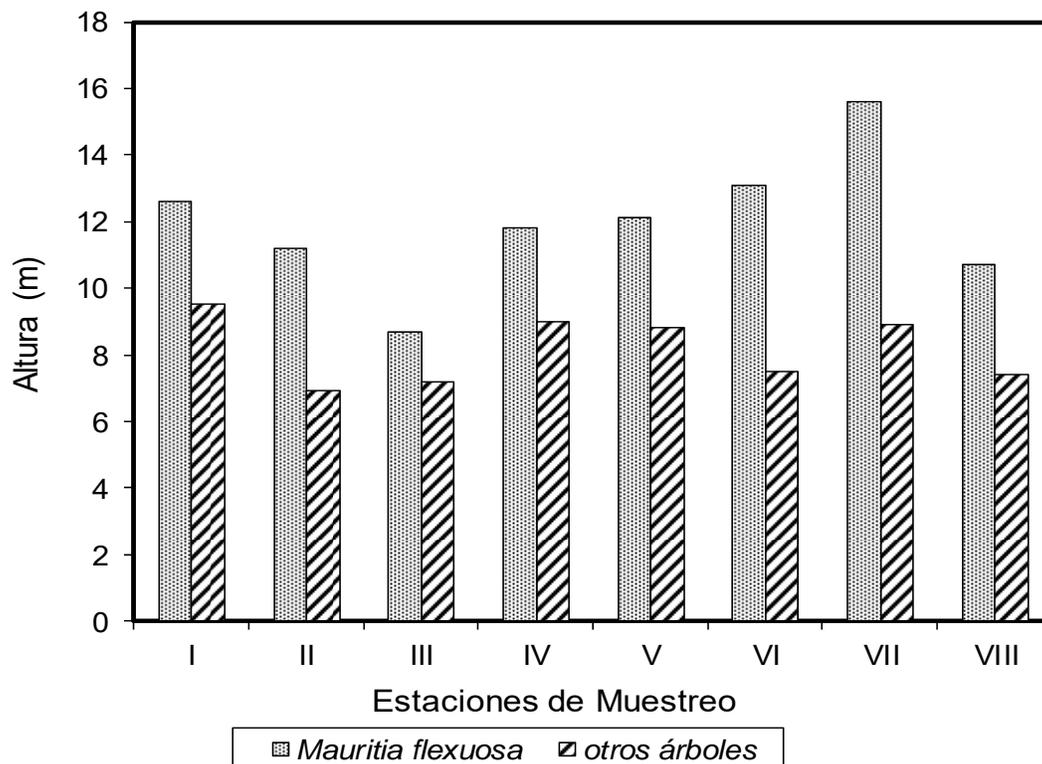


Figura 20. Altura promedio (m) de *Mauritia flexuosa* y de los árboles acompañantes del estrato superior a lo largo de la cuenca alta del Río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

Con base en la altura de los árboles se estableció una estructura de tamaños con cuatro estratos arbóreos (2 - 5m, 6 - 10m, 11 -15 m y ≥ 16 m), con el mayor número de individuos ≤ 10 m de alto; los estratos 6 - 10m y 11-15 m se mantuvieron a lo largo del río; el estrato ≥ 16 m se halló en las estaciones I, V, VI y VII, con la más alta representación en la estación VII (Figura 21). En las estaciones I, V VI y VII estuvieron presentes todos los estratos. Esto indicó la presencia de, al menos, tres estratos de árboles a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Tabla 10; Figura 21), lo que sugirió una alta complejidad de estas comunidades, debido a la presencia de un número importante de individuos en cada una de los estratos arbóreos.

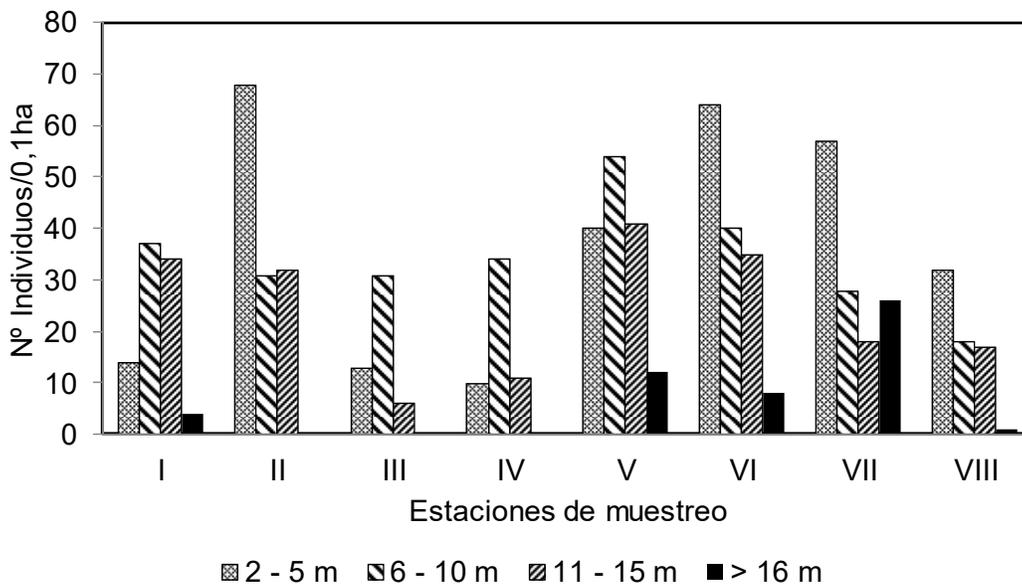


Figura 21. Estructura de tamaños con base a la altura de los componentes del estrato superior a lo largo de la cuenca alta del río Tigre (Anzoategui, Venezuela).

La distinción de varios estratos puede verse como resultado de un largo proceso de adaptación y selección, donde el factor luz es de gran importancia, ya que se forma un gradiente vertical de disminución de la intensidad de la luz, que depende entre ellos de la densidad y características de la corona o copa y de las hojas de los árboles y de su tamaño (Svenning, 2001), tipo de descomposición y procesos químicos de la hojarasca (Braun-Blanquet, 1979; Begon *y col.*, 1990). Las variaciones en las condiciones del dosel constituyen una fuente importante de heterogeneidad microambiental en bosques tropicales (Svenning, 2001).

Al comparar la altura del morichal de la cuenca alta del río Tigre con la de los ríos Caris y Moquete (Edo. Anzoátegui), en éstos los individuos de *M. flexuosa* alcanzaron entre 10 y 26 m de alto, a veces hasta de 40 m (González, 1986). Cotejando con otros bosques ribereños e inundables y palmares de pantano, la altura fue similar a la de los bosques inundables del río Caura en Venezuela, donde el dosel varió de 12 a 25m (Bevilacqua y Ochoa, 2001). Colonnello *y col.* (2014), en palmares de *R. oleracea* (Jacq.) en la cuenca del río Aroa (Edo. Yaracuy) reportaron alturas máximas entre 35 y 38 m, y para distintas localidades de Venezuela la mayoría de los individuos de estas comunidades tenían alturas entre 21 – 30 m, a veces más de 30 m (Colonnello *y col.* 2016). En Trinidad, Bonadie y Bacon (1999) y Bonadie (1998) hallaron que la altura de los bosques dominados por *M. setigera* varió entre 6 y 22 m, y los de *R. oleracea* desde 2 m y hasta 26 m, respectivamente. En aguajales del Alto Mayo (Perú), los individuos de *M. flexuosa* en fase reproductiva tuvieron alturas de más de 12m (Quinteros *y col.*, 2016). En el bosque dominado *Mauritiella aculeata* en el sector caño La Pica (Edo. Apure), el dosel no superó 14-15 m de alto (Fernández *y col.*, 2016). Navarro (2013) en dos aguajales (Iquitos, Loreto, Perú), dominados por *M. flexuosa*, reportó alturas máximas de 22m. Díaz *y col.* (2012) en el río Kakada (Cuenca del río Caura) encontraron en bosques inundables, que la altura de los árboles varía entre 15 y 20 m, mientras que en los esporádicamente inundados alcanzan alturas hasta de 20m.

Obviamente las diferencias en altura y otros atributos estructurales entre una comunidad y otra dependerá de la variabilidad local en las condiciones abióticas (entre otros: suelos, velocidad del flujo, frecuencia y duración de la inundación, topografía) y bióticas (interacciones entre las especies: herbivoría, mutualismo, parasitismo, competencia intra e interespecífica) y uso de la tierra (Dufour y Rodríguez-González, 2019), y por supuesto de la metodología empleada para estimar la altura y otros atributos de la vegetación. Los bosques ribereños son altamente influenciados por la dinámica del río, en los cuales cada proceso de inundación crea un mosaico cambiante de hábitats acuáticos y terrestres que es responsable de la alta heterogeneidad del hábitat, y es probable que tenga un efecto específico en varios atributos del ecosistema (Junk *y col.*, 1989; Ward y Stanford, 1995; Tockner, 2000). En este sentido, los distintos tipos de ríos, las diferencias en la oscilación entre las fases de inundación y terrestre, la frecuencia y duración de la inundación y los procesos de sedimentación conducen a un mosaico de comunidades boscosas, cuya composición de especies y estructura varía considerablemente, incluso a través de áreas pequeñas (Richter, 2000).

El área basal, indicadora de recursos leñosos o madereros (Cronk y Fennessy, 2001), de los individuos del moriche fue de $2,73 \pm 0,80 \text{ m}^2/0,1\text{ha}$ ($27,3\text{m}^2/\text{ha}$), y en promedio fue desde 1,73 a $4,26 \text{ m}^2/0,1\text{ha}$, e incrementó sensiblemente desde la estación I hasta la IV y luego disminuyó hacia a la

VIII, con tendencia unimodal a lo largo del río. El área basal de *M. flexuosa* resultó considerablemente mayor que la de los árboles acompañantes (0,74 a 2,64 m²/0,1ha; media=1,51±0,86m²/0,1ha), como se aprecia en la Figura 22. Esto remarca la importancia del moriche en la cobertura vegetal a lo largo del humedal ribereño, la cual porcentualmente representó en promedio 82% y varió desde 72% en la estación I hasta 79% en la VII, con un máximo de 97% en el sitio de muestreo II, a partir del cual en términos de porcentajes varió poco a lo largo del río.

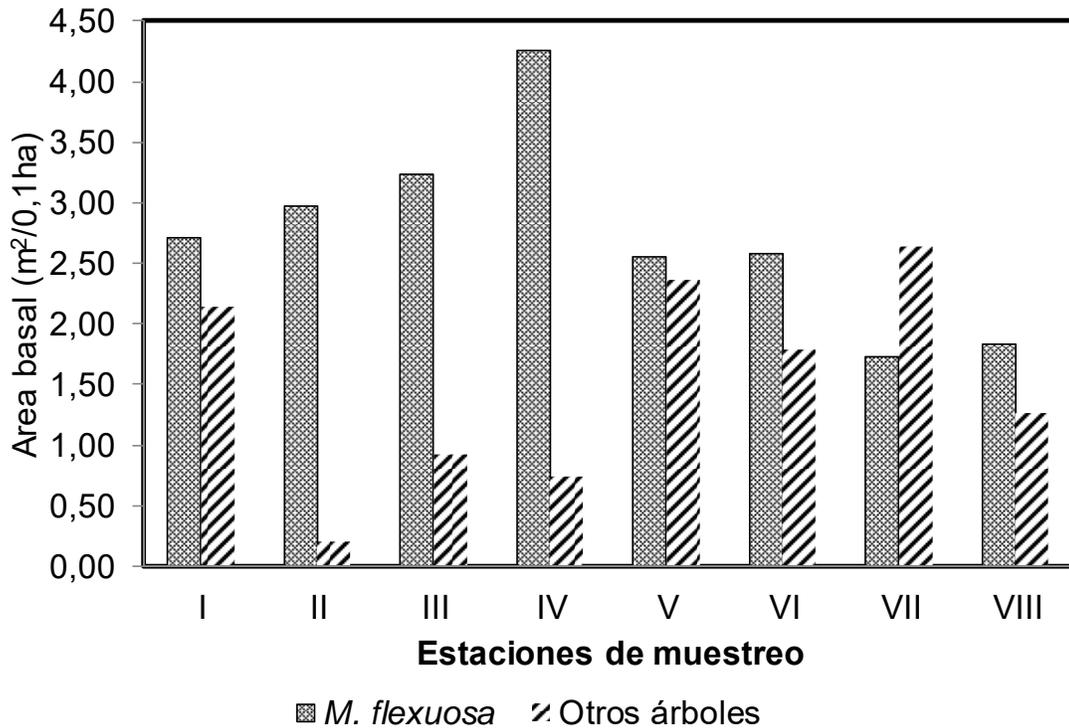


Figura 22. Área basal promedio (m²/0,1ha) de *Mauritia flexuosa* y otros árboles a lo largo de la cuenca alta del Río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

En la cuenca alta del río Tigre el área basal total de los elementos arbóreos estuvo entre 3,10 a 5 m²/0,1ha (31-50m²/ha) (Tabla 14). Cotejando con otros palmares y con bosques ribereños o inundables, los valores coinciden con lo reportado por Bonadie y Bacon (1999) en Trinidad para los bosques de *M. setigera*. Díaz y col. (2012) en el río Kakada reportó valores entre 2,18 y 3,15m²/0,1ha (21,8 y 31,5m²/ha). Los valores obtenidos caen en el intervalo entre 0,77 y 11,6 m²/0,1ha (7,7-116 m²/ha) encontrado por Colonnello y col. (2016) en distintas palmares de *R. oleracea* en Venezuela.

La densidad media de *M. flexuosa* fue de $28,00 \pm 80,53$ individuos/0,1ha, y fue menor que la de los árboles acompañantes (media: $72,3 \pm 37,3$ individuos/0,1ha), excepto en las estaciones III y IV, donde ambos componentes estuvieron representados casi en las mismas proporciones (47% y 57% según sea la estación III o IV). La densidad del moriche tendió a disminuir a lo largo del río, alcanzando su valor máximo en la estación II, en tanto que la de los árboles acompañantes mostró una tendencia a aumentar en sentido aguas abajo (Figura 23). Lo anterior se evidenció al calcular porcentualmente la densidad del moriche respecto a la densidad total de árboles; así desde las estaciones I y IV representó entre 31 y 53%, y luego disminuyó entre 23 y 28% para el resto de los sitios de muestreo; contrariamente la densidad de los árboles acompañantes cambió desde un 69% en la estación I hasta 85% en la VII. Los valores de densidad de *M. flexuosa* resultaron menores a $82,70/0,1ha$ hallados por Quinteros *y col.* (2016) en aguajales de Alto Mayo (San Martín, Perú).

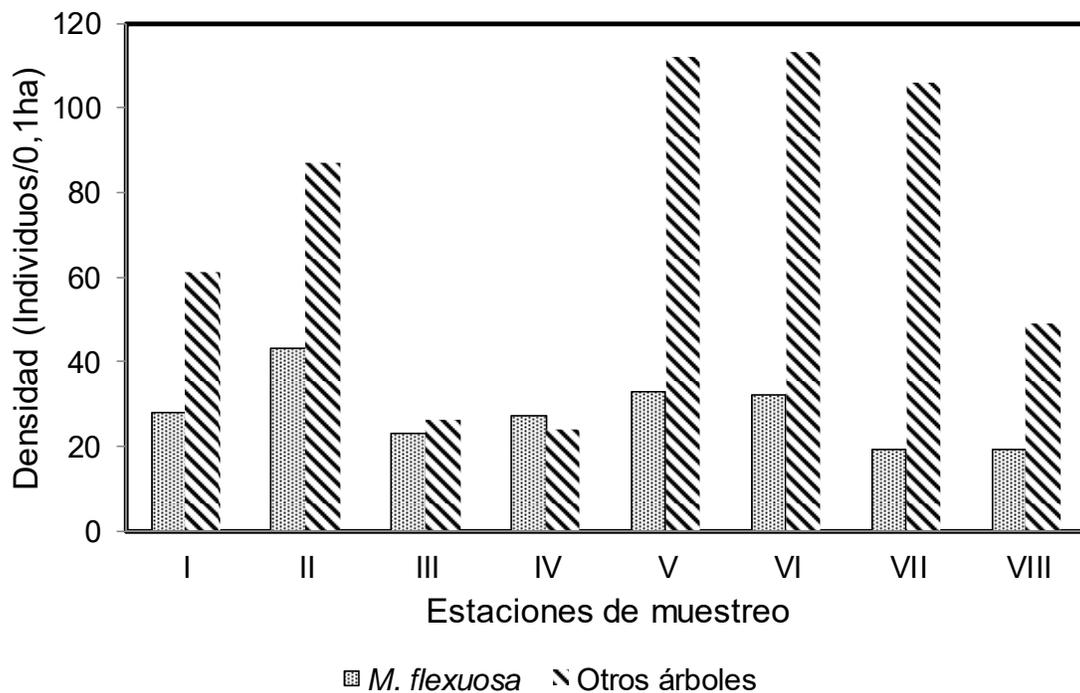


Figura 23. Densidad (individuos/0,1ha) de *Mauritia flexuosa* y árboles acompañantes a lo largo de la cuenca alta del Río Tigre (Anzoátegui, Venezuela).

La densidad total de los árboles que varió entre 49 a 145 ind/0,1ha (Tabla 14) resultó mayor a lo reportado por Bonadie (1998) en los bosques de *R. oleracea* (38,0 ind/0,1ha), y por Bonadie y Bacon (1999) en los bosques de *M. setigera* (34,4 ind/0,1ha) ambos en Trinidad, por Colonnello *y col.* (2016) en distintas comunidades de *R. oleracea* en Venezuela (7-46

ind./0,1ha). A vez, fueron menores a lo encontrado por Worbes (1997) en la Amazonia Central (50-350 ind/0,1ha), por van der Berg y Oliveira-Filho (1999) en los bosques de galería en Itutinga – Brasil (255,4 ind/0,1ha). Díaz y col. (2012) en el río Kakada (Cuenca del Caura) reportó valores de densidad entre 68,50 ind/0,1ha y 89 ind/ha dependiendo del tipo de bosque ribereño.

Al relacionar entre sí las variables riqueza, altura, área basal y densidad mediante el coeficiente de correlación de Spearman (r_s), resultó que la riqueza total y la de árboles se correlacionaron positivamente con la altura del moriche ($r_s=0,78$ y $r_s=0,82$; $p<0,05$, respectivamente); el área basal del moriche se relacionó negativamente con la de otros árboles acompañantes ($r_s= -0,76$; $p<0,05$). La riqueza de árboles se vinculó positivamente con la densidad ($r_s= 0,76$; $p<0,03$) y área basal ($r_s= 0,72$; $p<0,05$) de otros árboles acompañantes, y negativamente con el área basal del moriche ($r_s= -0,76$; $p<0,03$). Los resultados indican que a medida que aumentó la riqueza total y la de árboles, incrementó la altura y disminuyó el área basal de *M. flexuosa* y se elevó la densidad de árboles acompañantes, los cuales estuvieron presentes en el estrato inferior del bosque, con gran cantidad de individuos juveniles de 2 a 15 m de alto (Figura 21). Peña (2004) reportó que habían representantes de árboles acompañantes en las distintas clases diamétricas en la mayor parte de las estaciones de muestreo, con una cantidad importante de individuos en la clase diamétrica 0-10-cm, por lo cual puede suponerse una dinámica de reemplazo de juveniles por adultos en los árboles acompañantes que posiblemente en su momento van a reemplazar a los adultos que en la actualidad ocupan el dosel del bosque (Peña, 2004). Contrario a los arboles acompañantes, el moriche no tenía en las distintas estaciones de muestreo individuos de todas las clases diamétricas, sólo en la estación V habían de la clase 0-10 cm de diámetro y pocos en la categoría de 11-20 cm, lo que indica que habrán muy pocos individuos de *M. flexuosa* para el reemplazo de los adultos (Peña, 2004).

Con base a los resultados de riqueza de especies, altura, densidad, estructura de tamaños, y las relaciones entre ellas, se sugiere que a lo largo de la cuenca alta del río Tigre, pudieran encontrarse, de acuerdo con la descripción de González (1987; 2016), desde un morichal cerrado, uno transicional entre un morichal cerrado y un bosque siempreverde de pantano estacional, y un bosque siempreverde de pantano estacional propiamente dicho. Además, ésto pudiera verse favorecido por la presencia de árboles acompañantes en condiciones de reemplazar elementos del dosel en una mayor proporción que la de moriche, el cual será vulnerable ante las perturbaciones, pudiendo disminuir su importancia en la comunidad.

Aunque la riqueza, altura, área basal y densidad son atributos de la complejidad estructural de un rodal (“stand”) (Ali, 2019), en este caso, una parcela de 01ha, se calcularon otras variables como índice de diversidad

de Shannon-Wiener (H), equidad (E, Índice de Equidad de Pielou), y el índice de complejidad estructural (ICE) (Tabla 14), a objeto de determinar si había algún patrón a lo largo del río. El índice de diversidad, H e ICE tendieron a incrementar aguas abajo hasta las estaciones VI y VII donde alcanzaron sus máximos valores. La Equidad más alta fue en el sitio de muestreo I, en donde la altura promedio, densidad y área basal total de árboles fueron comparativamente intermedios entre los valores máximos y mínimos de dichas variables (Tabla 14). La equidad cambió a lo largo del humedal ribereño; a su vez, la equidad que depende de la riqueza de especies y su abundancia relativa, la cual fue alta en las estaciones con mayor número de especies y cuando las especies fueron igualmente abundantes, ello como consecuencia de las oportunidades de establecimiento, entre otros.

Los atributos estructurales mencionados anteriormente (H, E, ICE, riqueza de árboles (RA), área basal total (AB), densidad de total de árboles (DA) y altura promedio del estrato (A)), se ordenaron mediante un análisis de los componentes principales (ACP) con una matriz de correlación, el cual dio que dos componentes incorporan el 85,57% del espacio bidimensional; el primero con 68,24% y el segundo con el 17,33% de la varianza total. Sobre el primer componente las estaciones VI y VII se separaron de las III y VIII debido a mayores valores de H, A, ICE y RA. Las estaciones I y IV se ordenaron sobre el segundo componente relacionado positivamente con el área basal total (AB) y en sentido opuesto se hallaron las estaciones II y V vinculadas con la densidad total de árboles (DA) (Figura 24).

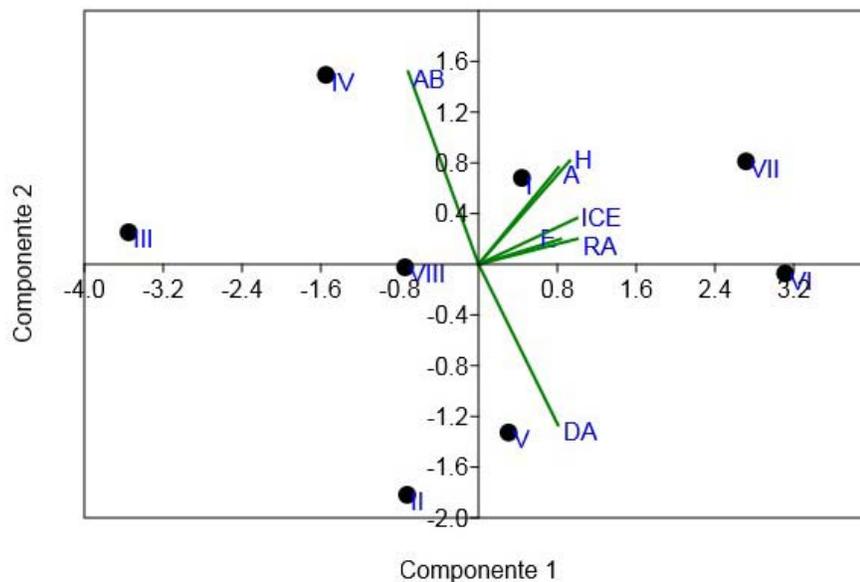


Figura 24. Ordenación de las estaciones de muestreo mediante un análisis de los componentes principales (ACP) respecto a los atributos estructurales del estrato arbóreo. H: Índice de Diversidad; E: Equidad; ICE: Índice de complejidad estructural del estrato arbóreo. DA: Densidad de árboles; AB: Área basal total; RA: riqueza de árboles; A: altura promedio.

Estos resultados denotan que la vegetación no responde como un continuo en sentido estricto a lo largo del río, sino que pudiera depender de las características hidrogeomorfológicas locales, distancia al canal, la inundación, y uso de la tierra (frecuencia y duración), velocidad del flujo y profundidad del agua durante las inundaciones (Dufour y Rodríguez-González, 2019) y heterogeneidad del sustrato que se genera a través del gradiente altitudinal y geomorfología del río, que crea un mosaico de comunidades vegetales con distinta fisionomía y complejidad estructural. Terán y Duno (1988) observaron que la heterogeneidad edáfica impidió establecer una relación clara con los distintos tipos de morichal reconocidos en el área, debido a las diferencias del paisaje geomorfológico, donde además de la influencia recíproca entre la vegetación y el suelo, había diferencias en los procesos morfogenéticos y pedogenéticos predominantes. Así mismo, los cambios en la estructura de las comunidades ribereñas a lo largo del río, ejercen un control sustancial sobre los movimientos del agua, nutrientes, sedimentos y especies, de tal modo que las condiciones del suelo, el patrón del tamaño de los granos de los sedimentos y la microtopografía afectan la distribución de las plantas desde las cabeceras hasta la desembocadura de los ríos (Naiman y Décamps, 1997).

Composición de especies del estrato superior del morichal a lo largo de la cuenca alta del río Tigre. De las 49 especies que componen el estrato superior del bosque a lo largo de la cuenca alta de río Tigre, 22 especies aparecieron una vez entre las estaciones de muestreo (45%), 23 de dos a cuatro veces (47%), dos cinco veces, y dos ocho veces. De estas dos últimas especies, solo *M. flexuosa* resultó la especie dominante de acuerdo su índice de importancia ecológica (IIE) (media= 92%) que varió entre 54-135%, seguida de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Cuajo) (media=28%; 2-64%) (Tabla 13). De las especies con Frec de cinco y de acuerdo al IIE le siguieron a las anteriores *Calophyllum brasiliense* Cambess con un IIE promedio de 20,5% (0,8-33,5%) e *Inga vera* Will. con IIE promedio de 2,5%, las que entre las dos promediaron 11,5%. En los arbustos, *Miconia stephananthera* Ule fue la especie que tuvo mayor IIE (media=2,83%). En las hierbas, resaltan *Costus arabicus* L. y *Montrichardia arborescens* (L.) Schott., con IIE promedios de 1,17% y 18%, respectivamente. En las trepadoras *Uncaria guianensis* (Aubl.) Gmelin. fue la más importante en cuanto a su frecuencia de aparición e IIE promedio (1,35%) (Tabla 13).

Como se indicó, a lo largo del río solo dos especies (4%) fueron importantes en términos de su IIE (promedio del IIE de las dos especies=60%), 18 especies (37%) con valores de IIE promedio entre 5% y 11%, y 29 especies (59%) con IIE promedio de 4%, las que por su Frec pueden considerarse raras (Tabla 13). La presencia de especies raras puede atribuirse a que las oportunidades para su regeneración son limitadas (ejemplo: limitaciones en sus requerimientos de luz, producción de semillas y dispersión baja, alta depredación de semillas o mortalidad de plántulas). Las especies raras pueden persistir si invaden y se establecen

rápidamente en los pocos micrositios disponibles, o si tienen alto potencial de interferencia (competitividad) con otras especies en dichos sitios, o que las semillas y plántulas sean menos propensas a la depredación o susceptibles de la acción de patógenos. Condit *y col.* (2000) en un estudio comparativo de bosques tropicales en dos continentes, encontró que las especies raras estaban más agregadas que las más comunes, comportándose así de manera diferente respecto a las especies más abundantes. Chave (2008) indicó que las especies arbóreas en bosques tropicales usualmente son raras e infrecuentes y casi siempre componen la mayoría de las especies de estos ecosistemas.

Los ecosistemas con baja diversidad se caracterizan por tener unas pocas especies que se pueden llamar dominantes, donde la abundancia de las que siguen decae muy rápidamente, mientras que los sistemas con más alta diversidad tienen mayor número de especies comunes que no difieren mucho en abundancia unas de otras (y por supuesto, ninguna se puede calificar de dominante) y una larga serie de especies cuyas abundancias van decreciendo lentamente (Margalef, 1993). En este sentido, el estrato superior de las comunidades de morichal estudiadas podría considerarse de diversidad baja, con pocas especies que acompañan en el dosel a *M. flexuosa*. Sin embargo, la mayoría de las especies se hallan en estratos inferiores, de allí que el sotobosque aporta la mayor riqueza del total de especies al morichal de la cuenca alta del río Tigre (Tabla 11), por lo que puede considerarse un ecosistema diverso. Esto coincide con lo encontrado por Pérez y Mijares (2013) y Householder y Wittmann (2016), en distintos humedales dominados por *M. flexuosa* en Sudamérica. La relativa baja riqueza de árboles coincide con lo hallado por Wittmann *y col.* (2006) en bosques inundables de aguas blancas (várzeas) de la Amazonia atribuido a que las condiciones de inundación influyen en la ecofisiología de árboles, puesto que en esas situaciones deben adaptarse periódicamente a situaciones de anoxia.

Los IIE de *M. flexuosa* fueron mayores en las estaciones III y IV, en tanto que *V. surinamensis* (Cuajo) la segunda especie más importante, sus valores más altos de IIE fueron en los sitios de muestreo V y VII (Tabla 13). La distribución de estas dos especies mostraron comportamientos contrastante a lo largo del río; si bien el moriche fue la especie dominante, ésta tendió a disminuir a lo largo del río, cuando el Cuajo aumentó su importancia, lo cual se evidenció al correlacionar sus IIE, dando negativo y ligeramente significativo ($r_s = -0,64$; $p < 0,08$); a su vez, el IIE del moriche se correlacionó negativamente con la riqueza de árboles ($-0,80$; $p < 0,02$) y con la densidad de árboles acompañantes ($r_s = -0,76$; $p < 0,04$). Estos resultados indican que el sistema dominado por *M. flexuosa*, como consecuencia de las variaciones espaciales moduladas por la microtopografía, que a su vez incide en la frecuencia y duración de la inundación a lo largo del río (Pollock *y col.* 1998), arrastre de materiales y

deposición de sedimentos, pudiera ser dominada por *V. surinamensis* como elemento más importante en el estrato superior. Las diferencias en la abundancia de una misma especie entre las distintas estaciones de muestreo quizás es el resultado de los cambios en la dispersión y disponibilidad de semillas, germinación, patrones de reclutamiento o de las respuestas de cada una de ellas a la micro heterogeneidad espacial, lo cual influye en la disponibilidad de luz, agua, suelos, hojarasca, interacciones entre especies (competencia, mutualismo), entre otros factores (Svenning, 2001), pero que su importancia relativa cambia a lo largo del gradiente hidrológico, lo que a su vez influye en la colonización de las plantas y en la riqueza de especies de las zonas ribereñas (Xiong *y col.*, 2003).

Por otra parte, la Tabla 15 muestra la lista especies del estrato arbóreo compartidas con otros palmares de pantano (Morichales y Cananguchales) dominados por *M. flexuosa* en Sudamérica. Con los morichales de los ríos Caris y Moquete (González, 1986) y con los del Delta inferior del Orinoco (Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras, 2008) se comparten ocho especies. Con la lista reportada por Fernández (2007) son comunes 12 especies. Con morichales de Colombia (departamentos de Arauca y del Casanare) son comunes cuatro y tres especies, respectivamente (Pérez y Mijares, 2013; Cabrera, 2014). Además de las especies, hay numerosos géneros presentes en el morichal estudiado, lo que indica afinidades florísticas posiblemente asociados a factores ambientales comunes (Pérez y Mijares, 2013). Con cananguchales de la Amazonia colombiana son comunes cuatro especies (Urrego *y col.*, 2013), y con aguajales dominados por *M. flexuosa* en Iquitos (Loreto, Perú) cuatro especies (Navarro, 2013). Respecto a las Arecaceae, en estos palmares de pantano dominados por *M. flexuosa*, de las 15 especies reportados para Venezuela por Delascio-Chitty (2016) son comunes con el morichal estudiado cuatro especies (27%), que incluyen además de *Mauritia: Bactris major* Jacq., *Euterpe oleracea* Mart. y *Desmoncus orthacanthos* Mart.

Fernández (2007) reportó especies típicas de bosques siempre verde de pantano estacionalmente inundado (BSVPEI), como *Coccoloba latifolia* Lam., *Amanoa guianensis* Aubl., *B. major* (Tabla 15), así como propias de morichales abiertos y cerrados, y transicionales entre un morichal y un BSVPEI. Esto permite referirnos a lo planteado anteriormente, que a lo largo de la cuenca alta del río Tigre se hallan unas comunidades más complejas que otras, de modo que habrá desde un morichal cerrado hasta un BSVPEI; así por ejemplo, las estaciones VI y VII, que tuvieron mayor riqueza total de especies y de especies arbóreas e índice de complejidad estructural, entre otros atributos estructurales (Tabla 14), en donde las especies *C. latifolia.*, *A. guianensis* y *B. major* se hallaron sólo en esas estaciones, y en las cuales las segundas especies más importantes fueron *V. surinamensis* y *C. brasiliense*, cuya suma de sus IIE, especialmente en la estación VII, casi se equipara al de *M. flexuosa* (Tabla 13).

Tabla 15. Especies compartidas del estrato arbóreo con otros palmares de pantano (Morichales y Cananguchales) dominados por *Mauritia flexuosa* en Sudamérica.

Especie	Tipo de Bosque*	1	2	3	4	5	6	7
<i>Mauritia flexuosa</i>	MA, MC, TM a BSVPE	x	x	x	x	x	x	x
<i>Amanoa guianensis</i> Aubl	BSVPE		x				x	
<i>Bactris major</i>	BSVPE, M**		x	x				
<i>Calophyllum brasiliense</i>	MA, T M a BSVPE	x	x		x		x	
<i>Cecropia peltata</i>	MA	x		x				
<i>Cissus erosa</i>	MA		x					
<i>Coccoloba latifolia</i>	BSVPE		x					
<i>Euterpe oleracea</i>	T. M a BSVPE		x	x				
<i>Macrobium acaciifolium</i>	MA**, T. M a BSVPE		x			x		
<i>Maquira coriacea</i>	BSVPE***	x			x			x
<i>Montrichardia arborescens</i>	MA, MC, BSVPE	x	x	x				
<i>Protium heptaphyllum</i>	MA, T. M a BSVPE	x	x					
<i>Pterocarpus officinalis</i>	MA, MC, BSVPE****			x				
<i>Tapirira guianensis</i>	MA, MC, BSVPE**	x	x	x	x	x		
<i>Virola surinamensis</i>	MC, BSPVPE**		x	x		x	x	x
<i>Vismia baccifera</i>	MC	x						
Nº Total especies		8	12	8	4	4	4	3

1: González (1986); 2: Fernández (2007); ****3: Vegas-Vilarrúbia y López-Laseras. (2008); 4: Pérez y Mijares (2013); 5: Urrego y col. 2013; Navarro (2013); 7: Cabrera Amaya (2014). *Tipo de Bosque tomado de Fernández (2007): MA: Morichal abierto; MC: Morichal cerrado; transición entre un tipo de bosque y otro: BSVPE: Bosque siempre verde de pantano estacional; ** Gordon y Pardo (2012).

Este mosaico de comunidades a lo largo del río, se explica por la dinámica misma de la biocomplejidad del sistema lótico (Nilsson *y col.*, 1989; Poole, 2002; Thorp *y col.*, 2006), con naturaleza tetradimensional (Ward, 1989; Noe, 2013), lo que trae consigo que por efecto de las inundaciones anuales arrastre y deposición de materiales, tanto lateral como longitudinal (sedimentos, semillas, materia orgánica, entre otros), creando aguas abajo heterogeneidad o conjuntos de parches hidrogeomórficos abióticos y bióticos formados por la geomorfología de captación y características del flujo (Thorp *y col.*, 2006; Noe, 2013), lo que determina a menudo patrones discontinuos a lo largo de las dimensiones longitudinales y laterales, que a su vez define patrones ecológicos locales a través de escalas temporales y espaciales (Thorp *y col.*, 2006).

Ordenación de las especies. El análisis de correspondencia dio que cuatro ejes explican el 75% de la variación total del espacio total. La Figura 25 muestra la ordenación de las especies sobre los dos primeros ejes; el primero y el segundo con autovalores de 0,44 y 0,37, con porcentajes de 24,16% y 20,43%, para un total 44,59% de la variación total explicada. Respecto al eje 1 se observa un gradiente en la distribución de las especies en sentido positivo desde las estaciones V, VI, y VII, y opuestas a ellas las estaciones II y III. Sobre el eje 2 se visualiza la tendencia en la distribución de las especies desde las estaciones I y VIII hasta la IV.

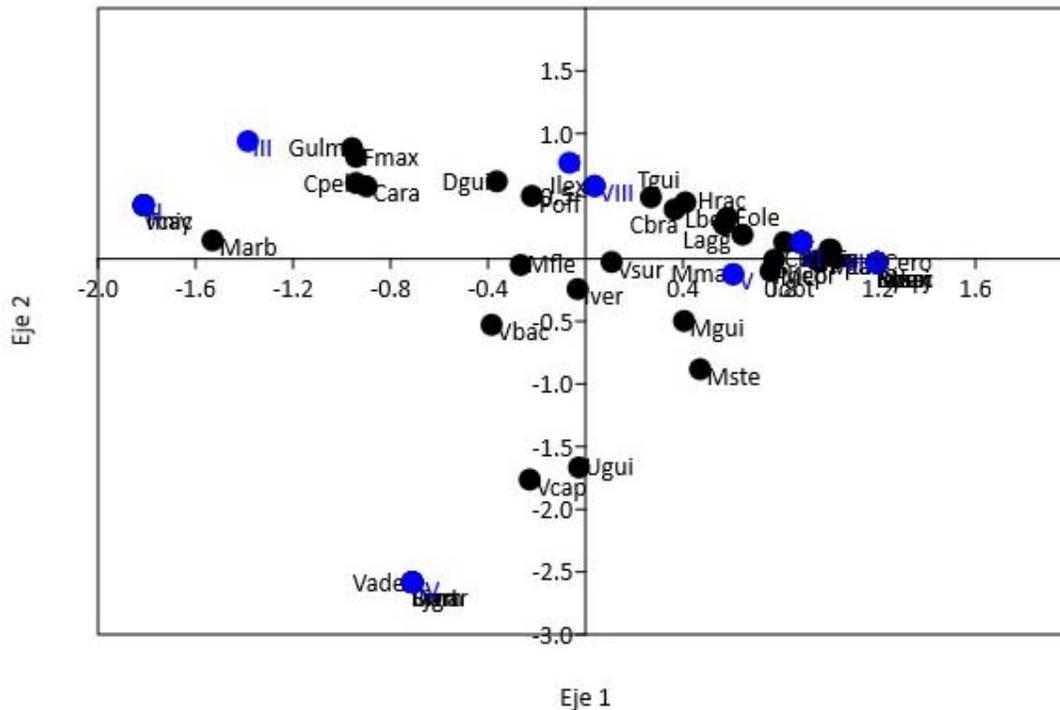


Figura 25. Ordenación de las especies de plantas del estrato arbóreo o superior mediante un análisis de correspondencia (AC) respecto a las estaciones de muestreo ubicadas en la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui). Puntos azules: estaciones de muestreo; puntos negros: especies. Los símbolos en letras representan la identificación de las especies como en la Tabla 13.

En el Eje-1, se tienen 16 especies arbóreas a saber: *Tapirira guianensis* (Tgui), *Euterpe oleracea* (Eole), *Calophyllum brasiliense* (Cbra), *Hirtella racemosa* (Hrac), *Parinari cf. campestris* (Pcam), *P. cf. pachyphylla* (Ppac), *Lissocarpa benthamii* (Lben), *Maprounea guianensis* (Mgui), *Vismia guianensis* (Vgui), *Lacistema aggregatum* (Lagg), *Henriettea cf. succosa* (Hsuc), *Amanoa guianensis* (Agui), *Coccoloba latifolia* (Clat), *Simarouba cf. amara* (Sama), *Siparuna guianensis* (Sgui), y el arbusto *Mabea taquari* (Maqu). Dichas especies están asociadas básicamente a las estaciones V, VI, VII, de las cuales VI y VII como se indicó previamente se caracterizaron por tener la mayor riqueza de especies y complejidad estructural; al mismo tiempo en estas estaciones se hallaron especies típicas del bosque siempre verde de pantano estacional inundado (BSVPEI) como lo son *C. latifolia* y *A. guianensis* (Tabla 15).

Sobre Eje-1, pero en sentido opuesto se tienen siete especies de árboles: *Bactris major* (Bmaj), *Maclobium acaciifolium* (Macc), *Jacaranda obtusifolia* (Jobt), *Protium heptaphyllum* (Phep), *Maquira coriacea* (Mcor), *Cybianthus* sp. (Cysp), *Viola surinamensis* (Vsur), un arbusto: *Miconia stephananthera* (Mste), una hierba perenne: *Ischnosiphon arouma* (Iaro), y cuatro especies trepadoras: *Uncaria guianensis* (Ugui), *Doliocarpus*

dentatus (Dden), *Malanea macrophylla* (Mma), *Cissus erosa* (Cero), asociadas principalmente a las estaciones II y III, en las cuales por encontrarse especies propias de los morichales abiertos y cerrados y del BSVPEI (Tabla 15), posiblemente la vegetación constituye un bosque transicional entre un morichal cerrado y un BSVPEI. En este sentido la ordenación de las especies sobre el Eje-1 podría representar un gradiente desde un bosque transicional entre un morichal cerrado y un BSVPEI, y un BSVPEI propiamente dicho.

Sobre el Eje-2, asociadas positivamente a las estaciones I y VIII, se tienen ocho especies arbóreas *Ilex* sp. (Ilex), *Pterocarpus officinalis* (Poff), *Dialium guianense* (Dgui), *Ficus máxima* (Fmax), *Guazuma ulmifolia* (Gulm), *Cecropia peltata* (Cpel), *Trema micrantha* (Tmic) y tres especies herbáceas *Costus arabicus* (Cara), *Lygodium volubile* (Lvol), y *Montrichardia arborescens* (Marb). La presencia de especies como *M. arborescens*, y *C. peltata* consideradas propias de morichales abiertos (Tabla 15) y de ambientes perturbados, respectivamente, podría suponerse que la vegetación en las estaciones I y VIII se corresponde con un morichal abierto. Sobre el mismo Eje-2, pero en sentido negativo y asociadas a la estación IV estuvieron asociadas un total de siete especies arbóreas: *M. flexuosa* (Mfle), *Desmoncus orthacanthos* (Dort), *Casearia mariquitensis* (Cmar), *Vismia baccifera* (Vbac), *Vitex capitata* (Vcap), *Inga vera* (Iver), *Syzygium jambos* (Sjam), y dos especies trepadoras: Bignoniaceae 1 (Bign) y *Vigna adenantha* (Vaden); en esta estación por la presencia de *V. baccifera* se podría catalogar que la vegetación corresponde a un morichal cerrado (Tabla 15). Esto sugiere que sobre el Eje-2 se puede considerar que se configura desde un morichal abierto hasta uno cerrado.

Estos resultados de ordenación de especies tal como se ha planteado previamente, en el sentido a de que a lo largo de la cuenca alta del río Tigre se halla un mosaico de comunidades, cuya distribución de las especies de plantas y complejidad estructural refleja principalmente la naturaleza de los procesos ecológicos en vez de la posición a lo largo de la dimensión longitudinal del río, por lo que la composición de la comunidad vegetal en cualquier posición a lo largo del río denota tanto la hidrología y su dinámica como la tolerancia de las plantas a la inundación (Capon, 2005).

Relacionando los ejes de ordenación de las especies y estaciones con las variables del suelo composición textural (% de arena, % limo y % de arcilla), % de materia orgánica, conductividad, Mg, K, Na y Cl (Tabla 7), resultó que ninguna de ellas se correlacionaron con el Eje-1 y con el Eje-2, lo que sugiere que éstas por si solas no explican la distribución de las especies del estrato arbóreo a lo largo del río. La presencia de árboles en un bosque puede relacionarse con factores históricos que envuelven entre otros, dispersión, colonización y sobrevivencia, procesos climáticos y geológicos, de modo que no se puede considerar que variables ambientales actuales influyan directamente sobre el componente arbóreo del morichal.

Guèze *y col.* (2013) indicaron que el efecto relativo de las variables ambientales sobre los patrones florísticos en bosques tropicales podría depender de los rasgos de la historia de vida de las especies en cuestión, especialmente de la forma de vida y de las estrategias de dispersión. Duque *y col.* (2002) y Kristiansen *y col.* (2012) en bosques amazónicos (Colombia y Perú, respectivamente) hallaron que la distribución de especies del sotobosque depende más del ambiente que las especies de dosel.

CONSIDERACIONES FINALES

Las aguas de la cuenca alta del río Tigre son ligeramente ácidas, muy suaves o muy blandas, con concentraciones mínimas para el Ca y Mg, y proporcionalmente altas para el Na y K, N-total y P-total; con la tendencia de incrementos de la conductividad, la dureza total, cloruros, cationes (Ca, Mg, Na, y K) durante la temporada de lluvias, mientras que las de P-total y N-total fueron mayores en el período de sequía, lo que evidencia la respuesta de estos elementos a las variaciones inducidas por los cambios estacionales del régimen hidrológico, manifestándose en un efecto en los procesos de concentración y dilución según sea el caso.

Los cambios a lo largo del río dependieron del parámetro analizado, así la conductividad, el Ca, Na, y cloruro variaron entre estaciones, lo que permite suponer que la concentración de estos elementos dependió de la dinámica hidrogeomorfológica de cada estación, en tanto que la dureza total, Mg, K, P-total y N-total podrían considerarse que constituyen un continuo a lo largo del río. De allí que la composición química de las aguas de la cuenca alta del río Tigre, resultó altamente variable dependiendo del parámetro analizado y de las condiciones ambientales locales.

Las altas concentraciones de N-total y P-total en las aguas del río permitió ubicarlas en la categoría de eutróficas, lo que muestra el fuerte impacto de las actividades antrópicas (agrícolas, industriales, domésticas) que se realizan en la cuenca alta del río Tigre.

Los suelos de los morichales de la cuenca alta del río Tigre son predominantemente minerales, de textura arenosa y franco arcillo arenosa, ácidos. A lo largo del humedal ribereño, no hubo una tendencia definida en cuanto a la textura, materia orgánica, pH, la conductividad y las concentraciones de cloruros, sodio, potasio y magnesio, y ello se atribuyó a la dinámica fluvial y a la presencia de zonas de erosión, transporte y deposición de materiales a lo largo del río, que a su vez generan heterogeneidad en el sustrato, posiblemente debido a las inundaciones y los procesos de transporte y depósito de materiales a lo largo del río, así como a la morfología lateral o gradiente topográfico local.

A lo largo de la cuenca alta de río Tigre se mantiene una vegetación forestal del tipo Palmar de Pantano dominada por *Mauritia flexuosa*, con una riqueza general de 218 especies, en el cual el sotobosque (hierbas anuales y perennes, trepadoras herbáceas o leñosas, sufrútices, y arbustos) aporta el 70% de la riqueza del total de especies al morichal de la cuenca alta del río Tigre. Esta riqueza total en términos de especies, géneros y familias representa el 46%, 55% y 72%, respectivamente, de los valores reportados para los morichales de los Llanos venezolanos (Fernández, 2007).

Los resultados indican cambios sustanciales en la composición de especies y estructura de la vegetación, así como también en las características de los suelos, posiblemente asociados a variaciones en las condiciones hidrogeomorfológicas a la largo de la cuenca del río Tigre, y se infiere que en el palmar de pantano dominado por *M. flexuosa* se hallan unas comunidades más complejas que otras, encontrándose desde un morichal cerrado hasta un bosque siempre verde de pantano estacional, lo cual se explica por la complejidad del sistema lótico, cuya dinámica influye en la naturaleza de los procesos ecológicos que afectan la distribución de las especies de plantas y diversidad comunitaria a lo largo del río.

Los ecosistemas lóticos son dinámicos o en no equilibrio, que varían sus características desde su nacimiento hasta su desembocadura, que se refleja en cambios en la elevación, gradiente de la corriente, procesos fluviales y sedimentarios que actúan a lo largo ellos (Mitsch y Gosselink 2000a). Contrario a Vannote *y col.* (1980), quienes señalaron que los cambios longitudinales de la biota acuática se comportan como un “continuo”, y a otras propuestas como el de “espiral de recursos” (Johnson, 1995), y el de “discontinuidad serial” (Ward y Stanford, 1983), Tockner (2000) planteó que el enfoque más completo en abordar los cambios en estos sistemas, es el concepto de “pulso de inundación” (Junk *y col.*, 1989), que introduce la dimensión lateral o transversal con su llanura de inundación, más allá del canal principal (Johnson *y col.*, 1995), y que constituye el agente controlador de las adaptaciones de la biota, el grado de conectividad y los procesos de intercambio lateral de materiales, energía, nutrientes detritus, sedimentos y de organismos (Junk *y col.*, 1989); a las dimensiones lateral y longitudinal se agregan la vertical con sus suelos y aguas subterráneas y el tiempo (Ward, 1989). De esta manera se configura un sistema altamente complejo, en los cuales existe una relación estrecha entre el sistema fluvial y la vegetación ribereña (Naiman y Décamps, 1997), la cual controla las tasas de flujo y profundidades de agua, que influyen fuertemente en las tasas de descomposición de la materia orgánica, en las tasas de acumulación de sedimentos, transporte de sedimentos finos y absorción de nutrientes por parte de las plantas (Choi y Harvey, 2014). Toda esta complejidad se presume puede ser la causa principal de la alta variabilidad en cantidades y composición de la flora y la fauna (Bayley, 1995; Nilsson y Svedmark, 2002).

De allí que los cambios encontrados en la distribución de la vegetación en la cuenca alta del río Tigre, puede atribuirse a la combinación de factores, que pueden actuar simultáneamente, como la geomorfología, el clima, el régimen de inundación, la luz, la temperatura y el fuego y el tiempo. El ancho de la planicie de inundación, la elevación y el gradiente de humedad (Mitsch y Gosselink, 2000a), las condiciones del suelo (especialmente el grado de saturación), el patrón del tamaño de los granos de los sedimentos y la microtopografía (Nilsson y Svedmark, 2002), así como de las interacciones competitivas, herbivoría, patógenos, organismos del suelo afectan la riqueza y composición de las plantas (Naiman y Décamps, 1997). Todos estos factores pueden actuar simultáneamente para regular la variación espacial y temporal de la diversidad y composición de especies de plantas. Sin embargo, su efecto y su importancia relativa parecen depender de la escala (Slezák *y col.* 2017).

AGRADECIMIENTOS

A la Gerencia del Distrito San Tomé de PDVSA y la Coordinación Operacional Oriente de PDVSA, FONACIT y CDCH-UCV por cubrir los aspectos financieros y logísticos de este proyecto desde marzo del 2000 hasta septiembre del 2001. A Jesús Segovia y el personal del Laboratorio de Petróleo de San Tomé - PDVSA, por apoyar todo el trabajo de campo y de laboratorio. A los señores Luis Rafael Yaguare, Franklin Díaz, Juan Guevara, Anselmo Boada y a la Dirección de la Escuela Granja El Vasquero, quienes facilitaron el acceso a las diferentes estaciones o sitios de muestreo. A l@s Prof@(s) Víctor Hugo Aguilar y Lourdes Suarez-Villasmil por despejar dudas en el análisis de los datos.

LITERATURA CITADA

- Ali, A. 2019. Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. Review. *Ecological Indicators* 98: 665-677.
- Ali, A., En-R. Yan, H. Y. H. Chen, S. X. Chang, Y.-T. Zhao, X.-D. Yang, y M.-S. Xu. 2016. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences* 13: 4627-4635.
- Allan, J. D. 1995. *Stream Ecology, Structure and Function of Running Waters*. Chapman & Hall, Londres, 388 pp.
- Anderson, J. M. y J. S. I. Ingram. 1992. *Tropical Soil Biology and Fertility, a Handbook of Methods*. 2da Edición. CAB International. 221 pp.
- Aristeguieta, L. 1968. Consideraciones sobre la flora de los morichales llaneros al norte del Orinoco. *Acta. Bot. Venezuelica* 3(1-4):19-38.
- Ávila, H., C. Tudares, M. Sánquiz, M. Araujo, N. Morales, J. Rojas y D. Pirela. 2007. Nitrógeno y fósforo en aguas superficiales de la parte baja del río Catatumbo. *Rev. Téc. Ing. Univ. Zulia*, 30 (Edición Especial): 29 – 35

- Aymard, G. 2017. Adiciones a la flora vascular de los Llanos de Venezuela: nuevos registros y estados taxonómicos. *BioLlania* (Ed. Especial) 15: 1–296.
- Bayley, P. B. 1995. Understanding large river-floodplain ecosystems. *BioScience* 45:153–158.
- Begon, M., J. L. Harper y C.R. Townsend. 1990. *Ecology: Individuals, Populations y Communities*. 2da edición. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 945p.
- Beita-Sandí W. y M. Barahona-Palomo. 2010. Físico-química de las aguas superficiales de la Cuenca del río Rincón, península de Osa, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED* 2(2): 157-1 (Edición en Línea, ISSN: 1659-441X).
- Bevilacqua, M. 1988. Cambios en la estructura fisionómica y composición florística de una comunidad de Morichal como consecuencia de derrames de Petróleo y acción del fuego. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Bevilacqua, M. y J. Ochoa G. 2001. Conservación de las últimas fronteras forestales de la Guayana Venezolana: propuesta de lineamientos para la Cuenca del Río Caura. *Interciencia* 26 (10): 491-497.
- Bevilacqua, M. P., y V. González. 1994. Consecuencias de derrames de petróleo y la acción del fuego sobre la fisonomía y composición florística de una comunidad de morichal. *Ecotropicos* 7: 23-34.
- Bianchini, A. 2010. Interpretación de análisis de suelos. Disponible en: <https://www.profertilnutrientes.com.ar/archivos/interpretacion-de-analisis-de-suelo>. [Consulta: 26 de abril 2019].
- Blanco-Belmonte, L. 2013. Insectos acuáticos asociados a tres ríos de morichal de los llanos orientales, cuenca del Orinoco, Venezuela. En: VII. *Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Parte I. (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B., Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 9: 165-180.
- Bonadie, W. A. 1998. The ecology of Roystonea oleracea palm swamp forest in the Nariva Swamp (Trinidad). *Wetlands* 18 (3): 249-255.
- Bonadie, W.A. y P.R. Bacon, 1999. The structure and ecology of Mauritia setigera palm swamp forest in Nariva swamp, Trinidad. *Tropical Ecology* 40 (2): 199-206.
- Bracho, R. y J. J. San José. 1990. Energy fluxes in a morichal (swamp palm community) at the Orinoco Llanos, Venezuela: Microclimate, water vapour and CO₂ exchange. *Photosynthetica* 24(3): 468 – 494.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología, bases para el estudio de las comunidades vegetales*. H. Blume Ediciones, España. 820pp.
- Brinson, M. M. 1993. Changes in the functioning of wetlands a long environmental gradient. *Wetlands* 13 (2): 65-74.
- Brinson, M. M., A. E. Lugo y S. Brown, 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 123-161.
- Bulla, L. 1995. El Análisis de los Componentes Principales en Ecología. Trabajo de Ascenso a Titular, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 244pp.
- Cabrera, A. D. M. 2014. Análisis florístico, estructural y biotipológico foliar de la vegetación leñosa en bosques ribereños de la cuenca baja del río Pauto (Casanare-Colombia). Tesis Magister en Ciencias Biología, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

- Bogotá, Colombia. 197pp.
- Callejón, G.A.F. 1985. Estudio de la contaminación de las cuencas de los Ríos Tigre y Cárís, estados Anzoátegui y Monagas. Tesis Maestría, Postgrado en Geoquímica. Universidad Central de Venezuela. 300pp.
- Capon, S.J. 2005. Flood variability and spatial variation in plant community composition and structure on a large arid floodplain. *Journal of Arid Environments* 60:283–302.
- Chave, J. 2008. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. En: *Tropical forest community ecology* (Carson, W. P. y S. A. Schnitzer, Eds). Wiley, Blackwell. Oxford. Cap. 2: 11-30.
- CIDIAT, 1985. Diagnóstico de los probables efectos de la actividad petrolera sobre los ecosistemas de Morichales. Convenio CIDIAT-Lagoven, 12-D-281. 99pp.
- Chapman, D. y V. Kimstach. 1996. Selection of water quality variables. En: *Water Quality Assessments - A Guide to Use of Biota, Sediments and Water in Environmental Monitoring*, 2nd. Edition (Chapman, D., Ed). UNESCO/WHO/UNEP, Taylor & Francis, Cambridge, Inglaterra. Cap. 3. https://www.who.int/water_sanitation_health.
- Choi, J. y J.W. Harvey. 2014. Relative significance of microtopography and vegetation as controls on surface water flow on a low-gradient floodplain. *Wetlands* 34:101–115.
- Colonnello, G. 1990. A Venezuelan floodplain study on the Orinoco River. *Forest Ecology and Management* 33/34: 103 – 124.
- Colonnello, G.J., R. Grande y M.A. Oliveira-Miranda. 2014. Distribución, estructura y composición florística de los bosques de palmas (chaguaramales) de la cuenca del río Aroa, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 34(1):35-60.
- Colonnello, G, J.R. Grande y M.A. Oliveira-Miranda. 2016. Roystonea oleracea (Arecaceae) communities in Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182 (2): 439-450.
- Condit, R., P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, S.P. Hubbell, N, Gunatilleke, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. LaFrankie, H. S. Lee, E, Losos, N. Manokaran, R. Sukumar y T. Yamakura. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418
- Conner, W.H., I. Mihalia, y J. Wolfe. 2002. Tree community structure and changes from 1987 to 1999 in three Louisiana and three South Carolina forested wetlands. *Wetlands* 22(1): 58 – 70.
- COPLANARH (Comisión del Plan Nacional de Aprovechamiento de los Recursos Hidráulicos). 1974. Inventario nacional de tierras, regiones Centro Oriental y Oriental. Publicación No. 35, Ministerio de Agricultura y Cría, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas, Venezuela. 245pp.
- CORPOVEN-PALMAVEN-MARNR. 1995. Evaluación ambiental del río Tigre y Propuesta para su recuperación. Caracas, 20 pp.
- Cronk, J. K. y M. S. Fennessy. 2001. *Wetlands Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publishers. USA, 462 pp.
- de Groot, R., L. Brander, S. van der Ploeg, R. Costanza, F. Bernard, L. Braat, M. Christie, N. Crossman, A. Ghermandi, L. Hein, S. Hussain, P. Kumar, A. McVittie, R. Portela, L. C. Rodriguez, P. ten Brink y P. van Beukering. 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services* 1: 50–61.
- Delascio, C. F. 1999. Composición florística de un morichal en el estado Cojedes, Hato Piñero (Morichito), Venezuela. *Acta Bot. Venez* 22(1): 185-194.
- Delascio-Chitty, F. 2016. Palmas (Arecaceae) de los morichales de Venezuela: Composición, distribución y uso. En: *VII. Morichales y Canangunchales de la*

- Orinoquia y Amazonia* Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes, Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 3. Pp: 85-107.
- de Sosa, L. L., H. C. Glanville, M. R. Marshall, A. P. Williams y D. L. Jones. 2018. Quantifying the contribution of riparian soils to the provision of ecosystem services. *Science of the Total Environment* 624: 807-819.
- Díaz Pérez, W.A. y F. Delascio-Chitty. 2007. Catálogo de plantas vasculares de Ciudad Bolívar y sus alrededores, Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 30 (1): 99-161.
- Díaz Pérez, W.A, F. Daza, W. Sarmiento. (2012). Composición florística, estructura y diversidad del bosque ribereño del río Kakada, Cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. *Revista Científica UDO Agrícola* 12(2):275-289
- Dufour, S., y P.M. Rodríguez-González. 2019. Riparian zone / Riparian vegetation definition: Principles and recommendations. Report, COST Action CA16208 CONVERGES, 20 pp. (<https://converges.eu/resources>).
- Duno, R., G. Aymard y O. Huber (Eds.). 2007. *Catálogo Anotado e Ilustrado de la Flora Vasculare de los Llanos de Venezuela*. Fudena, Fundación Empresas-Polar, FIBV. Caracas, Venezuela. 703 pp.
- Duque, A., M. Sánchez, J. Cavelier y J. F. Duivenvoorden. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 499 – 525.
- EPA (Environmental Protection Agency). 1982. Test Methods for Evaluating Solid Waste, Physical/Chemical Methods. U.S. Department of Commerce, National Technical Information Service, Springfield, USA, 662 pp.
- Etherington, J. R. 1975. *Environment and Plant Ecology*. John Wiley y Sons, Ltd. London. 347 pp.
- Ewel, J. J. y A. Madriz. 1968. *Zonas de Vida de Venezuela: Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico*. Ministerio de Agricultura y Cría, Dirección de Investigación. Caracas, Venezuela.
- Fennessy, M.S. y W.J. Mitsch. 2001. Effects of hydrology on spatial patterns of soil development in created riparian wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, 9: 103-120.
- Fernández, A. 2007. Los morichales de los Llanos orientales. En: *Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela* (Duno, R., G. Aymard y O. Huber, Eds.). Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela, pp: 91-98.
- Fernández, A., R. Gonto, G. Colonnello y W. Becerra. 2016. Humedales del caño La Pica, estado Apure, Venezuela: Estructura y composición florística de las comunidades de *Mauritiella aculeata* (Arecaceae), con consideraciones del entorno biofísico. En: XIV. Morichales, Cananguchales y otros Palmares Inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes, Eds.). 2016. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 24: 486-515.
- Ferris, R. y J. W. Humphrey. 1999. A review of potential biodiversity indicators for application in British forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 72 (4): 313-328.
- Figueiredo, V., A. Enrich-Prast y T. Rütting. 2016. Soil organic matter content controls gross nitrogen dynamics and N₂O production in riparian and upland

- boreal soil. *Eur. J. Soil Sci.* 67: 782-791.
- Freitas, L. 1996. Caracterización florística y estructural de cuatro comunidades boscosas de terraza baja en la zona de Jenaro Herrera, Amazonia peruana. Documento Técnico N° 26 – IIAP, Iquitos – Perú. 77pp.
- Furch, K. 1997. Chemistry of Várzea and Igapó soils and nutrient inventory of their floodplain forest. En: *The Central Amazon Floodplain* (Junk, W. J. Ed.). Ecological Studies, Vol. 126. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. Cap. 3: 47-67.
- Furch, K. y W.J. Junk. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains. En: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System* (W. J. Junk, Ed.). Springer-Verlag: Berlin Heidelberg, Cap. 4: 69-108.
- Gallardo, A. 2003. Spatial variability of soil properties in a floodplain forest in Northwest Spain. *Ecosystems* 6: 564-576.
- García, M. 2016. Eutrofización: una visión general. *CienciaCierta* 47. Disponible en: <http://www.cienciacierta.uadec.mx/>.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- González-B, V. 2016. Los palmares de pantano de *Mauritia flexuosa* en Suramérica: Una revisión. En: *.XIV. Morichales, Cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica*. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R., Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 2: 45-83
- González, V. 1987. *Los Morichales de los Llanos Orientales: Un Enfoque Ecológico*. Ediciones Corpoven, Caracas. 56pp.
- González, V. 1986. Ecosistema morichal. En: *Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Cari y Pao (Edo. Anzoátegui)*. Tomo IV. Convenio UCV-MENEVEV, Proyecto Meneven Car 33. Facultad de Ciencias. Instituto de Zoología Tropical, UCV. Caracas. 110 pp.
- González-B., V. y A. Rial. 2013. Terminología y tipos de agrupación de *Mauritia flexuosa* según el paisaje. En: *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I.* (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B., Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap.4: 75-82.
- González-B., V. y A. Rial. 2011. Las comunidades de morichal en los Llanos Orientales de Venezuela, Colombia y el delta del Orinoco: impactos de la actividad humana sobre su integridad y funcionamiento. En: *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible* (Lasso, C., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo y A. Machado-Allison, Eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D.C., Colombia. pp. 124-147.
- González del Tánago, M. y D. García de Jalón. (1995). *Restauración de Ríos y Riberas*. F. Conde del Valle de Salazar, UPM., Madrid. 319 pp.
- Gordon, E. 2003. Inventario preliminar de la vegetación de la península de Paria. *Acta Cient. Vene.* 23 (2-3): 1-15.
- Gordon, E. 1998. Seed characteristics of plants species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany* 60: 417-43.
- Gordon, E. y M. J. Pardo. 2012. Riqueza y composición de especies promisorias de

- un sector de los Llanos orientales, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 32(2): 99–180.
- Goldman, C.R. y A.J. Horne. 1983. *Limnology*. McGraw-Hill Book Co., New York. 464pp.
- Graf-Rosenfellner, M. 2016. Soil organic matter in riparian floodplain soils. Disponible en: <https://depositonce.tu-berlin.de/>.
- Granato, G.E., L.A. DeSimone, J.R. Barbaro, y L.C. Jeznach. 2015. *Methods for Evaluating Potential Sources of Chloride in Surface Waters and Groundwaters of the Conterminous United States*. U.S. Geological Survey, Reston, Virginia. 89pp.
- Greenberg, A. E., L. S. Clesceri y A. D. Eaton (Eds). 1992. *Standard Methods for the examination of water and wastewater*. 18th ed. American Public Health Association, American Water Works Association, Water Pollution Control Federation, Washington, DC. 1496 pp.
- Guèze, M., J. Paneque-Gálvez, A.C. Luz, J. Pino, M. Orta-Martínez, V. Reyes-García y M.J. Macía. 2013. Determinants of tree species turnover in a southern Amazonian rain Forest. *Journal of Vegetation Science* 24: 284–295
- Guzmán, F.G. y K.Y. Pereira. 2009. Estudio de gestión de las aguas subterráneas en Venezuela, caso especial: Acuífero de la Mesa de Guanipa. T.E.G. de Ingeniero Civil, Núcleo Anzoátegui, Universidad de Oriente. 90 pp.
- Hamilton, S.K. 2010. Biogeochemical implications of climate change for tropical rivers and floodplains. *Hydrobiologia* 657: 19–35.
- Hammer, Ø. 1999-2015a. PAST Ver. 3.10. Reference manual. Natural History Museum, University of Oslo, Noruega. 248p.
- Hammer, Ø. 1999-2015b. PAST (Paleontological Statistics), Version 3.10. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Haugaasen, T. y C. A. Peres. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica* 36(1): 25 – 36.
- Heliotis, F.D y DeWitt, C.B. 1983. A conceptual model of nutrient cycling in wetlands used for wastewater treatment: A literature analysis. *Wetlands* 3: 134-152.
- Hem, J.D. 1985. *Study and Interpretation of the Chemical Characteristics of Natural Water*, 3rd Edition, US Geological Survey Water-Supply Paper 2254, University of Virginia, Charlottesville. 263pp.
- Hernández-Valencia, I., D. Guitián y V. González. 2017. Efectos del tamaño de semilla y escarificación del endocarpio sobre la germinación de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae). *Acta Bot. Venez.* 40 (1): 97-118.
- Hernández-Valencia, I., V. González-Boscán, E. Zamora-Ledezma, V. Carrillo - Carrillo y A. Zamora Figueroa. 2018. Environmental Impacts of the oil industry on the *Mauritia flexuosa* Swamp Palm Groves (Morichales) in Venezuela. En: *Oil contaminations: Impacts and offsets* (E. Potter y A. Vega, Eds.). Nova Science Publisher Inc. New York. Cap. 2: 33-72.
- Herrera, M., S. Segnini, y A. Machado-Allison. 2012. Comparación entre las comunidades de peces en dos tipos de ríos en la región oriental de Venezuela. *Bol. Acad. C. Fis. Mat. y Nat.* LXXII (1): 47-67.
- Hokche, O., P.E. Berry y O. Huber. (Eds.). 2008. *Nuevo Catálogo de la Flora Vasculare de Venezuela*. FIBV Dr. Tobias Lässer, Fonacit, NSF, Caracas, Venezuela, 859 pp.
- Horbe, A.M. C. y A.G. da Silva Santos. 2009. Chemical composition of black-watered rivers in the Western Amazon Region (Brazil). *J. Braz. Chem. Soc.* 20(6): 1119-1126.
- Householder, J.E. y F. Wittmann. 2016. Floristic diversity of *Mauritia flexuosa* wetlands in the Brazilian Amazon. En: *XIV. Morichales, Cananguchales y otros Palmares Inundables de Suramérica*. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Lasso, C. A., G. Colonnello y M.

- Moraes, Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap.9: 264-283.
- Huber, O. 2007. Sabanas de los Llanos venezolanos. Pp. 73-105. En: *Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela* (R. Duno de Stefano, G. Aymard y O. Huber, Eds). Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela. 703 p.
- Imbellone, P.A. 2018. Guía de descripción e interpretación de suelos hidromórficos. Pp: 09-21. En: *Análisis y Evaluación de Propiedades Físico Hídrica de los Suelos* – 1ra ed (Quiroga A. R., R. Fernández, C. Álvarez, Editores). Ediciones INTA, Anguil, La Pampa, Argentina, 123 pp.
- Imbellone, P.A., B.A. Guichon y J.E. Giménez. 2009. Hydromorphic soils of the Río de la Plata coastal plain, Argentina. *Latin American J. Sedimentology and Basin Analysis* 16 (1): 3-18.
- INTERLAB, 2000. Evaluación de cuerpos de aguas superficiales en fundos, evento asociado: Derrame Pozo GG-617, Campo Dación. Lecherías, Anzoátegui.
- James, C. S. 1985. Sediment transfer to overbank sections. *J. Hydraulic Res.* 23: 435-452.
- Johnston, C.A., S.D. Bridgham, y J.P. Schubauer-Berigan. 2001. Nutrient dynamics in relation to geomorphology of riverine wetlands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65:557-577.
- Johnston, C.A., J.P. Schubauer-Berigan y S.D. Bridgham. 1997. The potential role of riverine wetlands as buffer zones. En: *Buffer Zones: Their processes and potential in water protection* (N.E. Haycock, T. Burt, K. Gouldin y G. Pinay, Eds.). Quest Environmental, Harpenden, Hertfordshire, UK. pp. 155-170.
- Johnson, B.L., W.B. Richardson y T.J. Naimo. 1995. Past, present, and future concepts in large river ecology. *BioScience* 45(3): 134-141.
- Junk, W.J., P.B. Bayley y R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain system. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110 – 127.
- Junk W.J., F. Wittmann, J. Schöngart y M.T.F. Piedade. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecol. Manage.* 23(4): 677-693.
- Kozłowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1: 1-29.
- Kozłowski, T.T. 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* 22(3): 550-561.
- Kristiansen, T., J.C. Svenning, W.L. Eiserhardt, D. Pedersen, H. Brix, S.M. Kristiansen, M. Knadel, C. Grández y H. Balslev. 2012. Environment versus dispersal in the assembly of western Amazonian palm communities. *Journal of Biogeography* 39: 1318-1332.
- Kristensen, P.B., E.A. Kristensen, T. Riis, A.B. Alnoee, S.E. Larsen, P.F.M. Verdonschot y A. Baattrup-Pedersen. 2014. Riparian forest as a management tool for moderating future thermal conditions of lowland temperate streams. *Inland Waters* 5: 27-38.
- Langhans, S.D. y K. Tockner. 2006. The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tabliamento, northeastern Italy). *Oecologia* 147: 501-509.
- Lasso, C.A. 2014. Tipología de aguas (blancas, claras y negras) y su relación con la identificación y caracterización de los humedales de la Orinoquia. En: *XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela)* (Lasso, C. A., A. Rial, G.

- Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo, Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 2: 50-61.
- Lasso, C.A. y A. Rial. 2013. Introducción. En: *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela Parte I*. (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B., Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia, pp: 25-30.
- Lasso, C.A. y A. Rial. y V. González-B. (Eds). 2013. *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Lasso, C.A., G. Colonnello y M.R. Moraes (Eds.). 2016. *XIV. Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 573 pp.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. 2da Edición. Elsevier, Amsterdam, 853 pp.
- LEPA (Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas – UCV). 1996. Diagnóstico ambiental de las cuencas de los ríos Cáris, Guanipa, Güepe, Oritupano, Merías, Patacón, Tonoro, Morichal La Pica y Morichal La Puente, ubicados en el Área Operacional del Distrito Anaco CORPOVEN S.A., en los Estados Anzoátegui y Monagas. Informe Final. Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 144 pp.
- Lindbo, D.L. y J.L. Richarson. 2001. Hydric soils and wetlands in riverine systems. Cap. 12: 283-299. En: *Wetland Soil* (J. L. Richarson y M. J. Vepraskas, Eds). Lewis Publishers, Boca Ratón. 417pp.
- Lockaby, B.G. y M.R. Walbridge. 1998. Biogeochemistry. En: *Southern Forested Wetlands: Ecology and Management* (M. G. Messina, W. H. Conner, Eds.). Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 149–172.
- López, O. 2008. Fisiología y ecología de comunidades arbóreas en hábitats inundables. *Acta Biologica Panamensis* 1: 68-86.
- Lytle, D.A. y N.L. Poff. 2004. Adaptation to natural flow regimes. Review. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (2): 94-100.
- Machado-Allison, A., L.M. Mesa S. y C.A. Lasso. 2013. Peces de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento, uso y conservación. En: *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I* (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B., Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 15: 287-334.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 pp.
- Malavé-Moreno, V. C., M. Lentino, O. Herrera-Trujillo, A. Ferrer y H. Cabrera. 2016. Aves y mamíferos asociados a ecosistemas de morichal en Venezuela. En: *XIV. Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina*

- (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes, Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 6: 159-189.
- Margalef, R. 1993. *Ecología*. Editorial Planeta. Barcelona, 255 pp.
- MARNR – PDVSA. 1987. Monitoreo de aguas de los ríos de la Faja Petrolífera del Orinoco. Proyecto del Programa de Protección Ambiental. 140 pp.
- Marrero, C. 2011. Humedales de los Llanos venezolanos. Trabajo de ascenso, UNELLEZ. Guanare, Venezuela. 159 pp
- Marrero, C. y D. Rodríguez-Olarte. 2014. Ríos de morichal de la Orinoquia venezolana: Modeladores del paisaje, soportes de biodiversidad, flujo geohídrico e identidad cultural. Editorial Académica Española, Alemania. 65pp. <https://www.eae-publishing.com>.
- Marrero, C., A. Machado-Allison, V. González, J. Velázquez y D. Rodríguez-Olarte. 1997. Los Morichales del oriente de Venezuela: Su importancia en la distribución y ecología de los componentes de la ictiofauna dulceacuícola regional. *Acta Biol. Venez.* 17 (4): 65-79.
- Márquez, L.E. y M. Briceño. 2000. Composición estructural y florística de tres zonas con distinto grado de intervención en el Morichal Nicolasito, Santa Rita, Estado Guárico. XIV Congreso Venezolano de Botánica, Instituto Pedagógico de Caracas, UPEL, Caracas de 18 al 21 de julio de 2000.
- Márquez, M.E. 1995. Diagnóstico de la vegetación en zonas afectadas por el derrame del pozo MUC-21 localizado en el Estado Monagas. Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 84 pp.
- Martínez, R.S., P. Zalba, M.B. Villamil y N. Peinemann 2001. Efecto de cationes sobre propiedades hidrofísicas de suelos con diferentes minerales de arcilla. *Ciencia del Suelo* 19 (2): 85-91.
- Mausbach, M.J. y Richardson, J. L. 1994. Biogeochemical processes in hydric soil formation. *Current Topics in Wetlands Biogeochemistry* 1: 68-12.
- Mausbach, M. J. y W.B. Parker. 2001. Background and history of the concept of hydric soils. En: *Wetlands Soils, Genesis, Hydrology, Landscapes and Classification* (Richardson, J.L. y M.J. Vepraskas, Eds.). Lewis Publisher, Boca Raton. Cap. 12: 19-33.
- Mazorra, M.A. 1986. Estructura y funcionamiento de morichales en los Llanos del Orinoco, Venezuela. Tesis M. Sc. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Estudios Avanzados, Caracas. 95 pp.
- Mazorra, M.A., J.J. San José, R. Montes, M.J. García y M. Haridasan. 1987. Aluminum concentration in the biomass of native species of the Morichals (swamp palm community) al the Orinoco Llanos, Venezuela. *Plant and Soil* 102: 275-277.
- McElhinny, C., P. Gibbons, C. Brack y J. Bauhus. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Review. Forest Ecology and Management* 218: 1-24.
- Mesa, S.L.M. y C.A. Lasso. 2013. Aproximación geoquímica al subsistema acuático de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia. En: *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela Parte I*. (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B., Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 5: 85-96.
- Meybeck, M., G. Friedrich, R. Thomas y D. Chapman. 1996. Rivers. En: *Water Quality Assessments - A Guide to Use of Biota, Sediments and Water in*

- Environmental Monitoring* - Second Edition (Chapman, D., Ed). UNESCO/WHO/UNEP, Taylor & Francis, Cambridge, Inglaterra. Cap. 6: https://www.who.int/water_sanitation_health/.
- Millán F., J. Mathison, M. Alvares, W. Jarboub. 2003. Estudio comparativo de la dureza del agua en el estado Mérida y algunas localidades del centro y occidente de Venezuela. *Revista Ciencia e Ingeniería* 24 (1): 39-46.
- Mikkelsen, K. y I. Veslo. 2000. Riparian soils: A literature review. University of Washington 915 Water Center, Washington, DC. Disponible en: <https://digital.lib.washington.edu/>.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 2000a. *Wetlands*. 3era edición. John y Wiley Sons, INC. New York. 920pp.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 2000b. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics* 35: 25-33.
- Möller, D. 1990. The Na/Cl ratio in rainwater and the seasalt chloride cycle. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology* 42 (3): 254-262.
- Mora, A., L. Sánchez Calderón, C. Mac-Quhae Romero, F. Visáez Salazar y M. Calzadilla. 2008. Geoquímica de los ríos morichales de los llanos orientales venezolanos. *Interciencia* 33 (10): 717-724.
- Mora, A., J.A. Alfonso, L. Sánchez, M. Calzadilla, S. Silva, J.J. LaBrecque, y J.A. Azocar. 2009. Temporal variability of selected dissolved elements in the lower Orinoco River, Venezuela. *Hydrological Processes* 23: 476-485.
- Morales, M.F. 1989. *Del Morichal a La Sabana*. Imprenta Universitaria, Ediciones de la Facultad de Ciencias Económicas y Sociales, Universidad Central de Venezuela, Escuela de Sociología y Antropología, Caracas. 160pp.
- Moreno, D.P., J. Quintero y A. López. 2010. Métodos para identificar, diagnosticar y evaluar el grado de eutrofia. *ContactoS* 78: 25-33.
- Naiman, R.J. y H. Décamps. 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621 - 658.
- Naiman, R. J.H. Décamps y M. Pollock. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3(2): 209-212.
- Navarro, P.R. 2013. Composición, diversidad y estructura arbórea de los aguajales: Quistococha y San Jorge; en la zona de Iquitos, Loreto· Perú. TEG Ingeniero Forestal, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. 52pp.
- Nikanorov, A.M y L.V. Brazhnikova. 2009. Types and Properties of Water – Vol. II. Water chemical composition of rivers, lakes and wetlands. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). 382 pp. <http://www.eolss.net/>.
- Nilsson, C. y M. Svedmark. 2002. Basic Principles and ecological consequences of changing water regimes: Riparian plant communities. *Environmental Management* 30(4): 468 - 480.
- Nilsson, C.G. Grelsson, M. Johansson y U. Sperens. 1989. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70(1): 77 - 84.
- Noe, G.B. 2013. Interactions among hydrogeomorphology, vegetation, and nutrient biogeochemistry in floodplain ecosystems. En: *Treatise on Geomorphology, Vol. 12, Ecogeomorphology* (J. F. Shroder, D.R. Butler, y C.R. Hupp., Eds). Academic Press, San Diego. pp. 307-321.
- Oliver, L., M.E. Pérez-Corona y F. Bermúdez de Castro, 2002. Degradación de la hojarasca en un pastizal oligotrófico mediterráneo del centro de la Península Ibérica. *Anales de Biología* 24: 21-32.
- Parent, C., N. Capelli, A. Berger, M. Crèvecoeur, y J. F. Dat. 2008. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2(1): 20-27.
- Parolin, P. 2012. Diversity of adaptations to flooding in trees of Amazonian floodplains. *Pesquisas, Botânica* 63:7-28.

- Parolin, P., O. De Simone, K. Haase, D. Waldhoff, S. Ottenberger, U. Kuhn, J. Kesselmeier, B. Kleiss, W. Schmidt, M. T. F. Piedade, y W. J. Junk. 2004. Central Amazonian Floodplain Forests: Tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review* 70(3): 357–380.
- Patten, D.T. 1998. Riparian ecosystems of semi-arid North America: diversity and human impacts. *Wetlands* 18 (4): 498–512.
- Peña, C. 2004. Variaciones en la estructura y composición florística de las comunidades de Morichal en la cuenca alta del río Tigre (Edo. Anzoátegui). Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 234pp.
- Pérez-Díaz, J.P., H.M. Ortega-Escobar, C. Ramírez-Ayala, H. Flores-Magdaleno, E.I. Sánchez-Bernal, Á. Can-Chulim y O.R. Mancilla-Villa. 2019. Concentración de nitrato, fosfato, boro y cloruro en el agua del río Lerma. *Ecosist. Recur. Agropec.* 6(16):175-182.
- Pérez, K.E. 1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Memoria* N°121, Tomo XLIV. 143-162 pp.
- Pérez, K.E. y F.J. Mijares. 2013. Distribución, composición florística, estructura y estado de conservación de los morichales en el departamento de Arauca, Colombia. En: *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I.* (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B., Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Pp: 99-118.
- Pitman, N. C. A., J. E. Guevara Andino, M. Aulestia, C. E. Cerón, D. A. Neill, W. Palacios, G. Rivas-Torres, M. R. Silman y J. W. Terborgh. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37: 902–915.
- Pittier, H. 1948. Trabajos Escogidos. Ministerio de Agricultura y Cria. Caracas, Venezuela. 246 pp.
- Pollock, M. M., R. J. Naiman y T. A. Hanley, 1998. Plant Species richness in riparian wetlands – A test of biodiversity theory. *Ecology* 79 (1): 94-105.
- Ponce, M.E, 2002. Patrones de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L.F. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Bot. Venez.* 25(1): 119-142.
- Ponce, C., M.E. 2000. Algunos aspectos de la biología poblacional de *Mauritia flexuosa* L.f. (Palma moriche) en los Llanos Sur Orientales del Edo. Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología, Facultad de Ciencias, UCV. 285 pp.
- Ponce, M.E., F.W. Stauffer, M.L. Olivo y M.A. Ponce. 2000. *Mauritia flexuosa* L.F. (Arecaceae). Una revisión de su utilidad y estado de conservación en la cuenca Amazónica, con especial énfasis en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 23(1): 19-46.
- Ponce, M.E., J. Brandín, M.A. Ponce y V. González. 1999. Germinación y establecimiento de plántulas de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) en los Llanos Sur-Orientales del Estado Guárico, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 22(1):167-183.
- Ponce, M.E., J. Brandín, V. González, y M.A. Ponce. 1996. Causas de la mortalidad en plántulas de *Mauritia flexuosa* L. f. (Palma moriche) en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Ecotropicos* 9(1): 33-38.
- Ponnamperuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy* 24: 29–95.
- Poole, G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river

- discontinuum. *Freshwater Biology* 47: 641 – 660.
- Prado, M.A., A.Y. Quilici, F. Ortega. 1994. Estudio descriptivo y funcional de la vegetación en áreas contaminadas por derrames de hidrocarburos. *Visión Tecnológica – INTEVEP* 2(1): 51-58.
- PROSERVAFACICA, C.A. 1999. Auditoría ambiental del Campo Socororo, Edo. Anzoátegui, Informe Final. Caracas, 84 pp.
- Quinteros, Y., F. Roca A. y V. Quinteros. 2016. Ecología, uso y conservación de los aguajales en el Alto Mayo, San Martín. Un estudio sobre las concentraciones de *Mauritia flexuosa* en la selva peruana. En: *XIV. Morichales, Cananguchales y otros Palmares Inundables de Suramérica*. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R., Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 11: 264-283.
- Ramírez, N. e Y. Brito. 1988. Síndromes de dispersión de una comunidad de pantanos de palmeras (morichal) en los Altos Llanos centrales venezolanos. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 53-60.
- Ramírez, N. e Y. Brito. 1990. Reproductive Biology of a Tropical Palm Swamp Community in the Venezuelan Llanos. *Amer. J. Bot.* 77 (10): 1260-1271.
- Ramírez, N. e Y. Brito. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. *Bot. J. Linn. Soc.* 110: 277-302.
- Reddy, K.R. y DeLaune, R.D. 2008. Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications. CRC Press, Boca Ratón. <http://dx.doi.org/10.1201/>.
- República de Venezuela. 1995. Gaceta Oficial N° 5.021, Decreto N° 883 de fecha 11 de octubre de 1995: Normas para la Clasificación y el Control de la Calidad de los Cuerpos de Agua y Vertidos o Efluentes Líquidos, Caracas.
- República de Venezuela. 1990. Gaceta Oficial N° 34.463, Decreto N° 846 del 05 de abril de 1990: Normas para la Protección de morichales. Caracas.
- Rial, A. 2009. *Plantas Acuáticas de los Llanos del Orinoco, Venezuela*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Editorial Orinoco-Amazonas, Caracas. 392 pp.
- Rial y V. González-B. (Eds.). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Cap. 6: 99-118.
- Ríos-Villamizar, E.A., M.T.F. Piedade, J.G. Da Costa, J.M. Adeney y W.J. Junk. 2014. Chemistry of different Amazonian water types for river classification: A preliminary review. *WIT Transactions on Ecology and the Environment* 178. www.witpress.com, ISSN 1743-3541.
- Richter, F. 2000. *Structure and dynamics of riverine forest vegetation*. TÖB Series No.: TÖB FTWF-19e, D-65726 Eschborn, Germany. 95pp.
- Rivas, Z., J. Sánchez, F. Troncote, R. Márquez, H. Ledo de Medina, M. Colina, y E. Gutiérrez. 2009. Nitrógeno y fósforo totales de los ríos tributarios al sistema lago de Maracaibo, Venezuela. *Interciencia* 34 (5): 308-314
- Rondón, J.B. 2009. La subfamilia Malvoideae (Malvaceae s.l.) en el occidente del estado Sucre, Venezuela. *Revista UDO Agrícola* 9(3): 599-621.
- Rodríguez del Castillo A. M., N. M. Vásquez, M. F. Sánchez Márquez, S. De la Roca Sánchez, J.-C. Pintaud y K. Mejía Carhuanca. 2016. Los palmares en ecosistemas inundables de la amazonia peruana: Bajo Ucayali y Alto Huallaga. En: *XIV. Morichales, Cananguchales y otros Palmares Inundables de Suramérica*. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes, Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

- (IAvH). Bogotá. Cap. 10: 251-261.
- Rosales, J., G. Petts, y C. Knab-Vispo. 2001. Ecological gradients within the riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. *Plant Ecology* 152: 101-118.
- Rosales, J., M. Bevilacqua, W. Díaz, R. Pérez, D. Rivas y S. Caura. 2003. Comunidades de vegetación ribereña de la cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. En: *Una Evaluación Rápida de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Río Caura, Estado Bolívar, Venezuela* (Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng y J. Montambault, Eds). Boletín RAP de Evaluación Biológica 28. Conservation International, Washington, DC, pp: 129 – 138.
- Rosas, H. 2001. Cloruros. La presencia de cloruros en el agua. Disponible en: <https://upcommons.upc.edu/bitstream/handle/2117/94296/04ComponentesAguas02.pdf>.
- Salazar, J. y M. Arreaza. 1981. Morichales: Bases ecológicas para su administración en las Mesas Orientales. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables. Serie Informes Técnicos DGAA/IT/. Barcelona, Venezuela.
- Samper-Villarreal, J., J. Cortes y C. Benavides-Varela. 2012. Description of the Panamá and Iguanita mangrove stands of Bahía Culebra, North Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 60 (Suppl. 2): 109-120.
- Sánchez, J.C. 1990. La calidad de las aguas del río Orinoco. Pp: 241-268. En: *El Río Orinoco como Ecosistema* (Weibezahn, F., H. Álvarez y W. M. Lewis Jr., Eds.), 1990. Electrificación del Caroní (EDELCA), Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, C.A. Venezolana de Navegación (CAVN), Universidad Simón Bolívar, Impresos Rubel C.A, Caracas. 430 p.
- San José, J.J., M.L. Meirelles, N. Nikonova y R. Bracho. 2001. A comparative analysis of the flooding and the fire effects on the energy exchange in a wetlands community (Morichal) of the Orinoco Llanos. *Journal of Hydrology* 242: 228-254.
- San José, J.J., R. Montes, N. Nikonova y R. Bracho. 1999. Análisis comparativo de los efectos de la inundación y el fuego sobre el intercambio de agua en un Morichal de los Llanos del Orinoco. III Congreso Venezolano de Ecología, Puerto Ordaz, Venezuela.
- Schargel, R. 2015. Suelos llaneros: geomorfología, distribución geográfica y caracterización. En: *Tierras Llaneras de Venezuela* (R. López-Falcón, J. M. Hétier, D. López-Hernández, R. Schargel y A. Zinck, Eds.). Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones. Mérida, Venezuela. Pp: 63-153.
- Schargel, R. 2007. Geomorfología y suelos. En: *Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela* (Duno de Stefano, R. G. Aymard y O. Huber, Eds.). Fudena, Fundación Empresas Polar, FIBV. Caracas, Venezuela. Pp. 21-42.
- Slezák, M., R. Hrivnák y J. Machava. 2017. Environmental controls of plant species richness and species composition in black alder floodplain forests. *Tuexenia* 37: 79-94.
- Southwell, M. y M. Thoms. 2006. A gradient or mosaic of patches? The textural character of inset-flood plain surfaces along a dryland river system. Sediment Dynamics and the Hydromorphology of Fluvial Systems (Proceedings of a Symposium Held in Dundee, UK). International Association of Hydrological Sciences Publ. 306, Wallingford, United Kingdom. pp: 487-495.
- Sutcliffe, D.W. 1998. The ionic composition of surface waters in the English Lake District, related to bedrock geology, with some singular facts and speculation on the existence of mineral-rich groundwaters. *Freshwater Forum* 11: 30-51.

- Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67 (1): 1-53.
- Tabacchi, E., L. Lambs, H. Guillo, A.M. Planty-Tabacchi, E. Muller y H. Decamps, 2000. Impacts of riparian vegetation on hydrological processes. *Hydrological Processes* 14, 2959–2976.
- Tecimen, H.B. y A. Kavgacı. 2010. Comparison of soil and forest floor properties of floodplain and surrounding forests in Igneada, Turkey. *Journal of Environmental Biology* 31: 129–134.
- Terán, F. y R. Duno. 1988. Caracterización fisionómica y florística de los morichales de la cuenca del río Yuruari. TEG, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela. 192 pp.
- Thorp, J.H., C.M. Thoms y M.D. Delong. 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Res. Applic.* 22: 123-147.
- Tockner, K. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes* 14: 2861-2883.
- Torres, R., C. Lugo, E. Gordon, y L. Suárez-Villasmil. 2013. Descomposición foliar in situ de *Heliconia marginata* en un humedal herbáceo (Barlovento, Venezuela). *Polibotánica* 35:21-40
- Trujillo-González J.M., M.A. Torres Mora, E. Santana – Castañeda. 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.f) un ecosistema estratégico. *Revista ORINOQUIA* 15(1):62-70.
- Unghire, J.M., A.E. Sutton-Grier, N.E. Flanagan y C.J. Richardson. 2011. Spatial impacts of stream and wetland restoration on riparian soil properties in the North Carolina Piedmont. *Restoration Ecology* 19 (6): 738–746.
- Urrego, G.L.E., A. Galeano G.M. Sánchez S. y M.C. Peñuela M. 2013. Paleoecología, ecología y etnobotánica de los Cananguchales de la Amazonia colombiana. En: *VII. Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela*. Parte I. (Lasso, C. A., A. Rial y V. González-B, Eds). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. Pp: 217-246.
- Van den Berg, E. y A. Oliveira-Filho. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, M G, e comparação com outras áreas. *Revista Brasil. Bot., São Paulo* 23(3): 231-253.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell y E. Cushing 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37:130-137.
- Vegas-Vilarrúbia, T. y P. López-Laseras. 2008. Edaphic patterns as related to B-diversity in swamp forests and meadows of the lower Orinoco Delta plain (Venezuela). *Wetlands* 28 (3): 616–631.
- Vegas-Villarúbia, T., M.E. Ponce, O. Gómez y L. Mora. 2007. Wetland vegetation of the lower Orinoco Delta plain (Venezuela). *Amazoniana* XIX (3/4): 35-61
- Vegas-Vilarrúbia, T., J.E Paolini y R. Herrera. 1988. A physico-chemical survey of blackwater rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Arch. Hydrobiol* 111: 491-506.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 942 pp.
- Veneklaas, E.J., A. Fajardo, S. Obregón y J. Lozano. 2005. Gallery forest types and their environmental correlates in a Colombian savanna landscape. *Ecography* 28: 236-/252.

- Vickery, M.L. 1987. *Ecología de Plantas Tropicales*. Editorial Limusa. México. 232 pp.
- Villalón, M.E. 1984. La Ecología del conuco indígena. En: *Vigencia del Hombre en la Defensa Ambiental* (Flores, C., Ed). Universidad de Oriente, Dirección de Publicaciones, Cumaná, Venezuela. 169–190pp.
- Ward, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 2–8.
- Ward, J.V. y J.A. Stanford. 1983. Serial discontinuity concept of lotic ecosystems. En: *Dynamics of Lotic Systems* (Fontaine, T.D. y Bartell, S.M., Eds.), Ann Arbor Science, Ann Arbor. pp. 29 – 42.
- Ward, J.V. y J.A. Stanford. 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research & Management* II: 105–119.
- Ward J.V. y K. Tockner. 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology* 46: 807–819.
- Ward, J.V., K. Tockner, D.B. Arscott y C. Claret. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47: 517–539.
- Webster, J.R. y E.F. Benfield. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 17: 567–594.
- Weibezahn, F.H. 1990. Hidroquímica y sólidos suspendidos en el Alto y Medio Orinoco. En: *El Río Orinoco como Ecosistema* (Weibezahn, F., H. Álvarez y W. M. Lewis Jr., Eds.). Electrificación del Caroní (EDELCA), Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, C.A. Venezolana de Navegación (CAVN), Universidad Simón Bolívar, Impresos Rubel C.A, Caracas. Pp: 150–210.
- Weingarten, B., R.F. Yuretich, R.S. Bradley y M.L. Salgado-Labouriau. 1990. Characteristics of sediments in an altitudinal sequence of lakes in the Venezuelan Andes: Climatic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 3 (2/3): 113–124.
- Wetzel, R.G. 1981. *Limnología*. Barcelona: Omega. 679pp.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd Edition, MacMillan Publishing Co., New York. 385pp.
- Wittmann, F. y P. Parolin. 2005. Aboveground roots in Amazonian floodplain Trees. *Biotropica* 37 (4): 609–619.
- Wittmann, F., J. Schöngart, J.C. Montero, T. Motzer, W. J. Junk, M.T.F. Piedade, H.L. Queiroz y M. Worbes. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33: 1334–1347.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. En: *The Central Amazon Floodplain* (Junk, W.J., Ed). Ecological Studies, Vol. 126. Springer – Verlag, Berlin, Heidelberg. Cap. 11: 223 – 265.
- Xia, H., W. Kong, X. Li, J. Fan, F. Guo, O. J. Sun. 2018. Lateral heterogeneity of soil physicochemical properties in riparian zones after agricultural abandonment. *Scientific Reports* 8: 2228. Disponible en: <https://www.nature.com/>.
- Xiong, S., M.E. Johansson, F.M.R. Hughes, A. Hayes, K.S. Richards, y C. Nilsson. 2003. Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology* 91: 976 – 986.
- Yan, Z., W. Han, J. Peñuelas, J. Sardans, J.J. Elser, E. Du, P.B. Reich y J. Fang. 2016. Phosphorus accumulates faster than nitrogen globally in freshwater ecosystems under anthropogenic impacts. *Ecology Letters* 19: 1237–1246.
- https://es.wikipedia.org/wiki/Suelo_salino.
- <https://www.intagri.com/articulos/suelos/la-dinamica-del-potasio-en-el-suelo> [Consulta 15/04/2019].

- [http://www.ipni.net/publication/ia-lahp.nsf/0/A77BF5F95561AB058525801300603DC6/\\$FILE/Art%202.pdf](http://www.ipni.net/publication/ia-lahp.nsf/0/A77BF5F95561AB058525801300603DC6/$FILE/Art%202.pdf). Formas y estados de potasio en el suelo. [Consulta 10/04/2019].
- <http://edafologia.fcien.edu.uy/archivos/Nutrientes%20del%20suelo.pdf>. [Consulta 16/04/2019].
- <https://www.fertilab.com.mx/Sitio/Vista/Comportamiento-del-Cloro-en-Suelos-y-Planta.php> [Consulta 16/04/2019].
- <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>. Field Museum [Consulta 16/04/2018-2019].
- <http://www.tropicos.org/>. Base de datos del Missouri Botanical Garden [Consulta 16/02/2018-2019].
- <https://en.wikipedia.org/>. Wikipedia [Consulta 16/02/2018-2019].
- http://www.pdvsa.com/images/ambiente/Palma_moriche.pdf. Serie árboles emblemáticos de Venezuela, PDVSA-Boletín Ecológico [Consulta 16/07/2020].

ANEXO 1

Catálogo de especies presentes en la Cuenca Alta del Río Tigre (Edo. Anzoátegui, Venezuela) de acuerdo al grupo taxonómico (Dicotiledóneas: Dicots; Monocotiledóneas; Monocots, y Pteridofitas: Pterids (Monolitos y Licofitos), familia, género, especie y forma de crecimiento (FC): Árbol (A), Arbusto (Ar), Trepadora (T), Sufrutice (S), hierbas (H): anuales (Ha), perennes (Hp), nombre común.

Dicots/ familia	Género	Especie	FC	Nombre común
Acanthaceae	<i>Lepidagathis</i>	<i>Lepidagathis alopecuroidea</i> (Vahl.) R.Br. ex Griseb	Ar	Pata de gallina
Amaranthaceae	<i>Alternanthera</i>	<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	Hp, S o Tr	Botoncillo, abrojo
	<i>Chamissoa</i>	<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth	T leñosa (Liana, Bejuco), o Ar	Bejuco guacharaco
Anacardiaceae	<i>Anacardium</i>	<i>Anacardium occidentale</i> L.	A	Merey
	<i>Tapirira</i>	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	A	Patillo blanco - rojo
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	A	Fruta e' burro, malagueto
Apocynaceae	<i>Odontadenia</i>	<i>Odontadenia nitida</i> (Vahl.) Müll. Arg. in Mart.	T leñosa (Liana)	
Asclepidaceae		Asclepidaceae 1		
	<i>Matelea</i>	<i>Matelea urceolata</i> (Karsten) L.O. Williams	T leñosa (Liana)	
Asteraceae	<i>Acmella</i>	<i>Acmella</i> cf. <i>ciliata</i> (Kunth) Cass. in F. Cuvier.	Ha o Hp	
	<i>Ageratum</i>	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Ha o S	Chivato
		Asteraceae 1	Ha	
		Asteraceae 3	Ar	
		Asteraceae 2	H	
	<i>Ayapana</i>	<i>Ayapana trinitensis</i> (Kunt.) R.M. King & H. Rob.	Hp	
	<i>Centratherum</i>	<i>Centratherum punctatum</i> Cass. in F. Cuvier	Hp o S	
	<i>Chromolaena</i>	<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	Ar o Hp	
	<i>Clibadium</i>	<i>Clibadium silvestre</i> (Aubl.) Baill	Ar	Barbasco amarillo, juque, borracho.
	<i>Cyanthillium</i>	<i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H. Rob.	Hp	Barbasco
	<i>Elephantopus</i>	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	Hp o S	Escoba, hierba del pujo, lechuga de puerco, lechuguilla
	<i>Erechtites</i>	<i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	Ha	
	<i>Mikania</i>	<i>Mikania cordifolia</i> (L. f) Willd	Tp, semileñosa	Guaco
		<i>Mikania micrantha</i> Kunth	Th	Bejuco chaco
	<i>Rolandra</i>	<i>Rolandra fruticosa</i> (L.) Kuntze	Hp o S	Yerba de plata
	<i>Struchium</i>	<i>Struchium sparganophorum</i> (L.) Kuntze	Ha	
	<i>Tilesia</i>	<i>Tilesia baccata</i> (L.) Pruski	Hp, S, a veces T (liana)	
<i>Vernonanthura</i>	<i>Vernonanthura brasiliana</i> (L.) H. Rob.	Ar	Palotal	
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	<i>Ilex</i> sp.	A	
Bignoniaceae		Bignoniaceae 1	T	
	<i>Jacaranda</i>	<i>Jacaranda obtusifolia</i> Humb. & Bompl. subsp. <i>rhombifolia</i> (G. Meyer) A. H. Gentry	A	Rabo de iguana
	<i>Tabebuia</i>	<i>Tabebuia insignis</i> (Miq.) Sandwith var. <i>monophylla</i> Sandwith	A	Apamate
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i>	<i>Heliotropium indicum</i> L.	Ha	Borrajón, rabo de alacrán
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	A, o Ar.	Currucay - tacamahaco
Caesalpinaceae	<i>Chamaecrista</i>	<i>Chamaecrista</i> sp.	Ar	
	<i>Copaifera</i>	<i>Copaifera officinalis</i> (Jacq.) L.	A	Aceite
	<i>Dialium</i>	<i>Dialium guianense</i> Sandwith ex A. C. Sm	A	Cacho
	<i>Macrolobium</i>	<i>Macrolobium acaciifolium</i> (Benth.) Benth.	A	Arepito
Calophylliaceae	<i>Calophyllum</i>	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	A	Cachicamo, palo de María, cojón, sunsun
Cannabaceae	<i>Trema</i>	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	A o Ar	Cuero de toro, majaguillo, carrasposo

Capparidaceae		Capparidaceae	Ar trepador	
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	<i>Cecropia peltata</i> L.	A	Yagrumo, yarumo o guarumbo
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>Hirtella racemosa</i> Lam. var. <i>hexandra</i> (Willd. Ex Roem. & Schult.)	A, a veces Ar	Hicaquillo, jicaquillo
		<i>Hirtella</i> sp.	A	Hicaquillo
	<i>Licania</i>	<i>Licania</i> sp.	A, o Ar.	Merecure
	<i>Parinari</i>	<i>Parinari</i> cf. <i>campestris</i> Aubl.	A	Guaray, merecurillo, pasita
<i>Parinari</i> cf. <i>pachyphylla</i> Rusby		A	Merecurillo, picapica, surure	
Convolvulaceae	<i>Ipomea</i>	<i>Ipomea</i> sp.	Hp T	
		<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urban.	Hp T	Bejuco peludo
	<i>Merretia</i>	<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier F.	Hp T o rastrera	
Cucurbitaceae	<i>Melothria</i>	<i>Melothria pendula</i> L.	Hp T o rastrera	Pepino rastrero,
		<i>Melothria trilobata</i> Cogn. in Mart.	Hp T o rastrera	Patilla
	<i>Momordica</i>	<i>Momordica charantia</i> L.	Ha T	Cundeamor
Dilleniaceae	<i>Davilla</i>	<i>Davilla rugosa</i> Poir. in Lam. var. <i>rugosa</i>	T leñosa (Liana)	Chaparrillo
	<i>Doliocarpus</i>	<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl. subsp. <i>dentatus</i>	T leñosa (Liana)	Chaparrillo
Ebenaceae	<i>Lissocarpa</i>	<i>Lissocarpa benthamii</i> Guerke	A	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>Erythroxylum</i> cf. <i>cumanense</i> Kunth.	Ar	Cerezo, hayo
		<i>Erythroxylum havanense</i> Jack.	Ar., o A pequeño	Cabeza de negro, jayo, fruta de paloma
		<i>Erythroxylum orinocense</i> Kunth	Ar	Fruta e paloma, hayo
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	Ar	Palito negro
	<i>Croton</i>	<i>Croton conduplicatus</i> Kunth.	Ar	Carcanapire
		<i>Croton</i> cf. <i>cuneatus</i> Klotzsch	A, o Ar.	Reventillo, mangle de río, mangle de agua
		<i>Jatropha</i>	<i>Jatropha gossypifolia</i> L.	Ar, o Hp
	<i>Mabea</i>	<i>Mabea taquari</i> Aubl.	Ar., o A	Palo e' manare
	<i>Maprounea</i>	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	A	Mariposo, vara blanca
	Fabaceae	<i>Aeschynomene</i>	<i>Aeschynomene</i> cf. <i>evenia</i> Wright var. <i>semulata</i> Rudd.	Hp, o S
<i>Bowdichia</i>		<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	A	Alcornoque
<i>Canavalia</i>		<i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth.	T leñosa, Liana	Frijol espada
<i>Centrosema</i>		<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	T H postrada o enredadera	
<i>Coursetia</i>		<i>Coursetia ferruginea</i> Kunth Lavin	A, o Ar.	Majomo
<i>Crotalaria</i>		<i>Crotalaria mucronata</i> Desv.	Ar	
<i>Dalbergia</i>		<i>Dalbergia amazonica</i> (Radlk. Ex Köpff) Ducke	A o Ar	Anicillo, caraota rebalsera
		<i>Desmodium</i>	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	Ar
		<i>Desmodium incanum</i> DC.	Ar	Pega-pega
<i>Machaerium</i>		<i>Machaerium inundatum</i> (Mart. ex Benth.) Ducke	T leñosa(Liana), o A	Jarizo, urape
<i>Mucuna</i>		<i>Mucuna pruriens</i> var. <i>utilis</i> (Wall. ex Wight) L.H. Bailey	T leñosa(Liana)	Bejuco picapica
<i>Pterocarpus</i>		<i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq.	A	Sangrito, drago, lagunero. tasajo,
<i>Vigna</i>		<i>Vigna adenantha</i> (G. Mey.) Maréchal, Mascherpa & Stainier	Hp T	
		<i>Vigna lasiocarpa</i> (Mart. ex Benth.) Verdc.	Hp, T o rastrera	Frijol de sapo
				Coquito, fruta e paloma, coloradito, corta lengua
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	A, o Ar.	Limoncillo, punteral, tapaculo. caracolillo, cerezo,
		<i>Casearia decandra</i> Jacq.	A	Abejito, carraspero, pata de paloma, tapaculo
		<i>Casearia mariquitensis</i> Kunth	A, o Ar.	Botoncillo, anime, cujaro, huesito, punteral
		<i>Casearia sylvestris</i> Swartz	A, o Ar.	
Gentianaceae	<i>Coutoubea</i>	<i>Coutoubea ramosa</i> Aubl.	Ha	
	<i>Schultesia</i>	<i>Schultesia</i> sp.	Ha	

Hypericaceae	<i>Vismia</i>	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Tr. & Pl. subsp. <i>ferruginea</i> (Kunth) Ewan.	A	Onotillo, carate, punta de lanza, lacre
		<i>Vismia cf. cayennensis</i> (Jacq.) Pers.	A	Lacre, palo de gallineta, lacre blanco, onotillo
		<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	A	Caparoso, lacre blanco, mojillo, onotillo, punta de lanza
		<i>Vismia</i> sp.	A	
Lacistemaceae	<i>Lacistema</i>	<i>Lacistema aggregatum</i> (Bergius) Rusby	A	Hielito, don juan, hoja de araña, lagunero
Lamiaceae	<i>Hyptis</i>	<i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	Hp semiprostrada o erecta	Yerba buena
		<i>Mesosphaerum recurvatum</i> (Poir.) Kuntze	Hp, o S	Mastranto blanco
	<i>Vitex</i>	<i>Vitex capitata</i> Vahl.	A	Escobillo, totumillo morado
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>Nectandra</i> sp.	A	Laurel
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis</i>	<i>Banisteriopsis cornifolia</i> var. <i>maracaybensis</i> (A. Juss.) W. R. Anderson	T leñosa (Liana), o Ar trepador	
		<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	A	Manteco
Malvaceae	<i>Stigmaphyllon</i>	<i>Stigmaphyllon sinuatum</i> (DC.) A. Juss.	T leñosa (Liana)	
		<i>Hibiscus</i>	<i>Hibiscus furcellatus</i> Desv.	Ar
	<i>Melochia</i>	<i>Melochia spicata</i> (L.) Fryxell	Hp rastrera, o S	Bretónica morada, hierba de San Juan
	<i>Pavonia</i>	<i>Pavonia cancellata</i> (L.) Cav.	Hp prostrada, o ascendente	
	<i>Peltaea</i>	<i>Peltaea trinervis</i> (Presl.) Krapov. & Cristóbal	S ascendente	
	<i>Sida</i>	<i>Sida glutinosa</i> Comm. ex Cav.	Hp	
	<i>Urena</i>	<i>Urena sinuata</i> L.	S, subarbusto	Cadillo de perro
	<i>Waltheria</i>	<i>Waltheria viscosissima</i> St. Hilaire	S ascendente	
Melastomataceae	<i>Henriettea</i>	<i>Henriettea cf. succosa</i> (Aubl.) DC.	A	
	<i>Miconia</i>	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	A, o Ar.	Granadillo bobo
		<i>Miconia stephananthera</i> Ule	Ar	Oreja de mula
		Melastomataceae 2	Hierba plántula	
		Melastomataceae 3	Hierba plántula	
<i>Nepsera</i>	<i>Nepsera aquatica</i> (Aubl.) Naud.	Hp, o S		
<i>Pterolepis</i>	<i>Pterolepis glomerata</i> (Rottb.) Miquel	Hp, o S		
Mimosaceae	<i>Inga</i>	<i>Inga vera</i> Willd.	A	Guama (o), guamo de río, guamo bobo
	<i>Mimosa</i>	<i>Mimosa pudica</i> L.	Ar	Dormidera
	<i>Schrankia</i>	<i>Schrankia leptocarpa</i> DC.	Ar armado	
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>Ficus maxima</i> P. Miller.	A	Matapalo
	<i>Maquira</i>	<i>Maquira coriacea</i> (H. Karst.) C. C. Berg.	A	Hielito
Myrsinaceae	<i>Cybianthus</i>	<i>Cybianthus</i> sp.	A	
Myristicaceae	<i>Virola</i>	<i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb.	A	Cuajo
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>Myrcia</i> sp. 1	Ar	
		<i>Myrcia</i> sp. 2	Ar	
		<i>Myrcia</i> sp.	A	
		Myrtaceae 3	Ar	
<i>Syzygium</i>	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	A	Pomarrosa	
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i>	<i>Guapira cuspidata</i> (Heimerl) Lundell	A, o Ar.	Casabe, gregarito, manteco
Ochnaceae	<i>Sauvagesia</i>	<i>Sauvagesia rubiginosa</i> St. Hill.	Hp, o S	
Onagraceae	<i>Ludwigia</i>	<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) Hara	S	Clavo de pozo
		<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven.	S	Clavo de pozo
		<i>Ludwigia</i> sp.	S	Clavo de pozo
Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	<i>Passiflora auriculata</i> Kunth	T herbácea	Parchita de monte
Phyllanthaceae	<i>Amanoa</i>	<i>Amanoa guianensis</i> Aubl.	A	Guayabo rebalsero, hicaquillo, icaco, reventillo
	<i>Phyllanthus</i>	<i>Phyllanthus cf. elsiae</i> Urb.	A	Cerecillo, ciruelo de agua

Phytolaccaceae	<i>Phytolacca</i>	<i>Phytolacca</i> sp. B	H Trepadora	
		<i>Phytolaccaceae</i> sp.	A	
	<i>Rivina</i>	<i>Rivina humilis</i> L.	Hp, o S	Ojo de samuro, coralillo, carmín
Piperaceae	<i>Peperomia</i>	<i>Peperomia pellucida</i> (L.) Kunth in Kunth	Ha	Berro, ortiga
	<i>Piper</i>	<i>Piper peltatum</i> L.	S o Ar	Ancillo, guayuyo, hoja de raya
		<i>Piper</i> sp.	A	
		<i>Piper</i> sp. 2	Ar	
		<i>Piper</i> sp.3	T	
Polygalaceae	<i>Securidaca</i>	<i>Securidaca pendula</i> Bonpl.	Ar trepador, liana	Bejuco culebrón
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>Coccoloba latifolia</i> Lam.	A	Uvero
		<i>Coccoloba</i> cf. <i>fallax</i> Lindau, cf. <i>Ovata</i> Benth	A	Arizo
Rubiaceae	<i>Spermacoce</i>	<i>Spermacoce capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC	Hp, o S	
		<i>Spermacoce latifolia</i> (Aubl.)	Hp	Chiyaya
		<i>Spermacoce ocyimifolia</i> Willd.	Hp erecta o decumbente	
	<i>Faramea</i>	<i>Faramea</i> sp.	Ar	
	<i>Genipa</i>	<i>Genipa americana</i> L. var. <i>americana</i>	A	Caruto
	<i>Malanea</i>	<i>Malanea macrophylla</i> Bartl. ex Griseb.	T leñosa (Liana)	
	<i>Oldenlandia</i>	<i>Oldenlandia lancifolia</i> (Schumacher) DC.	Ha	Araña, Paja aguja
	<i>Palicourea</i>	<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem. & Schult. var. <i>riparina</i> (Benth.) Griseb.	Ar	
	<i>Psychotria</i>	<i>Psychotria</i> cf. <i>bahiensis</i> D.C.	Ar	
		Rubiaceae 1	A	
		Rubiaceae 2	Ar	
	<i>Sabicea</i>	<i>Sabicea</i> cf. <i>venezuelensis</i> Steyerf.	T leñosa (Liana)	Bejuco salvia
	<i>Sipanea</i>	<i>Sipanea veris</i> S. Moore	Ha postrada-rastrera	
	<i>Uncaria</i>	<i>Uncaria guianensis</i> (Aubl.) Gmelin	T leñosa arbustiva	Bejuco espuela, uña de gavián, Bejuco de agua
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>Cupania</i> cf. <i>scrobiculata</i> L. C. Richard, cf. <i>Rubiginosa</i> (Poir.) Radlk.	A	
	<i>Paullinia</i>	<i>Paullinia cururu</i> L.	T leñosa (Liana)	
Scrophulariaceae	<i>Lindernia</i>	<i>Lindernia crustacea</i> (L.) F. Mueller	Ha postrada-rastrera	
	<i>Stemodia</i>	<i>Stemodia pratensis</i> (Aubl.) C. P. Cowan	Ha postrada-rastrera	
Simaroubaceae	<i>Simarouba</i>	<i>Simarouba</i> cf. <i>amara</i> Aubl.	A	
Siparunaceae	<i>Siparuna</i>	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	A, o Ar.	Árbol del danto
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>Solanum</i> cf. <i>hazanii</i> Britton	A	Tabaquero
		<i>Solanum subinerme</i> Jacq.	Ar armado	Guaritoto
		<i>Solanum jamaicense</i> Miller.	Ar armado	Guaritoto
		<i>Solanum</i> sp.		
Sterculiaceae	<i>Guazuma</i>	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	A	Guácimo
	<i>Hydenia</i>	<i>Hydenia salzmanii</i> (Benth) R. M. Harley	Ar	
Tiliaceae	<i>Triumfetta</i>	<i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq.	Ar	
Urticaceae	<i>Boehmeria</i>	<i>Boehmeria cylindrica</i> (L.) Sw.	Ar	
Verbenaceae	<i>Stachyathaspheta</i>	<i>Stachyathaspheta cayennensis</i> (L.C.Rich.) Vahl	Hp, o Ar	
Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>Cissus erosa</i> L.C.Rich	T leñosa (Liana)	Pata e' Sapo
		<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	T leñosa (Liana)	Topotopo
Indeterminadas		Dicotiledónea 1	H	
		Dicotiledónea 2	H	
		Dicotiledónea 3	A	
		Dicotiledónea 4	A	
		Dicotiledónea 5	A	
Monocots / Familia	Género	Especie	FC	Nombre común
Alismataceae	<i>Echinodorus</i>	<i>Echinodorus floribundus</i> (Seub.) Seub.	Hp	Cucharero
Araceae	<i>Monstera</i>	<i>Monstera adansonii</i> Schott	Hp trepadora	Malanga

	<i>Montrichardia</i>	<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott.	Hp	Rábano
	<i>Philodendrum</i>	<i>Philodendron brevispathum</i> subsp. (Bunt.) <i>Philodendron</i> sp.	Hp trepadora H trepadora	Picatón Malanga
	<i>Syngonium</i>	<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	Hp rizomatosa trepadora	Jardinera
	<i>Urospatha</i>	<i>Urospatha sagittifolia</i> (Rudge) Schott	Hp rizomatosa	Ocumillo, picatón
Arecaceae	<i>Bactris</i>	<i>Bactris major</i> Jacq.	A, palma	Cubarro
	<i>Desmoncus</i>	<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	Ar, palma	Albarico, voladora, píritu, camorao
	<i>Euterpe</i>	<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	A, palma	Palmito, manaca, palmicho, acai
	<i>Mauritia</i>	<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	A, palma	Moriche
Commelinaceae	<i>Commelina</i>	<i>Commelina erecta</i> L.	Hp postrada o decumbente	Suelda con suelda
	<i>Murdannia</i>	<i>Murdannia nudiflora</i> (L.) Brenan	Hp, o Ha	
Costaceae	<i>Costus</i>	<i>Costus arabicus</i> L.	Hp	Caña la india
Cyperaceae	<i>Calyptracarya</i>	<i>Calyptracarya glomerulata</i> Urban	Hp	Cortadera
	<i>Cyperus</i>	<i>Cyperus haspan</i> L. <i>Cyperus imbricatus</i> Retz <i>Cyperus laxus</i> Lam. <i>Cyperus luzulae</i> Robtbt. ex Willd	Hp, o Ha Hp Hp Hp	
	<i>Diplacrum</i>	<i>Diplacrum capitatum</i> (Willd.) Boeckeler	Hp	
	<i>Fimbristylis</i>	<i>Fimbristylis miliacea</i> (L.) Vahl.	Ha	Pellejo de indio
	<i>Rhynchospora</i>	<i>Rhynchospora cephalotes</i> (L.) Vahl.	Hp	
	<i>Scleria</i>	<i>Scleria macrogyne</i> C. B. Clarke <i>Scleria macrophylla</i> Presl. <i>Scleria microcarpa</i> Nees	Hp Hp Hp	Cortadera fuerte Cortadera lamedora, cortadera hoja ancha Cortadera dulce, carrizo
Eriocaulaceae	<i>Tonina</i>	<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.	Hp	
Heliconiaceae	<i>Heliconia</i>	<i>Heliconia psittacorum</i> L.F. <i>Heliconia hirsuta</i> L.F.	Hp Hp	Platanillo, bijao Bijao, platanillo
Marantaceae	<i>Calathea</i>	<i>Calathea lutea</i> (Aubl.) G.F.W. Meyer	Hp	Bijao, bijau o bijahua
	<i>Ischnosiphon</i>	<i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Körn.	Hp	Guaruma, casupo
Orchidaceae	<i>Erutrosdes</i>	<i>Microchilus</i> sp.	H	
	<i>Oeceoclades</i>	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindley) Lindley	Hp, orquidea terrestre	Cala, monja africana, lengua de chuchó
Poaceae	<i>Acroceras</i>	<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth.) Dandy	Hp	
	<i>Olyra</i>	<i>Olyra longifolia</i> Kunth	Hp rizomatosa	
	<i>Oplismenus</i>	<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) Beauv.	Ha postrada	
	<i>Panicum</i>	<i>Panicum pilosum</i> Sw.	Hp	
	<i>Sacciolepis</i>	<i>Sacciolepis angustissima</i> (Steud.) Kuhlman.	Ha cespitosa	
Zingiberaceae	<i>Renealmia</i>	<i>Renealmia guianensis</i> Maas.	Hp rizomatosa	Conopia
Pteridots / Familia	Género	Especie	FC	Nombre común
Blechnaceae	<i>Blechnum</i>	<i>Blechnum serrulatum</i> L.C. Rich.	Hierba	
Lygodiaceae	<i>Lygodium</i>	<i>Lygodium volubile</i> Sw.	Hp Trepador	Crespito
Osmundaceae	<i>Osmunda</i>	<i>Osmunda cinnamomea</i> L.	Hierba	
Pteridaceae	<i>Adiantum</i>	<i>Adiantum lucidum</i> (Cav.) Sw. <i>Adiantum serratodentatum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. <i>Adiantum tetraphyllum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. <i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link. var. <i>calomelanos</i>	Hp Hp Hp Hp	Culandrillo Culandrillo Culandrillo
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris serrata</i> (Cav.) Alston	Hp	Helecho vena