

HUMEDALES DE LA PENÍNSULA DE PARIÁ (ESTADO SUCRE, VENEZUELA): FÍSICOQUÍMICA DE LAS AGUAS Y COMPOSICIÓN DE LA VEGETACIÓN

*Elisabeth Gordon Colón^{*1,4}, Evelyn Zoppi de Roa¹ (†2019), Santiago Ramos^{2,4}, Laura Delgado^{2,4}, Jesús Berti³ y Edie Montiel²*

¹Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET), Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela (UCV), ²Centro de Ecología Aplicada, IZET, Facultad de Ciencias, UCV, Caracas. ³Instituto de Altos Estudios Arnoldo Gabaldón, Maracay, Aragua, Venezuela. ⁴Miembros Activos del Grupo Humedales de Venezuela. *egordoncolon@gmail.com.

RESUMEN

Paria es una región de gran importancia geográfica con una alta heterogeneidad ecosistémica, que va desde bosques nublados, hasta diversos tipos de humedales marinos, salobres y de aguas dulces. Estos últimos son criaderos importantes del vector de la malaria. El presente trabajo es parte del proyecto Banco Mundial en 1999 para caracterizar las variables espaciales y temporales del hábitat de dicho vector y su integración en un SIG. A los fines de la investigación se presentan en una primera parte, los datos fisicoquímicos del agua de los distintos tipos de humedales, luego el análisis espacial basado en la ecología de paisajes, y por último, la vegetación analizada como un conjunto de comunidades que da el tenor de la biodiversidad a los humedales localizados en la llanura aluvial de la península, en su vertiente sur. Los resultados muestran una alta heterogeneidad en el conjunto de variables fisicoquímicas del agua y en la estructura de los humedales, donde quedaron muy bien separados a través de métodos estadísticos de clasificación y de componentes principales, los humedales salobres dominados por comunidades de manglar, de los humedales de agua dulce. El análisis espacial reafirma la heterogeneidad del área y permite discutir las relaciones de posición mediante una matriz de distancias entre humedales. Finalmente, se elaboró un catálogo de especies vegetales identificadas, ello permitió evaluar la gamma diversidad con un total de 99 especies, al examinar los valores de diversidad por cada humedal, se estableció un alto valor de recambio de especies vegetales, por lo que se pudo caracterizar los paisajes a través de una la matriz de beta diversidad, apoyando la definición de como los humedales forman parches diferentes sobre el paisaje de la península.

Palabras clave: Paria, Humedales, Beta Diversidad, Estructura de la Comunidad Vegetal, Heterogeneidad Espacial.

ABSTRACT

Wetlands of the Paria peninsula (Sucre state, Venezuela): Water physicochemistry and vegetation composition

Paria is a region geographically important due to its high ecosystem heterogeneity, varying from cloudy forests to diverse types of wetlands that include marine, salty and freshwater ones. Wetlands there are also important by been breeding places for malaria vectors. In 1999 was carried out there a World Bank project to characterize habitat variables of malaria vectors and to integrate all in a GIS. Part of this research was then conducted to collect and analyze water physicochemical variables from several different wetland types. Then, centered in ecological landscape theory, it was done a spatial analysis among them, and lastly, vegetation was analyzed as community sets to approach wetlands biodiversity tenor of those water bodies located at the southern Paria's slope. Results show a high heterogeneity among physicochemical

water variables and wetland structures, evidenced by classification statistical methods and Principal Components analysis, in which salty wetlands, dominated by mangrove communities, were well separated from freshwater environments. Spatial analysis reaffirmed heterogeneity and allows the discussion of wetland relative position in the landscape structure through a wetland distance matrix. Finally, a recognized vegetal species catalyst was done to evaluate the gamma diversity with a total of 99 species, but also, when the diversity of each wetland studied was considered it was established a high vegetal species turnover. From there, it was possible to get a landscape characterization by means of beta-diversity matrix analysis.

Keywords: Paria, Wetlands, Beta diversity, Vegetation Community Structure, Spatial Heterogeneity.

INTRODUCCIÓN

La península de Paria, situada al noreste de Venezuela, es considerada una región de gran importancia geográfica que conforma el extremo más oriental de la Cordillera de la Costa. Aun cuando posee una moderada riqueza de especies, presenta una alta heterogeneidad ecosistémica que incluye bosques nublados, varios lotes de diferentes bosques montanos, diversos tipos de humedales marinos, salobres y de agua dulce. Por ello, en 1978 se decretó la creación del Parque Nacional Península de Paria con un área de 37.500 ha, para proteger sus ecosistemas. Sin embargo, para Sharpe (2001) el parque está en precaria situación de conservación, cuyos ecosistemas están sometidos a una presión demográfica en continuo aumento y a la dificultad de ofrecer una protección integral permanente.

En la Península, Barreto *y col.* (2009) hicieron una revisión exhaustiva de los trabajos relacionados principalmente con la fauna de la península, además de actualizar la fauna del Sistema Lagunar Bajo Alcatraz-Mata Redonda-La Salineta y sus cuencas. En cuanto a la vegetación, Sharpe (2001), mencionó los trabajos de Beard (1945-1946) en los bosques nublados, quien señaló el rápido proceso de deforestación de las montañas. Castillo y Salas, (2005) citan las colecciones botánicas de Lásser (1955), y Aristeguieta y Agostini (1961). Steyermark y Agostini (1966) exploraron el cerro Patao en Puerto Hierro, centrándose en los bosques nublados, en los cuales se hayan 29 especies vegetales endémicas (Fernández y Michelangelli, 2003 cit. Castillo y Salas, 2005). Steyermark (1974) indicó que la flora de Paria tiene afinidad con la región Guayana-Amazónica, con los Andes a través de la Cordillera de la Costa y con Trinidad y Tobago. Clark (1997) realizó una exploración botánica, que incluyó los bosques nublados, enfocada básicamente hacia los bambúes, entre lo más relevante fue el primer reporte para el país de la especie *Chusquea cylindrica* L. G. Clark (Clark y Ely, 2011).

En cuanto a la vegetación de los humedales, Velásquez y Scorza (1998) describen taxonómicamente a las plantas acuáticas vasculares asociadas a los criaderos del mosquito transmisor de la malaria. Peña *y col.* (2000), caracterizaron la vegetación en un humedal herbáceo oligohalino, mientras que Gordon *y col.* (2001) analizaron los factores que potencialmente

influyen en la zonación de la vegetación de dicho humedal. Fedón y col. (2005) determinaron la composición florística de plantas acuáticas vasculares en un humedal herbáceo estacional oligohalino. Barreto y col. (2009) realizaron el inventario y determinaron la composición florística de la vegetación del sistema lagunar antes señalado. Otro tanto hizo Gordon (2003), pero en los bosques ribereños de ríos de la Serranía de Paria que drenan desde las costas norte y sur hacia el mar Caribe, y al Golfo de Paria, respectivamente.

En los humedales se facilita la formación de sitios propicios para la oviposición del vector de la malaria *Anopheles aquasalis* Curry 1932, de manera que la Península de Paria se configura como una de las áreas de incidencia malárica. En este sentido, Delgado y col. (1994), Berti y col. (1993a, b), Barrera y col. (1998), Delgado y col. (1998), Grillet (2000), Grillet y col. (2002a, b), Zoppi de Roa y col. (2002), Berti y col. (2010) han realizado investigaciones para determinar los factores ambientales que condicionan la presencia y dinámica del vector del paludismo antes citado.

En este sentido desde el año 1999 se realizó el proyecto: "Caracterización de las variables espaciales y temporales del hábitat del vector de malaria *Anopheles aquasalis* y su integración en un SIG, en el golfo de Paria" (Proyecto 021-044, Banco Mundial), entre sus objetivos figuran también la caracterización de la vegetación, el plancton, y la abiótica con la determinación de variables fisicoquímicas relevantes de las aguas de los distintos hábitats.

En el presente trabajo se muestran y analizan los resultados correspondientes a la vegetación y fisicoquímica de las aguas de varios humedales a lo largo de la planicie de explayamiento fluvio-marina costera que se conforma en la vertiente sur de la península de Paria, con lo cual se espera constituya en referencia, por cuanto en la mayoría de los trabajos la información de la vegetación de los humedales y estacionalidad de la fisicoquímica de las aguas de dichos sitios no es completa. De forma complementaria, se realizó un análisis espacial bajo un enfoque sistémico, centrado en la teoría ecológica de paisajes (Forman y Godron, 1986); en él se destaca la heterogeneidad espacial en cuanto a aspectos estructurales y funcionales que toman en cuenta la posición relativa de estos cuerpos de agua en el espacio geográfico, sus características más importantes con base a las variables analizadas y los parámetros utilizados en la caracterización de los ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio. El estudio se realizó en el nororiente de Venezuela, en la península de Paria, estado Sucre, localizada entre 10°27'00" y 10°42'32"N, y 62°32'00" y 63°11'00"O, un área de 1.078 km² (Figura 1). La Península de Paria es una ramificación de la Cordillera de la

Costa, atravesada de este a oeste por la Serranía de Paria, cadena montañosa angosta de una sola fila con alturas que no superan los 1.370 m s.n.m., la cual presenta playas alternadas con acantilados abruptos, y por una inmensa planicie cenagosa fluvio-marina (Delgado *y col.* 2000; Motta 2004-2005; Petráš y Revanales 2006; Barreto *y col.* 2009).

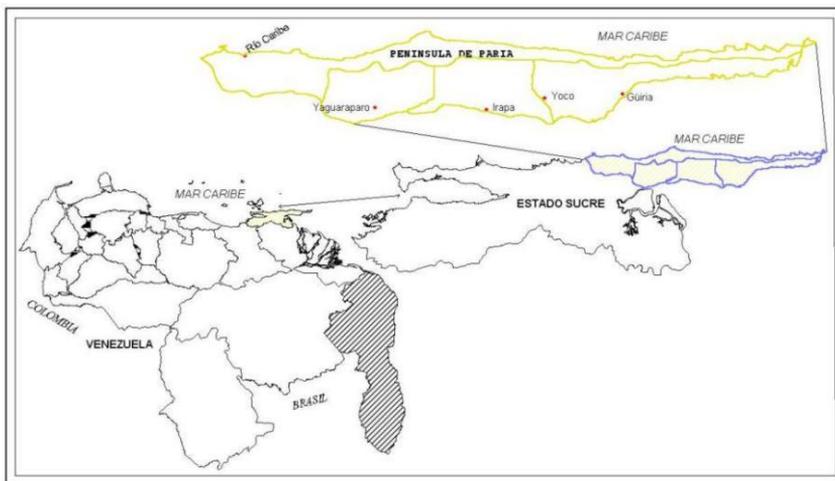


Figura 1. Ubicación del Área de Estudio. Fuente Delgado *y col.* 2003a.

La península de Paria está dividida en dos subregiones, la vertiente Norte y la Sur. La Norte es abrupta con pendientes de hasta 45% (Sharpe, 2001), dominada por costas de inmersión de entrada abrupta en el mar Caribe, cuyo drenaje está casi exclusivamente formado por torrenteras de curso rectilíneo y corto, con alto poder erosivo (Petráš y Revanales, 2006). La vertiente Sur es más suave, conformada por un explayamiento fluvio-marino con desniveles que no superan los 25% y 35% (Sharpe, 2001). Sus cursos de agua desembocan en el Golfo de Paria (Delgado *y col.* 2000), con zonas más planas con pendientes que varían entre 0 y 5%, y drenaje insuficiente, esto las ha convertido en llanuras o planicies cenagosas que se extienden desde Irapa, hasta el río San Juan. En esta desembocadura se mezclan sedimentos aluviales y marinos, ricos en pirita, cubiertos por turba y minerales. Según Petráš y Revanales (2006), la saturación es característica, originada bien sea por las mareas, el desbordamiento de los ríos o por las intensas precipitaciones.

Esta planicie, piemontina y transicional, se extiende en una franja de 1 a 6 km de ancho desde las cercanías de El Pilar hasta Güiria. Su altura promedio es de unos 40 m s.n.m., con relieves algo más altos asociados a las desembocaduras de ríos desde la zona montañosa. Su geomorfología conforma una red de ejes de drenajes cuyos ríos son de características torrenciales en su

parte alta y media, mientras en su parte baja, al disminuir la pendiente definen un piedemonte con abanicos aluviales o explayamientos que confieren a la topografía un carácter ondulado, justo en el límite norte de la unidad con el cinturón de montañas (Petráš y Revanales, 2006).

El clima es cálido y lluvioso, con una temperatura media anual entre 15 y 27 °C, con una precipitación total anual que va de 966 mm a 1800 mm, con período de lluvias que por lo general comienza en mayo y termina a mediados de diciembre (Grillet y col. 2002a, 2002b), tal como se muestra en la Figura 2. Debido a los vientos cargados de humedad provenientes del Océano Atlántico y del mar Caribe, y dependiendo del gradiente altitudinal, las zonas de vida varían desde menor a mayor altura de acuerdo a la secuencia: vegetación litoral xerófila, bosques caducifolios, bosques húmedos y bosques nublados (Gordon, 2003). En el litoral marino costero, se encuentran humedales representados principalmente por: (a) manglares costeros de cuenca (sin comunicación con el mar) y de manglares de franja (estuarios), (b) pantanos herbáceos temporales o permanentes, (c) lagunas, (d) canales de irrigación de cultivos (cacao y hortalizas, entre otros rublos) y canales para el manejo de hatos o fincas ganaderas, con algunos pantanos herbáceos manejados para ganadería bufalina como el Hato Río de Agua, y (e) bosques ribereños o bosques estacionalmente inundados. Durante los meses de sequía algunos de ambientes se reducen considerablemente, llegando a secarse hasta por dos o tres meses (Delgado y col., 2000).

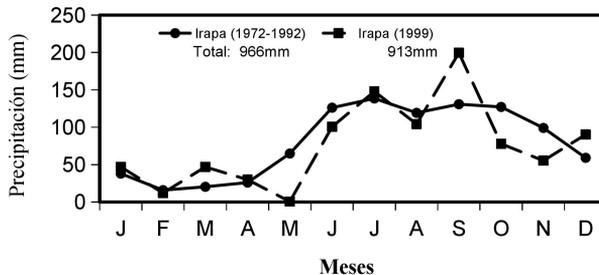


Figura 2. Distribución de la precipitación total mensual (mm) para las estaciones meteorológicas que tenían registros para el lapso de realización de este trabajo.

Los sitios de muestreo estuvieron ubicados específicamente entre los Municipios Cajigal, capital Yaguaraparo y Mariño, capital Irapa. El municipio Cajigal, cuya superficie al norte corresponde en un 60% a la forma de montañas baja, coincidiendo con la Serranía de Paria, luego este paisaje montañoso se va degradando a paisajes de colinas, que corresponde a la depresión del Río Grande-Bohordal. Al suroeste del municipio se localiza un segmento que es extensión de la planicie cenagosa del municipio Benitez (Instituto Nacional de Estadísticas, INE, 2011). Las altitudes en el municipio varían entre 500 – 1.000 m s.n.m.,

con desniveles importantes y pendientes cercanas al 30%, en contacto con un medio deposicional de piedemonte ondulado con pendiente promedio cercano al 5% y como punto terminal contactan al sur la planicie cenagosa marina con pendientes inferiores al 2% con severos problemas por exceso de agua. La capital Yaguaraparo se emplaza en dicha planicie, en el valle del río con igual nombre (INE, 2011). El municipio Mariño, el 55% de la superficie total corresponde a la paisaje montañoso de la península de Paria, cuya altitud no excede los 600 m s.n.m, y las pendientes varían alrededor del 30%, asociado a un relieve terminal suavemente inclinado con desnivel dominante que varían en entre 5 y 15%, correspondientes a un medio deposicional de piedemonte ondulado con coluviación local (INE, 2011).

Métodos. En los municipios antes señalados se escogieron ocho tipos de ambientes: dos manglares, un canal de irrigación, dos lagunas permanentes y tres pantanos herbáceos. Estos humedales se muestrearon en los meses de sequía (enero, febrero, marzo, abril) y de lluvias (julio, agosto, septiembre y octubre) durante el año 1999. Las coordenadas planas de cada localidad en la proyección UTM zona 20, La Canoa (Datum PESAD 56) se registraron en campo utilizando un GPS portátil marca Magellan. Con dicha información se elaboró un mapa topográfico de la península de Paria, en el cual se señalan los sitios muestreados (Figura 3).

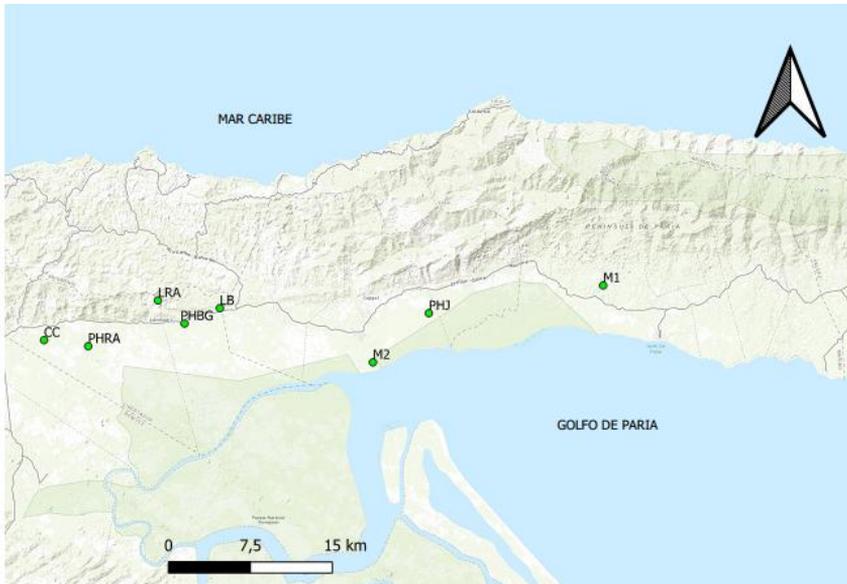


Figura 3. Mapa topográfico de la península de Paria mostrando las localidades de los humedales muestreados. Fuente: Mapa topográfico de ESRI, localidades, datos propios. Símbolos: CC: Canal de Caturaro; LB: Laguna de Bohordal; LRA: Laguna Río de Agua; PHRA: Pantano herbáceo Río de Agua; PHBG: Pantano herbáceo Bajos de Guayana; PHJ: Pantano herbáceo Jaramillo; M1: Manglar Irapa; M2: manglar Yaguaraparo.

Algunos de estos ambientes en estudios preliminares fueron identificados como sitios de oviposición del vector de la malaria (Berti y col. 1993a, b, Grillet 2000; Grillet y col. 2002 a, b). Según el diseño muestral de Agrupamiento o "Cluster" bietápico con submuestreo (Azorin, 1970), se dispuso una transecta de 120 m de longitud a lo largo de la orilla de cada ambiente. Sobre esta transecta, cada mes se situó al azar una parcela de 10m x 10m, excluyéndose la parcela escogida en el mes anterior, así que el área total de muestreo para cada humedal fue de $1200 \text{ m}^2 = 0,012 \text{ ha}$.

En distintos sitios de cada parcela se midieron *in situ* la profundidad del agua con una vara graduada; previamente se registraron parámetros fisicoquímicos del agua como: pH, salinidad y conductividad, con un equipo Walter Quality Cheker, Mod.U-10. Se recolectaron tres submuestras para conformar muestras compuestas de agua para la determinación de cationes (calcio, sodio, magnesio y potasio) y aniones (sulfatos y cloruros), las cuales fueron preservadas y transportadas bajo refrigeración al laboratorio (Greenberg y col., 1992). Luego en cada sitio se identificaron y estimaron la cobertura de las especies vegetales dominantes en cada parcela, y se recolectaron ejemplares botánicos del lugar a objeto de realizar el inventario general de especies de los distintos humedales muestreados.

Trabajo de Laboratorio. Durante el trabajo de gabinete, las coordenadas fueron re proyectadas al sistema pseudomercator para así utilizar las coberturas públicas de Google Earth y ESRI para calcular la matriz de distancias entre los humedales muestreados, utilizando el software Q-GIS ver.3.16.

Las concentraciones de calcio, sodio, potasio y magnesio se determinaron por digestión ácida y absorción atómica y los sulfatos y cloruros por cromatografía iónica. Para estos análisis se siguió la metodología del "Standard Methods" según sea el elemento (Greenberg y col., 1992), cuyos valores se expresaron en mEq/l.

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 (Steyermark y col. 1994; Velásquez, 1994; Velásquez y Scorza, 1998), 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). El estatus de los nombres científicos de las especies de plantas se revisó utilizando la bibliografía disponible (Duno de Stefano y col., 2007; Hokche y col., 2008; Cumana y col., 2010; Landolt y col., 2015; Aymard, 2017), así como la consulta en páginas web, entre otras la colección neotropical del Field Museum (<http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>), la base de datos Trópicos del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), y <https://en.wikipedia.org/>.

Análisis de datos. *Fisicoquímica de las aguas.* A todas las variables determinadas en el agua, a saber: pH, conductividad, salinidad, cationes (Ca, Mg, Na, K) y aniones (Cl, SO₄) 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 (1952, cit. Hammer, 1999-2015a) para determinar si habían diferencias significativas entre periodos de muestreo y entre humedales. Las relaciones existentes entre las diferentes variables fisicoquímicas se hicieron mediante el coeficiente de correlación de Spearman (rs) (Hammer, 1999-2015a). Con el fin de evaluar la semejanza de las humedales estudiados realizó un análisis de agrupamiento, en función de los valores de las variables fisicoquímicas, usando para el ello la distancia Euclidea, y el método de Pares no pesados - Promedio del grupo, también denominado método de la vinculación promedio (Perea, 2008), en el cual los grupos son conformados con base en la distancia promedio entre todos los miembros que puedan formarse entre dos grupos a fusionar (Hammer, 1999-2015a). Luego se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) (Hammer, 1999-2015a), con una matriz de correlación para explorar el peso de las variables ambientales en la diferenciación o conexiones espaciales de los humedales estudiados, esto es, determinar las relaciones entre las distintas variables en un espacio bidimensional resultante del análisis.

Riqueza y composición de la vegetación. Una vez identificados los ejemplares de herbario se elaboró el catálogo general de especies que fue organizado de acuerdo al grupo taxonómico: Dicotiledóneas (Dicots), Monocotiledóneas (Monocots), y Pteridofitas (Pteridos), y ecológico: forma de crecimiento (FC) y forma de vida. La forma de crecimiento (FC), y de vida (FV) se asignó según la terminología propuesta por Whittaker (1975), y por Sculthorpe (1967), respectivamente. Con esta información se determinó la composición general de los grupos taxonómicos, y de formas de vida y de crecimiento. Así mismo, se obtuvo la riqueza total de especies (gamma diversidad) y la de cada humedal (alfa diversidad); cabe señalar de acuerdo a las definiciones de Whittaker (1972), la alfa diversidad es la riqueza de especies de una comunidad particular, y la gamma diversidad es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, la cual resulta de la alfa y beta diversidades (Moreno, 2001)

La beta diversidad define el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies de una comunidad a otra, o el cambio o recambio en la composición específica a lo largo de un gradiente ambiental o geográfico o espaciales predefinidos (Whittaker 1972; Wilson y Shmida, 1984; Moreno, 2001; Vellend, 2001; Tuomisto, 2010a), lo cual implica que existe algún tipo de estructura en el paisaje que modela la variación en la composición de especies entre los sitios de muestreo (Calderón-Patrón *y col.*, 2913). A partir de datos de presencia y ausencia se calcularon los índices de disimilitud de Sørensen como una medida de la beta diversidad.

Para determinar si la beta diversidad tiene relación con la distancia (en km) y las características fisicoquímicas de las aguas entre los humedales, se aplicó la prueba de Mantel (Mantel y Valand, 1970); para ello se obtuvieron tres matrices: la de disimilitud como se señaló antes, la de distancia, y la de parámetros fisicoquímicos. Los datos de distancias geográficas primero se transformaron con Ln, bajo el supuesto de que la distancia florística entre dos sitios disminuye aproximadamente de forma lineal junto con el logaritmo de la distancia geográfica entre estos sitios (Guèze y col., 2013), con lo que se elaboró una matriz de distancia Euclidiana. Los datos fisicoquímicos, con la excepción del pH, fueron estandarizados a través de la expresión: $Z = (x - \text{media}) / \text{desviación estándar}$ (Bulla, 1995), con ellos se calculó la matriz de distancia Euclídea de parámetros fisicoquímicos.

El procesamiento de los datos se hizo a través del paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer 1999-2015b).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En este trabajo en una primera parte se muestran y discuten los datos fisicoquímicos del agua de los distintos tipos de humedales, a saber, lagunas, canales, pantanos herbáceos y manglares, luego el análisis espacial y por último la vegetación. Cabe mencionar que durante el año de muestreo (1999) la temporada de sequía se extendió hasta el mes junio.

Profundidad y características fisicoquímicas de las aguas

Profundidad de la lámina de agua. Para los humedales lacustres se escogieron dos lagunas: Bohordal (LB) y Rio de Agua (LRA). La LB presenta una costa abrupta, es pequeña, rodeada por vegetación arbórea de más 20m de alto que proporciona un ambiente sombreado. Sus aguas son negras u oscuras, cuya profundidad media general de la zona litoral fue de 67±17 cm. La profundidad del agua en la temporada de sequía fue de 65±31cm, con máxima en enero (99 cm) y mínima en abril (30-40cm); mientras que en el lapso de lluvias la profundidad media fue 69±13cm, variando entre 56 y 80 cm (Tabla 1). La LRA se formó por el represamiento de una quebrada, sus aguas son transparentes, presenta una costa abrupta y no hay árboles en sus alrededores. La profundidad media general de la zona litoral fue de 41±12 cm; en la temporada de sequía varió poco entre los meses de sequía, con una media de 42±21 cm; en la época de lluvias la profundidad media fue de 40±18 cm, con la máxima en septiembre y la mínima en julio (Tabla 1).

El canal de Catuaro (CC), de irrigación, cuya profundidad media fue de 83±14 cm; en la temporada de sequía la profundidad media del agua fue de 76±12cm, variando entre 88 cm en enero y 60 en abril. En el lapso de lluvias tuvo una media de 90±14 cm de profundidad, con un valor menor en julio de 83 cm y un máximo en septiembre de 110 cm (Tabla 1).

Tabla 1. Profundidad (cm) del agua en las lagunas Río de Agua (LRA), y de Bohordal (LB), Canal Catuaro (CC), Pantanos herbáceos: Río de Agua (PHRA), Bajos de Guayana (PHBG) y Jaramillo (PHJ), y manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo y abril (periodo de sequía) y julio, agosto, septiembre y octubre (periodo de lluvias), situadas en la península de Paria (estado Sucre, Venezuela).

Mes	LB	LRA	CC	PHBG	PHJ	PHRA	M1	M2
Enero	99	45	88	20	48	41	51	23
Febrero	65	42	78	15	32	28	32	28
Marzo	55	40	80	18	40	29	15	36
Abril	40	40	60	25	0	20	16	20
Julio	59	25	83	10	0	32	28	13
Agosto	80	26	88	50	12	29	43	13
Sept	80	62	110	55	28	45	26	22
Octubre	56	45	80	42	44	31	38	14
General	67±17	41±12	83±14	29±17	34±13	32±8	31±12	21±8
Sequia	65±31	42±2	76±12	19±4	40±8	29±9	28±17	27±7
Lluvia	69±13	40±18	90±14	39±20	28±16	34±7	33±8	16±5

En la localidad Quebrada la Niña (Jaramillo) se seleccionó el pantano herbáceo PHJ, el cual entre los meses abril y julio el suelo estaba saturado o seco, por lo cual se considera un humedal estacional. En los meses de enero, febrero, marzo (sequía) la profundidad del agua estuvo entre 32 y 48 cm, cuya media general fue de 40±8 cm; mientras que entre los meses de agosto, septiembre, y octubre (temporada de lluvias) la profundidad estuvo entre 12 y 44 cm, con una medida de 28±16 (cm) (Tabla 1). Estos bajos valores de profundidad del agua en el lapso de lluvias pudo deberse a que en el año de muestreo éstas estuvieron retrasadas, y se iniciaron a finales de julio.

En el sitio Bajos de Guayana se seleccionó el pantano herbáceo PHBG, en el cual la profundidad del agua en la época seca varió entre 15 y 25 cm, con una media general de 19±4 cm; en el lapso de lluvias, la profundidad del agua estuvo entre 10 y 55 cm, con máximo en octubre, y cuya media general fue de 39±20cm. Durante todo el período de muestreo la profundidad media general fue de 29±17 cm. Este humedal el suelo estuvo saturado o seco desde el mes abril hasta julio (Tabla 1).

En la localidad Río de Agua se halla el pantano herbáceo PHRA que se utiliza para el pastoreo de búfalos. La profundidad media general del agua fue de 32±8 cm, donde en los meses mayo y junio el suelo está saturado o seco, sin embargo, producto de la heterogeneidad espacial en algunas zonas se producía acumulación de agua, y en las cuales la profundidad varió entre 12 y 20cm. Por esta razón puede considerarse como un humedal herbáceo estacional, tal como lo categorizó Grillet (2000). Durante la temporada de sequía la profundidad media fue 29±9cm, y cambió entre 20 y 41 cm. En la temporada de lluvias la profundidad varió entre 32 y 45 cm, con una media de 34±7 cm (Tabla 1).

Los manglares estuvieron representados por dos tipos bien distintos en cuanto a su régimen de inundación e influencia marina. El primero M1 (manglar Irapa), ubicado en la localidad Río Chiquito Abajo (Irapa), podría

ser clasificado como tipo cuenca, el cual está separado del mar desde hace más de 60 años. La profundidad media general del agua fue de 31 ± 12 cm; en la temporada de sequía ésta fue de 28 ± 17 cm, con valores entre 15 y 51 cm de profundidad del agua, mientras que en la de lluvias fue de 33 ± 8 cm, variando entre 26 y 43 cm (Tabla 1). Este manglar se seca completamente en los meses de sequía, quedando en algunas zonas con agua empozada donde se midió la profundidad del agua. Se considera estacional, lo cual coincide con Grillet (2000). El régimen de inundación depende de la precipitación, escorrentía superficial de las tierras adyacentes, y probablemente de aguas subterráneas.

En el Pueblo Yaguaraparo se seleccionó el segundo manglar M2 (manglar Yaguaraparo) situado en la Costa del Golfo de Paria y cerca del río Yaguaraparo, el cual podría considerarse como un manglar tipo franja, cuyo régimen de inundación depende del río, de la influencia de las mareas, de las lluvias y de la escorrentía superficial. La profundidad media general del agua durante todo el periodo de muestreo fue de 20 ± 9 cm; en la temporada de sequía fue de 27 ± 7 cm, variando entre 20 m y 35 cm; en tanto que la de lluvias fue 13 ± 0 cm, cambiando poco en el lapso de muestreo (Tabla 1). Contrastando los valores entre la sequía y lluvia se evidenció el retraso en la precipitación que hubo en el año 1999, de tal modo que en mayo estaba seco y en junio el suelo se observaba saturado.

pH del agua. En la LB la una media global del pH del agua de fue $6,63 \pm 0,48$. En el período de sequía varió entre 6,01 y 7,38, con una media de $6,51 \pm 0,60$, y en la de lluvias $6,74 \pm 0,37$ con valores entre 6,25 y 7,14. El mayor y menor valor de pH se registró en enero y abril, respectivamente (Tabla 2). En la LRA el pH del agua en general fue de $7,84 \pm 0,28$; durante la temporada de sequía el pH se mantuvo relativamente poco variable, con media de $7,70 \pm 0,18$, mientras que en la de lluvias cambió entre 7,57 y 8,33, con media de $7,97 \pm 0,31$. La prueba de Kruskal Wallis dio que el pH del agua entre ambas lagunas difiere significativamente ($H=6,35$; $p<0,01$). Las aguas de la LB podrían categorizarse entre ligeramente ácidas y neutras, mientras que las de LRA pueden ubicarse como débilmente alcalinas. En ambas lagunas el pH tiende a ser mayor en el lapso de lluvias (Tabla 2). Los valores de pH del agua de estas lagunas son comparables a los reportados para lagunas de rebalse del Orinoco y con los de Grillet (2000, 2002b) para el mismo estado Sucre (Tabla 3).

En general el pH del agua del CC fue $7,16 \pm 0,30$. En el lapso de sequía el pH cambió entre 6,69 y 7,37, con media de $7,11 \pm 0,29$, y en el de lluvias la media fue $7,20 \pm 0,35$, variando entre 6,86 y 7,60. A lo largo del periodo de muestreo el pH del agua varió entre ligeramente ácido y neutro (Tabla 2). Comparando el pH del CC con el de la LRA difiere significativamente ($H=8,61$, $p<0,002$), y también con el pH de LB ($H=4,86$, $p<0,03$). Los valores de pH del agua del CC también tienen a ser más altos en el lapso de lluvias, y son comparables al de las aguas de las lagunas de rebalse del Orinoco (Tabla 3).

Tabla 2. pH del agua en las lagunas Río de Agua (LRA), y Bohordal (LB), Canal Catuaro (CC), Pantanos: Río de Agua (PHRA), Bajos de Guayana (PHBG) y Jaramillo (PHJ), y los manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2), durante los meses enero, febrero, marzo y abril (periodo de sequía) y julio, agosto, septiembre y octubre (periodo de lluvias), situadas en la península de Paria (estado Sucre, Venezuela).

Mes	LB	LRA	CC	PHBG	PHJ	PHRA	M 1	M 2
Enero	7,38	7,7	7,2	6,94	6,05	8,01	8,9	8,03
Febrero	6,23	7,6	7,37	7,37	6,81	7,39	7,37	7,77
Marzo	6,42	7,95	7,19	6,71	6,81	7,48	8,5	7,25
Abril	6,01	7,56	6,69	6,71	0	7,53	7,36	7,22
Julio	6,73	8,33	7,6	7,37	0	7,96	7,61	7,8
Agosto	6,25	7,97	7,4	6,65	6,67	7,88	7,51	7,55
Sept	6,85	7,57	6,86	6,73	6,59	7,44	7,54	8,27
Octubre	7,14	8,03	6,96	7,43	6,51	7,7	7,17	7,79
General	6,63±0,48	7,84±0,28	7,16±0,30	6,99±0,34	6,57±0,28	7,67±0,25	7,66±0,69	7,66±0,38
Sequia	6,51±0,60	7,70±0,18	7,11±0,29	6,93±0,31	6,56±0,44	7,59±0,28	8,03±0,79	7,57±0,40
Lluvia	6,74±0,37	7,97±0,31	7,20±0,35	7,04±0,41	6,59±0,08	7,74±0,23	7,46±0,20	7,75±0,38

La media general del pH del agua en el PHBG durante el lapso de muestreo fue de 6,99±0,34, con una media durante la sequía de 6,93±0,31 y cambiando entre 6,71 y 7,34; mientras que en la de lluvias fue 6,93±0,31, con valores entre 6,65 y 7,43 (Tabla 2). Por su parte en PHJ la media general del pH fue de 6,57±0,28. En la temporada de sequía el pH del agua fue de 6,56±0,44, y en la de lluvias 6,59±0,08; contrario a PHBG, el pH de PHJ varió poco a durante los meses de muestreo (Tabla 2). En el PHRA la media general del pH fue de 7,67±0,25; en la temporada seca resultó 7,59±0,28, variando entre 7,39 y 8,01; mientras que en la de lluvias fue de 7,74±0,23, con valores entre 7,44 y 7,96. En general en estos tres pantanos el pH del agua resultó mayor en la temporada de lluvias (Tabla 2)

Los valores de pH de PHBG y PHJ son comparables a los de otros pantanos de agua dulce (Tabla 3), en tanto que los de PHRA son cotejables con los reportados para el estado Sucre por Grillet (2000) y con los de Fedón *y col.* (2005), pero no con los de Gordon *y col.* (2001) (Tabla 3). Comparando el pH entre estos tres pantanos con base a la prueba de Kruskal Wallis, resultó que difieren significativamente ($H=17,58$; $p<0,0001$). La prueba *a posteriori* de Mann-Whitney dio que el pH de PHJ difiere de PHBG ($p<0,02$) y de PHRA ($p<0,0009$), y estos últimos también discrepan estadísticamente entre sí ($p<0,001$). De acuerdo a los valores de pH de estos humedales se pueden categorizar como neutras las aguas de PHJ, neutras a ligeramente alcalinas o básicas las aguas de PHBG y PHRA.

En el manglar M2 la media general del pH resultó 7,66±0,38, variando entre 7,25 y 8,27, siendo ligeramente mayor en la temporada de lluvias (Tabla 2). Por su parte, en el manglar M1 la media general del pH fue de 7,66±0,69, el cual entre los meses de muestreo varió entre 6,89 y 8,90, siendo mayor en el lapso de sequía que en el de lluvias (Tabla 2). Cotejando entre estos manglares con base a la prueba de Kruskal – Wallis resultó que en la temporada de sequía el pH no difiere significativamente entre ellos ($H=1,33$; $p<0,24$), no así en la época de lluvias ($H=4,08$; $p<0,04$). De

acuerdo con los valores de pH las aguas se pueden categorizar como débilmente básicas, y son comparables a los reportados por Quevedo (2012) para manglares de la Laguna de Tacarigua, no así con los de Grillet y col. (2000) (Tabla 3).

En los distintos humedales estudiados, independientemente de sus características geomorfológicas y posición en el paisaje, el pH del agua tendió a ser más elevado durante la temporada de lluvias, con valores medios entre 6,59 y 7,97 (Tabla 2). Brito y col. (2016), en Laguna Grande (estado Monagas) encontraron que el pH del agua tiende a ser mayor en la temporada de lluvias. Las modificaciones temporales del pH en el agua dependen de las reacciones químicas y equilibrios entre los iones en solución, con la hidrólisis de las sales de carbonato y bicarbonato como la más importantes, y en menor medida por la hidrólisis de fosfatos, silicatos, boratos, fluoruros y algunas otras sales menos comunes (Chapman y Kimstach, 1996). Esto depende de la naturaleza del sustrato, de los tipos de suelos de la cuenca de captación, de las reacciones químicas que tienen lugar en el agua, la intensidad de los procesos biológicos como la fotosíntesis y la respiración (Reddy y DeLaune, 2008; Brito y col. 2016). Es posible que en los humedales estudiados los mayores valores de pH en la época de lluvias se deba a mayor actividad de organismos fotosintéticos en la columna del agua, lo cual influye en la concentración y equilibrio del CO₂ en el agua.

Conductividad. En la LB la conductividad del agua varió poco durante el lapso de muestreo, con una media general de 0,06±0,02 mS/cm, siendo un poco mayor en la temporada de lluvias (Tabla 4). En general la conductividad del agua en la LRA fue 0,56±0,04 mS/cm, la cual resultó relativamente mayor en el lapso de sequía (0,58±0,02 mS/cm), con valores entre 0,57 y 0,60 mS/cm, respecto a la de lluvias que fue de 0,54±0,04 mS/cm, variando entre 0,51 y 0,58 mS/cm (Tabla 4). La prueba de Kruskal- Wallis confirma que la conductividad entre estas lagunas difiere estadísticamente (H=11,58; p<0,0001), tanto en la temporada de sequía como en lluvia (p<0,03). La conductividad de las aguas de la LB resultó comparable a las aguas de las lagunas de rebalse del río Orinoco (Tabla 3), en tanto que la LRA los valores de conductividad caen dentro de los intervalos reportados por Rial (2006) en lagunas y esteros de los Llanos venezolanos y con los de Barreto y col. (2009), en distintas lagunas costeras del estado Sucre (Tabla 3).

La media general de conductividad del agua en el CC fue de 0,68±0,26 mS/cm; en la temporada de sequía fue 0,83±0,16 mS/cm, y varió entre 0,71 y 0,98 mS/cm. En la temporada de lluvias la conductividad media fue 0,53±0,28 mS/cm (Tabla 4). Los valores de conductividad de este canal al igual que LRA caen dentro de los intervalos reportados por Rial (2006) en lagunas y esteros de los Llanos venezolanos y con los de Barreto y col. (2009), en distintas lagunas costeras del estado Sucre (Tabla 3).

Tabla 3. pH, conductividad (mS/cm), salinidad (‰) y concentraciones (mEq/l) de cationes (calcio, magnesio, sodio y potasio) y aniones (cloruros, sulfatos) en las aguas de distintos humedales de Venezuela.

	pH	Cond. (mS/cm)	Sal ‰	Ca mEq/l	Mg mEq/l	Na mEq/l	K mEq/l	Cl mEq/l	SO ₄ mEq/l	Fuente
Lagunas de Rebalse (Orinoco)	6-7,83	0,024-0,076	0	nd-0,08	0,02 -0,12	0,07-0,84	0,03-0,11	nd-0,05	0,02-0,09	Montero*
Lagunas (Sucre)	6,5-7,6	0,14-0,28*	0,0-0,6							Grillet y col., 2000; Grillet y col., 2002b
Lagunas y esteros en los Llanos (Apure)	5,5-8,2	0,020-1,4	0							Rial, 2006
Laguna costera Mata Redonda (Sucre)	3,46-8,14	0,020-1,31								Barreto y col., 2009
Laguna Costera, Bajo Alcatraz (Sucre)	5,88-7,25	0,082-1,66								Barreto y col., 2009
Laguna costera La Salineta (Sucre)	2,86-8,29	0,4-1,73	<3							Barreto y col., 2009
Canal(Sucre)	6,9-8,2	0,28-0,64*	0							Grillet, 2000; Grillet y col., 2002b*
Pantano herbáceo de agua dulce	7-7,7	0,92-1,68*	0-0,6							Grillet, 2000; Grillet y col., 2002b*
Pantanos herbáceos de agua dulce (Miranda)	6,21-7,84	0,022-0,49	0,0-0,2							Suárez- Villasmil y col., 2015
Pantanos herbáceos agua dulce (Miranda)	6 - 8	0,12-0,3	<0,1							Feo, 2002
Pantano herbáceo agua dulce (Miranda)	5,31-6,1	0,072-0,171	<0,1	0,24 -0,32	0,50-0,52	0,68-0,78	0,07-0,16			Suárez- Villasmil, 2010
Sabana Inundable (Apure)	5,6-6	0,14-0,74	0	0,40-0,12 ²	0,05-0,16 ²	0,08-0,13 ²	0,03-0,07 ²			Gordon, 2009; Gordon**
Pantano salobre (Sucre)	6,0-7,3	3,33-7,62*	1,7-4,0							Grillet, 2000; Grillet y col., 2002b*
Pantano herbáceo estacional oligohalino (Sucre)	6,9-7,3	2,3-3,5	1,1-1,3	4,65-8,85	2,26-2,47	11,09- 14,13	0,18-1,18	12,96- 18,59	4,93-7,14	Fedón y col. 2005.
Pantano herbáceo salobre (Sucre)	3,5-4,3	7-May	3-Feb	9,40- 13,40	12,09- 14,34	17,57-29	0,54-1,28	20,48- 29,27	18,99- 27,27	Gordon y col., 2001
Manglar Miranda	7,14-7,47	27,90-73,30	16,55- 46,6							Quevedo, 2012
Manglar		17-33	22-Dec	0,01-0,03	0,04 -0,10	0,26-0,50	0,002-0,01			Barboza y col., 2006.
Manglar Miranda	7,3	35,35	20,8							Suárez- Villasmil y col., 2015
Manglar costero (Sucre)										Grillet, 2000; Grillet y col., 2002b*
Manglar de cuenca (Sucre)	6±0,4		13,6±4,1							Grillet, 2000

**Datos no publicados

Tabla 4. Conductividad (mS/cm) del agua en las lagunas: Río de Agua (LRA) y Bohordal (LB), Canal Catuaro (CC), Pantanos herbáceos: Río de Agua (PHRA), Bajos de Guayana (PHBG) y Jaramillo (PHJ), y los manglares: de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo y abril (período de sequía) y julio, agosto, septiembre y octubre (período de lluvias), situadas en la península de Paria (estado Sucre, Venezuela).

Mes	LB	LRA	CC	PHBG	PHJ	PHRA	M1	M2
Enero	0,05	0,6	0,71	0,65	0,52	0,97	12	18,3
Febrero	0,06	0,57	0,98	0,68	0,58	2,34	22,15	28,4
Marzo	0,06	0,57	0,67	0,67	0,55	3,8	23,4	28,5
Abril	0,07	0,6	0,96	0,6	seco	2,71	30,75	31,9
Julio	0,06	0,56	0,83	0,82	seco	1,91	19,95	25,5
Agosto	0,06	0,58	0,16	0,86	2,11	2,64	14,4	26,5
Sept	0,07	0,51	0,57	1,04	1,89	2,59	16,11	13,65
Octubre	0,07	0,51	0,57	0,99	1,68	1,62	17,64	13,65
General	0,06±0,02	0,56±0,04	0,68±0,26	0,79±0,17	1,22±0,75	2,51±0,70	16,76±8,88	23,18±7,29
Sequía	0,06±0,01	0,58±0,02	0,83±0,16	0,65±0,03	0,55±0,03	2,95±0,76	22,08±7,71	26,78±5,88
Lluvia	0,07±0,00	0,54±0,04	0,53±0,28	0,93±0,11	1,89±0,22	2,19±0,51	11,44±7,01	19,59±7,43

La conductividad del agua del CC estadísticamente no difiere de la LRA ($H=2,87$; $p<0,10$), no así con la de LB ($H=11,55$; $p<0,0007$). Sin embargo, en temporada de sequía difiere significativamente de LB y LRA ($H=9,95$; $p<0,00006$), pero en el lapso de lluvias no difiere de LRA ($p<0,66$). La LB podría considerarse que sus aguas tienen un grado de mineralización débil (0,1-0,2 mS/cm); mientras que las aguas de LRA y CC tienen una mineralización media (0,2-0,7 mS/cm) (Espigares y Fernández-Crehuet, 1999).

La conductividad general del PHBG resultó $0,79\pm0,17$ mS/cm; en la época de sequía fue $0,65\pm0,03$ mS/cm, con valores entre 0,60 y 0,67 mS/cm; mientras que en la de lluvias fue mayor, con media $0,93\pm0,11$, variando entre 0,82 y 1,04 mS/cm (Tabla 4). En el PHJ la conductividad media general fue $1,22\pm0,75$ mS/cm; en la temporada de sequía fue $0,55\pm0,03$, la cual varió poco entre los meses y fue menor que la conductividad en el lapso de lluvias con media de $1,89\pm0,22$ mS/cm que cambió entre 1,68 y 2,11 mS/cm (Tabla 4). La conductividad de estos dos humedales cae en el intervalo de valores reportado por Grillet y col. (2000a, 2002b) y por Suárez-Villasmil y col. (2015) (Tabla 3) para humedales de agua dulce. En la mayoría de las aguas dulces naturales se encuentra entre $10\mu\text{S/cm}$ y $350\mu\text{S/cm}$ (0,01-0,35 mS/cm) (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010), hasta $1.500\mu\text{S/cm}$ (1,5 mS/cm) (Boyd, 2017).

En el PHRA la conductividad media general fue de $2,51\pm0,70$ mS/cm; en este humedal hubo alta variabilidad en los datos (Tabla 4); en el lapso de sequía fue de $2,95\pm0,76$ mS/cm, variando entre 0,97 y 3,8 mS/cm; en la temporada de lluvias resultó relativamente menor de $2,19\pm0,51$ mS/cm, cambiando entre 1,62 y 2,64 mS/cm (Tabla 4). La conductividad del PHRA caen en el intervalo de valores obtenidos por Fedón y col. (2005), e inferiores a los hallados por Grillet y col. (2000, 2002a) y Gordon y col. (2001) para el mismo estado Sucre (Tabla 3).

La comparación entre PHBG, PHJ y PHRA con base en la prueba de Kruskal Wallis dio que la conductividad difiere significativamente entre ellos ($H=11,5$; $p<0,003$), que de acuerdo a la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney no varía

entre PHBG y PHJ ($p < 0,43$), pero ambos si se discrepan significativamente de PHRA ($p < 0,002$; $p < 0,01$, respectivamente). Dado que en la época de lluvias la conductividad en PHJ y PHBG resultaron mayores, y ligeramente menores en PHRA (Tabla 4) se aplicó la prueba de Kruskal Wallis por temporada, dando que en lluvias la conductividad difieren poco entre ellas ($H = 5,54$; $p < 0,06$), pero con base a la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney la conductividad contrasta entre PHBG y PHRA ($p < 0,03$); en la período de sequía todos discrepan significativamente entre sí ($H = 9,86$, $p < 0,07$).

En el manglar M1 la conductividad media general fue de $16,76 \pm 8,88$ mS/cm, la cual fue superior en el período de sequía y varió entre 12 y 30,75 mS/cm (Tabla 4). En el manglar M2 la media durante el lapso de muestreo fue $23,18 \pm 7,29$ mS/cm, y resultó más alta en sequía, con valores entre 18 y 31,9 mS/cm (Tabla 4). La conductividad en M2 resultó más alta que en M1, sin embargo no difieren significamente ($H = 1,1$; $p < 0,29$), ni en la temporada de sequía ($p < 0,47$), ni en la de lluvias ($p < 0,88$). La conductividad de estos manglares se ubica dentro de los intervalos reportados en otros manglares en distintos lugares de Venezuela (Tabla 3).

Temporalmente cada sitio de muestreo presenta características propias respecto a la conductividad, cationes y aniones. Así en los pantanos herbáceos PHBG, PHJ, PHRA la conductividad resultó mayor en la época de lluvias, lo cual posiblemente 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 de la profundidad del agua ocasionada por las lluvias. 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. Por su parte, en LB, LRA y CC y en los manglares la conductividad resultó mayor en el lapso de sequía, lo que puede asociarse a la concentración por evaporación de los componentes iónicos principalmente los mayoritarios presentes en el agua (Chapman y Kimstach, 1996; Thirumalini y Joseph, 2009).

Salinidad. Las lagunas LB y LRA y el CC son de agua dulce puesto que sus valores de salinidad caen en el intervalo 0-0,5 ‰ (Mitsch y Gosselink, 2000); sin embargo la salinidad resultó mayor en LRA respecto a la de CC y LB, que resultaron significativamente diferentes en el lapso de muestreo ($H = 7,34$; $p < 0,0007$). La salinidad en sequía resultó ligeramente superior en LRA (Tabla 5); la prueba de Kruskal –Wallis mostró que no hay diferencias significativas respecto a la salinidad en CC en ese lapso.

Respecto a los pantanos herbáceos podría considerarse que el PHBG se caracteriza en todo el lapso de muestreo como un ambiente de agua dulce puesto que cae en la intervalo 0-0,5 ‰ (Mitsch y Gosselink, 2000), con una media de $0,29 \pm 0,10$ ‰; con valor medio mayor en la temporada de lluvias, respecto a la de sequía (Tabla 5); en ambas temporadas la salinidad varía poco. En el PHJ la salinidad entre los meses de sequía no varió, con

una media de $0,20 \pm 0,05$ ‰; en tanto que en la temporada de lluvias la salinidad resultó mayor y variable entre 0,10 y $0,90$ ‰ con una media de $0,60 \pm 0,44$ ‰; de acuerdo con estos valores de salinidad podría ubicarse dependiendo de la época del año, entre agua dulce y ligeramente oligohalino ($0,5-5$ ‰) (Mitsch y Gosselink, 2000). Por su parte, el PHRA tuvo una salinidad media general de $1,31 \pm 0,33$ ‰, siendo un poco más alta en la sequía, con media de $1,38 \pm 0,36$ ‰, respecto a la temporada de lluvias (Tabla 5). Los valores de salinidad de PHRA caen en la categoría oligohalino ($0,5-5$ ‰) (Mitsch y Gosselink, 2000), cuyos valores concuerdan con los de otros pantanos herbáceos (Tabla 3).

Tabla 5. Salinidad (o/oo) del agua en las lagunas: Bohordal (LB) y Río de Agua (LRA), y Canal Catuario (CC), Pantanos herbáceos: Bajos de Guayana (PHBG), Jaramillo (PHJ), y Río de Agua (PHRA), y los manglares de Irapa (M1) y Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo y abril (periodo de sequía) y julio, agosto, septiembre y octubre (periodo de lluvias), situadas en la península de Paria (estado Sucre, Venezuela).

Mes	LB	LRA	CC	PHBG	PHJ	PHRA	M1	M2
Enero	0	0	0	0,2	0,2	1,1	7	10,9
Febrero	0	0,2	0,04	0,2	0,2	1,2	13,4	17,6
Marzo	0	0,2	0,02	0,2	0,2	1,9	14,3	17,9
Abril	0	0,2	0,04	0,2	seco	1,3	19,2	20,04
Julio	0	0,2	0,02	0,3	seco	0,9	12	15,7
Agosto	0	0,2	0,02	0,4	0,1	1,2	8,3	16,4
Sept	0	0,2	0,02	0,4	0,9	1,2	3,3	14,2
Octubre	0	0,2	0,01	0,4	0,8	1,7	8,9	17,9
General	$0,00 \pm 0,00$	$0,18 \pm 0,07$	$0,02 \pm 0,01$	$0,29 \pm 0,10$	$0,40 \pm 0,35$	$1,31 \pm 0,33$	$10,80 \pm 4,95$	$16,33 \pm 2,80$
Sequía	$0,00 \pm 0,00$	$0,15 \pm 0,10$	$0,03 \pm 0,02$	$0,20 \pm 0,00$	$0,20 \pm 0,00$	$1,38 \pm 0,36$	$13,48 \pm 5,01$	$16,61 \pm 3,96$
Lluvia	$0,00 \pm 0,00$	$0,20 \pm 0,00$	$0,02 \pm 0,01$	$0,38 \pm 0,05$	$0,60 \pm 0,44$	$1,25 \pm 0,33$	$8,13 \pm 3,60$	$16,05 \pm 1,54$

La comparación de la salinidad entre estos pantanos indica que difieren estadísticamente ($H=16,06$; $p<0,0003$), donde PHBG y PHJ contrastan de PHRA ($p<0,001$), tanto en la temporada de sequía como de lluvias ($H=9,37$; $p<0,009$; $H=7,08$; $p<0,03$, respectivamente); sin embargo la salinidad entre PHBG y PHJ no discrepa ni en sequía ($p<0,45$) ni en lluvias ($p<0,88$).

La salinidad del agua general en el manglar M1 fue $10,80 \pm 4,95$ ‰, cuyos valores durante el periodo de muestreo permite ubicarlo como mesohalino ($5-18$ ‰) (Mitsch y Gosselink, 2000), en el cual la salinidad fue superior en la época de sequía ($13,48 \pm 5,01$ ‰) respecto a la de lluvias ($8,13 \pm 3,60$ ‰). En ambas temporadas la salinidad fue altamente variable entre los meses (Tabla 5). En el manglar M2 la salinidad media general resultó $16,33 \pm 2,80$ ‰, en donde en la temporada de sequía dio relativamente mayor que en la de lluvias (Tabla 5). Los valores de salinidad de M2 durante el lapso de muestreo permite ubicarlo entre salobre mesohalino y polihalino ($18-30$ ‰) (Mitsch y Gosselink, 2000), más con características salobres mesohalinas. La prueba de Kruskal-Wallis dio que entre estos manglares la salinidad en la época de sequía no difiere estadísticamente ($H=0,75$; $p<0,39$), no así en la de lluvia ($5,33$; $p<0,02$).

Como se mencionó anteriormente, la físicoquímica de las aguas de los sistemas estudiados temporalmente se comportó de manera diferente dependiendo de las características particulares de cada uno de ellos. Así en LRA, CC, PHI, PHRA y en los manglares la salinidad resultó más alta en sequía; mientras que en PHBG fue mayor en lluvias.

Cationes. Calcio. La presencia de calcio en aguas naturales varía de acuerdo con la proximidad a la fuente natural. Típicamente se encuentra en concentraciones menores a $0,75 \text{ mEq Ca}^{2+}/\text{l}$ ($15 \text{ mg Ca}^{2+}/\text{l}$), mientras que en aguas cercanas a rocas carbonatadas pueden variar entre 2 y 5 $\text{mEq Ca}^{2+}/\text{l}$ ($30 \text{ mg}-100 \text{ mg Ca}^{2+}/\text{l}$), en tanto que el agua de mar contiene más de $27 \text{ mEq Ca}^{2+}/\text{l}$ ($412 \text{ mg}/\text{l}$) (Chapman y Kimstach, 1996).

La Figura 3a, muestra la concentración de Ca en las LB, LRA y el CC, que de acuerdo a los valores generales medios en orden tenemos: LRA ($4,20 \pm 1,19 \text{ mEq}/\text{L}$) > CC ($3,47 \pm 0,73 \text{ mEq}/\text{l}$) > LB ($0,17 \pm 0,06 \text{ mEq}/\text{l}$). Los niveles de calcio variaron a lo largo del muestreo, con los valores mayores en la temporada de sequía para LRA ($5,22 \pm 0,60 \text{ mEq}/\text{l}$) y CC ($3,85 \pm 0,79 \text{ mEq}/\text{l}$) respecto a la de lluvias ($3,18 \pm 0,40 \text{ mEq}/\text{l}$ y $3,09 \pm 0,49 \text{ mEq}/\text{l}$, respectivamente). En la LB la concentración de calcio fue ligeramente superior en el período de lluvias ($0,19 \pm 0,04 \text{ mEq}/\text{l}$) respecto a la sequía ($0,15 \pm 0,07 \text{ mEq}/\text{l}$).

Con base en la prueba de Kruskal Wallis, en los meses de sequía las concentraciones de calcio entre estos humedales difieren significativamente ($H=9,27$; $p < 0,01$), que de acuerdo con la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney los valores entre LRA y CC resultaron estadísticamente contrastantes ($p < 0,06$). En la temporada de lluvias si bien LB difiere de LRA y CC ($H=7,5$; $p < 0,02$), los niveles de calcio entre LRA y CC para esa temporada no discrepan entre ellos ($p < 0,88$). Las concentraciones de calcio en la laguna de Bohordal resultaron relativamente superiores a los encontrados por Montero (no publicado) (Tabla 3); pero son menores a los reportados por Chapman y Kimstach (1996) señalados previamente; mientras que los de LRA y CC son comparables a los referidos por el mismo autor para aguas carbonatadas y a su vez superiores a los hallados en lagunas de rebalse del Orinoco (Tabla 3).

La Figura 3b, muestra los cambios temporales en las concentraciones de calcio en los tres pantanos muestreados. Con base en la media general tenemos en orden que PHRA ($7,67 \pm 3,47 \text{ mEq}/\text{l}$) > PHBG ($3,83 \pm 1,55 \text{ mEq}/\text{l}$) > PHJ ($2,84 \pm 2,21 \text{ mEq}/\text{l}$). El calcio en PHBG y PHRA en los meses de sequía fueron mayores con valores de $4,73 \pm 1,63 \text{ mEq}/\text{l}$ y $9,44 \pm 4,16 \text{ mEq}/\text{l}$, respectivamente, y menores en la de lluvias ($5,98 \pm 1,94 \text{ mEq}/\text{l}$ y $3,23 \pm 0,80 \text{ mEq}/\text{l}$, respectivamente). Contrariamente en PHJ, humedal que se mantuvo seco entre marzo y julio, resultaron más altos en lluvias ($4,73 \pm 1,75 \text{ mEq}/\text{l}$) que en sequía ($2,12 \pm 1,53 \text{ mEq}/\text{l}$).

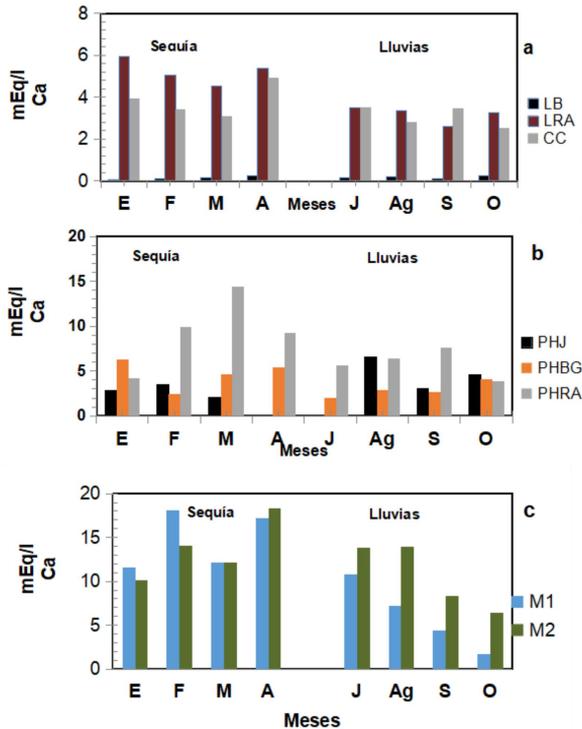


Figura 3. Concentración de calcio (mEq/l) en a: las lagunas de Bohordal (LB) y de Río de Agua (LRA) y Canal de Catuaro (CC), b: pantanos herbáceos: Jaramillo (PHJ), Bajos de Guayana (PHBG) y Río de Agua (PHRA), y c: manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo, abril (Sequia), julio, agosto, septiembre y octubre (Lluvias) en la península de Paria (Edo. Sucre).

Los niveles de calcio en estos pantanos en la temporada de sequía difieren significativamente ($H=7,04$; $p<0,03$), pero de acuerdo a la prueba *posteriori* de Mann-Whitney solo contrastan PHJ y PHRA ($p<0,03$), no así PHBG y PHRA ($p<0,19$) quizás producto de la alta variabilidad en los datos (Figura 4b). En los meses de lluvia aunque las concentraciones de calcio no difieren significativamente ($H=4,37$; $p<0,12$), sin embargo la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney dio que los valores de calcio en PHBG y PHRA discrepan ligeramente entre sí ($p<0,06$). Estos resultados quizás es producto de la alta variabilidad en los datos (Figura 1b). Las concentraciones medias de Ca en estos humedales son comprobables a los valores reportados por Fedón y col. (2005) (Tabla 3).

La Figura 3c muestra la concentración de calcio en los manglares, en donde la media general resultó mayor en M2 ($12,15 \pm 3,76$ mEq/l) respecto a M1 ($10,40 \pm 5,78$ mEq/l). En ambos manglares los valores de calcio variaron

a lo largo de los meses de muestreo, resultando más altos en la temporada de sequía en comparación a la de lluvias; así en M1 los niveles medios de calcio en sequía fue de $15,85 \pm 3,24$ mEq/l y en lluvia $6,03 \pm 3,90$ mEq/l. En M2 durante la sequía la media fue de $13,67 \pm 3,47$ mEq/l y en lluvia fue $10,64 \pm 3,85$ mEq/l. Con base a la prueba de Kruskal Wallis las concentraciones de calcio en estos manglares no difieren significativamente ni en la temporada de sequía ($H=0,02$; $p<0,88$), ni en la de lluvias ($H=2,08$; $p<0,15$). Las concentraciones medias de Ca de estos manglares resultaron superiores a los hallados en manglares del estado Zulia (Tabla 3).

Las características fisicoquímicas de las aguas, dependen de entre otros factores, de los aportes por escorrentía superficial y por las aguas subterráneas, de reacciones que se dan dentro del mismo sistema, mezcla de las aguas y entradas por precipitación (Meybeck *y col.*, 1996). La concentración de calcio en las aguas de los humedales estudiados dependió de la dinámica estacional en cada uno de ellos, lo cual a su vez se puede relacionar con la geomorfología local. Así en los manglares, aun cuando los niveles de calcio no difieren significativamente entre ellos, en ambos las concentraciones dieron más altas en la temporada de sequía. Igual tendencia se halló en la LRA, el CC, y los PHBG y PHRA, lo cual se explica por fenómenos de concentración por evaporación. Contrariamente en la LB y el PHJ los niveles de calcio fueron más altos en lluvias, quizás como se dijo antes, gracias a los aportes por precipitación y escorrentía superficial.

Magnesio. El magnesio está presente en las aguas como ion Mg^{2+} y junto con el calcio, definen la dureza temporal del agua (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). Su concentración natural varía entre 0,1 y 8,2 mEq/l (1 mg/l y hasta 100 mg/l), dependiendo del tipo de roca de la que provenga (Rigola, 1989; Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). Las aguas de los mares contienen altas concentraciones de magnesio, unos 107 mEq/l (1300 mg/l) (Rigola, 1989); ambientes costeros con altos valores de Mg puede ser indicativo de la influencia marina (Hem, 1985).

La Figura 4a, muestra la variación de la concentración de Mg durante el muestreo en las LB, LRA y el CC, la cual de acuerdo a los medias generales fue mayor en CC ($1,41 \pm 0,41$ mEq/l,) seguida de LRA ($0,94 \pm 0,06$ mEq/l y por último LB ($0,23 \pm 0,12$ mEq/l). Los niveles de Mg en la LB y el CC fueron más altos en sequía ($0,27 \pm 0,17$ mEq/l y $1,76 \pm 0,21$ mEq/l, respectivamente) cuando se comparan con los de lluvias que en orden fueron $0,20 \pm 0,02$ mEq/l y $1,05 \pm 0,12$ mEq/l. En la LRA la concentración de Mg en el período de lluvias fue ligeramente mayor ($0,97 \pm 0,04$ mEq/l) que en el de sequía ($0,91 \pm 0,06$ mEq/l), en donde varió poco entre los meses de muestreo (Figura 5a). En general en las LB, LRA y el CC los niveles de Mg variaron poco durante la temporada de lluvias (Fig. 5a). En la época de sequía la concentración de Mg, de acuerdo al Kruskal Wallis difiere significativamente entre estos humedales ($H=9,85$; $p<0,008$). En la temporada de lluvias también contrastan estadísticamente ($H=8,02$; $p<$

0,02), que de acuerdo a la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney discrepan LB de LRA y de CC ($p < 0,039$, no así entre LRA y CC ($p < 0,44$). Los niveles medios de Mg en estos sistemas resultaron superiores a los hallados en lagunas de rebalse del Orinoco (Tabla 3), pero caen en los intervalos de concentración natural en cuerpos de agua dulce (Rigola, 1989; Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010), mostrados previamente.

La Figura 4b muestra los cambios de Mg durante los meses de muestreo en los pantanos herbáceos, en la cual se visualiza gran variación entre un mes y otro tanto en sequía como en lluvias. De acuerdo a la media, estos pantanos herbáceos se pueden organizar en el siguiente orden: PHRA ($4,46 \pm 1,98$ mEq Mg/L) > PHBG ($1,83 \pm 0,47$ mEq Mg/l > PHJ) ($1,04 \pm 0,93$ mEq Mg/l). En el PHJ como se indicó previamente no tenía agua o estaba seco entre abril y julio, en el cual la concentración de Mg fue mayor durante las lluvias ($2,00 \pm 0,45$ mEq/l) que en el de sequía ($0,76 \pm 0,48$ mEq/l), lapso en el cual los valores de Mg fueron más variables (Fig. 5b). En PHBG y PHRA los niveles de Mg fueron más altos en la temporada de sequía ($2,00 \pm 0,54$ mEq/l y $4,85 \pm 2,76$ mEq/l, respectivamente) en comparación a la de lluvias ($1,78 \pm 0,38$ mEq/l y $4,07 \pm 1,07$ mEq/l, respectivamente). Los niveles de Mg de PHJ y PHBG fueron superiores a los hallados por Suárez-Villasmil (2010) (Tabla 3); mientras que en PHRA resultaron mayores a los encontrados por Fedón y col. (2005), pero menores a los hallados por Gordon y col. (2001) (Tabla 3). En general los niveles de Mg de estos tres pantanos caen en el intervalo reportado por Rigola (1989) y Beita-Sandí y Barahona-Palomo (2010), citados previamente.

En los meses de sequía, con base en la prueba de Kruskal Wallis, la concentración de Mg entre estos humedales difiere estadísticamente ($H=7,7$; $p < 0,02$), que de acuerdo a la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney no difieren PHBG y PHRA ($p < 0,19$), mientras que PHJ discrepa de PHBG ($p < 0,06$) y de PHRA ($p < 0,03$). Durante las lluvias igualmente contrastan significativamente los valores de Mg entre estos humedales ($H=7,53$; $p < 0,02$), donde con base en la prueba a *posteriori* de Mann-Whitney, PHJ y PHBG difieren de PHRA ($p < 0,03$), mientras que entre PHJ y PHBG no hubo diferencias ($p < 0,88$).

En cuanto los manglares (Figura 4c), la concentración media general de Mg fue más alta en M2 con valor de $38,62 \pm 16,43$ mEq/l, en comparación al manglar M1 que fue $19,16 \pm 9,36$ mEq/l. En ambos humedales los niveles medios de Mg fueron superiores en el lapso de sequía en orden $44,16 \pm 16,90$ mEq/l en M2 y $27,68 \pm 2,91$ mEq/l en M1. En el periodo de lluvias las medias de Mg para M2 y M1 fueron $33,08 \pm 16,20$ mEq/l y $14,47 \pm 9,02$ mEq/l, respectivamente. En la época de sequía dio, de acuerdo con la prueba de Kruskal Wallis, que las concentraciones de Mg en estos manglares difieren ligeramente entre sí ($H=3,56$; $p < 0,06$), en tanto que en la de lluvias no contrastan entre sí ($H=2,55$; $p < 0,11$), quizás producto de la alta variabilidad de los datos entre los meses de muestreo (Figura 5c). En

estos ecosistemas los altos niveles de Mg, como es lógico esperar, es un indicativo de la influencia marina (Hem, 1985), y los cuales dieron más altos que los hallados en otros manglares de Venezuela (Tabla 3).

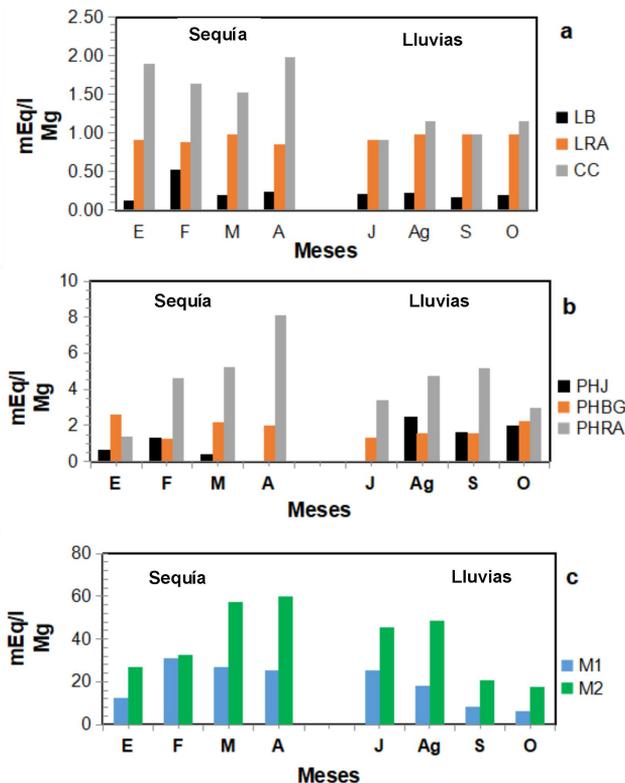


Figura 4. Concentración de magnesio (mEq/l) en a: las lagunas de Bohordal (LB) y de Río de Agua (LRA) y en el Canal de Catuaro (CC), b: pantanos herbáceos Jaramillo (PHJ), Bajos de Guayana (PHBG) y Río de Agua (PHRA), y c: manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo, abril (Sequía), julio, agosto, septiembre y octubre (Lluvias) en la península de Paria (Edo. Sucre).

En los manglares las concentraciones de magnesio mostraron similar comportamiento que el calcio, siendo mayor en la temporada de sequía, así como en los PHRA y PHBG, y el CC, que como se mencionó previamente puede asociarse a fenómenos de concentración por evaporación. Mientras que en el PHJ y en las LB y LRA los niveles de Mg resultaron más altos en el período de lluvias, quizás debido a los aportes por aguas de lluvia y escorrentía superficial.

Potasio. Los iones alcalinos más abundantes en el agua son el Na^+ y el K^+ . A pesar que la solubilidad del K es muy similar al Na, sus concentraciones en aguas superficiales son más bajas, pues tiene una capacidad migratoria débil, debido a que es fácilmente incorporado a las estructuras minerales y a que es acumulado por la biota acuática, ya que participa activamente en los procesos biológicos (Chapman y Kimstach, 1996; Nikanorov y Brazhnikova, 2009). Las aguas dulces no suelen contener más de 0,26 mEq K/l (10 mg K^+ /l), y las de mar alrededor de 10,26 mEq K/l (400 mg/l) (Rigola, 1989).

La Figura 5a muestra la concentración de K durante los meses de muestreo en las LB y LRA, y el CC. De acuerdo a los valores medios entre los meses de muestreo resultó que en LB y CC los niveles medios de K fueron relativamente similares de $0,11 \pm 0,03$ mEq K/ y $0,13 \pm 0,05$ mEq K/l, respectivamente, y mayores que en la LRA, cuya media fue de $0,04 \pm 0,01$ mEq K/l. En la LRA tanto en sequía como en lluvia, los niveles de potasio resultaron poco variables con medias de $0,04 \pm 0,00$ mEq K/ y $0,04 \pm 0,02$ mEq K/l (Figura 2a). En la LB la concentración de K en sequía ($0,09 \pm 0,03$ mEq K/l) dio menor que en lluvias ($0,12 \pm 0,02$ mEq K/l). Contrariamente en CC la media de potasio en sequía ($0,15 \pm 0,01$ mEq K/l) dio ligeramente superior que en lluvias ($0,12 \pm 0,07$ mEq K/l).

Durante los meses de sequía los niveles de K entre estos humedales difieren estadísticamente ($H=9,12$; $p<0,007$). En tanto que en la época de lluvias contrastan ligeramente ($H=5,07$; $p<0,08$), que de acuerdo con la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney sólo discrepan las LB y LRA ($p<0,03$). Las concentraciones de K en la LRA caen en los intervalos reportados para lagunas de rebalse del Orinoco, y aunque son sistemas bien distintos también se comparan con los hallados en una sabana inundable (Apure) y con un pantano herbáceo en Miranda (Tabla 3). En tanto que en LB y CC no superan los concentraciones usuales en ambientes de agua dulce de 0,26 mEq K/l (10 mg K^+ /l) (Rigola, 1989) mostrados previamente.

La concentración de potasio entre los pantanos herbáceos varía ampliamente entre los meses de muestreo, como se visualiza en la Figura 5b. En las medias generales más bajas se determinaron en PHJ ($0,19 \pm 0,24$ mEq K/l) seguido de PHBG ($0,20 \pm 0,13$ mEq K/l), y por último PHRA ($0,36 \pm 0,22$ mEq/l). En el PHRA durante la sequía la media fue mayor ($0,58 \pm 0,06$ mEq K /l) en comparación con la de lluvias ($0,20 \pm 0,11$ mEq K /l). Contrariamente en PHJ y PHBG los niveles de K fueron más altos en los meses de lluvia con medias de $0,33 \pm 0,28$ mEq K /l y $0,22 \pm 0,18$ mEq K /l, respectivamente. En sequía las medias de potasio para PHJ y PHBG fueron en orden $0,05 \pm 0,04$ mEq/l y $0,19 \pm 0,08$ mEq/l.

Las concentraciones de potasio entre estos pantanos durante la sequía difieren significativamente ($H=9,07$; $p<0,01$), que de acuerdo a la prueba *a posteriori*, PHJ contrasta de PBG y PHRA ($p<0,03$), no así entre PHBG y

PHRA ($p < 0,08$). En los meses de lluvia los valores de potasio entre estos humedales no se diferencian significativamente ($H=0,27$; $p < 0,88$), quizá producto de la alta variabilidad en los datos (Figura 5b), evidenciado por las altas desviaciones estándares. Los niveles de potasio en estos pantanos herbáceos se encuentran en los intervalos reportados tanto para el estado Sucre (Fedón *y col.*, 2005; Gordon *y col.*, 2001) como en Miranda (Suárez-Villasmil, 2010) (Tabla 3).

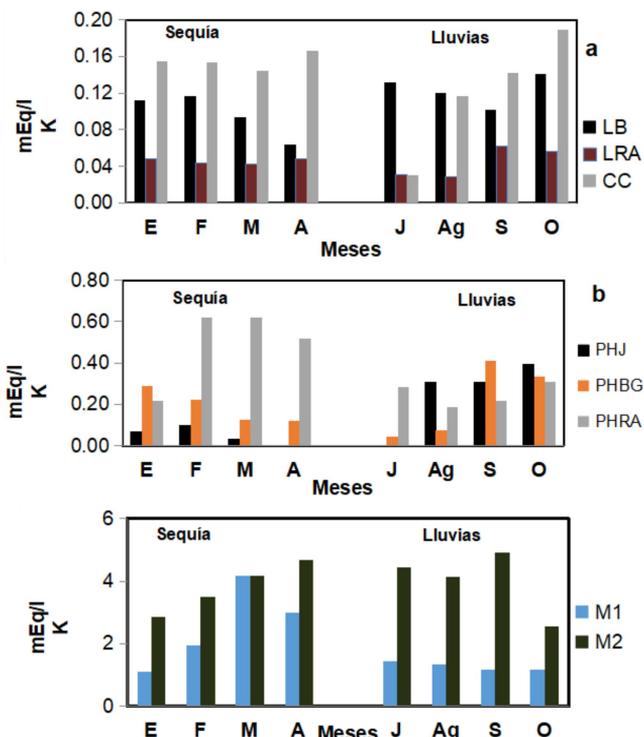


Figura 5. Concentración de potasio (mEq/l) en a: las lagunas de Bohordal (LB) y de Río de Agua (LRA) y en el Canal de Catuaro (CC), b: pantanos herbáceos Jaramillo (PHJ), Bajos de Guayana (PHBG) y Río de Agua (PHRA), y c: manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo, abril (Sequia), julio, agosto, septiembre y octubre (Lluvias) en la península de Paria (Edo. Sucre).

La Figura 5c, muestra la concentración de potasio durante los meses de muestreo para los manglares M1 y M2, y en la cual se puede observar la variabilidad de los datos. De acuerdo a los valores medios resultaron más altos en el M2 ($4,05 \pm 1,10$ mEq K/l) que en el M1 ($1,93 \pm 1,10$ mEq K/l). En ambos humedales la concentración de K fue mayor en la época de sequía para M1 de $3,04 \pm 1,10$ mEq K/l y para M2 de $4,11 \pm 0,59$ mEq K/l, sin

embargo no difieren significativamente ($H=1,71$; $p<0,19$). En el lapso de lluvias las medias de K para M1 y M2 fueron $1,29\pm 0,13$ mEq K/l y $4,01\pm 1,02$ mEq K/l, respectivamente, y los cuales discrepan estadísticamente ($H=5,4$; $p<0,02$) durante esa temporada. Estos valores de K en estos manglares son superiores a los hallados por Barboza y col. (2006) (Tabla 3).

En ambos manglares la concentración de potasio fue mayor en la época de sequía, con similar comportamiento que el calcio y magnesio, así como también en el CC, y en el PHRA. Contrariamente en la LB, los PHJ y PHBG los niveles de K fueron superiores durante lluvias. Mientras que en LRA no variaron en el lapso de muestreo.

Sodio. El ión sodio suele estar asociado con el ión cloruro y sus concentraciones en aguas naturales superficiales varían de manera considerable dependiendo de las condiciones geológicas locales, descargas de aguas residuales. El contenido en aguas dulces suele estar entre $0,04$ mEq Na^+/l (1mg/l) y $6,52$ mEq Na^+/l (105mg/l) (Rigola, 1989; Chapman y Kimstach 1996; Beita-Sandi y Barahona-Palomo, 2010). Muchas aguas superficiales, incluyendo los que reciben aguas residuales tienen concentraciones muy por debajo de $2,17$ mEq Na^+/l (50mg/l). Las aguas de mar contienen alrededor de 435 mEq Na^+/l ($10,000\text{mg/l}$) (Chapman y Kimstach, 1996).

La concentración de Na en las lagunas LB y LRA y en el CC durante los muestreos varía ampliamente (Figura 6a). De acuerdo con la media general, éstas disminuyen en el siguiente orden: CC ($1,88\pm 0,58$ mEq Na^+/l) > LRA ($1,26\pm 0,16$ mEq Na^+/l) > LB ($0,23\pm 0,07$ mEq Na^+/l). En CC la media de sodio fue más alta en los meses de sequía ($2,39\pm 0,21$ mEq Na^+/l) que en lluvia ($1,36\pm 0,20$ mEq Na^+/l). Contrariamente en LRA la media de Na fue más alta en lluvia ($1,37\pm 0,17$ mEq Na^+/l) que en sequía ($1,15\pm 0,04$ mEq Na^+/l). En la LB la concentración de sodio es relativamente similar en ambas estaciones (sequía: $0,25\pm 0,08$ mEq Na^+/l ; lluvias: $0,20\pm 0,07$ mEq Na^+/l). En la época de sequía, los valores de sodio de estos humedales difieren significativamente entre ellos ($H=9,99$; $p<0,006$). En los meses de lluvias también discrepan estadísticamente ($H: 7,5$; $p<0,02$), que con base a la prueba a *posteriori*, LB se diferencia de LRA y de CC ($p<0,03$), pero estos últimos no discrepan entre sí ($p<0,88$). Los niveles de sodio en la LB caen en los intervalos reportados en lagunas de rebalse del Orinoco, no así para la LRA y en CC (Tabla 3).

La Figura 6b muestra los cambios en la concentración de Na en los humedales herbáceos durante los muestreos. Con base a la media general los valores más altos se hallaron en PHRA ($10,97\pm 2,89$ mEq Na^+/l), seguido de PHJ ($4,25\pm 2,83$ mEq Na^+/l), y luego PHBG ($3,85\pm 0,88$ mEq Na^+/l). En estos humedales las medias de Na fueron más alta en los meses de lluvia, que en orden fueron: PHRA ($11,57\pm 2,94$ mEq Na^+/l), PHJ ($6,51\pm 1,96$ mEq Na^+/l) y PHBG ($4,34\pm 0,99$ mEq Na^+/l). La prueba de

Kruskal Wallis indicó que la concentración de Na en estos pantanos difieren significativamente durante las lluvias (H: 6,73; $p < 0,03$), sin embargo, la prueba *a posteriori* dio que PHJ y PHBG no discrepan significativamente ($p < 0,67$), pero se diferencian de PHRA ($p < 0,06$ y $p < 0,03$, respectivamente). En los meses de sequía los valores de Na mayores se hallaron en orden: PHRA ($10,38 \pm 3,15$ mEq Na⁺/l), PHBG ($3,37 \pm 0,46$ mEq Na⁺/l) y PHJ ($1,99 \pm 0,96$ mEq Na⁺/l). La prueba Kruskal Wallis dio que los niveles de Na en estos pantanos difieren significativamente en la época de sequía (H=9,3; $p < 0,009$). Los valores de sodio en el PHRA son comparables a los hallados por Fedón (2005) (Tabla 3), no así en los PHBG y PHJ los cuales resultaron menores, pero caen en los intervalos para ambientes de agua dulce que usualmente están entre 0,04 mEq Na⁺/l y 6,52 mEq Na⁺/l (Rigola, 1989; Chapman y Kimstach, 1996; Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010).

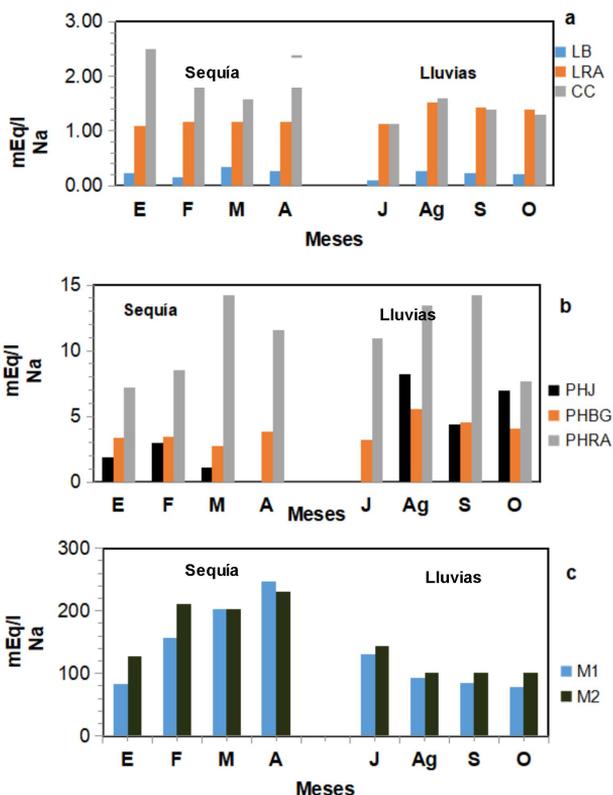


Figura 6. Concentración de sodio (mEq/l) en a: las lagunas de Bohordal (LB) y de Río de Agua (LRA) y en el Canal de Catuaro (CC), b: pantanos herbáceos Jaramillo (PHJ), Bajos de Guayana (PHBG) y Río de Agua (PHRA), y c: manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo, abril (Sequia), julio, agosto, septiembre y octubre (Lluvias) en la península de Paria (Edo. Sucre).

La Figura 6c, muestra los cambios temporales de la concentración de Na en los manglares M1 y M2 a través de los meses de muestreo, la cual denota que en sequía se encuentran las medias más altas que fueron para M1: 172 ± 70 mEq Na⁺/l y para M2: 193 ± 46 mEq Na⁺/l. En la época de lluvias los valores medios de sodio fueron en M1: 97 ± 23 mEq Na⁺/l y en M2: 112 ± 21 mEq Na⁺/l. La prueba de Kruskal Wallis dio que los valores no difieren significativamente ni en los meses de sequía ($H=0,19$; $p<0,66$) ni en los de lluvia ($H=2,11$; $0,15$). A lo largo de los meses de muestreo, ambos manglares mostraron cambios similares en la distribución de la concentración de Na (Figura 7c), cuyas medias generales fueron: 134 ± 63 mEq Na⁺/l y 152 ± 54 mEq Na⁺/l para M1 y M2, respectivamente. Las concentraciones de sodio en estos manglares están muy por debajo de las aguas de mar (Chapman y Kimstach, 1996).

En general en los manglares las concentraciones de Na mantienen la misma tendencia que el Ca, Mg, y K, los cuales dieron más elevados que en la temporada de sequía; en el CC también se hallaron las concentraciones de sodio más altas durante la sequía. Por su parte, en LRA y en los pantanos herbáceos los valores tienden a ser altos en lluvias, con poca variación en LB durante el período de muestreo.

Aniones. Cloruros. El ion cloruro (Cl⁻) 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), y debido a su alta solubilidad presenta pocas reacciones de precipitación y solubilización (Beita-Sandí y Barahona-Palomo, 2010). En aguas dulces prístinas generalmente las concentraciones de cloruros son inferiores a 0,28 mEq Cl⁻/l (10 mg Cl⁻/l), e incluso menos de 0,06 mEq Cl⁻/l (2-mg/l), pero en general las aguas dulces contienen entre 0,28 y 7 mEq Cl⁻/l (10 y 250 mg/l) (Chapman y Kimstach, 1996), mientras que el agua de mar hay alrededor de 563,38 mEq Cl⁻/l (20000 mg Cl⁻/l (Rigola, 1989).

La Figura 7a muestra los cambios en la concentración de cloruro durante los meses de muestreos en las LB y LRA y el CC. En estos ambientes las medias de menor a mayor fueron en LB ($0,23 \pm 0,06$ mEq Cl⁻/l), LRA ($1,03 \pm 0,38$ mEq Cl⁻/l) y CC ($1,14 \pm 0,49$ mEq Cl⁻/l). En la temporada de sequía los niveles medios de cloruro fueron menores en LB ($0,27 \pm 0,05$ mEq Cl⁻/l) y superiores en LRA ($1,22 \pm 0,43$ mEq Cl⁻/l) y en CC ($0,96 \pm 0,26$ mEq Cl⁻/l). La prueba de Kruskal Wallis dio que difieren estadísticamente ($H=8,38$; $p<0,02$), y la prueba *a posteriori* arrojó que LRA y CC no contrastan significativamente ($p<0,19$), en tanto que LB discrepa de LRA y CC ($p<0,03$). En los meses de lluvia la concentración mayor de cloruro se determinó en CC ($1,32 \pm 0,64$ mEq Cl⁻/l), luego le siguen LRA ($0,83 \pm 0,24$ mEq Cl⁻/l) y LB ($0,19 \pm 0,03$ mEq Cl⁻/l); en estos meses igualmente se diferencian significativamente ($H=8,35$; $p<0,02$), pero los niveles de cloruro en LRA y CC no discrepan estadísticamente ($p<0,19$), no así LB respecto LRA y CC ($p<0,03$). Las concentraciones de cloruros en

estos ambientes resultaron superiores a los de lagunas de rebalse del Orinoco (Tabla 3); sin embargo se ubican en los intervalos reportados para ambientes de agua dulce antes citados (Chapman y Kimstach, 1996).

En los humedales PHJ, PHBG y PHRA), los cambios estacionales en la concentración de cloruro se muestra en la figura 7b, cuyas medias durante los muestreos en orden fueron: PHRA ($6,41 \pm 2,85$ mEq Cl⁻/l), PHBG ($3,78 \pm 1,34$ mEq Cl⁻/l) y PHJ ($3,69 \pm 1,87$ mEq Cl⁻/l). Tanto en PHJ como en PHRA las medias de cloruro en la época de lluvias resultaron más altas ($5,07 \pm 2,07$ mEq Cl⁻/l y $8,70 \pm 1,60$ mEq Cl⁻/l, respectivamente) en comparación a la de sequía ($2,31 \pm 0,70$ mEq Cl⁻/l y $4,13 \pm 1,59$ mEq Cl⁻/l, respectivamente). Contrariamente en el PHBG la media de cloruro fue mayor en sequía ($2,00 \pm 0,54$ mEq Cl⁻/l) que en lluvia ($1,78 \pm 0,38$ mEq Cl⁻/l).

La prueba de Kruskal Wallis dio que los valores de cloruro durante los meses de lluvia en estos humedales discrepan estadísticamente ($H=7,42$; $p<0,02$), que con base a la prueba a *posteriori* PHJ y PHBG no se diferencian entre sí ($p<0,89$), pero discrepan de PHRA ($p<0,03$). En la temporada de sequía los niveles de cloruro en estos pantanos no contrastan significativamente entre sí ($H=3,57$; $p<0,17$). En estos humedales las concentraciones de cloruros resultaron menores a los hallados en otros pantanos herbáceos del estado Sucre (Tabla 3), pero caen en los intervalos reportados por Chapman y Kimstach (1996), citados antes.

Respecto a los manglares M1 y M2, la Figura 7c denota que las mayores concentraciones de cloruro se determinaron en el periodo de sequía con valores medios para M1 de 233 ± 110 mEq Cl⁻/l y para M2 de 238 ± 87 mEq Cl⁻/l. En la temporada de lluvias fueron para M1 y M2 en orden de 117 ± 87 mEq Cl⁻/l y 198 ± 111 mEq Cl⁻/l. Ni en la temporada de sequía ni en la de lluvias los niveles de cloruros en M1 y M2 discrepan estadísticamente ($H=0,33$; $p<0,56$; $H=1,35$; $p<0,25$, respectivamente). Durante todo el lapso de muestreo las concentraciones medias en estos manglares fueron para M1 de 175 ± 111 mEq Cl⁻/l y para M2 de 218 ± 95 mEq Cl⁻/l. En estos manglares los valores de cloruros, como era de esperarse, están muy por debajo de las concentraciones en agua de mar (Rigola, 1989).

Temporalmente las concentraciones de cloruros al igual que los cationes dependieron de las características geomorfológicas propias de cada humedal. En este sentido, en LB no varió significativamente durante los meses de muestreo, con valores medios menores al límite inferior para cuerpos de agua dulce (Chapman y Kimstach, 1996). Los niveles medios de cloruros en PHJ, PHRA y CC caen en los intervalos reportados para sistemas de agua dulce (Chapman y Kimstach, 1996), y resultaron más elevados en la temporada de lluvias, lo cual puede explicarse por las deposiciones atmosféricas, aportes por aguas subterráneas con altos niveles de cloruros (Granato *y col*, 2015) o se ven afectadas por exposición

al spray salino en agua de lluvia movida por el viento (Hem, 1985). Contrariamente en los manglares, PHBG y LRA presentaron mayores niveles de cloruro en la temporada de sequía, lo cual puede asociarse a concentración por evaporación (Granato y col., 2015).

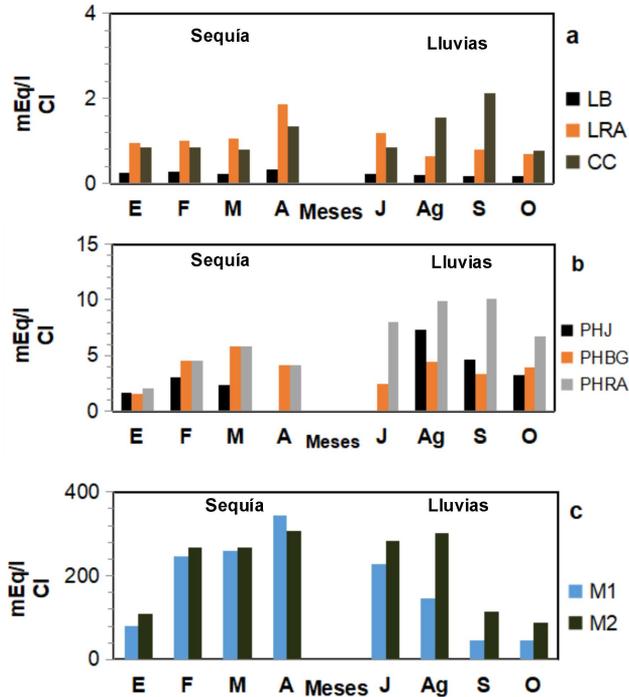


Figura 7. Concentración de cloruro (mEq/l) en a: las lagunas de Bohordal (LB) y de Río de Agua (LRA) y en el Canal de Catuaro (CC), b: pantanos herbáceos Jaramillo (PHJ), Bajos de Guayana (PHBG) y Río de Agua (PHRA), y c: manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo, abril (Sequía), julio, agosto, septiembre y octubre (Lluvias) en la península de Paria (Edo. Sucre).

Sulfatos. El sulfato naturalmente presente como SO_4^{2-} , se origina por deposiciones atmosféricas de aerosoles marinos, lavado de compuestos de azufre, descargas industriales y la precipitación, y añaden cantidades significativas de sulfato a las aguas superficiales. En aguas naturales la concentración de sulfato usualmente está entre 0,04 y 1,67 mEq SO_4^{2-} /l (2 y 80 mg/l), aunque puede exceder a los 20,82 mEq SO_4^{2-} /l (1000 mg/l) cerca de descargas industriales o en regiones áridas donde estén presente minerales ricos en sulfato (Chapman y Kimstach, 1996). En el agua de mar la concentración de sulfato puede estar cerca de 62,46 mEq SO_4^{2-} /l (3000 mg/l) (Rigola, 1989).

En las aguas de la LB el sulfato no se detectó en los meses de lluvia, y en los en sequía se mantuvo constante, con una media de $0,02 \pm 0,00$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$. En la LRA las medias generales de sulfato fueron superiores ($2,33 \pm 0,36$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$) que en el CC ($1,01 \pm 0,31$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$), lo cual se visualiza en la Figura 8a. En ambos humedales los valores de sulfato fueron mayores en los meses de lluvia (Fig. 8a) con medias para la LRA y el CC de $2,09 \pm 0,31$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ y $1,27 \pm 0,17$, respectivamente. En sequía las medias de sulfato estuvieron en orden para la LRA y el CC de $1,63 \pm 0,18$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ y $0,74 \pm 0,11$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$, respectivamente. La prueba de Kruskal Wallis dio que las concentraciones de sulfato difieren significativamente tanto en los meses de sequía ($H=6,4$; $p < 0,02$) con en los de lluvia ($H=5,4$; $p < 0,02$). Los niveles de sulfato en la LB coinciden con los intervalos hallados en lagunas de rebalse del Orinoco (Tabla 3), no así en la LRA y el CC en los cuales incluso son mayores a los considerados usuales en ambientes de agua dulce (Chapman y Kimstach, 1996), quizás por aporte de aguas subterráneas o posiblemente por estar ubicados sobre un sustrato de origen fluvio-marino.

En los pantanos PHJ, PHBG, y PHRA los niveles de sulfato fueron superiores en los meses de lluvia, con concentraciones variables durante esos meses (Figura 8b), con medias en orden de menor a mayor: PHBG ($1,92 \pm 1,44$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$), PHJ ($2,42 \pm 0,32$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$) y PHRA ($3,41 \pm 0,49$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$). En sequía las medias de sulfato para PHJ, PHBG y PHRA fueron $1,6 \pm 0,46$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$, $1,04 \pm 0,84$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$, y $1,00 \pm 0,23$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$, respectivamente. En la época de lluvias los niveles de sulfato difieren estadísticamente ($H=6,11$; $p < 0,05$), y de acuerdo a la prueba a *posteriori* de Mann Whitney discrepan PHJ y PHBG de PHRA ($p < 0,04$; $p < 0,06$, respectivamente). En sequía los valores de sulfato entre estos humedales no difieren significativamente ($H=1,19$; $p < 0,55$), posiblemente debido a la gran variabilidad de los datos en ese período. En general las medias de sulfato en sequía fueron: $1,48 \pm 1,19$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ para PHBG, $1,79 \pm 0,77$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ para PHJ y $2,21 \pm 1,34$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ para PHRA. Las concentraciones de sulfato en estos humedales están por debajo de los reportados por Fedón *y col.* (2005) y Gordon *y col.* (2001) en pantanos herbáceos del estado Sucre (Tabla 3).

Los cambios estacionales en las concentraciones de sulfato para los manglares M1 y M2 se muestran en la Figura 8c, en la cual se denota que fueron más altas en sequía con medias de $3,58 \pm 1,46$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ y $4,02 \pm 0,95$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$, respectivamente, y difieren significativamente entre sí ($H=7,5$; $p < 0,02$). En los meses de lluvia igual discrepan estadísticamente ($H=8,4$; $p < 0,02$), con medias para M1 de $2,01 \pm 0,49$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ y para M2 de $2,33 \pm 0,43$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$. La media general de sulfato entre todos los meses de muestreo para los manglares fue de mayor a menor para M2 de $3,17 \pm 1,13$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$ y para M1 de $2,80 \pm 1,31$ mEq $\text{SO}_4^{2-}/\text{l}$.

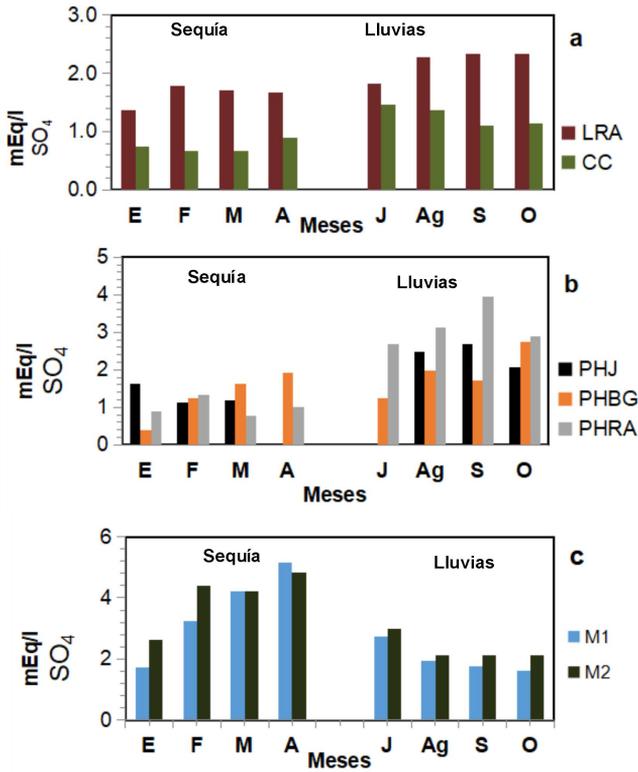


Figura 8. Concentración de sulfato (mEq/l) en a: la laguna de Río de Agua (LRA) y en el Canal de Catuaro (CC), b: pantanos herbáceos Jaramillo (PHJ), Bajos de Guayana (PHBG) y Río de Agua (PHRA), y c: manglares de Irapa (M1) y de Yaguaraparo (M2) durante los meses enero, febrero, marzo, abril (Sequía), julio, agosto, septiembre y octubre (Lluvias) en la península de Paria (Edo. Sucre).

La concentración de sulfato dependió del sistema en cuestión; así en la LB no se detectó en lluvias y su concentración en sequía ésta muy por debajo de las valores mínimos usuales en aguas naturales (Chapman y Kimstach, 1996). En los pantanos herbáceos, en CC y LRA los niveles de sulfato fueron mayores en lluvias, lo cual puede deberse a los aportes por deposiciones atmosféricas de aerosoles marinos y la precipitación que añade cantidades significativas de sulfato a las aguas superficiales (Chapman y Kimstach, 1996). Contrariamente, en los manglares al igual que con los cationes y cloruros los valores de los sulfatos fueron más altas en sequía, lo que como se indicó previamente para estos ecosistemas puede asociarse a concentración por evaporación (Granato y col., 2015).

Correlación, análisis de agrupamiento y análisis de componentes principales entre las variables fisicoquímicas. La Tabla 6 muestra los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) que se calcularon con base en las medias generales las variables fisicoquímicas. En ésta se denota que el pH solo estuvo relacionado significativamente con el calcio. La salinidad y la conductividad estuvieron altamente correlacionadas, las que a su vez estuvieron vinculadas con los cationes y aniones, principalmente con potasio, sodio, cloruro y sulfato. Las correlaciones mayores ocurrieron entre el potasio, sodio y cloruro. Entre los cationes la menor relación se dio entre el potasio y el calcio; este último tuvo su mayor correlación con el sulfato (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre las variables fisicoquímicas. Valores debajo de la diagonal corresponden a los coeficientes de correlación r_s y por encima el nivel de significancia. Cond- (Conductividad); Sal (Salinidad).

	pH	Cond	Sal	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ⁻
pH		0,59	0,5	0,76	0,05	0,4	0,59	0,51	0,12
Cond	0,23		0,0001	0,0004	0,03	0,002	0,00005	0,0004	0,007
Sal	0,28	0,99		0,002	0,018	0,003	0,0001	0,0005	0,005
K ⁺	0,13	0,95	0,93		0,05	0,0004	0,0004	0,0004	0,05
Ca ⁺⁺	0,73	0,79	0,81	0,74		0,007	0,03	0,01	0,002
Mg ⁺⁺	0,35	0,93	0,91	0,95	0,86		0,002	0,0004	0,03
Na ⁺	0,23	1	0,99	0,95	0,79	0,93		0,0004	0,007
Cl ⁻	0,28	0,98	0,97	0,98	0,83	0,98	0,98		0,01
SO ₄ ⁻	0,61	0,86	0,9	0,74	0,93	0,79	0,86	0,83	

Con base en las características fisicoquímicas de las aguas de estos humedales se realizó un análisis de agrupamiento (Figura 9), donde se visualizan dos grupos; por un lado el de los manglares bien diferenciados entre sí, y el otro compuesto por los pantanos herbáceos, las lagunas y el canal. En este último se diferencian dos subgrupos más homogéneos: uno formado por LRA y CC y otro que agrupa a PHJ y PHBG. La LB y PHRA se separan de los anteriores.

A partir de la diferenciación clara de los manglares con respecto a los otros humedales mostrada en la Figura 9, se hizo un análisis de los componentes principales (ACP) sin estos ambientes (Figura 10). En este ACP no se incluyó la salinidad y la conductividad, ya que sus altos valores de correlación (Tabla 6) no arrojaron mayor información al análisis. El ACP mediante una matriz de correlación dio que dos componentes explican el 93,88% de la varianza total. El primero incorporó el 75,90 % y el segundo el 17,97%. Sobre el primer componente se visualiza un gradiente en las condiciones fisicoquímicas del agua, relacionado positivamente con los cationes y aniones, separándose el PHRA, caracterizado por concentraciones más altas de estos elementos químicos, del resto de los humedales. El componente 2 se vinculó positivamente con el pH (0,81 de correlación), y luego con el calcio

(0,49 de correlación). En la dirección de este componente también se configura un gradiente de pH, de modo que la LRA se caracteriza por valores más altos de pH y de calcio, luego le siguen el CC, los PHBG y PHJ, y por último LB bien distinta al resto, la cual tuvo valores menores de pH y concentraciones mínimas de cationes y aniones.

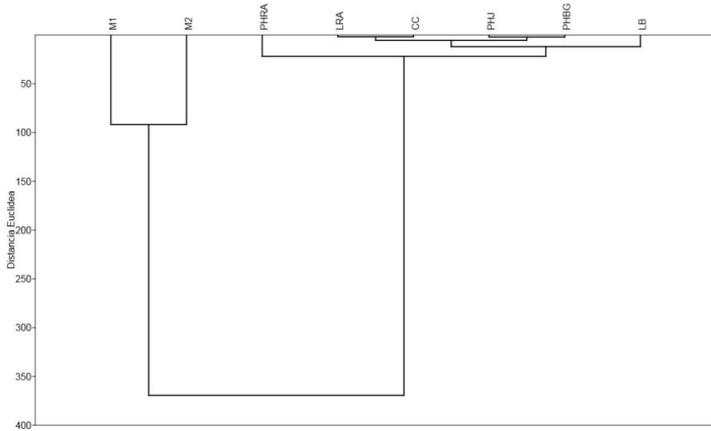


Figura 9. Agrupamiento de los humedales muestreados en la península de Paria (Sucre, Venezuela), respecto a las variables fisicoquímicas de las aguas (Distancia Euclídea, Pares no pesados - Promedio del grupo).

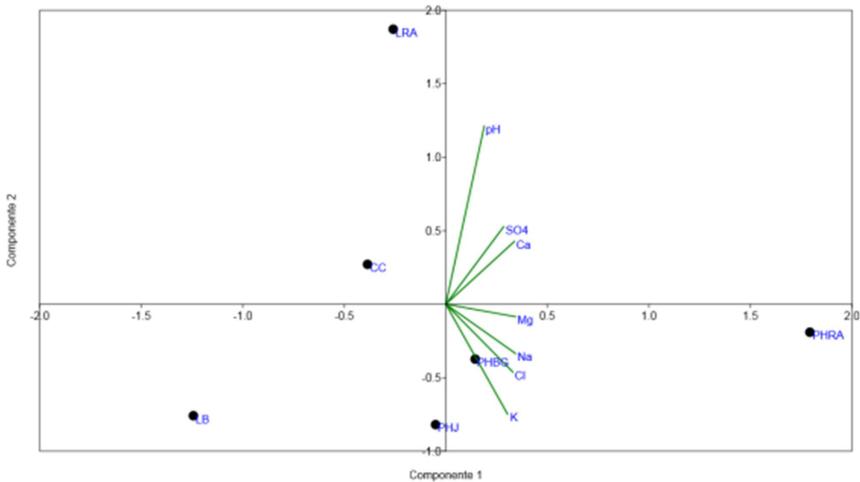


Figura 10. Ordenamiento de los humedales muestreados sobre los dos primeros ejes de un Análisis de los Componentes Principales (ACP) con relación a las variables ambientales: pH; Cationes (Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺) y aniones (Cl⁻ y SO₄⁻²).

Análisis espacial. La Tabla 7 muestra la matriz de las distancias entre las localidades de los sitios estudiados. Al analizar estos valores en función de los resultados del análisis de agrupamiento y el ACP respecto a las variables fisicoquímicas, se observa que los ambientes que conforman grupos, no necesariamente guardan una posición contigua. El análisis de agrupamiento (Figura 9) separa muy bien dos categorías entre los humedales estudiados, la primera es el de los manglares o humedales en ambientes salobres con una vegetación dominada por especies de mangle y en segundo término, la categoría de humedales en ambientes de agua dulce, con una gran heterogeneidad entre ellos. Este segundo grupo presenta a su vez un elemento muy disímil la LB y luego una ramificación que define dos nuevos subgrupos, tal que quedan más cercanos, o relativamente similares, la dupla de pantanos herbazales PHBG y PHJ y al otro extremo un subgrupo de LRA y CC.

Tabla 7. Matriz de distancias (km) entre los humedales estudiados en la península de Paria.

	Código	CC	LB	LRA	PHRA	PHBG	PHJ	M2	M1
Catuaro	CC	0							
Laguna Bohordal	LB	16,218	0						
Laguna Río de Agua	LRA	11,073	5,687	0					
Río de Agua	PHRA	3,947	12,561	7,525	0				
Bajos de Guayana	PHBG	12,998	3,574	3,074	9,521	0			
Quebrada Jaramillo	PHJ	35,365	19,164	24,905	31,435	22,469	0		
Yaguaraparo	M2	30,135	14,32	15,106	26,048	17,598	6,687	0	
Irapa	M1	51,478	35,169	40,749	44,475	38,371	22,179	16,073	0

L: laguna; PH: pantano; M: manglar

Así resalta que el primer grupo, de los manglares M2 y M1 distan entre sí 22,18 km, lo cual implica que pertenecen a espacios geográficos distintos, pero que conforman ecosistemas muy similares al considerar el tipo de vegetación dominante. Sin embargo, presentan dinámica y condiciones ambientales diferentes; mientras el manglar M2, un humedal, con salinidad promedio de $16,33 \pm 2,80 \text{ ‰}$, más de 6 ‰ mayor que en M1, pero además, sus funcionamientos como sistema difieren significativamente en la época de lluvia, por su posición en la estructura de paisajes. El manglar M2 se configura como tipo franja en la desembocadura del río Yaguaraparo, en las aguas del golfo de Paria, por lo que la dinámica de este río juega un papel muy importante en el funcionamiento del mismo, manteniéndolo como un ambiente salobre que fluctúa entre meso y polihalino. En cambio M1 es un manglar de cuenca, cuya funcionalidad es totalmente distinta, no tiene conexión aparente directa al mar, está en una posición topográfica más alta, encajado en un eje de drenaje que obviamente alimenta con su escorrentía durante la época de lluvias, imponiendo una dinámica diferente que redonda en las especies que configuran las comunidades que la pueblan, y que explotan hábitats diferentes al del estuario que se configura en M2. El mismo efecto se aprecia al revisar los valores de conductividad, altamente asociados, y de pH, de modo que M1 se configura como un ambiente mesohalino.

En general, el segmento de costas entre ambos manglares define un trecho intermedio de ambientes salobres, aun cuando los humedales ubicados en dicho tramo, puedan presentar diferencias importantes entre ellos. En dirección Este (Figura 3), los ambientes se van tornando netamente marinos y corresponden a humedales determinados por el tipo de costa marina, de acantilados y playas arenosas, con gran influencia del ritmo de las mareas, en la medida que la costa se aproxima al extremo abierto de la Boca de Dragón.

En sentido Oeste (Figura 3), los seis ambientes restantes estudiados, comienzan a tener una mayor influencia de los caños, ríos y pantanos que conforman el delta del río San Juan, y de pequeños cauces que drenan en sentido Norte-Sur, los humedales son en contraste, de agua dulce. Al considerar las lagunas, canales y herbazales, encontramos cuerpos de agua dulce, influenciados por la posición de cada humedal sobre las geoformas en este nuevo sentido Norte-Sur, las características morfológicas del cuerpo de agua y el conjunto de condiciones definidas por los parámetros ambientales. Así por ejemplo, el PHJ está sobre el segmento calificado como ambientes salobres, pero muy alejado de la costa de golfo y constituye un humedal muy somero e intermitente, esto es, logra desecarse o quedar a capacidad de campo durante la estación de seca. Sin embargo, es más parecido en su dinámica funcional al PHBG, según se observa en la Figura 11, ya que el primero se ubica entre un ambiente de agua dulce y ligeramente oligohalino y el segundo de agua dulce por sus valores de salinidad durante todo el año, a pesar que entre ambos distan 31,44 km (Tabla 7). También coinciden en que pueden llegar a secarse durante la época seca. No obstante, PHBG mantuvo una lámina de agua durante todo el año, lo que pareciera indicar que posee mayor estabilidad como cuerpo de agua con moderada variabilidad en la profundidad del agua. Mientras que el PHRA (humedal oligohalino) es característico, ya que en él, hay un manejo (intervención humana) permanente, dado se usa para el pastoreo programado de rebaños bufalinos.

Igualmente, la LRA y el CC son cuerpos de agua dulce, solo los separan 11,1 km, y aparecen más cercanamente clasificados (Figura 9). Aquí nuevamente la actividad humana marca la diferencia, ya que CC es utilizado para riego, no obstante, pueden considerarse bastante similar a LRA ya que mantienen aguas transparentes con buena profundidad durante todo el año. Más distante en el diagrama de ordenamiento (Figura 10) aparece LB, la cual parece ser la más conspicua de los humedales analizados, sus aguas son oscuras y sus orillas está sombreadas por árboles y muestra grandes diferencias con los humedales más cercanos (PHBG y LRA) según la matriz de distancias (Tabla 7).

En términos generales, el análisis espacial refuerza y confirma los resultados obtenidos por el dendrograma de distancia Euclídea (Figura 9) y análisis de los componentes principales (ACP) (Figura 10), permitiendo

interpretar las diferencias entre ellos, al establecer las posiciones relativas de estos humedales en estudio. Al observar la distribución espacial de los distintos humedales, ellos se alinean primeramente sobre un eje horizontal, el cual presenta un gradiente de salinidad que va de ambientes marinos en el extremo oriental, hacia ambientes continentales de agua dulce, en el vértice occidental que forma la desembocadura del río San Juan en las aguas del golfo de Paria, intermediado por un segmento de ambientes salobres, que alcanza a influenciar cuerpos de agua dulce. Simultáneamente, se puede reconocer un segundo gradiente, esta vez, Norte-Sur, desde las zonas montañosas y bajas colinas bajas hacia la costa del golfo de Paria que responde más a la geomorfología de la superficie, la forma y contorno del vaso que forma el humedal y el conjunto de condiciones fisicoquímicas del agua, sin dejar de observar cambios en los patrones de estructura y funcionamiento de estos sistemas, debido a la actividad antrópica que cambia los usos de la tierra.

Aproximadamente, la península de Paria abarca unos 2.765 km² hasta su extremo más oriental en la Boca de Dragón, los ambientes analizados en el presente estudio comprenden la zona de humedales localizados sobre la llanura fluvio-marina de su vertiente sur. En ella se encierra una poligonal de aproximadamente 1.698 km², incluyendo ambas vertientes, lo que representa el 62% de la superficie total. En ella se han formado estos humedales en áreas de bajas pendiente que varían entre 0 y 5% (Delgado *y col.*, 2003b). Sin duda, estos humedales deben ser el centro de la actividad de conservación para garantizar la sustentabilidad del ecosistema total.

Composición general de la vegetación. El Anexo 1 muestra el catálogo de especies de plantas correspondiente al inventario general de la vegetación en los humedales muestreados en la península de Paria (Edo. Sucre, Venezuela) organizadas de acuerdo al grupo taxonómico: Dicotiledóneas (Dicots); Monocotiledóneas (Monocots) y Pteridofitas (Pterids) (Monolitos y Licofitos), familia, especie y forma de crecimiento (FC): Árbol (A), Arbusto (Ar), Trepadora (T), Sufrutice (S); Hierbas (H); Hierba anual (HA); Hierba perenne (HP), y por forma de vida (FV): Fanerofita (F), Camefita (C); Flotante arraigada (FA); Geófito (G); Emergente (E); Sumergida (Su); Flotante libre (FL), Flotante arraigada (FA).

En total se inventariaron 99 especies, distribuidas en 37 Dicots, 57 Monocots, y tres Pteridofitas (Pterids) (Tabla 8). Las Dicots estuvieron repartidas en 23 familias (1,61 especies/familia), de las cuales 15 tenían una especie, seis dos especies, una con tres especies; en este grupo taxonómico las Onagraceae fue la familia de mayor riqueza de especies (Tabla 8). Las 59 especies de Monocots estuvieron distribuidas en 12 familias (4,9 especies/familia), con nueve familias con una especie; en este grupo las Cyperaceae, seguidas de las Poaceae y Araceae fueron las de mayor número de especies (Tabla 8). En cuanto a las Pterids estuvo representado por tres familias, cada una con una especie (Tabla 8).

En términos generales, al cotejar con otros humedales, la dominancia del grupo taxonómico de las Monocots, principalmente de las familias Cyperaceae, y Poaceae, coincide con lo hallado por Gordon (1998a, 2000), Terneus (2002), Momul y col. (2010), Schmidt-Mumm y Vargas (2012), Suárez-Villasmil y col. (2015), Gordon (2016), Gordon y col. (2017), en distintos humedales de Suramérica, lo que se atribuye a la capacidad de adaptación de este grupo a ambientes inestables, donde son frecuentes los cambios estacionales en la profundidad del agua (Terneus, 2002). Kotze y O'Connor (2000) y Sieben y col. (2010) en humedales del Sur de África hallaron la dominancia de Poaceae y Cyperaceae, cuyas características morfológicas de hábitos graminoide se ha señalado que quizás actúan como una matriz que posibilita la creación de nichos para otras especies de plantas (Kotze y O'Connor, 2000).

La Tabla 9 muestra el resumen de la riqueza de especies (Spp.) en relación a la forma de crecimiento (FC) y de vida (FV). Respecto a las formas de crecimiento (FC), las 99 especies estuvieron distribuidas en cinco especies de árboles, dos arbustos, una trepadora, 12 sufrútices, y 79 especies hierbas, las cuales constituyeron el grupo ecológico dominante. Con referencia a las FV, las hierbas estuvieron repartidas en perennes, anuales, sumergidas, flotantes libres y flotantes arraigadas. Las hierbas emergentes perennes fueron el grupo ecológico más importante con 53 especies, seguidas de las flotantes libres. Los otros grupos ecológicos estuvieron presentes con una a cinco especies (Tabla 9).

Tabla 8. Resumen de la riqueza de especies grupo taxonómico: Dicotiledóneas (Dicots), Monocotiledóneas (Monocots), Pteridofitas (Pteridos) y por familia.

Dicots/Familias	No Spp	Monocots/Familias	No Spp
Aizoaceae	1	Alismataceae	1
Amaranthaceae	1	Amaryllidaceae	1
Apocynaceae	1	Cannaceae	1
Avicenniaceae	1	Commelinaceae	1
Batidaceae	1	Costaceae	1
Boraginaceae	1	Heliconiaceae	1
Caesalpinaceae	1	Maranthaceae	1
Cleomaceae	1	Pontederiaceae	1
Combretaceae	1	Typhaceae	1
Lamiaceae	1	Araceae	10
Malvaceae	1	Poaceae	14
Mimosaceae	1	Cyperaceae	25
Moraceae	1	Total especies	59
Rhizophoraceae	1	Total familias	12
Rubiaceae	1	No Spp/Familias	4,9
Araliaceae	2		
Asteraceae	2		
Fabaceae	2		
Lentibulariaceae	2		
Polygonaceae	2	Pteridos/Familias	No Spp.
Amaranthaceae	2	Azollaceae	1
Nymphaeaceae	3	Parkeriaceae	1
Onagraceae	7	Pteridaceae	1
Total especies	37	Total especies	3
Total familias	23	Total familias	3
No Spp/Familias	1,61	No Spp/Familias	1

Las plantas herbáceas emergentes o helófitas constituyen el grupo dominante en distintos humedales, bien sean lacustres, palustres o ribereños, ubicados a distintas altitudes (Gordon, 2000; 2016; Suárez-Villasmil *y col.*, 2015; Gordon *y col.*, 2017; Peña-Colmenarez y Gordon-Colón, 2019). La dominancia de especies emergentes o helófitas sobre las hidrófitas (flotantes libres y arraigadas, y sumergidas) puede atribuirse a que éstas responden exitosamente a los cambios estacionales en la profundidad del agua, facilitando la colonización y establecimiento de dichas especies. Las plantas emergentes absorben sus nutrientes del suelo y el CO₂ de la atmósfera, y su distribución parece estar afectada por el área del cuerpo de agua, la pendiente de la zona litoral, el tipo y las características fisicoquímicas de los sedimentos, mientras que las hidrófitas, consideradas verdaderas plantas acuáticas, dependen casi siempre que el ambiente esté cubierto de agua (Sculthorpe, 1967; Spence, 1982; Vestergaard y Sand-Jensen, 2000).

Tabla 9. Resumen de la riqueza de especies (Spp.) de acuerdo a la forma de crecimiento (FC): Árbol (A), Arbusto (Ar), Trepadora (T), Sufrútice (S); Hierbas (H); Hierba anual (HA); Hierba perenne (HP), y forma de vida (FV): Fanerofita (F), Camefita (C); Flotante arraigada (FA); Geófito (G); Emergente (E); Sumergida (Su); Flotante libre (FL); ni: no identificada la especie.

FC, FV	No Spp.
Arboles (A, F)	5
Arbustos (Ar, C)	2
Trepadoras (T, Liana, F)	1
Hierbas Emergentes (E)	64
Anuales (Ha)	9
Perennes (Hp)	53
Hierbas (Hni)	2
Hierbas Sumergidas (Su)	2
Hierbas Flotantes arraigadas (FA)	4
Hierbas Flotantes Libres (FL)	9
Sufrútices (S) Emergentes	12
Total hierbas	79
Total Emergentes (H+S)	91
Total de especies	99

Riqueza y composición de especies en cada uno de los humedales muestreados. 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 el área de muestreo (dos Santos y Thomaz, 2007), de las diferencias en los sistemas de clasificación y resoluciones taxonómicas (Momul *y col.*, 2010), así como de las características del ambiente donde se desarrolla la vegetación. En los humedales en particular, estos factores pueden ser extremadamente variables de un sitio a otro, y aún más dentro y entre regiones. Esta variación a menudo es mucho mayor en ellas que entre hábitats adyacentes bien drenados, por cuanto sus características específicas, determinadas por aspectos geológicos y geomorfológicos, influyen notablemente en la microtopografía, en la fisicoquímica del agua y de los suelos, que además, por efecto del tiempo incide en la dinámica sucesional de las comunidades de plantas, diferenciándolas.

La Figura 11 muestra la riqueza total de especies en cada uno de los humedales muestreados durante el lapso de muestreo, la cual varió entre seis y 26 especies/0,012ha (Área total de muestreo =1200m²=0,012ha), con una media general de 16,50±7,25 especies/0,012ha. El número total de especies fue más alto en CC con 26 spp. En las lagunas, la riqueza mayor se halló LB. Entre los pantanos herbáceos, la riqueza disminuyó en orden: PHBG (24 spp.) > PHRA (22 spp.) > PHJ (15 spp.). En los manglares el menor valor de riqueza fue M1 (Figura 11).

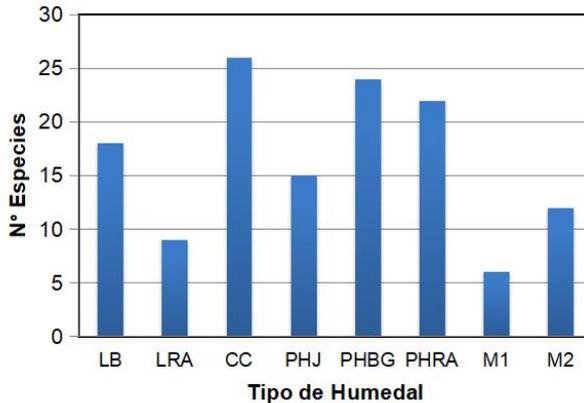


Figura 11. Riqueza total de especies en cada uno de los sitios de muestreo: LB: Lag. Bohordal, LRA: Lag. Río de Agua; (CC): Canal de Catuaro; (PHJ): Pantano Herbáceo Jaramillo; PHBG: Pantano Herbáceo Bajos de Guayana; PHRA: Pantano herbáceo Río de Agua. M1: manglar de Irapa; M2: manglar de Yaguaraparo.

Los resultados de riqueza en las LB y LRA son comparables a los reportados por Gordon y col. (2017) en lagunas de Rebalse del Orinoco cuyos valores variaron entre 5 y 18 especies (media: 11,71±4,96 spp), dependiendo del tamaño y del grado de perturbación por actividades antrópicas. En cuanto a la composición de especies, en la LB la zona de agua libre estaba dominada por la flotante libre (FL) *Wolfia brasiliensis* Wedd., la sumergida *Utricularia inflata* Walter, y la FL *Lemna valdiviana* Phil., con coberturas entre 80-90 %, 10-20 %, y 5%, respectivamente. *U. inflata* desaparece del cuerpo de agua hacia los meses de marzo y abril, debido a que la zona de agua libre estaba cubierta en un 100% por *W. brasiliensis*. También estaban presentes individuos aislados de la flotante arraigada *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC., las flotantes libres *Azolla filiculoides* Lam y *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. A lo largo de la costa de la laguna se registraron especies emergentes (helófitas), tales como *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees., *Acroceras zizanioides* (H. B. K) Dandy y *Sacciolepis striata* (L.) Nash. (Tabla 10). LB a pesar de sus condiciones fisicoquímicas de bajas concentraciones de cationes y aniones,

costa abrupta, y sombreada, su riqueza fue básicamente de plantas flotantes libres de la familia Lemnaceae, cuyas especies son principalmente cosmopolitas (Landolt *y col.*, 2015) y la presencia de *E. crassipes*, las cuales son indicadoras de ambientes eutróficos e hipertróficos. Gordon y Pacheco (2007) para esta laguna reportaron concentraciones de N-total y P-total de 2,6 mg/l y 0,11 mg/l, respectivamente, lo que les permitió clasificarla como un cuerpo de agua eutrófico.

En los alrededores de la LRA no había plantas arbóreas. En la zona de agua libre se hallaban individuos aislados de *Nymphaea novogranatensis* Wiersema *y Nymphaea ampla* (Salisb.) DC. La vegetación, se concentraba en la orilla, básicamente constituida por plantas emergentes herbáceas (helófitas), que formaba una banda entre 1-2m de ancho, dominada por *Eleocharis interstincta* (Vahl.) R & S., que cubría entre 30 y 80%, *Gynerium sagittatum* (Aubl.) Beauv., y *Typha dominguensis* Pers, con coberturas entre 30-60% y 10-80%, respectivamente. Otras especies vegetales presentes fueron *Fuirena umbellata* Rottb., *Ludwigia octovalvis* (Jacq.) Raven, *Sida* sp., *Eleocharis minima* Kunth. (Tabla 10). La riqueza total de esta laguna de aguas transparentes y con concentraciones más elevadas de cationes y aniones (Figura 11) en comparación a LB, no se tradujo en mayor riqueza de especies, lo cual puede asociarse a que las condiciones fisicoquímicas de los sustratos y la pendiente de la zona litoral impiden el establecimiento de las plantas, siendo más susceptible de ser colonizada por especies invasoras como *T. dominguensis* y *G. sagittatum*, la cual se considera una especie con una amplia flexibilidad ecológica. En esta laguna las concentraciones medias de P-total, y de N-total $0,05 \pm 0,02$ mg/l y $2,78 \pm 1,65$ mg/l (datos no publicados), respectivamente, los cuales pueden considerarse altos (Reddy y DeLaune, 2008; Moreno *y col.*, 2010; García, 2016). En ambas lagunas la profundidad del agua de la zona costera a lo largo del lapso de muestreo varió poco entre temporadas (Tabla 1).

En el CC se registró el más alto número total de especies (Figura 12), pudiendo asociarse con sus condiciones fisicoquímicas intermedias entre los pantanos PHBG, PHJ y las lagunas (Figura 11), lo cual posiblemente favorece el arribo y establecimiento en sus orillas de plantas emergentes; además, es posible que durante su construcción al exponer el sustrato subsuperficial permitió la germinación desde el banco de semillas de especies que posiblemente representan la flora del pasado. A lo largo de sus orillas se hallaban helófitas, entre ellas varias especies de Poaceae como *Echinochloa crus-galli* (HBK) Schult, y Cyperaceae como *Cyperus surinamensis* Rottb., de Onagraceae como *Ludwigia affinis* (DC) Hara *y L. octovalvis*, *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. *y Thalia geniculata* L. (Tabla 10). En el CC, en el cuerpo de agua como tal, la composición de especies varió desde zonas con 100% de cobertura de *E. crassipes* hasta áreas cubiertas en un 100% por *Pistia stratiotes* L (FL).

Tabla 10. Presencia de especies en cada uno de los sitios de muestreo. LB: Lag. Bohordal, (LRA): Lag. Río de Agua; CC: Canal de Catuaro; PHJ: Pantano de Jaramillo; PHBG: Pantano Bajos de Guayana, PHRA: Pantano de Río de Agua; M1: Manglar de Irapa; M2: manglar de Yaguaraparo; Frec (Frecuencia): número de veces que aparece una especie entre los sitios de muestreo.

ESPECIE	Sim.	LB	LRA	CC	PHJ	PHBG	PHRA	M 1	M 2	Frec
<i>Acroceras zizanioides</i>	Aziz	x		x	x	x				4
<i>Acrostichum aureum</i>	Aaur								x	1
<i>Alternanthera canescens</i>	Acan							x	x	2
<i>Avicennia germinans</i>	Ager							x	x	2
<i>Azolla filiculoides</i>	Afil	x				x				2
<i>Batis maritima</i>	Bmar							x		1
<i>Ceratopteris pteridioides</i>	Cptr						x			1
<i>Cleome gynandra</i>	Cgyn			x						1
<i>Commelina nudiflora</i>	Cnud					x				1
<i>Costus arabicus</i>	Cara			x						1
<i>Cyperus articulatus</i>	Cart			x			x			2
<i>Cyperus flavescens</i>	Cfla						x			1
<i>Cyperus giganteus</i>	Cgig	x		x	x	x				4
<i>Cyperus haspan</i>	Chas						x			1
<i>Cyperus laevigatus</i>	Clae						x		x	2
<i>Cyperus laxus</i>	Clax						x			1
<i>Cyperus ligularis</i>	Clig						x		x	2
<i>Cyperus luzulae</i>	Cluz						x	x		2
<i>Cyperus odoratus</i>	Codo			x						1
<i>Cyperus rotundus</i>	Crot							x		1
<i>Cyperus</i> sp.5	C5						x			1
<i>Cyperus</i> sp.6	C6							x		1
<i>Cyperus surinamensis</i>	Csur			x		x	x			3
<i>Echinochloa crus-gavonis</i>	Ecpa			x		x				2
<i>Eclipta prostrata</i>	Epro			x		x				2
<i>Eichhornia crassipes</i>	Ecra	x		x						2
<i>Eleocharis geniculata</i>	Egen						x			1
<i>Eleocharis interstincta</i>	Eint		x							1
<i>Eleocharis minima</i>	Emin		x							1
<i>Eleocharis mutata</i>	Emut						x			1
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	Fdic						x			1
<i>Fimbristylis miliacea</i>	Fmil					x	x			2
<i>Fuirena umbellata</i>	Fum		x							1
<i>Gynerium sagittatum</i>	Gsaq		x							1
<i>Heliconia psittacorum</i>	Hpsi			x						1
<i>Hydrocotyle humboldtii</i>	Hhum								x	1
<i>Hydrocotyle umbellata</i>	Humb			x						1
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	Hamp	x		x		x				3
<i>Hymenocallis venezuelensis</i>	Hven				x					1
<i>Laquncularia racemosa</i>	Lrac								x	1
<i>Landoltia punctate</i>	Lpun	x								1
<i>Leersia hexandra</i>	Lhex					x				1
<i>Lemna aequinoctialis</i>	Laeq	x				x	x			3
<i>Lemna valdiviana</i>	Lval	x				x	x			3
<i>Ludwigia affinis</i>	Laff			x	x					2
<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	Lhys			x	x					2
<i>Ludwigia lithospermifolia</i>	Llit					x				1
<i>Ludwigia nervosa</i>	Lner					x				1
<i>Ludwigia octovalvis</i>	Loct		x	x	x					3
<i>Ludwigia peruviana</i>	Lper			x	x					2
<i>Ludwigia</i> sp.2	Lsp3						x			1

Continuación...

ESPECIE	Sim.	LB	LRA	CC	PHJ	PHBG	PHRA	M1	M2	Frec
<i>Mikania cordifolia</i>	Mcor	x		x						2
<i>Montrichardia arborescens</i>	Marb			x	x	x				3
<i>Nymphaea ampla</i>	Namp	x	x							2
<i>Nymphaea novogranatensis</i>	Nnov		x							1
<i>Nymphaea rudgeana</i>	Nrud						x			1
<i>Panicum grande</i>	Pgra			x	x					2
<i>Panicum pilosum</i>	Ppil			x	x					2
<i>Paspalum aff. conjugatum</i>	Pcob			x						1
<i>Pistia stratiotes</i>	Pstr	x		x						2
<i>Polygonum acuminatum</i>	Pacu				x	x				2
<i>Polygonum punctatum</i>	Ppun				x	x				2
<i>Rhabsadenia biflora</i>	Rbif			x		x				2
<i>Rhizophora mangle</i>	Rman								x	1
<i>Rhynchospora barbata</i>	Rbar								x	1
<i>Sacciolepis striata</i>	Sstr						x			1
<i>Sagittaria guyanensis</i>	Sguy	x								1
<i>Salicornia perennis</i>	Sper	x								1
<i>Sida sp.</i>	Ssp		x							1
<i>Spermacoce verticillata</i>	Sver						x			1
<i>Spirodela intermedia</i>	Sint	x								2
<i>Sporobolus pyramidatus</i>	Spyr			x			x			2
<i>Sporobolus virginicus</i>	Svir								x	1
<i>Thalia geniculata</i>	Ttri				x	x				2
<i>Typha domingensis</i>	Tdom		x	x	x	x	x			5
<i>Utricularia gibba</i>	Ugib				x	x	x			3
<i>Utricularia inflata</i>	Uinf	x								1
<i>Wolffia brasiliensis</i>	Wbra	x				x				3
<i>Wolffia globosa</i>	Wglo	x								1
<i>Wolffiella lingulata</i>	Wlin	x				x				2
<i>Wolffiella welwitschii</i>	Wwel					x				1

Los valores de riqueza de los pantanos PHJ, PHRA y PHBG de 15, 22 y 24 especies (media: 19,33±6,43), respectivamente, resultaron menores a los hallados por Gordon (2000) en pantanos herbáceos dominados por *Sacciolepis striata* en Laguna Grande (Monagas), cuyos valores dependiendo de la localidad y de la temporada del año varió entre 6 y 31 con media: 16,70±6,55 especies; mientras que en aquellos dominados por *M. arborescens* (Edo. Monagas) con suelos con altos valores de materia orgánica reportó igualmente dependiendo del lugar y de las variaciones estacionales en la profundidad de la lámina de agua valores entre 33 y 36 especies (media: 34,3±1,54 especies) (Gordon, 1998a). Sin embargo, son comparables con algunos de los 18 humedales herbáceos situados en la Barlovento (estado Miranda) reportados por Suárez-Villasmil *y col.* (2015), quienes dependiendo del gradiente de salinidad, textura y características fisicoquímicas de los suelos reportaron valores de riqueza entre 2 y 22 especies (media: 8,17±5,45); a su vez son superiores a los hallados por Suárez-Villasmil (2010) en un humedal herbáceo situado en el Clavo (Edo. Miranda), donde la riqueza total varió entre 3 y 12 especies (media: 7,56±2,37) dependiendo del gradiente de profundidad del agua y sus variaciones estacionales. Las diferencias en riqueza entre PHBG, PHJ y

PHRA pueden asociarse a las características fisicoquímicas del agua tal como se evidencia en la Figura 11, al régimen de inundación o permanencia de la lámina de agua (Tabla 1).

El PHJ está dominado por *M. arborescens*. Este humedal, entre los meses de abril y julio el suelo estaba saturado o seco, por lo cual se consideró que es un ambiente con régimen hídrico estacional. Además de *M. arborescens* cuya cobertura varió entre 18 y 80%, le seguían en importancia *L. octovalvis* y *Cyperus giganteus* Vahl., con coberturas entre 5-20%, y 2-5%, respectivamente. Otras especies presentes en este pantano, principalmente del grupo de las emergentes (helófitas) fueron: *Hymenocallis venezuelensis* Traub., *Ludwigia affinis* (DC) Hara, *Ludwigia hyssopifolia* (G. Don.) Exell., *Polygonum acuminatum* HBK (Tabla 10).

El pantano PHBG, tuvo una riqueza total de 24 especies (Figura 11), en el cual las plantas alcanzaban un porte de hasta 3m, cuyas especies más importantes fueron *T. dominguensis*, la cual formaba poblaciones densas con coberturas entre 60 y 80% en algunas sitios y *Thalia geniculata* L. con coberturas entre 50-80%. Entre otras especies presentes tenemos: *H. amplexicaulis*, *Ludwigia lithospermifolia* (Mich) Hara, *L. octovalvis*, *M. arborescens*, *A. filiculoides*, *Ludwigia nervosa* (Poir) Hara, *Ceratopteris pteridioides* (Hook) Hieron, *C. giganteus*, *Leersia hexandra* Swartz., *H. venezuelensis*, *Polygonum punctatum* Ell. (Tabla 10).

El PHRA se utiliza para el pastoreo de búfalos, dominado por *Eleocharis mutata* (L.) Roem & Schult. En este humedal la riqueza total fue de 22 especies (Figura 11). En zonas impactadas por la actividad de los búfalos la especie dominante fue *E. mutata* con cobertura entre 80-90%, acompañada por otras especies como *Nymphaea rudgeana*, *Cyperus articulatus* L., *Cyperus ligularis* L., *Cyperus odoratus* L., *Eleocharis geniculata* (L.) R & S, *Sagittaria guayanensis* Kunth. En sitios no pastoreado por los búfalos, la especie dominante fue *T. dominguensis* con cobertura entre 70-80%, y donde estaban presentes otras especies como la flotante libre *Lemna aequinoctialis*, la sumergida *Utricularia gibba* L., la cual desapareció en el mes de mayo, las helófitas *E. mutata* y *C. articulatus*, cuyas coberturas variaron entre 5 y 20%, respectivamente, *Cyperus surinamensis* Rottb, *Fimbristylis miliacea* (L.) Vahl y *Ceratopteris pteridioides* (Hook) Hieron (Tabla 10). En este humedal de acuerdo a su valores de salinidad media general de $1,31 \pm 0,33\text{‰}$ (Tabla 5), cae en la categoría oligohalino, y su profundidad del agua cambió estacionalmente (Tabla 1); Gordon y Pacheco (2007) en la zona no afectada por la actividad de los búfalos reportaron concentraciones de P-total y N-total de 2,81 mg/l y 0,13 mg/l en el agua, respectivamente, lo que les permitió clasificarlo como ambiente con aguas eutróficos.

En cuanto a los manglares, su riqueza total varió entre 6 y 12 especies (Figura 12). Al respecto, Cumana y col. (2010) para este tipo de ecosistema en el estado Sucre, reportó un total de 28 especies, distribuidas en seis

especies arbóreas, mientras las 22 restantes eran casi todas hierbas, dos de ellas Pteridofitas (helechos), que pueden estar indistintamente presentes en herbazales psamófilos y halófilos, típicos de ambientes litorales donde comparten el espacio con el manglar, pero a ellas se las encuentra en lugares despejados, alejados de la sombra del mangle y en niveles más elevados del gradiente, y menos afectados por las fluctuaciones de las mareas.

El manglar M1 se caracterizó por un dosel abierto, con alturas de 20-25m, cuya riqueza total fue de seis especies, representada por una especie arbórea *Avicennia germinans* (L.) L y cinco herbáceas. Barreto y col. (2009), en bosques monoespecíficos dominados por *A. germinans* encontraron dos especies arbóreas en el Sistema Lagunar Bajo Alcatraz-Mata Redonda-La Salineta de la península de Paria, estado Sucre. En este humedal, además del mangle negro, cuya cobertura varió entre 40 y 60%, las especies del estrato herbáceo presentes en los sitios abiertos dejados por el dosel de *A. germinans*, fueron la gramínea *Sporobolus virginicus* (L) Kunth y *Sesuvium portulacastrum* L. (Tabla 10). Este manglar en algunas ocasiones ha sido desbastado por la oruga de la mariposa *Hylesia metabus* Cramer 1575 (palometa peluda), recuperándose rápidamente.

En M1 en la temporada de sequía se observaron áreas cubiertas por una costra de sal cuando el humedal estaba seco, principalmente en el mes de mayo, pero también en los meses de marzo y abril donde la microtopografía originaba parches con pequeñas áreas empozadas con profundidad entre 15 y 16 cm de (Tabla 1). La salinidad promedio permitió clasificar este sitio como mesohalino. Estas características posiblemente influyen en su baja riqueza de especies, a lo cual se agrega la poca renovación del agua por ser un ambiente cerrado. La riqueza es más baja que la encontrada en M2, el cual presentó una salinidad más elevada por la influencia de las aguas del golfo, sin embargo, tiene aportes por las lluvias y del río, lo que permite que haya un mayor recambio del agua y mayor probabilidad de arribo de otras especies de plantas.

En M2 la vegetación fue talada en 1998, con crecimiento sostenido de las plantas hasta 1999, alcanzando alturas de 5-10m, con juveniles de 1 a 1,5m de alto, y un dosel semicerrado. En este lugar había muchas actividades antrópicas (pesca, remoción de sedimentos para construcción de un puente). La riqueza total fue de 12 especies (Figura 11), con *A. germinans*, como la especie dominante, con coberturas entre 60% y 80%; otras especies de mangle presentes fueron *Rhizophora mangle* L. y *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn., cuyas coberturas en general fueron menores del 20%. En el estrato inferior o estrato de hierbas, las gramíneas *Sporobolus pyramidatus* (L) Hitch y *S. virginicus* formaban un tapiz con coberturas entre 50 y 80%. Otra especie perteneciente al estrato de hierbas fue *Salicornia perennis* Mill. (Tabla 10).

Disimilitud y ordenación en la composición de las especies. La Tabla 11 muestra los valores de disimilitud de Sørensen (Beta diversidad) entre los sitios de muestreo, denotando como era de esperarse, que desde los ambientes de agua dulce hacia los manglares la disimilitud aumenta. Las diferencias en la composición de especies entre los manglares también resultó alta, así como entre las lagunas. Entre los pantanos herbáceos la menor disimilitud se halló entre PHJ y PHBG. En general los menores valores de disimilitud se calcularon entre el CC y PHBG, y luego con PHJ, todo ello corrobora los resultados del análisis de clasificación previamente realizado (Figura 9).

Los humedales LB, LRA y PHBG fueron los ambientes más cercanos entre sí (Figura 3), con distancias geográficas entre ellos que no superaron los 6 km (Tabla 7), sin embargo, las disimilitudes entre ellos fue > 62% (Tabla 11), lo cual contradice el supuesto de que entre ambientes contiguos o cercanos hay intercambio de propágulos vegetativos y sexuales de las plantas a través del transporte por el agua (hidrocoria) (Riis y Biggs, 2003; Reid y col., 2016) durante la estación lluviosa previa, así como a través de la zoocoria (Mormul y col., 2010) y el viento (anemocoria) (Morris, 2012), con lo cual se pueden rescatar poblaciones que de otro modo se volverían periódicamente localmente extintas. A su vez, estos sistemas pueden diferir en su morfología y condiciones abióticas, de modo que la biodiversidad puede diferir ampliamente entre cuerpos de agua vecinos (Dittrich y col., 2016).

Tabla 11. Índice de disimilitud de Sørensen (Beta Diversidad = 1-Índice de Sørensen) (Encima de la diagonal) entre los humedales muestreados en la península de Paria (estado Sucre, Venezuela).

	Símbolo	LB	LRA	CC	PHJ	PHBG	PHRA	M 1	M 2
Laguna Bohordal	LB	0,00	0,93	0,73	0,88	0,62	0,90	1,00	1,00
Laguna Río de Agua	LRA		0,00	0,89	0,83	0,94	0,94	1,00	1,00
Canales de Catuaro	CC			0,00	0,51	0,64	0,84	1,00	1,00
PH Jaramillo	PHJ				0,00	0,59	0,89	1,00	1,00
PH Bajos de Guayana	PHBG					0,00	0,74	1,00	1,00
PH Río de Agua	PHRA						0,00	0,93	0,88
Manglar Irapa	M 1							0,00	0,75
Manglar Yaguaraparo	M 2								0,00

C: Canal, L: Laguna, M: Manglar, PH: Pantano herbáceo

Estos resultados más bien apoyan la existencia de una estructura del paisaje donde se definen parches y corredores sobre una matriz general (Forman y Godron, 1986). Estos parches presentan una serie de procesos específicos y comparten flujos de poblaciones y materiales, solo si existen conectividad entre ellos (corredores permanentes o temporales) y los individuos de las especies que se mueven a través de ellos, encuentran hábitats propicios y son capaces de colonizarlos parcial o temporalmente, lo que genera una dinámica entre los procesos de colonización y extinción

que dejan como resultados el chance de permanencia de una especie en un nuevo parche, durante un determinado período, tal como lo propone la teoría de metapoblaciones (Levins, 1969; Levin, 1974; Bascompte y Solé, 1996; Hanski, 1999; Kritzer y Sale 2006; Fahrig, 2003).

Los altos valores en disimilitud (beta diversidad) en la composición de especies sugieren un alto recambio de especies. Ésta se atribuye a la heterogeneidad del hábitat, a limitaciones en la dispersión y a la especialización del hábitat o tolerancia ecológica o amplitud del nicho, los cuales se cree influyen más en la abundancia y distribución de especies (Chave, 2008; Legendre, 2014; Padial *y col.*, 2014). Además de éstos se incluyen la competencia interespecifica e interacciones entre niveles tróficos como variables que puede influir en la distribución espacial de especies a múltiples escalas (Condit *y col.*, 2002; Fine y Kembel, 2011).

Las limitaciones en la dispersión y colonización de las plantas contribuyen a que numerosas especies experimenten aislamiento debido a la imposibilidad de colonizar nuevos hábitats o parches, y consecuentemente aumente la disimilitud. Lo anterior se puede evidenciar a partir de la frecuencia de aparición de las especies para definir la rareza de las especies (Tetetla-Rangel, 2012), se tiene que del total de especies registradas en todas las parcelas (81 especies) durante los muestreos, 46 aparecieron una vez (57 %), 25 dos veces, ocho tres veces, *Acroceras zizanioides*, *Cyperus giganteus* aparecieron cuatro veces y *Typha domingensis* cinco veces (Tabla 10). El alto número de especies que aparecen sólo una vez, puede atribuirse a que las oportunidades para su regeneración son restringidas (ejemplo: limitaciones en sus requerimientos de luz, producción y dispersión de semillas bajas, alta depredación de semillas o mortalidad de plántulas).

Un resultado similar reportó Gordon (2016) en lagunas andinas donde encontró que entre el 64 y 65% de las especies aparecen una sola vez; también, Peña-Colmenarez y Gordon-Colón (2019), en un bosque ribereño (estado Anzoátegui), hallaron que el 45% de las especies están presentes una vez entre los sitios de muestreo. Otras evidencias relacionadas a las especies raras en la literatura, son las de Santos *y col.* (2021) que trabajaron en comunidades de mamíferos en bosques intervenidos; estos autores apuntan que las especies raras persisten gracias a que ocupan y se establecen rápidamente en los pocos micrositios disponibles que le son favorables solo a ellas. Otras causas pueden estar relacionadas con que estas especies raras tengan un alto potencial de interferencia (competitividad) con otras especies en dichos sitios (Fine y Kembel, 2011).

Fontana *y col.* (2008) advierten en su trabajo sobre comunidades bentónicas, que las especies raras son normalmente sobreestimadas, y sus frecuencias de aparición en las muestras inducen un sesgo en el cálculo de la heterogeneidad del ensamblaje comunitario, lo que hace más difícil la comparación entre estructuras comunitarias cuando hay muchas de esas

especies. Ellos agregan, que el sesgo atribuido al conteo de especies raras frecuentemente es un error resultante de la combinación entre un submuestreo de las especies en las muestras y un insuficiente número total de muestras. También son importantes la escala, el nivel perceptivo que asume el investigador, y área de trabajo (Tetetla-Rangel, 2012). Mormul y col. (2015) señalan que además hay que considerar los cambios estacionales en la composición de especies. A pesar de los errores que puedan existir en definir, clasificar y estimar las especies raras, es indiscutible que ellas tienen una dimensión importante en la diversidad biológica, ya que generalmente hay una relación positiva entre ambas, y en la funcionalidad del ecosistema (Flather y Sieg, 2007).

Como se mencionó antes, las restricciones en la dispersión es la causa probable de alto reemplazo de especies en los humedales estudiados. No obstante, se considera que la distribución de las plantas acuáticas y de humedales herbáceos, incluyendo las emergentes o helófitas, las flotantes libres y arraigadas y las sumergidas se considera que es poco probable que tengan limitaciones en la dispersión (Sculthorpe, 1967; Chambers y col., 2008), debido a que se caracterizan por la alta variedad y abundante producción de estructuras vegetativas (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975), que les permite dispersarse y colonizar localmente (Cronk y Fennessy, 2001). Sin embargo, Capers y col. (2009), consideraron que aunque producen abundantes fragmentos vegetativos, pocas de ellas pueden alcanzar nuevos ambientes por animales (aves) o por actividad humana, de modo que el chance de establecerse y persistir es muy bajo o no existente. Gordon (1998b), planteó que el síndrome de dispersión para humedales herbáceos ribereños que la epizoocoria o endozoocoria posiblemente era eventual.

Tomando en cuenta las limitaciones que pudiera tener la beta diversidad calculada a partir del Índice de Whittaker (Vellend, 2001), a los fines de evaluar el recambio de especies a través de relaciones de distancia y similitud se calculó la prueba de Mantel con y sin manglares. Los resultados indican que en ambos casos los valores no fueron significativos ($R_m=0,3039$; $p<0,76$; $R_m=0,11$, $p<0,26$, respectivamente), lo que sugiere que no es la distancia entre los humedales lo que limita la dispersión y colonización de las especies. En este sentido, puede suponerse que el alto recambio de especies entre estos humedales posiblemente se debe a la alta heterogeneidad ambiental como consecuencia en las características geomorfológicas que inciden en las condiciones fisicoquímicas de las aguas y de los suelos, tal como se evidenció en los resultados de la fisicoquímica de las aguas. Por esta razón, se calculó la prueba de Mantel respecto a los parámetros fisicoquímicos y la similitud entre estos humedales incluyendo los manglares, y como era de esperarse dio significativo ($R_m=0,64$; $p<0,0008$).

Sin embargo, al calcular la prueba de Mantel sin incluir los manglares, al igual que con la distancia, dio no significativo ($R_m=0,48$; $p<0,11$), por lo que en los ambientes de agua dulce pudiera pensarse que es la posición en el paisaje topográfico o altitud (Figura 3), lo que le confiere características geomorfológicas distintas, que a su vez restringe la conectividad entre ellos, y en consecuencia puede ser la variable que limita la dispersión y colonización de las especies entre estos ambientes. De allí que es necesario considerar las causas relacionadas con la geodiversidad ocasionada por procesos geológicos y geomorfológicos, el clima y factores ambientales locales como perturbaciones humanas y las características propias de cada ecosistema (Desalegn y Beierkuhnlein, 2010). A escalas espaciales pequeñas, la composición de especies de la comunidad a menudo se considera que es el resultado de procesos como por ejemplo filtrado ambiental e interacciones competitivas que seleccionan a las especies de un grupo más grande (Webb *y col.*, 2002, cit. Fine y Kembel, 2011); además de las estrategias de vida y de dispersión de las especies (Guèze *y col.*, 2013). Esta alta variabilidad espacial (beta-diversidad) es una característica muy importante para la conservación de los humedales y sus cuerpos de agua asociados (Rolon *y col.*, 2004; Socolar *y col.*, 2016).

CONSIDERACIONES FINALES

Tal como se establece en los antecedentes citados en la introducción, la península de Paria como región posee una biodiversidad global media, lo que puede considerarse una gamma diversidad de esa categoría. En segundo lugar, todas las evidencias presentadas aquí soportan el hecho de que sus comunidades están fuertemente controladas por el conjunto de condiciones abióticas imperantes, en particular por el clima biestacional con marcada diferencia entre una estación lluviosa entre mayo y noviembre, y otra corta de sequía el resto del año (Figura 2). El presente trabajo ha sido exhaustivo en cuanto a la consideración y caracterización de los factores abióticos del agua y clima, pero se circunscribe únicamente a los distintos tipos de humedales sobre la llanura fluvio-marina de la vertiente sur de la península. En general se reporta un total de 99 especies vegetales asociadas a estos humedales, esto es, en el humedal y su periferia, tomando en cuenta la dinámica de llenado y desecación que en general experimentan estos ambientes. Es relevante al observar la Figura 11, que sólo tres de los ocho humedales estudiados tiene más de 20 especies, mientras que sólo uno tiene más de 15 y dos tiene más de 10, mientras los dos restantes tienen menos de 10 especies. Es igualmente notorio en la Tabla 10, que el mayor valor de frecuencias de aparición ≥ 4 fueron sólo tres especies, lo que es indicativo que estos humedales se disponen en parches con alto grado de reemplazo de especies o lo que es igual, existe un mosaico de sistemas con diferentes estructuras y diferente funcionamiento como lo explica la alta heterogeneidad de los ambientes analizados.

En consecuencia, la evidencia recopilada más consistente, que permite la caracterización de los humedales de Paria, viene a ser su beta diversidad mostrada en la matriz de la Tabla 11, la cual muestra una significativa disimilitud entre ellos, separando claramente los dos tipos de manglar del resto, esto es, los ambientes salobre de los de agua dulce, lo que se nota al revisar los valores de las dos columnas para M1 y M2, pero luego al examinar las filas, la segunda fila LRA presenta 3 valores de 1, dos de 0,9 y dos de 0,8 demostrando una alta diferencia con el resto de los humedales de agua dulce. A continuación se ubica la fila correspondiente a (LB) con dos valores de 1, lo que diferencia esta laguna de los ambientes salobres, y luego dos valores del orden de 0,9 que lo separan de LRA y PHRA, y tres valores que corresponden a 0,8 y 0,7 y 0,6 para separarlo de los tres humedales restantes. El resto de los humedales se diferencian bien de los dos manglares, y presentan valores algo más bajos entre sí, pero nunca menores a 0.6. Esta matriz, basado en la beta diversidad, coincide bastante bien con los resultados del análisis de clasificación (Figura 10), basado en distancia Euclidea entre los ambientes, el cual separó muy bien los dos manglares del resto, y luego (LB) de otros dos subgrupos conformados uno, por los pantano de herbazales PHBG y PHJ, mientras el otro subgrupo lo integraron CC y LRA.

En conclusión, los resultados obtenidos y discutidos en el presente trabajo vienen a fortalecer los criterios antes expuestos de la existencia de un alto recambio de especie entre los parches que conforman el paisaje de humedales, el cual se atribuye a la heterogeneidad de hábitats, la limitaciones en la dispersión de los individuos entre los parches disponibles y a la especialización del hábitat o tolerancia ecológica o amplitud del nicho (MacArthur y Pianka, 1966), los cuales influyen más en la abundancia y distribución de especies (Chave, 2008; Legendre, 2014; Padial y col., 2014); es también posible que dentro del ciclo estacional se den los procesos antagonísticos de colonización extinción tal como se mencionó anteriormente. Las limitaciones en la dispersión y colonización de las plantas contribuyen a la imposibilidad de colonizar nuevos hábitats o parches.

Si la prueba de Mantel arrojó valores no significativos respecto a la distancia ($R_m=0,3039$; $p<0,76$; $R_m=0,11$, $p<0,26$, respectivamente), y esto es prueba de que no es la distancia entre los humedales lo que limita la dispersión y colonización de las especies, entonces cobra mucho sentido el atribuirle el alto recambio de especies entre estos humedales a la heterogeneidad ambiental, ello a su vez, como consecuencia en las características geomorfológicas que inciden en las condiciones fisicoquímicas de las aguas y de los suelos, tal como se evidenció en los resultados de los análisis de las aguas. Aceptar estas evidencias le confiere una alta importancia a las diferencias entre las características geomorfológicas y la posición relativa de cada parche, que a su vez puede o no restringir o modular la conectividad entre ellos. En consecuencia, pueden ser estas las variables que limitan la dispersión y colonización de

las especies entre los diversos tipos de ambientes. En contraste, cuando todos los ecosistemas en un mosaico del paisaje tienen condiciones ambientales similares, los individuos de las diversas especies que los pueblan muestran una alta probabilidad de colonizar los hábitats disponibles, esto en efecto, tiende a establecer una comunidad de estructura simple de baja heterogeneidad, por tanto la beta diversidad es baja y el efecto del acoplamiento de la relación diversidad-funcionamiento del ecosistema es similar a través de todas las comunidades, en términos espaciales. En cambio, cuando las condiciones ambientales varían entre los ecosistemas, como es el caso de los humedales de Paria, las poblaciones de especies capaces de vencer las presiones o causas que le impiden colonizar otros hábitats disponibles es también muy variable, y esto produce comunidades diferentes entre los parches del paisaje. Esta condición conlleva a una relación más robusta entre la beta diversidad y la ocurrencia de funcionamientos ecosistémicos diferentes (Hammil *y col.*, 2018), situación que parece ser común entre los humedales de Paria.

AGRADECIMIENTOS

Al Banco Mundial por la financiación del Proyecto No. 21-044: Caracterización de las variables espaciales y temporales del vector *Anopheles aquasalis* y su integración en un SIG, en el golfo de Paria. A Napoleón León († 2021), Wilman Vásquez, Julio González y Adolfo Malavé por participar en los muestreos de campo. A Sergio Pacheco por su valiosa colaboración en los muestreos y procesamiento de las muestras botánicas. A Argenis Delfín, Nancy Hernández y Fernando Ramos por la realización de los análisis fisicoquímicos de las aguas. A la Demarcación Sanitaria B de Guaraúnos por facilitarnos todo el apoyo logístico para el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- Aymard, G. 2017. Adiciones a la flora vascular de los Llanos de Venezuela: nuevos registros y estados taxonómicos. *BioLlania* (Ed. Especial) 15: 1-296.
- Azorin F. 1970. *Curso de Muestreo y Otras Aplicaciones*. FACES, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 346pp.
- Barboza, F., M. B. Barreto, V. Figueroa, M. Francisco, A. González, L. Lucena, K.Y. Mata, E. Narváez, E. Ochoa, L. Parra, D. Romero, J. Sánchez, M. N. Soto, A. J. Vera, A.L. Villarreal, S.C. Yabroudi y E. Medina. 2006. Desarrollo estructural y relaciones nutricionales de un manglar ribereño bajo clima semi-árido. *Ecotropicos* 19(1):13-29
- Barrera, R., M. Grillet, Y. Rangel, J. Berti y A. Aché. 1998. Estudio eco-epidemiológico de la reintroducción de la malaria en el nororiente de Venezuela mediante Sistemas de Información Geográfica y sensores remotos. *Bol. Dir. Malariol. Saneam. Amb.* 38 (1-2): 14-30.
- Barreto, M. B., E. Barreto, A. Bonilla, M. Castillo, L. A-González, J. R. Grande, M. Gutiérrez, I-Hernández, N. Hernández, H. López-Rojas, A. Machado-Allison, L. Mogollón, J. Paredes, A. Quero, A. Ramos, J. Velázquez. 2009. Estudio integral

- del sistema lagunar Bajo Alcatraz-Mata Redonda-La Salineta de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela: geomorfología, hidrología, calidad del agua, vegetación y vertebrados. *Acta Biol. Venez.* 29 (1-2): 1-59.
- Bascompte J. y R. V. Solé. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65 (4): 465-473.
- Beard, J. S. 1945-1946. Notas acerca de la vegetación de la Península de Paria. *Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales* 65-66: 191-204.
- Berti, J., R. Zimmerman y J. Amarista. 1993a. Spatial and temporal distribution of anoheline larvae in two malarious areas in Sucre State, Venezuela. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro* 88: 353-362.
- Berti, J., R. Zimmerman y J. Amarista. 1993b. Adult abundance, biting behavior and parity of *Anopheles aquasalis* (Curry) 1932 in two malarious areas of Sucre State, Venezuela. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro* 88: 363-369.
- Berti, J., J. González, E. Navarro-Bueno, E. Zoppi, E. Gordon y L. Delgado. 2010. Estacionalidad de la densidad larval del mosquito *Anopheles aquasalis* (Diptera: Culicidae) y otros insectos asociados a su hábitat en Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)* 58 (2): 777-787.
- Boyd, C. 2017. Conductividad eléctrica del agua, parte 1 y parte 2. Global Aquaculture Advocate. Disponible en: <https://www.aquaculturealliance.org>.
- Brito, D., J. Rivero, M. Guevara, F. Vásquez, B. Díaz, y J. Gil. 2016. Análisis físico-químico y microbiológico de la Laguna Grande, parroquia La Pica, Maturín - estado Monagas, Venezuela. *Saber* (UDO, Venezuela) 28(3): 502-510.
- 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).
- 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.
- Calderón-Patrón, J.M., C. E. Moreno e I. Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.
- Chambers, P., P. Lacoul, K. J. Murphy y S. M. Thomaz. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595:9-26.
- 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. Schnitzer, Eds). Wiley, Blackwell. Oxford. Cap. 2: 11-30.
- Capers, R., S. Selsky y G. J. Bugbee. 2009. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55: 952-966.
- Castillo, R. y V. Salas. 2005. Estado de conservación del Parque Nacional Península de Paria. En: *Bioparques, Asociación Civil para la Conservación de Parques Nacionales. Programa Observadores de Parques*. Disponible en: <https://es.slideshare.net/bioparques/>.
- Clark, L.G. y F.U. Ely. 2011. Géneros de bambúes leñosos (Poaceae: Bambusoideae: Arundinarieae, Bambuseae) de Venezuela. *Genera of Venezuelan woody bamboos* (Poaceae: Bambusoideae: Arundinarieae, Bambuseae). *Acta Bot. Venez.* 34 (1): 79-103.
- Chambers, P. A., P. Lacoul, K. J. Murphy y S. M. Thomaz. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 9-26.
- Chapman, D. y V. Kimstach. 1996. Selection of Water Quality Variable. En: *Water Quality Assessments - A Guide to Use of Biota, Sediments and Water in Environmental Monitoring* (Chapman, D., Ed.) 2nd Edition.

- UNESCO/WHO/UNEP, Taylor & Francis, Cambridge, Inglaterra. Cap. 3: 59-126 https://www.who.int/water_sanitation_health/resourcesquality/watqualassess.pdf.
- 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.
- Cronk, J. K y M. S. Fennessy. 2001. *Wetland Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publisher, New York.
- Cumana C. L., M: E. Sanabria Ch., C. Leopardi V. e Y. Guevara de Franco. 2010. Plantas vasculares de los manglares del estado Sucre, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 33(2): 273-298.
- Delgado, L., S. Ramos y R. Barrera. 1994. Determinación de las variables que condicionan la malaria en el Estado Sucre: A través de Sistemas de Información Geográfica y sensores remotos. *Memorias Jornadas Informática, Tecnología y Sociedad* 1: 24-37 (Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela).
- Delgado, N., J. Berti, D. González, Jr. J. González y J. Amarista. 1998. Estudio biosistemático y ecológico de *Anopheles aquasalis* (Diptera: Culicidae) y sus implicaciones para el control de la malaria en el Estado Sucre: III.- Control biológico y manejo integrado. *Bol. de la Dir. de Malariología y Saneamiento Ambiental* XXXVIII: 47-62.
- Delgado, L, L. Gamboa, N. León. 2000. Aspectos geográficos relacionados con un problema de salud pública: La malaria en el estado Sucre. *Terra Nueva Etapa XVI*: 81-97.
- Delgado, L., S. Ramos, N. Martínez y P. García. 2003a. Ecología de Paisajes, Sensores Remotos y Sistemas de Información Geográfica: Nuevas Perspectivas para el Manejo de Problemas en Salud Pública, Caso Particular la Malaria en el Estado Sucre, Venezuela. *Acta Científica Estudiantil* 1(4):128-142.
- Delgado, L, Ramos, S, Gordon, E., Zoppi, E, Berti, J y Montiel, E. 2003. Sensores remotos, modelo digitales de terreno y SIG herramientas para el control de la malaria en el Estado Sucre, Venezuela. *Acta Científica Estudiantil* 1(4): 143-151.
- Desalegn, W. y C. Beierkuhnlein. 2010. Plant species and growth form richness along altitudinal gradients in the southwest Ethiopian highlands. *Journal of Vegetation Science* 21: 617-626.
- Dittrich, J., J. D. Dias, C.C. Bonecker, F. A. Lansac-Tôha y A. A. Padial. 2016. Importance of temporal variability at different spatial scales for diversity of floodplain aquatic communities. *Freshwater Biology* doi:10.1111/fwb.12705.
- dos Santos, A. M. y S. M. Thomaz. 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32: 177-190.
- Duno de Stefano, 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.
- Espigares García, M. y M. Fernández-Crehuet. 1999. Calidad de las aguas para consumo público: Caracteres físico-químicos. En: Estudio del Agua (Pérez López J. A. y Espigares García M., Eds). Editorial Universidad de Granada. Granada. pp: 85-114.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Fedón, I., T. Morales, D. López, E. Gordon y L. Delgado. 2005. Composición florística de plantas acuáticas vasculares en un humedal estacional (Península de Paria, Estado Sucre, Venezuela) Memoria del XVI Congreso Venezolano de Botánica, Maturín. Pp: 203-205.

- Fine, P. V. A. y S.W. Kembel. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* 34(4):552- 565.
- Flather, C. H. y C. H. Sieg. 2007. Rarity: Definition, Causes, and Classification. En: *Conservation of Rare or Little-Known Species* (Raphael M. G. y R. Molina, Eds.). Island Press, London. Cap.3: 40-66.
- Fontana, G., I. Karl, J. Ugland, S. Gray, y M. Abbiat. 2008. Influence of rare species on beta diversity estimates in marine benthic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366(1): 104-108.
- Forman, R. T. T. y M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. Nueva York: Wiley and Sons.
- García, M. 2016. Eutrofización: una visión general. *CienciaCierta* 47. Disponible en: <http://www.cienciacierta.uadec.mx/>.
- Gordon, E. 1998a. Composición fisionómica y florística de humedales dominados por *Montrichardia arborescens* en Laguna Grande (Monagas, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* 18(1): 55-76.
- Gordon, E. 1998b. Seed characteristics of plants species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany* 60: 417-43.
- Gordon, E. 2000. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Rev. Biol.Trop.* 48: 35-42.
- Gordon, E. 2003. Inventario preliminar de la vegetación de la península de Paria. *Acta Biol. Venez.* 23 (2-3): 1-15.
- Gordon Colón, E. 2016. Riqueza y composición de la vegetación acuática de algunas lagunas en los Andes venezolanos. *Ecotrópicos* 29 (1-2):1-27.
- Gordon E. y S. Pacheco. 2007. Prey composition in the carnivorous plants *Utricularia inflata* and *U. gibba* (Lentibulariaceae) from Paria Peninsula, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 55 (3-4): 795-803.
- Gordon, E., C. Peña, C. Rodríguez, J. G. Rodríguez y L. Delgado. 2001. Caracterización de la vegetación en un humedal herbáceo oligohalino (Sabanas de Venturine, Sucre, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* 21: 41-49.
- Gordon, E., L. M. Suarez-Villasmil, y A. M. Quevedo. 2017. Vegetación acuática en lagunas de rebalse del Río Orinoco (sector Orinoquia, Venezuela). *Aquatic vegetation in overflow lagoons of the Orinoco River (Orinoquia Sector, Venezuela)*. *BioLlania* (Ed. Especial) 15: 334-356.
- 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.
- Grillet, M.E. 2000. Environmental factors associated with the spatial and temporal distribution of *Anopheles aquasalis* and *Anopheles oswaldoi* in wetlands of an endemic malaric area in northeastern Venezuela. *Journal of Medical Entomology* 37(2): 231-238.
- Grillet, M. E., P. Legendre y D. Borcard. 2002a. Community structure of Neotropical wetland insects in Northern Venezuela. I. Temporal and environmental factors. *Arch. Hydrobiologie* 155: (3): 413-436.
- Grillet, M. E., Legendre, P. y D. Borcard. 2002b. Community structure of Neotropical wetland insects in Northern Venezuela. II. Habitat type and environmental factors. *Arch. Hydrobiologie* 155 (3): 437-453.

- Guèze, M., J. Paneque-Gálvez, A.C. Luz, J. Pino, M. Orta-Martínez, Victoria 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.
- 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/>.
- Hammill, E., C. P. Hawkins, H. S. Greig, P. Kratina, J. Shurin y T. Atwood. 2018. Landscape heterogeneity strengthens the relationship between β -diversity and ecosystem function. *Ecology* 99(11):2469-2478.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.
- 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.
- Hokche, O., P.E. Berry y O. Huber. (Eds.). 2008. *Nuevo Catálogo de la Flora Vasculare de Venezuela*. FIBV Dr. Tobías Lásser, Fonacit, NSF, Caracas, Venezuela. 859 pp.
- Hutchinson, G.E. 1975. *A Treatise on Limnology: Limnological Botany*, Vol. 3. Wiley, New York. 660 pp.
- Instituto Nacional de Estadística (INE). 2011. Informe Geoambiental Estado Sucre. Gerencia de Estadísticas Ambientales. Caracas, Venezuela. 185pp.
- Instituto Geográfico Simón Bolívar. 2012. Mapa base de la península de Paria, hoja NC 20- 7, escala 1:250.000. Caracas, Venezuela.
- Kotze, D.C. y T.G. O'Connor. 2000. Vegetation variation within and among palustrine wetlands along an altitudinal gradient in KwaZulu-Natal, South Africa. *Plant Ecology* 146: 77–96.
- Kritzer, J.P y P.F. Sale. (Eds.). 2006. *Marine metapopulations*, Academic Press, New York.
- Landolt, E., J. Velásquez, W. Lämmler y E. Gordon. 2015. The family of Lemnaceae in Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 38 (2): 113-158.
- Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.* 23: 1324–1334.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *The American Naturalist* 108 (960): 207, doi:10.1086/282900.
- MacArthur, R.H. y E.R. Pianka. 1966. On optimal use of patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- Mantel, N. y R.S. Valand 1970. A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics* 26:547-558.
- 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/>.
- Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR). Servicio Autónomo de Geografía y Cartografía Nacional. 1997. *Gacetilla de nombres geográficos del Estado Sucre*.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 2000. *Wetlands*. 3^{era} ed. John y Wiley Sons, INC. New York. 920pp.

- Moreno, C. y E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. CYTED- ORCYT – UNESCO- SEA, Zaragoza, España. 84 pp.
- Mormul, R.P., F.A. Esteves, V.F. Farjalla y R.L. Bozelli. 2015. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquatic Botany* 126: 54-59.
- Mormul, R.P., F.A. Esteves, T. Sala Michelan, P. Carvalho, M.J. Silveira y S.M. Thomaz. 2010. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Revista de Biología Tropical* 58 (4): 1437-1452.
- Morris, K. 2012. Wetland connectivity: understanding the dispersal of organisms that occur in Victoria's wetlands. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical Report Series No. 225. Department of Sustainability and Environment, Heidelberg, Victoria. 56 p.
- Motta, F.J. 2004-2005. Estado Sucre. Colección GeoVenezuela 9, Tomo 7, Cap. 14. Pp: 32-126. Fundación Empresas Polar. Disponible en: <https://bibliofep.fundacionempresaspolar.org/>.
- 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/>.
- Padial, A.A., F. Ceschin, S.A.J. Declerck, L. De Meester, C.C. Bonecker, F.A. Lansac-Tôha, L. Rodrigues, L.C. Rodrigues, S. Train, L.F.M. Velho y L.M. Bini. 2014. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLOS ONE* 9(10): 1-8.
- Peña-Colmenarez, C. y E. Gordon-Colón. 2019. Morichal de la cuenca alta del río Tigre (Anzoátegui, Venezuela): aguas, suelos y vegetación. *Acta Biol. Venez.* 39(2):137-228.
- Peña, C., C. Rodríguez, J. Rodríguez, E. Gordon, y L. Delgado. 2000. Caracterización de la vegetación en un ambiente inundable en las Sabanas de Venturine, Estado Sucre. *Memorias del IV Congreso Latinoamericano de Ecología*, Arequipa, Perú. Pp: 187-190.
- Perea, J. 2008. Análisis cluster, Curso de Postgrado en Herramientas Estadísticas Avanzadas. Universidad de Córdova, Universidad Nacional de la Pampa. http://www.uco.es/zootecniaygestion/img/pictorex/09_13_25_sesion_8.pdf.
- Petráš D. y C. Revanales. 2006. Integración geológica de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela. T. E. G. Ingeniero Geólogo. Caracas, UCV. Facultad de Ingeniería. Departamento de Geología, Escuela de Geología, Minas y Geofísica, Universidad Central de Venezuela. 318pp.
- Quevedo, A.M. 2012. Caracterización estructural de un bosque de manglar de *Rhizophora mangle*, Sector Manatí, Parque Nacional Laguna de Tacarigua, Estado Miranda, Trabajo de Especial de Grado de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
- Rial, A. 2006. Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 54(2): 403-413.
- Rigola, L.M. 1989. *Tratamiento de aguas industriales: aguas de proceso y residuales*. Editorial Marcombo, Barcelona, España.
- Riis, T. y B.J.F. Biggs. 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and Oceanography* 48(4): 1488-1497.
- Reddy, K.R. y DeLaune, R.D. 2008. *Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications*. CRC Press, Boca Ratón. <http://dx.doi.org/>.
- Rolon, A.S. y L. Maltchik. 2006. Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil. *Hydrobiologia* 556:221-231.

- Santos, F., M., Guimarães, S. Espinosa, J. Ahumada, J. A. Patrik, W. Spironello, J. Hurtado y C.A. Peres. 2021. Site and species contribution to β -diversity in terrestrial mammal communities: Evidence from multiple Neotropical forest sites. *Science of The Total Environment* 789: ISSN 0048-9697, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147946>. (<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969721030175>).
- Sculthorpe, C.D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold Ltd., London, xviii + 610 pp.
- Schmidt-Mumm, U. y O. Vargas Ríos. 2012. Comunidades vegetales de las transiciones terrestre-acuáticas del páramo de Chingaza, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 60 (1): 35-64.
- Sharpe, C. 2001. Situación Ambiental del Parque Nacional Península de Paria. Fundación Tierra Viva. 34p. Disponible en: <https://www.researchgate.net/>.
- Sieben, E.J.J., C.D. Morris, D.C. Kotze, y A.M. Muasya. 2010. Changes in plant form and function across altitudinal and wetness gradients in the wetlands of the Maloti-Drakensberg, South Africa. *Plant Ecology* 207:107-119.
- Socolar, J.B., J.J. Gilroy, W.E. Kunin y D.P. Edwards. 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31 (1): 67-80.
- Spence, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12: 37-125.
- Steyermark, J. 1974. Relación florística entre la Cordillera de la Costa y la zona de Guayana y Amazonas. *Acta Bot. Venez.* 9: 45-252.
- Steyermark, J. y G. Agostini. 1966. Exploración botánica del Cerro Patayo y zonas adyacentes a un puente Hierro en la península de Paria, Edo. Sucre. *Acta Bot. Venez.* 1: 7-78.
- Steyermark, J. y colaboradores. 1994. *Flora del Parque Nacional Morrocoy* (Manara, B., ed.). Fundación Instituto Botánico de Venezuela y Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI). Caracas.
- Suárez-Villasmil, L. 2010. Dinámica de la vegetación herbácea en un humedal dulceacuicola del estado Miranda. Trabajo de Ascenso a la categoría de Profesor Asistente. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Suárez-Villasmil, L.M., E.M. Barreto-Pittol, I.C. Fedón, E. Gordon, D. García, Y. Avendaño, y M.B. Barreto-Pittol. 2015. Riqueza, composición florística y factores hidroedáficos en humedales herbáceos de Barlovento (Estado Miranda, Venezuela). *Métodos en Ecología y Sistemática* 10(2): 29-44.
- Terneus, E. 2002. Comunidades de plantas acuáticas en lagunas de los páramos del norte y sur del Ecuador. *Caldasia* 24(2): 379-391.
- Tetelta-Rangel, E. 2012. Diversidad vegetal de especies raras y su relación con la estructura del paisaje a múltiples escalas espaciales en las selvas de la Península de Yucatán. Tesis Doctoral en Ciencias. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México
- Tuomisto, H. 2010a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Colección Estudios, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 992 p.
- Velásquez, J. y Scorza. J.V. 1998. Plantas acuáticas vasculares asociadas a los criaderos de vectores de malaria. En: *Talleres No. 5, Humedales de Venezuela*. Consejo de Publicaciones, Universidad de los Andes, Venezuela. pp: 75-220.
- Vellend M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12(4):545-552.

- Vestergaard, O. y K. Sand-Jensen. 2000. Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2022–2031.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3): 213-251.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd Edition, MacMillan Pub. Co., New York. 385pp.
- Wilson, M. V. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal Ecology* 72(3): 1055-1062.
- Zoppi de Roa, E., E. Gordon, E. Montiel, L. Delgado, J. Berti y S. Ramos. 2002. Association of cyclopoid copepods to the habitat of the malaria vector *Anopheles aquasalis* on Paria Peninsula, Venezuela. *J. Ame. Mosquito Control Association* 18: 47-51.