

## **DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y VARIACIÓN FOLIAR DE *Montrichardia arborescens* EN VENEZUELA**

*Elizabeth Gordon Colón*<sup>1\*</sup>, *Lourdes M. Suárez-Villasmil*<sup>1</sup>, *Lenys Polanco*<sup>1</sup> y *Eduardo M. Barreto-Pitto*<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de la Vegetación; Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, A. P. 47058, Caracas 1041-A, Venezuela.

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

### **RESUMEN**

*Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae), conocida en Venezuela con los nombres comunes boroboro, bayo o rábano, es una hierba perenne arborescente que mide alrededor de 4 m de alto, a veces hasta 10 m, con hojas sagitadas, lobuladas, asimétricas y penninervadas, adaptada a las condiciones en distintos tipos de humedales donde la lámina de agua fluctúa estacionalmente. Con el objetivo de ampliar la distribución geográfica en Venezuela de la especie, y determinar si existen variaciones regionales en la forma foliar, se hizo una revisión del material depositado en distintos herbarios del país, encontrando 225 especímenes, los cuales se organizaron por región: Sur (estados Amazonas y Bolívar), Llanos (Anzoátegui, Apure, Barinas, Guárico y Monagas), Delta (Delta Amacuro), Costa (Miranda y Sucre). A 168 hojas se les midieron (en cm), el largo total y el ancho máximo, la distancia entre lóbulos, la longitud de los lóbulos a distintos niveles y se contó el número de venas. A través de un análisis discriminante, se encontró una tendencia a que las muestras provenientes del Delta se diferencian de las hojas del resto de las regiones estudiadas, por tener mayor longitud del lóbulo y menor largo total de la hoja. Estos resultados indican que esta especie presenta una alta variabilidad foliar, el rasgo funcional más común en plantas acuáticas, por lo que son necesarios estudios ecológicos y genéticos para analizar la importancia de las diferencias encontradas.

**Palabras clave:** plantas herbáceas, helófitos, humedales, morfometría, morfología, *Montrichardia*.

## **Geographic Distribution and Foliar Variation of *Montrichardia arborescens* from Venezuela**

### **Abstract**

*Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae), known in Venezuela by their common names: bororo, bayo or radish, is a perennial arborescent herb measuring from about 4 up to 10 m high, with sagittate, lobed, penninerved, and asymmetric leaves adapted to conditions in different types of wetlands where the water level fluctuates seasonally. To expand the geographical distribution of the species in Venezuela, and to determine possible regional variations in leaf shape, a revision was made of specimens of *M. arborescens* deposited in various plant collections in the country. We studied 225 specimens, which were subsequently organized by region: South (Amazonas and Bolivar States), Plains (Anzoátegui, Apure, Barinas, Guárico and Monagas States), Delta (Delta Amacuro State), and Costa (Miranda and Sucre States). In 168 leaves we measured (in cm), total length and maximum width, distance between lobes, and lobe length at different levels. The number of veins on each leaf were also counted. Discriminant analysis showed that samples of *M. arborescens* leaves from the Delta region differ from those of the other regions studied; they have a smaller total length and a greater lobe length. These results indicate a tendency towards *M. arborescens* having a high

Recibido: octubre 2013

Aceptado: julio 2014

foliar variability, the most common functional feature in aquatic plants, so that is necessary to further conduct ecological and genetic studies to evaluate the importance of the differences found.

**Keywords:** herbaceous plants, helophytes, wetlands, morphometry, morphology, *Montrichardia*.

## INTRODUCCIÓN

*Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae), se distribuye en el trópico Americano, e incluye: Islas del Caribe (Belice, Dominica, Grenada, Guadalupe, Martinica, Puerto Rico, St. Lucía, St. Vicente, Trinidad y Tobago; Centro América (Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá) y México; Sur América (Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Guyana, Perú, Surinam, y Venezuela) (Bunting, 1979, 1995; van Roosmalen, 1985; Velásquez, 1994; Croat *y col.*, 2005, USDA-ARS-GRIN, 2010), en los cuales popularmente es denominada Boroboro, Bayo, Rábano, Mokomoko, Arracacho, Aninga, Chupaya e Himurukuaha (voz indígena Yekuana, Velásquez, 1994), Jimure (lengua Warao, Ponce, 2002), y Picatón de Morrocoy. Es una hierba perenne emergente arborescente (Helogeófito) con tallos gruesos, frecuentemente de 2 m de alto, a veces de 7 y 10 m, soportados por raíces adventicias. Produce rizomas gruesos de 40 a 105 cm de largo, con perímetro de 12 a 30 cm, que pueden interconectar 2 a 4 individuos (Gordon *y col.*, 2000). Crece en ambientes donde la lámina de agua fluctúa estacionalmente, principalmente bordeando lagunas, ríos, caños y morichales, en los cuales puede formar poblaciones muy densas, ya sea en sitios sombreados o soleados (Velásquez, 1994; Gordon *y col.*, 2000). En zonas estuarinas las poblaciones de esta especie están limitadas por la salinidad (Colonnello y Medina, 1998).

En Venezuela, los estudios realizados sobre esta especie en los humedales de Laguna Grande (estado Monagas) incluyen aspectos ecológicos, como crecimiento de plántulas, tolerancia a la inundación, tamaño y porcentaje de germinación de las semillas, variaciones estacionales y espaciales en la densidad de semillas, de plántulas e individuos adultos (Gordon *y col.*, 2000); cambios estacionales y espaciales en la biomasa, y producción primaria anual (Gordon, 2001); distribución de tamaños a lo largo del gradiente de profundidad (Gordon *y col.*, 2001); variaciones estacionales y espaciales en la fisionomía y composición florística de las comunidades dominadas por *M. arborescens* (Gordon, 1998); así como cambios espaciales y temporales en la composición y tamaño del banco de semillas (Gordon y van der Valk, 2003). Peña *y col.* (2000) estudiaron la descomposición foliar de la especie, destacando su papel como fuente de energía y materiales para otros niveles tróficos del ecosistema, el cual a través de la liberación de

nutrientes, estimula la producción y suministro de materiales orgánicos a la cadena de detritus.

Gordon (2001b), destaca el papel de *M. arborescens* en la dinámica del proceso sucesional, pues una vez instalada, puede influir en el establecimiento de otras especies a través del sombreado, o por acumulación de hojarasca. Además, las comunidades dominadas por esta especie son transicionales entre los herbazales (dominados por gramíneas, ciperáceas) y el bosque de pantano.

Otros estudios se han hecho principalmente en la Guayana Francesa y Brasil. En el primer país, las investigaciones se han centrado en la biología reproductiva (Gibernau *y col.*, 2003), desarrollo de la morfología de floral, termogénesis (Boubes y Barabe, 1997; Barabe y Lacroix (2001), relaciones entre los caracteres foliares y mecanismos de polinización (Chouteau *y col.* 2008). Weber y Halbritter (2007) en el estudio sobre la ultraestructura del polen de *M. arborescens*, hallaron un comportamiento inusual, con una intina extraordinariamente gruesa y una exina mezclada. Gibernau (2003) en el trabajo sobre polinizadores y visitantes de las inflorescencias de las Araceae (Aroides) reportó a los escarabajos del género *Cyclocephala* (Coleóptera: Scarabaeidae) como polinizadores de esta especie, aspecto que coincide con lo hallado por Ramírez y Brito (1992) para Venezuela. En Brasil, Cunha-Santino *y col.*, (2003, 2004), han abordado distintos aspectos del proceso de descomposición de esta especie.

*Montrichardia arborescens* se puede considerar una especie promisoría multipropósito (Gordon y Pardo 2012), cuyos usos abarcan: (1) Medicinal (Soplin *y col.*, 1995; Delgado Sumar, 1997; DeFilipps *y col.*, 2004; Rengifo Salgado, 2007; ITTO, 2013); (2) Contra picaduras de insectos y otros artrópodos (hormigas, arañas, escorpiones), heridas causadas por peces (rayas) (Pijoan, 2008), descargas eléctricas de peces (Soplin *y col.*, 1995; DeFilipps *y col.*, 2004) y carnada para pescar (Velásquez, 1994; Ponce, 2002); (3) Alimento humano (Cook, 1990; Hall, 2013), de animales como ganado vacuno, cerdos (ITTO, 2013), de especies de peces de carácidos (Characidae) (Lucas, 2008) y del manatí (*Trichechus manatus manatus*) (Spiegelberger y Ganslosser, 2005; Tropilab®Inc., 2000-2012); (4) Sombra/refugio o hábitat para la fauna silvestre (Forero-Montaña *y col.*, 2003); (5) Fibra para elaborar cuerdas y pulpa para papel (Defensoría del Pueblo, Bogotá, 2007; ITTO, 2013); (6) Decoración y ornamento en parques y jardines (INBIO, 2009; ITTO, 2013); y (7) también se puede emplear en planes de control de la erosión y estabilización de sedimentos en humedales ribereños (Gordon *y col.*, 2001).

La morfología foliar se ha reconocido como importante en la taxonomía y sistemática de las plantas, para lo cual tradicionalmente se ha empleado una amplia variedad de términos cualitativos para describir

la forma de la base y total de la hoja, del ápice, y otros innumerables caracteres (Stearn, 1966, Jensen *y col.*, 2002), de modo que hay al menos seis términos para el ápice, siete para la base y 11 para toda la hoja (Krieger, 2010). Para describir las variaciones de las mismas dentro de una especie, los términos son combinados, como por ejemplo en estrechamente lanceoladas a oblongolanceoladas, raramente elípticas. Desafortunadamente esta amalgama de términos involucra interpretaciones intuitivas, difíciles de reproducir entre investigadores (Jensen *y col.* 2002; Krieger 2010; Silva *y col.*, 2012), o representan descripciones discretas de caracteres que realmente son continuos (Jensen *y col.* 2002). Al respecto, Jonker-Verhoeff y Jonker (1968) y Bunting (1995) diferenciaron a *M. arborescens* y *M. linifera* (Arruda) Schott, ambas presentes en Venezuela (Bunting, 1995; Croat *y col.*, 2005), con base en las características foliares como forma de la hoja y número de venas principales laterales. No obstante, se ha destacado que la distinción entre ellas estaba lejos de ser satisfactoria, puesto que muchas plantas son intermedias entre ambas especies, debido a la gran variación en las características morfológicas de las hojas; llegando a considerar que en poblaciones naturales, los dos morfotipos son simpátridos con numerosas formas intermedias (Bunting, 1979; Lins y Oliveira, 1995 citado por Silva *y col.*, 2012).

En aras de contribuir a resolver las incertidumbres del uso de caracteres cualitativos, bien sea para separar especies o analizar variaciones de poblaciones de una misma, han surgido métodos para generar descripciones cuantitativas de la formas de las hojas y su variación: morfometría lineal (medidas lineales simples) y geométricas [análisis de puntos de referencia “landmark”, y de contornos o perfiles (Fourier Elíptico o eigenshape) (Jensen *y col.*, 2002; Krieger, 2010; Magrini y Scoppola, 2010; Viscosi y Cardini, 2011). Estos métodos tienen sus fortalezas y debilidades, pero todos han probado ser efectivos para describir variaciones en las formas foliares dentro y entre especies (Jensen *y col.*, 2002).

Los métodos clásicos lineales se han usado en distintas especies (entre otros, Hodálová y Marhold, 1996; Bisht *y col.*, 1997; Bruschi y col. 2003; Zúñiga *y col.*, 2009; Sattarian *y col.*, 2011; Gardner *y col.*, 2012). En *Montrichardia*, Mirouze *y col.* (2012) usaron medidas clásicas lineales y análisis “Elíptico Fourier” del contorno foliar para analizar las variaciones morfológicas de las hojas dentro y entre las dos especies. Silva *y col.* (2012) compararon las variaciones en las características de las hojas entre poblaciones de *M. linifera* mediante el método de puntos de referencias “landmarks” de la lámina foliar. En el presente trabajo se hizo una revisión del material depositado en distintos herbarios del país, con el objetivo de actualizar el mapa de distribución de la especie y determinar si existe variación regional en la morfología foliar de *M. arborescens* en Venezuela mediante el uso de análisis morfométrico

lineal, el cual se constituiría en el primer trabajo comparativo cuantitativo de morfología de la mencionada especie en el país.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Las descripciones morfológicas de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott han sido dadas por Standley (1944), Standley y Steyermark (1958), Jonker-Verhoeff y Jonker (1968), Bunting (1979, 1995), Velásquez (1994), Croat y col. (2005), Croat y Carlsen (2008). Las hojas de esta especie son simples, sagitadas, lobuladas, asimétricas y penninervadas, ancho-ovadas (Velásquez, 1994). Se revisaron las muestras botánicas de *M. arborescens* depositadas en los siguientes herbarios:

- (1) Jusepín (UOJ). Herbario, Dpto. de Agronomía. Universidad de Oriente. Campo Universitario 6204, Jusepín, Monagas.
- (2) Guanare. Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Herbario Universitario (PORT) UNELLEZ. Guanare. Mesa de Cavacas. 3323. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora. UNELLEZ.
- (3) Puerto Ayacucho (TFAV). Herbario Ministerio del Ambiente DIIA. Los Lirios. Oficina Proyecto Botánico. MA zona 10. Vía Aeropuerto.
- (4) Herbario de la Facultad de Agronomía. Maracay. Estado Aragua (Herbario Víctor Manuel Badillo, UCV, MY).
- (5) Herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad del Zulia (LUZ), Herbario del Museo de Biología, LUZ (HMBLUZ).
- (6) Herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, (ULA), Mérida (MERC).
- (7) Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, (ULA), Mérida (Herbario Carlos Liscano, ULA, MER).
- (8) Herbario Nacional de Venezuela FIBV (VEN).
- (9) Herbario de Referencia del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas (LEPA).
- (10) Herbario del Museo de Historia Natural La Salle (CAR, Caracas).
- (11) Herbario de la Facultad de Farmacia de la UCV (Ovalles MYF).

En cada herbario se transcribió la ficha de identificación de cada una de las muestras y en papel de seda fue calcado el molde de la hoja original. Los datos de cada ficha sirvieron para obtener las coordenadas geográficas (Latitud y Longitud) del sitio de recolección de las muestras, con el propósito de elaborar el mapa de distribución de *M. arborescens*.

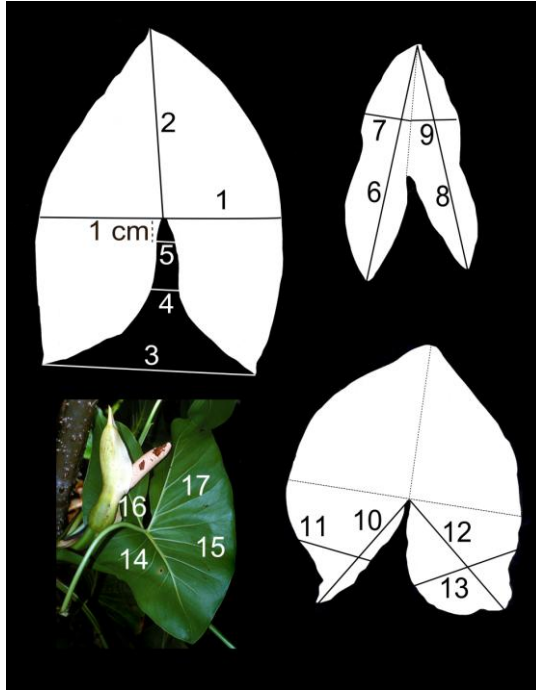
Para la elaboración del mapa de distribución de *M. arborescens*, se depuró la matriz de datos, eliminando los datos que no tenían coordenadas geográficas. Los registros extraídos de la matriz, fueron llevados a otra tabla en formato Excel, generando un archivo compatible con el programa ArcGIS en su versión 9.x, con el cuál fue elaborado el

mapa. La División Político-Territorial (DPT) de Venezuela a nivel estatal y los límites internacionales, en formato shape, fue suministrada por el Instituto Geográfico Venezolano Simón Bolívar (IGVSB). Adicionalmente se utilizó The Shuttle Radar Topography Mission versión 2.1 (SRTMv2.1), cortesía de la U.S. Geological Survey (USGS), con una resolución espacial de 90m, que se descargó de la página web <http://earthexplorer.usgs.gov>, de la USGS Earth Resources Observation and Science (EROS) centro de la NASA's Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC). Todas las capas generadas para la elaboración del mapa final, fueron llevadas a el Datum World Geodetic System 1984 (WGS84), y posteriormente reproyectadas a Datum REGVEN basado en el elipsoide asociado Geodetic Reference System 1980 (GRS-80).

Las medidas lineales como largo y ancho de la hoja constituyen un par de caracteres de la forma de la hoja; no obstante, al realizar otras mediciones, se logra construir una matriz de datos que a través de métodos multivariados (análisis de grupos, análisis de los componentes principales, discriminante o de regresión multivariada) (Henderson, 2006), permiten identificar los patrones de variación de las hojas de una especie, que son comparables con otras aproximaciones geométricas o lineales (Krieger, 2010). En este trabajo se escogió la morfología lineal para determinar si existe algún patrón de variación en las hojas de *M. arborescens*. Para ello a cada espécimen se les midió, en cm, el ancho y el largo de las hojas, distancia entre lóbulos, longitud de los lóbulos a distintos niveles y el número de venas principales y secundarias (Figura 1), para un total 17 variables medidas en 168 hojas. Los esquemas de la figura corresponden a siluetas digitalizadas de hojas reales (no están a escala), que sirven para mostrar las mediciones realizadas y la variabilidad de formas en lóbulos y ápices que exhibe la especie.

Los ejemplares fueron agrupados en cuatro regiones geográficas de acuerdo con el lugar de colección (Tabla 1): Sur (52 hojas), Llanos (22 hojas), Costa (81 hojas) y Delta (13 hojas). Las medidas realizadas en cada ejemplar permitieron el cálculo de estadísticos descriptivos (media, desviación estándar, mínimo, máximo e intervalo de confianza de la media al 95%), para los ejemplares de las cuatro regiones.

Con las medidas realizadas a los ejemplares se aplicó un análisis discriminante (Afifi y Clark, 1984), con el propósito de determinar si las variables antes señaladas o alguna combinación de ellas, permiten diferenciar las hojas provenientes de las distintas regiones, de modo que la variable región (Tabla 1) fue utilizada como variable clasificatoria. El análisis se hizo construyendo el modelo "por pasos e incorporando progresivamente las variables" (Forward stepwise) y empleando valores de entrada (F to enter) y salida (F to remove) de las variables en 4,00 y 3,99, respectivamente.



**Figura 1.** Medidas morfométricas tomadas a las hojas de *Montrichardia arborescens*. **Leyenda:** 1=Ancho de la hoja (A); 2=Largo de la hoja (L); 3=Distancia entre lóbulos punta a punta (DLp); 4= Distancia entre lóbulos a nivel medio (DLm); 5 = Distancia entre lóbulos a 1 cm de la base (DLb); 6 = Longitud del lóbulo izquierdo (LLi); 7= Ancho del lóbulo izquierdo (ALi); 8=Longitud del lóbulo derecho (LLd); 9=Ancho del lóbulo derecho (ALd); 10=Longitud de la base izquierda (LBi); 11=Ancho de la base izquierda (ABi); 12=Longitud de la base derecha (LBd); 13=Ancho de la base derecha (ABd); 14=Número de venas principales (que salen de la nervadura principal) en el lóbulo izquierdo (Vpi); 15=Número de venas principales en el lóbulo derecho (VPd); 16=Número de venas secundarias (que salen de las venas primarias) en el lóbulo izquierdo (Vsi); 17= Número de venas secundarias en el lóbulo derecho (Vsd).

**Tabla 1.** Número de muestras incluidas por estado (entre paréntesis) y agrupadas por región para el análisis discriminante.

ESTADO	REGIÓN
Amazonas (26), Bolívar (26)	Sur
Anzoátegui (10), Apure (10), Guárico (1), Monagas (1)	Llanos
Miranda (8), Sucre (73)	Costa
Delta Amacuro (13)	Delta

Algunos registros en las variables morfométricas estuvieron ausentes ya que los especímenes no estaban completos o en buenas condiciones, reemplazando los valores faltantes por el promedio de la variable, que se

calculó sobre otros ejemplares colectados en la misma región. Para el análisis discriminante sólo se consideraron variables que tuviesen menos del 50% de valores sustituidos por su media, para contar así con suficiente información original de los ejemplares de cada lugar. El número de muestras por estado y región con información suficiente para hacer el análisis se presenta en la Tabla 1. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Statistica para Windows versión 8.0 (StatSoft, 2008).

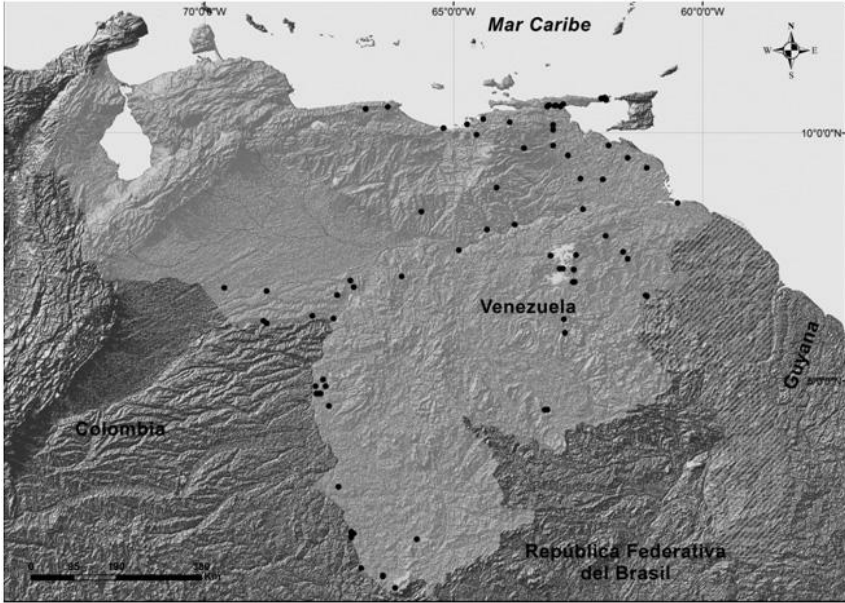
Después del análisis discriminante, se calculó el índice de plasticidad foliar (IP) de las variables con mayor poder discriminante, para determinar patrones de variación de las hojas de *M. arborescens* entre las regiones, partiendo del hecho que las hojas de las plantas constituyen los órganos más importantes para la producción, cuya disposición, forma, tamaño, anatomía y fisiología difiere grandemente dependiendo de las condiciones ambientales (Bruschi *y col.* 2003; Zúñiga *y col.*, 2009; Sattarian *y col.*, 2011). El índice de plasticidad dentro de cada región fue calculado con base al valor medio más pequeño ( $x$ ) y el valor medio más alto ( $X$ ) de las medidas foliares con mayor poder discriminante, a través de:  $IP=1-(x/X)$ , el cual permite comparar variables de distintas unidades e intervalos de variación (Ashton *y col.*, 1998; Bruschi *y col.* 2003; Sattarian *y col.*, 2011).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### **Distribución geográfica de *Montrichardia arborescens* en Venezuela.**

La Figura 2 muestra el mapa de distribución de *M. arborescens* y la Tabla 2 contiene información sobre la presencia de esta especie en Venezuela, según lo reportado por distintos autores. De acuerdo con el mapa, *M. arborescens* no se halla en el estado Nueva Esparta (NE), ni el occidente del país [estados andinos y Zulia (Zu)], aún cuando se revisó el material botánico depositado en los herbarios de los estados Mérida (Me) y Zu; cabe señalar que no se pudo visitar el herbario del estado Táchira (Ta). Respecto a los Andes, Bono (1996; 2010) no reportó a *M. arborescens* para los estados Me, Ta y Trujillo (Tr), permitiendo suponer que la región andina se constituye en una barrera geográfica o que la especie tiene límites altitudinales en su distribución, ya que se ha señalado que crece entre 0-200 msnm (Bunting, 1995). Sin embargo, *M. linifera* se halla en Táchira, en el contacto llanos-piedemonte (0-500 m), lo que indica que el género está presente en los Andes; cabe mencionar que NatureServe (2009) señaló que *M. linifera* habita en la vegetación ribereña basimontana (montana baja) de Yungas (Bosque Montano) en el Centro Norte de los Andes entre Bolivia y Perú, ubicada a altitudes entre 800-900 m a 1700-2000 m.





**Figura 2.** Mapa actualizado de la distribución de *M. arborescens* en Venezuela

**Tabla 2.** Presencia de *Montrichardia arborescens* en Venezuela, según lo reportado por distintos autores.

Autor(es)	Año	Am	An	Ap	Ba	Bo	DA	Gu	Mi	Mo	NE	Su	Ta	Zu
Aristeguieta	1968		x					x						
Colonnello y col.	1986		x							x				
Bunting	1979, 1995	x	x		x	x	x	x		x			x	x
Velásquez	1994	x	x			x	x	x		x				
Gordon	1998									x				
Díaz y Rosales	2006						x			x				
Croat y col.	2005						x	x		x		x		
Croat y Carlsen	2007	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Croat y Carlsen	2008	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
Gordon y Feo	2007								x					
Rial	2007	x	x	x		x	x	x	x	x		x		
Funk y col.	2007		x			x	x							
González	2011						x							
Lárez y col.	2011						x			x				

Am: Amazonas; An: Anzoátegui; Ap: Apure; Ba: Barinas; DA: Delta Amacuro; Gu: Guárico; Mi: Miranda; Mo: Monagas; NE: Nueva Esparta; Su: Sucre; Ta: Táchira; Zu: Zulia.

De acuerdo a la Tabla 2 *M. arborescens* se halla en el Zulia; no obstante, al revisar una vez más los especímenes depositados en el VEN, resultó que la muestra de ese estado fue colectada en el Jardín Botánico

de Maracaibo, el cual no es el hábitat natural de la especie; en la lista de especies de Velásquez (1982, no publicada) de las Ciénagas de Juan Manuel de Aguas Negras y de Aguas Blancas no aparece presente en esa zona; similarmente, M. Pietrangeli (comunicación personal), indicó que en el censo realizado en el 2003 en las ciénagas antes citadas no se encontró la mencionada especie, e incluso no se registraron especies de la familia Araceae. Los investigadores Y. Barrios y B. Gil (comunicaciones personales) no han observado dicha especie en el estado Zulia durante sus trabajos de campo.

Respecto a la presencia de *M. arborescens* en Barinas citada por Croat y Carlsen (2007, 2008), al revisar de nuevo las muestras del VEN, la especie no se halla en ese estado; en este sentido, Aymard (2012, comunicación personal) observó densas colonias de *M. linifera* (Bayo), en la vegetación situada en las cercanías del Estero Navay, Abejales, Distrito Libertador, sureste de estado Táchira, Llanos occidentales, ubicado entre 0-500 msnm, y destacó que aparentemente en los Llanos occidentales los humedales dominados por *Montrichardia* son escasos. Este mismo autor, al revisar el material depositado en el herbario PORT, concluyó que los ejemplares del estado Barinas corresponden a *M. linifera*.

Con base en el mapa de la Figura 2 y a la bibliografía consultada (Tabla 2) se presentan dudas sobre la presencia de *M. arborescens*, en los estados Zulia y Nueva Esparta; posiblemente los especialistas de la familia Araceae al revisar los especímenes botánicos los hayan reubicado en una u otra de las dos especies de *Montrichardia*; así Croat y Carlsen (2007) sitúan a *M. arborescens* en NE, pero no la ubica en ese mismo estado en el 2008 (Tabla 2). Así mismo, hay que considerar que *M. arborescens*, una hierba gigante, con hojas grandes, que por lo general crece en los bordes de ríos, caños, morichales, lagunas, pantanos herbáceos, donde forma poblaciones muy densas, muchas veces de difícil acceso, lo que dificulta su recolección, a lo que se agrega que quizás por tener hojas tan grandes la especie no se colecta. Ello ha motivado que las muestras depositadas en los herbarios no reflejen ni su distribución ni su variación poblacional en el país (Bunting, 1979).

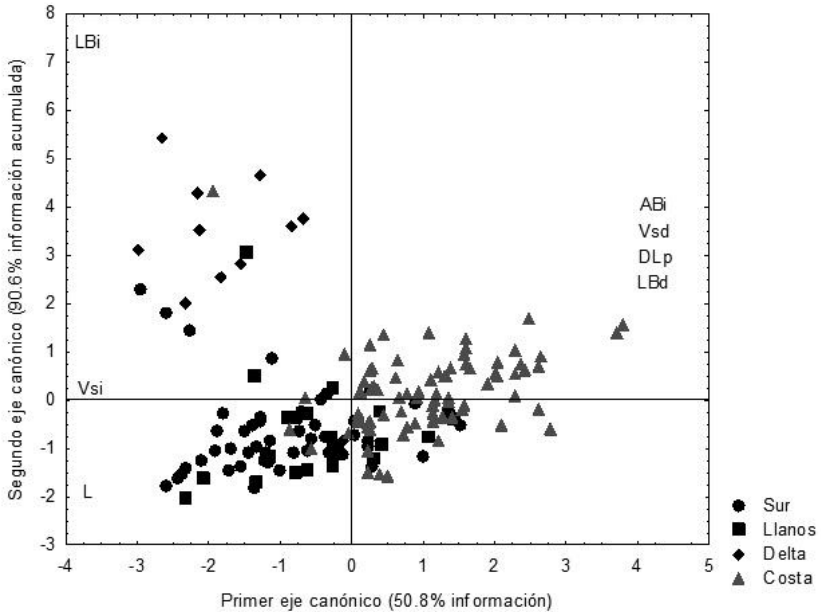
**Caracterización morfométrica.** Las hojas de esta especie son simples, y penninervadas, lobuladas, asimétricas, ancho-ovadas, y muestran una gran variedad de formas desde sagitadas hasta cordadas (Figura 1). Bunting (1979) reportó que el tamaño real de la lámina foliar de *M. arborescens* era muy diverso, midiendo desde 14 hasta 46 cm de largo. Los promedios y otros valores descriptivos de las medidas tomadas en cada región se presentan en la Tabla 3; de manera general la media del largo, y del ancho fue  $15,9 \pm 4,3$  cm y  $20,2 \pm 7,4$ , respectivamente.

**Tabla 3.** Promedios y valores descriptivos de las medidas identificadas en la Figura 1 por región. Los valores entre paréntesis corresponden al número de muestras utilizadas en cada región.

Región	Medida	A	L	DLp	DLm	DLb	LLi	ALi	LLd	ALd	LBi	ABi	LBd	ABd	VPI	Vsi	Vpd	Vsd
Todas las regiones (168)	Media	20,2	15,9	18,2	4,1	2,2	28,4	10,0	27,5	9,6	16,6	9,2	15,2	8,9	5,0	4,8	5,3	4,3
	Inf	19,0	15,2	17,3	3,7	2,0	27,2	9,4	26,3	9,0	15,9	8,7	14,6	8,4	4,8	4,5	5,2	4,1
	Sup	21,3	16,5	19,1	4,4	2,4	29,5	10,6	28,7	10,2	17,3	9,8	15,8	9,5	5,3	5,1	5,5	4,5
	Min	3,2	2,3	5,4	0,6	0,2	7,5	1,2	8,6	1,0	7,2	1,6	6,9	0,9	1,0	1,0	3,0	2,0
	Max	43,1	27,8	38,8	11,0	6,4	50,7	25,0	50,6	22,1	35,4	21,5	24,6	22,1	9,0	12,0	8,0	10,0
	Desv.Est.	7,4	4,3	5,9	2,1	1,3	7,6	3,9	7,7	3,8	4,8	3,5	3,8	3,5	1,5	2,0	1,1	1,6
Sur (52)	Media	17,9	14,8	14,0	3,6	1,7	24,5	8,5	24,0	7,9	13,6	7,9	12,5	7,2	4,3	4,9	5,4	3,6
	Inf	15,8	13,5	13,0	3,3	1,5	22,8	7,3	22,6	6,8	12,9	6,9	11,9	6,3	3,8	4,1	5,0	3,3
	Sup	20,1	16,1	14,9	4,0	1,9	26,3	9,7	25,4	8,9	14,4	8,8	13,1	8,1	4,8	5,6	5,7	3,9
	Min	3,2	2,3	6,8	0,9	0,4	10,0	1,2	10,5	1,0	7,2	1,6	6,9	1,7	1,0	1,0	3,0	2,0
	Max	39,8	22,5	21,7	7,9	3,8	37,2	25,0	34,7	15,4	21,5	14,2	17,6	14,4	8,0	12,0	8,0	7,0
	Desv.Est.	7,7	4,5	3,4	1,2	0,7	6,3	4,3	5,1	3,8	2,7	3,4	2,1	3,1	1,8	2,6	1,2	1,1
Llanos (22)	Media	16,3	15,3	15,7	3,7	1,9	25,1	7,5	23,8	7,6	15,0	6,8	13,3	7,1	5,0	4,0	5,0	4,3
	Inf	13,6	13,5	13,3	2,9	1,6	23,1	6,3	21,1	6,3	13,5	5,6	12,2	5,8	4,5	3,3	4,4	3,6
	Sup	19,0	17,1	18,1	4,5	2,2	27,2	8,7	26,4	8,8	16,5	8,0	14,4	8,4	5,6	4,8	5,5	5,1
	Min	4,8	7,9	5,4	1,1	0,5	12,9	2,5	8,6	1,8	8,5	1,6	7,2	0,9	3,0	2,0	3,0	2,0
	Max	28,2	26,0	29,5	10,4	3,9	33,4	13,2	34,8	13,3	25,9	12,5	17,8	11,8	7,0	9,0	7,0	9,0
	Desv.Est.	6,1	4,0	5,4	1,9	0,7	4,6	2,8	6,1	2,8	3,4	2,7	2,5	2,9	1,2	1,6	1,3	1,7
Delta (13)	Media	17,4	16,4	16,8	5,0	3,3	29,7	9,2	22,8	8,4	24,8	9,1	15,9	8,6	5,1	4,3	5,3	3,5
	Inf	13,9	13,7	14,5	3,5	2,5	27,8	8,4	18,8	7,2	21,0	8,3	15,1	7,8	4,3	3,5	4,9	3,3
	Sup	20,8	19,2	19,2	6,4	4,1	31,6	10,1	26,7	9,6	28,5	9,8	16,7	9,4	6,0	5,1	5,7	3,7
	Min	9,9	9,5	10,0	1,0	1,2	21,0	7,2	15,2	5,2	11,2	6,6	12,2	6,2	1,0	3,0	4,0	3,0
	Max	27,4	24,3	25,2	9,6	6,4	34,2	13,0	37,3	13,5	35,4	11,2	18,3	11,2	7,0	8,0	7,0	4,0
	Desv.Est.	5,7	4,6	3,9	2,3	1,3	3,2	1,4	6,5	2,0	6,2	1,2	1,3	1,3	1,4	1,3	0,7	0,4
Costa (81)	Media	23,1	16,6	21,7	4,3	2,4	31,5	11,8	31,5	11,5	17,7	10,8	17,3	10,6	5,5	5,0	5,4	4,9
	Inf	21,6	15,7	20,6	3,7	2,1	29,7	11,1	29,8	10,7	16,8	10,1	16,5	9,8	5,2	4,6	5,2	4,5
	Sup	24,6	17,5	22,9	4,9	2,7	33,3	12,6	33,2	12,2	18,5	11,5	18,2	11,4	5,7	5,4	5,7	5,2
	Min	12,3	10,0	8,4	0,6	0,2	7,5	6,2	14,7	5,7	10,1	6,0	7,6	4,8	4,0	2,0	4,0	2,0
	Max	43,1	27,8	38,8	11,0	6,3	50,7	22,8	50,6	22,1	28,0	21,5	24,6	22,1	9,0	10,0	8,0	10,0
	Desv.Est.	6,7	4,2	5,3	2,6	1,5	8,0	3,4	7,8	3,3	3,9	3,2	3,8	3,4	1,1	1,7	1,0	1,7

Las variables con mayor poder discriminante fueron: LBi, LBd, L, DLp, ABi, Vsi y Vsd, cuyos valores medios permitieron diferenciar regionalmente las hojas de la especie ( $p < 0,01$ ) (Figura 3). En esta figura los símbolos representan cada una de las muestras de las distintas regiones, y su relación con las variables con poder discriminante. Las variables asociadas con el primer eje canónico fueron: ABi, Vsd, DLp y LBd en sentido positivo, y Vsi, LBi y L en sentido negativo, de allí que los símbolos ubicados hacia la derecha son hojas con mayor ABi, Vsd, DLp y LBd, al mismo tiempo que tienen menos LBi, Vsi y L. Por otro lado, la variable asociada con el segundo eje en sentido positivo fue LBi y en sentido negativo el L, indicando que las hojas ubicadas en los cuadrantes superiores, tienen mayor LBi, y las que están ubicadas en sentido inferior tienen mayor L, como es el caso de las hojas provenientes de la región del Delta, lo que las diferencia de las hojas del resto del país. Por su parte, las muestras restantes se distribuyen a lo

largo del primer eje canónico (horizontal), donde las que tuvieron mayor Vsd, ABi, DLp y LBd fueron las de la Costa, mientras que las del Sur y el Delta tuvieron inferior valor en estas medidas, mayor L y Vsi. Las muestras de los Llanos mantuvieron un valor intermedio en estas variables.



**Figura 3.** Análisis Canónico resultante del Análisis Discriminante, presentando las muestras de cada región y las variables que marcaron las diferencias entre ellas. Variables: L (Largo de la hoja); Vsi (Número de venas secundarias en el lóbulo izquierdo); Vsd (Número de venas secundarias en el lóbulo derecho); ABi (Ancho de la base izquierda); DLp (Distancia entre lóbulos punta a punta); LBd (Longitud de la base derecha); LBi (Longitud de la base izquierda).

La matriz de clasificación derivada de este análisis (Tabla 4) muestra un porcentaje de clasificación elevado (78%) logrado a partir de las variables incorporadas al modelo. En general, este porcentaje es alto para todas las regiones excepto los Llanos, ya que gran proporción de las muestras de esta región fueron reclasificadas como muestras del Sur y cinco (5) de la costa. En otras palabras, el modelo no puede diferenciar las muestras de los Llanos de las del Sur y de la Costa, lo que hace un porcentaje de clasificación correcto de apenas 38% para las muestras de los Llanos, produciendo superposición o distribución difusa respecto a la Costa y el Sur, esto es, el análisis muestra una variación continua entre las hojas del Sur hasta las de la Costa (Figura 3).

**Tabla 4.** Porcentaje de clasificación correcto en el análisis discriminante.

Región	% Clasificación correcto	Sur	Llanos	Delta	Costa
Sur	73	38	2	2	10
Llanos	38	7	8	1	5
Delta	85	2	0	11	0
Costa	90	6	1	1	73
<b>Total</b>	<b>78</b>	<b>53</b>	<b>11</b>	<b>15</b>	<b>88</b>

Estos resultados muestran que *M. arborescens* presenta variabilidad morfológica y morfométrica de sus hojas (Figuras 1 y 3; Tablas 1 y 5), lográndose mediante análisis estadísticos separar en la mayoría de los casos las muestras del Delta de las del resto del país, de allí que son necesarios estudios ecológicos y genéticos para analizar la significancia de las diferencias encontradas. Bunting (1979), indicó que tanta variación entre las muestras venezolanas de *M. arborescens* hace difícil aceptar que haya una sola especie, pues numerosas muestras tienen caracteres intermedios entre *M. arborescens* y *M. linifera*, particularmente en el Amazonas. Sugirió además que puede haber más de un taxón, para lo cual habría que hacer estudios más específicos para resolver la taxonomía de este grupo tan ampliamente distribuido en el país, como se muestra en el mapa de distribución (Figura 2). Mirouze y col. (2012), destacaron que las variables morfológicas en *M. arborescens* fueron más importantes que las morfométricas para diferenciar entre poblaciones de esta especie, pero sin claras diferencias entre ellas, señalando que habría que añadir más caracteres para aumentar la discriminación entre poblaciones de la misma especie.

**Tabla 5.** Coeficientes estandarizados para las tres primeras variables canónicas resultantes del análisis discriminante. Variables: L (Largo de la hoja); Vsi (Número de venas secundarias en el lóbulo izquierdo); Vsd (Número de venas secundarias en el lóbulo derecho); ABi (Ancho de la base izquierda); DLp (Distancia entre lóbulos punta a punta); LBd (Longitud de la base derecha); LBi (Longitud de la base izquierda).

VARIABLES	1er. eje	2do. eje	3er. eje
<b>LBi</b>	-0.613	1.329	0.230
<b>LBd</b>	0.818	-0.319	0.046
<b>L</b>	-0.548	-0.584	0.299
<b>DLp</b>	0.567	0.120	-0.059
<b>ABi</b>	0.291	0.328	-1.246
<b>Vsd</b>	0.539	-0.345	1.317
<b>Vsi</b>	-0.484	0.066	-0.690
<b>Autovalor</b>	1.113	0.871	0.205
<b>% Acumulado</b>	0.508	0.906	1.000

Con base en los resultados ¿cómo se explica tanta variación en las hojas de *M. arborescens*? ¿Es que realmente existe otra especie? ¿O los resultados son el reflejo de la capacidad de la especie de modificar su morfología y

fisiología en respuesta a la heterogeneidad ambiental (plasticidad fenotípica)? La Tabla 6, muestra el índice de plasticidad (IP) de las variables con mayor poder discriminante de cada región. Se incluyó el ancho, junto con el largo dan una relación de la forma de la hoja. En general los índices menores tanto para un carácter en específico, como el promedio, se hallan en el Delta, seguido de la Costa; en tanto que los índices de plasticidad mayores fueron para el Sur y los Llanos. Esto sigiere que las muestras foliares del Delta son menos plásticas y que provienen de un ambiente más homogéneo; consideración similar se puede hacer para las provenientes de la Costa; contrariamente las muestras del Sur y de los Llanos posiblemente representan una amplia variedad de ambientes, como morichales, lagunas, pantanos herbáceos, dando como consecuencia mayor índice de plasticidad, que refleja esa amplia variabilidad ambiental. De allí que es posible que esta diversidad en la morfológica foliar sea el resultado tanto de la adaptación a los distintos ambientes donde crecen, como a diferente información genética de la especie. En contraste, la variación en el índice de plasticidad de algunas características morfológicas foliares (Tabla 6), entre regiones, se puede atribuir principalmente a las condiciones ambientales específicas que difieren en mayor grado dentro de cada región.

**Tabla 6.** Índice de plasticidad (IP) de las variables con mayor poder discriminante. Variables: L (Largo de la hoja); Vsi (Número de venas secundarias en el lóbulo izquierdo); Vsd (Número de venas secundarias en el lóbulo derecho); ABi (Ancho de la base izquierda); DLp (Distancia entre lóbulos punta a punta); LBd (Longitud de la base derecha); LBi (Longitud de la base izquierda).

	IPA	IPL	IPLBi	IPLBd	IPABi	IDPLp	IPVsi	IPVsd	Promedio
<b>Total</b>	0,93	0,93	0,80	0,93	0,93	0,86	0,92	0,80	0,88
<b>Sur</b>	0,92	0,92	0,67	0,93	0,89	0,69	0,92	0,71	0,83
<b>Llanos</b>	0,83	0,70	0,67	0,93	0,87	0,82	0,78	0,78	0,80
<b>Costa</b>	0,29	0,64	0,64	0,72	0,72	0,78	0,80	0,80	0,67
<b>Delta</b>	0,64	0,64	0,68	0,41	0,41	0,60	0,63	0,25	0,53

Mirouze *y col.* (2012) consideraron que casi siempre los hábitats donde se recolectan las muestras de plantas representan un conjunto de taxa con distintas historias, por lo que habría que considerar aspectos históricos de las especies, como las estrategias de colonización en los diferentes tipos de hábitats, especialmente a lo largo de gradientes de inundación. Al respecto, Lins (1994 cit. Silva *y col.*, 2012) prestó atención a la ecología de ambas especies, señalando que *M. linifera* coloniza bancos limosos recientemente depositados por ríos, en tanto que *M. arborescens* aparece en estadios tardíos de la sucesión vegetal, dejando abierta la posibilidad que las dos especies sean solamente ecotipos. Simmonds (1950a; 1950b cit. Silva *y col.*, 2012) reconoció que *M. arborescens var. aculeata* habita en aguas más salinas (salobres), una visión también expresada por Lins (1994 cit. Silva *y col.*, 2012), quien también observó que muchas de las formas de la variedad *aculeata* están presentes en sustratos arenosos gruesos. Bunting (1995) señaló que *M.*

*linifera* crece en hábitats soleados o sombreados, en bancos fangosos o cenagosos, en márgenes de ríos y lagunas estacionalmente inundadas, y debajo del dosel de la palma *Mauritia* sp., mientras que *M. arborescens* habita sitios soleados o sombreados, en márgenes de ríos, arroyos, lagunas y bosques estacionalmente inundados. Por su parte, van Roosmalen (1985) señaló que *M. arborescens* se halla en bancos arenosos a lo largo de ríos y que es frecuente en zonas cercanas a la costa, mientras que *M. linifera* también crece en bancos de ríos pero en zonas continentales, aspecto que coincidió con lo señalado por Jonker-Verhoef y Jonker (1968). Standley y Steyermark (1958) señalaron que *M. arborescens* ocasionalmente se encuentra en pantanos boscosos o arbustivos expuestos a la acción de las mareas, y que usualmente crece en aguas poco profundas.

*Montrichardia arborescens* habita en distintos ambientes que incluye desde bancos arenosos de ríos que fluyen hacia al mar Caribe donde la influencia del mar es baja, como las poblaciones de los estados Sucre y Miranda (observación personal), hasta morichales que son ríos de aguas negras, y en pantanos herbáceos donde se acumula la materia orgánica (Gordon, 1996), de allí que se puede suponer que no son las características del sustrato lo que limita su establecimiento y supervivencia, sino más bien la presencia de agua y su nivel de inundación; así mismo, a partir del hecho que no se halla en los Andes, se presume que la altitud limita su distribución. Esta diversidad de hábitats donde crece se refleja en la amplia variabilidad foliar, que posiblemente constituye una expresión de la habilidad de la especie de cambiar el tamaño y morfología de las hojas en respuesta a esa diversidad de ambientes donde crece.

## CONCLUSIONES

*Montrichardia arborescens* (Helogeófito), hierba gigante, muestra una distribución amplia en Venezuela, que incluye zonas costeras (Miranda, Sucre), Llanos (Guárico, Anzoátegui, Apure, Monagas), estados del sur (Amazonas y Bolívar) y el Delta. Su ausencia en los Andes denota limitaciones altitudinales en su distribución. Existen dudas sobre su presencia en el estado Zulia.

A pesar que: (1) Los datos provienen de especímenes de herbario, en los cuales para especies con hojas grandes, éstas son plegadas y prensadas; (2) Desigual número de muestras por región, lo que refleja distinta intensidad de recolección de los especímenes en el país, y (3) Actualmente se usan métodos morfométricos más avanzadas en estudios de variación foliar, el análisis multivariado y morfometría lineal empleado

permitió comparar poblaciones de plantas a nivel regional para determinar variaciones de la morfología foliar de la especie objeto de este trabajo.

Los resultados muestran que *M. arborescens* se caracteriza por una alta variabilidad foliar, posiblemente relacionado con la heterogeneidad ambiental donde crece, la cual podría constituir la principal fuente de esa variación foliar, o que bien puede haber, además de *M. arborescens* y *M. linifera*, otra especie de *Montrichardia* en Venezuela, lo que hace necesaria la ejecución de estudios ecológicos y genéticos que permitan analizar la significancia de las diferencias encontradas y confirmar las variaciones foliares de esta especie entre regiones, para establecer si existen o no la presencia de híbridos (polimorfismo interespecífico, e intraespecífico).

Para futuras investigaciones, habría que comparar la morfología foliar entre distintos ambientes, por ejemplo, las poblaciones que están presentes en la costa y en los pantanos herbáceos en la planicie de inundación del río Tuy en Barlovento del estado Miranda, para analizar si existe polimorfismo intraespecífico. También para un mismo tipo de ambiente (ejemplo morichales), pero en diferentes estados o regiones del país.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el CDCH-UCV bajo el proyecto número 03-31-4933-2001. Los autores agradecen la colaboración a la Lic. Nancy Hernández y al Br. Yomel de la Cruz. A los árbitros (anónimos) quienes con sus comentarios contribuyen a la edición final de este trabajo.

## LITERATURA CITADA

- Affi, A. y V. Clark. 1984. Computer-Aided Multivariate Analysis. Lifetime Learning Publications, Belmont. 458 pp.
- Aristeguieta E. 1968. Consideraciones sobre la flora de los morichales llaneros al Norte del Orinoco. *Acta Bot. Venez.* 3 (1-4):19-38.
- Ashton, P.M.S., L.P. Olander, G.P. Berlyn, R. Thadani e I.R. Cameron. 1998. Change in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock. *Can. J. Bot.* 76(7):1189-1187.
- Bist I.S., D.A. Patel y R.K. Mahajan. 1997. Classification of genetic diversity in *Abelmoschus tuberculatus* germplasm collection using morphometric data. *Ann. Appl. Biol.* 130:325-335.



- Barabe, D. y C. Lacroix. 2001. The developmental floral morphology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) revisited. *Botanical Journal of the Linnean Society* 135:413-20.
- Bono, G. 1996. *Flora y vegetación del Estado Táchira*. Venezuela. Museo Regional de Ciencias Naturales. Torino. Monografía 20, 951 pp.
- Bono, G. 2010. *Catálogo de la Flora y Vegetación de los Valles de la vertiente Occidental de los Andes de la cordillera de Mérida*. (Estado Mérida y Trujillo). Centro de Estudio Herbario Tropical. Italia. Publicación N° 16, 489 pp.
- Boubes, C. y C. Barabe. 1997. Flower and inflorescence development in *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 158:408-417.
- Bruschi, P., P. Grossoni y F. Bussotti. 2003. Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees* 17(2):164-172.
- Bunting, G.S. 1979. Sinopsis de las Araceae de Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía* 10:139-290.
- Bunting, G.S. 1995. Araceae (*Montrichardia*). En: *Flora of the Venezuelan Guayana. Vol. 2. Acanthaceae-Araceae*. (Steyermark, J., P. Berry y B. Molst, Eds), Timber Press, Yestland y Missouri Botanical Garden, St. Louis. Pp: 600-679.
- Chouteau, M., M. Gibernau y D. Barabé. 2008. Relationships between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156:29-42
- Colonnello, G. y E. Medina. 1998. Vegetation changes induced by dam construction in a tropical estuary: The case of Mánamo River, Orinoco Delta (Venezuela). *Plant Ecol.* 139:145-154.
- Colonnello, G., S. Castroviejo y G. López. 1986. Comunidades vegetales asociadas al río Orinoco en el Sur de Monagas y Anzoátegui (Venezuela). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* Tomo XLVI (125-126):127-165.
- Crisp, M.D. y P.H. Weston. 1993 Geographic and ontogenetic variation in morphology of Australian waratahs (*Telopea*: Proteaceae). *Syst. Biol.* 42:49-76.
- Croat, T.B. y M. Carlsen. 2008. Araceae. En: *Nuevo Catálogo de la Flora Vasculare de Venezuela* (Hotche, O., P. Berry y O. Huber, Eds), Fundación Instituto Botánico de Venezuela-FIBV-FONACIT-National Science Foundation-NSF, Caracas. 680 pp.
- Croat T.B. y M. Carlsen. 2007. Familia Araceae. En: *Flora vascular de los Llanos de Venezuela* (Duno de Stefano, R., G. Aymard y O. Huber, Eds). FUDENA – Fundación Empresas Polar – FIBV, Caracas. (*Montrichardia*). Pp: 221-222.
- Croat, T.B., G.C. Fernández-Concha y L.I. González. 2005. *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae) newly reported for México. *Aroideana* 28:86-87.
- Cook, C.D.K. 1990. Aquatic Plant Book. SPB Academic Pub., The Hague. 228pp.
- Cunha-Santino, M.B., L.D. Pacobahyba e I. Bianchini-Júnior. 2003. Changes in the amount of soluble carbohydrates and polyphenols contents during decomposition of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. *Acta Amaz.* 33:469-476.
- Cunha-Santino, M.B., L.D. Pacobahyba e I. Bianchini-Júnior. 2004. O/C Stoichiometry from mineralization of *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. *Acta Limnol. Bras.* 16:351-357.
- Defensoria del Pueblo, Bogotá. 2007. Resolución Defensorial No. 51. Derechos Humanos en las subregiones del bajo Atrato y del Darién - Departamento del Chocó, Colombia. [Consulta: 24/10/2011]. <http://www.defensoria.org.co>.

- DeFilipps, R.A., S.L. Maina y J. Crepin. 2004. Medicinal Plants of Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). Department of Botany, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. 20013-7012. [Consulta: 06/12/2010]. <http://botany.si.edu>.
- Delgado Sumar, H. E. 1997. Inventario de recursos curativos en centros de expendio formales e informales: Amazonas. Serie: Apuntes de Medicina Tradicional No. 86. Ministerio de Salud, Lima. [Consulta: 07/06/2011]. <http://www.flacsoandes.org>.
- Díaz, W. y J. Rosales. 2006. Análisis florístico y descripción de la vegetación inundable de varzéas Orinoquenses en el Bajo Río Orinoco, Venezuela. *Acta Bot. Venez.*, 29:39-68.
- Forero-Montaña, J., J. Betancur y J. Cavelier. 2003. Dieta del capibara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae) en Caño Limón, Arauca, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 51:579-590.
- Funk, V., T. Hollowell, P. Berry, C. Kelloff1, y S.N. Alexander. 2007. *Checklist of the Plants of the Guiana Shield (VENEZUELA: Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana)*. Contributions from the United States National Herbarium Vol. 55:1-584. Department of Botany National Museum of Natural History, Washington, DC.
- Gardner, Z., L. Lueck, E.B. Erhardt y L.E. Craker. 2012. A Morphometric analysis of *Actaea racemosa* L. (Ranunculaceae). *Journal of Medicinally Active Plants* 1(2):47-59
- Gibernau, M. 2003. Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescences. *AROIDEANA* 26:73-91.
- Gibernau, M., D. Barabe, D. Labat, P. Cerdan y A. Dejean. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 19:103-107.
- Gordon, E. 1998. Composición fisionómica y florística de humedales dominados por *Montrichardia arborescens* en Laguna Grande (Monagas, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* 18:55-76.
- Gordon, E. 2001. Contribución a la ecología de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. II. Biomasa y Producción. *Acta Biol. Venez.* 21:53-66.
- Gordon, E. 2001b. Cambios de la vegetación durante 45 años en Laguna Grande. *Acta Bot. Venez.* 24:37-57.
- Gordon, E. y A.G. van der Valk. 2003. Secondary seed dispersal among seed bank in *Montrichardia arborescens* (L.) Schott dominated wetlands in Laguna Grande, Venezuela. *Plant Ecology* 168:177-190.
- Gordon, E. y M.J. Pardo. 2012. Riqueza y composición de especies promisorias de un sector de los Llanos orientales, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 32(2):99-180.
- Gordon, E., L. Polanco y C. Peña. 2000. Contribución a la ecología de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. I. Demografía. *Acta Biol. Venez.* 20:51-64.
- Gordon, E., L. Polanco y C. Peña. 2001. Contribución a la ecología de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. III. Distribución a lo largo del gradiente de profundidad del agua. *Acta Biol. Venez.* 21:39-47.
- USDA (United States Department of Agriculture), ARS (Agricultural Research Service), NGRP (National Genetic Resources Program). *Germplasm Resources Information Network - (GRIN)* [Online Database]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. <http://www.ars-grin.gov>. [Consulta: 15/06/2013].
- Hall, L. 2013. Monstrosy deliciousness and devilish fruit - Kew's edible aroids. En: tropical Nursery Blog. <http://www.kew.org>. [Consulta: 15/06/2013].

- Henderson, A. 2006. Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151:103-111.
- Hodálová, I. y K. Marhold. 1996. Sympatric populations of *Senecio ovatus* subsp. *ovatus*, *S. germinicus* subsp. *germanicus* (Compositae) and their hybrid in the Carpathians and the adjacent part of Pannonia. I. Multivariate morphometrics study. *Flora* 191:283-290.
- INBIO, 2009. Proyecto Parque la Libertad. Recomendaciones de especies nativas de flora presente en la Loma de Salitral, para ser incorporadas en el Parque La Libertad con fines de rehabilitación de áreas de bosque y paisajismo. Conceptualización del Jardín Botánico. Unidad de Asesorías y Capacitación. 266 p. <http://www.nacionesunidas.or.cr>. [Consulta: 17/04/2011].
- ITTO, 2013. *Montrichardia arborescens* (L.) Schott. Projeto: Extrativismo Não Madeireiro e desenvolvimento. Sustentável Na Amazônia (ITTO-International Tropical Timber Organization-PD 31/99). Ver.3(1). Banco de datos Non Woods.<http://www.ittorolac.org>. [Consulta: 2013].
- Jensen, R.J., K.M. Ciofani, L.C. Miramontes. 2002. Lines, outlines and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (Aceraceae) and their hybrid. *Taxon* 51:475-492.
- Jonker-Verhoef, A.M.E y F.P. Yonker. 1968. Araceae. En: *Flora of Suriname. Vol.1. Part 2* (Pulle, A. A. y J. Langouuw, Eds), E.J. Brill, Leiden, Netherlands. Pp:1-79.
- Krieger J.D. 2010. Controlling for curvature in the quantification of leaf form. En: *Morphometrics for Nonmorphometricians* (Elewa, A. M. T., Ed.), Lecture Notes in Earth Sciences, Springer, London. Pp. 27-72. <http://118.97.161.124>. [Consulta: 30/06/2013].
- Lárez, A., E. Prada y C. Lárez. 2011. Catálogo de plantas vasculares del complejo orillar en la planicie cenagosa deltaica del río Orinoco, estado Monagas, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 34:289-319.
- Lucas, C.M. 2008. Within flood season variation in fruit consumption and seed dispersal by two Characin fishes of the Amazon. *Biotropica* 40:581-589.
- Magrini, S. y A. Scoppola. 2010. Geometric morphometrics as a tool to resolve taxonomic problems: the case of *Ophioglossum* species (ferns). En: *Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems* (Nimis, P.L. y R. Vignes Lebbe, Eds.). Proceedings of the International Congress, Paris. Edizione Università di Trieste, Trieste. Pp. 251-256. <http://www.openstarts.units.it>. [Consulta 20/06/2014].
- Mirouze, E., A. Staquet y R. Vezy. 2012. Morphometric and morfological analyses of leaves in two species of Araceae: *Montrichardia linifera* and *Montrichardia arborescens* among different French Guiana populations. *Journal Ecofog* 3:1-15. <http://www.ecofog.gf>. [Consulta: 25/05/2013].
- NatureServe. 2009. *Sistemas Ecológicos de los Andes del Norte y del Centro: Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. NatureServe Central Databases, Arlington, Virginia. <http://www.natureserve.org>. [Consulta: 28/05/2013].
- Peña, C., E. Gordon y A. Ramírez, A. 2000. Descomposición de *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). En: *Ecología Latinoamericana, Memorias III Congreso Latinoamericano de Ecología* (Péfaur, J. E., Ed.), Mérida. Pp. 153-161.
- Pijoan, M. 2008. Antídotos tribales (y II). Herencia milenaria. *Etnofarmacia* 27:105-109.
- Ramírez N. y Y. Brito. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plains. *Botanical Journal of the Linnean Society* 110:277-302.

- Ponce, M.E. 2002. *La Etnia Warao*. [Consulta: 30/06/2013]. <http://fenixprosa.galeon.com/aficiones469178.html>.
- Rengifo Salgado, E. 2007. *Las Ramas Floridas del Bosque*. Experiencias en el manejo de plantas medicinales amazónicas. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Iquitos. <http://www.siamazonia.org.pe>. [Consulta: 07/06/2011].
- Rial, B.A. 2009. *Plantas Acuáticas de los Llanos Inundables del Orinoco, Venezuela*. Fundación La Salle, Gold Reserve Inc., Conservación Internacional, Caracas, 392 pp.
- Silva, M.F.S., I.M. de Andrade y S.J. Mayo. 2012. Geometric morphometrics of leaf blade shape in *Montrichardia linifera* (Araceae) populations from the Rio Parnaíba Delta, north-east Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170:554–572
- Soplin, S.P., E.A. Millones, Álvarez Campos J. L., L. Gutiérrez Deza, E. Jayos Ríos, I. Briceño Sánchez, M. Rosales Benítez, L. Gómez Pando, R. Sevilla Panizo, C. del Carpio Merino y J.C. Rivera S. 1995. *Perú: Informe nacional para la conferencia técnica internacional de la FAO sobre los recursos fitogenéticos*. Leipzig, 1996. [Consulta: 05/07/2013]. <http://www.inia.gob.pe>.
- Sattarian, A., M. Reza Akbarian, M. Zarafshar, P. Bruschi, P. Fayyaz. 2011. Phenotypic variation and leaf fluctuating asymmetry in natural populations of *Parrotia persica* (Hamamelidaceae), an endemic species from the hyrcanian forest (Iran). *Acta Botanica Mexicana* 97:65-81.
- Spiegelberger, T. y U. Ganslosser. 2005. Habitat analysis and exclusive bank feeding of the Antillean manatee (*Trichechus manatus manatus* L. 1758) in the Coswine Swamps of French Guiana, South America. *Tropical Zoology* 18:1-12.
- Standley P.C. 1944. Araceae. En: Flora of Panamá (Woodson, Jr. y E. Shery, Eds.). *Ann. Missouri Bot. Garden* 31:1-60.
- Standley, P.C. y J.A. Steyermark. 1958. Araceae. En: *Flora of Guatemala*. Part I (Standley, P. C y J. A. Steyermark, Eds). *Fieldiana Bot.* (24):304–363. Chicago Natural History Museum.
- StatSoft Inc. 2001. STATISTICA (programa de análisis estadístico), versión 6. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stearn, W.T. 1966. *Botanical Latin: History, grammar, syntax, terminology and vocabulary*. Hafner Pub. Co., New York, 566 pp.
- Tropilab®Inc. 2000-2012. *Montrichardia arborescens* – Mocu-Mocu. [Consulta: 13-06-2011]. <http://www.tropilab.com>.
- Van Roosmalen, M.G.M. 1985. *Fruits of the Guianan Flora*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Netherlands, 453 pp.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 942 pp.
- Viscosi, V. y A. Cardini. 2011. Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners. *PLoS ONE* 6(10): e25630. doi:10.1371/journal.pone.0025630. <http://www.plosone.org>. [Consulta: 13/06/2013].
- Weber, M. y H. Halbritter. 2007. Exploding pollen in *Montrichardia arborescens* (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 263:51-57.
- Zúñiga, E. Á., A. Sánchez-González y D. Granados Sánchez. 2009. Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el parque nacional los Mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15(2):87-93.