

BIODIVERSIDAD DE LA CUENCA DEL ORINOCO

BASES CIENTÍFICAS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN Y USO SOSTENIBLE DE LA BIODIVERSIDAD

Carlos A. Lasso, José S. Usma, Fernando Trujillo y Anabel Rial (Editores)



FUNDACIÓN LA SALLE
de Ciencias Naturales



CONSERVACIÓN
INTERNACIONAL
Colombia



PÁGINA LEGAL

NOTA DE LOS EDITORES:

La denominación o designación de entidades geográficas en esta publicación y muestras cartográficas, no implica en ninguna forma la expresión por parte de los editores ni de ninguna de las organizaciones que apoyan los estudios aquí publicados, en lo que se refiere al estado legal de ningún país, región o área, ni de sus autoridades, ni en lo concerniente a los límites fronterizos.

Todas las opiniones expresadas en esta publicación son de la entera responsabilidad de los autores y no necesariamente reflejan la posición de los editores ni de las organizaciones participantes.

CITACIÓN SUGERIDA:

Obra completa: Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (Editores). 2010. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia. 609 pp.

Capítulos y casos de estudio: Acosta-Galvis, A. R., J. C. Señaris, F. Rojas-Runjaic, D. R. Riaño-Pinzón. 2010. Anfibios y reptiles. Capítulo 8. Pp. 258-289. *En:* Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial (eds.). 2010. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia.

Corrección de textos: Carlos A. Lasso
Angélica Díaz

Foto portada: Francisco Nieto

Foto portada interior: Alejandro Siblesz Vera

Diseño y diagramación: Luisa F. Cuervo G.
luisa.cuervo@gmail.com

Impresión: Unión Gráfica Ltda.

Contribución IAvH #450

ISBN: 978-958-8554-13-6

© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). 2010.

Los textos pueden ser citados parcial o totalmente citando la fuente.

Impreso en Bogotá, D. C., noviembre de 2010
1.000 ejemplares

.6

EFFECTOS EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA (CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES



A. Rial.

Anabel Rial B., Carlos A. Lasso y José Ayarzagüena

RESUMEN

En la zona más baja de los Llanos del Orinoco en Venezuela (>100 m.s.n.m.), se encuentran los humedales del Estado Apure, cuyo territorio alcanza los 100.000 km² y constituyen la cubeta receptora de las aguas de las cordilleras de los Andes y de la Costa. Como en todos los humedales, dos factores afectan de forma determinante el ecosistema: la calidad y la cantidad de agua. En el caso de los humedales llaneros, la cantidad de agua disponible ha sido reducida y regulada durante los últimos 70 años mediante la construcción de módulos en las tierras bajas (sabanas inundables) y represas en las secciones medias y altas de las cuencas. Este efecto negativo se magnificó en la década de los 60 y 70 tras la construcción de los Módulos de Apure, la carretera nacional de los Llanos -que funciona como un gran dique norte sur- y de los diques o terraplenes construidos dentro de la mayoría de los hatos o fincas de la región. En el Estado Apure, la Estación Biológica El Frío, dentro del hato homónimo de 63.000 ha, ha sido por cinco décadas, uno de los mayores escenarios de estudio y conservación de la biodiversidad en los Llanos de Venezuela. En este caso, documentamos las observaciones y conclusiones a las que llegamos, luego de dos décadas (1988-2008) de observación de fenómenos anuales típicos del humedal. Ciertos eventos inusuales durante algunos de esos años desencadenaron cambios clave para entender y asociar cómo el impedimento al desborde de los grandes ríos y caños hacia la sabana,

ocasiona alteraciones físicas, químicas y biológicas a tres niveles: 1) pérdida de conectividad sistema léntico-lótico, 2) limitación en el flujo de nutrientes y 3) disminución de la riqueza de especies.

Palabras clave: pulso de inundación, sabanas, impacto, conservación, Llanos de Apure.

INTRODUCCIÓN

Las obras de ingeniería

A escala nacional y regional, las obras hidráulicas y la incontrolada deforestación de las cabeceras de ríos y Reservas Forestales en el piedemonte andino (San Camilo, Turén, Ticiporo y Caparo), han reducido el caudal de agua que naturalmente estaría destinado a enriquecer los humedales de los llanos en el Estado Apure. El 70% de la electricidad de Venezuela se genera en centrales hidroeléctricas y el 17% se hace a través de los sistemas instalados en Los Andes.

Tres embalses y ocho represas afectan el caudal de los ríos que drenan a los llanos del Orinoco: Camatagua, Los Cerritos y Las Majaguas, que represan los ríos Guárico, Pao, Cachinche, Cojedes y Sarare, afluentes llaneros del Apure. En



EFFECTOS EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA (CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

A. Rial.

los Andes y su piedemonte, la red hidrográfica de los ríos Caparo, Sarare y Suripá colecta sus caudales en tres presas construidas en el área Uribante-Caparo. Más al norte, la red hidrográfica de los ríos Canagua-Masparro y Santo Domingo en el piedemonte andino del Estado Barinas, se represa en la hidroeléctrica Santo Domingo (ríos Santo Domingo y Aracay). En la cuenca del río Uribante, el caudal de los ríos Uribante, Negro y Potosí se almacena en el Embalse Uribante y surte a la presa la Honda. Las aguas de los ríos San Buenas y San Agatón (cuenca del río Doradas) se embalsan en Las Doradas y surten a la presa las Cuevas; y los ríos Camburito, Caparo, Aricagua, Mucupatí, Mucuchachi, Guaimaral y quebrada La Colorada surten al embalse Camburito-Caparo y a la presa Borde Seco- La Vueltosa.

A escala local, la necesidad de mantener mayores rebaños de ganado propició el control de las inundaciones y la reducción de la sequía mediante la construcción de diques en los hatos ganaderos. Terraplenes que funcionan como pequeñas represas dentro del humedal, han modulado por décadas los flujos de agua en la sabana. Con fines productivos y cierto grado de ingenuidad, su instalación desestimó

entonces, cualquier posible efecto colateral sobre el ecosistema.

Otras dos grandes obras nacionales actúan también como diques en estas llanuras inundables: la carretera transversal nacional de los Llanos y los Módulos de Apure (Figura 11.6.1). Los Módulos pretendían “domar las aguas” según palabras del entonces presidente de la República Rafael Caldera. Ciertamente las domaron, 2.500 km² de terraplenes con fines productivos que se convirtieron en los años 70 en la mayor superficie modulada de Suramérica. El beneficio de esta obra de ingeniería implicó la pérdida del carácter natural y vivo de las aguas, y de su consecuente riqueza biológica. La carretera nacional del Llano por su parte, divide en dos mitades, norte y sur, todo este plano inundable. Al norte el río Apure y el Refugio de Fauna Caño Guaritico, y al sur de la carretera, otro complejo de sabanas estaba condenado a prescindir de los escurrimientos y desbordes de aguas enriquecidas de la margen norte, a pesar de que en años recientes (2005-2006) se construyeron perforaciones (alcantarillas) en dicha vía para el paso del agua.

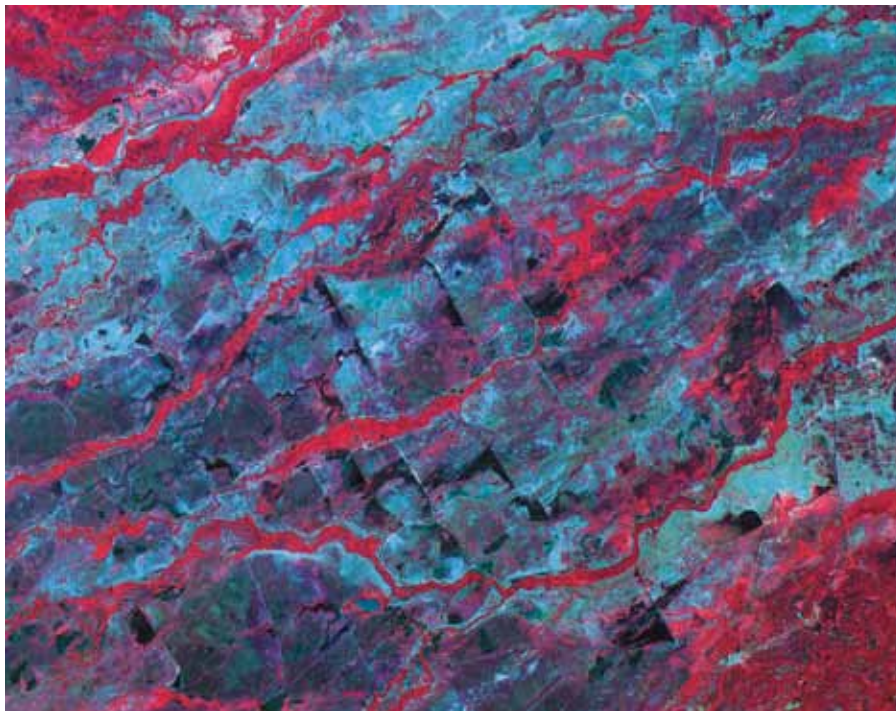


Figura 11.6.1 Imagen satelital de los Módulos de Apure.



A. Rial.

EL ENTORNO FÍSICO

Las sabanas o llanos, cuya extensión sobrepasa los dos millones de kilómetros cuadrados, constituyen unos de los ecosistemas de mayor importancia en Suramérica. Venezuela comparte con Colombia los llanos del Orinoco. Esta amplia región de sabanas hiperestacionales están delimitadas al oeste por la Cordillera de los Andes, al norte por la Cordillera de la Costa y por el Escudo de Guayana al sureste. El río Guaviare al sur y el delta del Orinoco al este, marcan el límite natural del bosque amazónico y otra docena de ríos forman la red fluvial principal de la región: al suroeste el Meta, Cinaruco, Capanaparo, Arauca y Apure, y al noroeste el Uribante, Masparro, Guanare, Portuguesa, Guárico, Manapire y Pao (Lasso 2004).

El clima de esta región es bimodal, un periodo seco (octubre-marzo) y un periodo de lluvias e inundaciones (abril-septiembre) (Machado-Allison 2005), con variaciones anuales e incluso locales en cuanto a su inicio y duración que oscilan entre los 1000-2000 mm, determinando periodos semejantes de lluvia y sequía de unos cinco a seis meses. Este patrón de precipitación se traduce en extensas inundaciones de las regiones planas y bajas, desfasadas levemente respecto al inicio de las lluvias (Mago 1970). Estas lluvias locales más las precipitaciones en las cabeceras de la vertiente oriental de los Andes (2000-5000 mm) (MARNR 1983) originan cuatro fases hidrológicas de los ríos llaneros.

La pertinencia de estas observaciones relativas a la precipitación y su distribución en la red de drenaje se verán luego, pues tanto la construcción de represas y embalses en las cabeceras de la cuenca, como la construcción de diques en las tierras bajas, han determinado cambios de diversa índole en estos humedales del Orinoco (Hato El Frío).

La cuenca llanera incluye los ríos que discurren por las planicies altas y bajas desde el piedemonte andino (alrededor de 200 m.s.n.m.) hasta la unión con el río Orinoco (1000 m.s.n.m.). El río Apure es su principal tributario en términos del área de drenaje (167.000 km²) y descarga de sedimentos (2000 m³/seg) (Saunders III y Lewis Jr. 1988, Zinck 1977) y forma un delta interno (delta interno del Apure) de sabanas que se inundan principalmente por el agua de lluvias "sheetflooding" más que por el desborde de ríos y caños, como sucede en las planicies del Orinoco "fringing floodplain" (Welcomme 1985, Lasso 2004). De este modo, los humedales de Apure están sometidos a dos pulsos hidrológicos que causan dos tipos de inundación o anegamiento.

La antigua propiedad Hato El Frío (actual Empresa Socialista Productiva Marisela S.A.) fue por cinco décadas, uno de los mayores escenarios de estudio y conservación de la biodiversidad en los Llanos de Venezuela, aportando inestimable información sobre diversos tópicos. Presentamos a continuación algunos aspectos que pueden ser útiles para la comprensión de estos ecosistemas y a la luz de los actuales cambios y nuevos impactos en los llanos venezolanos.

EL HUMEDAL DEL FRÍO

Aspectos generales

El Hato El Frío, antigua propiedad de la Compañía Inversiones Venezolana Ganaderas (Invega) y el Refugio de Fauna "Caño Guaritico". (Figura 11.6.2 a,b), es una extensa superficie (63.000 ha) de llanuras del tipo banco, bajo y estero (Ramia 1967) situada en el Estado Apure, entre las localidades de El Samán y Mantecal (07° 35' -07° 55' N y 68° 50'-69° 00' O), con límites naturales al norte en el río Apure y Caño Guaritico, y al sur en el caño Caucahua.

En este humedal se han definido y caracterizado en detalle los diferentes hábitats acuáticos (Lasso *et al.* 1999, Lasso 2004) e incluso las fluctuaciones hídricas mensuales de un conjunto representativo de cuerpos de agua (Rial 2001). Así, de acuerdo a las interrelaciones del ecosistema acuático con la planicie o llanura inundable (sabanas) y en función del pulso de inundación, se han distinguido dos tipos de ambientes: a) sistema fluvial (Caño Guaritico) menos dependiente de las lluvias locales, y b) áreas inundables periféricas, principalmente inundadas por aguas de origen pluvial (Figura 11.6.3).

Dinámica hidrológica

Diversos cuerpos de agua componen la red hidrológica de este humedal: lénticos (charcos, préstamos, lagunas, esteros, bajíos, madre viejas) y lóticos (caños, ríos). Temporales y permanentes, activos (fluye el agua de manera continua todo el año) e inactivos (no fluye al agua todo el año). Sus caudales varían durante los cuatro periodos hidrométricos del ciclo lluvia-sequía y a causa de uno o los dos pulsos de inundación originados bien por efecto directo de las lluvias, o bien por el desborde de los ríos sobre la sabana.

Efectivamente, la inundación de la sabana durante la época de lluvias tiene dos orígenes. 1) La crecida o aumento del nivel del agua del río Apure (colector principal) que impide el drenaje del área y causa el desbordamiento de la red de caños y 2) la alta pluviosidad que se concentra en deter-



EFFECTOS
EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA
(CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

A. Rial.

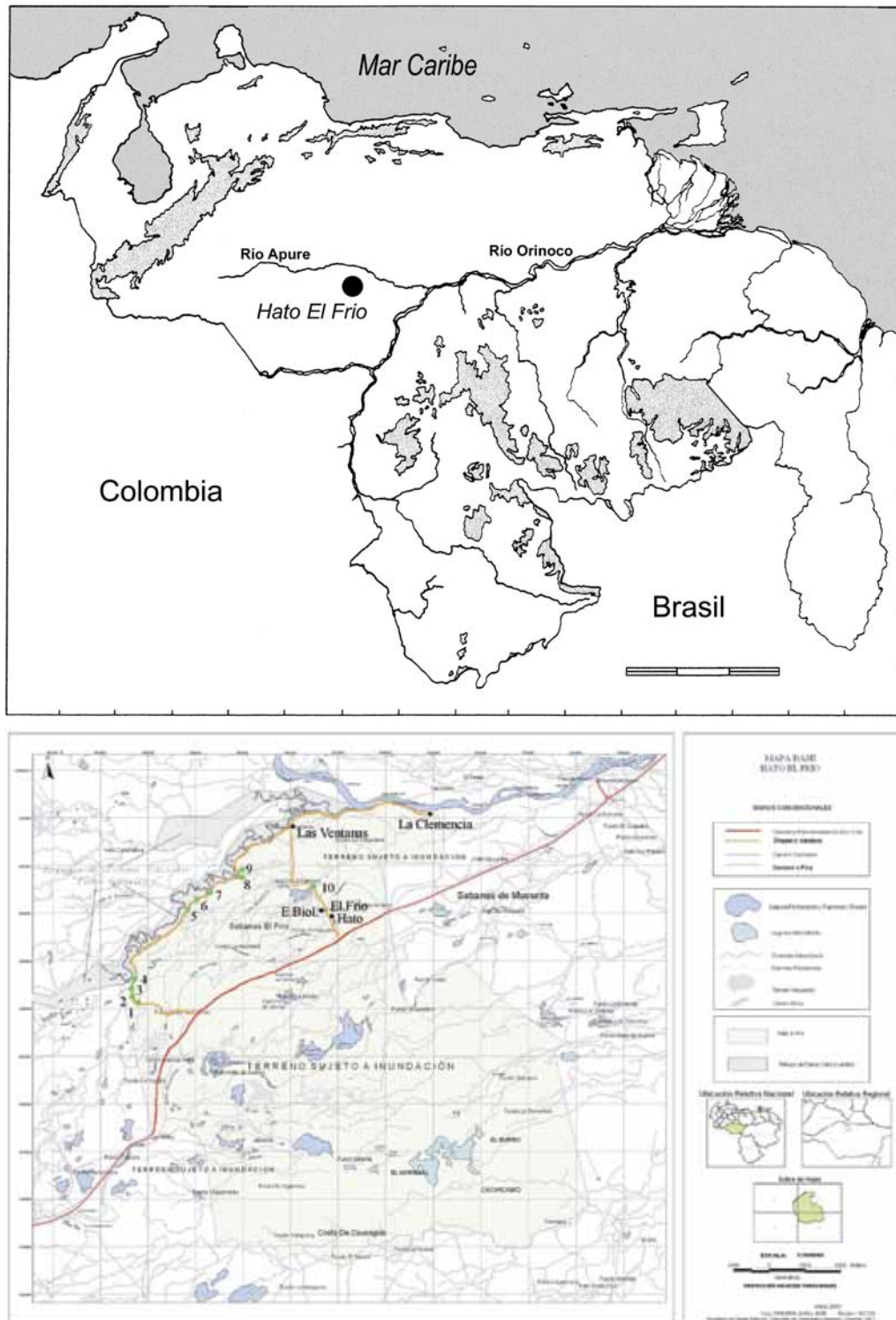


Figura 11.6.2 a, b. Mapa de ubicación en Venezuela y del Hato el Frio.



A. Rial.

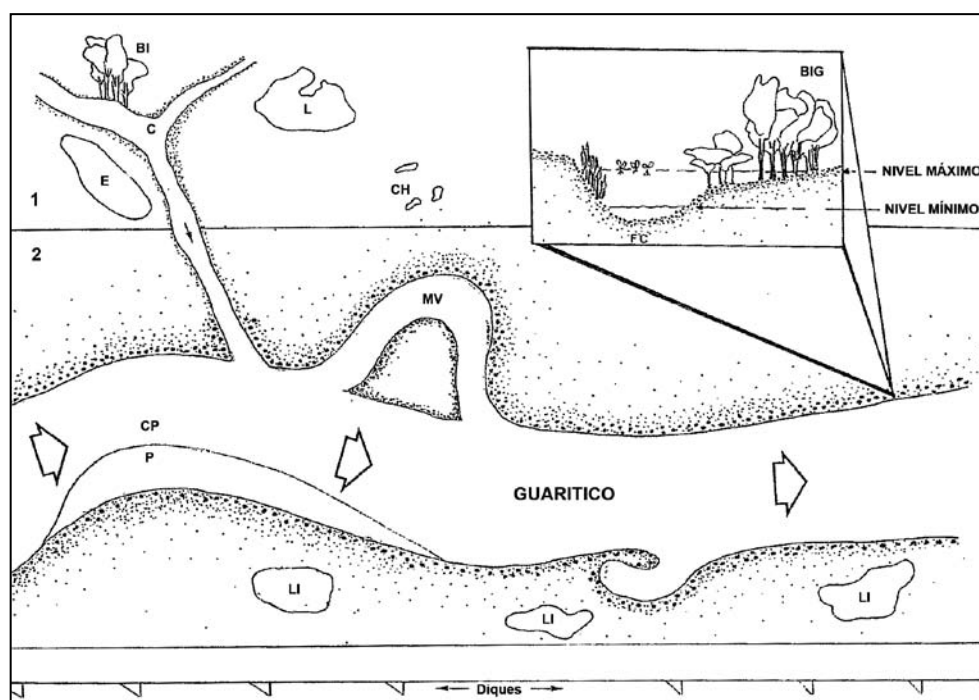


Figura 11.6.3. Esquema de los hábitats de las áreas inundables periféricas (1) y Caño Guaritico (2). 1) Caños (C), lagunas (L), bosque de inundación (BI), esteros E y charcos temporales (CH). 2) Cauce principal (CP), playas (P), fondo del cauce (FC), madrevejas (M), remansos marginales (RM), plano inundable Guaritico (PI), bosque inundables del Guaritico (BIG) y lagunas de inundación (LI). Fuente: Lasso (2004).

minadas localidades y ambientes de las zonas más bajas: bajíos, esteros y lagunas (de suelos arcillosos), satura los suelos y produce el anegamiento. Ambas causas son función de la dificultad del drenaje externo e interno respectivamente (Lasso 2004). El río Apure (principal afluente del Orinoco en los llanos de Venezuela) discurre de oeste a este al norte de este hato, y es el colector principal del sistema de drenaje de estas sabanas hacia el cual vierten los caños Guaritico, Macanillal, Mucuritas y Capuchinos, los cuales recogen a su vez, las aguas de una densa red de otros caños secundarios.

El clima bimodal, que determina un ciclo hidrológico de cuatro fases: entrada de aguas, aguas altas, salida de aguas y aguas bajas, origina en cada fase diversos paisajes. Durante la sequía y en el periodo de aguas bajas, no existe contacto entre la planicie inundable y el río Apure, pero en la estación de lluvias, durante la fase de aguas altas, el crecimiento del colector principal y el deficiente drenaje interno, ocasionan el desborde de los caños hacia la sabana. En ese momento, las lluvias están en su máximo (junio-septiembre),

el nivel del río Apure supera los 42 m y la capacidad hídrica del suelo pronto se sobrepasa, así que la red de caños confluentes y las depresiones topográficas de las sabanas adyacentes (lagunas de desborde, esteros y bajíos aledaños), se llenan e incluso desbordan (Figura 11.6.4). La sabana queda unificada así por un espejo de agua que comienza a retirarse de nuevo durante la fase de bajada de aguas (octubre - noviembre) hasta la sequía (marzo) cuando el río alcanza su mínimo caudal y todos los cuerpos de agua lóticos, excepto los esteros y grandes lagunas se desecan por unos meses (Figura 11.6.5).

LA ALTERACIÓN LOCAL DEL FLUJO NATURAL DE LAS AGUAS: LOS DIQUES

Con el fin de evitar el desbordamiento del Caño Guaritico y del río Apure, al norte del Hato El Frío se construyeron cuatro diques continuos (El Frío, Macanillal, Las Ventanas,



EFFECTOS
EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA
(CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

A. Rial.

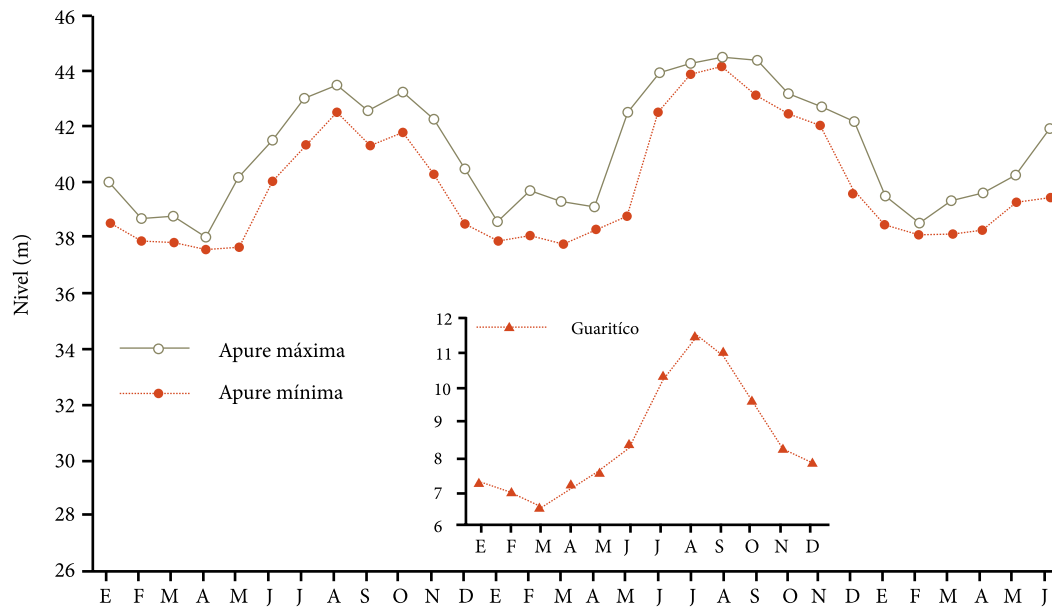


Figura 11.6.4 Hidrograma del río Apure (1989-1990-1991) y Caño Guaritico (1990). Fuente: Lasso (2004).



Figura 11.6.5 Bajíos de la sabana durante la estación seca. Foto: A. Rial.



A. Rial.

La Clemencia y Boca Macanillal), con una longitud aproximada de 19 km y dispuestos paralelos a los cauces del río, caños y lagunas (Tabla 11.6.1, Figura 11.6.6). Tanto la parte oriental o menos inundable, como la occidental o más inundable del Hato, eran principalmente bajíos, con una pequeña proporción de esteros poco profundos y bancos bajos (Ramia 1972). El objetivo principal de estos diques o tapas, como se conocen también en los llanos, fue tratar de controlar o minimizar las inundaciones por desborde del Guaritico y el Apure, sirviendo también para la comunicación (vías de acceso) entre diferentes partes del Hato. En plena temporada de aguas altas, los diques limitan la penetración de las agua de desborde a la sabana a través de caños secundarios, y solo en crecidas excepcionales y mediante boquetes que se abren natural o mecánicamente el agua ingresa a la sabana (Figura 11.6.7). Una vez que se

han abierto los diques, las brechas se tratan de cerrar nuevamente en octubre o noviembre si las lluvias lo permiten, para retener los últimos aguaceros y la mayor cantidad de agua posible para el ganado en la estación seca. Al final de las lluvias, cuando los caudales disminuyen, estas brechas sirven de desagüe natural desde las áreas inundables periféricas hacia el Caño Guaritico y río Apure, cumpliéndose así el ciclo hidrológico anual.

El impacto sobre las sabanas y su biodiversidad

Prácticamente todos los procesos que ocurren en grandes humedales tienen una relación mayor o menor con la frecuencia, duración, magnitud y otras características del pulso de inundación, que incluye la secuencia de la potamofase (periodo de inundación) o la limnofase (periodo de sequía) (Neiff 1997).

Tabla 11.6.1 Diques del Hato El Frío y Caño Guaritico indicando los puntos que unen, fecha de construcción y longitud aproximada. Tomado de Ramia (1972).

Nombre	Tramo	Fecha	Km
Macanillal	El Frío - caño Macanillal	1965	3,5
Las Ventanas	Caño Macanillal-Las Ventanas	1965	5
Boca Macanillal	La Clemencia-Boca Macanillal	1969	2,5
La Clemencia	Las Ventanas-La Clemencia	1968	8
Manirito	Carretera Manirito	1967	9
Cailadero	Manirito-Mata Cailadero	1979	4
La Morita	Carretera La Morita	1966	4,5
La Porfia	Carretera La Porfia	1970	4
La Apontera	Carretera la Apontera	1970	1,5
Entrada oeste	Carretera El Frío	1966	1,5
Entrada este	Carretera El Frío	1967	1,5
Entrada central	Carretera El Frío	1970	1

Chacón (2007) analizó los cambios producidos en el paisaje del área de estudio debidos a la modulación (construcción de terraplenes) de la sabana. Comparando fotografías aéreas tomadas antes (1960) con imágenes satelitales obtenidas después (1988), concluyó que la construcción de terraplenes ha cuadruplicando la extensión del estero en detrimento del bajío y el banco. Si bien este dato es relevante y probablemente esté asociado al hecho de retener más agua de origen pluvial, nos detendremos en el hecho de que los

terrapienes han limitado el ingreso de las aguas de desborde de los ríos hacia la sabana. Después de cuatro décadas de interrupción del flujo natural del agua u alteración del ciclo anual del pulso de inundación, comprobamos algunos cambios perceptibles a simple vista: alteraciones del paisaje: desaparición de espejos de agua, variación de la fisonomía de caños y lagunas, alteraciones bióticas: proliferación de especies vegetales hasta convertirse en maleza, desaparición de garceros únicos en toda la región (áreas de



EFFECTOS
EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA
(CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

A. Rial.

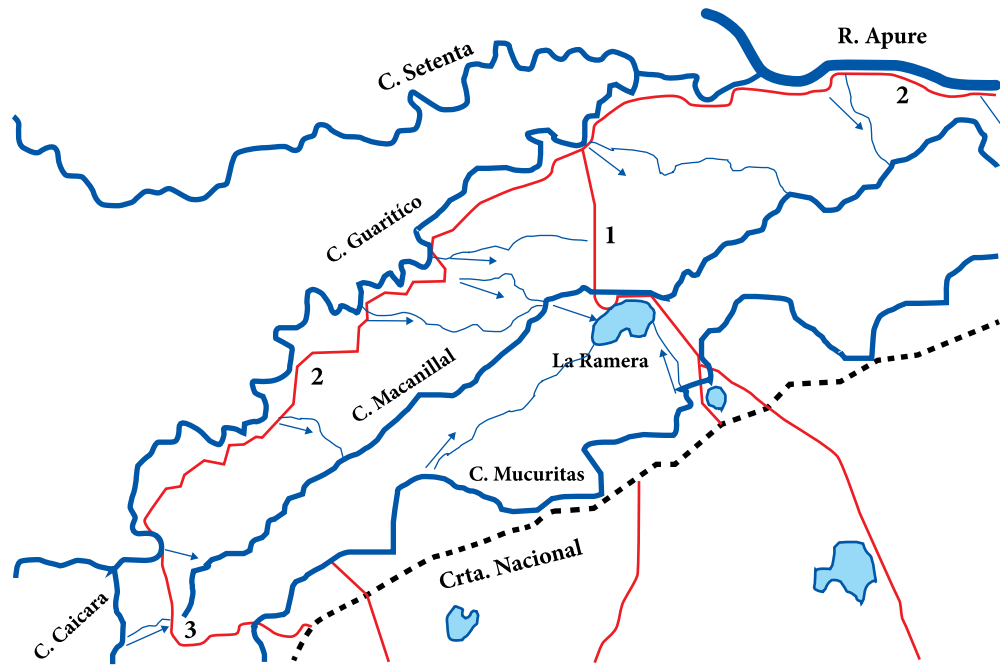


Figura 11.6.6 Diques del Hato El Frío. Esquema detallado de zona norte. En rojo: terraplenes, línea azul continua: cursos de agua y lagunas, línea azul discontinua caños. Flechas azules dirección del flujo de desborde en época de lluvias. Tomado de Antelo (2008).



Figura 11.6.7 Rotura del dique Manirito. Foto: A. Rial.



nidificación de aves Ciconiformes) y cambios de diferente índole, algunos más evidentes que otros que agrupamos en tres categorías: física, química o biológica (Figura 11.6.8).

Efectos físicos

El paso de la condición lótica (aguas corrientes) a léntica (aguas estancadas) por efecto de los diques, implica ciertos cambios en los procesos físicos y químicos, particularmente sobre el balance hídrico entre el colector principal y los afluentes. Las consecuencias también son distintas dependiendo del modo en que se construya el dique: 1) si son paralelos a los grandes cursos de agua (ríos y caños) impiden el desborde de agua fluvial hacia la sabana, y 2) si son transversales al cauce de los caños, interrumpen la circulación libre del agua (tapas). El primer caso es conocido y el segundo no había sido evaluado.

Un cambio evidente que resulta del segundo tipo, transversal al curso, es que los caños quedan segmentados en secciones aisladas unas de otra a lo largo de su recorrido, de tal modo que se comportan más bien como lagunas muy largas y poco anchas, que como caños o sistemas lóticos. Al actuar los diques como reguladores del flujo de agua, las cuatro fases hidrológicas se alteran, propiciando un cierto

desfase del ciclo natural de acuerdo a las particularidades de cada ambiente. Así por ejemplo, desde 1995 hasta el 2000 se observó como el caño Rabo de Iguana fue perdiendo identidad y funcionalidad hasta quedar inmerso en la depresión de los esteros de Manirito por el represamiento de sus aguas, pasando de ser un caño activo (que conducía aguas) a uno inactivo (represado) e incluso a secarse en algunas secciones. El terraplén norte-sur, así como la carretera nacional este-oeste han favorecido por décadas la sedimentación al impedir el libre movimiento de las corrientes de agua de inundación o anegamiento que mantenían el cauce regular de este desaparecido caño. Igualmente y también al sur, sucedió con el caño Capuchinos, cuyo caudal quedó reducido al mínimo en los últimos años de observación. Han desaparecido también enormes espejos de agua de lagunas como La Cochina y Yopito de unas 20 y 30 ha respectivamente, actualmente cubiertas por vegetación acuática y colmatadas por sedimentos, indudablemente por la desecación de los caños que las atravesaban antes de la instalación de los diques. Las lagunas de inundación marginales a los ríos del norte también han desaparecido durante los periodos en los que no ingresan las aguas de desborde al plano inundable.

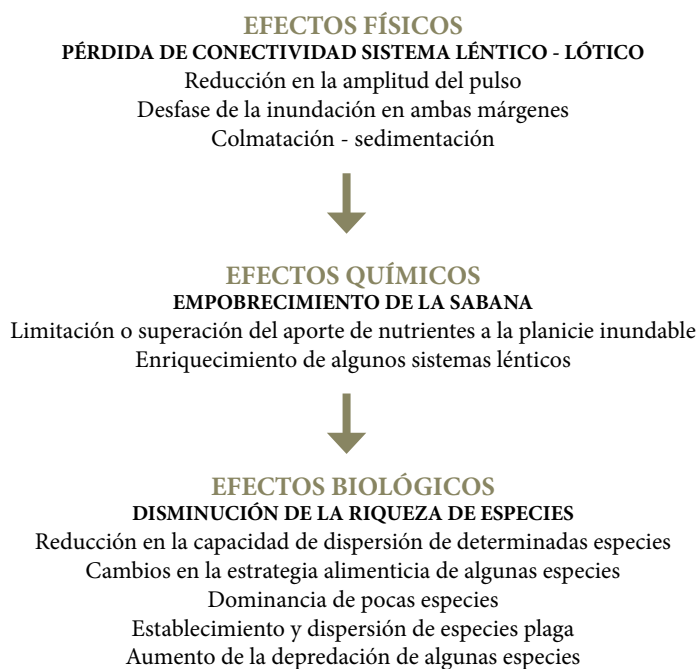


Figura 11.6.8 Esquema general de efectos de la alteración del régimen hídrico.



A. Rial.

EFFECTOS EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA (CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

Efectos químicos

Si bien se afirma que la pérdida de nutrientes en sabanas naturales es menor que en sabanas moduladas (López-Hernández 1995), hay poca información disponible sobre el efecto de los diques y los cambios en la hidroquímica en este humedal. Obviamente, el paso de una condición lóptica a léntica, comporta una disminución en los tenores de oxígeno disuelto y una mayor acumulación de sedimentos, que si bien es un efecto físico (disminución de la transparencia), se conjuga con la alteración del balance de nutrientes, el aumento de la temperatura del agua, la conductividad y el pH (mayor basicidad) (Lasso 2004). En los llanos inundables al final de la época seca, se acumula gran cantidad de material vegetal seco o parcialmente seco que no se descompone ni se lixivia dada la escasez de agua (Bastardo, 1981). Con las primeras lluvias, ingresan valiosas cantidades de nutrientes (López-Hernández 1986 a,b, López-Hernández y Niño 1994), aumenta notablemente la concentración de los iones Na, K, Ca, Mg y P solubles en los cuerpos de agua (Lasso 2004) y se intensifican los procesos de descomposición, lavado y escorrenría de la sabana hacia los caños y lagunas.

Los diques restringen la entrada de nutrientes y aceleran la pérdida de elementos esenciales como el potasio; y aunque la pérdida neta de calcio, magnesio, fósforo y micronutrientes como el cinc y cobre es baja, en ausencia del flujo natural impedido por los diques, solo las lluvias locales restituyen el aporte de potasio y calcio (López-Hernández 1995). Por otro lado, al aumentar la biomasa vegetal (ver siguiente apartado) y con ella la absorción y retención de nutrientes, estos quedan menos disponibles en el sistema.

Efectos biológicos

Flora y vegetación

El gradiente de profundidad de un cuerpo de agua puede variar a lo largo del año, especialmente en el litoral movable o zona de transición acuático-terrestre. La microtopografía del ambiente, el tipo de fondo e incluso a la presión del pisoteo animal (ganado vacuno) influyen en la forma de la orilla. Los terraplenes o diques alteran la dinámica hídrica y desconectan sistemas que en condiciones naturales estarían unidos o intercambiando flujos en la estación de lluvias, pero causan también otros efectos más precisos. Cuando se rompen mecánicamente para descargar un lado anegado de la sabana, cambian los microhábitats de algunos cuerpos de agua, se alteran las orillas y se crean diferencias hidrométricas decisivas para la colonización y mantenimiento de las comunidades vegetales que se alternan durante el ciclo anual. Si bien el estado de equilibrio en los humedales es el

cambio, debe decirse que algunas perturbaciones pueden perjudicar la biodiversidad local.

Entre 1991 y 2004 tras varios años de represamiento de algunos sectores mediante diques, se observó que los caños funcionales pasaron a ser ambientes lénticos en algunos tramos. Se aceleró la colmatación de los cauces y se establecieron nuevas especies de plantas acuáticas, cambiando la composición y estructura de las comunidades vegetales del caño. Ocurrió no solo un reemplazo de especies sino una disminución de la riqueza. La bora o buchón de agua (*Eichhornia crassipes*) y la paja de agua (*Hymenachne amplexicaulis*) dominaron estos ambientes que antes albergaban comunidades que se reemplazaban en las cuatro fases del ciclo hidrológico, superando las 20 especies durante la estación de aguas altas. A medida que aumentaba esta cobertura vegetal pobre en especies, la evapotranspiración y la dificultad mecánica que ofrecen estas masas vegetales al flujo de agua, contribuyó a la colmatación y al cubrimiento de secciones cada vez más extensas de algunos caños (Figura 11.6.9).

En algunos ambientes como lagunas y bajíos también disminuyó la riqueza específica, incluso desapareció el espejo de agua debido al menor ingreso de las aguas de desborde represadas por los diques. Así que en el tránsito de la desecación, fueron quedando solo tres o cuatro de las 15-20 especies de plantas acuáticas que se alternaban durante el ciclo anual, hasta que la sucesión al ecosistema terrestre mostró la sustitución permanente por una nueva condición estrictamente terrestre en áreas de lagunas como la Carmera.

Ramía (1972) ya había registrado cambios en la vegetación en ambos lados de los diques del Hato El Frío durante los años 1970 y 1971, señalando la sustitución de *Panicum laxum* por *Hymenachne amplexicaulis* en los lugares más anegados y por *Leersia hexandra* en los ambientes más someros y alejados del dique. En la margen seca del caño Macanillal un bajío cubierto por *Panicum laxum* fue sustituido por *Leersia hexandra*, mientras que en el lado inundado, *Paspalum chaffajonii* fue reemplazada por *Paratheria prostrata*. Otro cambio llamativo ocurrió a orillas de los esteros del sur. Las comunidades descritas por Castroviejo y López (1985) según el método sociológico; complementadas y analizadas luego, por sus variaciones en el tiempo (Rial 2000, 2004 a,b), mostraron en 2007 una fisonomía distinta respecto a lo observado entre 1989 y 2006. La presencia dominante de *Pacourrina edulis*, una especie que hasta entonces había sido considerada ocasional y escasa en el humedal (Rial 2009), se convirtió en la especie dominante en un amplio tramo de las márgenes de este estero.



A. Rial.



Figura 11.6.9 Caño Mucuritas, represado por los diques y actualmente cubierto por borales. Foto: A. Rial.

Efectivamente en la mayoría de los cuerpos de agua represados la tendencia muestra una disminución de la riqueza de especies y una mayor abundancia de aquellas con estrategias adaptativas tales como reproducción sexual y asexual o amplios márgenes de tolerancia a los cambios. Coincidiendo con las observaciones de López-Hernández y Niño (1995), efectivamente la biomasa vegetal en sabanas moduladas puede llegar a duplicarse, a la vez que ocurren cambios en la composición de especies y disminuye la riqueza.

Invertebrados acuáticos

Este importante y versátil grupo de animales ha sido poco estudiado en los llanos, razón por la cual, los cambios que hayan podido experimentar, han debido pasar desapercibidos en su mayoría. Lasso (2004) reconoció al menos 28 grandes grupos de invertebrados que constituyen la base de la cadena trófica de todos los ecosistemas acuáticos. A grandes rasgos pueden agruparse en zooplancton, fases inmaduras de insectos acuáticos, crustáceos decápodos (camarones y cangrejos) y moluscos (almejas y caracoles). Castroviejo *et al.* (1977) habían resaltado ya la importancia de los cangrejos y moluscos gasterópodos (caracoles) en la dieta de gran cantidad de vertebrados en los llanos, tanto acuáticos como terrestres y/o voladores. Ayarzagüena (1988) describió los cambios en la dieta de la baba (*Caiman crocodilus*) entre partes moduladas (diques) y sin modular. Como consecuencia de la disminución poblacional de cangrejos (*Poppiana dentata*) y caracoles o guaruras (*Pomacea* spp.), se demostró que este reptil pasó de tener una dieta muy diversa y con abundancia de caracoles y cangrejos en

áreas naturales, a una dieta más pobre en áreas moduladas. También para las aves los caracoles eran la dieta principal, es el caso de especies estenófagas o especialistas como el carrao (*Aramus guaraura*), el gavilán caracolero (*Rosthramus sociabilis*) y el chucuaco (*Cochlearius cochlearius*).

Peces

Las comunidades de peces del Hato El Frío muestran una enorme riqueza que supera las 200 especies, 181 presentes en el sistema río-planicie de inundación -en este caso representada por el Caño Guarítico y su plano inundable-, y 85 especies distribuidas en las áreas inundables periféricas, donde el efecto de las lluvias locales es más importante que el aporte fluvial (Lasso *et al.* 1999). Tanto en el sistema río-planicie de inundación como en las áreas inundables periféricas, aunque en menor escala en estas últimas, hay zonas de transición que alternan entre ambientes acuáticos y terrestres, denominadas zonas de transición acuático-terrestre (ATTZ) por Junk *et al.* (1989). El borde o litoral móvil de estas zonas se desplaza en la planicie adyacente o sabanas llaneras de acuerdo a la amplitud de los pulsos de inundación. Las diferencias en la duración de la inundación, estructura del suelo y vegetación, determinan la existencia de hábitats dispuestos a modo de franjas paralelas que multiplican el efecto borde -concentración de la biota acuática cerca de las orillas-, más allá del cauce principal responsable de la mayor inundación (Junk *et al.* 1989, Lasso *et al.* 1999). Estos bordes topológicos resultan en un gradiente en términos de la distribución y riqueza de especies. Así, a medida que nos alejamos del cauce principal



EFFECTOS EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA (CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

A. Rial.

disminuye la riqueza específica y ocurre un reemplazo de especies de manera natural, el cual se ha incrementado por el establecimiento de los diques que impiden la dispersión e intercambio de especies (Lasso *et al.* 1999). La presencia de estos diques tiene un efecto aditivo, es decir, a medida que aumentan el número de diques paralelos a los cauces principales, disminuye la riqueza y diversidad de especies. La reducción del área inundable o “nursery areas” que incluyen tanto el bosque inundable como las lagunas, sabanas y esteros, trae consigo menos disponibilidad de hábitat para el refugio, alimentación, reproducción, crecimiento y desarrollo de numerosas formas larvarias y juveniles de peces, que utilizan estos ambientes para completar su ciclo de vida. De esta manera extensas superficies de sabanas permanecen secas gran parte del año inclusive durante la estación de lluvias y aguas altas (Machado-Allison 1994, 2005). Especies emblemáticas en el Hato El Frío que ven impedidas sus migraciones laterales sean estas de índole alimentario o reproductivo -del río Apure o Caño Guaritico hacia la sabana-, incluyen al coporo (*Prochilodus mariae*), cachama (*Colossoma macropomum*), morocoto (*Piaractus brachyomus*), palometas (*Mylossoma* spp), mijes (*Leporinus* spp), tusa (*Schizodon scotorhabdotus*) y bagres rayados (*Pseudoplatystoma orinocoense* y *Pseudoplatystoma metaense*) (Figura 11.6.10 a,b).

Otro problema derivado de la instalación de diques ha sido el crecimiento desmesurado de ciertas especies que se han convertido en plagas, como el caso del caribe colorado o piraña (*Pygocentrus cariba*) (Machado-Allison 2005). Estu-

dios llevados a cabo por Lasso (datos no publicados) muestran como esta especie domina en la actualidad tanto en abundancia como en biomasa en los esteros. Tras la apertura en 1989 (agosto) del dique caño Macanillal-laguna La Ramera, pasaban en promedio 14.000 peces/hora de 14 especies desde la laguna hacia los esteros recién inundados, de las cuales el 50% correspondía a *P. cariba*. La construcción de los diques ha facilitado también el establecimiento de especies invasoras como la mojarra amarilla (*Caquetaia kraussii*) (Señaris y Lasso 1993). Esta especie trasplantada desde la cuenca de Maracaibo a los Llanos ha ido incrementado también su abundancia y biomasa de manera notable desde 1989 hasta el presente, desplazando a su paso a numerosas especies, especialmente las más cercanas desde el punto de vista ecológico y filogenético como es el caso de los cíclidos (Lasso obs. pers.).

Con la reducción del espejo de agua y las dificultades para la dispersión, la concentración de peces que ocurre de manera natural en el verano o estación seca, también ha aumentado enormemente y es así que la depredación por aves y grandes reptiles (cocroílidos) es mucho mayor que en otras áreas de la cuenca del Orinoco (Lasso 1996). Morales y Pacheco (1986) estimaron que el 90% de la ictiomasa de la dieta de las aves ictiofagas provenía de lagunas temporales de áreas moduladas.

Reptiles y anfibios

Quizás uno de los hechos más resaltantes en el conjunto de cambios observados es la aparición de una nueva espe-



Figura 11.6.10 a) Bagre rayao (*Pseudoplatystoma orinocoense*); b) Coporo (*Prochilodus mariae*). Fotos: a) B. Román, b) P. Sánchez.



A. Rial.

cie de anfibio: la rana túngara (*Physalaemus pustulosus*). La anurofauna llanera es una de las comunidades biológicas mejor conocida gracias a los estudios en la Estación Biológica El Frío desde la década de los setenta, período durante el cual esta especie no era conocida. Actualmente es una de las más abundantes, y aunque se desconocen exactamente las razones de su arribo e instalación, su presencia coincide con la construcción de los diques del Caño Guaritico. Con respecto a los grandes reptiles, hemos mencionado las variaciones en la dieta de la baba como resultado de una menor oferta de invertebrados afectados por la construcción de los diques.

Aves

Los cambios apreciados en las aves acuáticas han sido muy significativos. Ayarzagüena *et al.* (1981) describieron la reproducción de colonias de garzas (garceros) en las sabanas del Hato El Frío. Caracterizaron seis garceros en el Caño Guaritico, que han sido documentados posteriormente y de manera gráfica en varias ocasiones. Con el cierre definitivo del dique del Caño Guaritico en 1983, los garceros fueron disminuyendo paulatinamente hasta llegar a desaparecer por completo cerca del año 2000.

El último garcero que se formó en dicho caño fue en el año 2003, coincidiendo con una ruptura del terraplén que permitió la entrada de agua desde el caño Guaritico, y apenas ocupaba un centenar de metros del bosque de galería, contra los más de 8 km descritos por Ayarzagüena *et al.* (1981). El orden en que se produjo la pérdida de especies está claramente establecido. Primero desaparecieron los ibis (*Eudocimus ruber* y *Phymosus infuscatus*) y casi de manera inmediata las garzas nocturnas *Nyctanasa violacea*, *Nycticorax nycticorax* y *Cochlearius cochlearius*. A esto siguió la desaparición de las garzas grandes de los géneros *Egretta* y *Ardea*. En estación lluviosa de 2003 esta rotura inusual del dique de Caño Guaritico en varios puntos, permitió el ingreso de las aguas de desborde y con este evento se puso en evidencia su importancia para las garzas grandes que regresaron y ocuparon nuevamente el denominado “Garcero 6 de Macanillal” (principal caño tributario del Guaritico).

La restricción del flujo natural de las aguas de desborde, ha ocasionado sobre otras especies como el carrao (*Aramus guaraura*), el gavilán caracolero (*Rosthramus sociabilis*) y el chicuaco (*Cochlearius cochlearius*), cambios en su patrón de comportamiento como consecuencia de la menor disponibilidad de presas, cuya dispersión depende a su vez, de las inundaciones. Los caracoles acuáticos (*Pomacea* spp.) que antes eran muy abundantes en las dos épocas (lluvias-sequía), han ido desapareciendo durante las lluvias y sólo están disponibles en números considerables y por efecto de

concentración, durante la estación seca, período en el cual estas aves se congregan para consumirlas. Un fenómeno similar, pero menos documentado, corresponde a los patos güires (*Dendrocygna* spp) abundantes y usualmente congregados en las lagunas durante la muda, que ahora son cada vez mas escasos y sólo se han vuelto a observar en años de lluvias excepcionales.

Mamíferos

El cachicamo sabanero (*Dasyus sabanicola*), especie amenazada y endémico de los llanos, es actualmente una especie rara que solía ser común, sobre todo en las sabanas del sur del Hato. Por el contrario, los dos osos hormigueros, *Myrmecophaga tridactyla* y *Tamandua tetradactyla*, parecen haber aumentado sus poblaciones, aunque no contamos con datos suficientes que lo aseguren o se relacione con los diques. En el caso de la tonina *Inia geoffrensis*, se registró su presencia en el caño Setenta afluente del Guaritico, pero dejó de habitar algunos cuerpos de agua como el caño Macanillal al final de los 80. Este caño se comunicaba con el Caño Guaritico y el río Apure, pero pasó de funcional a inactivo tras la construcción de los diques (Ayarzagüena 1983). En 1989 ya presentaba características biológicas intermedias entre ambos tipos de caños (composición florística, ictiofaunística) y fue entonces el último registro de la presencia de estos delfines de río en este caño del humedal (Lasso 2004).

CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LOS CAMBIOS ACTUALES

Si bien la vocación ganadera de este hato le impulsó como al resto de predios llaneros, a “domar” las aguas alterando como se ha visto, la ecología del humedal, también es cierto que no habríamos podido documentar estos cambios si no fuese por la colaboración de antiguos sus propietarios, activos guardianes de la biodiversidad, y por el trabajo sostenido y eficaz de la Estación Biológica El Frío. Ciertamente estas llanuras del Frío se contaban entre las más prístinas de los llanos inundables de Apure.

El Hato El Frío fue propuesto ante el Comité MaB de la Unesco como Reserva de la Biosfera, meses antes de su expropiación y conversión en la actual Empresa Socialista Productiva Marisela S.A. en el año 2008. La Estación Biológica El Frío (EBEF) y la Empresa Invega, antigua propietaria de estos predios, promovieron la creación en 1989 del Refugio de Fauna Caño Guaritico, así como la investigación y la conservación de la biodiversidad de este humedal, cuya riqueza de flora supera las 300 especies, 200 de



A. Rial.

EFFECTOS EN LA ECOLOGÍA DE UN HUMEDAL DE LOS LLANOS DE VENEZUELA (CUENCA DEL ORINOCO) CAUSADOS POR LA CONSTRUCCIÓN DE DIQUES

ellas plantas acuáticas; 319 especies de aves; 225 especies de peces, 80 especies de mamíferos, incluyendo cuatro de las cinco especies de felinos de Venezuela (jaguar, puma, cunaguaro y onza), 20 especies de anfibios y 50 especies de reptiles, incluido el legendario caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). Esta especie en peligro de extinción, cuyas poblaciones naturales se recuperaron exitosamente (después de su casi total desaparición durante los años 60 y 70), fueron objeto durante más de dos décadas, del proyecto de conservación y cría en cautiverio que garantizó la vida de los reproductores, la cría en cautiverio de los juveniles y su posterior liberación, así como el seguimiento de las poblaciones naturales cuyo éxito se hizo evidente en la presencia de nidadas de años consecutivos y en el promedio de distribución de tallas de la población que habita en los caños del antiguo Hato El Frío. En 2007 se constató por última vez la presencia de una población compuesta por al menos 400 cocodrilos subadultos y adultos (Antelo 2008) en los cuerpos de este humedal.

Las sabanas del Frío también fueron consideradas uno de los pocos reservorios de pastos naturales del país, gracias al manejo sostenible de la ganadería, basado en el uso de pastos nativos y en el aprovechamiento del suelo según su vocación (Tabla 11.6.2).

Tabla 11.6.2 Áreas de uso del suelo del Hato El Frío en la estación de lluvias.

Áreas de uso	(ha) Invierno
Zona protectora o de reserva	5.035,00
Áreas de lagunas y asientos	13.121,40
Áreas de inundación	32.517,47
Bancos y áreas no inundables	12.291,34
Total Hato El Frío	62.965,18

Fuente: Levantamiento Topográfico, Eyra Linares, 2004. Interpretación de imágenes David Castillo, 2006.

A las alteraciones descritas anteriormente, se suma la situación actual. Las sabanas inundables del antiguo Hato El Frío, el corazón de los Llanos (Figura 11.6.11) ahora a cargo del Gobierno, han sido destinadas al cultivo de arroz y la ganadería. Se sembrarán además 3.000 hectáreas de policultivos: maíz, frijol, yuca, auyama, plátano y se evalúa la introducción de pastos para sistemas rotativos en otras 500 hectáreas. La Estación Biológica El Frío, ya no podrá auspiciar ni realizar más investigaciones y no se sabe de ninguna iniciativa al respecto por parte de otra institución en el país.



Figura 11.6.11 Hato El Frío el corazón de Los Llanos. Tomado de INVEGA (2008).



A. Rial.

BIBLIOGRAFÍA

- Antelo R. (2008) Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela). Universidad Autónoma de Madrid. Departamento de Ecología. 336pp.
- Ayarzagüena J. (1983) Ecología del caimán de anteojos o baba (*Caiman crocodilus* L.) en los Llanos de Apure (Venezuela). *Doñana Acta Vertebrata* 10(3):1-136.
- Ayarzagüena J. (1988) Cambios en la diversidad de sabanas moduladas en los Llanos de Apure, medidos con la dieta de un depredador oportunista (*Caiman crocodilus*). *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle* 129:163-166.
- Ayarzagüena J., J. Pérez, C. Ramo, J. López (1981) Los garceros del Llano. Cuadernos de monografías Lagoven, n° 24. Caracas. 16pp.
- Bastardo H. (1981) Actividad microbiana durante la descomposición de gramíneas tropicales en sabanas inundables. *Acta Biol. Venez.* 11(2):149-168.
- Castroviejo J., C. Ibáñez, F. Braza (1977) Datos sobre la alimentación del babo, caimán de anteojos o chico (*Caiman crocodilus*) en los Llanos de Venezuela. Actas del VII congreso Latinoamericano de Zoología. Tucumán, Argentina. 67pp.
- Castroviejo S. & G. López (1985) Estudio y descripción de las comunidades del "Hato El Frío" en los llanos de Venezuela. *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle* 45(124):79-151.
- Chacón E. (2007) Ecological and spatial modelling: Mapping ecosystems, landscape changes, and plant species distribution in Llanos del Orinoco, Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Wageningen. 216pp.
- INVEGA (2008) Hato El Frío. El corazón de los Llanos. Publicaciones Degal C.A Caracas. 191pp.
- Junk W., P. Bayley, R. Sparks (1989) The flood pulse concept in river-floodplain system. Pp. 110-127. En: D.P. Dodge (ed.) *Proceeding International Large River Symposium*. Canadian *Special Publication Aquatic Sciences* 106:110-127.
- Lasso C (1996) Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del Hato El Frío y Caño Guaritico, Llanos de Apure, Venezuela. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla. 688pp.
- Lasso C. (2004) Los peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico (Estado Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. Publicaciones del Comité Español del Programa Hombre y Biosfera-Red IberoMaB, UNESCO. Sevilla. 454pp.
- Lasso C., A. Rial, O. Lasso-Alcalá (1999) Composición y variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los Llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 15(2):59-65.
- López-Hernández D. (1995) Balance de elementos en una sabana inundada, Mantecal, Estado Apure, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 15(3-4):55-88.
- López-Hernández D., M. García, M. Niño (1994) Input and output of nutrients in a diked flooded savanna. *Journal of Applied Ecology* 31:303-312.
- López-Hernández D., M. Sosa, M. Niño, L. Yáñez (1986a) Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Apure, Edo. Apure, Venezuela). I. Entradas y salidas de materiales. *Acta Científica Venezolana* 37:174-181.
- López-Hernández D., M. Niño, L. García, M. Sosa, F. Tovar (1986b) Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Apure, Edo. Apure, Venezuela). II. Balance de entradas y salidas de materiales. *Acta Científica Venezolana* 37:182-184.
- Machado-Allison A. (1994) Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 19(2):1-28.
- Machado-Allison A. (1994) Los peces de los Llanos de Venezuela. Un ensayo sobre su historia natural. Universidad central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas. 222pp.
- Mago F. (1970) Estudio preliminar sobre la ecología de los peces de los Llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 7(1):71-102.
- MARNR (Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales renovables) (1983) Venezuela en mapas. MARNR, Dirección General de Información. Primera Edición. Caracas. 48pp.
- Morales G. & J. Pacheco (1986) Effects of dikking of a Venezuelan savanna on a avian habitat, species diversity, energy flow, and mineral flow through wading birds. *Colonial Waterbirds* 9:236-242.
- Neiff J.J. (1997) El regimen de pulsos de inundación en ríos y grandes humedales de Suramérica. Pp. 1-49. En: A.I. Malvares & P. Kandus (eds.) *Tópicos sobre grandes humedales Suramericanos*. ORCYT- MaB (UNESCO), Montevideo.
- Ramia M. (1967) Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 27:264-288.
- Ramia M. (1972) Cambios en la vegetación de las sabanas del Hato el Frío (Alto Apure) causados por diques. *Bol. Soc. Ven. Ciencias Nat.* 124-125:57-90.
- Rial B., A. (2000) Aspectos cualitativos de la zonación y estratificación de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Mem. Fund. Las Salle de Cienc. Nat.* 153:69-86.
- Rial B., A. (2001) Plantas acuáticas de los Llanos inundables del Orinoco, Estado Apure. Contribución taxonómica y ecológica. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, España. 560pp.
- Rial B., A. (2004a) ("2002"). Acerca de la Dinámica temporal de la vegetación en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat.* 158:59-71.
- Rial B., A. (2004b) Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 52(2):403-413.
- Rial B., A. (2009) Plantas acuáticas de los Llanos del Orinoco. Editorial Orinoco-Amazonas Caracas. Editorial Orinoco-Amazonas, Caracas. 392pp.
- Saunders J. & W. Lewis Jr. (1988) Transport of phosphorous, nitrogen and carbon by the Apure River, Venezuela. *Biogeochemistry* 5:323-342.
- Señaris J. & C. Lasso (1993) Ecología alimentaria y reproductiva de la mojarra de río Caquetaia kraussii (Steindachner 1878) (Cichlidae) en los llanos inundables de Venezuela. *Publicaciones Asociación Amigos de Doñana* 2:1-58.
- Welcomme R. (1985) River fisheries. *FAO Fish Technical Paper* 262:1-330.
- Zinck A. (1977) Ríos de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Cromotip, Caracas. 62pp.



Morichal. Tauramena, Casanare. Foto. F. Nieto.