

**DINÁMICA DE GRAMALOTALES EN LA LLANURA INUNDABLE DEL
RÍO AMAZONAS- PUERTO NARIÑO- COLOMBIA**

Leidy Solange Ardila Poveda

Tesis presentada para optar a grado de:

MÁGISTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

**Línea de investigación Ecosistemas, biodiversidad y conservación
(EBC)**

Maestría en Estudios Amazónicos

Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia

Instituto Amazónico de Investigaciones-Imani

Escrita bajo la dirección de:

Santiago R. Duque

Leticia, Amazonas, Colombia

Agosto de 2009

DEDICADO A

A mis abuelos Rubén y Trinidad por enseñarme a amar la naturaleza en
especial las plantas.

AGRADECIMIENTOS

A mi madre Luz Fanny y Carlos Sánchez por su constante apoyo en la continuación de mis estudios.

A mi hermana Ingrid por su colaboración en la corrección del texto, su apoyo y aliento. A Carol por todas sus gestiones.

A Santiago Duque por sus correcciones, su acompañamiento y su apoyo incondicional para el desarrollo del presente trabajo.

A la fundación OMACHA en especial a Fernando, Luisa y José por todo el apoyo logístico en la realización de la fase de campo

A Tropembos Colombia, IDEA WILD y el Proyecto Saber y Gestión Ambiental en la Amazonía SYGA por el financiamiento otorgado para el desarrollo de la fase de Campo.

A la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia y a todas las personas que trabajan en ella por facilitar todo los procesos de gestión.

A la comunidad Ticoya (Ticuna, Cocama, y Yagua) por permitir la realización de este trabajo dentro del resguardo.

A la comunidad de Santa Clara de Tarapoto por ayudarme a llegar a los lugares más lejanos y recibirme con calidez.

A José, Benzelao, Luis, Antonio, Casimiro, Ivan y Jesús por su gran colaboración y aportes de conocimiento de los lagos y las plantas, por su compañía y paciencia.

A mis compañeros de campo Jaime, Estivenson, Ana Maria, Jimena, Sandra Bibiana y Cristian, por su compañía y su confianza.

A mis compañeros de cohorte, Carolina, Luis Carlos, José Joaquín, por sus opiniones y consejos. A los compañeras del grupo de investigación de Limnología amazónica Alejandra, Jenny, Claudia por el animo que me brindaron.

A la Universidad Jorge Tadeo Lozano por el préstamo de sus laboratorio de ecología, al el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá y sus especialistas por la colaboración en la determinación de taxonómica de las especies y a mi alma mater Universidad Pedagógica Nacional, en especial el departamento de Biología por la gestión y el apoyo.

TABLA DE CONTENIDOS

TABLA DE CONTENIDOS.....	5
ÍNDICE DE FIGURAS	8
ÍNDICE DE TABLAS	12
INTRODUCCIÓN	13
ANTECEDENTES	15
MARCO TEÓRICO	19
TEORÍA DE LA ECOLOGÍA CLÁSICA DE COMUNIDADES.....	19
LA DIVERSIDAD DE MACRÓFITOS ACUÁTICOS	20
LA RIQUEZA BIOTIPOLOGICA RELATIVA.....	22
LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA, LA BIOMASA Y EL CARBONO	24
JUSTIFICACIÓN	25
PROBLEMA	26
OBJETIVOS.....	27
OBJETIVO GENERAL	27
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	27
METODOLOGÍA.....	28
1. FASE DE CAMPO	28
2. FASE DE LABORATORIO	31
3. ANÁLISIS DESCRIPTIVO FUNCIONAL.....	32
RESULTADOS	34

CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE ESPECIES ENCONTRADAS EN LOS LAGOS SECTOR DE PUERTO NARIÑO	35
DESCRIPCIÓN DE LOS BIOTIPOS, LOS FISIOTIPOS Y LAS ESPECIES.....	41
(A) BIOTIPO PLANÓFITOS	42
(A1) Subdivisión de Biotipo: ACROPLEUSTOFITOS.....	42
(A2) Subdivisión Mesopleustophyta.....	55
(B) Biotipo Rizophyta	57
(B1) Subdivisión Hiperhydata o Helophyta.....	58
(B2) Subdivisión Graminida	61
(B4) Subdivisión Ephydata	87
(B5) Subdivisión Haptophyta	89
ANÁLISIS DE CAMBIOS EN LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y QUÍMICAS DEL AGUA	91
ANÁLISIS DE COMPOSICIÓN VS CARACTERÍSTICAS LIMNOLÓGICAS	97
LOS PERIODOS HIDROLÓGICOS DEL RÍO AMAZONAS DE DICIEMBRE 2007 A FEBRERO 2009	102
AGUA EN ASCENSO (DICIEMBRE 2007 A MARZO 2008)	102
AGUAS ALTAS DE ABRIL A MAYO 2008.....	104
AGUAS EN DESCENSO DE MAYO A JUNIO 2008.....	107
AGUAS BAJAS SEPTIEMBRE A NOVIEMBRE 2008.....	110
AGUA EN ASCENSO NOVIEMBRE 2008 A ENERO 2009.....	115
<i>LOS CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LOS GRAMALOTALES</i>	<i>117</i>
LA RIQUEZA BIOTIPOPOLÓGICA RELATIVA.....	120
DIFERENCIA EN LA COMPOSICIÓN DE MACRÓFITOS EN LOS LAGOS	122
LAGO TIPO 1 – COCHA LARGO	122
LAGO TIPO 2 – AIRÜWE	124
LAGO TIPO 3 – TARAPOTO REDONDO	126
LAGO TIPO 4 – CHIMBILLO.....	127
LAGO TIPO 5 – YOLVINO	129
LA RIQUEZA BIOTIPOPOLÓGICA RELATIVA.....	130

LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA EXPRESADA EN BIOMASA	132
DINÁMICA DE CAMBIOS ESPACIALES Y TEMPORALES EN LA RIQUEZA BIOTIPOLOGICA Y LA BIOMASA	138
COMPORTAMIENTO DE LA BIOMASA A LO LARGO DEL PULSO DE INUNDACIÓN Y DE ACUERDO A SU POSICIÓN EN LA LLANURA INUNDABLE	139
<i>DISCUSIÓN</i>	142
CAMBIOS TEMPORALES Y ESPACIALES EN LA RIQUEZA BIOTIPOLOGICA RELATIVA	146
VARIACIONES EN LA DISPONIBILIDAD DE CARBONO PARA LA RED TRÓFICA DURANTE EL CICLO HIDROLÓGICO.....	148
FENOLOGÍA DE LOS MACRÓFITOS ENCONTRADAS EN EL SECTOR DE PUERTO NARIÑO	153
<i>BIBLIOGRAFÍA</i>	157

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Mapa del sector de Puerto Nariño mostrando el sistema de lagos y sus conexiones. Se muestra la clasificación propuesta por López-Casas (2008) que define tipos de lagos en cinco categorías, los números están colocados en los lagos escogidos. Modificado de (Duque et al., 2008)	28
Figura 2 Esquema de los fisiotipos encontrados de la subdivisión Acropleustófitos	42
Figura 3. <i>A. caroliniana</i> a) Estructura de las hojas b) asociación con <i>Salvinia minima</i> c) formando un tapete sobre el agua, en asociación con gramalote morado (<i>Echinocloa</i> sp).	44
Figura 4 Diferentes asociaciones de <i>S. minima</i> a) <i>Utricularia gibba</i> b) <i>Pistia stratiotes</i> y <i>A. caroliniana</i> c) <i>Limnobium laevigatum</i> y <i>Phyllanthus fluitans</i> .	45
Figura 5 Agrupación típica de <i>P. fluitans</i>	46
Figura 6. Detalles de estructura de <i>L. laevigatum</i> a) Forma de las hojas b) envés de la hoja mostrando aerénquima, tejido que le permite la flotación c) hábito de crecimiento agregado que se observa en raras ocasiones.	48
Figura 7. Diferentes estadios de <i>Ceraptoterides pteridoides</i> a) Adulta en propagación vegetativa con propágulos desarrollándose sobre las comisuras de la hoja b) plántula juvenil aún no desarrolla tallos c) planta adulta con desarrollo de pedúnculos flotantes	49
Figura 8. <i>C. pteridoides</i> a) detalle de la hoja en estado fértil b) detalle del tallo abultado en la parte basal.	50
Figura 9. Detalles de <i>P. stratiotes</i> a) aspecto de una planta adulta b) formando una pradera flotante en el caño Chepetén c) ejemplares juveniles resistiendo a la desecación.	51
Figura 10 <i>E. Crassipes</i> a) Hábito libre flotante b) Inflorescencia c) detalle hoja y tallo.	53
Figura 11. <i>P. rotundifolia</i> a) detalle de un ejemplar adulto b) crecimiento agregado en el caño Chepetén, impidiendo el paso de embarcaciones c) enraizamiento como forma de resistencia a la desecación.	54
Figura 12 Espécimen de <i>Pontedeira rotundifolia</i> fértil, mostrando inflorescencias que se desprenden de largos peciolo emergidos.	55
Figura 13. Forma de vida de las Mesopleustófitas en los lagos.	55
Figura 14 <i>U. gibba</i> a) morfología general de la planta b) hábito mesopleustófito en asociación con raíces de <i>S. minima</i> c) detalle de utrículos, estructuras típicas de esta especie que le permite la captura de macroinvertebrados.	57
Figura 15 Esquema de los fisiotipos encontrados en el biotipo Rizophyta	58

Figura 16. Detalles de <i>P. munguba</i> a) hábito de plántula b) detalle de la hoja c) representantes adultos formando un denso bosque a orillas del lago Yolvino _____	59
Figura 17 Detalle de <i>Ludwigia sp1</i> a) hábito b) flor _____	60
Figura 18. <i>Eugenia inundata</i> , rama en estado infértil _____	61
Figura 19. <i>Cyperus sp1</i> , muestra de colección donde se observa tamaño hojas, flores y raíces _____	62
Figura 20. <i>C. sphacelatus</i> a) Hábito b) Colección botánica infértil c) enraizada en los bordes de los lagos como estrategia ante la desecación. _____	63
Figura 21 Detalles de <i>E. polystachia</i> a) tallo cubierto de tricomas urticantes e inserción de la hoja b) hábito c) Inflorescencia. _____	65
Figura 22 <i>Leersia hexandra</i> , hábito _____	66
Figura 23. <i>H. amplexicaulis</i> a) tallo emergente en estado infértil, nótese el color oscuro del tallo b) Asociación con pasto cortadera durante la fase de agua en ascenso. _____	68
Figura 24. <i>P. repens</i> a) Inflorescencia b) adaptaciones a la inundación c) Creciendo sobre Victoria amazonica. _____	69
Figura 25. Diferentes estadios de <i>P. choroticum</i> a) Inflorescencia b) hábito c) resistencia a la desecación _____	71
Figura 26. <i>P. spectabile</i> a) inflorescencia en espiga b) hábito, por lo general cuando se encuentra en grandes cantidades, rara vez se encuentra asociada con otra planta. _____	73
Figura 27 <i>P. pilosus</i> a) hoja terminal trifoliada b) hábito _____	74
Figura 28 <i>M. congesta</i> , detalle de material de Herbario para identificación que reposa en el Instituto de Ciencias Naturales. _____	76
Figura 29. <i>I. dumetorum</i> a) Hábito de crecimiento típico enredadera b) flotando sobre el espejo de agua del lago Cochalargo otras veces aparece aprovechando la altura de los gramalotes para subir. _____	77
Figura 30. <i>Ipomea squamosa</i> a) individuo fértil con corola lila a blanca b) hábito _____	78
Figura 31. <i>L. helmintorrhiza</i> a) detalle del tallo con nudos donde se presentan bolsas de tejido aerénquimático (neumatóforos) que le permiten la flotación b) inserción de las hojas en el tallo, hacia el ápice la hoja crece en forma arrocetada. _____	79
Figura 32. Aff <i>Tamarindus</i> a) Floración b) fructificación en la el periodo de aguas bajas c) hábito creciendo a la orilla del lago Tarapoto Largo. _____	80
Figura 33 Hábito de crecimiento de <i>M acaciafolium</i> _____	81
Figura 34 <i>Neptunia oleraceae</i> a) detalle de las hojas compuestas b) hábito c) flor con corola amarilla. _____	83

Figura 35. <i>S. sprucei</i> a) Hábito b) formación de islas con muchos tallos que generalmente son empujadas por el viento obstruyendo las entradas de los caños c) detalle de la hoja emergente peciolada con el tallo flotante. _____	84
Figura 36 <i>L. flava</i> a) Detalle de la flor b) hojas elípticas emergentes con venación principal más clara. _____	85
Figura 37. <i>H. ranunculoides</i> a) Detalle de la hoja b) Hábito _____	86
Figura 38. Diferentes fases de <i>V. amazonica</i> a) hoja juvenil desarrollándose b) floración, las flores cambian de color blanco a morado oscuro cuando están completamente abiertas. _____	88
Figura 39. <i>P. orbiculatum</i> a) Hábito b) formación de tapetes adheridos, suelo presente principalmente en aguas en descenso y bajas en lagos como Sapo y Yolvino. _____	90
Figura 40. Coordenadas polares donde se agrupan los lagos de acuerdo a las características físicas y químicas que se presentan en el 1) Amazonas 2) Cochalargo 3) Airüwe 4) Tarapoto redondo 5) Chimbillo 6) Yolvino 7) Loretoyacu. _____	91
Figura 41. Función canónica discriminante de los lagos del sector de Puerto Nariño según las características fisicoquímicas del agua más discriminantes. _____	96
Figura 42. Mapa de humedal fluvial en marzo donde se muestra el crecimiento de los gramalotales y el desarrollo de plantas libre flotantes. Modificado de Duque et al (2008). _____	104
Figura 43. Mapa del humedal fluvial de Puerto Nariño durante abril de 2009, mostrando el crecimiento de gramalotales y el desprendimiento de los mismos, en verde claro crecimiento de plantas libre flotantes. _____	106
Figura 44. Mapa del gramalotal presente en el humedal fluvial del sector de Puerto Nariño en Junio 2008, el color verde claro representa comunidades dominadas por Acropleustófitos especialmente <i>P. stratiotes</i> y <i>P. rotundifolia</i> . _____	108
Figura 45. Mapeo de gramalotales (verde) presentes en el humedal fluvial en el sector de Puerto Nariño durante julio 2008, el color naranja representa las zonas donde permanecen gramalotes colgados y secos durante esta época. _____	109
Figura 46. Mapa del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño, estado de los gramalotales durante el mes de septiembre de 2008, en azul claro las zonas inundadas por máximo 1 metro de profundidad, verde claro representa plantas libre flotantes, verde oscuro gramalotales. _____	110
Figura 47. Periodo hidrológico aguas bajas a) Gramalotes colgando de copas de arboles b) arbustos de la orilla emergidos c) entrada al caño Chepetén despejada de plantas libre flotantes _____	111
Figura 48. Mapa del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño durante el octubre de 2008, muestra el estado de los gramalotales (verde oscuro) para la época de mínimo nivel del agua, en color amarillo son las zonas de playas en los lagos. _____	112

Figura 49. Aguas bajas a) pez varado en los suelos fangosos b) Máximo desarrollo de tamaño de las hojas de <i>V. amazonica</i> c) formación de playas, al fondo se observa parches de gramalotales replegados a la orilla. _____	113
Figura 50. Mapa del humedal fluvial en el sector de Puerto Nariño durante enero de 2009, muestra el desarrollo de gramalotales sobre el margen sur de los lagos (verde oscuro). _____	115
Figura 51. Mapa del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño durante el mes de febrero de 2009, estado de los gramalotes (verde oscuro) para la época de agua en ascenso. _____	116
Figura 52. Entrada a los lagos Tarapoto Largo y redondo en obstrucción temporal de los dos cuerpos de agua durante el mes de febrero de 2009 _____	119
Figura 53. Fotografía aérea de los Lagos Cochalargo y Chepetén _____	122
Figura 54. Perfil idealizado de la composición del gramalotal de Cocha largo, las líneas azules muestran la separación por fisiotipos, la tabla contigua muestra la presencia en cada periodo muestreado. Los números corresponden a la referencia del nombre de la especie (Tabla 2). _____	123
Figura 55. Perfil idealizado de la composición del gramalotal de Airüwe, donde se muestran cambios temporales de los fisiotipos, los cuadros con color muestran la presencia de la especie y los cambios en la cobertura para el gramalote por época. _____	125
Figura 56. Perfil idealizado de la composición del gramalotal del lago Tarapoto Redondo, donde se muestran cambios temporales en la aparición de los fisiotipos y las especies en cuadros con color. _____	127
Figura 57. Perfil idealizado de la composición del gramalotal del lago Chimbillo, donde se muestran cambios temporales de la aparición de especies representadas por cuadros con color, las líneas delgadas representan las divisiones por fisiotipos y las gruesas las divisiones por biotipos. _____	128
Figura 58. Perfil idealizado de la composición del gramalotal del lago Yolvino, donde se muestran cambios temporales de la aparición de especie por épocas representados con cuadros con color. _____	129
Figura 59. Comportamiento de la riqueza biotipológica relativa durante el 2008-2009 en los lagos del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño. _____	131
Figura 60. Gráfica de coordenadas polares que agrupa los lagos según las variables físicas y químicas y la producción de biomasa. _____	132
Figura 61. Discriminante canónico con las dos primeras funciones _____	133
Figura 62. Relación entre la productividad primaria neta (biomasa) durante los periodos de ciclo hidrológico de marzo de 2008 a febrero de 2009 _____	134
Figura 63. Especies con mayor aporte de biomasa para el periodo estudiado durante un año en 30 m ² _____	135
Figura 64. Biomasa de principales productores primarios de macrófitos acuáticos _____	136
Figura 65. Cambios temporales en la biomasa de especies Acropleustophytas. _____	137

Figura 66. Representación gráfica de la proporción de la biomasa obtenida en la parte sumergida y en la parte emergida. _____	138
Figura 67. Relación de la riqueza biológica relativa y la posición en el plano inundable _____	139
Figura 68. Relación entre la producción de biomasa versus la posición en la llanura inundable del Lago más cercano al río Amazonas al más cercano al río Loretoyacu. _____	140
Figura 69. Relación entre la promedio de producción de biomasa y el periodo hidrológico del río Amazonas. _____	141
Figura 70. El perfil idealizado de la asociación gramalotal de los planos inundables del sector de Puerto Nariño. La tabla anexa muestra los cambios en la composición de especies (números; tabla 2), cuadros verdes indican presencia, en amarillo indica especie con mayor cobertura en ese lago y fisiotipos (las líneas punteadas). _____	144
Figura 71. Relación de la riqueza biotipológica relativa con la posición en el plano inundable ____	147
Figura 71. Relación del promedio de la riqueza biotipológica relativa a lo largo del pulso de inundación _____	148
Figura 73. Relación entre la producción de biomasa en gramalotales y la posición en el plano inundable. _____	150
Figura 74. Relación de la producción de biomasa promedio con los periodos hidrológicos muestreados. _____	151

Índice de Tablas

Tabla 1. Datos físicos y químicos de los cuerpos de agua estudiados.....	93
Tabla 2. Ubicación fisiotipológica de las especies detectadas en los lagos del sector de Puerto Nariño, Amazonas Colombia entre 2008 y febrero de 2009 en 125 m ² muestreados, (los números identifican las especies en los perfiles de vegetación).....	121
Tabla 3. Comparación entre producción de biomasa por especies según su estrategia fotosintética para plantas colectadas en 30 m ² en el sector de Puerto Nariño entre marzo de 2008 y febrero de 2009.	149
Tabla 4. Fenología de los macrófitos hallados en los lagos del sector de Puerto Nariño	154

INTRODUCCIÓN

Los gramalotales son asociaciones de plantas o macrófitos dominadas principalmente por pastos acuáticos y semiacuáticos (gramalotes) (Tovar 1993). Estas asociaciones son importantes para la vida de la fauna amazónica, dado que son los principales productores primarios en las llanuras inundables, por su alta capacidad para asimilar nutrientes y transformarlos rápidamente en carbono disponible a la cadena trófica (Junk & Furch 1985; Piedade & Junk 1993; Foresberg *et al* 1993; Adis & Victoria, 2001). Por otra parte favorece el desarrollo de algas llamadas perifiton (Engle & Melack, 1993).

La productividad de los macrófitos esta relacionada con la estacionalidad del río Amazonas (Junk 1970; Howard-Williams 1975; Junk & Howard-Williams 1984; Junk & Furch 1985; Casanova & Brock 2000) los estudios en composición demuestran una alta diversidad en los gramalotales con representantes desde musgos hasta angiospermas (Tovar 1993; Velasquez 1994; Padilla 2003) sin embargo solo se ha cuantificado la productividad de las especies más abundantes en la asociación como gramíneas y aráceas que causan problemas a embarcaciones y embalses.

El estudio de la dinámica de gramalotales es útil para reconocer las zonas de protección del hábitat de los organismos acuáticos (*Trichechus inunguis*, *Arapaima gigas*, *Inia geoffrensis*) que se han correlacionado significativamente con esta asociación vegetal. La productividad de los gramalotales también determina la riqueza de especies de peces, el acceso a las poblaciones por parte de los pescadores y la disponibilidad de la pesca (Petr 2000; Petry *et al* 2003).

El objetivo de esta discusión es explicar los cambios que ocurren en los gramalotales de los lagos formados por un viejo cauce del río Amazonas, en el sector de Puerto Nariño a partir del monitoreo de variables en el hábitat además del seguimiento de dos atributos de comunidades, la productividad primaria neta expresada en biomasa y la riqueza biotipológica relativa. Las comparaciones de estas variables a través del tiempo y en relación a la posición en el plano inundable, permiten observar las variaciones que pueden suceder durante el pulso de inundación.

ANTECEDENTES

Las praderas flotantes dominadas por pastos conocidos como gramalotes, eran considerados como malezas y no despertaban el interés de la comunidad científica. Marlier (1967) realizó la primera aproximación a la biomasa de los invertebrados presentes en estos prados flotantes. Junk (1970) publicó la primera de dos partes sobre la composición y dinámica de la comunidad de macrófitos y su relación con la comunidad de insectos.

En una revisión de la literatura, Piedade (1977) y Junk (1984) estudiaron los macrófitos acuáticos, demostrando que el interés de la comunidad científica había cambiado frente a este tema, ya que estas plantas juegan un rol importante para el mantenimiento de la diversidad de los ecosistemas de las planicies inundables amazónicas.

Spence (1982) demostró que la distribución de macrófitos acuáticos y la formación de densas poblaciones y comunidades de plantas acuáticas en los lagos dependen de la deposición de sedimentos y de la acción de las olas, encontrando que la vegetación sumergida está ligada a la temperatura, al tipo de sustrato, a la presión del agua y a la luz.

Las macrófitos acuáticos ocupan gran parte de la zona litoral del área y son de gran importancia no solo para las zonas ribereñas, sino también, para el ecosistema como un todo. Poseen la capacidad de tomar nutrientes del sedimento para incorporarlos en su biomasa y luego liberarlos por excreción de compuestos orgánicos, o a través de la descomposición. Lo cual es un factor importante en el ciclaje de nutrientes dentro de los ecosistemas acuáticos superficiales (Allen, 1971; Barbieri, 1983).

La excreción de compuestos o la descomposición de nutrientes hacen a los macrófitos, uno de los organismos acuáticos de mayor productividad primaria (Piedade & Junk 1993), permitiendo el desarrollo de una gran cantidad de animales encontrados en la región litoral (Allen, 1971; Wetzel, 1979; Engle & Melack 1993). Sin embargo, sus altas tasas de crecimiento pueden reducir la concentración de oxígeno del medio afectando la sobrevivencia algunos animales (Padilla, 2003).

Los macrófitos juegan un papel crucial en la economía de los pobladores, por ser fuente de materia prima para muchas actividades (Novoa, 1966; Heiser, 1974; Albuquerque, 1978, Tapia & Flores-Ochoa, 1984, (Fernandez-Baca, 1966), o porque en algunos casos tienen impactos negativos como malezas (Littler, 1968; Hala, *et al* 1969; Mitchell & Thomas, 1972; Lorenzi, 1982; Kahn, 1993) o también por que se convierten el sitio preferido para la pesca (Petr, 2000; (Petry, Baley, & Markle, 2003).

El estudio de la relación de los seres vivos con los cambios en factores ambientales producidas por inundaciones periódicas (Junk & Howard-Williams, 1984; Junk, 1986) explican que macrófitos son influenciados directa e indirectamente por las propiedades físicas y químicas del agua (Junk & Furch 1985) por ello se han examinado los efectos de las inundaciones sobre estos organismos (Howard-Williams, 1975; Bilby, 1977; Bornette *et al*, 1994; Hill, *et al*. 1988; Casanova & Brock, 2000; Jansson *et al*. 2000; Maltchik & Pedro 2001)

Las investigaciones que se han desarrollado en Colombia definen la dominancia de algunas especies de las asociaciones vegetales denominadas gramalotales en la cuenca amazónica (Pérez-Arbeláez 1986; Rudas 1996; Duivevoorden & Cleef 1994; Prieto 1995; Rangel 2008).

Una gran contribución para el estudio de macrófitos en Colombia fue el desarrolló una ecuación para calcular la riqueza biotipológica relativa (Schmidt Mumm 1988 a y b) a partir de la agrupación de estas plantas por formas de crecimiento (fisiotipos) y las formas de vida (biotipos) multiplicado por la riqueza de la localidad estudiada, sobre la riqueza regional. Más aún ayuda en la definición de fitoasociaciones características de los ambientes de los sistemas acuáticos de la región Caribe.

Los macrófitos por su aporte dentro de la cadena de detritos disueltos o particularizados (Wetzel *et al.* 1972) crean las condiciones necesarias para el desarrollo de comunidades de insectos acuáticos (Duarte & Capador, 2006) de esta manera también contribuyen con la alimentación y refugio de alevinos (Jiménez, 1994; Petr, 2000; Petry, 2003).

El desarrollo de alevinos proporcionan la comida de los delfines *Sotalia fluviatilis* e *Inia geoffrensis*, de modo que los gramalotales funcionan como sitios de crianza para esta última especie (Castellanos, 1998) además la relación de la productividad de los macrofitos con la producción de peces como una relación significativa con el Pirarucú (*Arapaima gigas*) (Lopez-Casas, 2008).

En la vía de la herbivoría los gramalotales constituyen la base alimenticia del manatí amazónico *Trichechus inunguis*, quien se asocia al consumo de gramalote espinoso además de treinta y dos especies de macrófitos acuáticos que se han descrito para solo en el sector de Puerto Nariño (Jiménez, 1994; Holguin, 2002; Padilla, 2003) aunque no existe claridad sobre la identificación de las especies y su productividad como potencial alimenticio.

MARCO TEÓRICO

Los botánicos se han interesado por la relación entre el número de especies y el área estudiada. Se trata de una cuestión de interés práctico en el estudio de las comunidades, pues es necesario elegir muestras de la extensión suficiente para que en ella estén representadas, por lo menos, todas las especies que se consideran importantes en funcionamiento y en la caracterización de una comunidad (Margalef, 1995).

TEORÍA DE LA ECOLOGÍA CLÁSICA DE COMUNIDADES

La sinecología es el estudio de la asociación de organismos mixtos que se denomina comunidades. El hecho de que la vegetación sea diferente en distintas partes de la tierra quizás, el primer gran fenómeno que interesó a los ecólogos que estudian la vegetación (Margalef, 1995)

El enfoque fisionómico permite una comparación a nivel mundial sin entrar a una clasificación formal. Puede ser además combinado a nivel local con estudios florísticos, lo cual es indispensable cuando se requiera una interpretación biogeográfica a gran escala de las comunidades (Beard, 1978; Schmidt Mumm, 1988b).

LA DIVERSIDAD DE MACRÓFITOS ACUÁTICOS

La diversidad es una medida que ha sido controversial para biólogos y ecólogos por los difusos límites de los ecosistemas. De la misma manera, ha sido muy usada como una forma de encontrar los sitios del planeta que requieren mayor protección por la cantidad de especies que habitan en una zona particular y el espacio necesario que requieren para la supervivencia, por lo tanto el número de especies o riqueza es la medida más simple de diversidad.

La diversidad de los ecosistemas es un descriptor poco preciso que se refiere al número de especies presentes y a su representación relativa. En la naturaleza hay innegables dependencias: para tantos individuos de la especie x son de esperar otros tantos de la especie y, y para estas u otras combinaciones de las especies x e y tendremos probablemente una cantidad de individuos de la especie z. Regularidades de este tipo se pueden expresar en número de individuos, biomásas o tasas de renovación (Margalef, 1995).

Descripciones cuantitativas con el mismo propósito y que presentan los mismos problemas se aplican también a las distribuciones ataxonómicas, que prescindan de las especies. En efecto los individuos se pueden distribuir en clases según su tamaño, sea por su longitud, sea por su masa, o bien

repartirse en categorías atendiendo a las tasas de renovación (Harte & Morowitz, 1975).

Reconocer que las distribuciones naturales tienen un estilo común, y que algunas de sus características se pueden recoger y expresar de manera relativamente simple, ha conducido a una proliferación de índices de diversidad. No se trata de dar el número total de especies, difícil de conocer, sino de expresar, más bien el estilo al que se ajustan sus frecuencias (Margalef 1995).

La diversidad se expresa como un conjunto (la comunidad), se distribuye en subconjuntos (las especies, en el caso general). Como es natural, cualquier expresión de diversidad sólo tiene sentido en relación con el criterio seguido en la participación del conjunto entero en subconjuntos. La diversidad, si se expresa como los individuos, se reparte en especies, se relacionará con la dinámica de las poblaciones y con la historia. Por supuesto, la diversidad como se ha dicho antes, se puede calcular sobre distribuciones hechas según el tamaño, o según la tasa de renovación (Margalef 1995).

Conectividad

La diversidad proporciona una estima de la capacidad máxima que tiene un ecosistema para permitir diversos tipos de conexiones internas o de

interacciones entre una y otras especies. Tiene interés relacionar el número de conexiones biológicas realizadas entre especies diferentes, con el número de las que serían posibles. El resultado de la comparación se llama conectividad o conectancia (Margalef, 1995)

Siempre se podría añadir otra especie a una comunidad natural, con la condición de que se relacionará con sólo una o con pocas de las especies ya existentes en ella. El proceso histórico de ir añadiendo especies y de pretender algunas, con un casi general aumento neto del total, lleva a preguntar ¿Por qué un ecosistema contiene tantas especies, si su función (producción, biomasa) se realizaría igual de bien con pocas?, como el gen egoísta de Dawkins, las especies son egoístas en relación con el sistema mayor del que forman parte y, lo mismo que en aquel caso, el supuesto egoísmo es una expresión efectista que convendría cambiar por otra (Margalef, 1995).

LA RIQUEZA BIOTIPOPOLÓGICA RELATIVA

Los conceptos de biotipo (forma de vida) y fisiotipos (forma de crecimiento), que se refieren al aspecto externo de las plantas, han sido muchas veces usados como sinónimos. Sin embargo, la expresión biotipo se refiere a vegetales que concuerdan en su estructura morfológico-biológica y de un

modo especial en los caracteres relacionados con la adaptación al ambiente ecológico, mientras que los fisiotipos designan las situaciones en que no se alude a una relación causa-efecto de la arquitectura de la planta (Greig-Smith, 1983; Schmidt Mumm 1988 a y b).

Tanto la composición de biotipos y fisiotipos como su distribución horizontal y vertical determinan aquí la estructura biotipológica de la vegetación (Muller-Dombois & Ellenberg, 1974). Son la base de las clasificaciones definidas desde el punto de vista fisionómico-estructural, conduciendo al concepto de formación.

La formación es el conjunto de asociaciones dominadas por los mismos biotipos o fisiotipos, indicando así similitud en el “hábitat esencial” (Beard, 1978). Además de delimitar una serie de formaciones acuáticas, la estructura biotipológica juega también un papel importante en el esquema sintaxonómico de clasificación (Den Hartog & Segal, 1964) en la caracterización de sinusias o comunidades uniestratificadas (Barkman, 1978) con su concepto de nicho “general” (Muller-Dombois & Ellenberg, 1974) y en el ordenamiento de diferentes hábitats (Cowardin, *et al.* 1979; Schmidt Mumm 1988).

LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA, LA BIOMASA Y EL CARBONO

Las plantas ofrecen a los animales variedad de sustancias de gran valor nutritivo, en relación con la biología de la reproducción. Son materiales que se producen en exceso sobre las necesidades y, si no se utilizan por los animales, se descomponen y pasan a la vía detritica.

El efecto regulador de la vegetación sobre el flujo de energía tiene carácter mucho más general: la producción primaria experimenta intensas fluctuaciones diarias y anuales, a través de la vegetación, especialmente cuando existen órganos de reserva, en forma de tallos bulbos y raíces, sin olvidar frutos, semillas y agallas, que es el suministro de alimento de los animales.

Una gran parte de la producción primaria de la vegetación superior se invierte en forma de glúcidos estructurales con enlaces poco escindibles por las enzimas de que disponen ordinariamente los animales. A ellos se añade una extraordinaria variedad de compuestos secundarios (Margalef 1995).

Aunque se acepta que la población del depredador regula la de la presa y la de herbívoros regula a la vegetación, en el caso de esta, gran parte del control sobre la transferencia de la energía a niveles tróficos superiores, reside en los propios productores primarios. Este fenómeno tiene dos

aspectos, uno positivo y otro negativo: las plantas ponen a disposición de otros niveles tróficos una parte de su producción primaria, sin coacción alguna y, por otra parte, retienen una fracción de su producción en forma que es muy difícil utilizar por los animales (Margalef 1995).

JUSTIFICACIÓN

La dinámica de los gramalotales hace parte fundamental del flujo de carbono en los sistemas inundables amazónicos por lo que conocer sus particularidades en la amazonia, en la cual no hay antecedentes, es fundamental en el entendimiento del papel de los humedales en la dinámica del elemento fundamental para la producción de biomasa y los gases relacionados con el efecto invernadero.

La ecología de gramalotales es útil para reconocer las zonas de manejo especial para la pesca y protección de hábitat de los organismos acuáticos, que se han correlacionado significativamente con esta comunidad, ya que la producción de determinadas especies de peces, el acceso a estas poblaciones por los pescadores, el uso de determinadas artes de pesca y el acceso de las embarcaciones a los lagos; esta determinada por la dinámica de los gramalotales consecuencia del los procesos de inundación.

PROBLEMA

La ecología general de macrófitos acuáticos, especialmente los gramalotales han sido poco estudiados en nuestro país, aún no se tiene claridad sobre la taxonomía de estos vegetales en el sector de Puerto Nariño y por ende es difícil relacionar cualquier otro aspecto de tipo ecológico de su desarrollo en las llanuras inundables del río Amazonas.

Esta información se hace necesaria para explicar su importancia para el mantenimiento de la diversidad, especialmente de tortugas, mamíferos, reptiles, macroinvertebrados, algas y de poblaciones humanas locales, además de los posibles efectos que puedan suceder en relación con los cambios climáticos globales.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Explicar la dinámica de la estructura de los gramalotales en lagos de la llanura inundable, durante cuatro períodos temporadas del ciclo hidrológico del río Amazonas en el sector de Puerto Nariño, Colombia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Conocer la dinámica de la composición de las especies (taxonómica) y sus asociaciones (biotipológica) temporal y espacialmente.

Describir la relación entre las características físicas y químicas del agua con la riqueza biotipológica relativa de los gramalotales de los lagos del sector de Puerto Nariño.

Conocer el efecto los cambios temporales del pulso de inundación en el aporte de carbono de los gramalotales a las redes tróficas de los lagos estudiados.

METODOLOGÍA

1. FASE DE CAMPO

1.1. Siguiendo un antiguo cauce del río Amazonas en el sector de Puerto Nariño se escogieron cinco lagos, uno por cada tipo según la clasificación de López-Casas (2008) (figura 1) y se adaptó el método de parcelas de vegetación, para el monitoreo de atributos de comunidades en gramalotales.

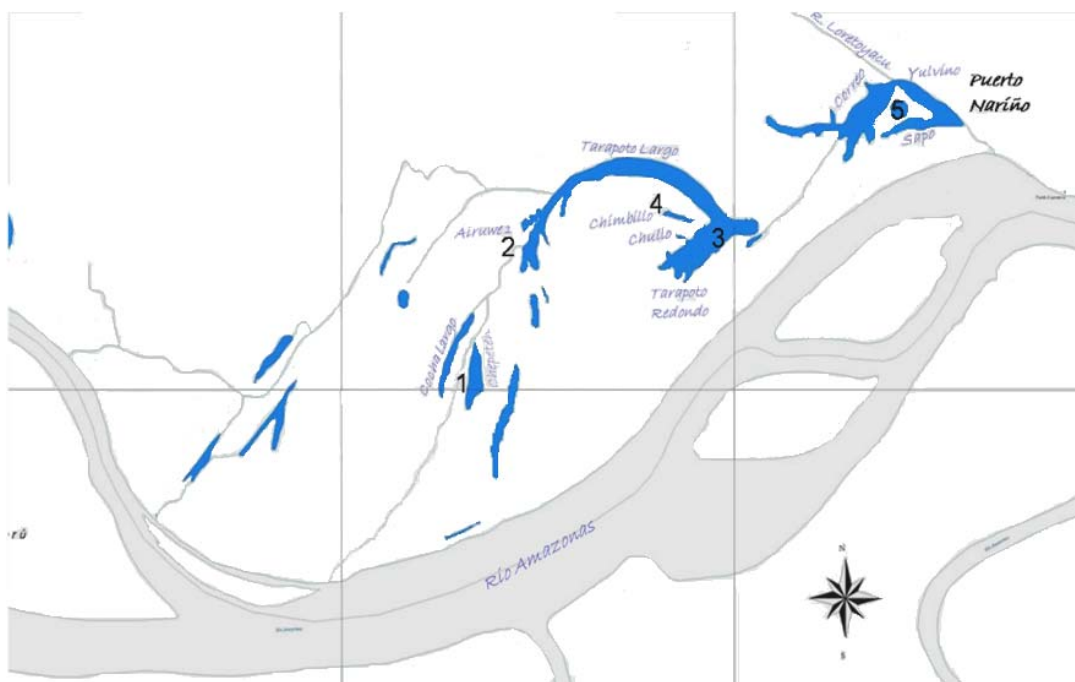


Figura 1 Mapa del sector de Puerto Nariño mostrando el sistema de lagos y sus conexiones. Se muestra la clasificación propuesta por López-Casas (2008) que define tipos de lagos en

cinco categorías, los números están colocados en los lagos escogidos. Modificado de (Duque *et al.*, 2008)

1.2. En cada uno de estos lagos se escogió un parche de vegetación acuática, donde predominaban visiblemente los pastos o gramalotes. Con la ayuda de conocedores locales se determinaron los sitios donde estos pastos son permanentes. El gramalotal escogido se dibujo y cuadrículo, se asignaron números y se escogió uno al azar. El sector que fue escogido, fue muestreado durante toda la fase de campo.

1.2.1. Se tomaron los principales datos físicos y químicos del agua y se registraron en una tabla diseñada para tal fin. Los parámetros registrados fueron Transparencia Secchi, % saturación de oxígeno, oxígeno disuelto en el agua (YSI Modelo 556-01), pH (OAKTON Ph 110), conductividad eléctrica (YSI Modelo 30SCT), temperatura y profundidad (Ecosonda HUMMINBIRD WIDE portátil de 200 KHZ).

1.2.2. Con ayuda del auxiliar se demarcó un cuadrado sobre el parche escogido de 5 m x 5 m, con cuerdas plásticas de color blanco, este cuadrado se subdividió a su vez en cuadrantes de 1 m² para obtener 25 unidades a muestrear.

1.2.2.1. Para conocer la riqueza biotipológica relativa se realizaron perfiles de vegetación como registro de los biotipos y fisiotipos que se presentan dentro de los 25 m². La identificación se hizo usando lo propuesto por Schmidt Mumm (1988 a).

1.2.2.2. Los cuadrantes se seleccionaron al azar, dibujando el cuadrante para asignar veinticinco letras en desorden, luego se le pidió al auxiliar de campo que dijera ocho letras y en estos cuadrantes se registró el nombre común, con ayuda de conocedores locales y auxiliares de campo. Sumado a esto se calculó el área en porcentaje de ocupación de una planta de cada 1 m²; y se transformó en cinco categorías que simplifican el registro donde 1= menor al 5% de cobertura 2= entre el 5 y 25% 3= entre el 25 y el 50 % 4= entre el 50 y el 75 % y por último 5= más de 75 % de área cubierta dentro del cuadrante para calcular la cobertura por especie.

1.2.2.3. Para el registro de biomásas se escogió 2 m² por el método descrito anteriormente dentro del cuadrante. Se cosechó todo el material vegetal hasta retirar por

completo las plantas del espejo de agua, luego fue empacado y rotulado en bolsas separadas.

2. FASE DE LABORATORIO

2.1. El material colectado en cada metro cuadrado fue separado por especie; cuando era posible se separaba la parte sumergida de la emergida.

2.2. La identificación de las especies fue llevada a cabo, con ayuda de expertos y comparando las muestras con el herbario del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional - Sede Bogotá.

2.2.1. En el laboratorio de semillas y productos naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia, se secaron las plantas a una temperatura de 105 °C por 72 horas hasta obtener peso seco constante. El peso se midió con una balanza de precisión (PRECISA 300 a 0.001 g) y el valor obtenido se registró en las tablas. Adicionalmente las plantas para la colección botánica fueron prensadas y secadas a 75 °C por 48 horas.

2.2.2. Las muestras de las especies de plantas colectadas encontradas en los gramalotes se pesaron, se homogenizaron y se volvieron a pesar por separado.

2.2.3. En el laboratorio de ecología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano en Bogotá, las muestras secas de cada especie calcinaron en una mufla por cuatro horas a 550 °C. El peso de estas cenizas se resto del peso seco para obtener el peso seco libre de cenizas usando este como expresión final del carbono orgánico almacenado (biomasa) (Welmin 1995).

3. ANÁLISIS DESCRIPTIVO FUNCIONAL

3.1. Los perfiles de vegetación obtenidos en cada período de muestreo se organizaron, dibujando las plantas de mayor a menor altura y se les asignó un determinado fisiotipo y biotipo, según la clasificación propuesta por Schmidt Mumm (1998 a y b).

3.1.1. Se obtuvo así la riqueza biotipológica relativa teniendo en cuenta la cantidad de fisiotipos y el número de especies encontradas, con el índice propuesto por el mismo autor.

3.1.2. La riqueza biotipológica relativa una variable dependiente se relacionó con un grupo de variables independientes o características físicas y químicas del agua, por medio de un análisis canónico.

4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

4.1.1. Se realizó una estandarización de los datos por medio del programa R versión 2.9.0, con los datos estandarizados se obtuvieron 2 gráficos de coordenadas polares para ver cuales características físicas y químicas que agrupan mejor a los lagos estudiados.

4.1.2. Para comprobar los resultados obtenidos con las coordenadas polares, se realizó un análisis discriminante con ayuda del programa SPSS 13.0 para Windows.

4.1.3. El peso seco libre de cenizas y la cobertura por especie, se correlacionó con características físicas y químicas del agua, a través de un análisis canónico usando el programa STATISTICA 9.0.

RESULTADOS

Los grandes parches de gramalotal que se observan homogéneos desde lejos albergan una gran cantidad de especies y las fitoasociaciones estudiadas en las diferentes localidades solo comparten algunas especies. Esto puede obedecer a que las plantas acuáticas tienen fases de vida muy cortos o largos dependiendo de la especie.

A continuación se describen algunos aspectos morfológicos y ecológicos de las especies encontradas en los lagos estudiados, en una clave modificada Schmidt Mumm (1988a) que sirve como un recurso para determinar los macrófitos acuáticos que se encuentran en el sector de Puerto Nariño.

Esta clave usa los biotipos, formas de vida (letras mayúsculas), división del biotipo (números) fisiotipos (letras minúsculas) y la especie por cada uno de los ítems anteriores (números romanos en minúscula); siguiendo las características morfológicas de las plantas se podrá clasificar taxonómicamente.

CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE ESPECIES ENCONTRADAS EN
LOS LAGOS SECTOR DE PUERTO NARIÑO

A Plantas errantes sin raíces o con raíces colgando.....PLANTOPHYTA

1 En la interface aire – agua, parte superior de la planta normalmente
seca, usan el CO₂ atmosférico.....ACROPLEUSTOPHYTA

a) Plantas pequeñas, muchas veces de estructura reducida..Lemnida

(i) Hojas pequeñas alternas, sésiles de 1-3 cm de largo, muy
dividida*Azolla caroliliana*

(ii) Parecida a la anterior pero hojas con septos superpuestos que
cambia a colores rojizos.....*Azolla filiculoides*

b) Rosetas estoloníferas flotantes, con hojas sésiles..... Salviinida

(i) Hojas ovadas 1- 3 cm. opuestas, enteras, pilosas, papilas y
pelos ubicados en toda la superficie de la hoja.....
.....*Salvinia minima*

(ii) Hojas ovadas 1-3 cm. opuestas, enteras, glabras solitarias y
casi siempre asociado a *S. minima*.....*Phyllanthus fluitans*

(iii)Hojas acorazonadas medianas con aerénquima en el envés
.....*Limnobiun laveagiatum*

(iv) Lámina estéril palmada o pinado-lobulada, esporangios
esparcidos en las márgenes revolutas de angostos segmentos
foliáceos con apertura transversal.....*Ceraptoteris pteridoides*

- (v) Rosetas de hojas pequeñas a grandes de 20 cm cubiertas por tricomas tanto en el haz como el envés que se unen basalmente.....*Pistia stratiotes*
- c) Rosetas estoloníferas flotantes, hojas emergentes con peciolo esponjoso.....Eichhorniida
 - (i) Tallos abultados en la parte basal.....*Eichhornia crassipes*
 - (ii) Lámina fértil palmada, que cambia y se divide dicotómicamente.....*Cerapteris pteridoides*
 - (iii) Tallos rectos esponjosos envueltos en la parte basal por un foliolo.....*Pontedeira rotundifolia*
- 2 *Plantas enteramente sumergidas sin enraizar, usan el CO2 del agua, a veces posadas sobre el fondo.....MESOPLEUSTOPHYTA*
 - a) Plantas con hojas capilares modificadas para la captura de animales acuáticos.....Utriculariida
 - (i) Planta filamentosa verde claro, a veces con utrículos, flor miniatura emergente con carpelos color amarillo.....
.....*Utricularia gibba*
- B Plantas enraizadas en un sedimento.....RHIZOPHYTA
 - 1 Parte de la estructura vegetativa, la mayor parte del tiempo por encima del agua; este grupo pasa imperceptiblemente a la vegetación terrestre.....*Hiperhydata o Helophita*
 - a) Hierbas sufruticasas con un tallo que sale verticalmente del agua hojas usualmente lanceoladas o elípticas.....Ludwigiida

- (i) Plántula de árbol hasta 20 m con ramas jóvenes huecas y asociadas a hormigas, hojas palmeadas 7 a 9 foliolos con peciolo y base de foliolos rojos.....*Pseudobombax munguba*
 - (ii) Hojas opuestas obovadas y elípticas concentradas en la porción terminal de las ramas*Eugenia inundata*
- 2 Hierbas con un tallo elongado, emergente y/o postrado; con hojas largas y cilíndricas o estrechas y planas; las hojas a veces muy reducidas y subacuáticas; el tallo puede actuar como principal órgano fotosintético.....(*Graminida*)
- a) *Hierbas graminoides con tallo que sale verticalmente del agua con hojas, estas pueden estar reducidas a vainas foliares...Eleocharida*
 - (i) Tallos reducidos, provistos de finas raíces ahorquilladas, hojas en rosetas, lineares, bases ensanchadas en forma cóncava.....*Cyperus sp.*
 - (ii) Tallos reducidos, hojas en rosetas anchas con nervadura notable de pequeñas a grandes..... *Cyperus sphacelatus*
 - b) *Hierbas graminoides enraizadas en la ribera o en suelos sumergidos, tallo flotante que queda levemente por debajo del espejo de agua pero como vástagos y hojas aéreas.....Hymenachnida*
 - (i) Pelos urticantes sobre tallos, acumulándose gran cantidad en los nudos y la base de las hojas.....*Echinocloa polystachia*

- (ii) Tallo delgado cortante, hojas anchas cortantes.....
.....*Leersia hexandra*
- (iii) Tallo corpulento liso con inserción de la base de las hojas envolviéndolo, hojas de gran tamaño.....
.....*Hymenachne amplexicaulis*
- (iv) Tallo liso en fases juveniles verde que cambia rosa o morado por lo que puede confundirse con pasto morado.....
.....*Paspalum repens*
- (v) Tallo liso color morado, la mayor parte de las etapas de la vida menos corpulento que gramalote liso.....*Paspalum sp1*
- (vi) Tallo corpulento, hojas anchas verdes, muy parecido a *Echinochloa polystachia*, pero sin pelos urticantes, siempre verde.....*Echinochloa sp1*
- (vii) Tallo muy delgado y suave, hojas de color dorado y angostas muy tersas y flores en pequeñas espigas doradas
.....*Panicum sp1*

- 3 Tallo completamente emergido, hojas de diferentes tamaños y formas, con importancia vegetativa durante la mayor parte del periodo de crecimiento.....(Herbida)
 - a) Hierbas de tamaño mediano a pequeño, hojas usualmente lanceoladas, elípticas o compuestas; plantas a menudo con heterofilia y muchas especies con hojas subacuáticas muy divididas.....*Polygonida*

- (i) Hojas lanceolados envolventes en los tallos parecidos a gramíneas, inflorescencias blancas a moradas.....
.....*Polygonum spectabile*
- b) Plantas emergidas trepadoras y/o parasitas.....Ipomeida
 - (i) Hojas trifoliadas, con tallos delgados en la parte emergente y en la parte sumergida, crecen enredándose en otras plantas o en si misma formando colchones de gran y tamaño
..... *Phaseolus* ef. *pilosus*
 - (ii) Hojas pequeñas y tallos delgado, inflorescencias en umbela con flores blancas, siempre verde.....*Mikania congesta*
 - (iii) Tallo grueso cilíndrico y hueco que crece sobre el espejo de agua o sobre otras plantas, hojas pequeñas sagitadas.....*Ipomea dumetorum*
 - (iv) Tallo grueso cilíndrico con pequeñas espinas, hojas sagitadas grandes de color verde oscuro.....*Ipomea aff fistulosa*
- c) Hierbas con tallos flotantes, frecuentemente forman extensos tapetes, los vástagos con hojas elípticas o lanceoladas; puede haber formación de tejido esponjoso o neumatóforos.....
.....Decodontida
 - (i) Neumatóforos apiñados sobre los nudos de los tallos que crecen horizontalmente al espejo de agua.....
.....*Ludwigia helmintorriza*

- d) Hierbas con tallos flotantes, los tallos con hojas compuestas, algunas veces sensitivas; tallo con neumatóforos
*Aeschynomene*
- (i) Hierbas con tallos flotantes, los tallos con hojas compuestas, nunca sensitivas, flor amarilla largamente pedunculada
*Tamaridus sp.*
- (ii) Plántulas con hojas compuestas bipartidas, semillas redondas planas dorsoventralmente, grandes..*Macrolobium acaciaefolium*
- (iii) Inflorescencia con pedúnculo largo, erecta en glomérulos con carpelos amarillos, hojas compuestas opuestas prefiere suelos sobresaturados de agua.....*Neptunia oleraceae*
- e) Hierbas foliosas, el peciolo se extiende por encima del agua; hojas emergentes.....*Sagittaria*
- (i) Tallo sub-emergido, hojas emergidas muy grandes con vena principal prominente, formando islas flotantes..*Sagittaria sprucei*
- (ii) Varios tallos triangulares blandos que se unen en la parte basal, inflorescencia con flor con carpelos amarillos.....
*Limnocharis flava*
- f) Hierbas foliosas con peciolo que se extiende por encima del agua y hojas emergentes circulares peltadas.....*Nelumbida*
- (i) Hojas pequeñas de 1 a 6 cm de diámetro circulares con bordes irregulares, peciolos blandos y emergentes.....
*Hydrocotyle ranunculides*

- 4 Con hojas flotantes que se hallan parcialmente en contacto con la atmósfera usualmente no emergidas; pueden utilizar el CO₂ del aire.....(Ephydata)
- a) Hojas flotantes cordadas, circulares u oblongo- lanceoladas si se presenta heterofilia las hojas subacuáticas no son capilaresNymphaeida
- (i) Hojas redondas hasta de 2 m de diámetro, bordes revolutos hacia arriba, peciolo y cara inferior espinosos.....
.....*Victoria amazonica*
- 5 Plantas aplicadas a un substrato, de organización relativamente simplificada, con raíces o rizoides modificados para adherirse al substrato y muchas veces con un marcado ritmo anual...(Haptophyta)
- a) Hierbas que se encuentran adheridas a un substrato en aguas tranquilas y de profundidad.....Hydrophyta Adnata
- (i) Gramínea pequeña adherida al sustrato corto.....
.....*Paspalum orbiculatum*

DESCRIPCIÓN DE LOS BIOTIPOS, LOS FISIOTIPOS Y LAS ESPECIES

Los taxones referenciados a continuación se relacionan con las letras mayúsculas, números, letras minúsculas y números romanos entre el paréntesis que corresponden a su ubicación en la clave taxonómica.

(A) BIOTIPO PLANÓFITOS

Plantas errantes, sin raíces o con las raíces colgando en el agua

(A1) Subdivisión de Biotipo: ACROPLEUSTOFITOS

Plantas errantes y flotantes, usan en CO₂ atmosférico

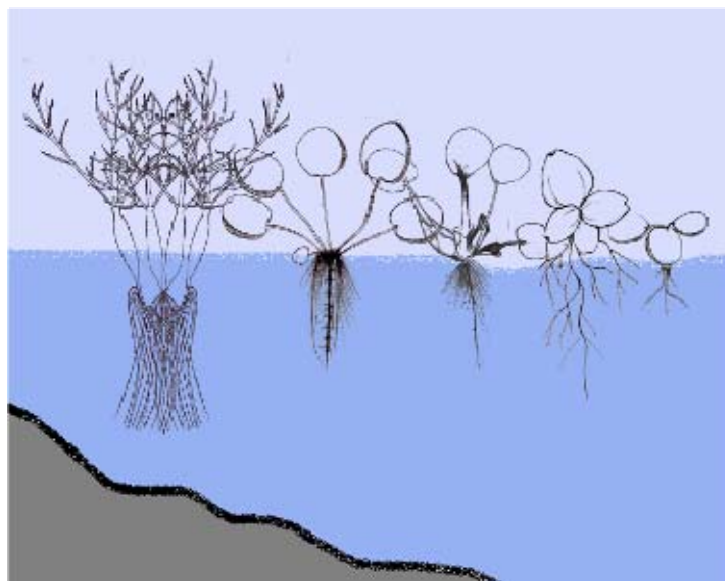


Figura 2 Esquema de los fisiotipos encontrados de la subdivisión Acropleustófitos

(A1a) Fisiotipo Lemnida

Plantas pequeñas muchas veces de estructura reducida

(A1ai) ***Azolla caroliniana*** Willd (1810): Fariña de vaca marina menuda,

Pertenece a la familia Azollaceae, sus hojas son muy reducidas y muy bifurcadas no alcanzan a medir 6 cm de largo, son completamente planas y del envés de la hoja salen unas pequeñas raicillas, por las que se unen a otras hojas. Crece entre la vegetación, necesita de mucha luz, prefiere aguas alcalinas ricas en nutrientes. Es una planta fijadora de nitrógeno, presenta asociación simbiótica una cianobacteria *Anabaena azollae*. Sus raíces sirven de protección para alevinos (Gutierrez *et al.* 2008).

En este género se han agrupado seis especies cosmopolitas catalogadas como malezas, sin embargo su simbiosis con Cyanophyta les da un gran valor agronómico como fijadores de nitrógeno atmosférico, son ampliamente usadas como abono verde y forraje.

La multiplicación de y propagación es rápida por fragmentación del tallo o germinación de las megasporas sobre la superficie del agua, originando pequeños prótalos. Las plantas cubren la superficie de muchos cuerpos de agua; las plantas jóvenes son brillantes hasta gris verdosas y las más viejas se tornan rosadas, rojas hasta marrón oscuro (Velázquez 1994).

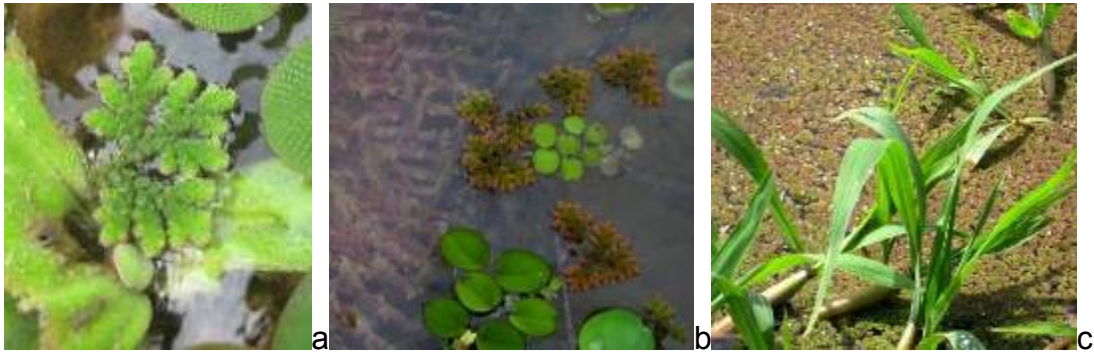


Figura 3. *A. caroliniana* a) Estructura de las hojas b) asociación con *Salvinia minima* c) formando un tapete sobre el agua, en asociación con gramalote morado (*Echinochloa sp.*).

Hojas pequeñas de 1-3 cm de largo, bi hasta tripartida con ramificaciones de las hojas subcilindricos, estas se dividen en segmentos numerosos, mide 2-6 cm de largo. Hojas aéreas subescamosas imbrincadas; lóbulo superior rómbico, obtuso blando con pelos bicelulares. Pertenece al grupo de los helechos, (Pteride) por lo tanto desarrolla esporocarpos granulados localizados en las hojas sumergidas, microsporas con gloquidios septados (Velázquez 1994).

(A1b) Fisiotipo Salviniida

Plantas arrosetadas, estaloníferas con hojas sésiles

(A1bi) *Salvinia minima* Baker (1886) Fariña de vaca marina grande

Hojas flotantes más o menos planas o ahorquilladas, 1.5 - 3 cm de diámetro, quilla poco notable. Indumento cubriendo toda la superficie; papilas cónica cilíndricas hasta 1,5 mm de alto con pelos soldados al ápice. Epidermis superior formada de células pequeñas y numerosas, células de la epidermis inferior menos numerosas, pero más desarrolladas; eje principal de los órganos sumergidos en dos o tres ramas ligeramente reflexas, cada una de las ramas origina numerosos ejes secundarios, densamente cubiertos por tricomas uniseriados, multicelulares más jóvenes, por lo que se ubican a un mismo nivel debajo de la planta.



Figura 4 Diferentes asociaciones de *S. minima* a) *Utricularia gibba* b) *Pistia stratiotes* y *A. caroliniana* c) *Limnobium laevigatum* y *Phyllanthus fluitans*.

Mitchell & Thomas (1972) indicaron que las plantas que se han identificado como *S. auriculata*, probablemente pertenecen a un complejo de taxa muy similar en su morfología vegetativa, en las cuales la forma de la hoja es muy

variable, por que resulta imposible distinguirlas tomando en cuenta este carácter considera el complejo formado por *S. auriculata*, *S. herzogii* De la Sota, *S. bilba* Laddi y *S. molesta* Mitch. Estas cuatro especies del complejo difieren principalmente en el sistema de ramificación del órgano reproductivo y en la conformación del esporocarpio (Velasquez, 1994).

(A1bii) *Phyllanthus fluitans* Benth. Ex Müll. Arg. (1863) Escama de Pirarucú

Plantas anuales o perennes, verde cuando joven, rojizos en estado adulto. Tallos flotantes horizontales de 8 cm de largo, ligeramente ramificados con raíces en los entrenudos. Hojas flotantes alternas en dos hileras, superpuestas, casi sésiles, enteras u orbiculares de 1-2 cm de largo, 15 mm de diámetro, cordadas en la base; el centro de la lámina, con dos ampollas infladas conteniendo aerénquima a cada lado del nervio central.

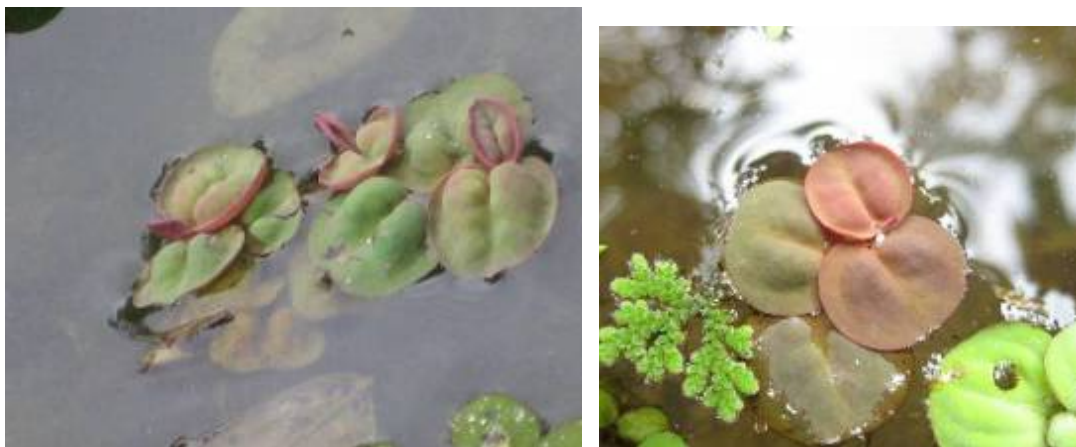


Figura 5 Agrupación típica de *P. fluitans*

Es una de las pocas plantas acuáticas representativas de la gran familia de las Euphorbiaceae, muchas de las cuales habitan diferentes hábitats, como por ejemplo; plantas suculentas del desierto.

P. fluitans es una pequeña planta flotante con entrenudos muy cortos pero con un sistema radicular bien desarrollado. Las flores son muy pequeñas y blancas. La planta después de florecer se descolora por la disminución de la intensidad de la luz. Prefiere agua rica en nutrientes, suave y ligeramente ácida. *P. fluitans* desarrolla hojas rojizas a intensidades de luz muy altas (Guterres *et al.*, 2008).

(A1biii) *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl ex Willd) Heine (1968)

Balso

Plantas perteneciente a la familia Hydrocharitaceae con 5 a 10 hojas reunidas en rosetas basales, estolones con raíces en los nudos, láminas enteras elíptico-ovadas o ligeramente cordadas, herbáceas glabras esponjosas (aerénquima) por la superficie inferior (figura 6 b) 2-10 cm de largo, 1-5 cm de ancho; peciolo triangulares, 2-7 cm largo, ampliándose en la base en forma de vainas. Flores unisexuales pediceladas solitarias o en pequeñas cimas.



Figura 6. Detalles de estructura de *L. laveagiatum* a) Forma de las hojas b) envés de la hoja mostrando aerénquima, tejido que le permite la flotación c) hábito de crecimiento agregado que se observa en raras ocasiones.

Los individuos son muy variables, generalmente se localiza en una fase ecolimosa de plantas arraigadas con hojas ovadas, 10 cm de largo sin aerénquima, la cual de acuerdo con las oscilaciones del nivel del agua se transforma en hidrofase flotante por reducción de la lámina foliar y aparición de un aerénquima en la parte inferior. La propagación se realiza principalmente por fragmentación de los estolones y a veces por semilla (Velázquez 1994).

(A1biv) *Ceratopteris pteridoides* Hook. Hieron. (1905) Lechuga de agua

Hojas estériles, deltoides, ovadas o cordadas, 8-23 cm de largo 5-24 cm de ancho; estipes 1-19 cm de largo hinchado y bulboso. Láminas 5-19 cm de largo, simples palmado trilobulado o pinnado, 5 lobulado, algunas veces pinnado cerca de las bases, pinas inferiores o lóbulos opuestos; yemas iniciales generalmente sobre plántulas adheridas a las hojas, (figura 7a)

hojas fértiles erectas, deltoides o cordadas o reniformes 14 – 47 cm de largo, 8-36 cm de ancho, estípites de 4-26 cm de largo, láminas 9-30 cm de largo generalmente tripinada o cuatripinada abajo con pinas de 2.5-20 cm de largo, las inferiores opuestas, pinas terminales con segmentos anchos (figura 8) (Velázquez 1994).

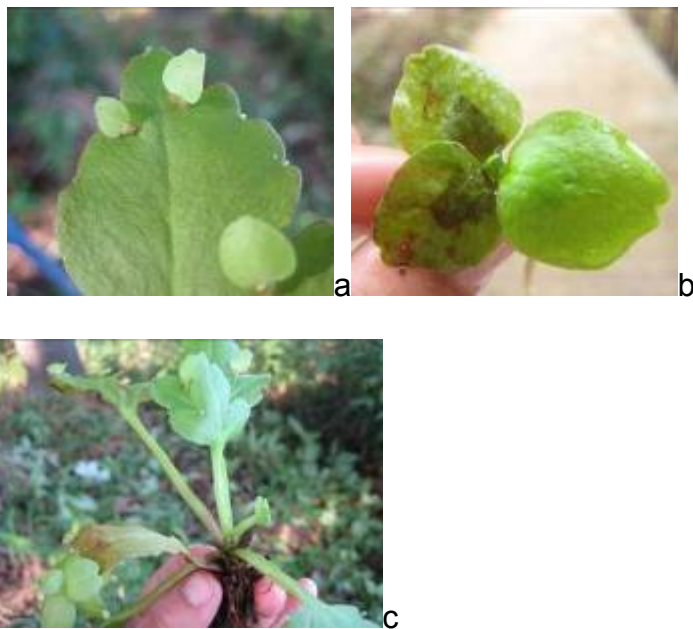


Figura 7. Diferentes estadios de *Ceraptoterides pteridoides* a) Adulta en propagación vegetativa con propágulos desarrollándose sobre las comisuras de la hoja b) plántula juvenil aún no desarrolla tallos c) planta adulta con desarrollo de pedúnculos flotantes

Esta planta de la familia Parkeriaceae, comienza creciendo por pequeñas yemas (figura 7 a) estas crecen vegetativamente en las comisuras de una lámina foliar lobulada, luego esta se desprende y se desarrollan cuatro hojas juveniles flotantes (figura 7 b) en las que se desarrollan unos pedúnculos que

con tejidos aéremquimatico y las láminas foliares se transforman a trilobuladas, donde nuevamente aparecen propágulos en las comisuras y aunque su aspecto no sea común a sus hermanos terrestre pertenece al grupo de los helechos por lo que también desarrollan esporas.

Estas esporas se producen en los bordes de las láminas lobuladas que se bifurcan y se enrollan hacia los haces centrales de las hojas, por lo que cuando son fértiles cambian su apariencia y engruesan los tallos en la parte basal (figura 8a).



Figura 8. *C. pteridoides* a) detalle de la hoja en estado fértil b) detalle del tallo abultado en la parte basal.

(A1biv) *Pistia stratiotes* Linneo (1753) guama, repollito de agua

Plantas gregarias por sus estolones horizontales y prolíferos; raíces fibrosas, hojas esponjosas en rosetas de 3-15 cm de largo verde oscuro, crasas, aerénquimáticas, pilosas, 7-15 nervaduras longitudinales; espata blanca extremadamente pilosa, interiormente glabra, 2-4 cm de largo.



c

Figura 9. Detalles de *P. stratiotes* a) aspecto de una planta adulta b) formando una pradera flotante en el caño Chepetén c) ejemplares juveniles resistiendo a la desecación.

Es una planta arrosetada de hojas con tricomas en el haz y el envés, se reproduce principalmente vegetativamente cuando los individuos de mayor tamaño desarrollan propágulos sobre las raíces que se transforman en talos en la parte basal de las hojas, estos pueden permanecer juntos o romperse por acciones mecánicas y crecer por separado.

P. stratiotes crece rápidamente al inicio de la inundación hasta el descenso del agua, crea grandes tapetes que llenan los lagos y los caños. En estos últimos la especie se desarrolla sola o asociada con *Pontedeira rotundifolia*, mientras que en los lagos por lo general se encuentra asociada a los gramalotes.

La estrategia que desarrolló esta especie para la supervivencia durante la estación de aguas bajas fue la disminución en el tamaño y agrupamientos en las orillas de los lagos y el enraizamiento en suelo húmedo, pero la gran mayoría de ellas se secan cuando aparecen las playas.

(A1c) Fisiotipo Eichhorniida

Plantas arrosetadas, estoloníferas flotantes, hojas emergentes con peciolo esponjoso.

(A1ci) *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (1883) Buchón

Plantas libre flotantes, algunas veces fijas a un sustrato. Tallo reducido y conectadas por un estolón horizontal alargado. Hojas arrosetadas y emergentes de forma variable; peciolo 20-30 cm inflado; estipulas 2-15 cm de largo, con una pequeña lámina apical orbicular-reniforme de borde lacerado. Inflorescencia variable. Flores de 4-6 cm de largo; periantio morado claro, tubo 1,5-2 cm de largo, lóbulos 2,5-4,5 cm de largo, bordes enteros; estambres exertos, filamentosos veloso glandulares (Velasquez, 1994).



Figura 10 *Echihornia Crassipes* a) Hábito libre flotante b) Inflorescencia c) detalle hoja y tallo.

Estas plantas tienen hojas grandes y tallos hinchados basalmente con una hoja que envuelve el bulbo desde la parte inferior. Este bulbo está compuesto de un tejido esponjoso que le permite flotar y del que cuelgan raíces.

Prefiere sistemas lóticos, ya que durante el muestreo no se encontraban ejemplares entre el gramalotal y cuando se encontró siempre fue a las orillas del parche, aunque es común observarla desarrollándose en los caños y sobre las riberas del río Amazonas por lo que debe preferir aguas bien oxigenadas.

(A1cii) *Pontederia rotundifolia* L. f. (1781) Oreja de Danta

Esta planta pertenece a la familia Pontederaceae. Desarrolla tallos flotantes con tejido esponjoso que crece horizontalmente, de ellos emergen hojas con grandes peciolo que están envueltos basalmente por una hoja que se

degrada con el tiempo. Estas plantas crecen rápidamente durante la inundación y crean tapetes dominados por esta especie principalmente en los caños, mientras que en los lagos se encontró asociado a diversas especies y con ejemplares de menor tamaño que los hallados en sistemas lóticos.



Figura 11. *P. rotundifolia* a) detalle de un ejemplar adulto b) crecimiento agregado en el caño Chepetén, impidiendo el paso de embarcaciones c) enraizamiento como forma de resistencia a la desecación.

Plantas con hojas emergentes reniformes, anchamente ovadas o subredondeadas, 3-12 x 5-18 cm, cordadas en la base, redondamente obtusas en el ápice; estípulas 12-15 cm de largo truncadas en el ápice. Rizomas alargados y ramificados, Inflorescencia corta, tan larga como ancha, raquis piloso, 2-4 cm de largo con 8-16.

Flores reunidas en glomérulos de 2 a 5; espata inferior semejante a las hojas, espata superior de 1-2.5 cm de largo. Flores 15-22 mm de largo;

periantio morado claro con líneas resinosas conspicuas, estambres con filamentos glandulares puberulentos. Fruto ovoide, 6-7 mm de largo con crestas longitudinales partidas en segmentos espinosos (Velasquez, 1994).



Figura 12 Espécimen de *Pontedeira rotundifolia* fértil, mostrando inflorescencias que se desprenden de largos peciolos emergidos.

(A2) Subdivisión Mesopleustophyta

Plantas sumergidas pero no enraizadas que usan el CO₂ del agua



Figura 13. Forma de vida de las Mesopleustófitas en los lagos.

(A2a) Fisiotipo Utriculariida

Plantas con hojas modificadas para la captura de animales acuáticos.

(A2ai) *Utricularia gibba* Lineo (1753)

Raíces y hojas verdaderas ausentes, tallos modificados en rizoides; estolones pseudobulbosos y segmentos foliares fotosintéticos, presentan vesículas o utrículos para la captura y digestión de organismos pequeños en los rizoides. Cáliz bilabiado mas o menos ascendentes; corola espolonada, amarilla, bilabiada (Velasquez, 1994).

U. gibba es difícil de detectar en los muestreos pues en general esta semisumergida o entre las raíces de otras plantas, especialmente entre el *Paspalum repens*, *P. stratiotes* y *S. minima* sus flores son diminutas y sobresalen del agua con corolas amarillas muy difíciles de observar.



Figura 14 *Utricularia gibba* a) morfología general de la planta b) hábito mesopleustófito en asociación con raíces de *Salvinia minima* c) detalle de utrículos, estructuras típicas de esta especie que le permite la captura de macroinvertebrados.

Los individuos son largos segmentos con raicillas que salen a los lados donde se forman los utrículos (Figura 14c). Solo un filamento verde claro se extiende entre las raíces de otras plantas durante el inicio de la inundación, más adelante comienza a desarrollarse las raicillas, cuando el nivel del agua sube al máximo ya han desarrollado utrículos hasta el descenso, durante el periodo de aguas bajas desaparecen por completo.

(B) Biotipo Rizophyta

Plantas enraizadas a un sedimento

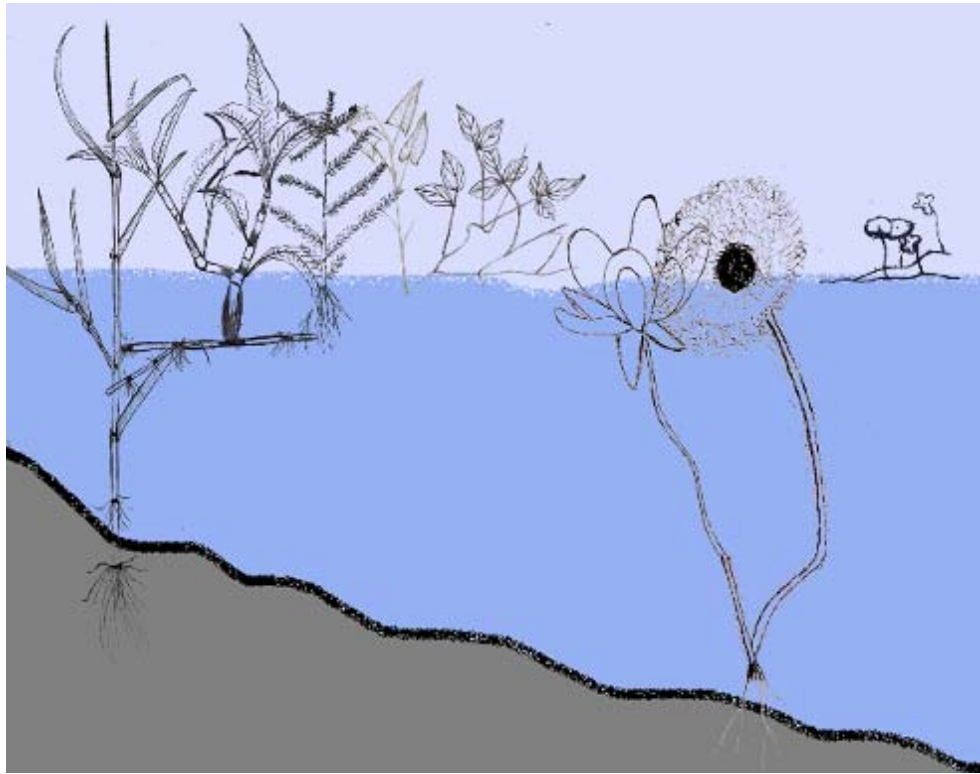


Figura 15 Esquema de los fisiotipos encontrados en el biotipo Rizophyta

(B1) Subdivisión Hiperhydata o Helophyta

Parte de la estructura vegetativa la mayor parte del tiempo por encima del agua; este grupo pasa imperceptiblemente a la vegetación terrestre.

(B1a) Fisiotipo Ludwigiida

Hierbas sufruticosas con un tallo que sale verticalmente del agua; hojas usualmente lanceoladas elípticas o compuestas.

(B1ai) *Pseudobombax munguba* (Mart. & Zucc.) Dugand (1952) Punga, árbol de algodón.

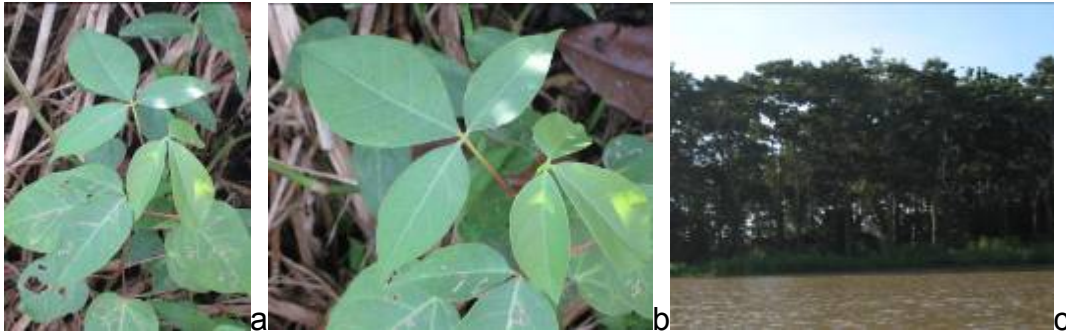


Figura 16. Detalles de *P. munguba* a) hábito de plántula b) detalle de la hoja c) representantes adultos formando un denso bosque a orillas del lago Yolvino

Árbol de la familia Bombacaceae que alcanza los 20 de altura con ramas jóvenes huecas y asociadas a hormigas. Las hojas son palmeadas, con 7 a 9 folíolos, con peciolo y base de los folíolos de color rojo. Las flores son grandes, de color crema, solitarias. Produce frutos capsulares de color rojo cuando maduran, con semillas recubiertas de abundante lana café. El sistema radicular es superficial. Se reproduce por semillas, tiene crecimiento rápido y vida media a corta (Cardenas *et al.*, 2005).

Este árbol es caducifolio, perdiendo todas sus hojas durante la fructificación que se presenta en época de agua en ascenso. El desarrollo de las semillas se da durante la fase terrestre sobre los suelos de la ribera del lago, las plántulas se desarrollan rápidamente, pero al inundarse la mayoría de ellas

muere. La lana de los frutos de este árbol es usada por las comunidades de la étnia yagua como adornos para el cuerpo en los bailes.

(B1aii) *Ludwigia sp1* L. (1753)

Pertenece a la familia de la Oneograceae, el tallo contiene aerénquima que le permite flotar en el agua aunque este lignificado, durante la fase de aguas bajas estas plantas se enraíza y los tallos no están lignificados.



Figura 17 Detalle de *Ludwigia sp1* a) hábito b) flor

Arbusto leñoso hasta de 1.50 cm de alto, hojas desprendibles, ramas y tallo emergente, tallo pubescente al igual que las hojas en el as y envés. Flores con seis pétalos amarillos, cinco sépalos de color verde y cápsula en el cáliz. Siempre se encuentra en medio de la pradera flotante, nunca en las orillas, ni solitaria.

(B1aii) *Eugenia inundata* (1828) camu camu, arati



Figura 18. *Eugenia inundata*, rama en estado infértil

De la familia Myrtaceae, es un arbusto erecto de 1,5 a 3 m de altura, hojas opuestas obovadas y elípticas concentradas en la porción terminal de las ramas, levemente descoloridas. Flor tetrámera, actinomorfa, flor con cáliz y corola distintos, dialisépalo y dialipétala respectivamente, androceo con muchos estambres, exsertos y vistosos; ovario ínfero, fruto en vaya que se oscurece mientras madura.

(B2) Subdivisión Graminida

Hierbas con un tallo elongado emergente y/o postrado; con hojas largas y cilíndricas o estrechas y planas; las hojas algunas veces muy reducidas y subacuáticas, el tallo puede actuar como principal órgano fotosintético.

(B2a) Fisiotipo Eleocharida

Hierbas graminoides con tallo que sale verticalmente del agua, con hojas o estas reducidas a vainas foliares.

(B2ai) *Cyperus sp1* Lineo. (1753) Piripiri



Figura 19. *Cyperus sp1*, muestra de colección donde se observa tamaño hojas, flores y raíces

Heloculmos anuales o perennes de pocos cm, hasta 40 a 60 cm de alto, rizomas radicales. Tallos cilíndricos, sin nudos. Hojas reducidas a vainas escamosas. Inflorescencia multiglobosa en forma de pseudumbrella, compuesta, con rama llevando manojos de espiguillas planas; brácteas foliosas; espiguillas multifloras, caducifolias, glumas en dos filas opuestas, flores bisexuales, perianto ausente o reducido a cerdas; 1-3 estambres; estigma bifido o trifido (Velasquez, 1994).

(B2aii) *Cyperus sphacelatus* Rottb. (1772) Piripiri de hoja ancha



Figura 20. *C. sphacelatus* a) Hábito b) Colección botánica infértil c) enraizada en los bordes de los lagos como estrategia ante la desecación.

Hojas unidas basalmente, flotantes o enraizadas en los bordes de los lagos, hojas anchas y largas, inflorescencias en forma de pseudo umbela, se encuentran durante la época de aguas altas durante el mes de abril flotando entre el gramalote, especialmente con *Echinochloa polystachia*. También se

observó su presencia durante la época de aguas bajas, enraizadas en suelos sobresaturados de agua, nunca en suelos secos.

(B2b) Fisiotipo Hymenachnida

Hierbas gramínoideas enraizadas en la ribera, tallo flotante que queda levemente por debajo del espejo de agua, pero con vástagos y hojas aéreas; en este fisiotipo se encuentran los gramalotes.

Los gramalotes son un grupo de plantas de aspecto parecido, son pastos de diferentes familias y géneros que causan confusiones a la hora de realizar una determinación taxonómica, este grupo de plantas es muy diverso, por lo tanto a continuación se describirán las especies encontradas para esta zona.

(B2bi) *Echinochloa polystachia* (Kunth) Hitchc. (1920) Gramalote espinoso



Figura 21 Detalles de *E. polystachia* a) tallo cubierto de tricomas urticantes e inserción de la hoja b) hábito c) Inflorescencia.

Este pasto predomina en el lago Airüwe, es corpulento, dentro del tallo se encuentra tejido aerénquimático muy esponjoso, tiene pelos urticantes sobre el tallo y sobre todo en las bases de las hojas, crece grandes parches y alcanza alturas hasta de 2 m. Este pasto constituye el alimento favorito del manatí amazónico pero su presencia esta restringida a ciertos lagos del sistema.

Esta especie se asocia principalmente con *Leersia hexandra*, con quien disputan espacio al aumentar la cobertura siendo favorable para su

desarrollo la época de aguas altas para el desarrollo de *E. polystachia* y aguas bajas para *L. hexandra*. En este gramalotal por sus tallos gruesos, altos y entrecruzados les sirve e refugio y sitios de desove al caimán negro y blanco ya que era común encontrar sus lechos en este lugar.

La población local dice que en los sitios donde existen este especie de pasto, el agua tiene a secarse pues acumula gran cantidad de sólidos disueltos en el agua y cuando el agua baja estos cúmulos les sirve para aumentar la biomasa.

(B2bii) *Leersia hexandra* Swartz. (1788) Pasto Cortadera



Figura 22 *Leersia hexandra*, hábito

Hierba anfibia y emergente, a veces trepadora, perenne, su aspecto vegetativo es muy variable con las condiciones de humedad y fertilidad, Hierba graminoide enraizada de tallo muy delgado, con entrenudos bien delimitados, estos con tricomas densos, hojas alternas, sésiles con vaina y lígula, lámina de la hoja lanceolada con una vena media muy evidente, margen áspera por la presencia de sílice, Inflorescencia en panícula conteniendo flores sin perianto, reducidas envueltas por brácteas, espiguitas híspidas. Frutos simples, secos, indehiscentes.

La mayor cobertura la tiene durante la época de aguas bajas, cuando se desarrolla vegetativamente incrementando ampliamente su biomasa. Cuando esto sucede esto los parches no permiten el crecimiento de otras especies, durante la fase de aguas en ascenso y altas se reducen en altura y en cobertura.

(B2biii) *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (1829)

Gramalote Chileno

Este gramalote se encontró únicamente en el lago Cochalargo, principalmente en época de aguas en ascenso se encontraban unos pocos tallos durante la época de aguas altas hasta bajas es muy reducida su cobertura durante esta última fase del ciclo.



Figura 23. *H. amplexicaulis* a) tallo emergente en estado infértil, nótese el color oscuro del tallo b) Asociación con pasto cortadera durante la fase de agua en ascenso.

Hierba graminoide erecta, enraizada o postrada, tallo con entrenudos bien definidos rosados a morados, hojas alternas con bases que abarcan el tallo, lámina lanceolada con base auriculada, con lígula. Inflorescencia espiciforme, muy densa, conteniendo flores sin perianto, muy reducidas, rodeadas por brácteas verde amarillentas, frutos simples, secos, indehiscentes. Es excelente para forraje porque contiene el 20% de proteína bruta (Guterres *et al.*, 2008).

H. amplexicaulis es un pasto corpulento con tallos huecos, glabros, esta especie se encontró asociada a *Phaseolus aff pilosus*, *Mikania congesta* durante la época de aguas altas y *L. hexandra* durante las épocas de aguas altas, todas estas especies son preferidas en la alimentación de *Trichechus inunguis*, por tanto este gramalotal permanente constituye un sitio de gran importancia para esta especie.

(B2biv) *Paspalum repens* P. J. Bergius. (1772) Gramalote liso

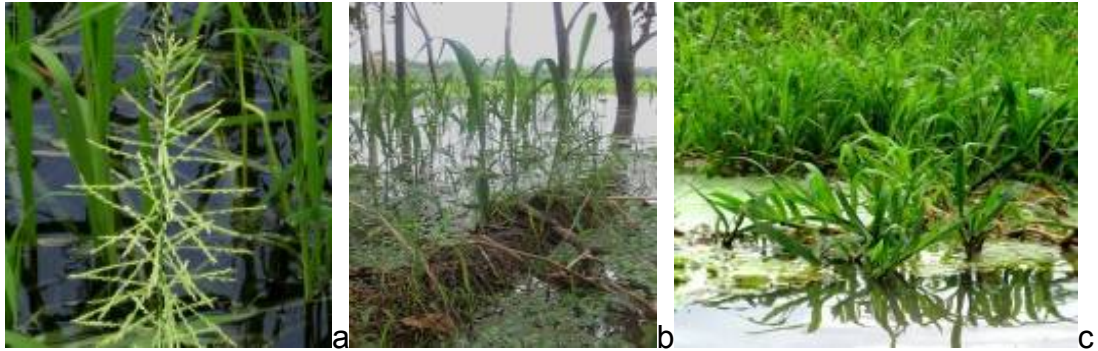


Figura 24. *Paspalum repens* a) Inflorescencia b) adaptaciones a la inundación c) Creciendo sobre *Victoria amazonica*.

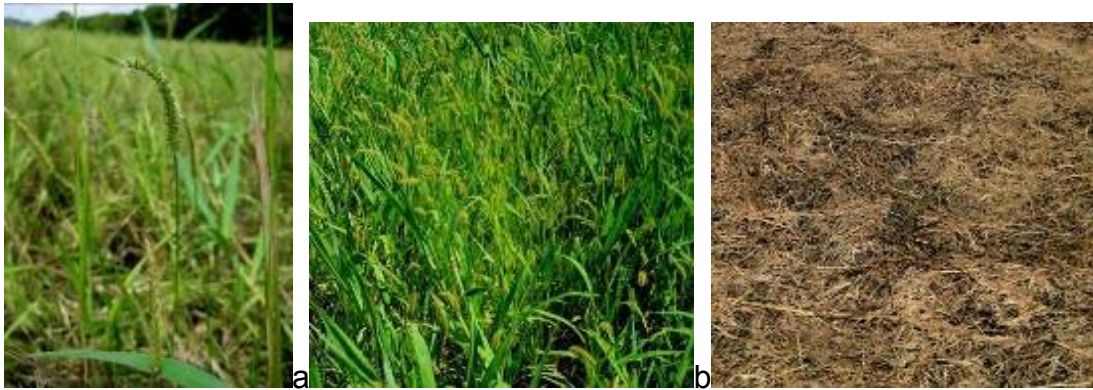
Este pasto es el más abundante en todo el sistema estudiado, crece rápidamente enraizado desde la orilla y los tallos poseen tejidos especializados para la flotación, esto le permite extenderse sobre el espejo y sobre troncos de árboles caídos.

Las raíces salen de nudos y son numerosas, estas retienen gran cantidad de sólidos del agua, que acumulan formando una especie de suelo. Durante el comienzo de la época de aguas en descenso, comienzan a incrementar su biomasa y replegarse hacia las orillas de los lagos. Mientras la estación de aguas bajas, ya no se encuentran sobre el espejo de agua, únicamente en los bordes protegidos por vegetación herbácea y arbórea aumentando su altura, esto puede influenciar en el aumento de su biomasa.

Esta especie encontró asociada principalmente a *P. stratiotes* y *P. rotundifolia*, estas tres especies aumentan rápidamente su cobertura al inicio de la inundación y durante aguas altas lo que causa la mayoría de obstrucción en los caños y a la salida de los lagos, de igualmanera sus tallos son fácilmente desprendibles por lo que estas obstrucciones suelen ser temporales.

(B2bv) *Panicum aquaticum* var. *choroticum* (Ness ex Trin.) R.C. Foster
(1966) Pasto Tortuga

Gramínea de hojas delgadas y espigas doradas, su desarrollo se da principalmente durante la época de aguas bajas, en las orillas de los lagos, en suelos sobresaturados de agua y secos. Durante la inundación segmentos de tallos se desprenden del fondo, y viajan a través del agua y se dispersan por todo el lago



c

Figura 25. Diferentes estadios de *Panicum choroticum* a) Inflorescencia b) hábito c) resistencia a la desecación

Se encontró asociada con *Paspalum repens*, únicamente en la cabecera del lago Tarapoto redondo, durante el desarrollo de la plántulas es fácil confundir las dos especies. *P. Choroticum* tiene el nombre común de pasto tortuga por ser alimento para el cupiso (*Podocnemis*

(B3) Subdivisión Herbida

Tallo completamente emergido, hojas de diferentes tamaños y formas con importancia vegetativa durante la mayor parte del periodo de crecimiento.

(B3a) Fisiotipo Polygonida

Hierbas de tamaño mediano a pequeño, hojas usualmente lanceoladas, elípticas o compuestas, plantas a menudo con heterofilia y muchas veces con hojas subacuáticas muy divididas.

(B3ai) *Polygonum spectabile* Mart. Ex Meisn (1855) Tabaco



Figura 26. *Polygonum spectabile* a) inflorescencia en espiga b) hábito, por lo general cuando se encuentra en grandes cantidades, rara vez se encuentra asociada con otra planta.

Hierba enraizada, fija y emergente, tallo glabro, succulento con entrenudos bien diferenciados, hojas alternas. Inflorescencia en panículas, flores trímeras, actinomorfas, blancas con cáliz y corola distintos, androceo con ocho estambres cortos, ovario súpero y sincárpico. Frutos simples, secos, indehisciente, con una semilla que queda suelta en la cavidad interna del fruto. Es una planta pionera, colonizadora del margen de sedimentación del río, muy inundado, forma colonias. Se propaga por semillas o vegetativamente por pedazos que salen de la base del tallo, que se enraízan. Se conoce como forrajera, medicinal y tóxica para los peces (Guterres, *et al* 2008).

Donde se desarrolla esta especie no crecen otras plantas, cuando aparecen entre asociaciones vegetales, se observan pocos individuos y de menor tamaño. Al parecer existe más de una especie de este genero, se diferencian por el tamaño y el color de las semillas que suele ser más claro, son conocidas como tabaquillo.

(B3b) Fisiotipo Ipomeida

Plantas emergidas trepadoras o parásitas.

(B3bi) *Phaseolus pilosus* Kunth (1824) Frijolillo liso



Figura 27 *P. pilosus* a) hoja terminal trifoliada b) hábito

Tallo peludo, hojas compuestas por tres folíolos, provistas de pelos y estipulas; folíolos obovados, Inflorescencia racimosa, flor pentámera zigomorfa, cáliz y corola distintos, androceo compuesto por 10 estambres

siendo uno libre y los otros nueve incompletamente fusionados. Fruto tipo legumbre, semillas reniformes (Guterres et al., 2008).

Esta planta forma grandes tapetes, donde predominan en un 80% permitiendo, acumular necromasa sumergida, lo que crea un sustrato apto para el desarrollo de varias especies de hierbas no necesariamente acuáticas. Estas acumulaciones de necromasa sirven como microhábitat para el desarrollo de peces y diversos insectos acuáticos. Además, retiene gran cantidad de elementos presentes en el agua, haciendo difícil la entrada a los sitios donde este se desarrolla.

P. pilosus constituye un importante alimento para *Trichechus inunguis*, cuando ingieren sus tallos se presenta una mortalidad de parte de la pradera.

(B3bii) *Mikania congesta* DC. (1836) Frijolillo peludo, porotillo

Hierba enredadera asociada a *P. pilosus* es una especie rara de la familia Asteraceae, que se encuentra en el lago Cochalargo únicamente durante la época de agua alta. Su tallo emergió es trepador, elgado y glabro muy parecido a *P. pilosus*, por lo que separarlas es muy difícil.



Figura 28 *Mikania congesta*, detalle de material de Herbario para identificación que reposa en el Instituto de Ciencias Naturales.

Las hojas son grandes a pequeñas siempre verdes obovadas con ápice obtuso, los tallos sumergidos son gruesos y huecos lo que le ayuda en la flotación, de los nudos se desprenden largas raíces que acumulan grandes cantidades de sólidos disueltos en el agua.

Las flores son blancas pequeñas y se unen en inflorescencias en forma de umbelas, sus semillas son pequeñas y se dispersan con el viento y el agua.

(B3biii) *Ipomea dumetorum* Willd. Ex Roem & Shult Camotillo



Figura 29. *I. dumetorum* a) Hábito de crecimiento típico enredadera b) flotando sobre el espejo de agua del lago Cochalargo otras veces aparece aprovechando la altura de los gramalotes para subir.

Esta planta de la familia Convolvaceae es erecta, con estolones submersos, tallo glabro con los entrenudos bien delimitados, con raíces saliendo de los entrenudos sumergidos, hojas alternas largamente pecioladas, lámina foliar sagitada con base cordada. Inflorescencia terminal, flor pentámera en forma de copa, vistosa rosada a púrpura en la base interna; cáliz y corola distintos; cáliz gamosépalo reducido, corola gamopétala, tubulosa; androceo de cinco estambres epipétalos; ovario súpero. Fruto tipo cápsula dehiscente.

Muchas especies del género *Ipomeida* son consideradas hierbas dañinas o invasoras. Varias especies presentan látex o compuestos tóxicos; *Ipomea aquatica* es cultivada en algunos países asiáticos, (China – Malasia) como verdura (Guterres, *et al* 2008) en Colombia esta planta es conocida como berros.

(B3biv) *Ipomea aff fistulosa* Mart Ex Choisy. Camotillo grande



Figura 30. *Ipomea squamosa* a) individuo fértil con corola lila a blanca b) hábito

Liana anfibia con tallo glabro, entrenudos bien delimitados, hojas alternas largamente pecioladas, obovada con base curvada de varios colores, inflorescencia cimosa con pocas flores, flor pentámera, actinomorfa, campanuladas, vistosas de color rosa clara o purpura con una región interna más oscura, con cáliz y corola distintos, cáliz disépala, corola gamopétala, tubulosa, androceo con cinco estambres epipétalos; ovario súpero, fruto tipo cápsula dehiscente. Esta planta se encontró en el lago Cochalargo creciendo

entre la pradera flotante dominada por *P. Pilosus* únicamente en la época de aguas bajas.

(B3c) Fisiotipo Decodontida

Hierbas con tallos flotantes, frecuentemente forman extensos tapetes, los vástagos con hojas elípticas o lanceoladas, puede haber formación de tejido esponjoso o neumatóforos.

(B3c) *Ludwigia helmintorrhiza* (Mart.) H. Hara (1953) Verdulago

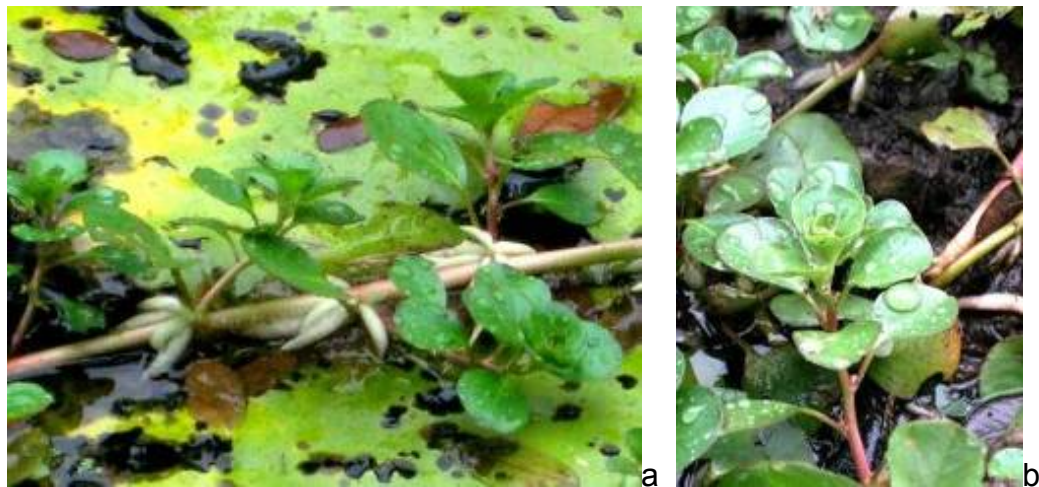


Figura 31. *L. helmintorrhiza* a) detalle del tallo con nudos donde se presentan bolsas de tejido aerénquimático (neumatóforos) que le permiten la flotación b) inserción de las hojas en el tallo, hacia el ápice la hoja crece en forma arrocetada.

Hierba emergente que pertenece a la familia Onagraceae, tallo glabro, verde herbáceo que se extiende horizontalmente sobre el agua, con tejido

aerénquimático, hojas alternas obovadas succulentas y sutilmente descoloridas, flor pentámera con cáliz y corola distintos, disépalos y dipétalos respectivamente, pétalos blanco; ovario ínfero y sincárpico, fruto tipo capsula dehiscente (Velasquez, 1994).

Sobrevive en suelos húmedos pero desaparece en época de aguas bajas, solo se presenta en épocas de aguas altas en lagos inundados más influenciados por el Amazonas.

(B3d) Fisiotipo Aeschynomenida

Hierbas con tallos flotantes, los vástagos con hojas compuestas, algunas veces sensitivas tallo con aerénquima.

(B3di) *Aff Tarindus sp1* Lineo. (1753) Frijolillo terrestre



Figura 32. *Aff Tamarindus* a) Floración b) fructificación en la el periodo de aguas bajas c) hábito creciendo a la orilla del lago Tarapoto Largo.

Hierba de la familia Caesalpinaceae, crece en las orillas de los lagos sobretodo en tierra firme, aunque a veces las plántulas se pueden encontrar entre las praderas flotantes, frutos en vaina leguminosos, con flores amarillas pequeñas, se desarrolla en grandes cantidades durante la época de aguas bajas, sobre todo en tierra firme, resiste muy bien a la sequia y desaparece durante la inundación.

(B3dii) *Maclobium acaciafolium* (Beth.) Beth. Araparí



Figura 33 Hábito de crecimiento de *M acaciafolium*

Puede tener hasta 30 m de altura, tallos hasta de 100 cm de diámetro. Hojas compuestas paripinadas, provistas de tricomas y estipulas. Flor pentámera zigomorfa, erecta, cáliz y corola distintos, androceo con tres estambres, uno de estos más grande que los otros, ovario supero, unilocular. Fruto tipo legumbre desnudo, semillas reniformes. Esta especie es considerada medicinal (Guterres, *et al* 2008).

Aunque son árboles de gran tamaño, las semillas se desarrollan sobre los gramalotales, donde aparecen frecuentemente plántulas; estas pueden encontrarse tanto en praderas flotantes como, enraizadas en épocas de aguas bajas donde se desarrollan en gran cantidad. Algunas de estas plántulas se desprenden del fondo y continúan con su desarrollo con ayuda de los gramalotales, pero muchas de ellas mueren tras la inundación.

(B3diii) *Neptunia oleraceae* Lour. (1790)

Subarbusto anfibio con rizoma sumergido, entrenudos con raíces adventicias, hojas compuestas paripinadas provistas de estipulas, inflorescencia con pedúnculo largo, erecta en glomérulos. Flor pentámera actinomorfa, con cáliz y corola distintos, estambres numerosos y soldados apenas en la base, ovario súpero, unilocular e unilocular. Fruto tipo legumbre dehiscente (Guterres *et al.*, 2008).



Figura 34 *Neptunia oleracea* a) detalle de las hojas compuestas b) hábito c) flor con corola amarilla.

Vive en el borde de los lagos, vive en suelos sobresaturados de agua y extendiéndose sobre el espejo de agua. También se propaga por pedazos enraizados, aparece únicamente durante las fases de aguas en descenso y aguas baja, se puede encontrar en el lago Yolvino.

(B3e) Fisiotipo Sagittarida

Hierbas foliosas, se extiende por encima del agua de manera que las hojas más bien que el vástago, quedan por encima del agua, hojas emergentes cordatas, sagitadas o lanceoladas.

(B3ei) *Sagittaria sprucei* Micheli (1881) Aninga



Figura 35. *Sagittaria sprucei* a) Hábito b) formación de islas con muchos tallos que generalmente son empujadas por el viento obstruyendo las entradas de los caños c) detalle de la hoja emergente peciolada con el tallo flotante.

Planta con tallo erecto sumergido y reducido, latescente. Hojas emergentes, largamente pecioladas, brillantes, lámina larga y sagitada, con venación paralela prominente y venación secundaria conspicua. Inflorescencia larga, flores dispuestas en los verticilos a lo largo de unos pedúnculos florales, flores unisexuales actinomorfas, pequeñas trímeras, con cáliz y corola distintos. Cáliz verde, dialisépalo, corola blanca dialipétala, estambres reducidos y ovario apocárpico. Fruto tipo arquenio (Guterres *et al.*, 2008). Se resalta su valor como comida del manatí, ya que las plantas lactíferas son generalmente tóxicas

(B3eii) *Limnocharis flava* (L.) Buchenau (1868)



Figura 36 *Limnocharis flava* a) Detalle de la flor b) hojas elípticas emergentes con venación principal más clara.

Planta latescente, tallo reducido con numerosas raíces adventicias, hojas dispuestas en rosetas, largamente pecioladas. Sus peciolos son acanalados en dos lados, vena media muy marcada. Inflorescencia umbeliforme, erecta y emergente por un pedúnculo floral acanalado en dos lados. Flores trímeras amarillas, cáliz y corola distintos, dialisépalo y dialipétala respectivamente, androceo con numerosos estambres, gineceo apocárpico. Fruto tipo cápsula (Guterres *et al.*, 2008).

La propagación se realiza por semillas además de vegetativamente por división del rizoma. El último de la inflorescencia es vegetativo. Después de la floración se origina una nueva planta, que tiene una fase joven sumergida.

El fruto se madura en el agua, la semilla se forma una goma que es transportada por el agua y los animales. Aumenta en ambientes perturbados o eutrofizados. Siendo una planta latescente es curiosa que sea consumida por el manatí (Guterres *et al.*, 2008).

(B3f) Fisiotipo Nelumbida

Hierbas foliosas con peciolo que se extiende por encima del agua y hojas emergentes circulares y peltadas.

(B3fi) *Hydrocotyle ranunculoides* L. f. (1781(1782)) Sombrilla

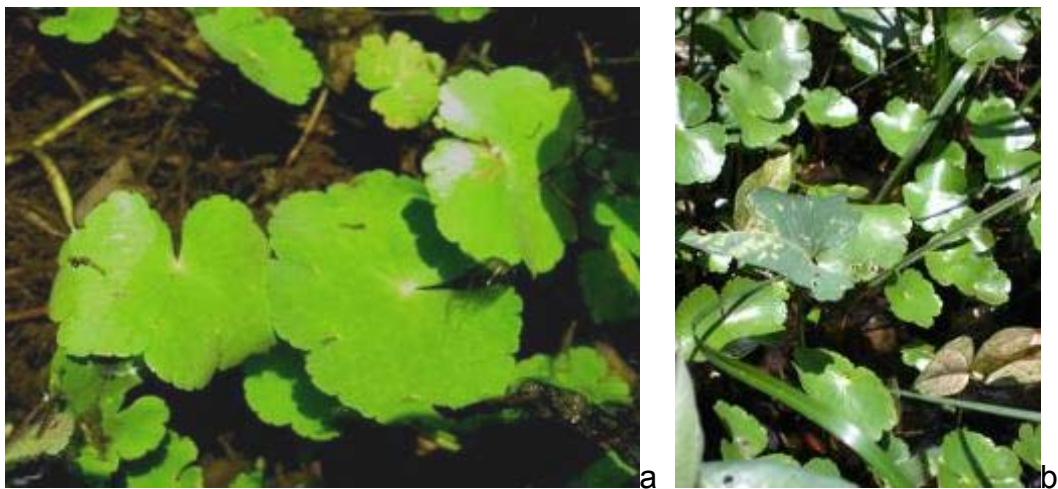


Figura 37. *H. ranunculoides* a) Detalle de la hoja b) Hábito

Planta de la familia Apiaceae estalonífera con hojas flotantes, tallo sumergido, con los entrenudos bien delimitados; raíces adventicias surgen

de los entrenudos, hojas alternas largamente pecioladas, peltadas con peciolo rosado, lámina foliar cordiforme con 3 a 7 lóbulos, 2 a 6 cm de diámetro, inflorescencia en umbela, flor diminuta con 5 pétalos libres, androceo con cinco estambres libres opuestos a los pétalos, gineceo 2 gamocarpelar, fruto esquizocarpico. Se desarrolla en lugares abiertos. Es polinizada por variedad de insectos (moscas, abejas especializadas y mariposas), pudiendo ocurrir autopolinización.

(B4) Subdivisión Ephydata

Plantas con hojas flotantes que se hallan parcialmente en contacto con la atmósfera. Usualmente no sumergidas, pueden usar el CO₂ del aire.

(B4a) Fisiotipo Nymphaeida

Hojas flotantes cordadas, circulares u oblongo-lanceoladas (Nymphoida); si se presenta heterofilia las hojas subacuáticas no son capilares.

(B4ai) *Victoria amazonica* (Poepp.) J.C. Sowerby (1836)

Victoria amazónica, Victoria regia

Hojas orbiculares, de 1 a 2 m de diámetro, pubescente espinosas; borde levantado (revoluto) de 6 a 12 cm de alto; superficie superior verde, la inferior rojo-purpúreo, espinosa; nervios prominentes.

Flores de 30 a 35cm de diámetro, cremoso purpúreo, sépalos espinosos, rojo-purpúreo por la cara externa; pétalos numerosos; estaminoideos de 14 a 35; estambre fértiles 100-327; ovario estrecho, amarillo purpureo paracarpelos de 27 a 63; apéndices carpelares de 24 a 46, semillas numerosas (90 a 280), elíptico globoso, de 7 a 8 mm de diámetro (Velasquez 1994).

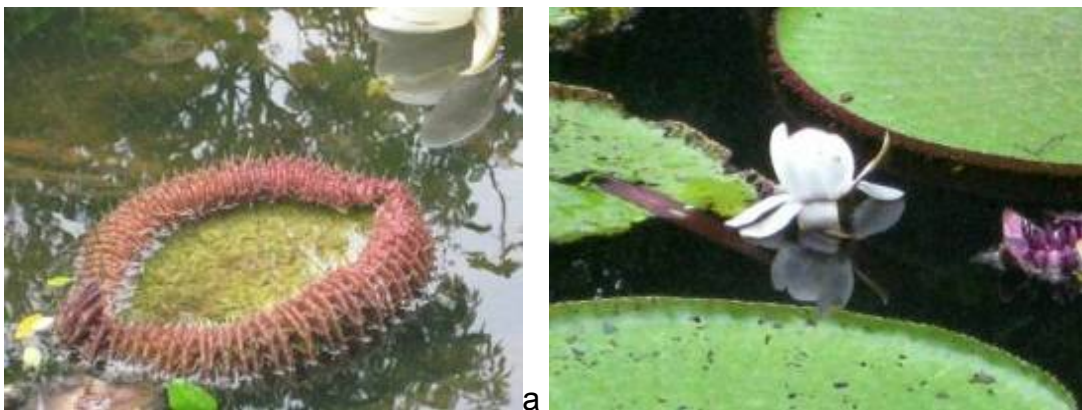


Figura 38. Diferentes fases de *V. amazonica* a) hoja juvenil desarrollándose b) floración, las flores cambian de color blanco a morado oscuro cuando están completamente abiertas.

La variación en el número de las partes florales está relacionada con el nivel del agua. Las flores son protóginas, polinizadas especialmente por especies de abejas del género *Cyclocephala*. La apertura de las flores ocurre entre las

5:30 las 6:30 de la tarde, estando regulada por la intensidad de luz y la emisión de fragancia con un aumento de la temperatura. Las flores atraen insectos por su fragancia y color blanco.

El primer día de la abertura de la flor atrapa los insectos y los retiene encerrados por 24 horas, alimentándose por los apéndices paracarpelares; después de fecundadas se sumergen hasta el fondo y gradualmente comienza la descomposición del fruto liberando las semillas, las cuales flotan y se dispersan por el agua (hidrocoria; Velasquez, 1994).

(B5) Subdivisión Haptophyta

Plantas aplicadas a un substrato, de organización relativamente simplificada, con rizoides o raíces modificadas para adherirse al substrato y muchas veces con un marcado ritmo anual.

(B5a) Fisiotipo Hydrophyta adnata

Hierbas que se encuentran adheridas a vivir a un substrato en aguas tranquilas con muy poca corriente.

(B5ai) *Paspalum orbiculatum* Poir. (1804) Grama de vaca marina

Gramínea adherida al sustrato, aparece durante las fases de aguas en descenso y aguas bajas extendiéndose ampliamente. Sobrevive en suelos sobresaturados de agua y secos en las orillas de los lagos, desaparece durante las fases de agua en ascenso y agua altas.



Figura 39. *P. orbiculatum*. a) Hábito b) formación de tapetes adheridos, suelo presente principalmente en aguas en descenso y bajas en lagos como Sapo y Yolvino.

Es una de las pocas plantas que aparece adherida al sustrato y sobrevive bajo las aguas someras.

ANÁLISIS DE CAMBIOS EN LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y QUÍMICAS DEL AGUA

La característica que mejor discrimina a los diferentes cuerpos de agua es el oxígeno disuelto, según el gráfico de coordenadas polares, que sirve para identificar como se agrupan los cuerpos de agua teniendo en cuenta sus propiedades físicas y químicas (figura 40).

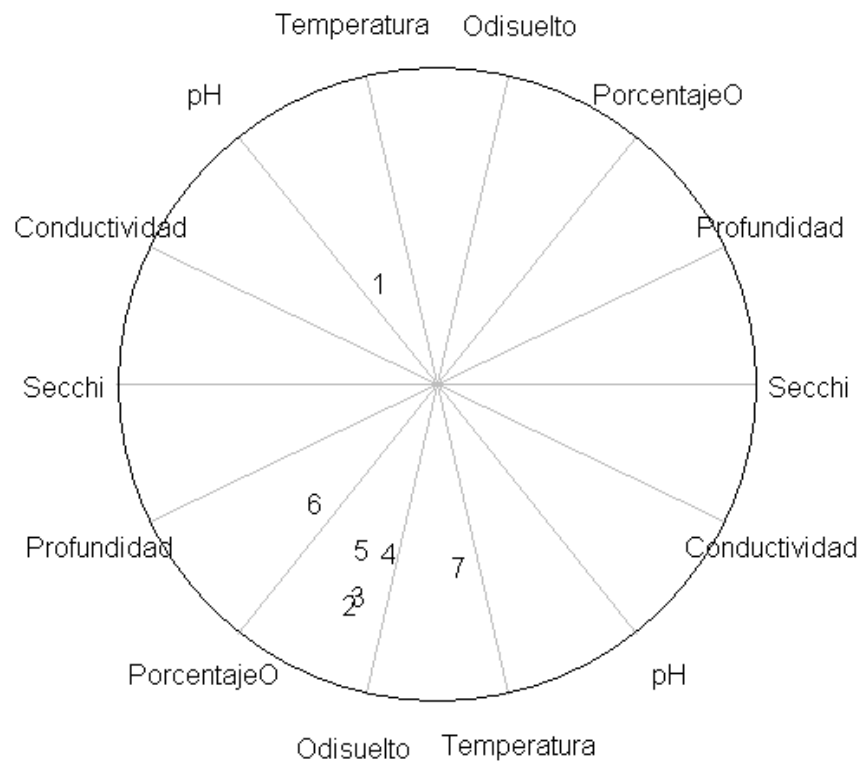


Figura 40. Coordenadas polares donde se agrupan los lagos de acuerdo a las características físicas y químicas que se presentan en el 1) Amazonas 2) Cochalargo 3) Airúwe 4) Tarapoto redondo 5) Chimbillo 6) Yolvino 7) Loretoyacu.

La gran divergencia entre las características que presenta el agua del río Amazonas con los demás cuerpos de agua, induce que la mayor influencia en los lagos es proveniente de las aguas negras del río Loretoyacu y de otras quebradas provenientes de lagos tipo 5, de esta representación se deduce que existe cierta homogeneidad en las características físicas y químicas de los lagos estudiados.

Tabla 1. Datos físicos y químicos de los cuerpos de agua estudiados

Localidad	Mes	Prom T°C	Ph	Prof (m)	Sechi (cm)	Oxígeno disuelto	% de oxígeno	Conductividad
Amazonas	junio	27,40			10,00	0,78	10,20	152,05
	julio	26,93	5,85	23,00	10,00	1,47	18,50	142,87
	septiembre	28,50	6,17		10,00			179,90
	febrero	27,20	6,94	27,67	13,00	3,29	42,60	155,97
Cochalargo	marzo	25,93		4,10		0,54	4,70	73,40
	abril	24,93	5,61	3,50	82,75	0,17	2,05	88,55
	junio	24,93	5,60	1,81	77,76	0,15	1,90	99,87
	julio	26,90	5,83	1,15	58,33	0,42	5,53	122,00
	septiembre	28,40	6,30	0,57	55,00		1,17	214,40
Airüwe	febrero	26,10	6,27	5,70	115,00	0,27	3,20	43,60
	marzo	26,60	5,22	4,10	83,00	0,30	3,12	77,82
	abril	25,84	5,59	6,80	89,33	0,18	2,25	105,35
	junio	25,73	5,80	3,10	89,00	0,27	3,45	116,90
	julio	28,95	5,91	1,20	111,67	0,66	8,60	102,37
Tarapoto redondo	septiembre	26,60	5,76	0,50	0,50	0,66	2,90	175,33
	febrero	25,53	5,93	6,60	75,00	0,28	2,93	48,80
	marzo	27,12	5,23	6,15	100,67	0,60	6,20	63,60
	abril	25,70	5,40		118,33	0,13	1,65	87,40
	junio	27,75	5,70		87,67	0,69	9,30	104,35
Chimbillo	julio	27,60	5,42	1,60	108,33	0,46	5,43	101,20
	septiembre	25,47	5,98	110,00	0,85		1,90	186,50
	febrero	28,90	6,73	4,00	80,00	1,69	21,30	35,50
	marzo	25,72	5,66	6,60	89,83	0,42	4,08	72,79
	abril	26,50	5,80	7,10	89,83	0,17	2,00	111,10
Yolvino	junio	25,97	5,24	4,30	74,25	0,16	2,40	106,60
	julio	28,90	6,17		100,00	0,87	11,30	97,20
	septiembre	27,57	6,23	1,60	1,60		0,50	158,83
	febrero	27,40	6,43	4,80	83,33	1,15	17,10	38,90
	marzo	26,35	6,13	4,20	79,67	0,83	8,38	103,00
Loretoyacu	abril	26,70	5,94		95,00	0,83	10,09	156,50
	junio	26,15	7,27	2,10		0,60	7,60	107,40
	julio	29,95	5,34	1,00	56,33	1,19	15,30	44,50
	septiembre	30,27	5,74	0,60	3,00		1,53	53,13
	febrero	26,60	6,43	3,60	41,00	0,74	10,43	70,37
Loretoyacu	junio	24,66	4,70	7,4	67,33	0,79	9,80	61,33
	julio	26,64	5,11			0,80	10,00	23,00
	septiembre	28,90	6,25		41,33			25,80
	febrero	25,43	6,21	8,56	82,67	1,55	19,23	12,57

En un análisis discriminante se aceptaron el 100 % de los datos; 38 muestras de datos físicos y químicos (tabla 1) con el factor de agrupación (cuerpos de agua) y las variables independientes, temperatura, pH y transparencia Secchi.

Las funciones discriminantes son unas expresiones matemáticas que nos permiten la separación de los grupos. Para este caso tenemos 6 funciones, 7 grupos menos uno, de los cuales la primera explica el 96,9% de la varianza, la segunda el 2,2%, la tercera y cuarta el 0,6 y 0,2%, quinta y sexta el 0,1 %. En este caso las dos primeras funciones discriminantes explican el 99% de la varianza, para la interpretación gráfica en dos dimensiones y la interpretación sencilla de los datos podríamos quedarnos con las dos primeras funciones.

La correlación canónica nos indica el poder de discriminación de las variables, un valor alto muestra que las variables son capaces de discriminar entre grupos, en nuestro caso son mayores para las dos primeras funciones discriminantes.

Lambda de Wilks es un estadístico que identifica las mejores funciones discriminantes. Va de 0 a 1, a menor valor del estadístico (siempre que la significación este próxima a 0), mayor capacidad de discriminación. Se puede observar que la función 1 es la que mejor discrimina y es significativa ($p < 0,001$).

La matriz estructural nos presenta la correlación de las funciones discriminantes con las variables originales. Podemos de esta forma interpretar el significado de las funciones discriminantes, relacionadas con las variables que tienen mayor correlación.

En la función uno las variables que tienen mayor correlación son profundidad (0,511), seguida de porcentaje de oxígeno (0,176) y oxígeno disuelto (0,169). Para la función dos, la mayor correlación absoluta es conductividad (0,674). Estas variables son las más importantes en la discriminación de grupos.

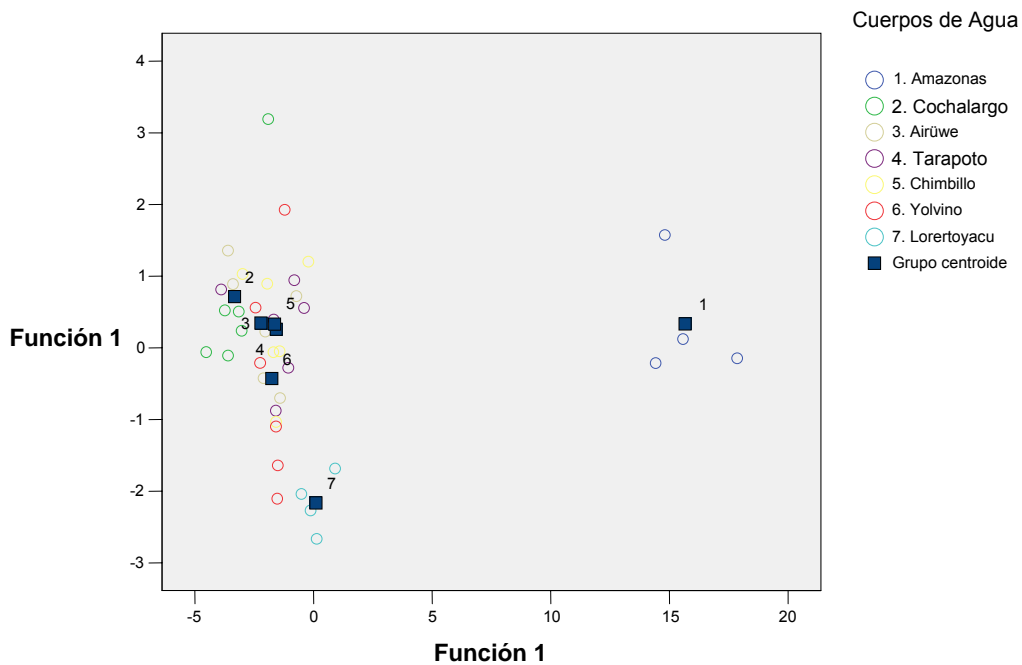


Figura 41. Función canónica discriminante de los lagos del sector de Puerto Nariño según las características fisicoquímicas del agua más discriminantes.

En la figura 41 se observa que el río Amazonas está separado del resto de grupos centroides que representan a los lagos estudiados. Del mismo modo el río Loretoyacu, se aleja del grupo principal. Los grupos centroides de los lagos analizados, representados del 2 al 6 se encuentran agrupados; lo que induce que no existen diferencias significativas entre las características físicas y químicas de los lagos estudiados, pero sí entre los cuerpos lóticos y lénticos.

El programa clasifica correctamente el 94,7 % de los casos respecto a la clasificación original, todos los cuerpos de agua del 1 al 5 y 7 se clasifican correctamente. En el caso del lago Yolvino (6) se clasifican correctamente el 66,7 % (4 casos).

Un análisis discriminante omitiendo los datos físicos y químicos de los dos ríos muestra que las diferencias entre las características del agua de los lagos no son significativas agrupando correctamente solo el 50% de los datos.

ANÁLISIS DE COMPOSICIÓN VS CARACTERÍSTICAS LIMNOLÓGICAS

Se quiere saber si las características limnológicas afectan significativamente la composición de los gramalotales de los lagos. Como resultado del análisis descriptivo, se obtuvo la composición total de especies encontradas en 125 m² muestreados, durante 4 épocas del periodo hidrológico, comprendido entre diciembre de 2007 a febrero de 2009.

Las especies encontradas se relacionaron con las características limnológicas por medio de una relación canónica, que permite observar si un grupo de variables independientes como las características físicas y químicas del agua afectan a la variable que se considera dependiente, para este caso la cobertura de las especies.

En el programa STATISTICA se insertó la matriz de datos de variables independientes (estación, temperatura, pH, profundidad, distancia Secchi, oxígeno disuelto, porcentaje de oxígeno y conductividad), y las especies del biotipo Acropleustófitas; ya que el canónico limita la cantidad de variables dependientes. De este análisis se obtuvieron los resultados que se presentan a continuación.

El canónico muestra un r , que es aproximadamente 0,97, es significativo teniendo en cuenta el test χ^2 . Este valor se corresponde con el r global del análisis sin eliminar ninguna de las correlaciones canónicas calculadas, o pares de variables canónicas (que el programa llama Roots).

Las características fisicoquímicas predicen la cobertura de las plantas del biotipo Acropleustófitas con las variables utilizadas, a continuación se describirá que ocurre con cada variable y con cada una de las correlaciones canónicas.

El test de chi-cuadrado, muestra los r canónicos incluyendo todas las canónicas calculadas (Roots removed 0) y después, eliminando sucesivamente la de más valor (primero la 1 y después la 2). Vemos que el valor de r baja y de hecho, con eliminar la primera variable canónica

calculada r deja de ser significativo (test de χ^2). Por lo tanto, la correlación solo es significativa en la primera variable canónica calculada.

Las correlaciones simples entre cada par de variables, primero en el grupo de las x (left set), luego en el de la y (right set) y después entre las variables de ambos grupos, muestran correlaciones entre variables *S. minima* y *C. pteridoides* (0,676), conductividad y estación (0,664), oxígeno disuelto y temperatura (0,56), la transparencia Secchi y la profundidad (0,753), el oxígeno disuelto y el porcentaje de oxígeno (0,65).

En las correlaciones entre grupos cruzados, aunque son bajas, se observan las mayores para *A. caroliniana* con la profundidad (0,44), y la distancia Secchi (0,42); *C. pteridoides* no presenta correlaciones fuertes con las variables estudiadas; *Limnobium* con la estación (0,34), el pH (0,34) y el oxígeno disuelto (0,36); *P. stratiotes* con la distancia Secchi (0,55), la profundidad (0,44) y el porcentaje de oxígeno disuelto; *S. minima* con el porcentaje de oxígeno (0,38); *P. flutains* con la temperatura (0,36); *P. rotundifolia* con la profundidad (0,38) y la distancia Secchi (0,32). De todas formas, todas estas correlaciones son débiles y por si solas no se explicarían por completo.

Los coeficientes de cada variable en el canónico se refieren a las variables normalizadas, para poder compararlas. Cuanto mayor sea el valor absoluto

del coeficiente, mayor es la contribución de esa variable a la variable canónica. Aquí interesa especialmente la primera correlación canónica (Root 1), porque como ya vimos es la única significativa.

Se observa que las variables de más peso son: estación (2,58), profundidad (1,83), pH (0,93), el porcentaje de oxígeno (0,69), la temperatura (0,59) y la conductividad (0,26). Para el siguiente grupo de variables se observa que las de mayor peso son *P. flutains* (0,66), *S. minima* (0,50), *L. laveagiatum* (0,39) y *P. rotundifolia* (0,22).

Las correlaciones entre las variables dos a dos eran precisamente, las que tenían entre sí las correlaciones más fuertes de todas. Por lo tanto, podemos concluir que la correlación entre las condiciones físicas y químicas del agua y la composición, se debe principalmente a la estación, la profundidad, el pH, el porcentaje de oxígeno, la temperatura y la conductividad frente a las especies *P. flutains*, *S. minima*, *L. laveagiatum* y *P. rotundifolia*. Pero aún así es necesario el conjunto de las variables medidas, ya que las correlaciones dos a dos son muy débiles.

Para el segundo grupo de especies que pertenecen al biotipo Rizophyta, aunque el canónico muestra un r , que es aproximadamente 0,96 y un χ^2 (60) =70,677 no es significativo ($p=0,16$) por lo tanto no existen correlaciones

significativas entre las características limnológicas y este grupo de plantas, varios géneros de gramíneas pertenecientes al biotipo Rizopleustóphytos.

Para las especies de los fisiotipos Ipomeida, Decodontida y Ludwigida vemos que aparece un solo r canónico que es aproximadamente 0,97 y es significativo teniendo en cuenta la prueba de χ^2 $p=0,008$, es decir las características fisicoquímicas del agua si predice la cobertura de las plantas con las variables utilizadas, ahora se detalla que ocurre con cada variable.

Las mayores correlaciones las presenta *P. manguba* y temperatura (0,653) *L. helmintorriza* y pH (0,340), *M. congesta* con la distancia Secchi (0,213) *I. fisulata* con la estación (0,359) y el pH (0,283), y *Tamarindus* sp1 con la conductividad (0,452) y el pH (0,42). Para las asociaciones entre especies las mayores correlaciones fueron *P. pilosus* y *M. congesta* (0,819), *Tamarindus* sp1 y *P. pilosus* (0,695) *Tamarindus* sp1 y *M. congesta* (0,322). Las variables que mejor explican las correlaciones son *M. congesta* (0,456) *Tamarindus* (0,799), Secchi (0,544), pH (0,1).

El siguiente grupo de especies pertenece a los fisiotipos Aeschynomenida y Sagittariida, las especies son *M. pigra*, *M. acaciafolium*, *N. olereacea* y *S. spucei*, aunque el valor de chi cuadrado es muy alto ($R = 9,2538$, χ^2 (40) 55,284 $p=0,05471$) la correlación no es significativa, las variables estudiadas no explican la cobertura de estas especies.

El grupo de especies *S. sprucei*, *L. flava*, *H. ranunculoides*, *V. amazonica* y *P. orbiculatum*, pertenecientes al biotipo Rizopleustóphytos en las subdivisiones Sagittarida, Nelumbida, Nymphaeida e hidrophyta adnata, aunque obtuvieron un r alto (R: 0.9522, p=0,05125) no es significativa para la relación entre las variables físicas y químicas estudiadas y la cobertura de estas especies.

De todas formas se puede observar algún tipo de correlación entre las variables *S. sprucei* con la estación (0,328) y el pH (0,26), *L. flava* con la temperatura (0,708) y la estación (0,385), *V. amazónica* con la temperatura (0,644) y la estación (0,307) al igual que *P. orbiculatum* quien obtuvo los mismos valores para las dos variables. Las mayores relaciones entre especies se encontraron en *H. ranunculoides* y *S. sprucei* (0,625) *L. flava* con *V. amazónica* y *P. orbiculatum* (0,960), pero estas relaciones son débiles y no significativas pero pueden concluir en las relaciones expuestas.

LOS PERIODOS HIDROLÓGICOS DEL RÍO AMAZONAS DE DICIEMBRE 2007 A FEBRERO 2009

AGUA EN ASCENSO (DICIEMBRE 2007 A MARZO 2008)

La primera característica identificable del período de agua en ascenso es el aumento paulatino del nivel del agua en los ríos y lagos, aunque este aumento puede parar o disminuir durante algunos días, el nivel del agua aumenta aproximadamente 10 m en el cauce principal del río y de 4 m en los planos inundables durante 4 meses. La entrada de agua se puede observar en los cambios de coloración y la disminución de la visibilidad en esta.

Al principio de la inundación los gramalotes comienzan un crecimiento rápido en las riberas de los lagos que se extienden en varias zonas principalmente en la boca de los caños; donde se conservaron pastos enraizados y las zonas terrestres que comienzan a inundarse. También se desarrollan por lo viejos pastos que quedaron colgados durante la época seca en las copas de los árboles, cuando el nivel del agua alcanza a los pastos, generan nuevas raíces y cuando estas se desarrollan, los tallos se extienden sobre el agua produciendo algunos emergentes donde salen hojas verdes.

Durante el premuestreo en diciembre de 2007 se identificaron los sitios dentro del sistema de lagos. Se mapeó y se señaló en donde se encontraban los gramalotes enraizados, que aunque son muy dinámicos se pueden encontrar durante todo el año en los mismos sitios.

Entre el período de diciembre 2007 a marzo de 2008, los gramalotales crecieron sobre los bordes menos profundos de los lagos. Asimismo, se observó el aumento de algunas plantas libre flotantes principalmente: *P. stratiotes*, *P. rotundifolia* y *E. crassipes* que se desarrollan principalmente en el caño Chepetén (figura 42).

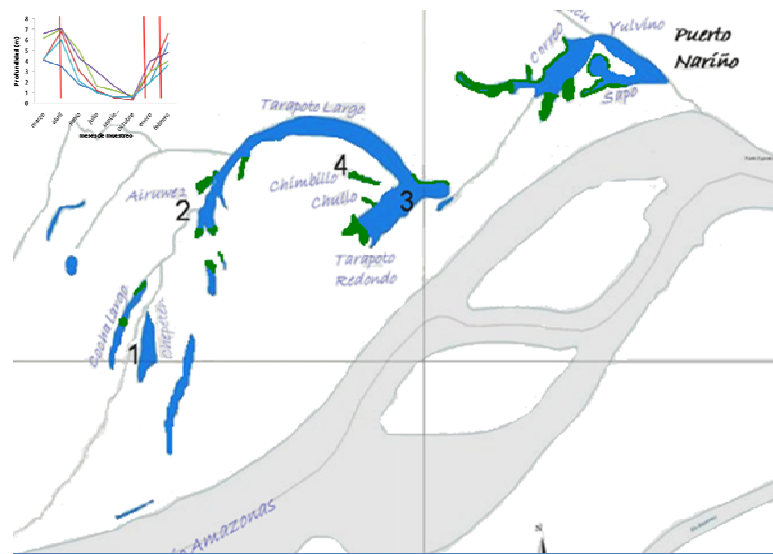


Figura 42. Mapa de humedal fluvial en marzo donde se muestra el crecimiento de los gramalotales y el desarrollo de plantas libre flotantes. Modificado de Duque *et al* (2008).

AGUAS ALTAS DE ABRIL A MAYO 2008

El máximo nivel del agua durante el 2008 se alcanzó en el mes de abril y mayo. Dicho período es difícil de delimitar, puesto que el nivel del agua es fluctuante, haciendo difícil reconocer cuando empieza; pero en general se reconoce por que el río se desborda de su cauce y fluctúa en unos pocos metros.

Para este período, los gramalotales han crecido sobre la mayoría de las riberas de los lagos y además se traslapan con el bosque inundado en unos cuantos metros. Las cabeceras de los lagos están cubiertas de vegetación acuática en su totalidad. El inicio de aguas altas puede incluir un ascenso rápido del nivel del agua, esto implica el desprendimiento de parches de vegetación, porque las estructuras de flotación de los tallos generan fuerzas que impiden mantenerlos enraizados o simplemente rompen los tallos por la presión.

Estos parches desprendidos salen a flote y se mueven por acción del viento y la corriente sobre la zona limnética del lago (figura 43). Por lo tanto, grandes parches de vegetación intentan salir por los caños; sobre todo durante este periodo, impidiendo el acceso a los mismos e imposibilitando actividades de pesca y turismo para embarcaciones medianas y grandes que no pueden ingresar por el bosque inundado.

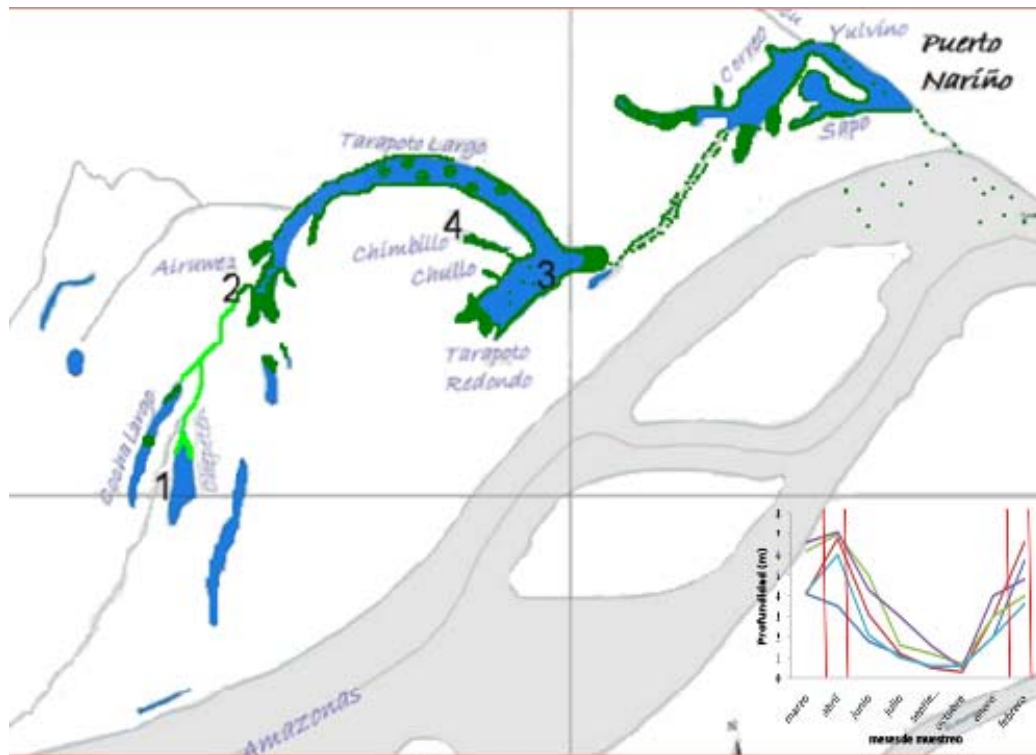


Figura 43. Mapa del humedal fluvial de Puerto Nariño durante abril de 2009, mostrando el crecimiento de gramalotales y el desprendimiento de los mismos, en verde claro crecimiento de plantas libre flotantes.

Las plantas libre flotantes del caño Chepetén representadas con color verde claro (figura 43), salen por acción de la corriente, por ello durante algunos días se observó organismos de gran tamaño de *P. stratiotes* y *P. rotundifolia* en la zona limnética de la cabecera de Tarapoto Largo. Puede que el mismo proceso se halla dado en otros lagos directamente influenciados por el río Amazonas, como los conectados por el caño Igarapeguazu.

Las garzas blancas aprovechan los parches de vegetación desprendidos que están en la zona limnética sobre los lagos Tarapoto, probablemente se

alimentan de los organismos que se encuentran asociados a estos pastos. También se observaron durante esta época, aves migratorias, gaviotas y loros (*Ara spp*). La vegetación arbustiva de los bordes de los lagos están completamente sumergida y la mayoría han perdido sus hojas, la inundación alcanza la copa de los ranacos (*Ficus spp*).

AGUAS EN DESCENSO DE MAYO A JUNIO 2008

El nivel del agua comenzó su descenso aproximadamente a mediados de mayo. Para mediados de junio, al parecer este periodo fue más acelerado que en otros años, esto condujo a un aumento en la oferta de pescado en las plazas de Leticia y Puerto Nariño.

El agua presenta un olor fétido a la entrada de Tarapoto redondo, debido a bajas en la temperatura ambiental que son producidas por las corrientes heladas de aire provenientes de Brasil conocidas como friaje, generan una inversión térmica que permite la emergencia de aguas profundas anóxicas con sulfuros y otros gases. La muestra de vegetación que se tomó durante en este punto, mantuvo este olor hasta el secado.

Los gramalotales que no se desprendieron y aún se encuentran sobre las orillas, se fragmentan y desaparecen (figura 44). Las guamas (*P. stratiotes*)

siguen saliendo del sistema, los gramalotes comienzan a quedar colgados de los arbustos que se encontraban sumergidos en las orillas de los lagos y los caños aparecen con la disminución del nivel del agua, los tallos muestran un color negro y la pérdida total de las hojas, igualmente es visible el retoño de yemas foliares verdes.

Durante esta época los pescadores realizan jornadas para la recolección de los huevos de cuchas de los nidos que quedan descubiertos en los bordes de los caños. Los pobladores del sector insertan la mano en los huecos que quedan descubiertos en aguas someras y extraen grandes cantidades de huevos pequeños color naranja. Aquellas jornadas pueden durar todo el día, siendo una práctica que se ha extendido, atrayendo a pescadores de comunidades del río cercanas a Puerto Nariño, tanto de Colombia, como de Perú.

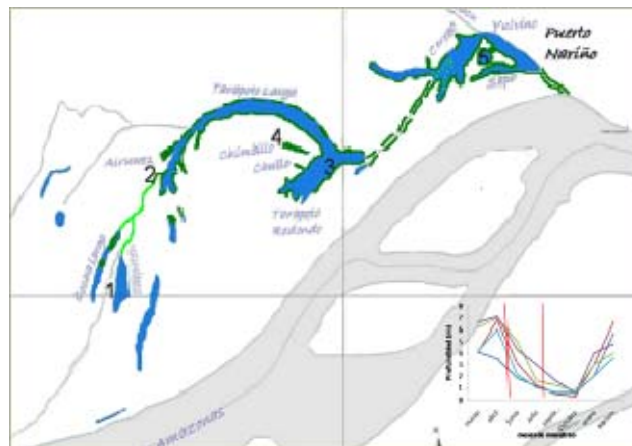


Figura 44. Mapa del gramalotal presente en el humedal fluvial del sector de Puerto Nariño en Junio 2008, el color verde claro representa comunidades dominadas por Acropleustófitos especialmente *P. stratiotes* y *P. rotundifolia*.

Durante el periodo de aguas en descenso se eleva la concentración de minerales en el agua (aumento en la conductividad eléctrica) en general para todos los lagos y el color de esta se torna blanquecino. El suelo de las orillas queda al descubierto y se hace difícil caminar por estos sectores de la playa. El suelo esta húmedo en una capa hasta de 80 cm. Los lagos quedan aislados unos de otros y sólo se conectan por caños. Para ingresar a los lagos se hace necesaria una canoa pequeña varándola, es decir, arrastrándola en algunos tramos.

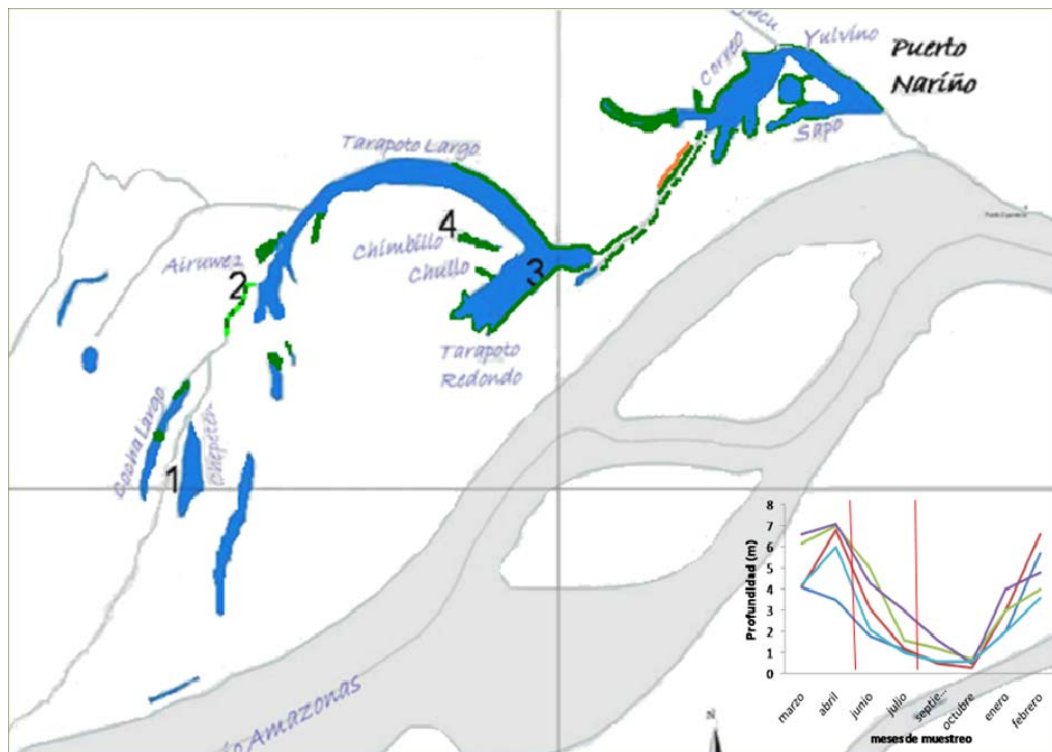


Figura 45. Mapeo de gramalotales (verde) presentes en el humedal fluvial en el sector de Puerto Nariño durante julio 2008, el color naranja representa las zonas donde permanecen gramalotes colgados y secos durante esta época.

AGUAS BAJAS SEPTIEMBRE A NOVIEMBRE 2008

El periodo de aguas bajas se produjo a inicios del mes de septiembre, el nivel del agua fluctúa de 1 a 2 metros, se puede observar el fondo, sobre todo en la cabecera de los lagos (azul claro; figura 46). La concentración de nutrientes en el agua es muy alta y los gramalotes que estaban sobre las orillas se secaron o quedaron colgados de los arbustos durante la disminución del nivel.

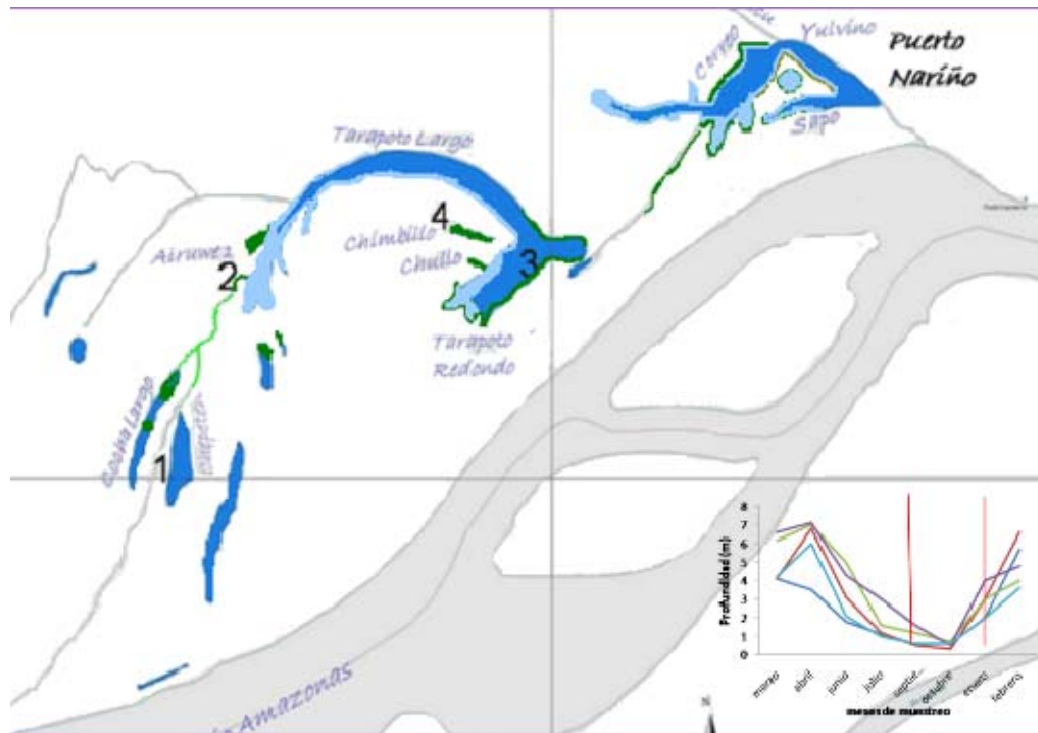


Figura 46. Mapa del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño, estado de los gramalotales durante el mes de septiembre de 2008, en azul claro las zonas inundadas por máximo 1 metro de profundidad, verde claro representa plantas libre flotantes, verde oscuro gramalotales.

Los gramalotes que se observan se desarrollan en suelos sobresaturados de agua y en los lagos, actuando como reservorios donde se dispersarán durante la época de aguas en ascenso.

El caño Chepetén se encuentra despejado de vegetación (figura 47) se puede observar claramente el fondo y los animales que allí habitan bajo los troncos de los árboles caídos especialmente el pez carahuazu (*Astronus ocellatus*) y chullo (*Colossoma* spp). De la misma manera, se observó durante este recorrido una raya adulta que ascendía por el caño hacia el lago Cochalargo. Es difícil acceder en esta época por el caño, ya que los árboles que han caído impiden el paso.



Figura 47. Periodo hidrológico aguas bajas a) Gramalotes colgando de copas de arboles b) arbustos de la orilla emergidos c) entrada al caño Chepetén despejada de plantas libre flotantes

Las plantas libre flotantes se enraízan en el suelo fangoso y otras se descomponen en las orillas, por lo que se produce un olor fétido en estos sitios. Las hojas de las *V. amazonica* han empezado a aparecer en el lago

Yolvino, se desarrollan pastos del fisiotipo Eleocharida (Piripiri; *Cyperus sp*) en los bordes de los lagos, los gramalotes enraizados se repliegan hacia las orillas de estos.

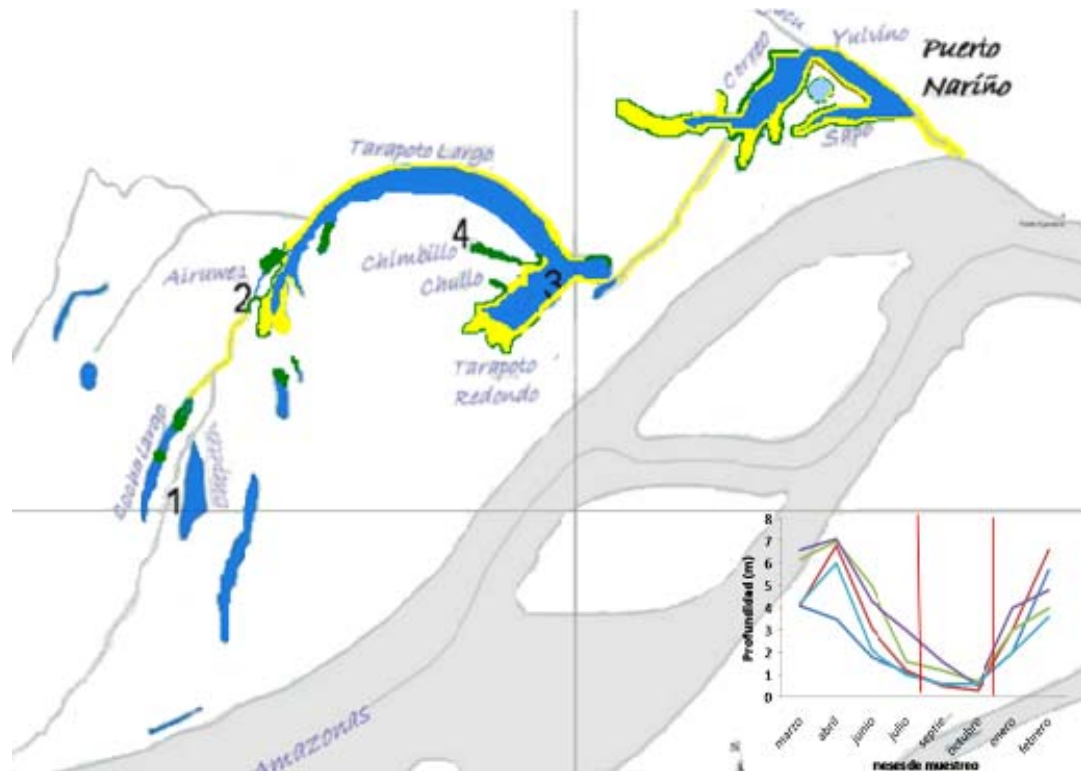


Figura 48. Mapa del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño durante el octubre de 2008, muestra el estado de los gramalotes (verde oscuro) para la época de mínimo nivel del agua, en color amarillo son las zonas de playas en los lagos.

Para el mes de octubre el nivel del agua alcanzó el mínimo. Se formaron grandes playas (figura 48) donde se observó un colchón de pastos muertos. Las cabeceras de los lagos se secaron completamente y los gramalotes se restringieron a zonas de tierra firme. Durante esta época se desarrollan

muchas hierbas y las semillas de los árboles que habían depositado en el fondo se desarrollaron en pequeñas plántulas.

Los días son soleados y la vegetación se torna de un color amarillento, las plantas libre flotantes se han reducido al mínimo en cobertura y en biomasa y los organismos que se encuentran están miniaturizados. Su distribución se limita a sectores donde el suelo aún esta húmedo o en los lagos donde no se ha secado por completo el agua.

Durante la época seca se pueden observar muchos animales varados en las playas (figura 49) principalmente caracoles, cangrejos y peces que mueren al quedar encallados en las playas. Esta época se prolongó, hasta mediados de noviembre.



Figura 49. Aguas bajas a) pez varado en los suelos fangosos b) Máximo desarrollo de tamaño de las hojas de *V. amazonica* c) formación de playas, al fondo se observa parches de gramalotales replegados a la orilla.

AGUA EN ASCENSO NOVIEMBRE 2008 A ENERO 2009

El aumento en los niveles del agua para el año 2008 comenzó a mediados de noviembre, pero a diferencia del año anterior el crecimiento de río fue paulatino. Para enero de 2009, (figura 50) la mayoría de los bordes de los lagos se encontraban nuevamente cubiertos de gramalotales y se da un desarrollo discreto de plantas libre flotantes entre ellos. Los caños se encuentran despejados en la parte central y es fácil la navegación. Los gramalotes que permanecieron enraizados se fueron desarrollando en el último mes.

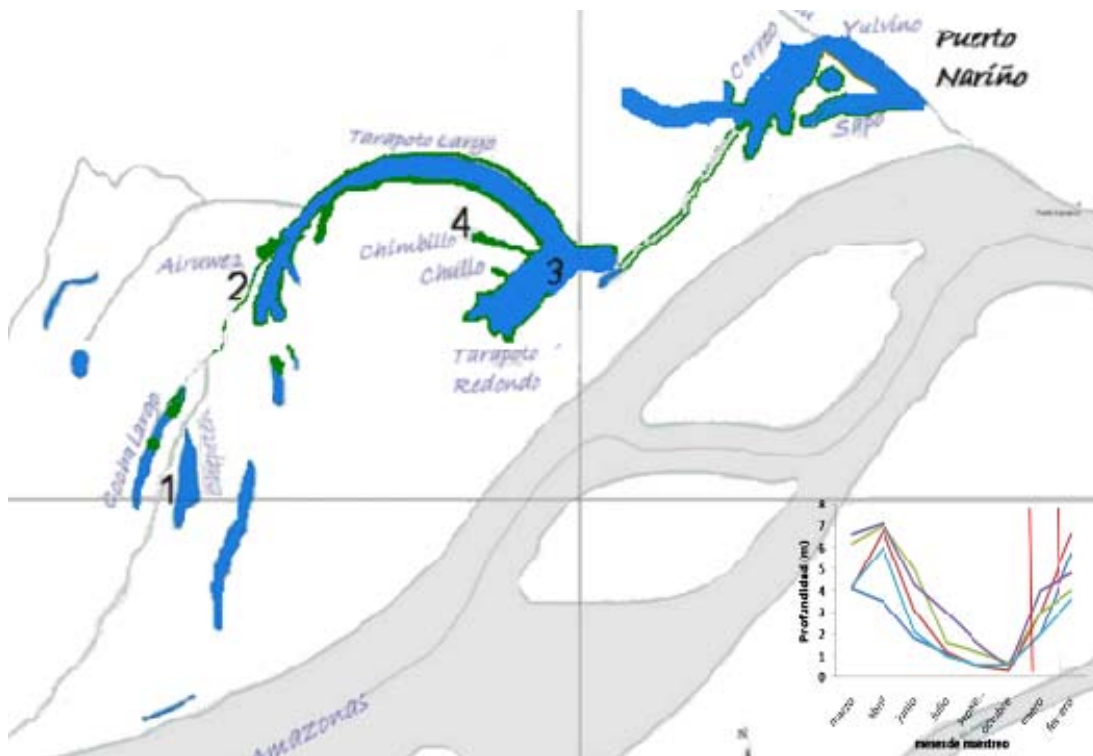


Figura 50. Mapa del humedal fluvial en el sector de Puerto Nariño durante enero de 2009, muestra el desarrollo de gramalotales sobre el margen sur de los lagos (verde oscuro).

Para esta época el río aumenta 10 m y los lagos han aumentado 4 m de profundidad, la mayoría de los arbustos que se desarrollaban en los bordes durante la época de agua baja han desaparecido bajo el agua; sólo algunos como el frijolillo terrestre y el Araparí que tiene aerénquima se mantienen, los árboles de gran porte como el pungo, mantiene su tallo sumergido (4 m).

De repente a inicios de febrero de 2009 los niveles del río comenzaron a aumentar bruscamente, ocasionando nuevos desprendimientos de los gramalotes que estaban enraizados, los tallos se rompen y las raíces se desenraizan y arrastran con ellos arbustos y plantas libre flotantes (figura 51).

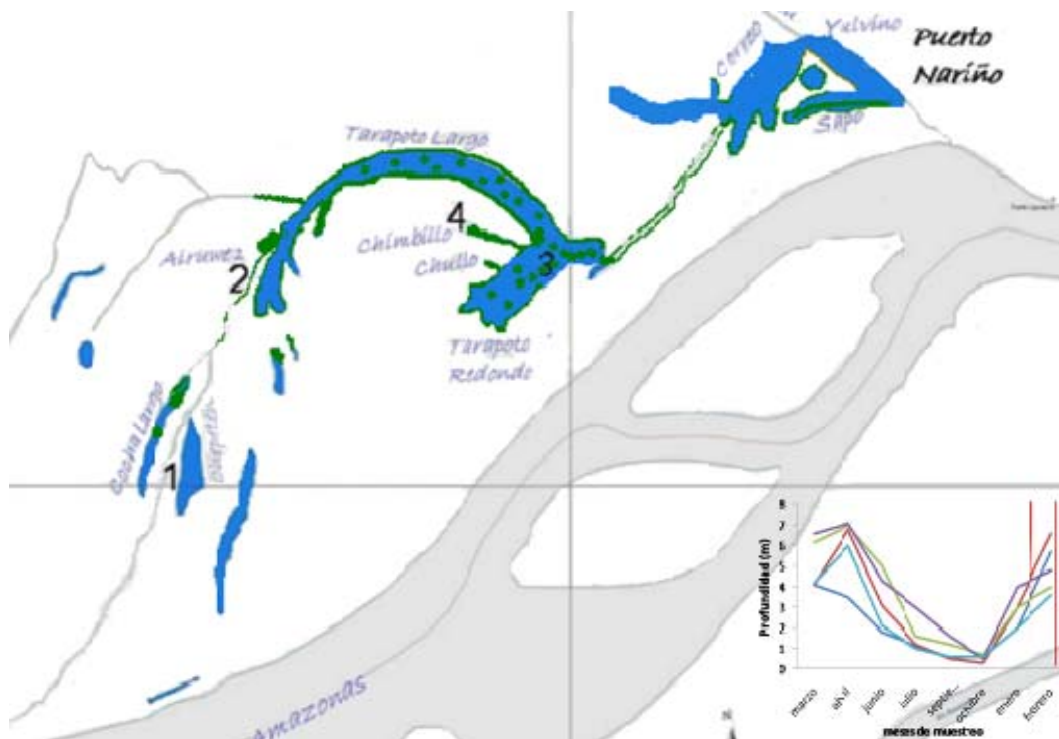


Figura 51. Mapa del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño durante el mes de febrero de 2009, estado de los gramalotes (verde oscuro) para la época de agua en ascenso.

Este aumento en el nivel del agua es uno de los más rápidos desde los últimos años según los pobladores. También dicen que es probable que exista una gran inundación este año. Otro evento relacionado a este fenómeno, fue el desprendimiento de una gran cantidad de parches de los lagos y los caños, ocasionando que todo Tarapoto Redondo y Largo se encontraron completamente tapizados de praderas flotantes, lo que impidió la entrada a embarcaciones turísticas y pesqueras.

La gran acumulación de pastos en el lago alcanzó todo el espejo de agua, impidiendo el acceso de la población Ticuna de Santa Clara de Tarapoto a la pesca, que es su principal base alimenticia y comercial. Por unos días, el efecto del viento hizo que la mayoría de estos parches se dirigieran nuevamente a la cabecera de los lagos y se despejara por temporadas el acceso a los mismos.

LOS CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LOS GRAMALOTALES

Los gramalotales no son un conjunto de pastos homogéneos que se repiten una y otra vez, puesto que las especies de gramalote dominante en cada lago son diferentes y sus asociaciones, aunque algunas especies se comparten. Lo anterior se debe principalmente a las diversas estrategias que

presentan las especies para el aprovechamiento de los nutrientes, y las condiciones temporales que favorecen su reproducción.

La composición de cada pradera está representada por un gran número de especies, pero sólo en algunas épocas aparecen a simple vista (fase vegetativa) cuando el período hidrológico favorece las condiciones para incrementar su cobertura y biomasa. Por el contrario, cuando las condiciones son desfavorables, las plantas desarrollan estructuras de resistencia principalmente esporas y semillas. Se ha observado una tendencia a la miniaturización de las estructuras y agrupación en zonas húmedas.

Una asociación vegetal específica puede repetirse para un mismo período hidrológico. Se presentan cambios de cobertura de un año a otro de las especies, que según los pobladores es distinta cada vez dependiendo de las características de la inundación. Basado principalmente en el nivel del agua que se presenta junto con las dinámicas de erosión y sedimentación del río que cambian periódicamente, afectando la entrada de agua a los caños que alimentan los lagos.

Los cambios bruscos en el nivel interrumpen las dinámicas de producción de plantas acuáticas especialmente las especies enraizadas, ya que la mayoría de las especies que se presentan en estos parches tienen estructuras de flotación que al quedar bajo el agua luego de la inundación, generan fuerzas

de tensión que rompen los tallos produciendo grandes parches flotantes, que emergen desde el fondo reuniendo a su paso a plantas libres flotantes que se enredan en sus raíces.

Estas praderas que se desprenden del fondo, viajan por acción del viento sobre la superficie del agua, convirtiéndose en islas de refugio y alimento en las zonas limnéticas de los lagos. Estos parches se reúnen con otros que se han desprendido de distintos sectores, formando gigantescas praderas flotantes que cierran los lagos e impiden el paso de embarcaciones grandes y pequeñas, afectando la economía del sector especialmente en la pesca y el turismo.



Figura 52. Entrada a los lagos Tarapoto Largo y redondo en obstrucción temporal de los dos cuerpos de agua durante el mes de febrero de 2009

La entrada a los lagos Tarapoto Largo y redondo fue obstruida temporalmente durante el mes de febrero de 2009 por gigantescos parches de vegetación de gramalotal (figura 52). Este evento sucede entre lapsos muy largos de tiempo y el último ocurrió hace 12 años, cuando fue necesario un barco para cortar el gramalote.

LA RIQUEZA BIOTIPOLOGICA RELATIVA

Se colectaron 38 especies de macrófitos acuáticos dentro de 125 m² de gramalotales muestreados, Dichas especies se agruparon 3 biotipos que se subdividen en un total de 15 fisiotipos (Tabla 2).

Tabla 2. Ubicación fisiotipológica de las especies detectadas en los lagos del sector de Puerto Nariño, Amazonas Colombia entre 2008 y febrero de 2009 en 125 m² muestreados, (los números identifican las especies en los perfiles de vegetación).

Biotipo	Fisiotipos	Especie	Número	
Acroleustophytes	Lemnida	<i>Azolla caroliniana</i>	1	
		Salviniida	<i>Ceratopteris pteridoide</i>	2
			<i>Limnobium spongia</i>	3
			<i>Pistia stratiotes</i>	4
			<i>Salvinia minima</i>	5
			<i>Phyllanthus fluitans</i>	6
	Eichhorniida	<i>Eichhornia crassipes</i>	7	
		<i>Pontederia rotundifolia</i>	8	
Mesopleuofitos	Utriculariida	<i>Utricularia sp</i>	9	
Rizophytos		<i>Borreria latifolia</i>	10	
		<i>Eugenia inundata</i>	11	
Rizophytos (Graminida)	Eleocharida	<i>Cyperus sp1</i>	13	
		<i>Cyperus sphaecelatus</i>	14	
	Hymenachnida	<i>Echinochloa polystachia</i>	15	
		<i>Leersia hexandra</i>	16	
		<i>Himenocharide amplexicaulis</i>	17	
		<i>Paspalum repens</i>	18	
		<i>Panicum sp1</i>	19	
		<i>Echinochloa sp1</i>	20	
Rizofitos (herbida)	Polygonida	<i>Polygonum spectabile</i>	21	
		<i>Commelina cf erecta</i>	22	
		<i>Pseudobambax munguba</i>	23	
	Decadantida	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	25	
		Ipomeida	<i>Cymbosema roseum</i>	26
	<i>Phaseolus cf pilosus</i>		27	
	<i>Ipomea dumetorum</i>		28	
	<i>Ipomea aff fistulosa</i>		29	
	Aeschynomnida		<i>Mimosa pigra</i>	30
		<i>Mimosa sensitiva</i>	31	
		<i>Neptunia oleracea</i>	33	
		<i>Macrorhizium acaciifolium</i>	34	
		Sagittarida	<i>Sagittaria sprucei</i>	35
	<i>Limncharis flava</i>		36	
Nelumbida	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	37		
	Nymphaeida	<i>Victoria amazonica</i>	38	
Rizophytos (ephydats)				
Rizophytos (haptophyte)	Hidrophyta adnata	<i>Paspalum orbiculatum</i>	39	

DIFERENCIA EN LA COMPOSICIÓN DE MACRÓFITOS EN LOS LAGOS

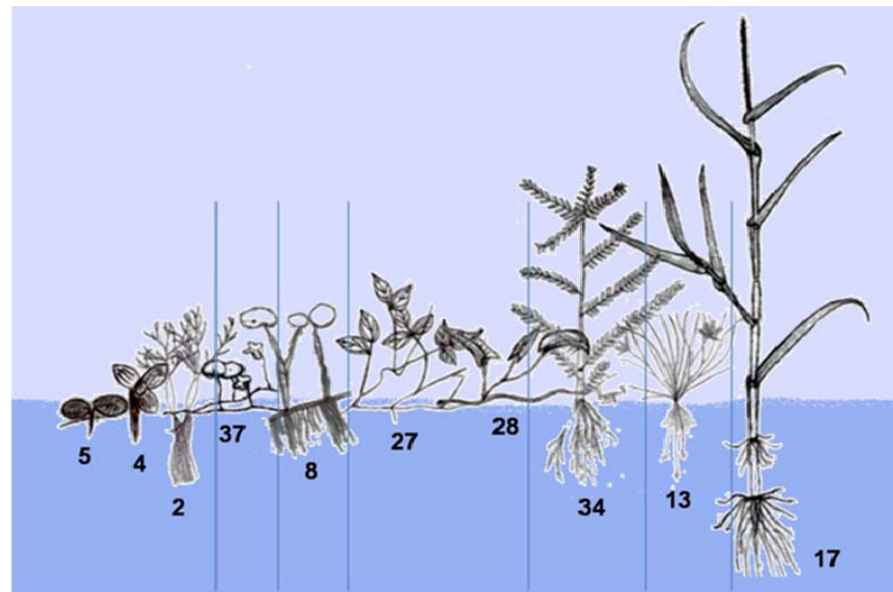
Los gramalotales escogidos en cada lago presentaron diferencias en su composición, además de variaciones temporales en la presencia-ausencia de fisiotipos y biotipos; por lo que a continuación se usan perfiles idealizados que permiten sintetizar información acerca de la dinámica de esta agrupación de plantas y el efecto de la inundación sobre estas.

LAGO TIPO 1 – COCHA LARGO



Figura 53. Fotografía aérea de los Lagos Cochalarga y Chepetén

Este lago tipo 1 esta ubicado a los 03°48'51.8" S, 70°28'25.2" O se caracteriza por encontrarse en la cota más alta (86 msnm) y esta conectado directamente por un caño con el río Amazonas.



Época	Acropleustofitos			Rizofitos								
Ascenso	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Altas	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Descenso	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Baja	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Figura 54. Perfil idealizado de la composición del gramalotal de Cocha largo, las líneas azules muestran la separación por fisiotipos, la tabla contigua muestra la presencia en cada periodo muestreado. Los números corresponden a la referencia del nombre de la especie (Tabla 2).

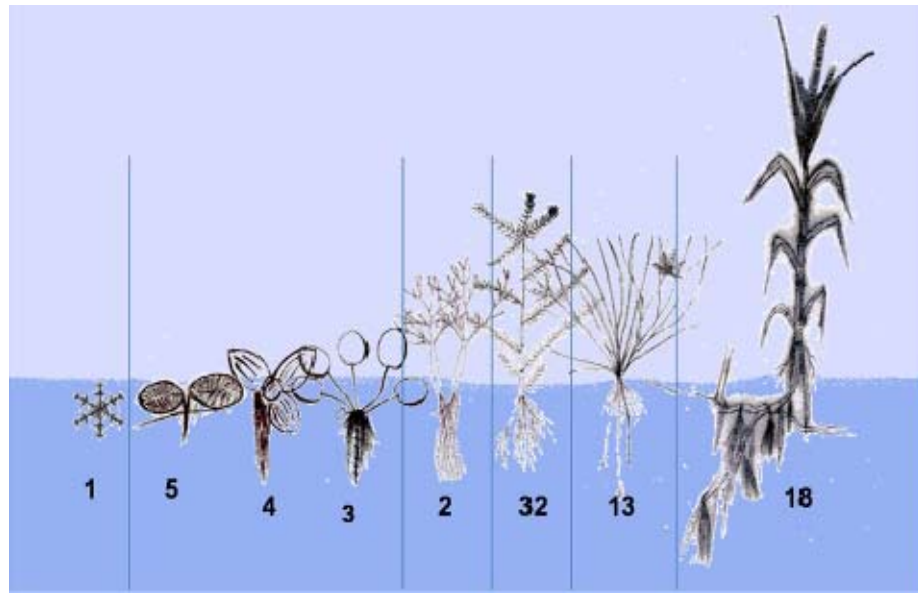
El gramalotal de Cochalargo presenta un alto número de especies (10) pero son estacionales, siendo el periodo de aguas altas la de mayor amplitud del hábitat para el lago (9 especies). En esta época se presenta la mayor

cantidad de formas de vida (fisiotipos) y número de especies, por lo que aumenta la riqueza biotipológica relativa. La presencia de especies disminuye drásticamente para la época de aguas bajas (5 especies), aumentando la cobertura del fisiotipo ipomeida a un 80% especialmente la especie *P. pilosus*, por lo que se espera para esta época una disminución en la riqueza biológica relativa, por la dominancia de unas pocas especies.

LAGO TIPO 2 – AIRÜWE

Se encuentra ubicado a 03°47'54.3"S, 70°27'44.7" O aunque se encuentra en la misma cota (86 msnm) que Cocha Largo, está conectado por el caño Chepetén a los lagos tipo 1 (Chepetén y Cocha Largo). Es un satélite del cuerpo de agua Tarapoto largo (tipo 3).

En los gramalotales del lago Airüwe se presentaron 8 especies durante la época de aguas altas, principalmente Acropleustófitos. La menor cantidad de especies se presentó en la época de aguas bajas (2 especies), ya que la reducción del espejo de agua impide el crecimiento de las plantas libres flotantes y los pastos *E. polystachia* y *L. hexandra* que se desarrollan ampliamente impidiendo el crecimiento de otras especies.



Época	Acropleustofitos					Rizofitos				
Ascenso										
Altas										
Descenso										
Baja										

Figura 55. Perfil idealizado de la composición del gramalotal de Airüwe, donde se muestran cambios temporales de los fisiotipos, los cuadros con color muestran la presencia de la especie y los cambios en la cobertura para el gramalote por época.

Durante la época de aguas bajas este lago presentó la mayor conductividad (175,33) similar al registro realizado para el río Amazonas (179,90) aunque hay que tener en cuenta que el espejo de agua desapareció casi por completo. La evaporación del agua, concentró una gran cantidad de minerales, lo que aumentó los registros de biomasa de las especies del fisiotipo himenachnida e impedir el desarrollo de otros fisiotipos, disminuyendo el valor de la riqueza biotipológica relativa.

LAGO TIPO 3 – TARAPOTO REDONDO

Se encuentra ubicado a los 03°48'28.3 S, 70°26'06,3 O y pertenece a un sistema de dos cuerpos de agua principales, (Tarapoto largo y Tarapoto redondo), a los que conectan varios lagos tipo 2. Se encuentran en una cota más baja (83 msnm) que Cochalargo y Airuwe, son los más profundos y los más concurridos por las operadoras turísticas para el avistamiento de delfines.

Este lago presenta el menor número de especies (8), pero la mayor cantidad de biotipos (3), puesto que en esta asociación se presenta la única mesopleustófito encontrada. Esta planta sólo se desarrolla en época de aguas altas y descenso, para este lago la mayor amplitud del hábitat se presenta en aguas en descenso.

Los gramalotes presentes en este lago desarrollan su parte vegetativa en épocas diferentes por lo que la composición suele cambiar en época de aguas bajas, aunque no se muestran cambios en la riqueza biotipológica relativa, debido a que este índice no tiene en cuenta los cambios de las especies en un mismo fisiotipo.

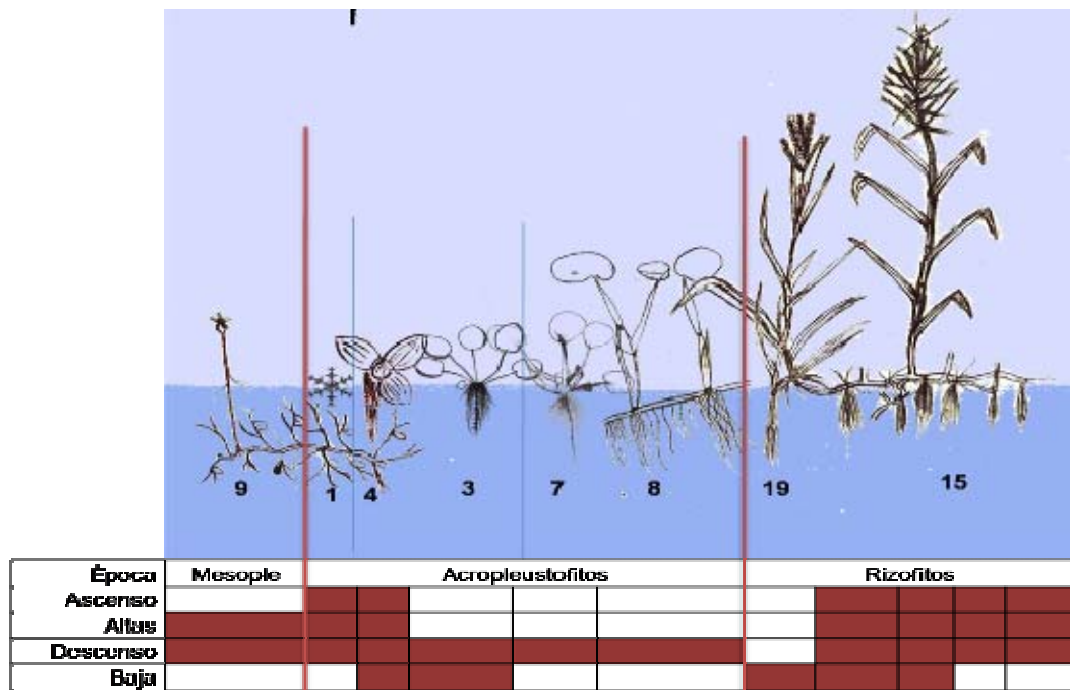


Figura 56. Perfil idealizado de la composición del gramalotal del lago Tarapoto Redondo, donde se muestran cambios temporales en la aparición de los fisiotipos y las especies en cuadros con color.

LAGO TIPO 4 – CHIMBILLO

El lago ubicado a los 03°48'04.8" S, 70°25'47.9" O es un lago satélite de Tarapoto redondo de difícil acceso todo el año, por lo que la entrada permanece con gramalotales, allí fue ubicada la parcela del muestreo. El acceso a este lago es exclusivo de pescadores y aserradores del sector.

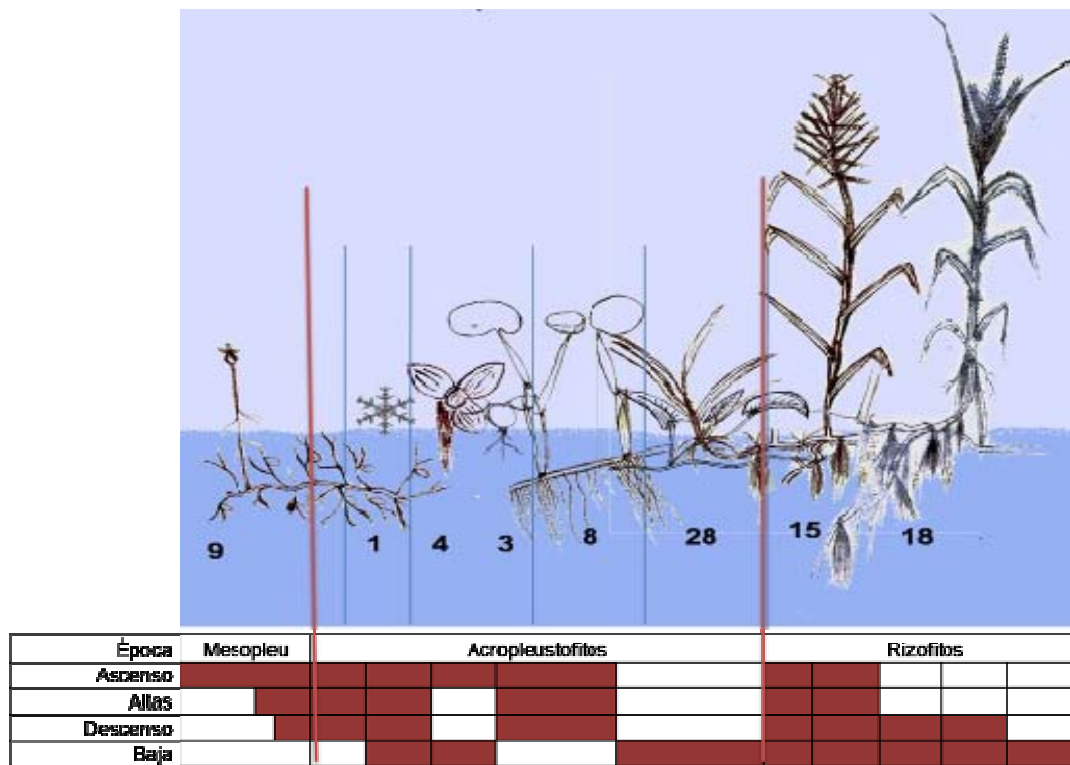


Figura 57. Perfil idealizado de la composición del gramalotal del lago Chimivillo, donde se muestran cambios temporales de la aparición de especies representadas por cuadros con color, las líneas delgadas representan las divisiones por fisiotipos y las gruesas las divisiones por biotipos.

En ascenso se produce una explosión de crecimiento de la mesopleustófito *U. gibba*, esta especie permanece durante los siguientes periodos hidrológicos pero su cobertura disminuye a medida que disminuye el nivel del agua, hasta desaparecer por completo para el inicio de la estación de aguas bajas. El número de rizofitos aumentan durante la estación de aguas bajas, apareciendo fisiotipos como ipomeida y hervida, la mayor presencia de Acropleustófitos como en otros lagos se da durante la época de aguas en

ascenso, esto se debe a la capacidad de rápida absorción de minerales provenientes de la inundación del río Amazonas.

LAGO TIPO 5 – YOLVINO

Se encuentra ubicado a los 03°46'35.6" S, 70°23'01.8" O en la salida del sistema de lagos al río Loretoyacu. Se encuentra más influenciado por el represamiento de aguas negras durante la inundación y presenta bajos valores de conductividad (53,13) durante la época de aguas bajas.

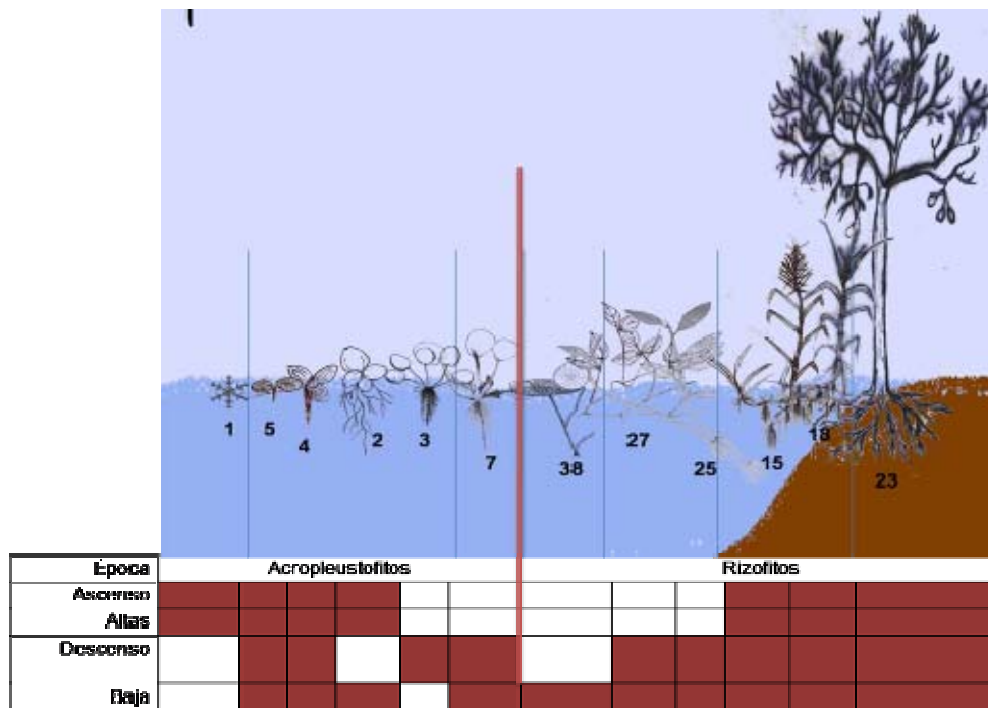


Figura 58. Perfil idealizado de la composición del gramalotal del lago Yolvino, donde se muestran cambios temporales de la aparición de especie por épocas representados con cuadros con color.

Yolvino es el lago que presenta la mayor cantidad de especies (12) y fisiotipos principalmente dentro del biotipo rizofita, al contrario de los otros lagos, la mayor amplitud del hábitat se da durante la época de aguas bajas, porque comienza el desarrollo de la *V. amazonica* que desaparece durante el inicio de aguas en ascenso.

La mayoría de los Acropleustófitos permanecen durante todo el pulso de inundación y la adaptación de estas plantas a la época de aguas bajas, consta del enraizamiento en suelos sobresaturados de agua, lo que les permite sobrevivir a esta época en su fase vegetativa.

LA RIQUEZA BIOTIROLÓGICA RELATIVA

La representación de los cambios en los valores de riqueza biotipológica relativa (Schmidt Mumm 1998a) se presenta en la figura 57. La mayor riqueza biotipológica relativa se presenta en el lago Cochalargo durante todo el ciclo hidrológico. Y el menor se presentó en el lago Tarapoto esto se debe al menor número de especie en este lago. El lago que permanece estable en valores de riqueza botipológica relativa es Airuwe, ya que el número de especies que en el se presentan es similar durante todo el ciclo hidrológico, aunque las especies aparecen en una época y otra son diferentes.

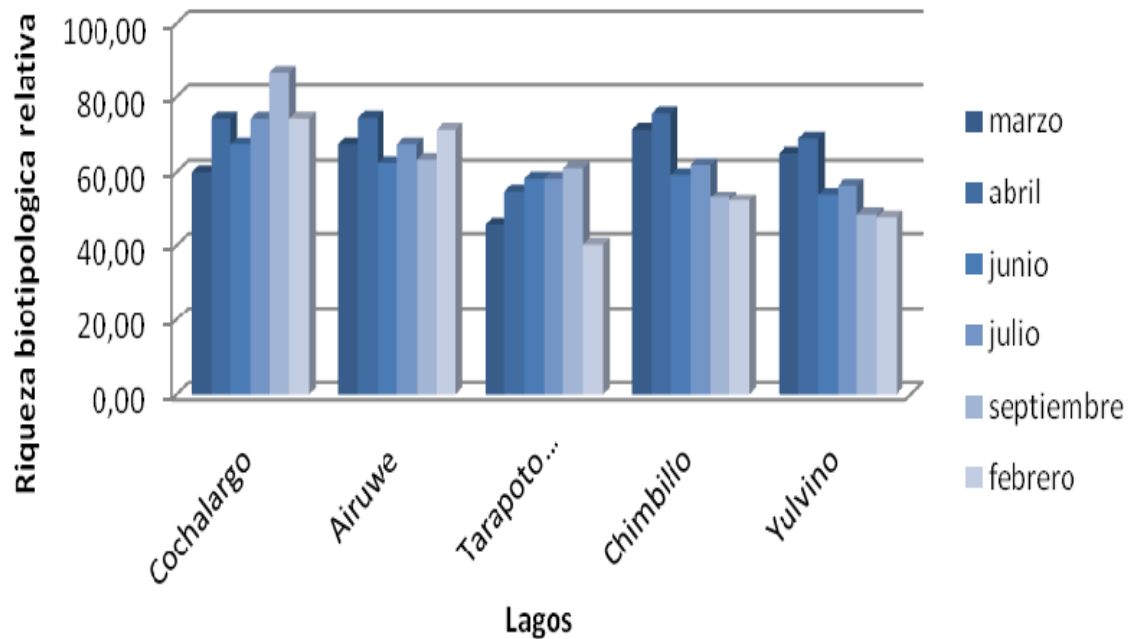


Figura 59. Comportamiento de la riqueza biotipológica relativa durante el 2008-2009 en los lagos del humedal fluvial del sector de Puerto Nariño.

Cuando se amplia la cobertura de una sola especie, este interfiere con el desarrollo de otras plantas, sobre todo las libres flotantes. Sin embargo, cuando surgen los cambios estacionales se desfavorece el crecimiento exponencial de ciertos organismos y las grandes cantidades de necromasa acumulada en las primeras capas de agua, sirven de sustrato para el desarrollo de plantas que son principalmente terrestres, pero que se desarrollan entre las praderas flotantes, debido a la alta cantidad de minerales que se acumulan por acción de las raíces en las praderas.

LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA EXPRESADA EN BIOMASA

Los datos obtenidos de biomasa (peso seco libre de cenizas) se incluyeron como variable dependiente en la grafica polar (figura 60) mostrando que esta variable agrupa de manera diferente los cuerpos de agua estudiados.

Los lagos Cochalargo (2) y Airuwe (3) se agrupan como lagos de mayor productividad, expresada en biomasa (PSLC), mientras T. Redondo (4) y Chimbillo (5) se agrupan en medio de los lagos más cercanos a los ríos y Yolvino (6) el lago más cercano al río Loretoyacu, se presenta con la menor productividad primaria neta.

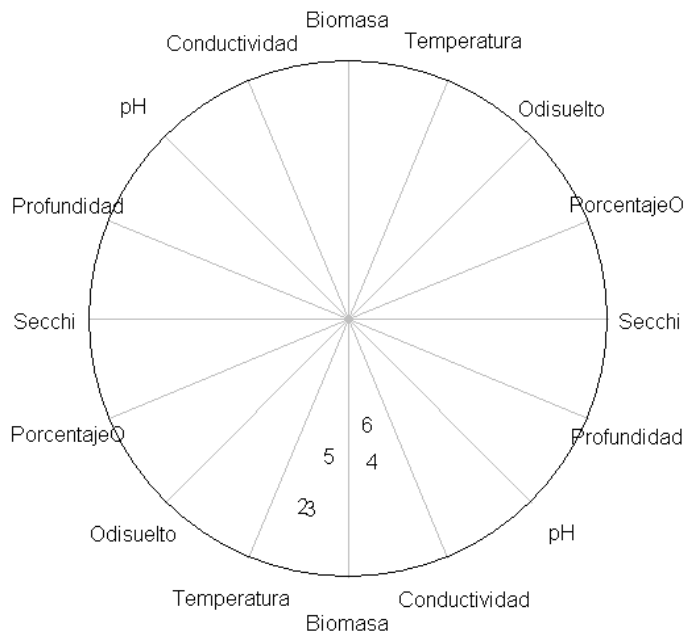


Figura 60. Gráfica de coordenadas polares que agrupa los lagos según las variables físicas y químicas y la producción de biomasa.

Aunque en el análisis discriminante el 100% de los casos fueron validos, se acepta la hipótesis nula que las covarianzas son iguales. Las funciones no son discriminantes y solo 86,7 % de los casos fueron clasificados correctamente.

La figura 61 nos ofrece el panorama (grupos combinados) en el cual se observa la posición de los centroides de cada uno de los grupos (cuadrados azules) de las características fisicoquímicas y de productividad primaria neta. Los lagos no se agrupan, se observa una variación en la distribución de los grupos centroides en forma ordenada del lago de mayor influencia del Amazonas, Cohalargo (2) a Yolvino (6), lo que puede indicarnos la existencia de un gradiente en la productividad.

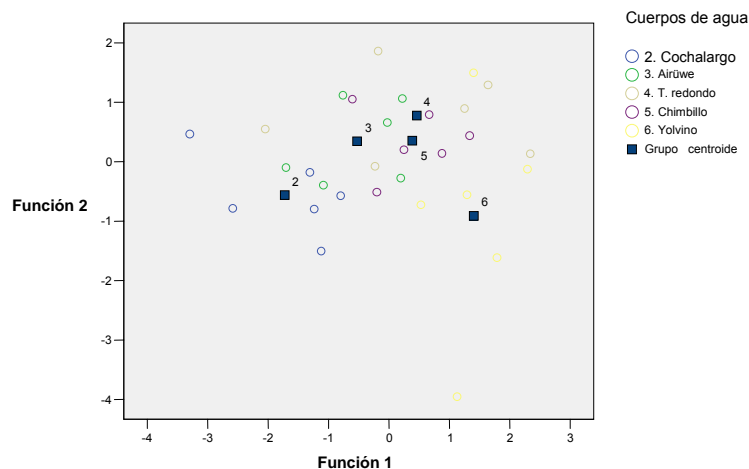


Figura 61. Discriminante canónico con las dos primeras funciones

Por lo tanto no existen diferencias significativas entre la biomasa en los lagos del sector de Puerto Nariño, pero existe un gradiente de producción desde los lagos con influencia directa del río Amazonas.

La figura 62 muestra los cambios en la producción primaria neta en los cinco lagos estudiados, tenemos que la época de aguas bajas favorece la producción de biomasa, mientras que las dos épocas de aguas altas (abril 2008 y febrero 2009) se registraron los valores más bajos de biomasa.

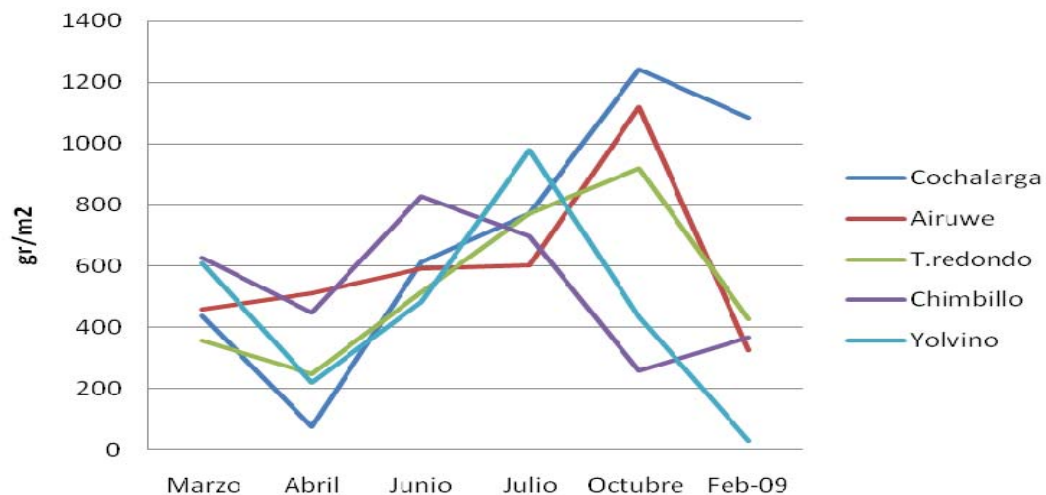


Figura 62. Relación entre la productividad primaria neta (biomasa) durante los periodos de ciclo hidrológico de marzo de 2008 a febrero de 2009

Para observar cuales de las especies encontradas aporta la mayor cantidad de carbono orgánico al sistema se realizó una grafica de barras (figura 63) donde se relacionó el peso seco libre de cenizas obtenido durante el período

muestreado en 5 parcelas de 1 m² durante 6 meses para tener una producción en 30 m².

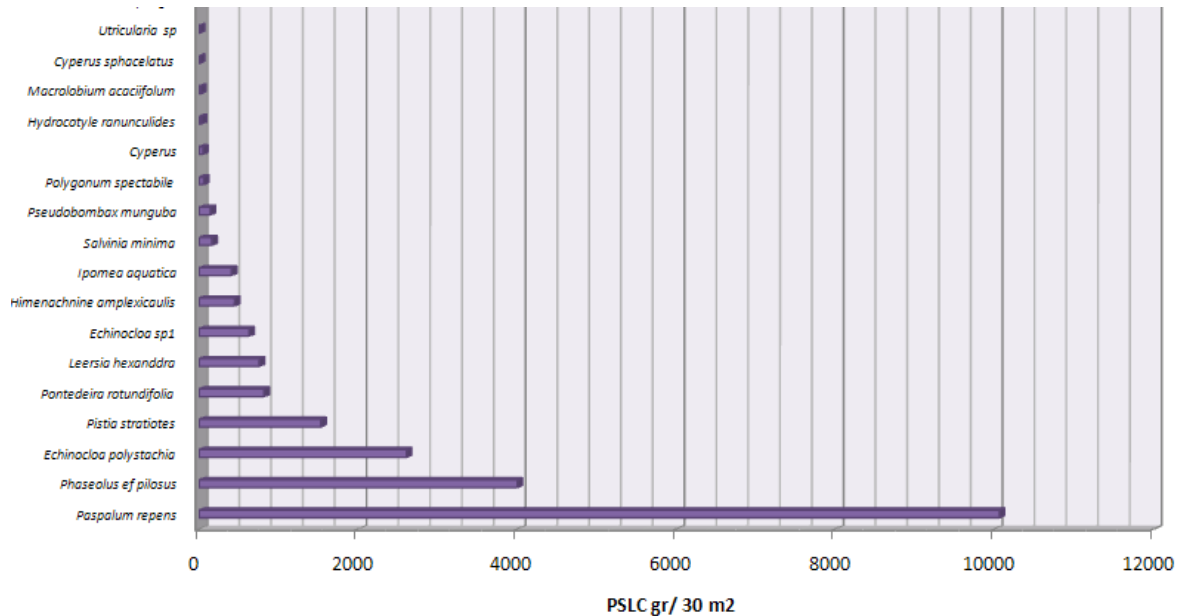


Figura 63. Especies con mayor aporte de biomasa para el periodo estudiado durante un año en 30 m²

P. repens fue la especie con mayor producción primaria para el periodo muestreado alcanzando los 10.000 gr de PSLC en 30 m², le sigue *P. pilosus* (4000 gr) y *E. polystachia* (2600 gr), estas dos últimas son las plantas preferidas para el manatí *T. inunguis* y estas dos especies se encuentran concentradas en los lagos Cochalargo y Airuwe.

Inmediatamente después se encuentra la Acropleustóphyta, *P. stratiotes* (1500 gr) esta especie fue quien presentó una de las mayores pérdidas por

cenizas (27 %). Otras de las especies con mayor aporte de biomasa es *P. rotundifolia* (817 gr) y *L. hexandra* (758 gr) aunque esta se restringe nuevamente a los lagos Cocha largo y Airuwe solo en épocas de aguas bajas, también son de importancia *Echinochloa sp1* (447gr), *H. amplexicaulis* (400 gr) y *S. minima* (162 gr).

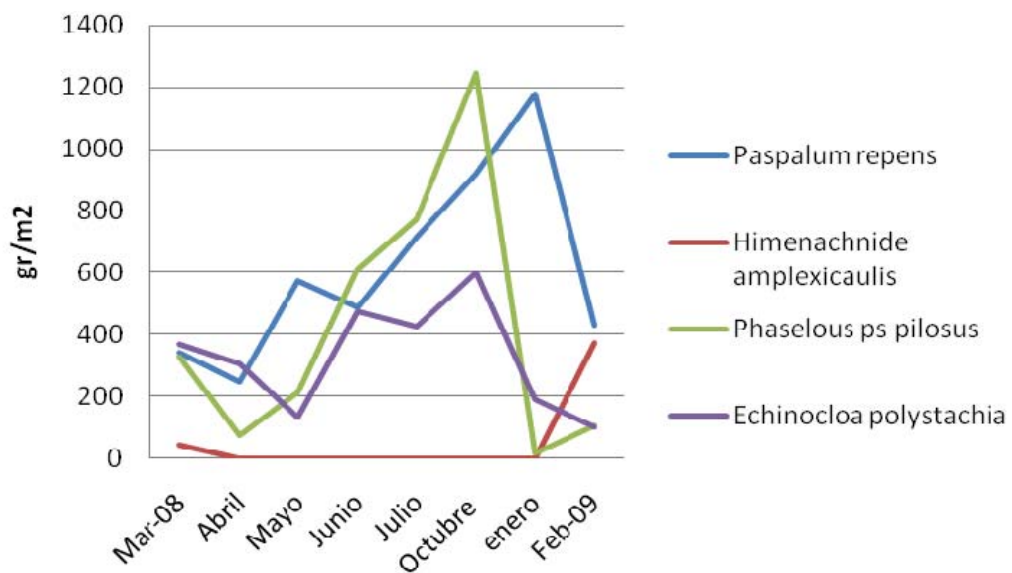


Figura 64. Biomasa de principales productores primarios de macrófitos acuáticos

La biomasa de las plantas varía a lo largo del año mostrando cambios temporales, principalmente una menor productividad en los rizóphytos (figura 64) en los meses donde se presentan temporadas de aguas en ascenso y aguas altas, contrario a lo que sucede con las Acropleustóphytas que aunque incrementan su biomasa durante la época de aguas en descenso, desaparecen en la fase de aguas bajas (figura 65).

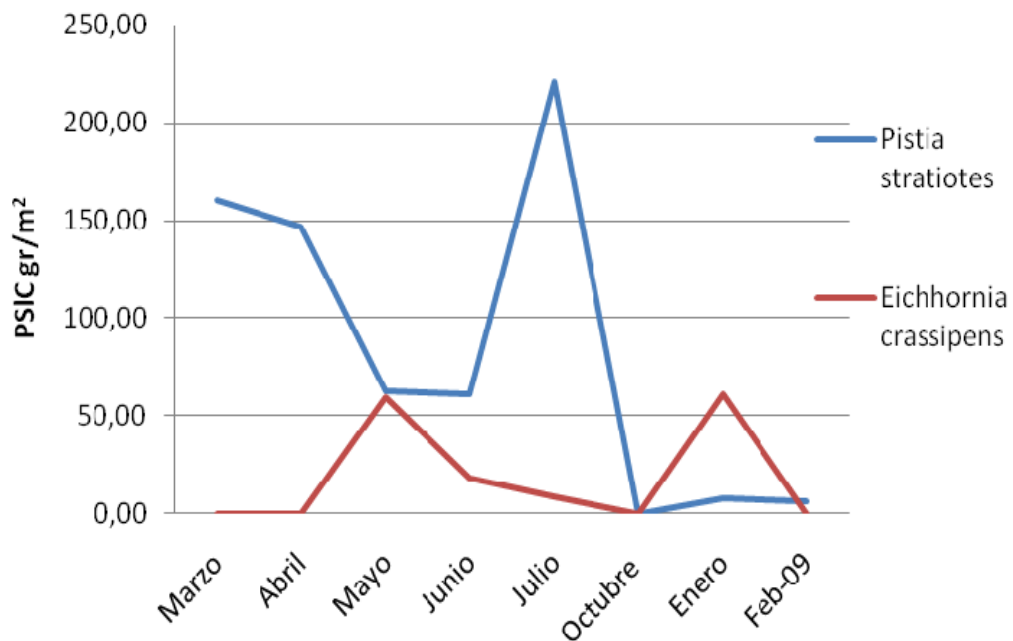


Figura 65. Cambios temporales en la biomasa de especies Acropleustophytas.

Los mayores valores de biomasa se reportaron para la época de agua en descenso y aguas bajas (junio – octubre de 2008), por el contrario la especie *H. amplexicaulis* solo presenta valores altos de aporte de biomasa durante la época de aguas altas.

Las muestras que eran colectadas para biomasa fueron separadas en parte sumergida y emergida para observar si existían diferencias en la producción dentro del agua que fuera de ella, el grafico 66 muestra que la producción en ambos ambientes fue similar para el periodo muestreado.

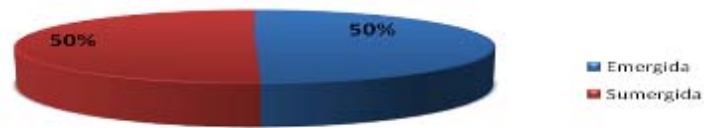


Figura 66. Representación gráfica de la proporción de la biomasa obtenida en la parte sumergida y en la parte emergida.

En total para los 30 m² se encontraron 21.740 gramos para un promedio de producción por metro cuadrado de 568 gr/m², 0,568 kg/m² ó 5,68 Ton/ha.

DINÁMICA DE CAMBIOS ESPACIALES Y TEMPORALES EN LA RIQUEZA BIOTIPOLOGICA Y LA BIOMASA

Los cambios espaciales se refieren a la posición de los lagos en el plano inundable y su influencia con el río Amazonas; estos cambios producen variaciones en la riqueza biotipológica relativa; se evidenció que el lago Cochalarca el lago más influenciado por río Amazonas es el que presenta mayores valores de riqueza biotipológica relativa y las mayores variaciones durante el pulso de inundación. Los menores valores se registran en el lago Tarapoto Redondo donde se presentó el mayor promedio de biomasa.

Durante la época de aguas bajas se puede observar un gradiente del porcentaje de riqueza biotipológica relativa que va de mayor desde los lagos

más influenciados por el río Amazonas y menor en los lagos menos relacionados con el río Loretoyacu (figura 67).

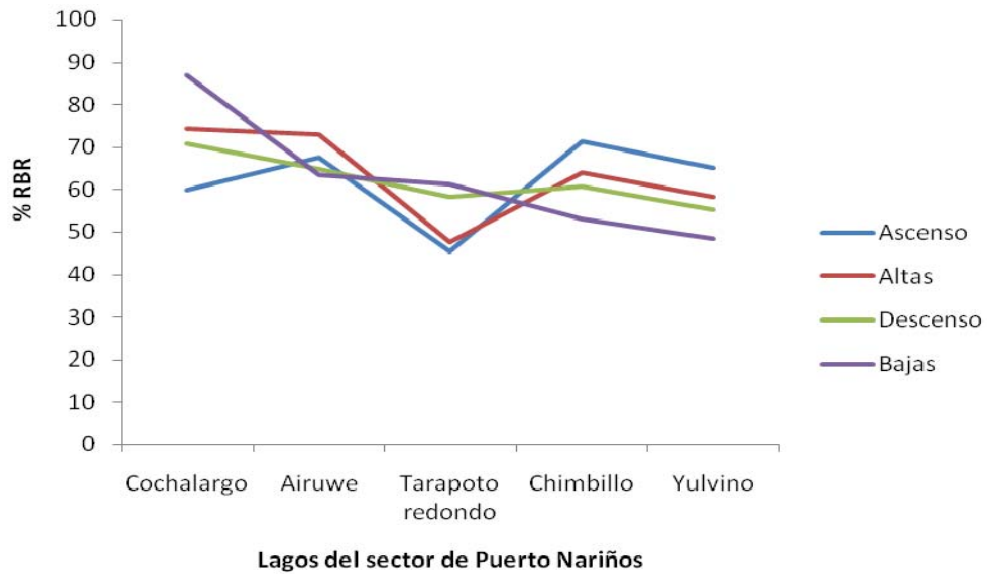


Figura 67. Relación de la riqueza biológica relativa y la posición en el plano inundable

COMPORTAMIENTO DE LA BIOMASA A LO LARGO DEL PULSO DE INUNDACIÓN Y DE ACUERDO A SU POSICIÓN EN LA LLANURA INUNDABLE

La figura 68 explica los cambios espaciales en la producción de biomasa en los cuatro períodos estudiados, se observa que durante la época de aguas en ascenso el lago Cochalargo presenta menores valores de producción, mientras que Tarapoto Redondo posee los mayores valores para este mismo período hidrológico.

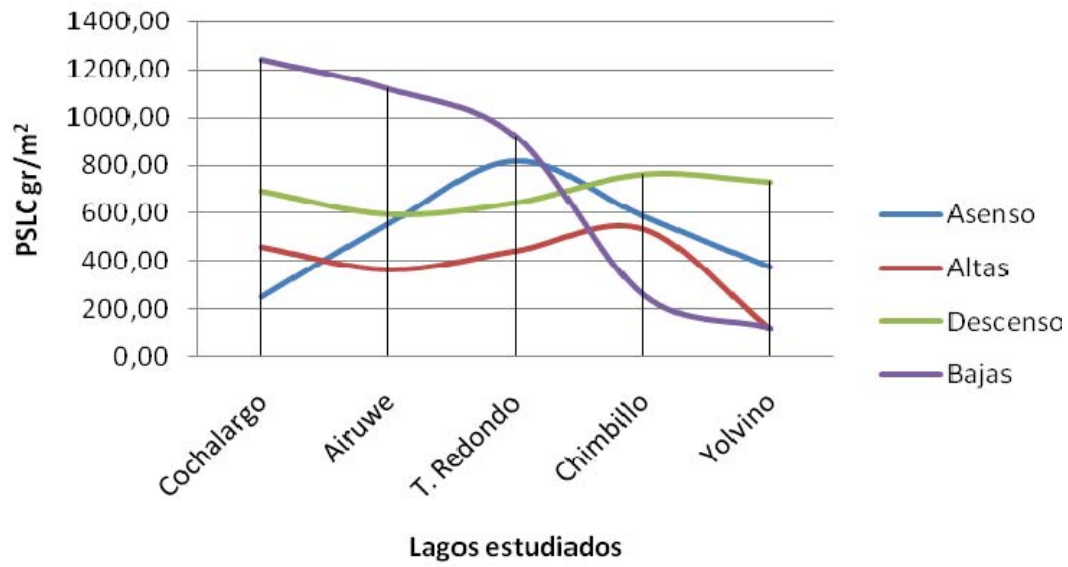


Figura 68. Relación entre la producción de biomasa versus la posición en la llanura inundable del Lago más cercano al río Amazonas al más cercano al río Loretoyacu.

Para la época de aguas altas y en descenso, la producción de biomasa es similar para todos los lagos. Durante el período de aguas bajas es clara la existencia de un gradiente de productividad de mayor a menor desde el lago más influenciado por el río Amazonas al lago más influenciado por el río Loretoyacu, el agua se sobresatura de los nutrientes depositados en el fondo cambiando la coloración negra del una marrón o blanca.

La relación de producción de biomasa en cada lago durante cuatro períodos hidrológicos estudiados (figura 69), se observa que los lagos más cercanos al río Amazonas presentan comportamientos diferentes a los lagos más influenciados por el río Loretoyacu.

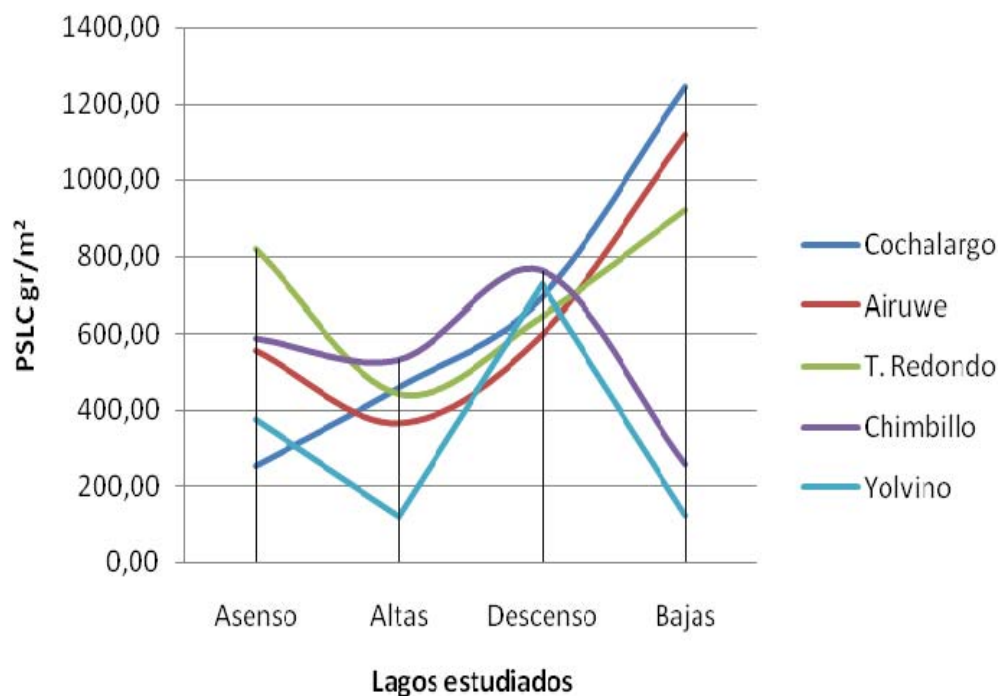


Figura 69. Relación entre la promedio de producción de biomasa y el periodo hidrológico del río Amazonas.

Para la época de aguas en descenso los lagos muestran promedios de producción similares, pero durante la fase de aguas bajas la producción es mucho menor en los lagos más influenciados por el río Loretoyacu, para los lagos cercanos al río Amazonas (Cochalargo, Chimbillo y Tarapoto Redondo), el comportamiento es similar durante la transición del pulso de inundación, con tendencia a aumentar la biomasa a medida que disminuyen los niveles de agua, independientemente todos los lagos poseen menores valores de productividad durante la época de aguas altas.

Al reducirse el espejo de agua durante la época de aguas bajas, la mayoría de los macrófitos pasan a una fase terrestre, las plantas que están muy cerca de la ribera de los lagos se secan y mueren cuando se forma la playa, mientras los que están cerca de la vegetación arbustiva y arbórea o en sitios donde el suelo permanece húmedo, permanecen en la fase terrestre e incrementan la biomasa, aumentando la altura.

DISCUSIÓN

DINÁMICA DE LA COMPOSICIÓN DE LAS ESPECIES (TAXONÓMICA) Y VARIACIÓN ESPACIAL DE SUS ASOCIACIONES (BIOTIPOLOGÍA)

Dentro de 125 m² de praderas flotantes que fueron estudiados cada mes en los diferentes lagos del sector de Puerto Nariño, se encontraron 38 especies de plantas que conforman en diferentes asociaciones vegetales, todas ellas relacionadas solo con la asociación vegetal gramalotales. Estudios realizados cerca Manaus han encontrado 34 especies acuáticas y semiacuáticas (Junk & Piedade, 1993), mientras en el sector de Puerto Nariño. Padilla (2008) reportó 32 especies entre acuáticas, semiacuáticas y palustres que en buena medida hacen parte de la oferta de alimento del manatí.

El enfoque fisonómico abordado, parte de la hipótesis de que para un medio determinado se corresponde un solo tipo fisonómico de vegetación con múltiples comunidades de plantas posibles; por lo tanto, para lograr una tipificación más precisa se realizó una caracterización florística que reconoció

las especies, las formas de vida y el crecimiento. Los pescadores más experimentados del sector distinguen varios tipos de gramalotes, les asignan nombres y además diferencian a varias de estas especies. Sin embargo en etapas juveniles tienden a confundirlas, aunque su conocimiento es fundamental en las actividades de pesca por las relaciones que tienen estas plantas con los peces.

Las transformaciones fisionómicas que sufren las plantas son poco conocidas por las personas locales, no solo en los pastos, sino en otras plantas acuáticas como *Ceratopteris pteridoides* que cambia su morfología, además de las formas de crecimiento (fisiotipo), varias veces durante sus fases de vida, pero estas transformaciones están poco referenciadas en la bibliografía; solo Velásquez (1994) la describe como especie altamente polimorfa.

Las plantas enraizadas presentan la mayor riqueza de especies. Dentro del biotipo Rizopleustófitos, el fisiotipo mejor representado (Hymenocharide) es el grupo de las gramíneas. En estudios de plantas herbáceas de las zonas inundables se han encontrado a las gramíneas como la familia mejor representada con 60 especies (Junk & Piedade, 1993). Lo que explica que exista diferentes composiciones específicas para cada uno de los parches de vegetación estudiados, aunque la planta más cosmopolita y la de mayor producción de biomasa es *Paspalum repens* según lo encontrado en este estudio.

Este trabajo constituye el primer acercamiento fito-sociológico detallado para esta asociación vegetal en la cuenca del Amazonas en Colombia, pero aún se requieren estudios con el mismo grado de detalle para las riberas de los ríos.

Las diferencias en la composición de los lagos estudiados (figura 70), muestra que las plantas del biotipo acropleustófito se presentan en todas las asociaciones estudiadas, aunque muestran relaciones significativas con las características físicas y químicas del agua, siendo la profundidad, el pH, el porcentaje de oxígeno, (figura 40) las variables que mejor predicen a las especies *P. fluitans*, *S. minima*, *L. lavigiatum*, y *P. rotundifolia*.

La presencia y el desarrollo de las acropleustófitos depende más de las condiciones físicas y químicas del agua por lo que no son específicas para una asociación determinada. Por el contrario la mayoría de los rizófitos no se relacionaron significativamente con los cambios en las características del agua, por lo tanto se presentan en asociaciones específicas que depende más de la velocidad para incrementar su cobertura, esta característica permite observar diferentes formaciones.

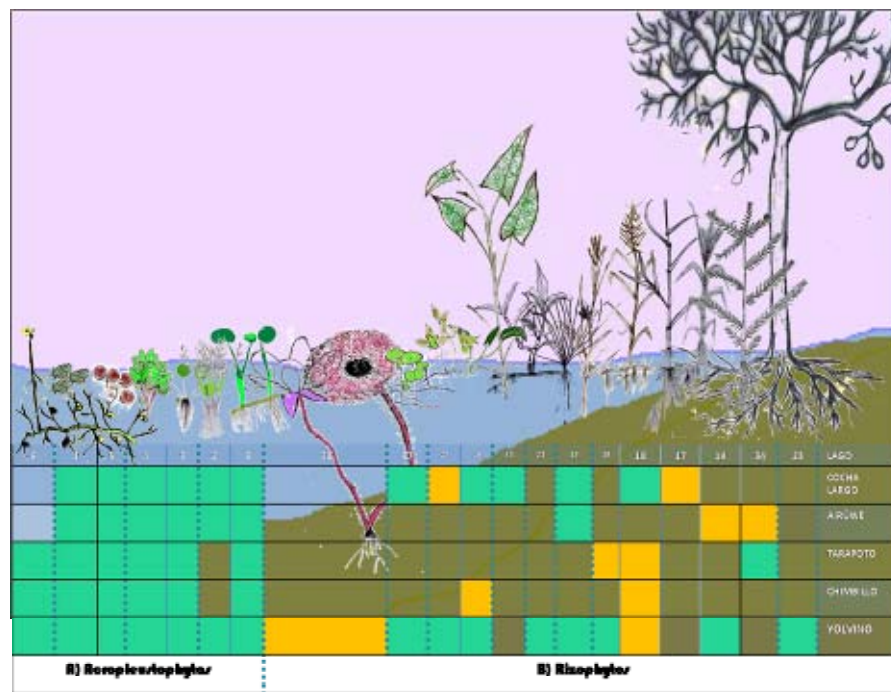


Figura 70. El perfil idealizado de la asociación gramalotal de los planos inundables del sector de Puerto Nariño. La tabla anexa muestra los cambios en la composición de especies

(números; tabla 2), cuadros verdes indican presencia, en amarillo indica especie con mayor cobertura en ese lago y fisiotipos (las líneas punteadas).

Hymenchna amplexicaulis – Phaseolus pilosus

Las raíces del *P. pilosus* forma un colchón doble que acumula grandes cantidades de sólidos disueltos en la salida del lago Cochalargo al caño Chepetén. La cobertura de *H. amplexicaulis* aumenta durante la época de agua en ascenso y aguas altas, en esta asociación también se destacan por su cobertura *S. sprucei*, *I. dumetorum* y *Hidrocotyle ranunculoides*.

Cuatrecasas (1985) describe *H. amplexicaulis* como una de las principales plantas en las asociaciones vegetales en ambientes acuáticos, para las riberas del río Amazonas en una formación que denomina pajonal que constituye la primera etapa en el proceso de sucesión sobre aluviones con suelos arenosos no consolidados (Rangel, 2008) este es el único reporte existente hasta la actualidad de fitoasociaciones para la amazonia colombiana.

Echinochloa polystachia – Leersia hexandra

E. polystachia permanece la mayor parte del periodo hidrológico, pero en aguas bajas el rápido aumento de la cobertura de *L. hexandra* la desplaza sobre todo en zonas donde el espejo de agua se pierde por completo, ambas especies tienen estructuras urticantes. En esta formación también es importante *M. acaciaefolium* y las dos especies del género *Cyperus*.

Paspalum repens - Panicum choroticum

En esta formación gramalotal, *P. repens* tiene los mayores porcentajes de cobertura la mayor del tiempo, durante el periodo de aguas en descenso *P. choroticum* se desarrolla rápidamente colonizando el área que deja a su paso la muerte e *P. repens*, también es importante la presencia de *U. gibba* que aparece entre las raíces a comienzos de la inundación y alcanza su máximo desarrollo en épocas de aguas altas.

Paspalum repens – Ipomea dumetorum

La amplia cobertura de *P. repens* en este lago impide el crecimiento de otras especies enraizadas, solo *I. dumetorum* se desarrolla bajo condiciones de alta profundidad y bajos niveles de oxígeno alcanza mayor tamaño y cobertura.

Paspalum repens - Victoria Amazonica

Esta es la única formación donde aparecen varios tipos de gramalote, pero la mas amplia cobertura es la desarrollada por *P. repens*, durante el descenso de los niveles del agua, comienza el desarrollo de *V. amazónica*, el crecimiento de la hoja da en el periodo de aguas bajas, la floración se da en el periodo de aguas bajas cuando comienza la descomposición de las hojas *P. repens* coloniza las hojas usándola como sustrato para aumentar su cobertura.

CAMBIOS TEMPORALES Y ESPACIALES EN LA RIQUEZA BIOTIPOLOGICA RELATIVA

La riqueza biotipológica relativa disminuye en los lagos con menor influencia con el río Amazonas (figura 71), mostrando que a menor disponibilidad de

minerales en el agua menor es el número de especies y de fisiotipos que pueden presentarse en determinada formación.

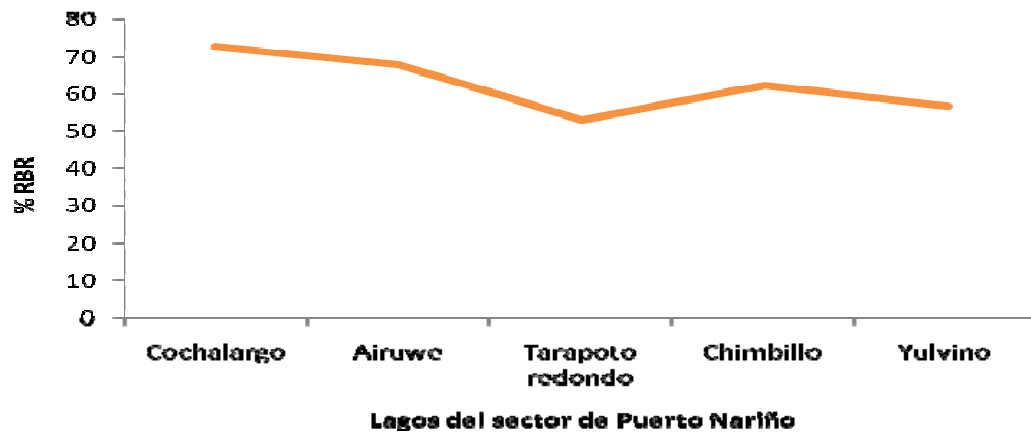


Figura 71. Relación de la riqueza biotipológica relativa con la posición en el plano inundable

Las observaciones realizadas aclaran que la capacidad de retener una gran cantidad de sólidos disueltos en el agua permite la formación de un “suelo” que sirve como sustrato para el desarrollo de plantas semiacuáticas y terrestres, aumentando así la riqueza de especies en las formaciones más influenciadas por el río Amazonas. Tarapoto Redondo se sale de dicho gradiente ya que es el lago más profundo lo que produce la disolución de los sólidos en el agua e impide la acumulación por las raíces.

En los lagos que permanecen con una menor influencia del río Amazonas, la vegetación suele ser menos densa y el espejo de agua está más despejado, las especies terrestres y semiacuáticas solo aparecen tras la disminución de los niveles del agua.

El promedio de la riqueza bio-tipológica relativa (figura 71) en el ciclo hidrológico en el plano inundable muestra que es muy similar para todos los períodos, es decir que la riqueza biotipológica relativa regional permanece estable. Los análisis estadísticos confirman que no existen correlaciones

significativas entre las condiciones físicas y químicas del agua y la riqueza biotipológica relativa. Esto no quiere decir que todas las especies permanecen siempre sino por el contrario que las especies se reemplazan a lo largo del ciclo hidrológico.

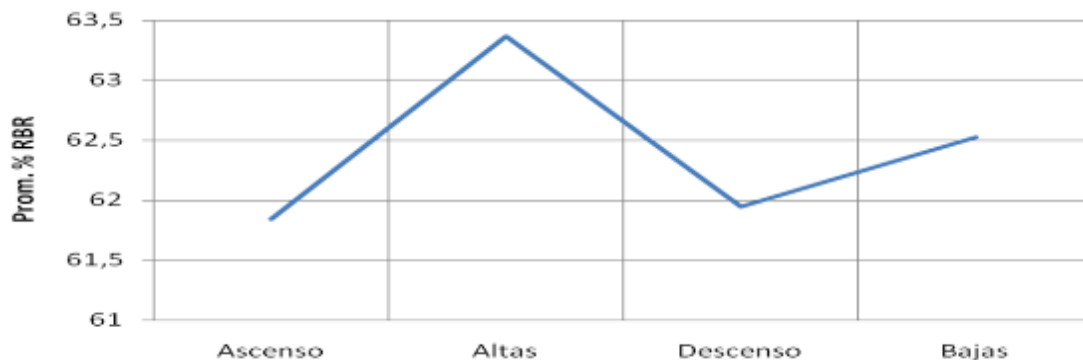


Figura 72. Relación del promedio de la riqueza biotipológica relativa a lo largo del pulso de inundación

VARIACIONES EN LA DISPONIBILIDAD DE CARBONO PARA LA RED TRÓFICA DURANTE EL CICLO HIDROLÓGICO

Los estudios sobre la biomasa y la productividad primaria de las macrófitos son escasos (Esteves, 1998). Las especies de plantas con estrategias C4, aportan la mayor cantidad de biomasa para el sistema, aunque existen varios métodos para conocer la estrategias fotosintéticas de las plantas, aquí se utilizó el porcentaje de pérdida por cenizas para su confirmación, valores menores al 15 % son más eficientes (plantas C4) ya que es decir invierten mayor energía en la producción de órganos fotosintéticos, mientras que las plantas C3 registran valores hasta del 25 %.

La producción de biomasa de gramalotales puede haber sido sobre-estimada hasta ahora ya que los estudios realizados para esta asociación vegetal, por lo general se restringen a unas pocas especies de alta producción como son

Paspalum repens y *Echinochloa polystachia* (Junk, 1973; Junk & Piedade, 1993) ó tambien por que se ha intentado estimar indirectamente por medio del peso de parte de la planta y la extrapolación de este sus medidas, además por que se en estos trabajos se asume porcentajes de perdida por cenizas entre el 15 y el 25% pero cada especie tiene perdidas por cenizas diferentes, lo que puede afectar la estimación.

Tabla 3. Comparación entre producción de biomasa por especies según su estrategia fotosintética para plantas colectadas en 30 m² en el sector de Puerto Nariño entre marzo de 2008 y febrero de 2009.

Plantas C4		Plantas C3	
Especie	PSLC gr	Especie	PSLC gr
<i>Paspalum repens</i>	10065,909	<i>Phaseolus pilosus</i>	4003,016
<i>Echinochloa polystachia</i>	2609,051	<i>Pistia stratiotes</i>	1532,255
<i>Echinochloa sp1</i>	758,712	<i>Himenanchnine amplexicaulis</i>	447,721
<i>Pontedeira rotundifolia</i>	817,65	<i>Leersia hexandra</i>	758,712
<i>Cyperus sp1</i>	49,174	<i>Ipomea aquatica</i>	407,877
<i>Cyperus sphacelatus</i>	4,808	<i>Pseudobombax munguba</i>	142,261
<i>Panicum sp1</i>	1,034	<i>Macrolobium acaciifolium</i>	20,45
		<i>Ceratopteris pteridoide</i>	1,271
		<i>Phyllantus flutans</i>	0,061
TOTAL	14.306,338	TOTAL	7.313,624

En total se estima que la producción de biomasa de la formación de gramalotal en una hectárea en promedio alcanza 7. 206 toneladas, esta producción a intentado ser medida por varios métodos, siendo el método de cosecha el más sensible para este tipo de mediciones.

La producción de biomasa de gramalotales puede haber sido sobre-estimada hasta ahora ya que los estudios realizados para esta asociación vegetal, por lo general se restringen a unas pocas especies de alta producción como son *Paspalum repens* y *Echinochloa polystachia* (Junk, 1973; Junk & Piedade,

1993) ó tambien por que se ha intentado estimar indirectamente por medio del peso de parte de la planta y la extrapolación de este sus medidas, además por que se en estos trabajos se asume porcentajes de perdida por cenizas entre el 15 y el 25% pero cada especie tiene perdidas por cenizas diferentes, lo que puede afectar la estimación.

Los mayores valores de producción de biomasa se presenta en los lagos más relacionados con el río Amazonas (Cochalargo, Airüwe y Tarapoto). Los menores valores de producción promedio se registran para los más influenciados por el río Loretoyacu (Chimbillo y Yolvino).

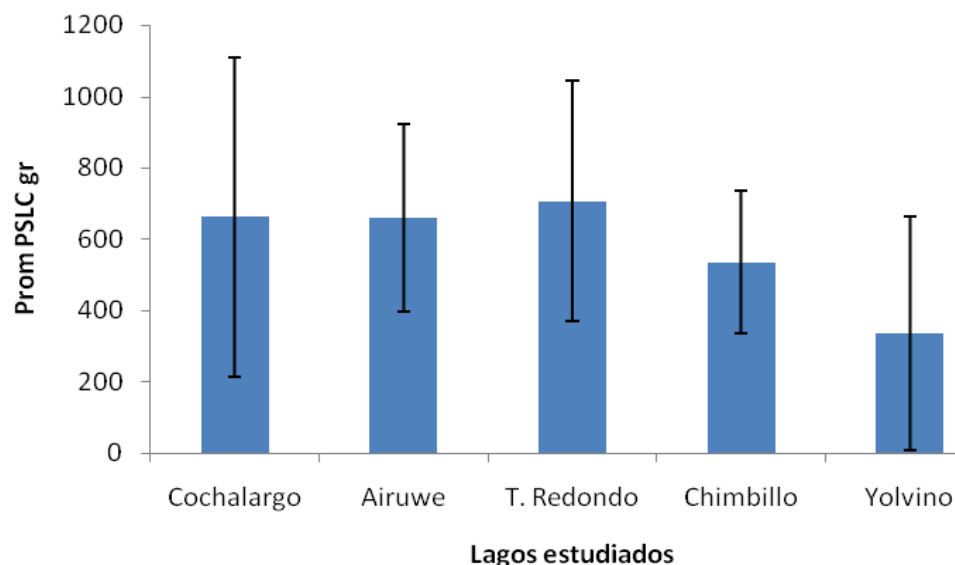


Figura 73. Relación entre la producción de biomasa en gramalotales y la posición en el plano inundable.

Las diferencias morfométricas de conexión con lagos tipo 1 con el lago Tarapoto Redondo produce una mayor cantidad de biomasa; esto se relaciona con la amplia cobertura de *P. repens*, que tiene estrategia fotosintéticas C4 o mayor eficiencia en la fotosíntesis, el bajo número de especies enraizadas que se desarrollan en estas condiciones lo que inhibe la competencia y la rápida capacidad de crecimiento tras inicio del periodo de inundación.

El Lago Tarapoto redondo constituye un lugar de importancia para la producción de biomasa, sin embargo los lagos Cochalargo y Airüwe presentaron los mayores de producción de biomasa y riqueza biológica relativa, además es donde se concentran las plantas preferidas para la alimentación de *T. inunguis* por lo que estos sitios pueden proveer la mayor cantidad de alimento para esta especie.

Los mayores valores de biomasa se registraron durante la época de aguas bajas, esto coincide con un aumento en la misma característica pero para las comunidades de fitoplancton y perifiton registrados para los lagos de Tarapoto (Duque, *et al.*, 2008). A pesar que la asociación vegetal cambie de una fase acuática a una fase terrestre y disminuya la cobertura por especie se encontró que los organismos que resisten a la sequia aumentan de tamaño, crecen continuos y sus tallos son más rígidos, esto afecta los valores de producción de biomasa teniendo en cuenta que aquí se estudiaron los gramalotales que se encuentran enraizados.

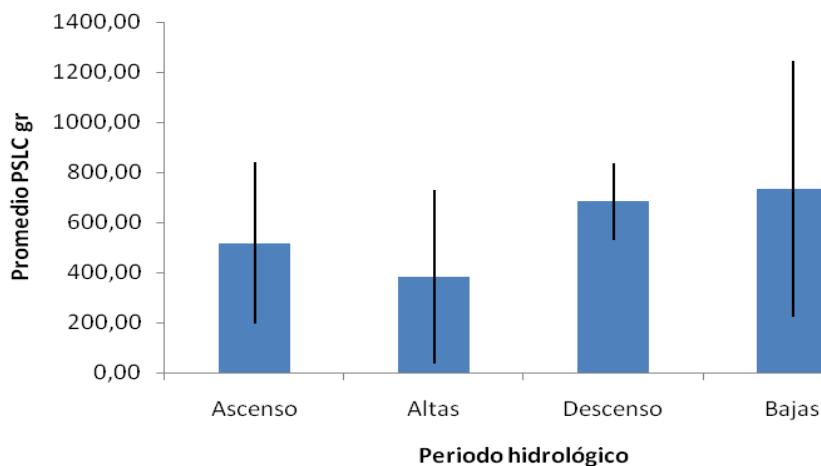

















Figura 74. Relación de la producción de biomasa promedio con los periodos hidrológicos muestreados.



















Los aumentos bruscos en el nivel del agua, interrumpen las dinámicas de producción de plantas acuáticas, especialmente las especies enraizadas, ya que la mayoría de las especies que se presentan en estos parches, tienen estructuras de flotación que al quedar bajo del agua luego de la inundación, generan fuerzas de tensión que rompen los tallos de las plantas, esto puede explicar la disminución de la cantidad de biomasa durante esta época (figura 74) además de la amplitud del espejo de agua, lo que disminuye la restricción en el área disponible para el desarrollo.










FENOLOGÍA DE LOS MACRÓFITOS ENCONTRADAS EN EL SECTOR DE PUERTO NARIÑO

A continuación se presentan aspectos fenológicos, tiempos de floración y reproducción vegetativa, de las especies más representativas en la asociación gramalotal encontradas en los lagos del sector de puerto Nariño en cuatro épocas.

Tabla 4. Fenología de los macrófitos hallados en los lagos del sector de Puerto Nariño

	Ascenso	Altas	Descenso	Bajas
<i>Victoria amazonica</i>				
<i>Salvinia minima</i>				
<i>Utricularia gibba</i>				
<i>Pistia stratiotes</i>				
<i>Ceratopteris pteridoides</i>				
	Ascenso	Altas	Descenso	Bajas
<i>Paspalum repens</i>				
<i>Panicum sp1</i>				

<i>Polygonum spectabile</i>				
<i>Azolla caroliniana</i>				
<i>Cyperus sp1</i>				
<i>Hymenachne amplexiculis</i>				
<i>Echinochloa polystachya</i>				
<i>Eichhornia crassipes</i>				
	Ascenso	Altas	Descenso	Bajas
<i>Ipomea dumetorum</i>				
<i>Ipomea sp1</i>				
<i>Phaselous pilosus</i>				

<i>Pontedeira rotundifolia</i>				
<i>Macrolobium acaciaefolium</i>				
<i>Limnocharis flava</i>				
<i>Neptunia oleoreacea</i>				
<i>Pseudobombax munguba</i>				
<i>Ludwigia sp1</i>				

BIBLIOGRAFÍA

Adis, J., & Victoria, R. (2001). C3 or C4 Macrophytes: A specific carbon source for the development of semi-aquatic and terrestrial arthropods in central amazonian river Amazonian river floodplains according to ^{13}C values Iso. *Isotopes Environment, Health Studies* , 37 (3), 193-198.

Albuquerque, W. (1978). Identificação de plantas invasoras de cultura da região de Manaus. *Tese de Mestrado* , 11 (3) , 475-471. Manaus, Brasil: CNP/INPA/FUA.

Allen, K. (1971). Continental Drift and the Evolution of the biota on Southern Continents. *The Quarterly Review of Biology* , 46 (4), 335-378.

Baker, A. (1987). Metal tolerance. *New Phytologist* (106), 93-111.

Barkman, J. (1978). *Sinusial approaches to classification*. (H. Wittaker, Ed.) Junk bV Publisher.

Barrat-Segretain, M., & Amoros, C. (1995). Influence of flood timing on the recovery of macrophytes in a former river channel. *Hydrobiologia* (101), 91-101.

Beard, J. (1978). The physiognomic approach. En R. Wittaker (Ed.), *Clasificación of plant communities* (págs. 36-60). Boston: Junk by publishers the Hague.

Bilby, R. (1977). Effects of spate on macrophyte vegetation of a stream pool. *Hidrobiología* (56), 109-112.

Bornette, G., Amoros, C., Castella, C., & Befy, J. (1994). Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhone River channels. *Vegetatio* (110), 171-184.

Braun-Blanquet, J. (1979). *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Madrid: H. Blume.

Brock, M. (1991). Mechanisms for maintaining persistent population of *Myriophyllum variifolium* J. Hooker in a fluctuating shallow Australian lake. *Aquatic Botanical* (39), 211-219.

Brock, M., & Casanova, M. (1997). Planta life at edge of wetlands; ecological responses to wetting and drying patterns. (N. Klomp, & I. Lunt, Edits.) *Frontiers of ecology, Elsevier* (Uk), 181-192.

Bush, M. (1994). Amazonian Speciation: A necessarily Complex Model. *Journal of biogeography* , 21 (1), 5-17.

Cardenas, D., Arias, J., & Lopez, R. (2005). *Árboles y arbustos de la ciudad de Leticia*. (I. d. SINCHI, Ed.) Leticia: Equilatero.

Casanova, M., & Brock, M. (2000). How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* (147), 237-250.

Castellanos, L. (1998). caracterización de algunos elementos del hábitat usado por los delfines *Inia geoffrensis* (Blainville, 1817) y *Sotalia fluviatilis*. *Tesis* . Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Colinvaux, P. (1980). *Introducción a la Ecología* . Mexico: Limusa.

Cowardin, L., Carter, M., Golet, F., & LaRoe, E. (1979). *Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States*. U. S. Washington: Fish and Wildlife Service.

Cuatrecasas, J. (1985). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la academia colombiana de ciencias exactas Físicas y Naturales* , 10 (40), 221-268.

Den-Hartog, C., & Segal, S. (1964). A new classification of the waterplant communities. *Acta Botanica* (13), 367-393.

Duarte, J. & Capador, R. (2006). Entomofauna acuática asociada a *Paspalum repens* (Poaceae) en los lagos y del sistema lagunar de Yahuaraca (Leticia - Amazonas). *Tesis* . Bogotá: Universidad Pedagógica Nacional.

Duivevoorden, J., & Cleef, A. (1994). Amazonian savanna vegetation on the sandstone plateau near Araracuara, Colombia. *Phytocoenologia* (24), 197-232.

Duque, S., Trujillo, C., Huerfano, A., López-Casas, S., & Trujillo, F. (2008). *Plan de Control y manejo de las zonas bajas y sagradas para la conservación del pueblo Ticoya, Daiune, Kikuri, Codi*. Leticia: Universidad Nacional de Colombia sede Amazonía; Fundación Omacha; Corpoamazonia.

Engelhardt, K., & Kadlec, J. (2001). Species traits, species richness and the resilience of wetlands after disturbance. *Aquatic Plant Mgmt.* , 36.

Engle, D., & Melack, J. (1993). Consequence of riverine flooding for seston and periphyton of floating meadows in a Amazon Flood lake. *Limnology and Oceanography* , 38 (7), 706-711.

Esteves. (1998). *Fundamentos de Limnología*. Rio de Janeiro: Interciencia.

Esteves, F., & Barbieri, R. (1983). Dry weight and chemical changes during decomposition of tropical macrophytes in Lobo Reservoir. *Aquat. Bot.* , 285-295.

Esteves, F., & Menezes, C. (1992). Productivity and organic carbon release in a tropical aquatic macrophyte: *Utricularia brevispa* Gribseb. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* .

Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., & Bécares, E. (1999). Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in northwest of Spain. *Hydrobiología* (415), 155-162.

Fernandez-Baca, S. &. (1966). Estudio comparativo de la digestibilidad de los forrajes en ovinos y apacas. *Rev. Fac. Med. Vet.*

Foresberg, B., Araujo-Lima, C., Martinelli, L., Victoria, R., & Bonnasi, J. (1993). Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology* , 74 (3), 643-652.

Foresberg, F. (1967). Clasification of vegetation for general purposes. En G. Peterken (Ed.), *Guide to the check sheet for IBP areas* (págs. 73-120). Oxford: Blackwell Scient.

Ghannoum, O., Siebke, k., Von Caemmerer, S., & Conroy, J. (1998). The photosintesis of young Panicun C4 leaves is not C3 like . *Plant, Cell & Enviroment* , 21 (11), 1123-1131.

Gonzales-Bernáldez, F. (1981). *Ecologia y paisaje*. Madrid: H. Blume.

Gordon, E., & Feo, Y. (2007). Dinámica de crecimiento de Hymenachne amplexicaulis en un humedal herbáceo en el estado de Miranda (Venezuela=. *Acta Botanica Venezuela* , 30 (1), 1-18.

Greig-Smith, P. (1967). *Quantative Plant Ecology* (2nd ed.). Londres: Butter worths.

Greig-Smith, P. (1983). *Quantitative plant ecology* (3 ed.). Berkeley: University of California Press.

Guterres, M., Marmontel, M., Ayub, D., Singer, R., & Singer, R. (2008). *Anatomia e morfologia de plantas aquáticas da Amazonia utilizadas como potencial alimento por peixe-boi Amazonico* (187 ed.). Belem: Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá.

Haffer, J. (1962). *General aspects of the refuge theory. Biological diversification in the tropics.* (G. Prance, Ed.) Columbia University Press.

Harte, J., & Morowitz, H. (1975). Nutrient transit time diversity: a novel measure of ecological organization and stability. *Lawrence Berkeley Laboratory Report* (4441), 8.

Heiser, C. (1974). Totoras, taxonomy and Thor. *Plant Science Bulletin* (20), 22-26.

Henry, C., G. B., & Amoros, C. (1994). Differential effects of floods on the aquatic vegetation of braided channels of the Rhone River. *North Am. Benthol. Soc* (13), 439-467.

Hill, N., Keddy, P., & Wilsheu, I. (1988). A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoirs. *Envir. Magmnt* (22), 723-736.

Holguin. (2002). Estudio preliminar de la ecología alimentaria del manatí (*Trichechus inunguis*) en la zona de Puerto Nariño Amazonas. *Tesis de grado*. Santiago de Cali: Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

Howard-Williams, C. (1975). Seasonal and spacial changes in the composition of the aquatic and semiaquatic vegetation of lake Chilwa, Malawi. *vegetatio* , 30 (1), 33-39.

Jansson, R., Nilsson, C., Dynesius, M., & Andersson, E. (2000). Effects of river regulati3n on river margin vegetation; a comparison of eighth boreal rivers. *Ecol. Applic.* (10), 203-224.

Jim3nez, L. (1994). La comunidad 3ctica presente en la zona de los gramalotes ubicados sobre el margen colombiano del r3o Amazonas . *Tesis* . Bogot3: Universidad Nacional de Colombia.

Junk. (1984). Investigacion on the ecology and producton biology of the "floating-meadows" (*Paspalum echinochloetum*) on the middle Amazon. *Amazoniana* , 449-495.

Junk, W. &. (1985). Physical a chemical properties of Amazanas waters and their relationship with the biota. (G. &. Prance, Ed.) *Amazonia* .

Junk, W. &.-W. (1984). Ecology of aquatic macrophytes in the Amazonia. In: (H. Soili, Ed.) *The amazon limnology and lanscape of mighty tropical river and its basin* , 269-293.

Junk, W. (1986). Aquatic plant of the Amazon system. (B. Davies, & K. Walker, Edits.) *The ecology of River system* , 319-338.

Junk, W. (1970). Investigation on the ecology and production biology of the "floating-meadows" (Paspalum-Eichinochloetum) on the middle Amazon. . *Amazoniana* , 2, 449-495.

Junk, W. (1973). Investigations on the Ecology and production biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinocloetum) on middle Amazon. *Amazoniana* , IV, 9-12.

Junk, W., & Piedade, M. (Diciembre de 1993). Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* , 467-485.

Junk, W., Baley, P., & Sparks, R. (1989). The flood pulse concept in river. Floodplain systems. (D. Dodge, Ed.) *Canadian Special Publication of fisheries and aquatic Sciences* (SCI 106), 10-127.

Kahn, A., Chaudhry, T., Hayes, W., Khoo, C., Hill, L., & Fernandez, R. G. (1998). Physical, chemecal and biological characterization of a steelworks waste site at Port Kembla. *Air Soil Pollut* (104), 389-402.

Kreibich, H., & Kern, J. (3-8 de September de 2000). Studies on the Role of nitrogen fixation in the varzea floodplain forest preliminary results using the ^{15}N natural abundance method. *Biotic and abiotic interaction in soil and sediment summaries of lectures Sección 2* . Engineering, Germany: German - Brazilian workshop on Neotropical Ecosystem.

Li, M. (1993). Leaf photosynthetic nitrogen use of C3 and C4 Species of *Cyperus*. *Photosynthetica* (29), 117:130.

Lin, G., & Ehleringer, J. (1997). Stable Isotope ratio facility for environment research. *Plant Physiology* , 114 (1), 391-394.

Little, E. (1968). The control of water weeds. *Weed Res* (9), 79-105.

Lopez-Casas, S. (2008). Densidad poblacional y clases de tamaño del Pirarucu *Arapaima gigas* (Pisces: Osteoglossidae) en los lagos del sistema de Tarapoto, Amazonia Colombiana. *Tesis de Maestría* . Leticia , Amazonas: Universidad Nacional sede Amazonia.

Lorenzi, H. (1982). *Plantas daninhas do Brasil*. Novo Odessa.

Maltchick, L., De Oliveria, G., Rolon, A. S., & Stenert, C. (2005). Diversity of aquatic macrophyte community in tree shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brasil. *Interciencia* , 30 (3), 166-170.

Maltchik, L., & Pedro, F. (2001). Responses of aquatic macrophytes to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid intermittent stream. *Biotropica* , 33, 566-572.

Margalef, R. (1995). *Ecología* . Barcelona: Omega.

Marlier, G. (1967). Ecological studies on some lakes of the Amazon Valley. *Amazoniana* (1), 91-115.

Medina, E., & Motta, N. (1990). Metabolism and distribution of grasses in tropical flooded savannas in Venezuela. *Journal of tropical Ecology* , 6, 77-89.

Mitchell, J., & Thomas, P. (1972). Ecology of water weeds in the Neotropics. *Thec. papers Hydro* (12) , 50.

Muller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1974). *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: Joh Wiley & Soons.

Naveh, Z., & Liberman, A. (1994). *Landscape ecology. Theory and application* (2nd ed.). Verlag: Springer.

Padilla, A. (2003). *Distribución de macrófitos acuáticos en las zona de Puerto Nariño y su importancia como comederos potenciales del manatí Trichechus inunguis*. Bogota: Tesis Pontificia Universidad Javeriana.

Perés, A. (1990). Drought resistance XXIX: Biological and psysiological aspects of Ipomea aquatica Forsk (Convulvalaceae=. *Tesis* , 135. Montecillo, Mexico: FAO.

Péres-Arbelaes, P. (1986). *Plantas útiles de Colombia* . Madrid: Mininsterio de fomento .

Petr, T. (2000). Interaction between fish and aquatic macrophytes in Inland Waters. *FAO Fisheries Tecnical Paper* (396), 185.

Petry, P., Baley, P., & Markle, F. (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and enviromental gradients in the Amazon river floodplain. *Journal of Fish Biology* (63), 547-579.

Piedade. (1977). Introduçao a teoria da classificaçao. *Interciencia* , 182-185.

Piedade, M. &. (1993). Biomass and primary-production of herbaceous plant

communities in the Amazon floodplain. (S. Netherlands, Ed.) *Hydrobiologia* , 263, 155-162.

Pielou, E. (1969). *Introduction to mathematical ecology*. New York: Wiley Interscience.

Prieto, C., Rangel, O., Rudas, A., & Palacios, P. (1995). Aspectos estructurales y tipos de vegetación de la Isla Mocagua, Rio Amazonas. *Caldasia* , 17 (82-85), 463-480.

Rangel, O. (2008). La vegetación de la región amazonica. En O. Rangel, & O. Rangel (Ed.), *Combia diversidad biotica VII* (Primera ed., Vol. VII, págs. 1-53). Bogotá: ARFO editores e impresores Ltda.

Rapoport, E. (1975). *Aerografía estrategias geograficas de kas especies*. México: Fondo de Cultura Económica.

Rudas, L. (1996). Análisis florístico de la vegetación del parque Amacayacu (Amazonas). *Trabajo de maestria en sistemática* . Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Schmidt-Mumm, U. (1998b). Notas sobre la vegetación acuática de Colombia II: Fisionomía. *Revista de la facultad de ciencias de la Universidad Javeriana* , 1 (3), 85-119.

Schmidt-Mumm, U. (1998a). Notas sobre vegetación acuática de Colombia I: Estructura. *Revista de la facultad de ciencias de la Universidad Javeriana* , 1 (2), 108-121.

Spence, D. (1982). A note on the Eigenfunction expansion for elastic strip. *Siam Journal on Applied Mathematics* , 42 (1), 155-173.

Tapia, N., & Ochoa. (1984). *Pastoreo y pastizales de los Andes del sur de Perú* . Instituto de investigaciones Prom. Agrop.

Tovar, O. (1993). *Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú*. (L. B. Kahn F, Ed.) Lima, Perú: IFEA.

Velasquez, J. (1994). *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela*. Caracas: Universidad Central de Venezuela.

Wetzel, R., & Penhale, P. (1979). Transport of carbon and excretion of dissolved organic carbon by leaves and roots/rhizomes in seagrasses and their epiphytes. *Aquatic Botany (Netherlands)* , 6 (2), 149-158.

Wetzel, R., Rich, P., Miller, M., & Allen, H. (1972). Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in temperate hard water. *Me. Inst. Itl. Hydrobiol.* (29), 185-24.

Whilliams, W., & Lambert, J. (1959). Multivariate methods in plant ecology. *Ecology* (47), 83-101.

Whittaker, R., & Gauch, I. (1973). Evaluation of ordination techniques. Ordination and classification of communities. En W. Junk, *Handbook of vegetation science*. The Hague.