

## RIQUEZA Y COMPOSICIÓN DE LA VEGETACIÓN ACUÁTICA DE ALGUNAS LAGUNAS EN LOS ANDES VENEZOLANOS

### RICHNESS AND COMPOSITION OF AQUATIC VEGETATION OF SOME SMALL LAKES OF THE VENEZUELAN ANDES

*Elizabeth Gordon Colón*

*Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas, Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, A. P. 47058, Caracas 1041-A, Venezuela. E-mail: elizabeth.gordon@ciens.ucv.ve, egordoncolon@gmail.com*

#### RESUMEN

En las lagunas Caparú, Urao, La Rosa, La Victoria, Mucubají y La Negra, situadas entre 870 y 3.563 m de altitud, se recolectaron, en marzo de 1999, muestras de plantas acuáticas y de agua para determinar  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$ , N-total, P-total, el pH y la conductividad del agua. La concentración de cationes y la conductividad fueron más altas en Urao, y menores en Mucubají y la Negra en donde igualmente fueron bajos el P-total y N-total. Un total de 95 especies de macrófitas fueron compiladas para el lapso 1986-1999, distribuidas en cuatro divisiones: Ficofitas o algas superiores (3), Bryophytas (1), Pteridophytas (8) y Espermatofitas (83). Dentro de esta última división se encontraron 37 Dicotiledóneas y 47 Monocotiledóneas. La riqueza total de plantas vasculares por laguna varió desde un mínimo de ocho especies en Caparú, hasta 30 y 39 especies en las lagunas Victoria y Mucubají, respectivamente, y no mostró correlación con la altitud y la superficie de las lagunas. Entre las plantas vasculares, las emergentes fueron dominantes (69 especies), seguidas de las hidrófitas (23 especies) que se relacionaron significativamente con la altitud. La similitud en la composición de especies entre lagunas fue baja, excepto entre Mucubají y la Negra. La diferencia en la composición y riqueza de especies entre lagunas se atribuyeron no solo a la altitud, sino también a la geología, hidrología (clima), morfología del paisaje y a las características fisicoquímicas propias de las lagunas, lo que evidencia un alto recambio en la composición de especies entre estos cuerpos de agua.

**Palabras claves:** plantas acuáticas, riqueza, cuerpos de agua de montañas, Mérida, Venezuela.

#### ABSTRACT

In the small lakes Caparú, Urao, La Rosa, La Victoria, La Negra and Mucubají, located between 870 m and 35630 m asl, aquatic plants and water samples were collected in March 1999 to determine  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$ , N-total, P-total, pH and conductivity of the water. Concentrations of cations and conductivity were highest in Urao, and minors in Mucubají and La Negra, where were also low the P-total and N-total. A total of 95 species of macrophytes were compiled for the period 1986-1999, distributed in four divisions: Phycophyta or higher green algae (3), Bryophyte (1), Pteridophyta (8) and Spermatophyta (83). Within this last division 37 Dicotyledonous and 47 Monocotyledons were found. The total species richness of vascular plants by lagoon varied from a minimum of eight species in Caparú, until 30 and 39 species in the Victoria and Mucubají, respectively, and it showed no correlation with altitude and the size (Area) of the lagoons. In vascular plants, the emergent species (helophytes) were dominant (69 species), followed by the hydrophytes (21 species) that were significantly related with the altitude. The similarity in the species composition between lagoons was low, except between Mucubají and La Negra. The difference in the species composition and richness between the lagoons were attributed not only to the altitude, but also to factors such as geology, hydrology (climate), morphology of the landscape and to the physico-chemical characteristics inherent of the lagoons, which shows a high turnover in the composition species among these bodies of water.

**Key words:** Aquatic plants, richness, mountain water bodies, Mérida, Venezuela

## INTRODUCCIÓN

Una de las características más relevantes del relieve hidrográfico de la Cordillera de Mérida, es la existencia de numerosas lagunas de variado tamaño presentes desde los 800 m hasta más de 4000 m (Brandley *et al.* 1985), que por demás constituyen un elemento vital en la conservación y distribución del recurso agua en la región andina. No obstante de la enorme importancia que tienen estos cuerpos de agua por los bienes y servicios que proveen, es escaso el conocimiento que se tiene sobre la biodiversidad que albergan y su estado de conservación. Los pocos estudios que existen tratan sobre las características morfológicas (Weibezahn *et al.* 1970; Cabrera *et al.* 2006), limnológicas (Weibezahn y Cressa 1979), palinológicas (Salgado-Labouriau 1977, Rull *et al.* 2008) y sedimentológicas (Brandley *et al.* 1985; Weingarten *et al.* 1990). Entre las escasas investigaciones sobre la biota acuática de estos cuerpos de agua se encuentran las relacionadas con las plantas acuáticas (PA) (macrófitas), las que sin embargo, están circunscritas a muy pocas lagunas (Briceño 1980, Morales 1986, Rico *et al.* 1996, Gordon *et al.* 2014).

Las macrófitas acuáticas (Cronk y Fennessy 2001; Sculthorpe 1967), comprenden un grupo diverso que incluye plantas vasculares (Pteridofitas y Espermatofitas), briofitas y macroalgas (Lacoul y Freedman 2006a; Chambers *et al.* 2008; Dhir 2016), y se considera que resumen las cualidades biológicas, químicas, físicas, espaciales y temporales de los ambientes acuáticos (Lacoul y Freedman 2006a), pudiendo ser usadas como especies indicadoras al integrar varios de los atributos vinculados con el estado trófico o salud del ecosistema (Capers *et al.* 2009, Søndergaard *et al.* 2010), aspecto que contribuye al manejo del recurso agua (Ciecierska y Kolada 2014, Penning *et al.* 2008). Asimismo, se ha señalado que las comunidades de plantas acuáticas juegan un papel clave en las emisiones de metano de la atmósfera, bien sea a escala regional como global (Bergström *et al.* 2007; Ortiz-Llorente y Alvarez-Cobelas 2012). En los sistemas montañosos hay cambios físicamente vinculados con el aumento de la altitud, como la disminución de la temperatura y de la superficie disponible para los seres vivos (Körner 2007), que junto a la presencia de factores no asociados con la altitud, como la precipitación, evaporación, geología, horas exposición del sol y

de la intensidad del uso de la tierra (Körner 2007, Chambers *et al.* 2008), determinan un mosaico de condiciones heterogéneas, con un impacto contrastante sobre los patrones de distribución de las especies de flora y fauna, produciéndose cambios en la estructura y composición de las comunidades (Desalegn y Beierkuhnlein 2010), que normalmente se manifiesta en una disminución de la riqueza de especies con la altitud (Rahbek 1995, Jones *et al.* 2003, Bruun *et al.* 2006, Lacoul y Freedman (2006b).

Considerando, como antes se expuso, la importancia que tienen las plantas acuáticas en el funcionamiento y conservación de los ambientes lénticos, y dada la poca información disponible que sobre este componente biótico existe para las lagunas de los Andes de Venezuela, este trabajo tuvo como objetivo efectuar un análisis comparativo de la riqueza y composición de especies de plantas acuáticas en función de la altitud, tamaño y calidad fisicoquímica del agua de algunas lagunas ubicadas en la Cordillera de Mérida, ecosistemas potencialmente susceptibles a los impactos antropogénicos actuales y futuros (Sala *et al.* 2000, Heino *et al.* 2009, Maldonado *et al.* 2012).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Las lagunas estudiadas fueron: Caparú, Urao, La Rosa, La Victoria, Mucubají y La Negra ubicadas a lo largo de un gradiente altitud que se inicia a 870 msnm en Caparú y finaliza a 3.563 msnm en Mucubají. Las lagunas están localizadas dentro de diferentes unidades ecológicas, que siguiendo la clasificación de Ataroff y Sarmiento (2004) son las siguientes: el arbustal espinoso (Urao y Caparú), selva semicaducifolia montana (La Rosa) y el páramo andino (La Victoria, La Negra y Mucubají). La laguna Caparú, con aproximadamente 150 m de largo y 75 m de ancho y área de 11,25 ha (Rico *et al.* 1996), está ubicada a una altitud 870 m, (8° 29' 16" N - 71° 20' O"), entre el margen derecho del río Chama y la carretera la Variante que conduce desde Mérida a El Vigía; este cuerpo de agua se halla en el bolsón semiárido de Lagunillas del estado Mérida. La precipitación media anual es inferior a los 600 mm, y la temperatura media anual cercana a 22,5 °C (Ferrer *et al.* 2005). Sus alrededores los caracteriza una vegetación xerofítica conformada

por cardonales, espinares, así como herbazales palustres (Rico *et al.* 1996).

La laguna Urao, única de agua salada en Venezuela, forma parte del Monumento Natural Laguna de Urao, en el municipio Sucre, capital Lagunillas (8° 30' 46" N, 71° 23' 16" O), al sureste de Mérida. Situada a 1079 msnm, tiene unos 879 m de largo y 270 m de ancho y hasta 5 m en las zonas más profundas (INPARQUES-MARN 1978). Se asienta en una planicie aluvial de la cuenca media del Río Chama, con presencia del mineral urao (Sesquicarbonato de Sodio). Este mineral procede de las aguas subterráneas que alimentan la laguna (Bradley *et al.* 1985), el cual ha tenido distintos usos, entre ellos la elaboración del chimó (Zerpa, 2001). Se localiza en una región montañosa y semidesértica, enmarcada en una zona semixerofítica en la cuenca media del río Chama, con un clima fresco y escasamente lluvioso: 18,0 a 22,9 °C y 300 a 699 mm/año (Silva 2010).

La laguna La Rosa, está ubicada sobre la meseta de Mérida, frente al Museo de Ciencia y Tecnología de la Ciudad de Mérida (08°33'45"N, 71°11'26"O), a una altitud de 1320 m, tiene una superficie de 10.600 m<sup>2</sup>, y una profundidad máxima de 1,5 m. El aporte de agua es de lluvia, y por la infiltración de aguas provenientes de la meseta. El terreno donde está situada tiene pendientes fuertes en dirección Norte – Sur, y una inclinación menor en el sentido Noroeste – Suroeste que dirige la salida del agua hacia el río Chama. El clima de la ciudad de Mérida es subtropical, y va desde fresco y moderadamente lluvioso: 18,0 a 22,9 °C y 1.200 a 1.799 mm/año en la parte baja o sur a una altitud de 1300 m, hasta templado y lluvioso: 13,0 a 17,9 °C y 1.800 a 2.499 mm/año en la parte alta o norte de la ciudad (Silva, 2010).

La laguna Victoria está situada geográficamente a 8°45' -8°50' N y 70°45' -70°50' O, dentro de la unidad ecológica de Páramo, a 3.250 msnm en el Parque Nacional Sierra Nevada, entre la población de Santo Domingo y la Laguna de Mucubají en la Sierra de Santo Domingo en la Cordillera de Mérida en los Andes de Venezuela; de origen glaciar, exorreica, situada en la parte superior del valle de río Santo Domingo (Salgado-Laboriau y Schubert 1977). Tiene una longitud, y ancho máximo de 211 m y 75,9 m, respectivamente, ancho medio de 59,59 m, área de 12.57 ha, con una profundidad máxima de 3,5 m, y media de 1,52 m (Cabrera *et al.* 2006). La laguna retiene muy poca agua, posiblemente por la escasa profundidad relativa,

la presencia de sedimentos ricos en coloides (materia orgánica muy fina) que dan plasticidad a los sedimentos del fondo que permiten un mayor desplazamiento del agua superficial provenientes del afluente que la alimenta y de la cuenca de captación. Debido a la alta tasa de renovación del agua, se considera que la conexión río-laguna, funciona realmente como “un río pozo”, en donde el tiempo de residencia es muy corto (Cabrera *et al.* 2006). El clima de la cuenca se caracteriza por presentar un régimen pluviométrico unimodal, con un precipitación media anual entre 900–1400 mm y temperatura media anual entre 5 – 8 °C (Cabrera *et al.* 2006), por lo que puede ser categorizado entre clima frío y muy frío, y moderadamente lluvioso (Silva 2010).

La laguna Mucubají se encuentra localizada en el Valle de Mucubají, en la Sierra de Santo Domingo de la Cordillera de Mérida, a 3.563 msnm (8° 47'30"N, 70° 48'30" O), dentro de la unidad ecológica Páramo. Tiene 40 ha de superficie (Martínez, 2007), una profundidad media 5,67 m, y máxima de 15,50 m (Lewis y Weibezahn 1976). Es una laguna exorreica, la temperatura de media del agua es de unos 12°C, con una débil estratificación térmica (Lewis y Weibezahn 1976). La Quebrada de Mucubají le aporta entre el 83 y 95% del agua según la temporada y su efluente es una de las cabeceras del río Santo Domingo (Weibezahn *et al.* 1970). Por su parte, la laguna La Negra (8° 45' 55" N, 71° 06' 05" O), ubicada a 3470 msnm, dentro del ambiente Páramo, es igualmente exorreica, de costas abruptas. El principal aporte de agua proviene de la quebrada La Corcovada (Weibezahn *et al.* 1970), que se origina en dos pequeñas lagunas situadas aguas arriba. Su derrame o salida constituye la principal fuente de agua del río Santo Domingo. Esta laguna, está situada en un valle estrecho en forma de “V”, tiene 12 ha de superficie (Martínez, 2007), con profundidades máxima de 23,50 m y media de 15,40 m (Weibezahn *et al.* 1970). La temperatura ambiente varía entre 3,0 y 7,9 °C y la precipitación entre 700 y 1.199 mm/año (Silva 2010).

### Métodos

En el mes de marzo de 1999, que corresponde a la temporada de sequía, se efectuó la medición in situ de varios parámetros fisicoquímicos del agua (pH con un pH-metro portátil digital y conductividad del agua con YSI Modelo N° 55), se capturaron y preservaron muestras de agua para determinar

varios cationes (sodio, magnesio, potasio, calcio), N-total y P-total. La concentración de los cationes fue determinada mediante absorción atómica, y la cantidad total de N y P de acuerdo a la metodología señalada en el Standard Methods (APHA, AWWA – WEF 1992). Al mismo tiempo en la zona litoral de cada laguna se recogieron especímenes botánicos, se describió la vegetación acuática, y se reconocieron las especies más importantes a lo largo de todo el perímetro de ellas.

En el laboratorio las muestras botánicas colectadas se identificaron mediante el uso de bibliografía especializada (Vareschi 1970, Velásquez 1994), la consulta a expertos, y la comparación con el material depositado en el Herbario Nacional (VEN) y en el Herbario del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas (LEPA) del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET) de la Universidad Central de Venezuela (UCV). En este último herbario se depositaron los especímenes botánicos. Los nombres científicos de las especies de plantas se validaron utilizando la bibliografía disponible para tal fin (Hokche *et al.* 2008; Briceño y Morillo 2002, 2006; Briceño 2010), así como la consulta en páginas web, entre otras la colección neotropical del Field Museum (disponible en línea en <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>, <https://en.wikipedia.org/> y la base de datos Trópicos del Missouri Botanical Garden: <http://www.tropicos.org/>). Se efectuó un registro un histórico de la composición y riqueza general de especies de la flora acuática de dichas lagunas compilando la información documentada disponible (Briceño 1980; Morales 1986; Rico *et al.* 1996; Velásquez 1994; Small y Hickey, 2001). Este registro histórico se comparó con la lista de especies obtenidas en este trabajo. Aunque Gaviria (1982) hizo un inventario de las plantas acuáticas de los alrededores de la ciudad de Mérida, esta información no fue considerada dado que no especifica los sitios de recolección de los especímenes botánicos. La clasificación de las plantas por forma de vida se basó en una combinación de las terminologías propuestas por Sculthorpe (1969) y Cook (1990).

### Análisis de Datos

Se usó la prueba de Shapiro-Wilk (1965, cit. Hammer 1999-2015) para comprobar si la distribución de valores de las variables analizadas se ajustaban al Modelo Normal. Las variables medidas fueron las siguientes: altitud, área,

conductividad, pH, concentraciones de cationes mayoritarios: Ca, Mg, K, y Na, P-total, N-total, la riqueza total de especies y la riqueza de los grupos taxonómicos y ecológicos. El pH, el N-total, y el área no mostraron una distribución normal, así como las de riqueza total y la de los grupos mencionados tanto para datos compilados (1986-1999) como los de 1999.

Para comparar la conductividad y composición iónica de las aguas analizadas en el presente estudio contra las mismas variables medidas por Bradley *et al.* (1985), Morales (1986), y Weibgarten *et al.* (1990), para las lagunas Mucubají, La Negra y Urao, se calculó la conductividad catiónica ideal (CIC) o teórica a través de la expresión:  $CIC \text{ (cationes)} (\mu\text{S/cm}) = \sum (C_{\text{cationes}} \times \mu_{\text{cationes}}) + [H^+] \times 1000 \times 349,8$  (Cravotta III 1986), la cual depende de la concentración de las especies catiónicas mayoritarias (Ca, Ma, K, Na), a fin de minimizar los errores de lectura que de este parámetro pudieron haberse realizado en este trabajo.

La correlación entre las variables ambientales mencionadas se estimó mediante el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ). Para evaluar la semejanza ambiental de las lagunas, se realizó un análisis de agrupamiento de las lagunas en función de los valores de las variables ambientales usando la distancia Euclidea, mediante el método de Pares no pesados - Promedio del grupo, también denominado método de la vinculación promedio (Perea 2008), en el cual los grupos son conformados con base a la distancia promedio entre todos los miembros que puedan formarse entre dos grupos a fusionar (Hammer 1999-2015).

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el propósito de evaluar el peso que pueden tener las variables ambientales en la diferenciación de las lagunas. Las unidades de medida de las diferentes variables ambientales fueron expresados en una única unidad de medida ( $N^\circ$  de desviaciones estándar) a través de la expresión:  $Z = (x - \text{media}) / \text{desviación estándar}$  (Bulla 1995).

Con la información sobre las plantas acuáticas registradas en el lapso 1980-1999, y con el inventario de las especies para el año 1999, se determinó la riqueza total de especies ( $N^\circ$  especies/laguna), la de plantas de los grupos taxonómicos y de las formas de vida en las lagunas, con lo cual se proporciona la composición general de las plantas acuáticas. Se evaluó la eventual asociación

entre la altitud y el área de las lagunas mediante el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ). Según Moreno (2001) los índices de similitud son una medida inversa de la diversidad Beta, la cual define el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies de una comunidad a otra, o el cambio o recambio en la composición específica a lo largo de un gradiente ambiental o geográfico (Wilson y Shmida 1984). Esta diversidad puede expresarse como:  $\beta = \gamma(\text{gamma diversidad})/\alpha$  (alfa diversidad), o a través del complemento del Índice Sorensen:  $S=1-2w/(a+b)$ , donde  $a$  y  $b$  es el número de especies en cada comunidad y  $w$  es el número de especies comunes entre ambas comunidades y representa la disimilitud en la composición entre dos comunidades (Whittaker 1972), éste índice fue el utilizado en este trabajo.

Para determinar si existía alguna asociación particular entre las especies de plantas vasculares y las lagunas se hizo un Análisis de Correspondencia (AC) con la información compilada entre 1986 y 1999. En éste análisis, no se incluyeron las especies con un único registro. Para el procesamiento de los datos se empleó el paquete estadístico PAST Ver. 3.10 (Hammer 1999-2015).

## RESULTADOS

### Características fisicoquímicas del agua de las lagunas

Al comparar entre las lagunas la composición fisicoquímica del agua, resalta que el pH varía de casi neutro a alcalino. El valor más alto se registró en laguna de Urao, los valores intermedios y relativamente similares en las lagunas La Rosa y La Victoria, y los menores e igualmente parecidos en las lagunas Caparú, Mucubají y La Negra. En estas últimas lagunas junto a la laguna Urao, el pH del agua mantiene valores cercanos a la neutralidad (Tabla 1). La mayor conductividad del agua la presentó la laguna Urao, seguida de Caparú, la Rosa, la Victoria y los menores valores de conductividad en Mucubají y la Negra (Tabla 1). Morales (1986) reportó para La Negra y Mucubají valores de conductividad de 10 ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) superiores a los hallados en este trabajo. Brandley *et al.* (1985), en una investigación sobre las aguas y los sedimentos de lagunas andinas ubicadas en un gradiente altitudinal, que incluyó a las lagunas La Negra, Mucubají y Urao, objetos del presente estudio, encontraron que la mayor conductividad del agua la presentó la laguna de

Urao y los valores menores fueron registrados en las lagunas de Mucubají y La Negra, pero superiores a los hallados en este trabajo (Tabla 1). Esta diferencia, sobre todo en la laguna de Urao, quizás sea producto de errores sistemáticos de medición, dado que la conductividad eléctrica se correlacionó positivamente con los cationes (a excepción del K), y con el total de cationes con valores del coeficiente de correlación de Spearman superiores a 0,93 (Tabla 2). Sin embargo, la Conductividad Catiónica Ideal (CIC), mostró un ligero incremento desde 1986 a 1999 para Mucubají; en tanto que en la Negra la CIC varió poco en el mismo lapso. Contrariamente, la CIC en Urao aumentó casi 8 veces en el período 1990-1999 (Tabla 1).

Weibgarten *et al.* (1990), plantearon que las grandes discrepancias en las características fisicoquímicas entre las lagunas estudiadas por ellos, se debió a tres factores: 1. Diferencias geológicas en las cuencas donde se hallan, 2. Afectaciones antrópicas, que varían ampliamente entre ellas, y 3. Variación de los factores hidrológicos entre cuencas, debido a los cambios en el volumen de agua, de los que aparentemente dependen las fuertes fluctuaciones en el nivel de las aguas subterráneas, y cuya calidad posiblemente influye en la química del agua de las lagunas.

Con relación a la química del agua, el Ca constituyó el 52%, 46% y 40%, de la composición catiónica en las lagunas Urao, La Rosa, y Mucubají respectivamente; en Urao el Mg representó el 31%; en Caparú el Na configuró el 87%; mientras que el K denotó el 61% del total de cationes en la Victoria. Las concentraciones de Ca, Mg y K dieron más altas en la laguna de Urao, mientras que la de Na fue superior en Caparú. En general, los niveles de estos elementos fueron más bajos en las lagunas Mucubají y La Negra (Tabla 1). Al cotejar las concentraciones de Ca, Mg, Na y K de nuestros resultados con los de Morales (1986) para Mucubají y La Negra, se observa que son relativamente similares, no obstante la distancia entre las fechas de medición y las diferencias en las técnicas de análisis. Este autor determinó para Mucubají promedios de: 0,33 mg/l Ca, 0,24 mg/l Mg, 0,66 mg/l Na y 0,10 mg/l K; y para la Negra, los promedios fueron: 0,62 mg/l Ca, 0,35 mg/l Mg, 1,08 mg/l Na y 1,00 mg/l K. Asimismo, los niveles de estos elementos para Mucubají y La Negra también son parecidos a los hallados por Weingarten *et al.* (1990).

VEGETACIÓN ACUÁTICA DE LAGUNAS ANDINAS EN VENEZUELA

**Tabla 1.** Altitud, área, y propiedades fisoquímicas del agua de algunas lagunas del Edo. Mérida. (CIC: conductividad catiónica ideal).

Variables	Lagunas					
	Caparú	Urao	La Rosa	La Victoria	La Negra	Mucubají
Altitud (m.s.n.m)	810	1.079	1.320	3.250	3.470	3.563
Área (ha)	11,25 <sup>1</sup>	45,50 <sup>2</sup>	10,60 <sup>3</sup>	12,57 <sup>4</sup>	19,10 <sup>5</sup>	43,40 <sup>5</sup>
pH	7,1	9,1	8,5	8,4	7,5	7,4
pH <sup>6</sup>					7,0	7,3
pH <sup>7</sup>		10			7,0	6,7
Conductividad (μS/cm)	140,0	668,0	13,4	4,8	1,6	1,2
Conductividad (μS/cm) <sup>6</sup>					10	10
Conductividad (μS/cm) <sup>7</sup>		1700			10	10
CIC (μS/cm)	531,25	3648,50	62,44	17,94	7,26	5,12
CIC (μS /cm) <sup>6</sup>					7,64	3,67
CIC (μS/cm) <sup>5</sup>		463,20			6,07	4,75
Ca <sup>++</sup> (mg/l)	10,44	580,00	10,24	1,54	1,08	0,46
Mg <sup>++</sup> (mg/l)	9,43	350,00	2,62	0,37	0,30	0,25
Na <sup>+</sup> (mg/l)	202,00	155,00	8,90	1,19	0,74	0,74
K <sup>+</sup> (mg/l)	10,92	28,12	0,55	4,83	0,58	0,55
ΣCationes (mg/l)	232,79	1113,12	22,31	7,93	2,70	2,00
ΣCationes (mg/l) <sup>6</sup>					3,05	1,33
ΣCationes (mg/l) <sup>5</sup>		451,8			2,30	1,80
N-total (mg/l)	2,20	1,20	3,10	1,47	0,05	0,06
P-total (mg/l)	0,02	1,10	0,04	0,02	0,002	0,003

<sup>1</sup>Rico y col., 1996; <sup>2</sup><http://servidor-opsu.tach.ula.ve>; <sup>3</sup>Google Earth; <sup>4</sup>Cabrera y col. 2006; <sup>5</sup>Weibgarten y col., 1990; <sup>6</sup>Morales 1986; <sup>7</sup>Brandley *et al.* 1985.

Las concentraciones de Ca (4,4 mg/l) y Mg (3,4 mg/l) en Urao reportadas por Weibgarten *et al.* (1990), fueron mucho menores a los encontrados en este trabajo. Los altos valores de concentraciones de cationes y consecuentemente en la CIC en esta laguna se explican por la composición de sales de las aguas subterráneas que la alimentan, donde se halla el sesquicarbonato de soda (urao), gaylussita (carbonato de calcio y sodio hidratado [Na<sub>2</sub>Ca (CO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·5H<sub>2</sub>O] (Brandley *et al.* 1985), del cual pueden derivarse compuestos del sodio, tales como: carbonato, bicarbonato, hiposulfito, sulfato y otros, como la soda cáustica (Zerpa 2001). El

aumento significativo de cationes en Urao se puede atribuir a procesos climáticos de la zona, y a la disminución de los caudales de los afluentes a la laguna. Cegarra (2016) mencionó que la acuciante merma de la entrada de agua a través de afluentes que la alimentan, ha conducido a que la misma se esté secando. Después de la laguna Urao, Caparú presentó la mayor abundancia de cationes, principalmente de sodio, que puede explicarse por la característica semiárida y geológica de la zona.

La altitud se correlacionó negativamente con la composición iónica del agua (Tabla 2). La

disminución de la concentración de los diferentes cationes con la altitud, posiblemente esté relacionado con la conformación geológica de los terrenos donde se encuentran asentadas las lagunas; así se tiene que Caparú y Urao están situadas en la parte más árida del estado Mérida; la primera se ubica sobre depósitos aluviales del río Chama, constituidos por arcillas, lutitas, filitas, esquistos y gneises (Rico *et al.* 1996), mientras que la cuenca de drenaje de Urao se halla sobre rocas sedimentarias del Mesozoico (Bradley *et al.* 1985). Ésta conformación geológica cambia a medida que aumenta la elevación, expresándose en un predominio de sedimentos glaciogénicos, derivados principalmente de rocas metamórficas del Paleozoico Superior, incluyendo bandas de gneis, esquistos, y anfibolitas, con frecuentes diques graníticos y vetas de cuarzo (Weibgarten *et al.* 1990). Estos resultados de disminución de los niveles de cationes con la altitud coinciden con lo hallado en diferentes partes del mundo por Bradley *et al.* (1985), Weingarten *et al.* (1990), Jones *et al.* (2003) y Lacoul y Freedman (2006b). Estos últimos autores reportaron que la mayoría de las variables ambientales por ellos estudiadas tenían correlación negativa con la altitud, con muy pocas excepciones, entre las que destaca el tamaño del cuerpo de agua. Heegaard *et al.* (2001) en un intervalo altitudinal menor, hallaron relaciones negativas de la altitud con las concentraciones de iones, de nutrientes y la conductividad, pero no con el área del cuerpo de agua.

Contrariamente a lo planteado por autores como Körner (2007) quién afirmó que existe una relación inversa entre la altitud y el área potencialmente disponible para la colonización y establecimiento de los organismos, en este estudio esta situación no fue observada, puesto que no se encontró correlación significativa entre ambas variables. Este resultado era previsible puesto que las dos lagunas de mayor tamaño se encuentran en los extremos opuestos del gradiente de altitud estudiado. La laguna de Mucubají, la segunda en tamaño está ubicada a gran elevación (3.563msnm), en tanto que la laguna de Urao la de mayor área está localizada a 1.079 msnm, con casi 2500 m de diferencia respecto a Mucubají en cuanto a altitud. Esta discrepancia quizás es resultado de las diferencias en la acción de factores generadores de los procesos geomorfológicos que actuaron sobre el material geológico donde se asientan las lagunas objeto del presente trabajo.

Respecto al N-total, el valor más alto se halló en la laguna La Rosa, seguido de Caparú, La Victoria y Urao. Por su parte, la concentración de P- total fue más alta en la laguna de Urao, seguida de La Rosa, la Victoria y Caparú, las cuales presentaron valores parecidos (Tabla 1). Cabrera *et al.* (2006) hallaron en la laguna Victoria concentraciones de P-total de 0,0355 mg/l y de N- total 0,2488 mg/l, lo que junto con su poca profundidad, les permitió calificarla como una laguna eutrófica. Esta consideración puede establecerse también para las lagunas Urao, La Rosa y Caparú, en las cuales el origen de la eutrofización puede ser consecuencia de actividades antrópicas en las cuencas donde se encuentran. Sin embargo, tomando en cuenta que este trabajo fue un muestreo puntual y considerando al P-total como elemento que define el estado trófico de un sistema (Moreno *et al.* 2010), la lagunas Victoria y Caparú caen en la categoría de mesotróficas, la Rosa como eutrófica, y la de Urao como hipereutrófica.

En la laguna Mucubají las concentraciones de N-total y P-total fueron muy bajas (Tabla 1). Morales (1986) halló para Mucubají un promedio de N-NH de 0,95 mg/l. Weibezahn y Cressa (1979) y Morales (1986) caracterizaron a este cuerpo de agua como oligotrófico, con una producción orgánica baja, debido mayormente a la pobreza de nutrientes de sus aguas, principalmente carbonatos, sulfatos, y algunos cationes, y en menor grado a las bajas temperaturas y bajas irradiaciones causadas por la reflexión de la luz que incide sobre la superficie del agua (Matos y Parra, 1986), así como la alta nubosidad, especialmente en horas de la tarde (Azócar y Monasterio 1980). Por sus características fisicoquímicas, similares a la de Mucubají, la laguna la Negra se considera oligotrófica, con aguas transparentes y fondo aparentemente fangoso. Sin embargo, de acuerdo a los valores límites de P-total, las lagunas Mucubají y la Negra para el momento en el cual se realizó este trabajo se caracterizan más bien como ultraoligotróficas, pues la concentraciones de P-total están por debajo de 0,004 mg/l (Moreno *et al.*, 2010). Morales (1986) en ambas lagunas reportó concentraciones de fósforo por debajo del límite de detección del método (0 mg/l).

El análisis anterior evidencia que las lagunas estudiadas van desde hipereutrófica, eutrófica, mesotrófica hasta oligotróficas. Al respecto, Lacoul y Freedman (2006b), encontraron que los cuerpos de agua a altas elevaciones eran oligotróficos con

VEGETACIÓN ACUÁTICA DE LAGUNAS ANDINAS EN VENEZUELA

**Tabla 2.** Coeficientes de correlación de Spearman ( $r_s$ ) entre las variables ambientales de las lagunas.

	Altitud	Área	Conduc-tividad	pH	$\Sigma$ Cationes	Ca <sup>+2</sup>	Mg <sup>+2</sup>	Na <sup>+1</sup>	K <sup>+1</sup>	N-total	P-total
Altitud	-										
Área	0,31	-									
Conductividad	<b>-0,94<sup>1</sup></b>	-0,09	-								
pH	-0,14	0,20	0,43	-							
$\Sigma$ Cationes	<b>-0,94<sup>1</sup></b>	-0,09	<b>1,00<sup>1</sup></b>	0,43	-						
Ca <sup>+2</sup>	<b>-0,94<sup>1</sup></b>	-0,09	<b>1,00<sup>1</sup></b>	0,43	<b>1,00<sup>1</sup></b>	-					
Mg <sup>+2</sup>	<b>-0,94<sup>1</sup></b>	-0,09	<b>1,00<sup>1</sup></b>	0,43	<b>1,00<sup>1</sup></b>	<b>1,00<sup>1</sup></b>	-				
Na <sup>+1</sup>	<b>-0,99<sup>1</sup></b>	-0,29	<b>0,93<sup>1</sup></b>	0,12	<b>0,93<sup>4</sup></b>	<b>0,93<sup>4</sup></b>	<b>0,93<sup>4</sup></b>	-			
K <sup>+1</sup>	-0,70	0,32	0,75	0,17	0,75	0,75	0,75	0,66	-		
N-total	-0,66	<b>-0,77<sup>2</sup></b>	0,54	0,14	0,54	0,54	0,54	0,70	0,03	-	
P-total	-0,70	-0,09	<b>0,84<sup>3</sup></b>	0,70	<b>0,84<sup>3</sup></b>	<b>0,84<sup>3</sup></b>	<b>0,84<sup>3</sup></b>	0,75	0,49	0,64	-

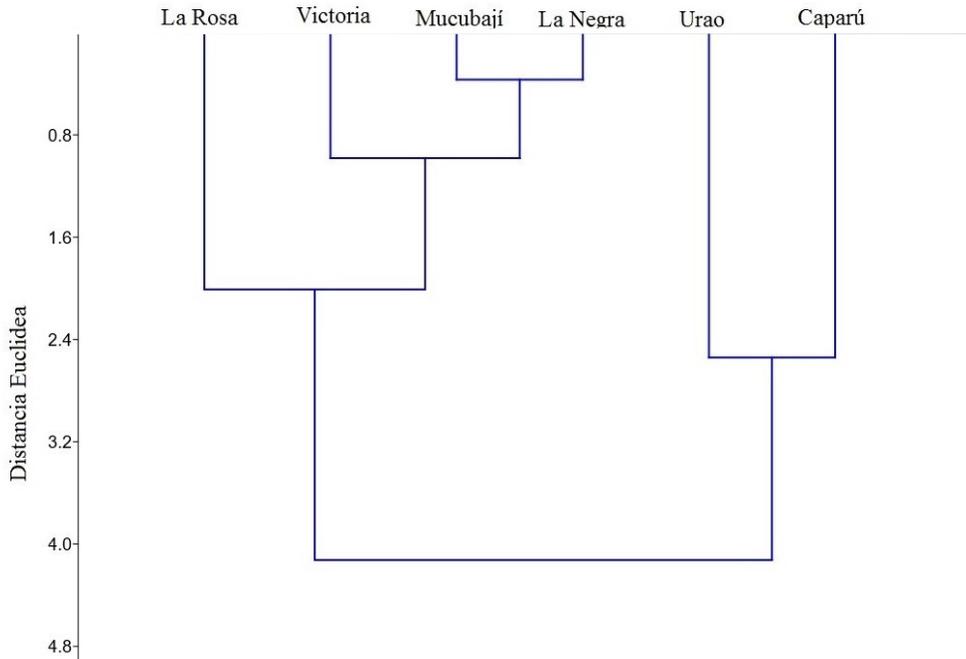
1:  $p < 0,006$ ; 2:  $p < 0, 10$ ; 3:  $p < 0, 05$ ; 4:  $p < 0,02$ . El resto de los valores no son significativos

una productividad aparentemente restringida por el nitrógeno y el fósforo, en tanto que a altitudes bajas eran eutróficos con el nitrógeno como el factor limitante de la productividad. Sin embargo, el N-total sólo se correlacionó negativamente y ligeramente con el área de los cuerpos de agua, en tanto que el P-total se relacionó positivamente con el calcio, magnesio, total de cationes y conductividad (Tabla 2).

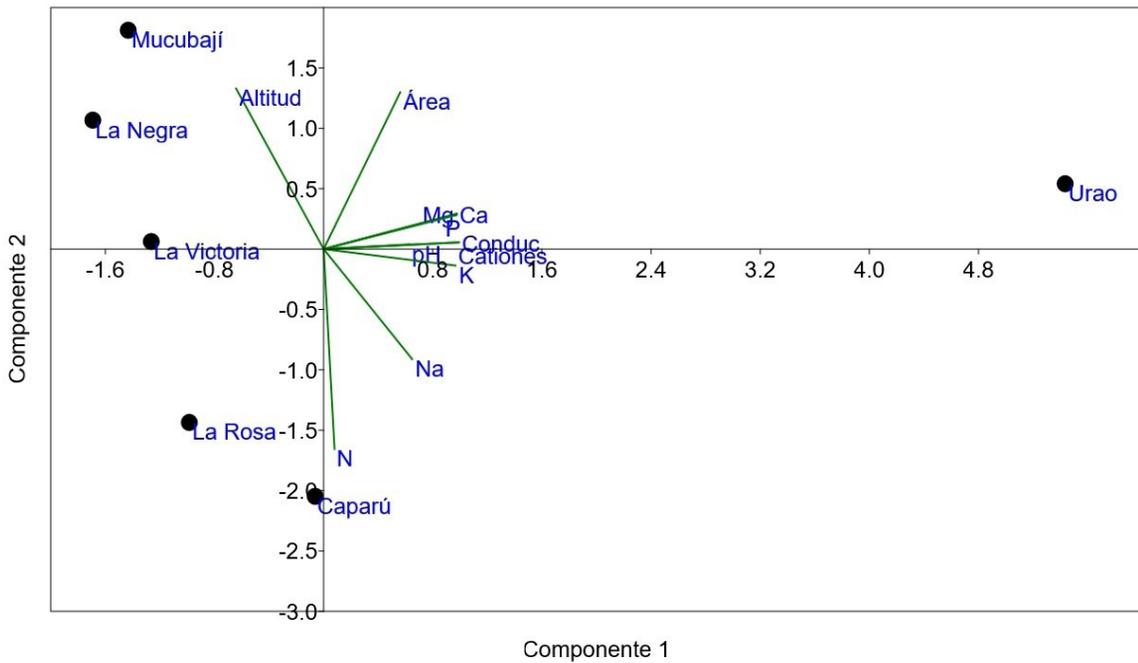
El agrupamiento de las lagunas (Figura 1) en función de las variables ambientales, diferenció claramente dos grupos: uno conformado por las lagunas Urao y Caparú, aunque bastante disimiles entre sí, y el otro grupo muy heterogéneo formado por las lagunas la Negra, Mucubají, la Victoria y la Rosa, dentro del cual destaca el subgrupo de las lagunas de páramo, Mucubají y la Negra, muy similares entre sí.

Con el propósito de ordenar las lagunas en función de algunas variables geográficas y químicas del agua se hizo un análisis de componentes principales (ACP). Los resultados del ACP muestran que los dos primeros componentes incorporan el 87,27% de la varianza del espacio original; el primero con el 67,32% y el segundo con el 19,95% (Figura 2). Se observa que el primer componente está definido por un gradiente creciente de los componentes químicos del agua asociado con la disminución de la altitud. En este gradiente se separa claramente la laguna de Urao, la de menor altitud, de las del páramo. La laguna

de Caparú, aunque con baja altitud, se encuentra en una posición intermedia en este gradiente de condiciones químicas. La secuencia de la concentración cationes, pH y P-total de menor a mayor es: Mucubají, Negra, Victoria, Rosa, Caparú y Urao. Las lagunas de Mucubají y Negra son muy semejantes en cuanto a altitud y las variables fisicoquímicas. El segundo componente está definido por la superficie de las lagunas, la altitud y la concentración de nitrógeno. En el gradiente altitudinal (Figura 2), las lagunas de mayor superficie (Mucubají y Negra) son las que contienen menor concentración de nitrógeno, en tanto que las lagunas de menor superficie (Rosa y Caparú) poseen los valores mayores de nitrógeno, situándose la laguna Victoria en posición intermedia en este gradiente. Por su parte, la laguna de Urao, igualmente se caracteriza por sus altas concentraciones de cationes, nitrógeno y fósforo, y mayor superficie. Con base a los resultados ACP, los grupos definidos en el análisis de agrupamiento, se separan principalmente por la composición química del agua, definida por el primer componente principal que explica la mayor variabilidad entre las lagunas (67%), lo cual refleja las condiciones ambientales locales, posiblemente como resultado del clima y de la constitución mineral de las rocas donde se hallan. La altitud es un factor secundario que junto con el área y el nitrógeno explican sólo el 20% de la variabilidad entre las lagunas.



**Figura 1.** Agrupamiento de lagunas de la Cordillera de Mérida (Venezuela), respecto a algunas variables ambientales (Distancia Euclídea, Pares no pesados - Promedio del grupo).



**Figura 2.** Ordenamiento de las lagunas sobre los dos primeros ejes de un Análisis de los Componentes Principales con relación a las variables ambientales: Altitud; Área; pH; Conductividad; Cationes (Ca, Mg, Na, K);  $\Sigma$ Cationes; N-total; P-total.

### Riqueza y composición general de la vegetación acuática

El anexo 1 muestra la lista de las especies por familia y forma de vida presentes en las lagunas Caparú, Urao, La Rosa, Victoria, Mucubají, y La Negra. Del registro histórico y de los obtenidos en este trabajo se identificaron 95 especies en total, distribuidas en 39 familias (2,53 especies/familia), en los siguientes grupos: Macroalgas, Bryophytas (musgos), Pteridophytas (helechos) y Angiospermas (Dicotiledóneas y Monocotiledóneas). En las algas se hallaron tres especies de la familia Characeae, presentes en las lagunas Urao, La Rosa, La Negra y Mucubají, y en los musgos una especie de *Sphagnum* sp. (*Sphaganaceae*), que se encontró solo en la laguna Victoria (Tabla 4). Muchas especies de *Sphagnum* generalmente habitan en las zonas altas de los Andes tropicales, en turberas asociadas a cuerpos de agua (lagos, lagunas) de origen glacial o valles fluvio-glaciales (Salgado-Labouriau y Schubert 1977, Cuello y Cleef 2009, Couput *et al.* 2013, Rial 2014).

Se registraron 92 especies de plantas vasculares distribuidas en 36 familias (2,56 especies/familia). Las Pteridophytas (Pterido), cuya riqueza de especie mostró tendencia a aumentar con la altitud, tuvieron ocho especies presentes en 5 familias (1,6 especies/familia), las cuales estuvieron ausentes en Urao. En este grupo, la familia Isoëtaceae, representada por un solo género (*Isoëtes*), fue la de mayor riqueza de especies, principalmente en Mucubají y la Negra (Tabla 4), lagunas caracterizadas por aguas transparentes y con bajas concentraciones de cationes y de nutrientes. Las especies acuáticas y anfibias de *Isoëtes*, son típicas de aguas oligotróficas con poca capacidad de amortiguación para los cambios de pH (Hutchinson 1975; Smolders *et al.* 2002), suelos oxidados y con altas concentraciones de CO<sub>2</sub> en los sedimentos como resultado de la actividad microbiana (Chambers *et al.* 2008)), las cuales han ido desapareciendo en Europa y Norte América (Smolders *et al.* 2002, Abeli *et al.* 2014), y en la India (Yadav *et al.* 2015) como consecuencia de la acidificación y eutrofización de las aguas. En razón de su gran sensibilidad a los cambios químicos del agua, las especies de *Isoëtes* pueden ser usadas como indicadoras del estado de conservación de los cuerpos de agua donde crecen y consecuentemente de los efectos de las actividades antropogénicas. Rial *et al.*

(2016) señalaron que la familia Isoetaceae habita en humedales por encima de los 3000 m s.n.m, que se conoce muy poco de la biología y del estado poblacional de sus especies, y que muchas son endémicas en los Andes tropicales, e igualmente plantearon que su sensibilidad a las perturbaciones ambientales las convierte en indicadoras de los cambios climáticos.

Las dicotiledóneas (Dicots) están representadas por 37 especies distribuidas en 14 familias (1,93 especies/familia), con las Asteraceae, las Onagraceae y Scrophulariaceae como las de mayor riqueza de especies (Tabla 4). La media general de especies de Dicots fue 9,17±5,74 por laguna, con la mayor riqueza en Mucubají y la menor en Caparú (Tabla 4). Considerando sólo los datos de 1999, la mayor riqueza se encontró en la Victoria y la menor en Caparú. Las Monocotiledóneas (Monocots) las representan 47 especies, distribuidas en 12 familias (3,92 especies/familia), con las Juncaceae, Poaceae y Cyperaceae como las de mayor riqueza. La media general de especies de Monocots fue 11,17±12,36. El número de especies Monocots tanto para el estudio de 1999, como para el lapso 1986-1999 fue mayor en la Victoria, en la cual también se halló la mayor representación de graminoides (Familias Juncaceae, Poaceae, Cyperaceae, y Typhaceae) (Tabla 4).

La mayoría de las especies vasculares pertenecen a las Monocots. Al respecto, Terneus (2002) en un trabajo de comunidades de plantas acuáticas en lagunas de los páramos al norte y sur del Ecuador, también encontró que las Monocots dominan sobre las Dicots, y lo atribuyó a la capacidad de adaptación de este grupo a ambientes inestables donde son frecuentes los cambios estacionales en la profundidad del agua. Kotze y O'Connor (2000) y Sieben *et al.* 2010) hallaron a través de un gradiente altitudinal en el Sur de África que en los humedales herbáceos dominan las Poaceae y Cyperaceae, particularmente las graminoides. Schmidt-Mumm y Vargas Ríos (2011), encontraron en lagunas del páramo de Chingaza, Colombia, donde las aguas por lo general son oligotróficas, con bajas concentraciones en nutrientes y valores bajos de conductividad, alcalinidad y dureza, situadas en un gradiente de precipitación y altitudes entre 3100 y 3300m.s.n.m, que el mayor número de taxones se encuentra en las familias Poaceae, Cyperaceae, Scrophulariaceae y Asteraceae. Kotze y O'Connor (2000) señalaron que las Poaceae y Cyperaceae

por sus características morfológicas posiblemente actúan como una matriz que posibilita la creación de nichos para otras especies de plantas.

Del total de plantas vasculares, la forma de vida dominante fueron las helófitas o emergentes con 69 especies para los datos recopilados (1986-1999) y 44 especies para el año 1999, siendo la mayoría hierbas perennes, seguidas de las hierbas anuales, y sufrutices. Estas últimas estuvieron

ausentes en Caparú y Mucubají (Tabla 4). La dominancia de especies emergentes o helófitas sobre las hidrófitas puede atribuirse a que estas lagunas tienen una zona litoral poco profunda, cuyos cambios estacionales de la profundidad del agua, facilitan la colonización y establecimiento de dichas especies. Por otra parte, las plantas emergentes están presentes en hábitats parchosos alrededor de lagos y lagunas (Dahlgren y Ehrlén

**Tabla 3.** Número de especies de plantas (spp.) de las familias (flias) con  $\geq 3$  especies por grupo taxonómico y por laguna (Estado Mérida). Los números en paréntesis corresponden al año 1999; los de Caparú, Urao, La Negra y Mucubají a la compilación 1986-1999.

<b>Dicotiledóneas (Magnoliopsida)</b>	<b>Total spp./flias</b>	<b>Caparú</b>	<b>Urao</b>	<b>La Rosa</b>	<b>Victoria</b>	<b>La Negra</b>	<b>Mucubají</b>
Asteraceae	6 (3)	1(1)		(3)	(1)	1	4(1)
Onagraceae	5(4)		(1)	(2)	(1)		1
Scrophulariaceae	5(4)				(3)		2(1)
<b>Nº total familias</b>	<b>19 (12)</b>	<b>2 (1)</b>	<b>4(2)</b>	<b>(5)</b>	<b>(8)</b>	<b>8(4)</b>	<b>13(7)</b>
<b>Nº total spp. Dicots</b>	<b>37(23)</b>	<b>3 (1)</b>	<b>4(2)</b>	<b>(9)</b>	<b>(11)</b>	<b>9(5)</b>	<b>19(9)</b>
<b>Monocotiledóneas (Liliopsida)</b>							
Cyperaceae	17(12)	1(1)	4(1)	(4)	(8)	1 (1)	4(1)
Juncaceae	6(3)		2(-)		(2)	1(1)	3(1)
Poaceae	14(8)	1(1)	3(1)	(2)	(5)	3(1)	6(2)
<b>Nº Graminoides</b>	<b>37(23)</b>	<b>2</b>	<b>9(6)</b>	<b>(6)</b>	<b>(15)</b>	<b>5 (3)</b>	<b>13 (4)</b>
<b>Nº total familias</b>	<b>12(12)</b>	<b>4</b>	<b>8(6)</b>	<b>(6)</b>	<b>(5)</b>	<b>4</b>	<b>5(4)</b>
<b>Nº total spp. Monocots</b>	<b>47(32)</b>	<b>4</b>	<b>14(6)</b>	<b>(10)</b>	<b>(17)</b>	<b>6(4)</b>	<b>16(7)</b>
<b>Pteridophyta (Helechos)</b>							
Isoëtaceae	3 (-)					3 (-)	2(-)
Total familias	5	(1)		(1)	(2)	2	2(1)
<b>Total especies Pteridophyta</b>	<b>8/6</b>	<b>(1)</b>		<b>(1)</b>	<b>(2)</b>	<b>4(-)</b>	<b>3(1)</b>
<b>Bryophytas (Musgos)</b>							
Nº Especies	1				(1)		
<b>Macro-algas</b>							
Nº Familias	1	(1)	(1)	(1)		1(-)	1(-)
Nº Especies	3(2)	(1)	(1)	(1)		1(-)	1(-)
<b>Total general de spp.</b>	<b>95 (64)</b>	<b>9(7)</b>	<b>19(9)</b>	<b>(21)</b>	<b>(31)</b>	<b>20 (9)</b>	<b>39 (17)</b>
<b>Nº Total spp. Vasculares</b>	<b>92(61)</b>	<b>8(6)</b>	<b>18(8)</b>	<b>(20)</b>	<b>(30)</b>	<b>19(9)</b>	<b>38(15)</b>
No. Total Familias Vasculares	36(29)	7(6)	10(8)	(12)	(15)	10(8)	14(12)

VEGETACIÓN ACUÁTICA DE LAGUNAS ANDINAS EN VENEZUELA

**Tabla 4.** Número de especies (spp.) de plantas acuáticas vasculares de acuerdo a la forma de vida en cada una de las lagunas. Los valores en paréntesis refieren al año 1999; los de Caparú, Urao, La Negra y Mucubají a la compilación 1986-1999.

<b>Helófitas o emergentes</b>	<b>Total spp.</b>	<b>Caparú</b>	<b>Urao</b>	<b>La Rosa</b>	<b>Victoria</b>	<b>La Negra</b>	<b>Mucubají</b>
Arbustos	1 (-)						1
Sufrútices	6(6)		(1)	(4)	(1)	1(1)	
Hierbas perennes	54 (32)	6 (4)	13(6)	(7)	(17)	7 (4)	23(6)
Hierbas anuales	8(6)	1 (1)	1	(3)	(3)	2(-)	4(3)
<b>Total spp.</b>	<b>69(44)</b>	<b>7 (5)</b>	<b>15 (7)</b>	<b>(14)</b>	<b>(21)</b>	<b>10(5)</b>	<b>28(9)</b>
<b>Hidrófitas</b>							
Sumergidas	10 (7)	1(1)	1(1)	(2)	(3)	6(1)	5(3)
Flotante libres	5(5)	-	1	(3)	(3)	-	-
Flotante arraigadas	8(5)	-	1(-)	(1)	(3)	4(3)	5(3)
<b>Total spp.</b>	<b>23(17)</b>	<b>(1)</b>	<b>3 (1)</b>	<b>(6)</b>	<b>(9)</b>	<b>9/4</b>	<b>10 (6)</b>
<b>Total general</b>	<b>92(61)</b>	<b>8 (6)</b>	<b>18 (8)</b>	<b>(20)</b>	<b>30</b>	<b>19(9)</b>	<b>38/15</b>

2005). Entre las hidrófitas, las sumergidas fue el grupo con mayor número de especies, seguidas de las flotantes arraigadas, y las flotantes libres que no se registraron en las lagunas Caparú, la Negra y Mucubají. Ramos *et al.* (2013), encontraron en lagunas de alta montaña (3.720 y 3.792 msnm) en Colombia, mayor riqueza de sumergidas, seguidas de las flotantes arraigadas y en menor proporción plantas emergentes. Esto sugiere el desarrollo de diferentes estrategias de los grupos ecológicos (formas de vida) en respuesta al ambiente (Alahuhta 2015). Las plantas emergentes absorben sus nutrientes del suelo y el CO<sub>2</sub> de la atmósfera, y su distribución parece estar afectada por el área del cuerpo de agua, la pendiente de la zona litoral, el tipo y las características fisicoquímicas de los sedimentos, mientras que las sumergidas dependen de la calidad del agua (trasparencia) para captar los nutrientes y el CO<sub>2</sub>, haciéndose más importante el gradiente de profundidad del agua (Spence 1982; Vestergaard & Sand-Jensen 2000; Dar *et al.* 2014).

**Riqueza especies y variables ambientales**

La media general de la riqueza total de plantas vasculares compiladas (1986-1999) fue de 22,17± 10,44, y la del año 1999 fue 15,33±8,94. Ambos promedios son muy diferentes al total de especies registradas en ambos períodos: 92 y 61, respectivamente (Tabla 4). La riqueza total de

especies de plantas vasculares compiladas (1986-1999) alcanzó un mínimo de ocho especies en la laguna Caparú, de 30 especies en la Victoria y 38 especies en Mucubají (Tabla 4). En el año 1999, la riqueza total fue máxima en la Victoria, con un comportamiento parecido a la riqueza del material compilado entre 1986 y 1999, pero menos pronunciado en Urao y Mucubají. Esto muestra la importancia de la frecuencia de muestreo y su incidencia en la riqueza y composición de especies; así para 1999 los datos corresponden al período de sequía, mientras que Morales (1986) para Mucubají y La Negra los recolectó durante un año, lo cual aumentó sensiblemente la riqueza en dichas lagunas. Rahbek (1995, 2005), Lomotino (2001), McCain y Grytnes (2010), discuten ampliamente el efecto del tamaño de la muestra, método de muestreo e intensidad del mismo, la escala de observación (regional o local) y el post-tratamiento de los datos, lo cual puede afectar los resultados sobre las variaciones del número de especies con la elevación. A lo anterior se agrega que con los sitios de muestreo elegidos no se cubre todo el gradiente altitudinal, puesto que entre las lagunas La Rosa (1320 msnm) y la Victoria (3250 msnm) existe una diferencia de 1930 m de altitud, lo que determina que para un extenso tramo en el gradiente de altitud no exista información sobre las plantas acuáticas y por tanto no se puede establecer un patrón confiable

de la distribución de la riqueza con la altitud.

La correlación entre la riqueza total de especies y la altitud con datos compilados (1986-1999) y con los de 1999 no fue significativa (Tabla 5). Las investigaciones sobre los vínculos entre la riqueza de especies con la altitud muestran resultados contrastantes. Jones *et al.* (2003) y Lacoul y Freedman (2006b) reportaron que la riqueza de especies de plantas acuáticas (PA) tenía una relación negativa con la altitud. Rolon y Maltchik (2006) no hallaron concordancia alguna entre la altitud y la riqueza de PA en sistemas lacustres, atribuyéndolo al bajo número de este tipo de ambientes, hecho coincidente con este trabajo, con sólo seis lagunas muestreadas a lo largo de un transecto aproximadamente longitudinal de unos 75 km de largo. Adicionalmente hay que considerar, como se mencionó antes, la importancia de la frecuencia o intensidad de muestreo. La altitud como tal no ejerce influencia directa sobre las plantas (Körner 2007), pero si lo hacen los factores asociados con la altitud como la presión del aire, la temperatura y aquellos que tienen un vínculo más complejo con la altura (superficie disponible, precipitación), que afectan el crecimiento de las plantas a distintas elevaciones (Kessler *et al.* 2012).

De acuerdo a la hipótesis de la diversidad de hábitats el número de especies aumenta con el tamaño del área, debido al incremento en el número de hábitats (heterogeneidad ambiental) (Vestergaard y Sand-Jensen 2000; Rolon y Maltchik 2006). Sin embargo, la riqueza total y sus diferentes componentes no mostraron correlación alguna con el área de las lagunas (Tabla 5), sin ninguna tendencia específica. Rahbek (1995), indicó que los modelos de riqueza de especies no se pueden explicar solamente por la superficie a través de gradientes altitudinales. En este sentido, los resultados sobre la conexión

área-riqueza de especies han sido contradictorios. Weiher y Boylen (1994) reportaron correlaciones positivas y significativas entre la riqueza de especies sumergidas y flotantes y el área del cuerpo de agua. Mientras que Jackson y Charles (1988), no encontraron concordancia entre el área y la riqueza de plantas sumergidas y flotantes. Rolon y Maltchik (2006) notaron en sistemas lacustres que la relación área-riqueza de plantas acuáticas fue débil. Vestergaard y Sand-Jensen (2000) no encontraron relación significativa de la riqueza de sumergidas con el área o la superficie del lago, contrario a lo reportado por Søndergaard *et al.* (2010). Alahuhta *et al.* (2016) hallaron que el tamaño del cuerpo de agua afectaba significativamente la cobertura de plantas emergentes. Por su parte, Jones *et al.* (2003) y Dahlgren y Ehrlén (2005) indicaron que el área y la altitud constituyen los factores ambientales principales relacionados con la riqueza de plantas acuáticas.

El vínculo entre la riqueza de especies con la altitud depende del grupo funcional (metabolismo C3 o C4) (Kotze y O'Connor 2000; Giraldo-Cañas 2010), de la forma de vida o de crecimiento (Sieben *et al.* 2010), o de los grupos taxonómicos (Grytnes *et al.* 2006, Chawla *et al.* 2008). Jackson y Charles (1988) reportaron que la correlación de la riqueza de las plantas emergentes (helófitas) con la altitud fue débil, mientras que con las sumergidas y flotantes arraigadas (juntas) fue significativa y positiva. Wang *et al.* (2002), Bruun *et al.* (2006), Grytnes *et al.* (2006), y Desalegn y Beierkuhnlein (2010) también hallaron que cada grupo ecológico o taxonómico tenían una distribución de la riqueza de especies distinto con la altitud. En este caso, la mayor y menor riqueza de helófitas para los datos compilados (1986-1999) se encontró en las lagunas Caparú, y Mucubají,

**Tabla 5.** Coeficientes de correlación de Spearman ( $r_s$ ) de la riqueza total de especies (spp) vasculares compiladas, y de los grupos ecológicos y taxonómicos respecto a la altitud y tamaño del cuerpo de agua. Los números en paréntesis son del año 1999.

	Nº Total spp.	Nº Dicots	Nº Monos	Nº Total Hidro	Nº Sum	Nº Helo
Altitud	0,75 <sup>1</sup> (0,54)	<b>0,90<sup>2</sup></b> (0,64)	0,49 (0,26)	<b>0,94<sup>3</sup></b> (0,62)	<b>0,93<sup>4</sup></b> (0,59)	0,60 (0,46)
Área	0,14 (-0,26)	0,17 (-0,14)	0,37 (-0,20)	0,26 (-0,26)	0,20 (-0,09)	0,49(-0,20)

1: P<0,11; 2: P< 0,03; 3: P<0,003; 4: P<0,02. Los otros coeficientes no son significativos.

mientras que para 1999 los valores mayores y menores se determinaron en Caparú, y Victoria sin ninguna conexión con la elevación (Tabla 5). Las hidrófitas tienden a aumentar con la altura (Tablas 4), con una correlación significativa y positiva para los datos compilados (Tabla 5). Este resultado coincide con Chappuis *et al.* (2011) en el sentido de que la riqueza de hidrófitas aumenta con la altitud. En este grupo resalta la tendencia del incremento de las especies de plantas sumergidas al aumentar la altitud (Tabla 4), posiblemente por la mayor transparencia del agua (Vestergaard y Sand-Jensen 2000; Ramos *et al.* 2013). Este grupo habita principalmente en cuerpos de agua con características oligo-mesotróficas, casi siempre transparentes, y están ausentes o son menos abundantes en aguas eutrófi–hipertroficadas, debido a la turbidez de las aguas, consecuencia del sombreado producido por el fitoplancton y epifiton. Igualmente, en condiciones ricas en nutrientes la competencia por luz entre el fitoplancton y las sumergidas tiende a limitar el crecimiento de estas últimas con su consecuente eventual desaparición (Spence 1982, Søndergaard *et al.* 2010).

Generalmente se espera que la mayor riqueza de especies se encuentre a niveles intermedios de nutrientes, y debe ser baja a valores altos o muy bajos de ellos; en estos extremos de nutrientes la comunidad está dominada por plantas muy competitivas o por plantas estrés tolerantes, respectivamente (Bornette y Puijalón 2011). La biodiversidad alta a intensidades de perturbaciones ambientales intermedias (*sensu* Grime 1979), asociado con un alto grado de variabilidad temporal en las condiciones ambientales (ej. Sequías estacionales), está en concordancia con el modelo de diversidad (Grime 1979), que en el caso de la diversidad de macrófitas se ha conectado con el estado trófico del ecosistema como un indicador de la intensidad de estrés ambiental, en donde la mayor biodiversidad se da en niveles intermedios de trofia del sistema (Murphy 2002). De acuerdo a Rørslett (1991) la más alta riqueza de especies de PA se presenta en lagos mesotróficos y ligeramente eutróficos. Por su parte, Rolon y Maltchik (2006) concluyeron que el fósforo y el N-nitrato no inciden sobre los valores de riqueza de macrófitas, y lo atribuyeron a la falta de uniformidad en la asignación del estado trófico de los sistemas.

Como se mencionó antes, las lagunas estudiadas van desde hipereutróficas, eutróficas, mesotrófica hasta oligotróficas, de modo que en base a lo antes

expuesto la mayor riqueza debería esperarse en la laguna Victoria. Sin embargo, además de la Victoria, también se halló en Mucubají (laguna oligotrófica) el valor mayor de riqueza de especies con los datos compilados (1986-1999) y con los de 1999. La Victoria por sus características geomorfológicas funciona como “un río pozo” (Cabrera *et al.* 2006), que se originó por el represamiento de una morrena (Salgado-Labouriau y Schubert, 1977), lo que quizás promueve la migración de especies de plantas desde aguas arriba hacia esta “represa natural”, de allí que el factor conectividad con otros cuerpos de agua permiten explicar la elevada riqueza de especies en dicha laguna, tal y como lo señalan Dahlgren y Ehrlén (2005). Así mismo, la fluctuación en el nivel de agua está relacionada con la conectividad, lo cual incrementa la riqueza de especies (Dos Santos y Thomaz 2007).

Por su parte, el incremento en riqueza de la laguna Mucubají, que al igual que la Negra, son cuerpos de agua oligotróficos y transparentes, puede atribuirse a que después de Urao, es la laguna con mayor superficie (Tabla 1), con una zona litoral poco abrupta aproximadamente de unos 12 m de amplitud y una profundidad promedio de 30 cm, lo que quizás proporciona espacios para la colonización y establecimiento de las plantas, principalmente hidrófitas flotantes arraigadas y sumergidas (Tabla 4). Pese a las condiciones ambientales rigurosas imperantes en la mencionada laguna (temperaturas bajas, aguas pobres en nutrientes y en cationes), la tendencia de aumento del número de especies, contrario a lo hallado por otros autores (Jones *et al.* 2003, Bruun *et al.* 2006; Lacoul y Freedman 2006b), indica la importancia de la interrelación entre factores como la morfometría del cuerpo de agua, pendiente de la zona litoral (Weiher y Boylen), tipo y características fisicoquímicas de los sedimentos (Kissoon *et al.* 2013) y del agua (Hutchinson 1975, Jackson y Charles, 1988, Heegard *et al.* 2001, Capers *et al.* 2009), que en conjunto constituyen un complejo gradiente ambiental (Alahuhta 2015). Previamente se señaló que los sitios de muestreo no cubren todo el gradiente altitudinal, no obstante, si consideramos la razón o división del número total de especies (Rahbek 1995, Jørgensen *et al.* 2012) y de sus componentes respecto al área de las lagunas como una expresión de la densidad de especies, se elimina el efecto del tamaño del cuerpo de agua, resultando que después de la Victoria, las lagunas La Rosa y Caparú en términos de superficie tienen

mayor riqueza de especies. Lomolino (2001), propuso que la relación riqueza-área parece una explicación razonable para patrones de gamma diversidad, y no para gradientes en la densidad de especies.

### Composición de especies

Además de las variaciones en la riqueza de especies con la altitud, también hay un cambio cualitativo composicional, como consecuencia del cambio de especies (van Steenis 1984, citado Odland y Birks 1999). Al respecto, la disimilitud ( $\beta$ -diversidad) en la composición de especies entre las lagunas fue alta, excepto entre las lagunas Mucubají y La Negra (Tabla 7); este aumento de la  $\beta$ -diversidad con la elevación es contrario a lo hallado por Desalegn y Beierkuhnlein (2010) quienes reportaron que ésta decrece con la altitud. La alta  $\beta$ -diversidad encontrada en este trabajo sugiere un alto recambio de especies atribuible a las limitaciones de dispersión y colonización de estas plantas, lo que contribuye a que numerosas especies experimentan aislamiento, de modo que las lagunas se comportan como islas. Lomolino (2001), planteó que los hábitats a altas elevaciones están más aislados no solo de otras montañas, sino de otras comunidades dentro de la misma montaña y de las poblaciones humanas, por lo que las tasas de inmigración tienden a declinar.

Sin embargo, algunos autores como Sculthorpe (1967) y Chambers *et al.* (2008) consideran que la distribución de las plantas acuáticas es poco limitada por la dispersión, dado que numerosas especies tienen amplia distribución. La mayoría de estas plantas se caracterizan por la alta reproducción asexual (Sculthorpe, 1967; Hutchinson 1975), con una amplia variedad y abundante producción de

estructuras vegetativas que les permite dispersarse y colonizar localmente (Cronk y Fennessy 2001). La amplia distribución mundial de las plantas acuáticas, tradicionalmente ha sido explicado por la dispersión a larga distancia de semillas, frutos y fragmentos vegetativos por aves migratorias (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975) y actividad humana (Les *et al.* 2003). Gordon (1998), planteó que el síndrome de dispersión por epizocoria o endozocoria posiblemente era eventual. Capers *et al.* (2009), consideró que las plantas acuáticas, aunque producen abundantes fragmentos vegetativos, pocas de ellos pueden alcanzar nuevos lagos por animales (aves) o por actividad humana, de modo que el chance de establecerse y persistir son muy bajos o no existen.

Con base a los planteamientos que se acaban de expresar es de suponer que la  $\beta$ -diversidad alta puede efectivamente atribuirse en limitaciones en la dispersión, evidenciado por la disminución de la frecuencia de aparición de las especies en las lagunas. Así se tienen que del total de especies de plantas vasculares de datos del año 1999 y los compilados (1986-1999), entre 64 y 65% aparecen en una laguna, entre 23 y 27% están presentes en dos lagunas, 10 y 7% se encontraron en tres lagunas, respectivamente. Sólo la especie *Eleocharis stenocarpa* se registró en 4 lagunas, desde La Rosa hasta la laguna La Negra (Anexo 1). Además de las potenciales limitaciones en la dispersión que modulan el alto recambio en la composición de especies, es necesario considerar las causas relacionadas con la geodiversidad ocasionada por procesos geológicos y geomorfológicos, el clima y factores ambientales locales como perturbaciones humanas y las características propias de las lagunas (Desalegn y Beierkuhnlein 2010). Esta

**Tabla 6.** Índice de disimilitud de Sørensen (Diversidad Beta= 1-Índice de Sørensen) entre las lagunas. Valores por encima de la diagonal resultan de los datos compilados y los debajo de la diagonal a los de 1999.

	Caparú	Urao	La Rosa	Victoria	La Negra	Mucubají
Caparú	-	0,85	0,93	1,00	1,00	1,00
Urao	0,71	-	0,84	0,96	1,00	0,93
La Rosa	0,92	0,86	-	0,80	0,89	0,93
Victoria	1,00	0,95	0,80	-	0,67	0,71
La Negra	1,00	1,00	0,86	0,69	-	0,50
Mucubají	1,00	1,00	0,89	0,60	0,42	-

alta variabilidad espacial ( $\beta$ -diversidad) en las comunidades de plantas acuáticas o de macrófitas es una característica muy importante para la conservación de los ecosistemas humedales y sus cuerpos de agua asociados (Rolon *et al.* 2004).

Por otro lado, la temperatura en hábitats acuáticos generalmente fluctúa mucho menos que en ambientes terrestres y aparentemente tiene poca influencia sobre la distribución de las plantas acuáticas (Sculthorpe 1967). Aun así, la temperatura probablemente afecta continuamente el metabolismo de cualquier especie, y puede ejercer una influencia directa en las aguas estancadas o sin flujo, a través de la concentración de oxígeno y suministro de nutrientes. La mayor uniformidad del ambiente térmico en ambientes acuáticos, comparado con el terrestre, quizás es parcialmente responsable de la vasta distribución geográfica de numerosas PAV en todas sus formas de vida, de allí que se sugiere que la temperatura por sí sola no controla la distribución de muchas especies, como lo evidencian su distribución altitudinal y latitudinal. Así por ejemplo, las especies de *Polygonum*, *Eleocharis mutata*, *Eleocharis interstincta* y *Eichhornia crassipes* encontradas en este trabajo en altitudes entre 1079 y 3250, también son características de humedales lacustres y ribereños situados entre los 0 y 100 m.s.n.m en los estados Anzoátegui (Gordon 1998), Monagas (Gordon 2000) y Sucre (Gordon *et al.* 2001). Sin embargo, no todas la PAV despliegan tales extensos intervalos de tolerancia a la temperatura. Así algunas especies que se distribuyen principalmente hacia regiones templadas (Sculthorpe 1967; Velásquez 1994; Galván Villanueva 2002) penetran en los trópicos a altas altitudes, tal como las especies de los géneros *Ranunculus*, *Carex*, *Juncus*. Cabe señalar que el género *Ranunculus* además de Mucubají sólo se encontró en la Victoria y la Negra (Anexo 1), lagunas ubicadas en el Páramo Andino (Ataroff y Sarmiento 2004). Este género, y en general la familia Ranunculaceae, presenta una distribución cosmopolita, pero es más abundante en regiones templadas y subtropicales de ambos hemisferios y en zonas montañosas tropicales del hemisferio sur (Hoot 1991; Diosdado y Pastor 1996).

La Figura 3, muestra la ordenación de las especies de los datos compilados a través del Análisis de Correspondencia sobre los dos primeros ejes; el primero y el segundo con autovalores de 0,75 y 0,40, con porcentaje de variación total de 44%

y 24%, respectivamente, que juntos acumulan el 68% de la variación original. En el cuadrante izquierdo superior, *Typha dominguensis* (Tdo), *Najas marina* (Nma) y *Eclipta prostrata* (Epr) se relacionan con las lagunas Caparú y Urao. *Eichhornia crassipes* (Ecr), *Hydrocotyle umbellata* (Hum) y *Setaria parviflora* (Spa) se vinculan con la Rosa. A partir de la Rosa se observa una secuencia de cambios en la composición de especies, empezando por *Eleocharis interstincta* (Ein), *Lemna perpusilla* (Lpe), *Conyza uliginosa* (Cul), *Werneria pygmaea* (Wpy), *Eleocharis stenocarpa* (Est), que se encuentran entre la Rosa y la Victoria (cuadrante derecho inferior), y finaliza en *Festuca myurus* (Fmy), *Calceolaria mexicana* (Cme), *Isoetes lechleri* (Ile); *Juncus sellowianus* (Jse), *Muehlenbergia erectifolia* (Mer), *Mimulus glabratus* (Mgl), *Montia meridensis* (Mme), *Potamogeton alpinus* (Pal), *Ranunculus flagelliformis* (Rfl), *Ranunculus limoselloides* (Rli), *Elatine fassetiana* (Efa), *Cardamine bonariensis* (Cbo), *Crassula venezuelensis* (Cve), *Callitriche heterophylla* (Che), *Limosella acaule* (Lac), *Juncus sellowianus* (Jse), *Agrostis perennans* (Ape), *Alopecurus aequalis* (Aea), *Equisetum bogotense* (Ebo), *Isoetes karstenii* (Ika), especies asociadas principalmente con Mucubají y La Negra (cuadrante derecho superior), por lo que reflejan un gradiente en la composición de especies desde la laguna la Rosa hasta Mucubají.

### Conclusiones

Apesar de las limitaciones que pudieran presentarse por la baja frecuencia o intensidad de muestreo, que puede no expresar la geodiversidad del área de estudio, pueden establecerse las siguientes consideraciones: Según su trofía, las lagunas estudiadas, van desde hipereutrófica, eutrófica, mesotrófica hasta oligotróficas. Asimismo, la conductividad del agua y la composición iónica del agua determinada por las concentraciones de Ca, Mg, Na y K disminuye con la altitud. La mayor variabilidad entre las lagunas estuvo asociada a la composición química del agua, probablemente como una consecuencia de la acción del clima y de la geología. La altitud, junto con el área y concentración de nitrógeno se constituyeron en factores secundarios en explicar la variabilidad entre las lagunas.

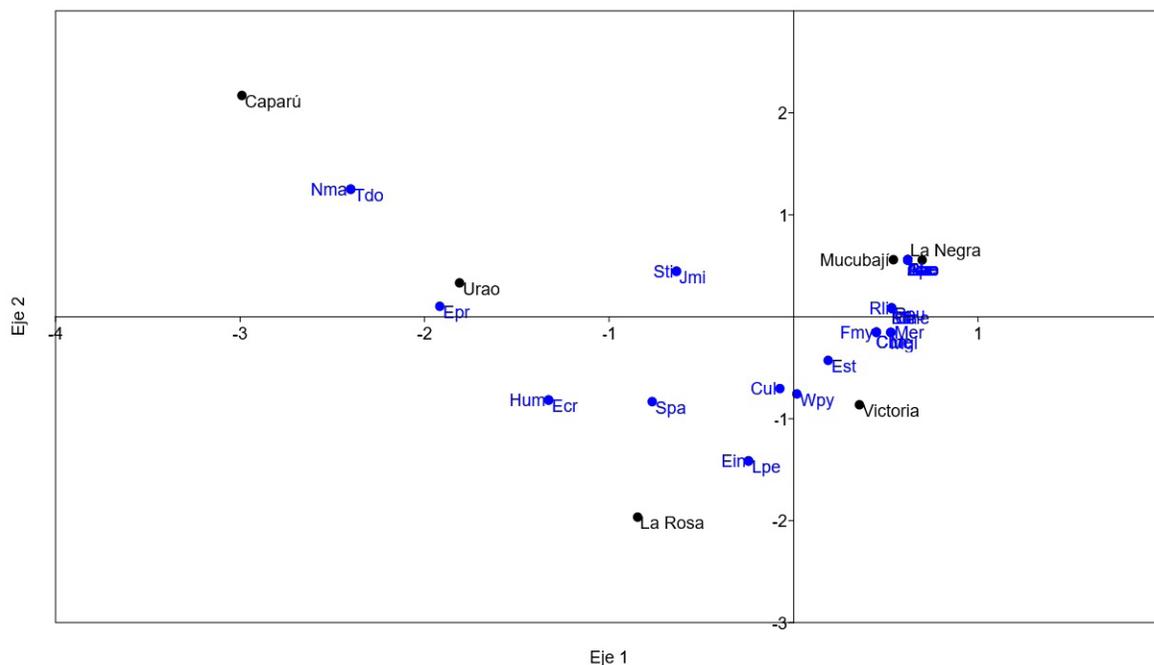
La riqueza total de especies, de helófitas o emergentes y de monocotiledóneas no mostraron relación con la altitud y área de las lagunas. No

obstante, el número de especies de hidrófitas tienden a incrementar con la altura, con una correlación positivamente y significativa.

Se detectó un cambio o recambio en la composición de especies con la altura, dado que la disimilitud ( $\beta$ -diversidad) fue alta, excepto entre las lagunas Mucubají y La Negra. Las discrepancias en la composición y riqueza de especies de plantas acuáticas puede ser el resultado de la heterogeneidad ambiental entre las lagunas, determinadas principalmente por factores locales como el origen de cada laguna (geología), hidrología (clima), morfología y características fisicoquímicas de cada de ellas, a las cuales las especies responden de manera distinta dependiendo de sus capacidades de

adaptación, lo que conduce a un alto recambio de especies en la composición especies, y a diferencias en la distribución bien sea a nivel de especies y/o grupos biológicos y ecológicos con la altitud.

Las zonas montañosas han sido consideradas centrales para explicar teorías o hipótesis, como las relaciones especies-área, o los gradientes de diversidad, fenómenos de extinción y de dispersión. A raíz de los Cambios Climáticos globales cobra relevancia interrogantes sobre cómo éstos afectaran los patrones de distribución de la riqueza, y la extinción de especies a nivel local o regional, y cómo incidirán en la conservación de la biodiversidad de los sistemas dulceacuícolas en ambientes montañosos.



**Figura 3.** Ordenación de las especies de plantas acuáticas mediante un Análisis de Correspondencia en las lagunas muestreadas. Sólo se incluyeron las especies presentes en dos o más lagunas. Los símbolos representan la abreviación del nombre de las especies. *Najas marina* (Nma); *Typha dominguensis* (Tdo); *Eclipta prostrata* (Epr). *Sisyrinchium tinctorium* (Sti); *Juncus microcephalus* (Jmi); *Hydrocotyle umbellata* (Hum); *Eichhornia crassipes* (Ecr); *Setaria parviflora* (Spa); *Eleocharis interstincta* (Ein); *Lemna perpusilla* (Lpe); *Conyza uliginosa* (Cul); *Werneria pygmaea* (Wpy); *Eleocharis stenocarpa* (Est); *Festuca myurus* (Fmy); *Calceolaria mexicana* (Cme); *Isoetes lechleri* (Ile); *Juncus sellowianus* (Jse); *Muehlenbergia erectifolia* (Mer); *Mimulus glabratus* (Mgl); *Montia meridensis* (Mme); *Potamogeton alpinus* (Pal); *Ranunculus flagelliformis* (Rfl); *Ranunculus limoselloides* (Rli); *Elatine fassetiana* (Efa); *Cardamine bonariensis* (Cbo); *Crassula venezuelensis* (Cve); *Callitriche heterophylla* (Che); *Limosella acaule* (Lac); *Juncus sellowianus* (Jse); *Agrostis perennans* (Ape); *Alopecurus aequalis* (Aea); *Equisetum bogotense* (Ebo); *Isoetes karstenii* (Ika).

**AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Samuel Segnini por tomarse su tiempo para revisar exhaustiva y críticamente este manuscrito, por sus recomendaciones para el procesamiento de los datos, y por sus valiosos comentarios y sugerencias a la versión final de este trabajo. Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento al Proyecto: *Diversidad de Flora y Fauna en Parques Nacionales*. A la Dra. Claudia Cressa y la Dra. Cruz Salazar, amigas y colegas, con quienes compartí la aventura de llevar a cabo el proyecto mencionado. A la Dras. Máyida El Souki y Lourdes Suarez-Villasmil por sus orientaciones en los análisis estadísticos.

**LITERATURA CITADA**

Abeli, T., S. Orsenigo, N. M. G. Ardenghi, E.C.H.E.T. Lucassen y A.J. P. Smolders. 2014. Hydrochemical characterization of a stand of the threatened endemic *Isoetes malinverniana*. *American Fern Journal* 103(4):241–244

Alahuhta, J., J. Hjort, H. Tukiainen. 2016. Importance of spatial scale in structuring emergent lake vegetation across environmental gradients and scales: GIS-based approach. *Ecological Indicators* 60:1164–1172.

Alahuhta J. 2015. Geographic patterns of lake macrophyte communities and species richness at regional scale. *Journal of Vegetation Science* 26 (3): 564–575.

APHA, AWWA - WEF. 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18th ed. American Public Health Association, Washington DC.

Ataroff, M. y L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp: 10-26, en E. La Marca y P. Soriano (ed.): *Reptiles de los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS, Mérida, Venezuela.

Bergström, I., S. Mäkelä, P. Kankaala y P. Kortelainen. 2007. Methane efflux from littoral vegetation stands of southern boreal lakes: An upscaled regional estimate. *Atmospheric Environment* 41: 339–351.

Bradley, R.S., R. F. Yuretich, M. L. Salgado-Labouriau, B. Weingarten. 1985. Late Quaternary paleoenvironmental reconstruction

using lake sediments from the Venezuelan Andes: preliminary results. *Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie*, Band 21: 97–106.

Bornette, G. y S. Puijalon. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Science* 73:1–14

Briceño, B. 2010. Familias Cyperaceae, Juncaceae, Potamogetonaceae, Xyridaceae. Pp: 449-483, 521-531; 713-717, en Morillo, G., B. Briceño y J. F. Silva (ed.): *Botánica y Ecología de las Monocotiledóneas de los Páramos de Venezuela*. Vol. II. Universidad de los Andes, ICAE, DRCLAS, IAI, PDVSA, GEF, UNEP.

Briceño, B. 1980. Estudio taxonómico y morfológico de las espermatofitas de la Laguna de Urao (Resumen). <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=GREYLIT.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=018465>. [Consulta: 20/06/2014].

Briceño, B. y G. Morillo. 2006. Catálogo de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte II. Monocotiledóneas (Liliopsida). *Acta Botanica Venezuelica* 29 (1): 89-134.

Briceño, B. y G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botanica Venezuelica* 25 (2): 1-46.

Bruun, H.H., J. Moen, R. Virtanen, J.A. Grytnes, L. Oksanen y A. Angerbjorn. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17: 37–46.

Bulla L. 1995. El Análisis de los Componentes Principales en Ecología. Trabajo de Ascenso a Titular, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 244p.

Cabrera, M. I., C. L. Bello, M. G. Atencio. 2006. Análisis morfométrico de la laguna Victoria, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 57 (3): 93-98.

Capers, R., S. Selsky y G. J. Bugbee. 2009. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55: 952–966.

Cegarra G. 2016. Se muere, se seca la laguna de urao. <http://fronteradigital.com.ve/se-muerte-se-seca-la-laguna-urao/> [Consulta: 20/06/2016]

Chambers, P. A., P. Lacoul, K. J. Murphy y S. M. Thomaz. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 9–26.

- Chawla, A., S. Rajkumar, K. N. Singh, B. Lal y R. D. Singh. 2008. Plant Species diversity along an altitudinal gradient of Bhabha Valley in Western Himalaya. *Journal of Mountain Science* 5: 157–177
- Chappuis, E., E. Ballesteros y E. Gacia. 2011. Aquatic macrophytes and vegetation in the Mediterranean area of Catalonia: patterns across an altitudinal gradient. *Phytocoenologia* 41 (1): 35–44.
- Ciecierska, H. y A. Kolada. 2014. ESMI: a macrophyte index for assessing the ecological status of lakes. *Monitoring & Environmental Analysis* 186: 5501–5517
- Cook, C. D. K. 1990. *Aquatic Plant Book*. SPB Academic Pub., La Haya.
- Couput, P., M. Fernanda y L. V. Yelitz. 2013. Briofitos del sistema de turberas altoandinas de Mifafi, Parque Nacional Sierra de la Culata, Venezuela. *Cryptogamie, Bryologie* 34 (1): 1-11.
- Cravotta III, C.A. 1986. Spatial and temporal variations of ground-water chemistry in the vicinity of carbonate-hosted zinc-lead occurrences, Sinking Valley, Blair County, Pennsylvania. Master of Science Thesis. Department of Geosciences, The Pennsylvania State University, 405 p.
- Cronk, J. K y M. S. Fennessy 2001. *Wetland Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publisher, New York.
- Cuello, A. N. L. y A. M. Cleef. 2009. The páramo vegetation of Ramal de Guaramacal, Trujillo State, Venezuela. 2. Azonal vegetation. *Phytocoenologia* 39 (4): 389–409.
- Dahlgren, J. P. y J. Ehrlén. 2005. Distribution patterns of vascular plants in lakes – the role of metapopulation dynamics. *Ecography* 28 (1): 49-58.
- Dar, N.A, A. K. Pandit, B.A. Ganai. 2014. Factors affecting the distribution patterns of aquatic macrophytes. *Limnological Review* 14 (2): 75-81
- Desalegn, W. y C. Beierkuhnlein. 2010. Plant species and growth form richness along altitudinal gradients in the southwest Ethiopian highlands. *Journal of Vegetation Science* 21: 617–626
- Diosdado, J. C. y J. E. Pastor. 1996. Consideraciones citotaxonómicas del género *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) en la Península Ibérica. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 54: 166-178
- Dos Santos, A. M. y S. M. Thomaz. 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32: 177–190.
- Ferrer, C., J. Laffaille y J. C. Rincón. 2005. Evidencias de la formación y ruptura de una presa natural en la cuenca media del río Chama (Andes centrales venezolanos): limitaciones de los catálogos históricos. *Revista Geográfica Venezolana*, Número especial: 69-92.
- Galván Villanueva, R. 2002. *Juncaceae*, Fascículo 104. 41 pp, en J. Rzedowski (ed.): *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán, México. <http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/resumeness/FLOBA/Flora%20104-Juncaceae.pdf>. [Consulta: 09/06/2014].
- Gaviria, J. C. 1982. Plantas acuáticas de los alrededores de la ciudad de Mérida. Trabajo Especial de Grado de la Licenciatura en Biología. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 147 p.
- Giraldo-Cañas, D. 2010. Distribución e invasión de gramíneas C3 y C4 (*Poaceae*) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia. *Caldasia* 32(1):65-86
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, New York.
- Gordon, E. 1998. Seed characteristics of plants species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany* 60: 417-431.
- Gordon, E. 2000. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas de humedales herbáceos lacustrinos en Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 48: 25-42.
- Gordon, E., G. Colonnello y A. Rial. 2014. Lagunas altoandinas profundas. En: Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Eds). XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela). pp: 173-177. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia
- Gordon, E., C. Peña, C. Rodríguez, J. G. Rodríguez y L. Delgado 2001. Caracterización de la vegetación en un humedal herbáceo oligohalino (Sabanas de Venturine, Sucre, Venezuela). *Acta Biologica Venezuelica* 21: 41-49
- Grytnes, J. A., E. Heegaard y P. G. Ihlen. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecologica* 29: 241–246.
- Hammer, Ø. 1999-2015. PAST (Paleontological STatistics) Version 3.10. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.

## VEGETACIÓN ACUÁTICA DE LAGUNAS ANDINAS EN VENEZUELA

- Hammer, Ø. 1999-2015. PAST Ver. 3.10, Reference manual. Natural History Museum, University of Oslo, Noruega. 248pp.
- Heegaard, E., H. H. Birks, C. E. Gibson, S. J. Smith y S. Wolfe-Murphy. 2001. Species–environmental relationships of aquatic macrophytes in Northern Ireland. *Aquatic Botany* 70: 175–223.
- Heino, J., R. Virkkala, H. Toivonen. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biol. Rev.* 84: 39–54.
- Hokche, O., P.E. Berry y O. Huber. (ed.). 2008. Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela. FIBV Dr. Tobías Lásser, Fonacit, NSF, Caracas, Venezuela
- Hoot, S. B. 1991. Phylogeny of Ranunculaceae based on epidermal microcharacters and macromorphology. *Systematic Botany* 16: 741-755.
- Hutchinson, G.E., 1975. A Treatise on Limnology: Limnological Botany, Vol. 3. Wiley, New York, 660 pp.
- INPARQUES- MARNR. 1978. Parques Nacionales y Monumentos Naturales de Venezuela. Omnia, Madrid. 192 pp.
- Jackson, T. y D. F. Charles. 1988. Aquatic macrophytes in Adirondack (New York) lakes: patterns of species composition in relation to environment. *Canadian Journal Botany* 66: 1449- 1460.
- Jones, J. I., W. Li y S. C. Maberly. 2003. Area, altitude and aquatic plant diversity. *Ecography* 26: 411–420.
- Jørgensen, P. M., C. Ulloa Ulloa, B. León, S. León-Yáñez, S. G. Beck, M. Nee, J. L. Zarucchi, M. Celis, R. Bernal, y R. Gradstein. 2012. Patrones regionales de diversidad y endemismo en las plantas vasculares. Cap. 13: 221-233, en. S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, H. Tiessen (ed.): Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales. Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE), Paris, 426 pp. [http://www.iai.int/wp-content/uploads/2014/06/libro\\_completo.pdf](http://www.iai.int/wp-content/uploads/2014/06/libro_completo.pdf)
- Kessler, M., J-A Grytnes, S. R. P. Halloy, J. Kluge, T. Krömer, B. León, M. J. Macía, y K. R. Young. 2012. Gradientes de diversidad vegetal: patrones y procesos locales. Cap. 14: 236-249, en. S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, H. Tiessen (ed.): Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales. Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE), Paris, 426 pp. [http://www.iai.int/wp-content/uploads/2014/06/libro\\_completo.pdf](http://www.iai.int/wp-content/uploads/2014/06/libro_completo.pdf)
- Kissoon, L.T.T., D. L. Jacob, M. A. Hanson, B. R. Herwig, S. E. Bowe y M. L. Otte. 2013. Macrophytes in shallow lakes: relationships with water, sediment and watershed characteristics. *Aquatic Botany* 109: 39-48.
- Körner, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (11): 569-574
- Kotze, D. C. y T. G.O’Connor. 2000. Vegetation variation within and among palustrine wetlands along an altitudinal gradient in KwaZulu-Natal, South Africa. *Plant Ecology* 146: 77–96.
- Lacoul, P. y B. Freedman. 2006a. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Review* 14: 89–136
- Lacoul, P. y B. Freedman. 2006b. Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient. *Aquatic Botany* 84: 3–16.
- Lewis, W. M. y F. H. Weibezahn. 1976. Chemistry, energy flow and community structure in some Venezuelan fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie Suppl.* 50: 157-207.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10: 3–13
- Maldonado, M., J. A. Maldonado-Ocampo, H. Ortega, A. C. Encalada, F. M. Carvajal-Vallejos, J. F. Rivadeneira, F. Acosta, D. Jacobsen, Á. Crespo, y C. A. Rivera-Rondón. 2012. Diversidad en los sistemas acuáticos. Cap. 20: 325-347, en. S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, H. Tiessen (ed.): Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales. 2011. Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE), Paris, 426 pp. [http://www.iai.int/wp-content/uploads/2014/06/libro\\_completo.pdf](http://www.iai.int/wp-content/uploads/2014/06/libro_completo.pdf)
- Martínez, M. 2007. Venezuela: informe anual. Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2006. [en línea], en A. J. Lesterhuis y D.E. Blanco (ed.): El Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2006: Una herramienta para la conservación. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina. <http://wetlandslac.40fingers.eu/Portals/4/Venezuela%20informe%202006%20EDITADO.pdf>. [Consulta: 29/08/2014].

- Matos, M. L. y Parra, O. 1986. Ficoflora de lagos altoandinos: Desmidiaceas de la laguna Mucubají, Mérida, Venezuela. *Gayana Botanica* 43:111/147.
- McCain, C. M. y J.-A. Grytnes. 2010. Elevational gradients in species richness. 10 pp., in R. Jonsson (ed.): *Encyclopedia of Life Sciences-Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- Morales, L. 1986. Las lagunas Mucubají y Negra su flora macrofítica acuática y algunos aspectos limnológicos. Trabajo Especial de Grado de la Licenciatura en Biología. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Los Andes. Mérida, Venezuela. 142 p.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. CYTED- ORCYT – UNESCO- SEA, Zaragoza, España. 84 pp.
- Moreno, D. P., J. Quintero y A. López. 2010. Métodos para identificar, diagnosticar y evaluar el grado de eutrofia. *ContactoS* 78: 25–33.
- Murphy, K. J. 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquatic Botany* 73: 287–324.
- Nsor, C. A. 2015. Determinants of aquatic plant community structure, diversity and distribution in wetlands of Northern Region (Ghana). *Global Journal of Science Frontier Research: C Biological Science* 15 (1): 31-41.
- Odland, A. y H. J. B. Birks. 1999. The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography* 22: 548-566.
- Ortiz-Llorente M.J. & M. Alvarez-Cobelas. 2012. Comparison of biogenic methane emissions from unmanaged estuaries, lakes, oceans, rivers and wetlands. *Atmospheric Environment* 59: 328-337
- Penning, W. E., B. Dudley, M. Mjelde, S. Hellsten, J. Hanganu, A. Kolada, M. van den Berg, S. Poikane, G. Phillips, N. Willby y F. Ecke. 2008. Using aquatic macrophyte community indices to define the ecological status of European lakes. *Aquatic Ecology* 42: 253–264
- Perea, J. (2008). Análisis cluster, Curso de Postgrado en Herramientas Estadísticas Avanzadas. Universidad de Córdoba, Universidad Nacional de la Pampa. [http://www.uco.es/zootecniaygestion/img/pictorex/09\\_13\\_25\\_session\\_8.pdf](http://www.uco.es/zootecniaygestion/img/pictorex/09_13_25_session_8.pdf). [Consulta: 20/01/2016].
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224–239
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 182: 200-205.
- Rial, B. A., E. Terneus, B. León y M. F. Tognelli. 2016. Estado de conservación y distribución de las plantas acuáticas. Cap. 6. Pp: 87-101. En: Tognelli, M.F., Lasso, C.A., Bota-Sierra, C.A., Jiménez-Segura, L.F. y Cox, N.A. (Editores), *Estado de Conservación y Distribución de la Biodiversidad de Agua Dulce en los Andes Tropicales*. Gland, Suiza, Cambridge, UK y Arlington, USA: UICN. xii + 199 pp.
- Ramos, M. C., N. M. Cárdenas-Avella y Y. Herrera Martínez. 2013. Caracterización de la comunidad de macrófitas acuáticas en lagunas del Páramo de La Rusia (Boyacá-Colombia). *Revista Ciencia en Desarrollo* 4 (2): 73-82
- Rico, R., L. E. Rodríguez P., R. Pérez y A. Valero. 1996. Mapa y análisis de la vegetación xerófila de las lagunas de Caparú, cuenca media del río Chama, Estado Mérida. *Plántula* 1: 83-94.
- Rolon, A. S. y L. Maltchik. 2006. Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil. *Hydrobiologia* 556:221–231
- Rørslett, B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. *Aquatic Botany* 39: 173-193
- Rull, V., J. A. López-Sáez, T. Vegas-Vilarrúbia. 2008. Contribution of non-pollen palynomorphs to the paleolimnological study of a high-altitude Andean lake (Laguna Verde Alta, Venezuela). *Journal Paleolimnology* 40: 399–411
- Sala, O. E., F. S. Chapin III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, D. H. Wall. 2000. *Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100*. *Science* 287: 1770-1774.
- Salgado-Labouriau, M.L. y C. Schubert. 1977. Pollen analysis of a peat bog from Laguna Victoria (Venezuelan Andes). (Análisis polínico de una turbera de la Laguna Victoria (Andes venezolanos). *Acta Científica Venezolana* 28(5): 328-332.
- Schmidt-Mumm, U. y O. Vargas Ríos. 2012. Comunidades vegetales de las transiciones terrestre-acuáticas del páramo de Chingaza, Colombia. *Revista de Biología Tropical (Int. J.*

- Trop. Biol. ISSN-0034-7744) 60 (1): 35-64
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London. 610p.
- Sieben, E. J. J., C. D. Morris, D. C. Kotze, y A. M. Muasya. 2010. Changes in plant form and function across altitudinal and wetness gradients in the wetlands of the Maloti-Drakensberg, South Africa. *Plant Ecology* 207:107-119.
- Silva, L. G. A. 2010. Tipos y subtipos climáticos de Venezuela. Trabajo de Ascenso a Titular, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela de Geografía, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Small, R. L. y R. J. Hickey. 2001. Systematics of the Northern Andean Isoetes karstenii Complex. *American Fern Journal* 91(2):41-69.
- Smolders, A. J. P., E. C. H. E. T. Lucassen y J. G. M. Roelofs. 2002. The isoetid environment: biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany* 73: 325-350
- Søndergaard, M., L. S. Johansson, T. L. Lauridsen, T. B. Jørgensen, L. Liboriussen y E. Jeppesen. 2010. Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology* 55: 893-908.
- Spence, D. H. N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12: 37-125
- Terneus, E. 2002. Comunidades de plantas acuáticas en lagunas de los páramos del norte y sur del Ecuador. *Caldasia* 24(2): 379-391.
- Vareschi, W. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 429 pp.
- Velásquez, J. 1994. *Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 942 pp.
- Vestergaard, O. y K. Sand-Jensen. 2000. Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2022-2031.
- Wang, G., G. Zhou, L. Yang and Z. Li. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology* 165: 169-181.
- Weibezañ, F., J. M. Volcán, A. González y F. Reyes. 1970. Estudio morfométrico e hidrográfico de dos lagunas de los Andes Venezolanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 28: 446-455.
- Weibezañ, F. y C. Cressa. 1979. Limnología de las lagunas Parameras (Resumen). pp. 161-162, en M. L. Salgado - Laboriau (ed.): *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO, Caracas.
- Weibgarten, B., R. F. Yuretich, R. S. Bradley y M. L. Salgado-Labouriau. 1990. Characteristics of sediments in an altitudinal sequence of lakes in the Venezuelan Andes: Climatic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 3 (2/3): 113-124.
- Weiher, E. y C.W. Boylen. 1994. Patterns and prediction of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity of aquatic plants in Adirondack (New York) lakes. *Canadian Journal of Botany* 72: 1797-1804.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3): 213-251.
- Wilson, M.V. y A. Shmida. 1984. Measuring Beta diversity with presence-absence data. *Journal Ecology* 72(3): 1055-1062.
- Yadav, B. B., S. K. Singh, N. K. Dubey, S. K. Shukla, y G. K. Srivastava. 2015. Hydrochemical characterization of some stands of Isoetes dixitei in India. *Taiwania* 60 (2): 63-70.
- Zerpa, J. A. 2001. El monumento natural Laguna de Urao: Entre lo histórico y lo turístico. Presente y Pasado. *Revista de Historia* 11/12, Misceláneas: 173-182.

---

Recibido 13 de abril de 2016; revisado 31 de enero de 2017; aceptado 27 de febrero de 2017

Anexo

Lista de especies presentes en las lagunas:

Caparú; Urao; La Rosa; Victoria, Mucubají y la Negra en la Cordillera de Mérida, Venezuela.

Leyenda: Ar. arbusto; E: emergente o helófito; P: Perenne; A: Anual; S: sufrútice. Su: sumergida; FL: Flotante libre; FA: Flotante arraigada. Fre: Frecuencia.

DICOTILEDONEAS	Símbolo	Forma de vida	Caparú	Urao	La Rosa	Victoria	Mucubají	La Negra	Fre
<b>Apiaceae</b> (Umbeliferaceae)									
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urban.	Caq	EP, rastrera				x			1
<i>Hydrocotyle umbellata</i> L.	Hum	EP, rastrera		x					2
<b>Asteraceae</b>									
<i>Bidens triplinervia</i> Kunth	Bpl	EP, rastrera					x <sup>3</sup>		1
<i>Conyza uliginosa</i> Cuatr.	Cul	S			x			x	2
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	Epr	EA	x						2
<i>Hypochaeris echegarayi</i> Hieron	Eec	EP					x <sup>3</sup>		1
<i>Oritrophium nevadense</i> (Wedd.) Cuatrec.	One	EP, arrositada					x <sup>3</sup>		1
<i>Werneria pygmaea</i> Gill ex. Hook	Wpy	EA, arrositada			x		x		3
<b>Boraginaceae</b>									
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	Ham	EP o A, rastrera			x <sup>1</sup>				1
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	Hcu	EP o A, rastrera			x <sup>1</sup>				1
<b>Brassicaceae</b>									
<i>Cardamine bonariensis</i> Pers	Cbo	EA					x	x <sup>3</sup>	1
<b>Callitrichaceae</b>									
<i>Callitriche heterophylla</i> Pursh.	Cma	Su o FA, P o A					x		1
<b>Ceratophyllaceae</b>									
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cde	Su flotante			x				1
<b>Clusiaceae</b>									
<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth	Hju	Ar, H.					x <sup>3</sup>		1
<b>Crassulaceae</b>									
<i>Crassula venezuelensis</i> (Steyserm.) M. Bywater & Wickens	Cve	FA					x <sup>3</sup>	x <sup>3</sup>	2
<b>Elatinaceae</b>									
<i>Elatine fassettiana</i> Steyermark	Efa	Su arraigada					x	x <sup>3</sup>	2
<b>Geraniaceae</b>									
<i>Geranium diffusum</i> Kunth	Gdi							x <sup>3</sup>	1
<b>Lentibulariaceae</b>									
<i>Utricularia</i> sp.	Usp	Su flotante							1
<i>Utricularia amethystina</i> St. Hil. & Girard	Uam	EP geófito					x <sup>2</sup>		1
<b>Nymphaeaceae</b>									
<i>Nymphaea ampla</i> D. C.	Nam	FA					x <sup>2</sup>		1

**Continuación. Lista de especies presentes en las lagunas:  
Caparú; Urao; La Rosa; Victoria, Mucubají y la Negra en la Cordillera de Mérida, Venezuela.**

Legenda: Ar: arbusto; E: emergente o helófito; P: Perenne; A: Anual; S: sufrutice. Su: sumergida; FL: Flotante libre; FA: Flotante arraigada. Fre: Frecuencia.

DICOTILEDONEAS	Símbolo	Forma de vida	Caparú	Urao	La Rosa	Victoria	Mucubají	La Negra	Fre
<b>Onagraceae</b>									
<i>Epilobium meridense</i> Hausskn.	Eme	EP					x <sup>3</sup>		1
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G. Don) Exell.	Lhy	S		x					1
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven	Loc	S			x				1
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven	Lpe	FA			x				1
<i>Ludwigia peruviana</i> (L.) Raven.	Lup	S				x			1
<b>Plantaginaceae</b>									
<i>Plantago australis</i> Lam.	Pau	HP					x <sup>3</sup>		1
<b>Polygonaceae</b>									
<i>Polygonum punctatum</i> Ell.	Ppu	S			x				1
<i>Polygonum acuminatum</i> H. B. K.	Pac	S			x				1
<b>Portulacaceae</b>									
<i>Montia meridensis</i> Fiedt.	Mme	EP				x	x	x	3
<b>Ranunculaceae</b>									
<i>Ranunculus flagelliformis</i> Smith.	Rfl	FA, semi S				x	x	x	3
<i>Ranunculus limoselloides</i> Turcz.	Rli	FA, semi S				x	x	x	3
<i>Ranunculus nubigenus</i> Kunth ex DC	Rnu	FA, semi S					x <sup>3</sup>		1
<b>Rubiaceae</b>									
<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce		EP, rastrera					x <sup>3</sup>		1
<b>Scrophulariaceae</b>									
<i>Benjamina reflexa</i> (Benth.) D'Arcy	Bre	FA				x			1
<i>Calceolaria mexicana</i> Benth. subsp. <i>mexicana</i> Molau.	Cme	EA				x	x		2
<i>Limosella acaule</i> Ses. & Moc.	Lac	FA					x	x	2
<i>Mimulus glabratus</i> H.B.K.	Mgl	EA, estolomifera				x		x <sup>3</sup>	1

**Continuación. Lista de especies presentes en las lagunas:  
Caparú; Urao; La Rosa; Victoria, Mucubají y la Negra en la Cordillera de Mérida, Venezuela.**

Legenda: Ar. arbusto; E: emergente o helófito; P: Perenne; A: Anual; S: sufrútice. Su: sumergida; FL: Flotante libre; FA: Flotante arraigada. Fre: Frecuencia.

MONOCOTILEDONEAS	Símbolo	Forma de vida	Caparú	Urao	La Rosa	Victoria	Mucubají	La Negra	Fre
<b>Commelinaceae</b>									
<i>Murdannia nudiflora</i> (L.) Brenan	Mnu	EA, postrada			x				1
<b>Cyperaceae</b>									
<i>Carex acutata</i> Boott.	Cac	EP, rizomatosa,				x			1
<i>Carex albo-lutenses</i> Schweinitz	Cal	EP, rizomatosa					x <sup>3</sup>		1
<i>Carex amicta</i> Boott	Cam	EP, rizomatosa					x <sup>3</sup>		1
<i>Carex bonplandii</i> Kunth.	Cbo	EP, rizomatosa				x	x <sup>3</sup>		1
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam	Cer	EP, rizomatosa		x <sup>2</sup>					1
<i>Cyperus papyrus</i> L.	Cpa	EP, rizomatosa,			x				1
<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	Csu	EP, rizomatosa			x				1
<i>Eleocharis acicularis</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Eac	EP, rizomatosa				x			1
<i>Eleocharis geniculata</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Ege	EP, rizomatosa	x						1
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl.) R. & S.	Ein	EP, rizomatosa			x	x			2
<i>Eleocharis minima</i> Kunth.	Emi	EP, cespitosa				x			1
<i>Eleocharis mutata</i> (L.) R. & S.	Emu	EP, rizomatosa		x					1
<i>Eleocharis obtusa</i> (Willd) Schult	Eob	EA, cespitosa		x <sup>2</sup>					1
<i>Eleocharis stenocarpa</i> Svenson	Est	EP, rizomatosa			x	x	x	x	4
<i>Rhynchospora macrochaete</i> Steud.	Rma	EP, rizomatosa				x			1
<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeckele	Rne	EP, rizomatosa		x <sup>2</sup>					1
<i>Schoenoplectus americanus</i> (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller	Sam	EP, rizomatosa				x			1
<b>Hydrocharitaceae</b>									
<i>Elodea canadensis</i> Rich.	Eca	Su flotante			x				1
<b>Iridaceae</b>									
<i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav.	Smi	EA					x <sup>3</sup>		1
<i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth	Sti	EP		x			x <sup>3</sup>		1

**Continuación. Lista de especies presentes en las lagunas:  
Caparú; Urao; La Rosa; Victoria, Mucubají y la Negra en la Cordillera de Mérida, Venezuela.**

Leyenda: Ar: arbusto; E: emergente o helófito; P: Perenne; A: Anual; S: sufrútice. Su: sumergida; FL: Flotante libre; FA: Flotante arraigada. Fre: Frecuencia.

<b>MONOCOTILEDONEAS</b>	<b>Símbolo</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Caparú</b>	<b>Urao</b>	<b>La Rosa</b>	<b>Victoria</b>	<b>Mucubají</b>	<b>La Negra</b>	<b>Fre</b>
<b>Juncaceae</b>									
<i>Juncus bufonius</i> L.	Jbu	EP, rizomatosa				x			1
<i>Juncus dichotomus</i> Ell.	Jdi	EP, rizomatosa		x <sup>2</sup>					1
<i>Juncus ecuadoriensis</i> Balslev							x <sup>3</sup>		1
<i>Juncus marginatus</i> Rostk.	Jma	EP, rizomatosa				x			1
<i>Juncus microcephalus</i> H.B.K.	Jmi	EP, rizomatosa		x <sup>2</sup>			x <sup>3</sup>		1
<i>Juncus sellowianus</i> Kunth.	Jse	EP, rizomatosa					x	x	2
<b>Lemnaceae</b>									
<i>Lemna perpusilla</i> Torrex.	Lpe	FL			x				2
<b>Najadaceae</b>									
<i>Najas marina</i> L.	Nma	Su, libre	x	x					2
<b>Poaceae</b>									
<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc.	Abr	EP	x						1
<i>Agrostis perennans</i> (Walter) Tuck.	Ape	EP					x <sup>3</sup>	x <sup>3</sup>	1
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol	Aae	EP					x <sup>3</sup>	x <sup>3</sup>	1
<i>Anthoxanthum davidsei</i> (R. W.Pohl) Veldkamp	Ada	EP					x <sup>3</sup>		1
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Dsp	EP		x <sup>2</sup>					1
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv.	Ecr	EP			x				1
<i>Festuca myurus</i> L.	Fmy	EP				x	x		1
<i>Hyparrhenia hirta</i> Stapf.	Hhi	EP				x			1
<i>Muehlenbergia erectifolia</i> Swall	Mer	EP				x		x	2
<i>Paspalidium geminatum</i> Stapf.	Pge	EP		x <sup>2</sup>					2
<i>Paspalum plicatum</i> Michx.	Ppl	EP					x		1
<i>Polypogon interruptus</i> HBK	Sin	EP				x			1
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	Set	EP		x	x				3
<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitchc.	Tir	EP					x <sup>3</sup>		1

**Continuación. Lista de especies presentes en las lagunas:  
Caparú; Urao; La Rosa; Victoria, Mucubají y la Negra en la Cordillera de Mérida, Venezuela.**

Leyenda: Ar: arbusto; E: emergente o helófito; P: Perenne; A: Anual; S: sufrútice. Su: sumergida; FL: Flotante libre; FA: Flotante arraigada. Fre: Frecuencia.

MONOCOTILEDONEAS	Símbolo	Forma de vida	Caparú	Urao	La Rosa	Victoria	Mucubají	La Negra	Fre
<b>Pontederiaceae</b>									
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms.	Ecr	FL		x <sup>2</sup>	x				2
<b>Potamogetonaceae</b>									
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	Pal	Su, flotante				x	x	x	3
<b>Typhaceae</b>									
<i>Typha domingensis</i> Pers.	Tdo	EP	x	x					2
<b>Xyridaceae</b>									
<i>Xyris acutifolia</i> Malme	Xac	EP, cespitosa	x						1
<b>PTERIDOPHYTAS (HELECHOS)</b>									
<b>Azollaceae</b>									
<i>Azolla caroliniana</i> Willd.	Aca	FL			x				1
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Afi	FL				x			1
<b>Equisetaceae</b>									
<i>Equisetum bogotense</i> H.B.K.	Ebo	EP					x	x <sup>3</sup>	1
<b>Isoëtaceae</b>									
<i>Isoetes karstenii</i> A. Braun var. <i>karstenii</i>	Ika	Su arraigada					x <sup>4</sup>	x <sup>4</sup>	2
<i>Isoetes precocia</i> R.L. Small and Hickey	Ipr	Su arraigada						x <sup>4</sup>	1
<i>Isoetes lechleri</i> Mett.	Ian	Su arraigada					x <sup>3</sup>	x <sup>3</sup>	1
<b>Polyodiaceae</b>									
<i>Acrostichum aureum</i> L.	Aau	EP	x						1
<b>Salviniaceae</b>									
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Sau	FL				x			1
<b>BRYOPHYTAS (MUSGOS)</b>									
<b>Sphagnaceae</b>									
<i>Sphagnum</i> sp.	Sph	Musgo higrófilo				x			1
<b>MACRO-ALGAS</b>									
<b>Characeae</b>									
<i>Chara</i> sp.	Cha	Macro-alga	x		x				1
<i>Nitella furcata</i> (Roxburgh ex Bruzelius) C. Agardh	Nfu	Macro-alga					x <sup>3</sup>	x <sup>3</sup>	
<i>Nitella</i> sp.	Nit	Macro-alga		x					1