

RELACIONES PLANCTON - VEGETACIÓN EN HUMEDALES CONTINENTALES DE VENEZUELA

Rubén Torres^{1*}, Evelyn Zoppi de Roa¹, Elizabeth Gordon²,
Federico González¹ y Laura Delgado³

¹Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos (Plancton), Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. ²Laboratorio de Plantas Acuáticas, Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. ³Laboratorio de Ecología de Sistemas, Centro de Ecología Aplicada, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. *ruben.torres@ciens.ucv.ve

RESUMEN

Los humedales constituyen ecosistemas importantes para el plancton como fuentes de alimentación, refugios y sitios reproductivos. Se realizan estudios planctónicos en humedales de la península de Paria, Mantecal y lagunas de inundación del río Orinoco, con el fin de conocer las variaciones de sus abundancias en función de la vegetación acuática y grupos fitoplanctónicos y zooplanctónicos (con énfasis en copépodos) dominantes. Los humedales de Paria son relevantes por su heterogeneidad ambiental, con especies herbáceas y leñosas (manglares), y repercusión en salud pública. Las sabanas de Mantecal están sometidas a inundaciones periódicas, lo que determina una dinámica cambiante en las comunidades planctónicas y asociaciones a diferentes plantas. Las lagunas de inundación del Orinoco constituyen reservas de plancton en sequía, cuyas especies invaden el cauce principal durante lluvia. El fitoplancton de Paria está principalmente constituido por cianobacterias (sequía) y diatomeas (lluvia), estos mismos grupos dominan en lagunas de inundación del Orinoco, mientras Mantecal tiene una abundancia característica de clorofitas. La importancia ecosanitaria de los copépodos de Paria radica en especies de los géneros *Mesocyclops* y *Microcyclops*, depredadores de estadios iniciales de *Anopheles aquasalis*. Por otra parte, en Mantecal y lagunas de inundación destacan los rotíferos. La distribución espacial de las especies vegetales en zonas y gradientes genera asociaciones positivas entre plancton y vegetación, tales como hábitats y criaderos. En otros casos, las plantas originan ambientes tóxicos por condiciones abióticas extremas y liberación de sustancias metabólicas.

Palabras clave: plantas acuáticas, fitoplancton, zooplancton.

Relationship plankton - vegetation in inland wetlands from Venezuela

Abstract

Wetlands are important ecosystems for plankton as sources of food, refuge and breeding sites. We are planktonic studies conducted in wetlands from peninsula of Paria, Mantecal, and floodplain lagoons of the Orinoco River, in order to meet variations in their abundances as a function of aquatic vegetation and dominant groups of phytoplankton and zooplankton (with emphasis on copepods). Wetlands of Paria are relevant for its environmental heterogeneity with herbaceous and woody species (mangroves), and impact on public health. Mantecal savannas are subject to periodic flooding, which determines the changing dynamics in planktonic communities and associations at different plants. The Orinoco floodplain lagoons are reservoirs of plankton in drought, whose species invade the mainstem during rain. The phytoplankton of Paria is mainly composed of

Recibido: marzo 2014

Aceptado: febrero 2015

Compilación del Simposio *Humedales: Diversidad, Procesos y Sociedad - Mérida, Venezuela 2013*.

Cyanobacteria (drought) and diatoms (rain), these same groups dominate in the Orinoco floodplains lagoons, while Mantecal has a characteristic abundance of Chlorophyta. The importance of copepods of Paria lies in species of the Genera *Mesocyclops* and *Microcyclops*, predators on *Anopheles aquasalis* early stages. On the other hand, in Mantecal and floodplain lagoons highlights rotifers. The spatial distribution of plant species in areas and gradients generates positive associations between plankton and vegetation, such as habitat and breeding. In other cases, the plants originate toxic environments for extreme abiotic conditions and release of metabolic substances.

Keywords: aquatic macrophytes, phytoplankton, zooplankton.

INTRODUCCIÓN

Los humedales son extensiones de marismas, pantanos, turberas y aguas de régimen natural o artificial, permanente o temporal, léntico o lótico, y dulces, salobres o salinas (Convención Ramsar, 1971), los cuales se encuentran en todos los continentes excepto el Antártico y en un espectro amplio de climas, desde los trópicos hasta la tundra polar (Mitsch y Gosselink, 2000). Los humedales con vegetación litoral (ambientes lacustres y riparinos), y particularmente los humedales herbáceos, cubiertos parcial o totalmente con vegetación emergente, constituyen ecosistemas con una productividad primaria alta e hidroperíodos de gran relevancia en los procesos biogeoquímicos del planeta. Esto determina su carácter ecológico, pues funcionan como fuentes, sumideros y transformadores de materia orgánica (Mitsch y Gosselink, 2000). Las plantas emergentes son relevantes en las dinámicas ecológicas de los humedales por su dominancia y estructura vegetativa, sus partes sumergidas estabilizan sedimentos y las aéreas amortiguan la fuerza de corrientes y vientos, lo que evita en buena medida el arrastre de vegetación flotante y pequeños animales asociados a ellas (Voigts, 1976; Hamilton *y col.*, 1990; Vásquez y Rey, 1992).

El plancton (palabra de origen griego que significa “errante”) es una comunidad pelágica integrada por seres microscópicos y macroscópicos endebles sujetos al movimiento de las corrientes, los cuales poseen una relevancia notable en los ecosistemas acuáticos. El estudio del plancton, como componente fundamental de la biota acuática, genera aportes importantes para dichos ambientes, en especial a la calidad y potencial de aprovechamiento del recurso hídrico, puesto que facilita el conocimiento de los cambios ecológicos a los cuales se somete (Zoppi de Roa y Michelangeli, 1981). La composición de especies en el plancton es una cualidad característica de cualquier cuerpo de agua, y esto es resultado de las condiciones bióticas y abióticas particulares del entorno. En este sentido, los humedales con presencia de vegetación acuática constituyen, en forma específica, fuentes de alimentación, sitios reproductivos y refugios para comunidades planctónicas (Mitsch y Gosselink, 2000).

Venezuela se caracteriza por poseer una gran variedad de ecosistemas húmedos, debido a su ubicación geográfica y formación geológica. Entre estos ambientes, se destacan tres regiones húmedas importantes en el país. Al nororiente se ubican los humedales de la península de Paria, los que muestran una gran heterogeneidad y relevancia ecológica-sanitaria. Estos ecosistemas incluyen varios tipos de hábitats caracterizados por diferentes conjuntos de especies de plantas herbáceas y leñosas (manglares). Hacia el sur del país se encuentra una gran zona de anegación conformada por lagunas de inundación del río Orinoco, las cuales poseen diferentes características fisicoquímicas y bióticas, siendo grandes reservas de flora y fauna acuáticas durante sequía, que en lluvias recolonizan el cauce principal del Orinoco, cuando su caudal incrementa y se restablece conexión con el sistema lagunar. Finalmente, hacia el suroccidente del territorio nacional se describen llanuras muy extensas, entre ellas los llanos inundables de Mantecal (Edo. Apure), que se encuentran entre los humedales continentales más grandes e importantes de Suramérica (Dugan, 1993; Iriondo, 2004). Estas sabanas se caracterizan por tener un régimen de inundación periódica anual, en donde las condiciones edáficas, pluviométricas y de relieve generan una formación típica de *graminetum* con ausencia de un estrato leñoso (González-Jiménez y Escobar, 1976). Sin embargo, los Módulos de Mantecal poseen un sistema de diques que mantienen la permanencia del agua todo el año, como consecuencia de esto la vegetación herbácea constituye pasto fresco continuo para el ganado.

Los estudios planctónicos en humedales de la península de Paria son pocos. Ortiz (2000) caracterizó el zooplancton asociado a dos humedales criaderos del vector de la malaria *Anopheles aquasalis* Curry (Insecta: Diptera), estableciendo relaciones con las variables abióticas y la vegetación de manglar. Zoppi de Roa y col. (2002) trabajaron con copépodos ciclopoideos asociados al hábitat de *An. aquasalis*. Torres (2003) hizo un estudio en un humedal herbáceo, donde confirmó la existencia de relaciones estrechas entre plantas emergentes y el zooplancton. Pernía y col. (2007) establecieron en experimentos *ex situ* la depredación de estadios iniciales de larvas de *An. aquasalis* por dos especies de copépodos del género *Mesocyclops*. García-Angarita (2008) estudió el plancton de algunos humedales dulceacuícolas de la región.

En varias zonas de la cuenca del río Orinoco, que incluyen al Bajo Caroní, Caura, Orinoco Medio y Bajo, tanto en el canal principal como en lagunas de inundación adyacentes, se han realizado diferentes estudios del plancton. Entre esas contribuciones se encuentran las publicaciones sobre fitoplancton de Blanco y Sánchez (1984; 1986); Delgado y col. (2003); Delgado y Sánchez (2005). En lo que respecta al zooplancton se citan los trabajos de Vásquez (1984a y 1984b); Vásquez y Sánchez (1984); Rey y Vásquez (1988); Vásquez y Rey (1989 y 1992); Hamilton y col. (1990); Vásquez y Rey (1992); Godoy y Reverol (2005); Reverol y col.

(2008), entre otros. Blanco-Belmonte (1990), hizo una de las primeras contribuciones al conocimiento de la fauna de invertebrados asociados a las raíces sumergidas de diferentes macrofitas acuáticas (*Eichhornia crassipes*, *Paspalum repens*, *Salvinia* sp., etc.) en lagunas de inundación del Orinoco.

Las sabanas inundables de Mantecal cuentan con estudios ecológicos escasos sobre plancton. Los trabajos que se han realizado son principalmente taxonómicos en fitoplancton (Taramona, 1981) y zooplancton (Michelangelli *y col.*, 1980; Zoppi de Roa y Michelangelli, 1981; Zoppi de Roa *y col.*, 1985; Jiménez y Zoppi de Roa, 1987; Zoppi de Roa y Vásquez, 1991; Zoppi de Roa, 1994). Zoppi de Roa *y col.* (2009) determinaron por vez primera la composición del plancton a lo largo de un gradiente de profundidad, desde la vegetación hasta un espejo de agua, con el establecimiento de variaciones en las riquezas y abundancias planctónicas.

Con las descripciones de estas tres regiones de humedales, se pretende establecer las relaciones espaciales y algunas temporales existentes entre diferentes asociaciones de vegetación acuática y comunidades planctónicas. El humedal de Paria se presenta como un caso especial y de particular importancia, donde los estudios están dirigidos a conocer especies de copépodos que afectan, limitan o favorecen la presencia del mosquito vector de la malaria *An. aquasalis*, y cómo varía dicha interacción con el tipo de vegetación asociada, en términos de abundancias. El objetivo final fue conocer las variaciones de los ambientes en función de la vegetación acuática y los grupos dominantes fitoplanctónicos y zooplanctónicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. En la Figura 1 se muestra la ubicación geográfica de las tres regiones de humedales estudiadas en el territorio nacional, así como las estaciones o localidades muestreadas en cada una. En los casos particulares de los humedales de Paria y lagunas de inundación del río Orinoco, se mencionan los nombres que reciben los diferentes cuerpos de agua por habitantes de cada lugar, mientras que en el caso de las sabanas inundables de Mantecal las localidades fueron identificadas por el tipo de ambiente encontrado a lo largo de un gradiente de profundidad, desde una zona provista de vegetación natural (pastizal) hasta la zona de aguas libres (espejo de agua).

Península de Paria. La península se localiza en el extremo nororiental del estado Sucre, entre 10°27'00" y 10°42'32" N, 62°32'00" y 63°11'00" W y comprende un área de 1.078 km². Las características ambientales más resaltantes de esta zona anegada son pendientes que varían entre 0 y 5%,

con una precipitación media anual entre 1.000 y 1.800 mm, y una temperatura media anual de 25 a 27°C. De acuerdo a las condiciones durante gran parte del año, el suelo permanece húmedo, con zonas de acumulación de agua (humedales), representadas por canales de irrigación de cultivos, lagunas, pantanos herbáceos estacionales o permanentes, manglares estuarinos y manglares que no tienen conexión con el mar. Algunos humedales herbáceos son manejados para forrajeo de ganadería bufalina (MARN 1992). Los criaderos estudiados se ubican en la vertiente sur de la península, con diferentes tipos de ambientes a lo largo de un gradiente de salinidad que varió entre 0,1 y 17‰ (Zoppi de Roa y col., 2002).

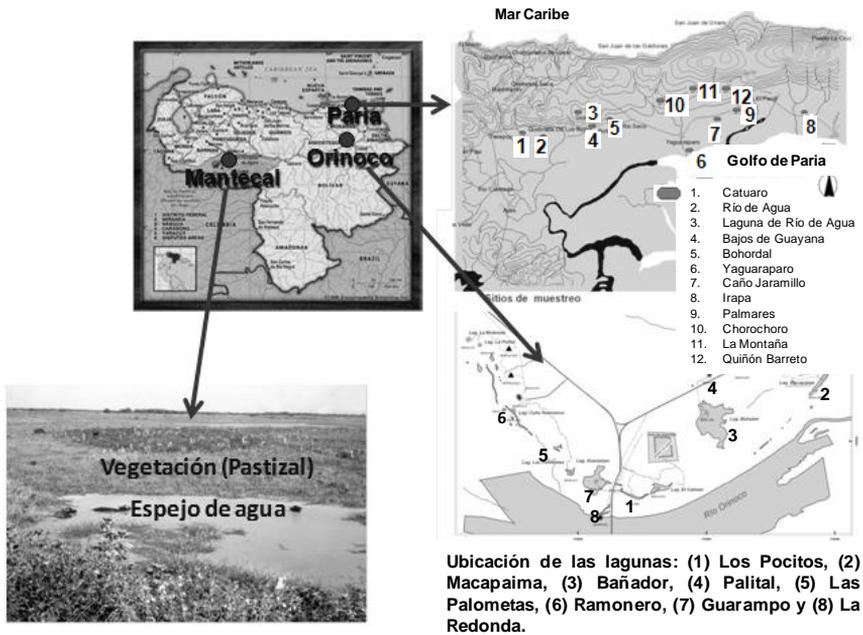


Figura 1. Ubicación de las áreas de estudio, con las tres regiones mostradas en el mapa de Venezuela y localidades escogidas.

Lagunas de inundación del Orinoco Medio. La ubicación del área de estudio corresponde al Bloque Carabobo de la Faja Petrolífera del Orinoco (FPO), en el margen norte del río Orinoco (desde el sur de Guárico hasta Monagas), la cual constituye la reserva de hidrocarburos más importante de Venezuela y una de las más importantes del mundo. Tiene una extensión media de 600 km de Este a Oeste y 70 km en dirección Norte-Sur, con un área aproximada de 55.314 km².

La localidad específica fue definida dentro de un área poligonal trazada al sur del estado Monagas. Dentro de la poligonal se ubica el segundo puente sobre el río Orinoco, denominado Orinokia, que comunica el norte y sur del país en las proximidades de Puerto Ordaz, cerca de Matanzas. En la misma se ubican una serie de lagunas que se forman por la influencia directa o indirecta de las aguas de desborde del río Orinoco, cuando ocurre la crecida de su cauce durante la época de lluvia.

Sabanas de inundación de Mantecal. El sector de Mantecal se encuentra ubicado dentro de la región de los Llanos Bajos al noroeste del estado Apure (coordenadas geográficas: 07°35'N, 69°10'W). La zona de estudio es una sabana ubicada en el Módulo Experimental de Mantecal, al suroeste del pueblo de Mantecal. El clima se caracteriza por presentar un régimen climático biestacional, el cual comprende una estación lluviosa y otra de sequía, y un perfil pluviométrico monomodal (con un solo máximo de lluvias). Los módulos de Mantecal son un caso especial de manejo agroecológico. En ellos, la regulación del caudal de agua se efectúa mediante la construcción de diques-carreteras en las sabanas inundables de los Llanos Bajos de Venezuela (Cressa *y col.*, 1993). Estos diques tienen una extensión de 3.600 ha con una capacidad de $40 \times 10^6 \text{ m}^3$ de agua (Schargel y González 1973, cit. Cressa *y col.*, 1993).

Trabajo de campo. En cada sitio de muestreo (estación) se hizo una descripción fisonómica de la vegetación acuática. Se colectaron algunos especímenes íntegros para su identificación taxonómica y separación del perifiton (esto último sólo se hizo para ambientes de Mantecal). En este trabajo se debe considerar que cada región tiene características particulares y corresponde a proyectos diferentes, por lo cual la información no es homogénea y no permite el establecimiento de una estandarización gráfica de los datos.

En todas las zonas de vegetación escogidas se tomaron muestras de agua para fitoplancton y zooplancton. Para el muestreo se utilizó una botella LaMotte de 1L de capacidad, las mismas fueron tomadas en aguas libres y vegetación, y la biota planctónica se fijó *in situ* con solución de formalina al 10% v/v (zooplancton) y solución concentrada de lugol (fitoplancton). En Paría, se hicieron muestreos en lluvia y sequía solamente para el fitoplancton, y en el Orinoco sólo un muestreo en sequía. Para Mantecal, durante el período de transición sequía-lluvia, las muestras se tomaron en forma sistemática, de acuerdo a un gradiente de profundidad del agua. En este último ambiente también se tomaron muestras de plantas acuáticas para obtener el perifiton asociado a las partes sumergidas de las mismas. En las otras regiones los muestreos fueron estratificados en parches de vegetación y también se tomaron muestras de zonas libres de plantas.

Trabajo de laboratorio. Se realizó la identificación taxonómica de las especies vegetales y planctónicas con empleo de claves e ilustraciones. En el

caso específico del plancton, se llevó a cabo la cuantificación de la densidad de individuos (zooplancton) y células (fitoplancton) respecto a un volumen de un litro (Ind./L y células/L), lo cual condujo a la determinación de la abundancia del plancton.

En forma complementaria para muestras de vegetación de Mantecal, el perifiton fue separado de las raíces y tallos de las plantas con empleo del método de raspado con cuchilla y lavado con agua destilada. Se hicieron observaciones bajo microscopio del agua libre que vino junto a las muestras de vegetación y de suspensiones de raspados de raíces y tallos.

Análisis de resultados. Gráficos de barras y circulares (Excel ver. 2007) representaron las abundancias de los taxones en los diferentes ambientes. En el caso particular de Paria, un análisis de componentes principales (ACP) iterativo permitió escoger las variables estadísticamente importantes en los ambientes, y gráficos biplot bidimensionales evidenciaron las interacciones y relaciones espaciales relevantes (Fluir, 1988). El programa estadístico empleado para el ACP fue STATA ver. 7 (Hamilton, 2001).

RESULTADOS

Vegetación. De las tres regiones evaluadas, la vegetación más variada en fisonomía y número de especies fue la de humedales de la península de Paria, dada su gran heterogeneidad paisajística. En ellos destacan varias especies de plantas emergentes como formas de crecimiento dominantes, las que conformaron grandes zonas de vegetación monoespecífica, a veces en gradientes con zonas mixtas o ecotonos. Se destacan especies como *Typha dominguensis* (Typhaceae), *Cyperus articulatus*, *Eleocharis mutata* (Cyperaceae) y *Thalia geniculata* (Marantaceae). Otras especies con coberturas menores, aunque comunes en algunos humedales, son *Pistia stratiotes*, especie flotante libre, y la emergente *Montrichardia arborescens* (Araceae). La única especie de planta sumergida que puede ser resaltada en la península de Paria es *Utricularia inflata* (Lentibulariaceae), caracterizada por su actividad heterótrofa al nutrirse de invertebrados acuáticos, a los que captura con estructuras especializadas denominadas utrículos. Otras especies de plantas flotantes encontradas en diversos humedales de Paria son *Azolla* sp. (Azollaceae), *Lemna minor* (Lemnaceae) y *Wolffia brasiliensis* (Araceae). La vegetación en lagunas de inundación del Orinoco estuvo ubicada en zonas litorales, y al contrario de Paria, la vegetación estuvo dominada por las flotantes libres *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) y *Salvinia auriculata* (Salviniaceae). Entre las emergentes, sólo destacaron *Paspalum repens* (Poaceae) y *Ludwigia* sp. (Onagraceae). En Mantecal se presenta una sabana herbácea dominada por las gramíneas *Leersia hexandra* e *Hymenachne amplexicaulis* (Poaceae) y alfombras de *E. crassipes* cubriendo en forma parcial algunos espejos de agua.

En la Figura 2 se presentan las especies características de las comunidades vegetales de cada región, donde sólo se mencionan las especies dominantes y *E. crassipes* se constituyó en la única especie común en más de una región: lagunas de inundación del Orinoco y sabanas de Mantecal.

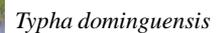
Paria	Orinoco	Mantecal
Gran variedad de paisajes y riqueza elevada de especies acuáticas.	Vegetación litoral, 18 especies, con asociaciones diferentes dependiendo del tipo de laguna.	Sabana inundable, 11 especies, variación en un gradiente de profundidad del agua.
<i>Typha dominguensis</i> <i>Thalia geniculata</i>	<i>Paspalum repens</i> <i>Ludwigia</i> sp.	<i>Eichhornia crassipes</i> <i>Leersia hexandra</i>
<i>Eleocharis mutata</i> <i>Cyperus articulatus</i>	<i>Eichhornia crassipes</i> <i>Salvinia auriculata</i>	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>
<i>Pistia stratiotes</i> <i>Montrichardia arborescens</i>		
<i>Salvinia auriculata</i> <i>Lemna aequinoctialis</i>		
<i>Utricularia inflata</i>		
	<i>Eleocharis mutata</i>	<i>Eichhornia crassipes</i>
<i>Thalia geniculata</i>	<i>Typha dominguensis</i>	<i>Leersia hexandra</i>

Figura 2. Resumen de la diversidad vegetal escogida para los muestreos de plancton e imágenes de algunas especies características de las regiones estudiadas.

Fitoplancton. La abundancia del fitoplancton en la península de Paria presentó fluctuaciones a lo largo de los diferentes ambientes y los periodos de sequía y lluvia. Las divisiones dominantes fueron las cianobacterias (Cyanobacteria), con abundancias máximas (células/L) en Irapa y La Montaña para sequía y Chorochoro en lluvia, y las bacilariofitas o diatomeas (Bacillariophyta) en Río de Agua perturbado por búfalos (RAP), con densidades menores en Quiñón Barreto y Bohordal durante lluvia (Figura 3).

Las clorofitas (Chlorophyta), euglenofitas (Euglenophyta) y pirrofitas (Pyrophyta) fueron otros de los taxones encontrados en el fitoplancton. La vegetación dominante en los humedales donde el fitoplancton abundó, estuvo constituida por ciperáceas, principalmente *E. mutata* (Río de Agua e Irapa), *T. geniculata* (Chorochoro y Quiñón Barreto) y *U. inflata* (Bohordal). En cambio, los humedales donde el fitoplancton estuvo muy escaso, la especie de planta dominante generalmente fue *T. dominguensis*.

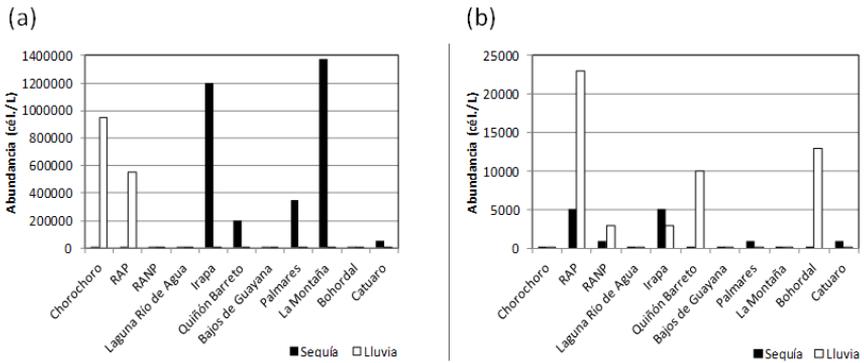


Figura 3. (a) Abundancia de cianobacterias (cel./L) y (b) bacilariofitas (cel./L) en diferentes humedales de Paria para las épocas de sequía y lluvia. Río de Agua (RA) presenta dos condiciones: RAP = Río de Agua perturbado por búfalos y RANP = no perturbado.

En general, la abundancia total de los diferentes grupos fitoplanctónicos en lagunas del Orinoco medio, al igual que el caso anterior, se concentró mayoritariamente en dos taxones: Cyanobacteria y Bacillariophyta. Para ambos grupos fitoplanctónicos se presentaron variaciones a lo largo de las estaciones, con valores máximos para las cianobacterias en Los Pocitos y abundancias elevadas de diatomeas en La Redonda y Las Palometas (Figura 4). Grupos menores fueron las clorofitas y euglenofitas. En las lagunas donde el fitoplancton abundó, la vegetación acuática fue escasa o ausente.

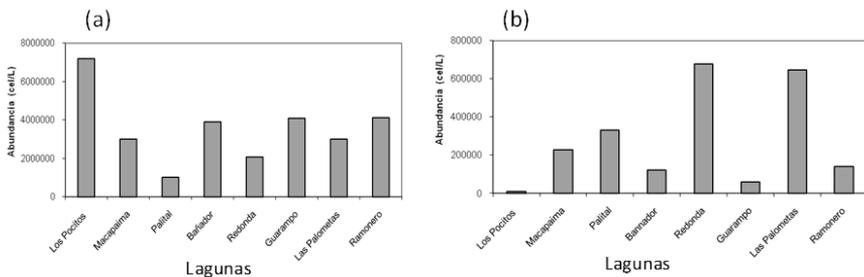


Figura 4. (a) Abundancia de cianobacterias totales (cel./L) y (b) bacilariofitas (cel./L) en las diferentes lagunas de inundación del Orinoco medio (sur de Monagas).

En Mantecal, la importancia relativa de los grupos fitoplanctónicos varió entre las muestras perifíticas y planctónicas. El perifiton se caracterizó por la presencia de cuatro grandes grupos de microalgas de

vida arraigada o anclada a la vegetación, así como especies de vida libre en la proximidad a las partes sumergidas de las plantas acuáticas. Destacan en orden de importancia las clorofitas, seguidas de las diatomeas (destacando especies acidófilas del género *Pinnularia*, en especial *P. gibba*), cianobacterias y por último las euglenofitas (Figura 5a). La composición porcentual total de los diferentes taxones fitoplanctónicos totales, a diferencia del perifiton, sólo estuvo representado por tres grupos algales, resaltando igualmente las clorofitas como dominantes, seguidas de las cianobacterias y muy baja proporción de las euglenofitas, con ausencia de las diatomeas (Figura 5b).

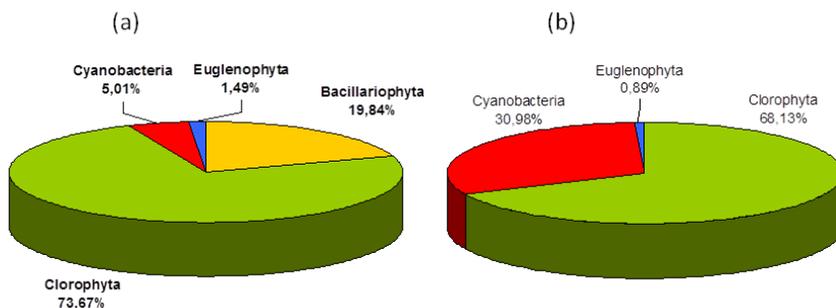


Figura 5. Abundancias porcentuales de los componentes algales de (a) perifiton y (b) fitoplancton en la vegetación y agua libre, respectivamente, de una sabana inundable de Mantecal.

Zooplancton. El componente animal del plancton estuvo representado en la península de Paria en primer lugar por copépodos, seguidos en cantidades muy inferiores de cladóceros y rotíferos. La composición de especies y proporción de los grupos variaron en forma notable de humedal a humedal, basado en el hecho de la existencia de un gradiente de salinidad y diferentes tipos de vegetación. La Figura 6 muestra las variaciones espaciales de las abundancias de los tres taxones más importantes del zooplancton en Paria, siendo notable la dominancia de los copépodos en los ambientes de mayor salinidad (Irapa y Yaguaraparo), donde las especies identificadas son propias de ambientes estuarinos (*Apocyclops distans*, *A. procerus*, *Halycyclops exigus*, *Metacyclops mendocinus* y *Oithona hebes*, todos ciclopoideos) y marinos (*Acartia tonsa*, *Temora turbinata* y *Paracalanus quasimodo*, todos calanoides), así como el cladóceros marino *Pseudoevadne tergestina*. Los cladóceros fueron relativamente comunes en humedales dulceacuícolas Catuaro y Guayana, este último con dos tipos de vegetación. Los rotíferos fueron escasos en casi todos los hábitats, sólo tuvieron una importancia relativa en Irapa, con la presencia de una especie estuarina (*Brachionus plicatilis*).

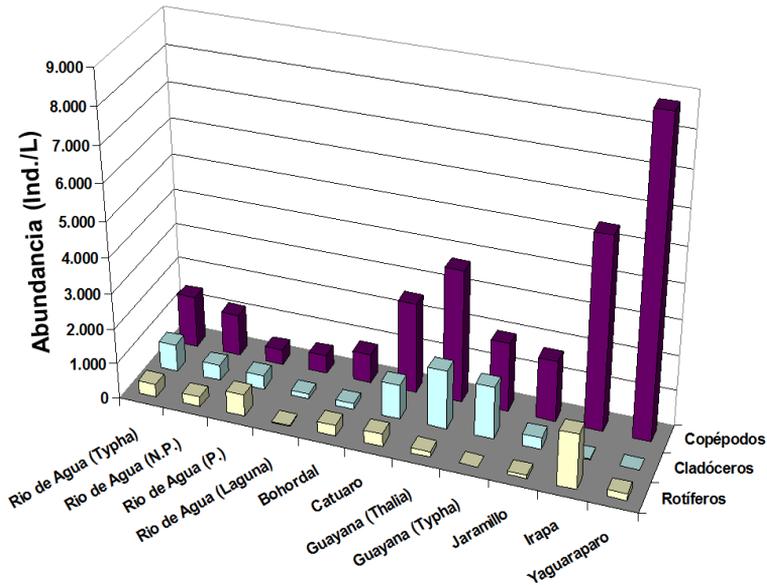


Figura 6. Variación espacial de la abundancia del zooplancton en diferentes estaciones. N.P.: No Perturbado; P.: Perturbado por pisadas de búfalos.

La imagen que se describe a continuación (Figura 7), es una compilación de los valores de abundancias de cuatro (4) especies de copépodos depredadores de los primeros estadios de la larva meroplánctónica de *Anopheles aquasalis* en diferentes humedales de Paria, junto a las densidades poblacionales de la larva del anofelino y vegetación característica. La disposición de los humedales a lo largo de la ordenada está orientada a favor de un gradiente de salinidad, desde ambientes dulceacuícolas ubicados en la parte inferior del gráfico de barras (Bohordal, Catuaro y Guayana) hasta los más salobres (Yaguaraparo e Irapa). Las densidades más altas de la larva de *An. aquasalis* se encontraron en Irapa, las que coinciden con las ausencias de las cuatro especies de copépodos depredadores. En cambio, hacia los humedales de agua dulce las relaciones o proporciones de densidades se invierten, es decir, que los copépodos incrementan sus poblaciones y las de las larvas decrecen en forma sostenida. En humedales con salinidades intermedias, como Río de Agua, las abundancias de larvas son elevadas en la vegetación monoespecífica de *E. mutata* perturbada (P.) y muy bajas en *T. dominguensis*.

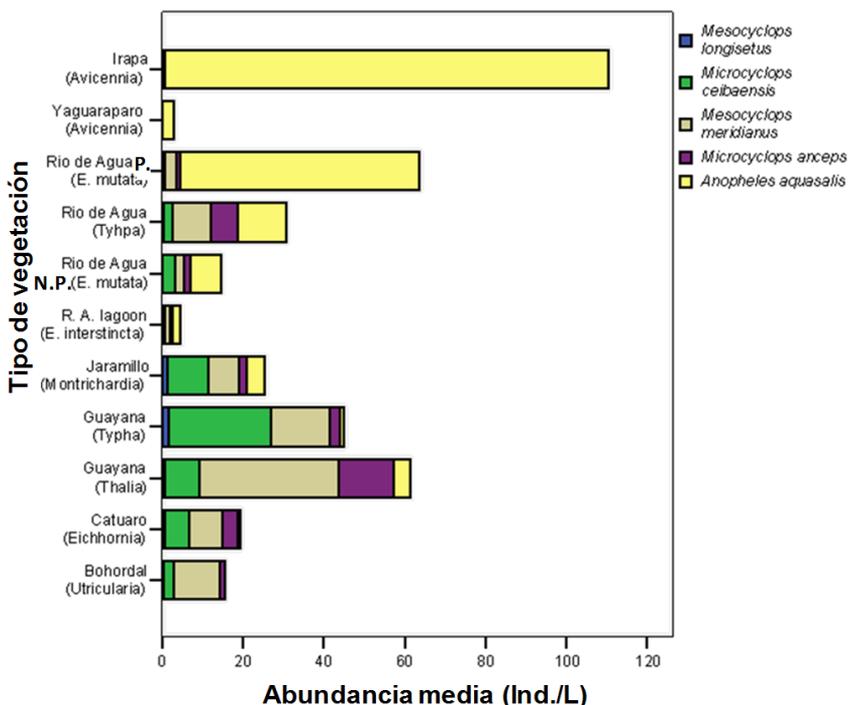


Figura 7. Densidades de copépodos y larvas de mosquitos (Ind./L) en los diferentes ambientes y vegetación asociada. En Río de Agua hay dos zonas con *Eleocharis mutata*: P = perturbada por búfalos y N.P. = no perturbada.

En la Figura 8 se muestra el biplot bidimensional de un Análisis de Componentes Principales (ACP), donde se confrontan los dos primeros componentes principales, los cuales acumulan una inercia de 63,34% del espacio multidimensional original. En el mismo se evidencia que de las cuatro especies de copépodos, sólo dos son estadísticamente importantes: *Mesocyclops meridianus* y *Microcyclops ceibaensis*. Las mismas están relacionadas en forma positiva con el primer componente principal, mientras que la larva de *An. aquasalis* lo hace a ese mismo componente en forma negativa y opuesta (una aproximación a un ángulo de 180°) a esas dos especies de copépodos. Este resultado basado en análisis de datos, se interpreta como una interacción ecológica negativa entre las larvas y las dos especies de copépodos que, en el caso específico que atañe, indica una depredación de la larva de *An. aquasalis* por parte de *M. meridianus* y *M. ceibaensis*, puesto que si aumentan las poblaciones de éstos, las del anofelino disminuyen en forma progresiva.

Esto verifica el patrón mostrado en la Figura 7. La inmensa mayoría de los sitios de muestreo (representados por cuadros) conforman un ligero patrón de herradura a lo largo del componente principal 1, lo que evidencia un gradiente ambiental. Alrededor del origen de coordenadas hay una nube con numerosos ambientes muy próximos unos a otros, por lo que poseen una gran identidad entre si y sin mostrar relación con ninguno de los dos primeros componentes principales.

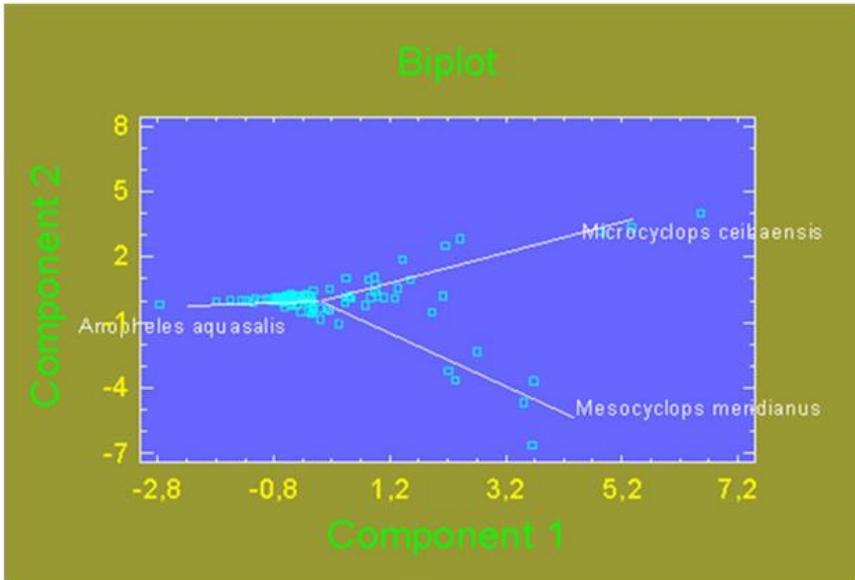


Figura. 8. Biplot del ACP con los dos primeros componentes principales (63,34 % de inercia total) para las especies zooplanctónicas de los humedales de Paria.

El zooplancton de lagunas de inundación del Orinoco medio consiste principalmente, en orden de importancia, de rotíferos, cladóceros y copépodos. En aguas libres, los rotíferos fueron muy abundantes en la laguna Las Palometas, mientras que los cladóceros, en abundancias muy inferiores, destacaron en Los Pocitos. En el resto de los ambientes el zooplancton fue muy escaso (Figura 9a). Por su parte, en litorales con presencia de plantas acuáticas, el parche de vegetación flotante mixta de *Eichhornia crassipes* – *Salvinia auriculata* de la laguna Macapaima, se constituyó, por mucho, en el hábitat más importante para la comunidad del zooplancton (Figura 9b). Este ambiente con vegetación acuática, comparativamente tuvo una densidad muy superior de zooplancton respecto a la zona central de agua libre de la misma laguna.

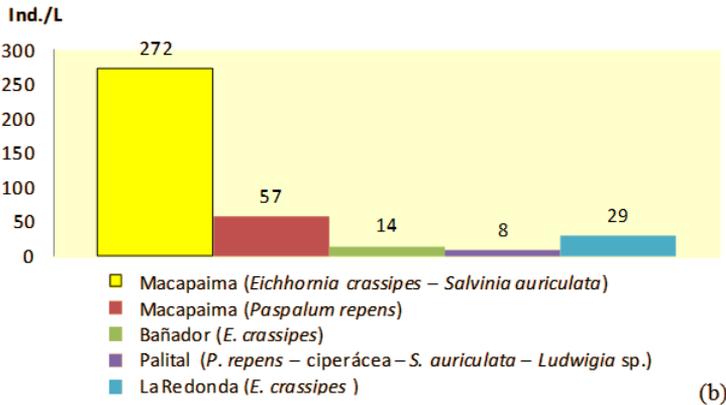
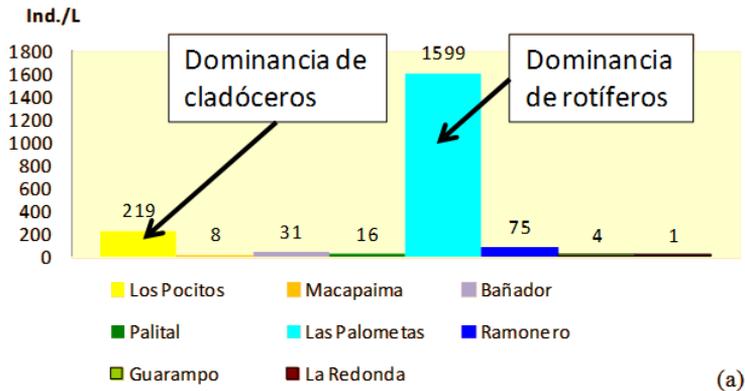


Figura 9. Abundancia total del zooplancton en lagunas de inundación del Orinoco medio en: (a) Aguas libres y (b) Vegetación acuática.

En la Figura 10 se muestran diagramas circulares con los tres grupos dominantes del zooplancton de lagunas de inundación segregadas, los cuales muestran los tipos de vegetación acuática a los que se encuentran principalmente relacionados. De esta forma, se evidencia que la asociación de las dos especies de plantas flotantes, *E. crassipes* y *S. auriculata* en la laguna de Macapaima, resultó el ambiente donde rotíferos, cladóceros y copépodos fueron más abundantes. Adicionalmente, la gramínea *P. repens*, en la misma laguna, fue otro ambiente de vegetación litoral de importancia para los rotíferos.

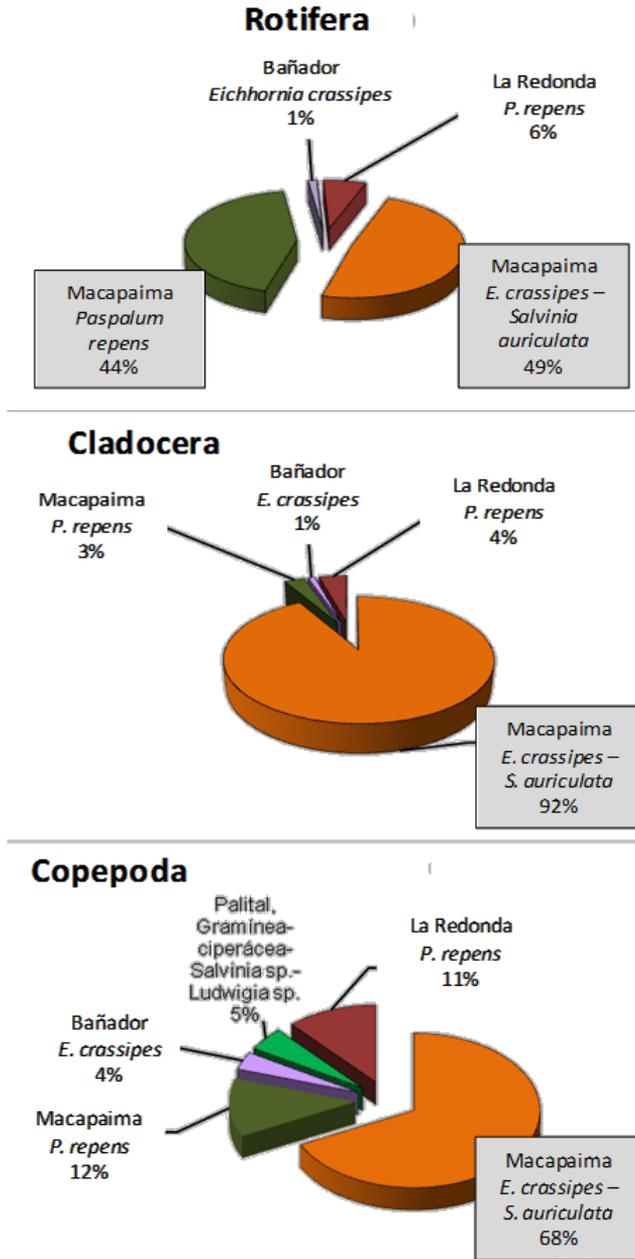


Figura 10. Diagramas circulares con las abundancias porcentuales de los tres taxones dominantes del zooplancton de lagunas de inundación del Orinoco medio.

Las especies de copépodos en lagunas del Orinoco fueron pocas: *Notodiaptomus henseni* y *Prionodiaptomus colombiensis* (Calanoida), *Mesocyclops longisetus* y *Microcyclops anceps* (Cyclopoida), pero estuvieron presentes en la mayoría de los ambientes. La especie de cladóceros dominante en vegetación fue *Chydorus pubescens*, a diferencia de agua abiertas donde las especies comunes fueron *Moina minuta* y *Diaphanosoma birgei*. En el ambiente de Las Palometas, las densidades elevadas de rotíferos consistieron de sólo tres especies: *Keratella americana*, *Brachionus calyciflorus* y *B. havanaensis*.

El zooplancton de las sabanas inundables de Mantecal se caracteriza por su disposición ambiental a lo largo del ambiente de pastizales hacia el espejo de agua. En la Figura 11 se evidencia cómo la disminución de la riqueza de especies vegetales (con incremento evidente de la dominancia de *Leersia hexandra*) tiene como consecuencia una tendencia neta al incremento de la abundancia total del zooplancton a lo largo del gradiente topográfico, la que posteriormente tiene una caída notable en el espejo de agua.

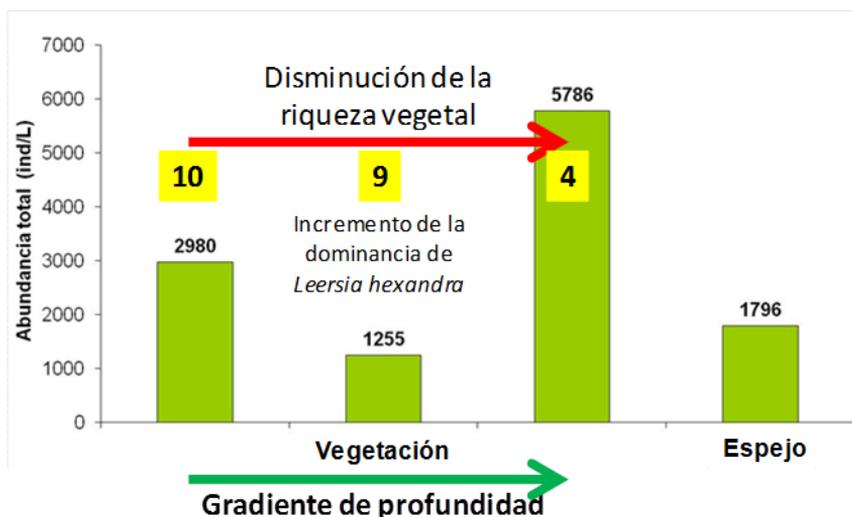


Figura 11. Abundancia total (Ind./L) del zooplancton en vegetación y espejo de agua en un gradiente de profundidad.

La composición de la comunidad zooplanctónica de Mantecal se caracteriza por poseer una dominancia amplia de los rotíferos (71,33%), como el taxón más importante en riqueza y abundancia, seguidos por los cladóceros y finalmente los copépodos en porcentajes muy inferiores (Figura

12). En este ambiente las especies de copépodos encontradas fueron *Notodiaptomus henseni* y *Prionodiaptomus colombiensis* (Calanoida), y *Ectocyclops rusbescens*, *Mesocyclops longisetus*, *M. meridianus*, *Microcyclops anceps* y *M. varicans* (Cyclopoida). Los rotíferos no sólo se conformaron en el taxón más abundante sino también en el de mayor riqueza, mientras que los cladóceros estuvieron compuestos de unas pocas especies.

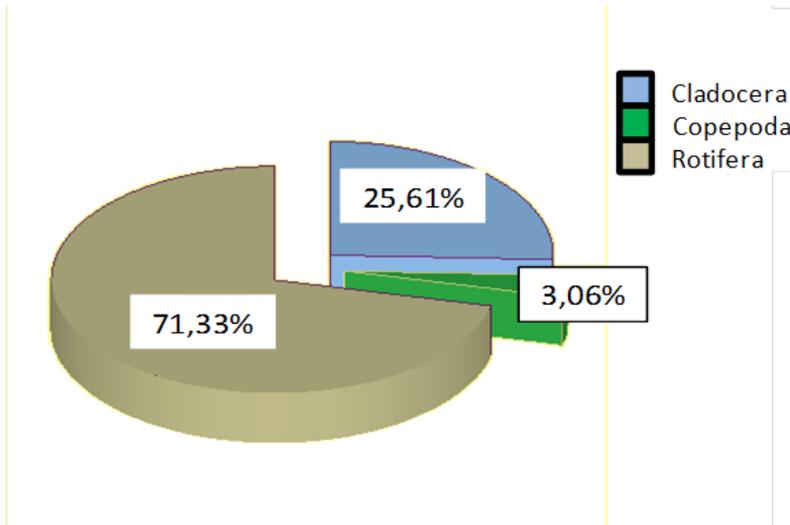


Figura 12. Comparación porcentual y densidad (Ind./L) de los taxones zooplanctónicos en Mantecal.

DISCUSIÓN

La geomorfología e hidrología contrastantes entre los humedales de la península de Paria, el sistema de lagunas de inundación del Orinoco y sabanas inundables de Mantecal permiten predecir estructuras comunitarias diferentes. En el caso de la península de Paria, la diversidad paisajística origina una gran variedad y heterogeneidad vegetal, con las plantas emergentes de hábito herbáceo como la vegetación más característica (Torres, 2003). En contraposición, las lagunas de inundación poseen zonas limnéticas o centrales muy amplias y desprovistas de vegetación, sólo existente en el litoral, con predominio de plantas flotantes libres (Zoppi de Roa y col., 2010). Por su parte, las sabanas inundables de Mantecal pueden cubrir varios kilómetros cuadrados de pastizales, con pocas especies herbáceas dominantes (Zoppi de Roa y col., 2009).

La estructura del fitoplancton en humedales de Paria y lagunas de inundación del Orinoco fue similar en cuanto a las divisiones dominantes, cianobacterias y diatomeas. No obstante, las diferencias en abundancias son muy notables. En el primer caso, la alternancia estacional observada en las dominancias de cianobacterias y bacilariofitas estuvo en parte relacionada con la variación de la salinidad en lluvia y sequía, los humedales del sur de esa región presentan un gradiente de salinidad y las épocas climáticas originan cambios en las concentraciones de sales. En sequía, la salinidad aumenta por evaporación del agua, las cianobacterias son organismos extremófilos y se adaptan mejor a ambientes profundamente cambiantes. En cambio, para la estación de lluvia los efectos de dilución de sales y sobre todo la resuspensión de los sedimentos, esto último directamente relacionado con la disponibilidad de nutrientes (entre éstos los silicatos), favorecen el crecimiento de las diatomeas (Margalef, 1983; Wetzel, 2001).

A escala local existe otro nivel de complejidad, donde debe tomarse en cuenta el efecto de la vegetación acuática sobre el fitoplancton. La variación de la composición florística y su patrón espacial de zonación generan en cada humedal microambientes disímiles y exclusivos. Algunas especies de plantas, como poáceas y ciperáceas, por sus formas de crecimiento en macollas, así como la acumulación de individuos muertos formando camas (en inglés "beds"), generan una gran cantidad de sombra bajo su dosel, lo que va en detrimento del acceso o disponibilidad de luz para las especies fitoplanctónicas (Mitsch y Gosselink, 2000). Es interesante la presencia de euglenofitas en algunas zonas de vegetación intrincada. Por diversos estudios se sabe que estas microalgas son organismos mixotróficos o facultativos, que pueden cambiar a un modo de nutrición heterotrófica si no pueden realizar la fotosíntesis (Wetzel, 2001). Por otro lado, diversas especies de plantas acuáticas (Ej.: especies del género *Typha*) producen sustancias alelopáticas que inhiben la esporulación de las microalgas planctónicas (Szezepanski, 1977). Así, la distribución espacial del fitoplancton puede estar limitada por la presencia de macrofitas acuáticas.

En cuanto a las lagunas de inundación, éstas son cuerpos de agua más extensos y profundos que los humedales de Paria, así como desprovistos de vegetación acuática en la mayor parte de su superficie. De esto deriva que la actividad fotosintética y productividad primaria del fitoplancton se incrementen. De este modo, dichas condiciones y la gran eficiencia fotosintética propician su crecimiento rápido (Wetzel, 2001), lo que explica las densidades elevadas encontradas. Justamente en los ambientes litorales de las lagunas, donde la vegetación estuvo presente, las especies fitoplanctónicas no contaron con tamaños poblacionales grandes, debido en parte a las interacciones negativas ya comentadas.

La composición fitoplanctónica de los Módulos de Mantecal es típica de aguas continentales. Las clorofitas suelen ser las microalgas dominantes en agua dulce, a menos que existan procesos de eutrofización y alcalinidad que hagan variar la composición del fitoplancton (Margalef, 1983; Wetzel, 2001). Dentro de la composición del fitoplancton de los Módulos de Mantecal llama la atención la ausencia de diatomeas, en cambio se encontraron representantes de este taxón en el perifiton, una comunidad compuesta por microalgas filamentosas y unicelulares sésiles y de vida libre que viven muy próximas a las partes sumergidas de las plantas. Las condiciones de anegamiento y estancamiento prolongado del agua en los Módulos de Mantecal originan un proceso intenso de descomposición de la materia orgánica vegetal que acidifica el medio, lo que pudo tener un efecto negativo en las diatomeas planctónicas, pues el sílice se disuelve a pH muy bajo ($\text{pH} \leq 3$) (Wetzel, 2001). Las diatomeas asociadas al perifiton presentan tolerancia a pH ácidos, de allí su presencia en la zona de pastizal, por lo que son denominadas diatomeas acidófilas. Se trata de organismos que se desarrollan preferentemente en un medio demasiado bajo en valores de pH para la mayoría de las formas de vida, por lo que pertenecen a la familia de los organismos extremófilos (Comas, 2008).

En cuanto al zooplancton, Margalef (1983) señaló que en aguas continentales, rotíferos, cladóceros y copépodos constituyen, en ese orden, los grupos principales de esta comunidad, pero se ha observado que dicha disposición jerárquica se invierte en humedales de Paria (Zoppi de Roa, 1999; Ortiz, 2000; Torres, 2003; García-Angarita, 2008). Los rotíferos posiblemente fueron escasos en esa región por el gradiente de salinidad establecido en los humedales, quizá más que cualquier otro factor ambiental. La salinidad es un factor abiótico relevante en la distribución geográfica de los rotíferos, por ser un taxón que principalmente evolucionó en agua dulce, y sólo en tiempos geológicos recientes unas pocas especies han invadido ambientes estuarinos y marinos (Dussart, 1966). En Irapa, el ambiente más salino, una especie de rotífero fue relativamente abundante, puesto que la misma es estuarina o tolerante a variaciones amplias de salinidad, observación señalada por Zoppi de Roa (1999) y Ortiz (2000). Asimismo, la gran dominancia de copépodos en Irapa se debe a que las especies identificadas son estuarinas y marinas (Zoppi de Roa, 1999).

La prevalencia de la larva de *An. aquasalis* en humedales salinos como Irapa y Yaguaraparo puede estar condicionada por la ausencia de las especies de copépodos que la depredan, puesto que las mismas son dulceacuícolas (Ortiz, 2000; Torres, 2003). No obstante, a pesar de la depresión que sufren las poblaciones de larvas hacia aguas menos salinas, dentro de los humedales existen algunos tipos de asociaciones monoespecíficas de helofitas, como *Eleocharis mutata* en Río de Agua perturbado, donde aparentemente la presión de los depredadores tiene

menos intensidad. El humedal de Río de Agua en la zona de *E. mutata* perturbada por búfalos posee condiciones ambientales propicias para el desarrollo de las larvas, debido a su salobridad y acidez de origen geológico (Gordon *y col.*, 2001, Zoppi de Roa *y col.*, 2002), así como por el porte bajo de la planta que la hace accesible para el desove y simultáneamente funciona como refugio para huevos y estadios larvales (Zoppi de Roa *y col.*, 2002). *Mesocyclops meridianus* y *Microcyclops ceibaensis* son los principales depredadores de las larvas en sus dos primeros estadios, en el caso de Guayana se evidencia que la presencia del tipo de vegetación monoespecífica (*Typha dominguensis* y *Thalia geniculata*) afecta en modo diferencial las abundancias de uno u otro depredador, quizá por efecto repelente de sustancias liberadas por las plantas (Szezepanski, 1977).

La interacción fitoplancton - zooplancton resulta un aspecto de relevancia en el estudio de la distribución espacial de la larva de *An. aquasalis*, como miembro del meroplancton y gran consumidor de fitoplancton. Diversos autores han utilizado la composición de especies del fitoplancton para determinar la aparición de ciertos organismos como larvas de insectos y otros artrópodos. Así, Rejmankova *y col.* (1991) reportaron en su trabajo la importancia de las cianobacterias dentro de las unidades que caracterizaron como criaderos de mosquitos en Chiapas, México. En algunos humedales de Paria donde la larva fue abundante, también se encontraron poblaciones importantes de cianobacterias (Irapa y Río de Agua) y diatomeas (Río de Agua perturbado). Otro recurso alimentario importante es el detrito, conformado por los restos vegetales muy fragmentados principalmente aportados por las plantas acuáticas. Con referencia a esto último, el anofelino tuvo una relación positiva con varias especies de plantas emergentes en diferentes humedales, las cuales producen mucha materia orgánica y se descomponen a tasas muy variables (Torres *y col.*, 2013). De este modo, los ambientes con vegetación brindan sitios de alimentación altamente nutritiva, abundante y de acceso fácil para la larva de *An. aquasalis*. Del mismo modo, también se benefician componentes holoplanctónicos de hábitos herbívoro y detritívoro.

En la Orinoquia, al analizar el caso notorio de la laguna Las Palometas, una concentración alta del zooplancton (especialmente rotíferos), se tiene que la misma guarda una relación directa con la gran abundancia de diatomeas registrada, un indicador de buena calidad nutritiva para el zooplancton herbívoro. La abundancia de cladóceros en la laguna Los Pocitos igualmente es destacable, debido a que coexisten con grandes densidades poblacionales de cianobacterias, a pesar de que la mayoría de estos microorganismos procarióticos producen toxinas y otras sustancias que no las hacen comestibles para el zooplancton herbívoro (Dussart, 1966; Wetzel, 2001). La explicación sugerida es que las poblaciones de cianobacterias no alcanzaron tamaños muy elevados que ameriten caracterizar a la laguna como un sistema eutrofizado y por ende, estar en

presencia de afloramientos de estos microorganismos, los cuales superan el orden de 1×10^7 células por litro (Utermöhl, 1958). De esta forma, los niveles de toxicidad liberados por las poblaciones de cianobacterias en las densidades registradas suponen no ser letales para el zooplancton en ese ecosistema lacustre. Un análisis alternativo es el establecimiento de una zona de exclusión entre el fitoplancton y el zooplancton, precisamente por las toxinas de las microalgas como mecanismos de defensa contra herbívoros (Margalef, 1983).

Hay asociaciones de plantas acuáticas en los ambientes litorales de las lagunas de inundación que favorecen el crecimiento poblacional del zooplancton y por el contrario, otras plantas o asociaciones que lo limitan. Estos resultados son comparables con los obtenidos por Blanco-Belmonte (1990) y Hamilton *y col.*, (1990) en lagunas de inundación del Orinoco, así como José de Paggi (1993) para un estudio de la distribución espacial de rotíferos en un gradiente ambiental de una laguna de inundación del río Paraná. Las causas que favorecen el crecimiento poblacional de las diferentes especies zooplanctónicas, se relacionan con la estabilización y refugio que brinda la presencia de las plantas acuáticas, y la explicación del efecto negativo de ciertas especies vegetales puede venir dada por la producción de sustancias tóxicas para el zooplancton (Szezepanski, 1977), como ha sido referido con anterioridad.

Las definiciones anteriores también tienen aplicación en el caso de las sabanas de Mantecal, donde el zooplancton está claramente relacionado con la presencia y tipo de asociaciones vegetales. Hacia el espejo de agua las densidades poblacionales de las especies disminuyen en modo abrupto, puesto que se trata de un ambiente expuesto a depredadores visuales (peces) (Zaret, 1972). La estructura imbricada de la vegetación emergente y la sombra generada bajo las "alfombras" de plantas flotantes libres se constituyen en refugios eficaces contra este tipo de depredadores (Beklioglu y Moss, 1996). Sin embargo, en el trabajo de Zoppi De Roa *y col.* (2009) no se encontraron diferencias significativas entre las abundancias del zooplancton en un gradiente horizontal de una laguna inundable en Apure, los autores concluyen que se trata de "ambientes homogéneos". Esto puede deberse a la época de estudio, que fue lluvia donde ocurre mezcla, así como el tamaño de la muestra y la varianza de las densidades poblacionales desde el punto de vista estadístico.

A partir del conjunto de resultados presentados se puede inferir que la vegetación acuática es un factor ambiental fundamental en la estructura de la comunidad planctónica y la distribución espacial de sus especies en los humedales, dada la multiplicidad de beneficios y perjuicios que para esta biota derivan de la presencia de las plantas acuáticas. No obstante, también existen condiciones fisicoquímicas, como la salinidad, que contribuyen también a perfilar la estructura de las comunidades biológicas en el caso particular de los humedales de Paria.

AGRADECIMIENTOS

A los proyectos Banco Mundial 021-044 (1999) y Fonacit UCV-2001001850 (2001), ambos ejecutados en la península de Paria; CDCH llevado a cabo en los Módulos Inundables de Mantecal (2009); Orinokia (2010), financiado por PDVSA en la Faja Petrolífera del Orinoco, Bloque Carabobo.

LITERATURA CITADA

- Beklioglu, M. y B. Moss, 1996. Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshwater Biol.* 36:315-325.
- Blanco, L. y L. Sánchez. 1984. Contribución al estudio taxonómico de las diatomeas del Orinoco medio, bajo Caroní y algunas lagunas de inundación (Venezuela). Estación hidrobiológica de Guayana. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 6:35-94.
- Blanco, L. y L. Sánchez. 1986. Contribución al estudio taxonómico de las Euglenophyta, Cyanophyta, Chlorophyta y Chromophyta del Orinoco Medio, Bajo Caroní, Uracoa y algunas lagunas de inundación (Venezuela). *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 46(125-125):7-47.
- Blanco-Belmonte, L. 1990. Estudio de las comunidades de invertebrados asociados a las macrofitas acuáticas de tres lagunas de inundación de la sección baja del Río Orinoco, Venezuela. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 71-107.
- Comas, A. 2008. Algunas características de la flora de algas y cianoprocaritas de agua dulce de Cuba. *Algas* 39:21-29.
- Cressa, C., E. Vázquez, E. Zoppi, J.E. Rincón y C. López. 1993. Aspectos Generales de la Limnología en Venezuela. *Interciencia* 18(5):237-248.
- Delgado, J.G., Y.M. Reverol y L. Sánchez. 2003. *Micrasterias* (Desmidiáles) de la cuenca baja del río Caura, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 26(1):83-96.
- Delgado, J. G. y L. Sánchez. 2005. Estudio taxonómico de las Cyanophyta y Pyrrophyta de la cuenca baja del río Caura, Venezuela. *Ciencia* 13(1): 14-22.
- Dugan, P. (ed). 1993. *Wetlands in Danger*. Mitchell Beazley, en asociación con la UICN - La Unión Mundial para la Naturaleza. Reed International Books Ltd., Londres.
- Dussart, B. 1966. *Limnologie: l'étude des eaux continentales*. Gauthier-Villars, Paris. 677 pp.
- Fluir, B. 1988. *Common Principal Components and related multivariate methods*. Wiley. 345 pp.
- García-Angarita, A. 2008. Variación del zooplancton en tres criaderos de la larva de *Anopheles aquasalis* en la Península de Paria, Estado Sucre. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Godoy, A.R. y Y.M Reverol. 2005. Variación temporal de los copépodos de dos lagunas de inundación del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad del Zulia* 39(3):262-276.
- González-Jiménez, E. y A. Escobar. 1976. Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores del llano inundable con referencia especial al Chigüire (*H.h.*). *Agron. Tropical* XXVI:215-227.

- Gordon, E. C. Peña, C. Rodríguez, J. Rodríguez y L. Delgado. 2001. Caracterización de la vegetación en un humedal herbáceo oligohalino (sabanas de Venturini, Sucre, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* 21(3):41-49.
- Hamilton, L.C. 2001. Statistics with Stata (Updated for Version 7). Cuarta Edición. Duxbury Press, Pacific Grove, USA. 352 pp.
- Hamilton, S.K., S.J. Sippel, W.M. Lewis, Jr. y J.F. Saunders, III. 1990. Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *J. Plank. Res.* 12:345-363.
- Iriondo, M. 2004. Large wetlands of South America: a model for Quaternary humid environments. *Quaternary International* 114:3-9.
- Jiménez, B. y E. Zoppi de Roa. 1987. Reproductive variations on Cladocerans in grasslands periodically flooded for irrigation in Mantecal, Venezuela. *Hydrobiologia* 145:293-298.
- José De Paggi, S.B. 1993, Composition and seasonality of planktonic rotifer in limnetic and littoral regions of a floodplain lake (Paraná river system). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 26(1):53-63.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Ediciones Omega, Barcelona. 1010 p.
- MARN. 1992. Estudio de la vegetación de la Península de Paria, Fase II. Informe técnico de la Dirección de Vegetación. Caracas. 87 pp.
- Michelangelli, F., E. Zoppi de Roa y R. Pourriot. 1980. Rotíferos de Sabanas Inundables en Mantecal. Edo. Apure, Venezuela. *Cah. Hydrobiol. O.R.S.T.O.M.* 13 (1-2):47-59.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 2000. Wetlands. Third edition. John Wiley & Sons. Inc. USA. 920 p.
- Ortiz, D. 2000. Caracterización de la comunidad zooplanctónica en dos manglares criaderos del vector de la malaria (Península de Paria, Edo. Sucre). Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 87 p.
- Pernía, J., E. Zoppi de Roa y M. Palacios-Cáceres. 2007. Prey-Predator Relationship Between the Cyclopoids *Mesocyclops longisetus* and *M. meridianus* with *Anopheles aquasalis* larvae. *J. Am. Mosq. Control. Assoc.* 23 (2):166-171.
- Ramsar, Convención. 1971. Convención relativa a los humedales de importancia internacional especialmente como hábitat de aves acuáticas. UNESCO, París. 3 pp.
- Rejmankova E.H., H. Savage, M. Rejmanek, J. Arredondo – Jiménez y R. Roberts. 1991. Multivariate analysis of relationship between habitats, environmental factor and occurrence of anopheline mosquito larvae *Anopheles albimanus* and *Anopheles pseudopunctipennis* in Chiapas, Mexico. *J. Appl. Ecol.* 28: 827-841.
- Reverol, M., J.G. Delgado, C. López, y L. Sánchez. 2008. Zooplankton community composition in floodplain lakes of Caura river, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 42(1): 53-72.
- Rey, J. y E. Vásquez. 1988. Notas sobre los avances de las investigaciones de los cladóceros (Crustacea, Cladocera) de la cuenca baja del Orinoco. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 48(129): 1-7.
- Szezepanski, A.J. 1977. Allelopathy as a means of biological control of water weeds. *Aquatic Bot.* 3:193-197.
- Taramona, M. 1981. Variación estacional y sucesión del fitoplancton en dos pastizales de Mantecal (Estado Apure). Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.

- Torres, R. 2003. El zooplancton asociado a la vegetación herbácea de un humedal herbáceo (Península de Paria, Estado Sucre). Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 98 pp.
- Torres, R., C. Lugo, E. Gordon-Colón y L. Suárez-Villasmil. 2013. Descomposición foliar *in situ* de *Heliconia marginata* en un humedal herbáceo (El Clavo, estado Miranda). *Polibotánica* 35:21-40.
- Vásquez, E. y L. Sánchez. 1984. Variación estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. Contribución n° 5. Estación hidrobiológica de Guayana. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 11-31.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt.Int.Ver Limnol.* 9:1-8.
- Vásquez, E. 1984a. Estudio de las comunidades de rotíferos del Orinoco medio, bajo Caroní y algunas lagunas de inundación (Venezuela). Contribución n° 7. Estación Hidrobiológica de Guayana. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 95-108.
- Vásquez, E. 1984b. El zooplancton de la sección baja de un río de aguas negras (río Caroní) y de un embalse hidroeléctrico (Macagua I). Venezuela. Contribución n° 8. Estación Hidrobiológica de Guayana. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 109-129.
- Vásquez, E. y J. Rey. 1989. A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco river and its delta (Venezuela). *Annls. Limnol.* 25(2):107-120.
- Vásquez, E. y J. Rey. 1992. Composition, abundance and biomass of zooplankton in Orinoco floodplain lakes, Venezuela. *Annls. Limnol.* 28(1):3-18.
- Voigts, D.K. 1976. Aquatic Invertebrate Abundance in Relation to Changing Marsh Vegetation. *The American Midland Naturalist* 95 (2): 313-322.
- Wetzel, R.G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3rd Edition. Academic Press, New York. 1006 pp.
- Zaret, T.M. 1972. Predatory prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem. *Ecology* 53(2): 248-257.
- Zoppi de Roa, E. y F. Michelangelli. 1981. El zooplancton en los cuerpos de agua de las sabanas inundables de Mantecal, Edo. Apure, Venezuela. *Biol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* XXXV(139):105-120.
- Zoppi de Roa, E., F. Michelangelli, y L. Segovia. 1985. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) de sabanas inundables de Mantecal, Edo. Apure, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 12:43-55.
- Zoppi de Roa, E. y W. Vásquez. 1991. Additional cladoceran records for Mantecal and new for Venezuela. *Hydrobiología* 225: 45-62.
- Zoppi de Roa, E. 1994. Species assemblages of cyclopoid Copepoda from Mantecal, Venezuela. *Hydrobiología* 292/293:429-435.
- Zoppi de Roa, E. 1999. Plancton de la península de Paria. En: Delgado, L. (Coord.). Caracterización de las variables espaciales y temporales del vector *Anopheles aquasalis* y su integración en un SIG, en el golfo de Paria. Banco Mundial. 31 pp.
- Zoppi de Roa, E., E. Gordon, E. Montiel, L. Delgado, J. Berti y S. Ramos. 2002. Association of cyclopoid copepods with the habitat of the malaria vector *Anopheles aquasalis* Curry, 1932, in the Peninsula of Paria, Venezuela. *Journal of the American Mosquito Control Association* 18(1):47-51.
- Zoppi de Roa, E., E. Gordon, F. González y E. Montiel. 2009. Plancton y vegetación de una sabana inundable en Mantecal (Estado Apure, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* 29(1-2):69-83.
- Zoppi de Roa, E., F. González y R. Torres. 2010. Informe Plancton. En: Fergusson, A. y N. Malaver (Coords.). Proyecto Orinokia. PDVSA.