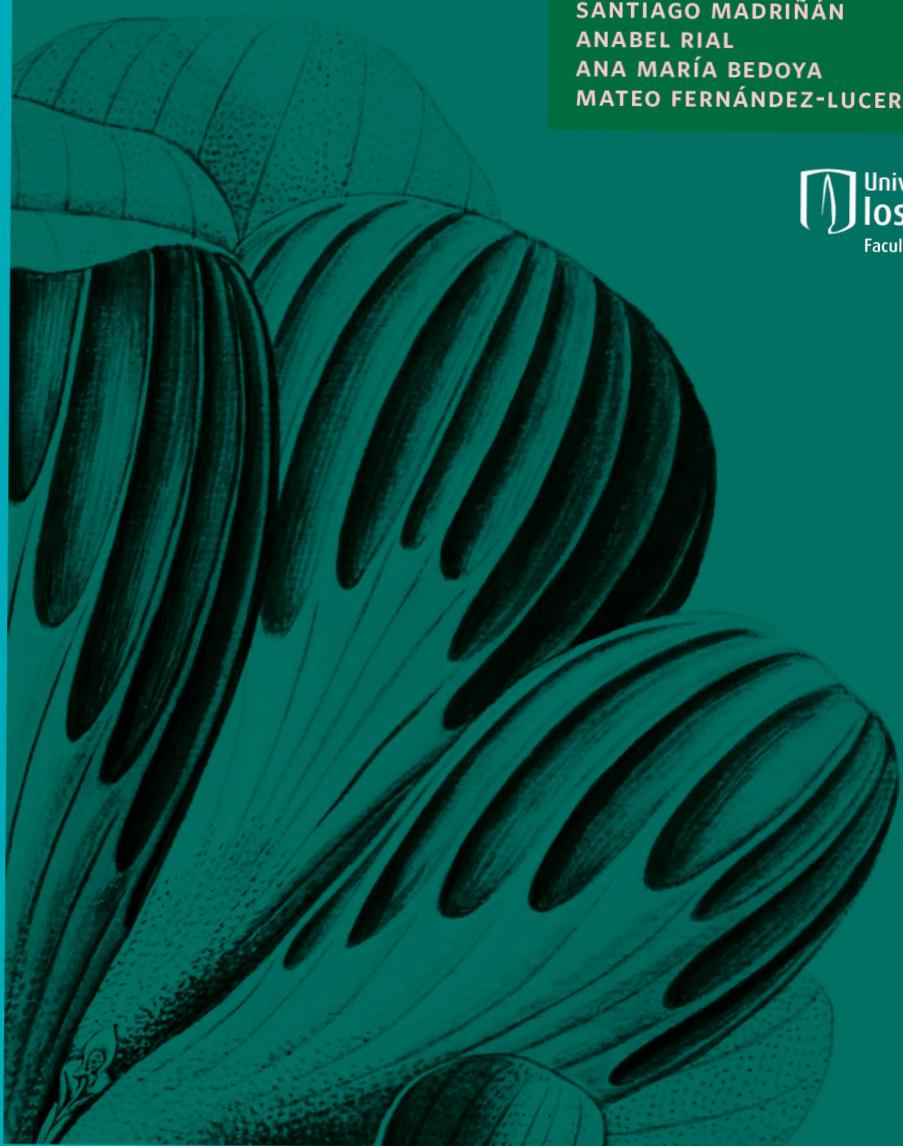


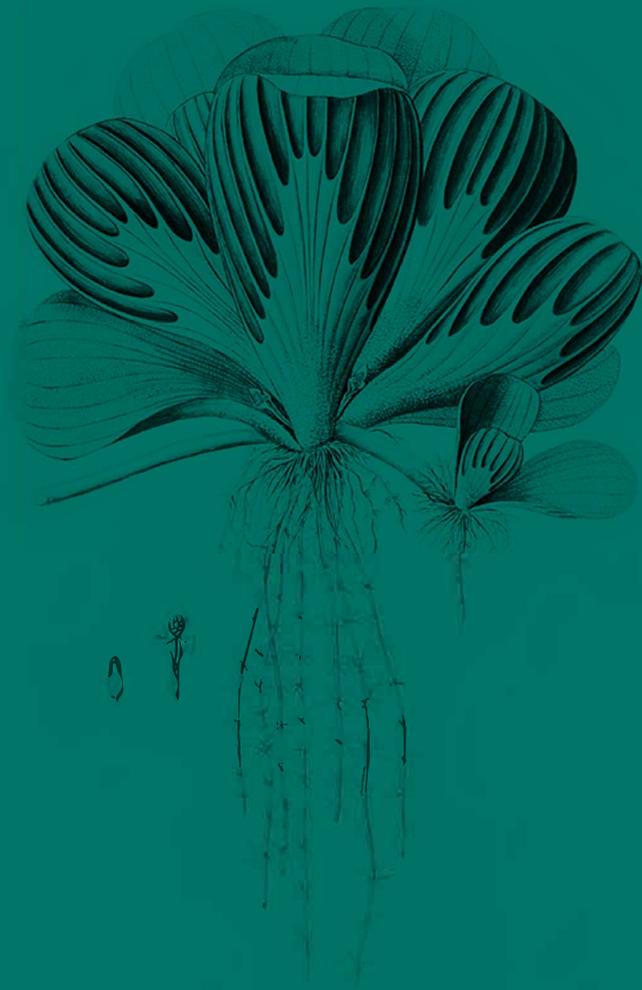
Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana

SANTIAGO MADRIÑÁN
ANABEL RIAL
ANA MARÍA BEDOYA
MATEO FERNÁNDEZ-LUCERO



 Universidad de
los Andes
Facultad de Ciencias









PLANTAS ACUÁTICAS DE LA ORINOQUIA COLOMBIANA



Bulbostylis aturensis (Maury) C. B. Clarke



Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana

SANTIAGO MADRIÑÁN

ANABEL RIAL

ANA MARÍA BEDOYA

MATEO FERNÁNDEZ-LUCERO

Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana / Santiago Madriñán, Anabel Rial, Ana María Bedoya, Mateo Fernández-Lucero – Bogotá: Universidad de los Andes, Ediciones Uniandes, 2017.

654 páginas; 16 x 23 cm

ISBN 978-958-774-526-9

1. Plantas acuáticas – Orinoquia (Colombia) – Identificación 2. Taxonomía vegetal I. Madriñán, Santiago II. Rial, Anabel III. Bedoya Ovalle, Ana María IV. Fernández-Lucero, Mateo V. Universidad de los Andes (Colombia).

CDD 581.76012

SBUA



Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana

Primera edición: octubre del 2017

© Santiago Madriñán, Anabel Rial,
Ana María Bedoya, Mateo Fernández-Lucero

© Universidad de los Andes, Facultad de
Ciencias, Departamento de Ciencias Biológicas

Ediciones Uniandes

Calle 19 n.º 3-10, oficina 1401

Bogotá, D. C., Colombia

Teléfono: 3394949, ext. 2133

<http://ediciones.uniandes.edu.co>

infeduni@uniandes.edu.co

ISBN: 978-958-774-526-9

Cuidado de la edición: Tatiana Grosch

Diseño y diagramación: Neftalí Vanegas

Imagen de cubierta: detalle de *Pistia stratiotes*,
de Nikolaus Joseph Jacquin. Tomado de
Selectarum Stirpium Americanarum Historia.

Cortesía de la Biblioteca Nacional de Colombia.

Impresión:

Panamericana Formas e Impresos S. A.

Calle 65 n.º 95-28

Bogotá, D. C., Colombia

Teléfono: 4 30 21 10

Impreso en Colombia – *Printed in Colombia*

Universidad de los Andes | Vigilada Mineducación.

Reconocimiento como universidad: Decreto 1297 del 30
de mayo de 1964. Reconocimiento de personería jurídica:

Resolución 28 del 23 de febrero de 1949, Minjusticia.

Acreditación institucional de alta calidad, 10 años: Resolución
582 del 9 de enero del 2015, Mineducación

Todos los derechos reservados. Esta publicación no puede ser
reproducida ni en su todo ni en sus partes, ni registrada en o
transmitida por un sistema de recuperación de información, en
ninguna forma ni por ningún medio, sea mecánico, fotoquímico,
electrónico, magnético, electro-óptico, por fotocopia o cualquier
otro, sin el permiso previo por escrito de la editorial.



Contenido

Prólogos • [xiii]

Agradecimientos • [xvi]

Introducción • [xxv]

Aspectos generales de la Orinoquia en Colombia • [xxvi]

Área de estudio • [xxix]

El conocimiento de las plantas acuáticas en Colombia • [xxx]

El conocimiento de las
plantas acuáticas en la cuenca del Orinoco • [xxxii]

Definición de planta acuática • [xxxiv]

Consideraciones sobre la conservación
de las plantas acuáticas como recurso hidrobiológico • [xxxvi]

**Plantas acuáticas de
la Orinoquia colombiana** • [6-546]

Briófitas

Marchantiales

Ricciaceae • [6]

Helechos

Polypodiales

Aspleniaceae • [8]

Pteridaceae • [10-12]

Salviniales

Marsileaceae • [14]

Salviniaceae • [16-20]

Magnólicas

Laurales

Lauraceae • [22]

Magnoliales

Annonaceae • [24]

Nymphaeales

Cabombaceae • [26]

Nymphaeaceae • [28-32]

Monocotiledóneas

Alismatales

Alismataceae • [34-42]

Araceae • [44-60]

Hydrocharitaceae • [62]

Asparagales

Amaryllidaceae • [64]

Iridaceae • [66-68]

Orchidaceae • [70-84]

Commelinales

Commelinaceae • [86-88]

Pontederiaceae • [90-102]

Dioscoreales

Burmanniaceae • [104-108]

Dioscoreaceae • [110]

Pandanales

Cyclanthaceae • [112]

Poales

Bromeliaceae • [114-116]

Cyperaceae • [118-140]

Eriocaulaceae • [142-156]

Mayacaceae • [158-160]

Poaceae • [162-200]

Rapateaceae • [202-216]

Typhaceae • [218]

Xyridaceae • [220-240]

Zingiberales

Costaceae • [242-244]

Heliconiaceae • [246-254]

Marantaceae • [256-258]

Zingiberaceae • [260]

Dicotiledóneas

Apiales

Araliaceae • [262-264]

Asterales

Asteraceae • [266-276]

Menyanthaceae • [278]

Boraginales

Boraginaceae • [280-284]

Brassicales

Cleomaceae • [286]

Caryophyllales

Caryophyllaceae • [288]

Droseraceae • [290-294]

Polygonaceae • [296-298]

Portulacaceae • [300-302]

Cucurbitales

Begoniaceae • [304-306]

Dilleniales

Dilleniaceae • [308]

Ericales

Sapotaceae • [310]

Fabales

Fabaceae • [312-334]

Polygalaceae • [336-340]

Gentianales

Apocynaceae • [342-344]

Gentianaceae • [346-352]

Rubiaceae • [354-374]

Lamiales

Acanthaceae • [376-378]

Bignoniaceae • [380-382]

Gesneriaceae • [384]

Lamiaceae • [386-388]

Lentibulariaceae • [390-412]

Linderniaceae • [414-416]
Orobanchaceae • [418-422]
Plantaginaceae • [424-432]
Verbenaceae • [434-436]

Malpighiales

Bonnetiaceae • [438]
Erythroxylaceae • [440]
Euphorbiaceae • [442-448]
Euphroniaceae • [450]
Malpighiaceae • [452]
Ochnaceae • [454-460]
Phyllanthaceae • [462]
Podostemaceae • [464-466]

Malvales

Malvaceae • [468-482]

Myrtales

Lythraceae • [484-488]
Melastomataceae • [490-506]
Onagraceae • [508-532]
Vochysiaceae • [534]

Solanales

Convolvulaceae • [536]
Hydroleaceae • [538]
Solanaceae • [540-544]
Sphenocleaceae • [546]

Bibliografía • [549]

Glosario • [583]

**Listado y definiciones de
ambientes húmedos asociados a la Orinoquia** • [591]

Índices • [595]

Nombres comunes • [595]

Nombres científicos • [600]



Pontederia subovata (Seub.) Lowden



Schoenocephalum teretifolium Maguire



Prólogo I

Al noroeste del río Orinoco se encuentra una amplia región que comparten Colombia y Venezuela conocida como la Orinoquia o Llanos del Orinoco, que se definen como áreas extensas sobre material sedimentario aluvial originado a partir de los terrenos elevados circundantes, bajo la influencia de los cambios climáticos del cuaternario. La región está ubicada en la parte septentrional de Suramérica y se caracteriza por la presencia de una variedad única de ecosistemas, dentro de los que se destacan las sabanas, los humedales y una gran cantidad de bosques de diferentes tipos. Hemos agrupado y estudiado esos ecosistemas de acuerdo con su composición florística, fisionomía y aspectos ecológicos. Desde tiempos precolombinos, el uso y conocimiento de las plantas ha tenido un papel fundamental en la cultura de la región llanera, representando un recurso natural muy utilizado para resolver problemas de la población. En los llanos colombo-venezolanos se encuentran aproximadamente 4500 especies, dentro de las que se destacan las plantas acuáticas, que han sido objeto (junto con los humedales) de numerosos estudios en la últimas tres décadas. Sin embargo, el interés por mejorar el conocimiento de las especies y sus hábitats es cada vez mayor como consecuencia de los eventos climáticos recientes y los niveles de degradación y eliminación, sin precedentes, de las ecosistemas acuáticos llaneros. Estos eventos han llegado a niveles de preocupación alarmantes y por eso es cada vez mayor la necesidad de entender la importancia y dinámica de los cuerpos de agua de la región, para así mejorar los niveles del uso y manejo de los humedales.

En el marco del reconocimiento de las plantas acuáticas de la Orinoquia cabe señalar que personal profesional de la Universidad de los Andes asumió la iniciativa de organizar y actualizar la mayor cantidad posible de información de las plantas acuáticas que crecen en la Orinoquia colombiana. A pesar de que en estos últimos diez años ha aumentado el número de colecciones, investigaciones y colegas interesados en el estudio de las plantas acuáticas vasculares, aún estamos lejos de asegurar que la exploración de

campo se haya terminado. Por el contrario, la revisión cuidadosa del presente catálogo nos señala la carencia de información para amplias regiones de nuestro país, y la falta de monografías destaca la necesidad de profundizar en estudios taxonómicos y fitogeográficos de la mayoría de los grupos de angiospermas acuáticas distribuidas en el territorio nacional.

Entonces, la experiencia que se presenta es una antología científica de las plantas acuáticas de los llanos colombianos. Sin duda hay más especies y muchas de estas plantas se pueden encontrar en otros sitios del país y también en contextos geográficos semejantes.

El lector encontrará en esta obra un exhaustivo catálogo de las plantas bajo el perfil técnico; cada planta se presenta con su nombre científico, distribución geográfica y ecológica, descripción botánica y especificaciones relacionadas con la fenología y la reproducción. En la segunda parte encontrará una detallada presentación iconográfica de las especies en sus hábitats; información que valoriza aún más la calidad y la eficacia del texto al incluir fotografías de cada planta, útiles para la identificación de las especies y para obviar confusiones en el manejo de las mismas. La clasificación y ordenamiento de información tan importante, delicada y variable, según la procedencia geográfica, otorga a este trabajo un inestimable valor científico y de investigación. Esta obra pretende ser, por consiguiente, un sobresaliente material científico-ilustrativo-divulgativo para el sector académico y público en general. También ofrece una base de referencia para estudios en el área de la biodiversidad de los humedales, de sus principales componentes y de sus posibles desarrollos y aplicaciones. El presente catálogo recopila y sintetiza toda la información derivada de las floras terminadas y en proceso, revisiones taxonómicas y, en general, nuevos registros publicados, así como la adición de nuevas colecciones incorporadas al acervo de los herbarios. Es importante hacer notar la revisión, corrección y actualización de los nombres de las angiospermas acuáticas estrictas de Colombia.

Finalmente, la presente contribución busca ampliar la cultura científica de la población, difundir información original y hacer de las ciencias básicas un instrumento para el análisis de la realidad ambiental actual desde diversos puntos de vista. Todo esto con el fin de contribuir de la mejor manera a afrontar la conservación de los llanos del Orinoco; una bioregión cuyos ecosistemas han sido drásticamente modificados en las últimas cinco décadas.

Gerardo A. Aymard Corredor
Guanare, junio del 2017





Duckea flava (Link) Maguire



Prólogo II

Los humedales se encuentran entre los hábitats más importantes del mundo, no solo por la diversidad de plantas y animales que albergan, sino también por su capacidad para filtrar agua y capturar carbono, lo que contribuye a mitigar el calentamiento de nuestro planeta. Sin embargo, los humedales también se encuentran entre los hábitats más amenazados por contaminación, siendo a diario secados y rellenados para dar paso a urbanizaciones y a la ampliación de la frontera agrícola, o fragmentados por la construcción de carreteras, y son altamente vulnerables al cambio climático global.

Santiago Madriñán y yo compartimos la pasión por las plantas y por las plantas acuáticas en particular. Incluso en los hábitats más secos se pueden encontrar áreas en donde se mantiene el agua de la estación lluviosa y alrededor de esta se desarrolla una flora completamente distinta. Durante mi primera visita a Colombia, Santiago me llevó a un gran pantanal donde me maravillé por la diversidad de plantas acuáticas que había. Campos de helechos macho del género *Acrostichum* y enneas (*Typha*) intercalados con conglomerados masivos de cuchareros (*Echinodorus*) cubiertos de plumosas y estrelladas flores blancas nos dieron la bienvenida. Al acercarnos al agua, las bellas rosetas de la lechuga de agua, *Pistia stratiotes*, flotaban en la superficie portando sus diminutas flores blancas semejantes a la inflorescencia de un anturio. Es esta la planta que los autores escogieron para la cubierta del libro, y es difícil para mí pensar en una especie más apropiada para adornar esta guía de plantas acuáticas, pues es omnipresente en los humedales tropicales.

Las descripciones de cada especie están ilustradas con las más bellas fotografías tomadas por los autores durante tres años de trabajo de campo, mapas de distribución ilustrativos, y datos sobre su ecología y usos. Además, la información está completamente referenciada y sigue la reciente clasificación APG IV, lo que hace de este libro una excelente guía para la identificación de plantas acuáticas en los Llanos de Colombia y en humedales

similares de Suramérica. Si el lector encuentra una planta acuática en la Orinoquia colombiana podrá identificarla y leer acerca de sus asociaciones e importancia biológica y su potencial uso económico.

Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana incluye maravillosos helechos acuáticos como *Azolla*, planta asociada a bacterias fijadoras de nitrógeno, y *Salvinia*, cubierta de pelos en forma de sombrilla que repelen el agua. También incluye a la espectacular *Guacamaya superba*, con sus llamativas inflorescencias de brácteas rojizas que atraen colibríes, y a plantas carnívoras como *Utricularia*, que atrapan pequeños invertebrados acuáticos en sus utrículos. El libro incluso muestra una peculiar planta hepática flotante.

Las plantas acuáticas tienen la incómoda tendencia de crecer en el agua. Prosperan en suelo inundado o justo en medio de un cuerpo de agua, por lo que coleccionarlas implica mojarse los pies. Es tal vez por esto la flora acuática colombiana es aún poco conocida y —a pesar de que esta guía fue construida con gran diligencia— aún queda mucho por explorar en la cuenca del río Orinoco. No me cabe duda de que este libro guiará a los estudiantes por los pantanos de la botánica y ayudará al botánico profesional a apreciar el hecho de mojarse las medias.

Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana constituye, además, una exquisitez como libro de mesa para hojear en casa, pero, sobre todo, este libro incitará al lector a viajar a los Llanos de Colombia a descubrir el maravilloso mundo de las plantas acuáticas.

Maarten Christenhusz
Kew, primavera del 2017



Crotalaria minor Kunth



Eriocaulon humboldtii Kunth



Agradecimientos

Agradecemos a las siguiente personas e instituciones, fundamentales en el buen desarrollo de este proyecto, tanto en su fase de campo e investigación como en la fase editorial:

- A Ecopetrol por apoyar el conocimiento y conservación de la biodiversidad con el Convenio 5211419 del año 2011, mediante el cual se financiaron tanto la investigación como esta publicación; gracias a Ana M. Moncaleano por estimular este proyecto.
- A la Universidad de los Andes por auspiciar este proyecto y apoyar la investigación y conservación de la biodiversidad de la Orinoquia; gracias a Luz Malely Gutiérrez y Blanca Cortés por su gentileza y diligencia en los procesos administrativos durante los dos años que duró el proyecto.
- A Claudia Alejandra Medina y al personal del Herbario Federico Meden Bogotá del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) por facilitarnos el acceso a las colecciones y bases de datos del IAvH, ubicados en el claustro de Villa de Leyva.
- A Claudia Múnera por el diligente y eficaz suministro de información no consignada en el SIB y a Hernando García por sus gentiles recomendaciones.
- A Lisa M. Campbell por su compañía en el Parque Nacional Natural El Tuparro y su aporte en la identificación de monocotiledóneas, especialmente de *Xyridaceae*.
- A Thomas Philbrick por la bibliografía facilitada sobre *Macarenia*.
- A Diego Giraldo-Cañas (Herbario Nacional Colombiano del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional)

por su invaluable colaboración en la identificación de algunas gramíneas.

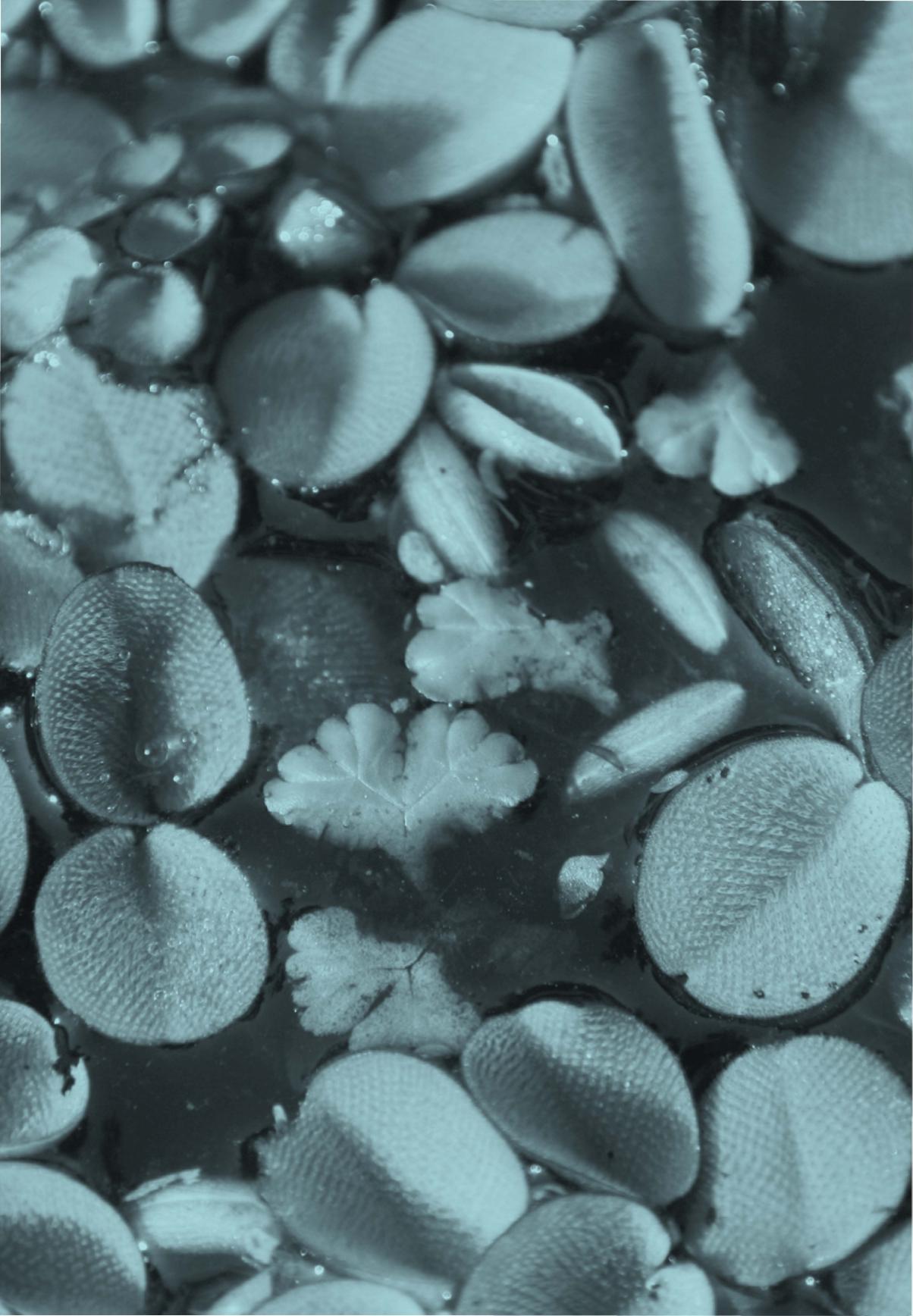
- A Alfredo Navas por su constante colaboración y apoyo en diferentes aspectos del proyecto, fotografías y compañía en algunas salidas de campo.
- A María Fernanda Torres por las fotografías de La Macarena y por su compañía en algunas salidas de campo.
- A Gerardo Aymard por su detallada revisión del manuscrito y valiosos comentarios.
- A Maarten Christenhusz por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito, en particular por adelantar la publicación del Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV).
- A Orlando Adolfo Jara, María Paula Contreras, Francisco Castro y Sofía Rojas por sus aportes en distintos procesos durante el transcurso del proyecto.
- A Luis Alberto Roa por su apoyo logístico en la laguna La Venturosa (Puerto López, Meta), en febrero del 2012.
- A César Barrera y a Chicuaco por su hospitalidad y colaboración en las reservas Rey Zamuro y Matarredonda (San Martín, Meta), en marzo del 2012.
- A Carlos Montenegro por su amable recibimiento y apoyo en la finca La Visión (Paz de Ariporo, Casanare), en marzo y abril del 2012.
- A Isidro González por el transporte fluvial en Inírida y al motorista Bernal Medina por el recorrido a lo largo de los ríos Inírida, Guaviare y Atabapo (Guainía), en abril del 2012.
- A José Moncaleano Díaz por recibirnos en su finca en Villanueva (Casanare), en abril del 2012 y enero del 2013.
- A Omar Lino de la comunidad indígena de Chaquita-Atabapo por mostrarnos la sabana inundable Cucurital (Guainía), en abril del 2012.
- A Carlos Lasso y al IAvH por el apoyo logístico que permitió gran parte del estudio de las comunidades vegetales acuáticas del Guainía, en abril del 2012.
- A la Fundación Omacha y a WWF Colombia, especialmente a Fernando Trujillo y a Saulo Usma, por el apoyo logístico para

estudiar las plantas acuáticas de la finca El Brasil (Puerto Gaitán, Meta), la laguna la Portuguesa (Santa Rosalía, Vichada) y parte del río Atabapo (Inírida), en el marco del proyecto sulu, en mayo del 2012 y julio del 2012, respectivamente.

- A Orlando Patiño y a Ariel Trujillo por su colaboración, apoyo logístico y amable acogida en el Parque Natural Nacional El Tuparro (Vichada), en julio del 2012.
- A la Fundación Palmarito y a Rafael Antelo por el apoyo logístico que permitió el estudio de las plantas acuáticas del parque ecotemático Wisirare (Orocué, Casanare), en agosto del 2012.
- A Ecoturismo Macarena, muy especialmente a Alexander Fandiño, por habernos guiado de manera entusiasta en Caño Cristales (La Macarena, Meta), en septiembre del 2012.
- A Francisco Ordóñez-Salcedo y a Jorge Armando Ordóñez-Salcedo por acompañarnos y por su amable recibimiento en la finca Las Mercedes (Maní, Casanare), en enero del 2013.
- A Javier Alberto Melo y a la comunidad de playa Güio por habernos recibido tan amablemente en sus cómodas instalaciones y por guiarnos de manera precisa por la Laguna Negra y la serranía de La Lindosa (San José del Guaviare, Guaviare), en marzo del 2013.
- A Fernando Reyes, a Poncho y a Baloy por su hospitalidad y logística, y por guiarnos en el hato Santana (Orocué, Casanare), en julio del 2013.
- A la familia Espinosa-Niño, David Espinosa, Manuel Espinosa, Otoniel Espinosa y Salomón Niño, por su colaboración durante la fase de campo en Arauca, Arauquita, Fortul, Puerto Rondón, Tame y Saravena (Arauca), en agosto del 2013.
- Al equipo de Ediciones Uniandes, especialmente a Adriana Delgado, en la coordinación editorial, y a Neftalí Vanegas, en el diseño gráfico, por su acompañamiento e importantes contribuciones, sin las cuales este libro no hubiera llegado a producirse y de forma tan bella.

Expresamos nuestra admiración y gratitud a todos los habitantes de la Orinoquia colombiana, especialmente a las personas de las localidades de estudio que nos colaboraron y apoyaron.

A todos ellos dedicamos esta obra.





Introducción

El Neotrópico es la región biogeográfica que alberga la mayor diversidad de especies de plantas acuáticas del mundo (Chambers *et al.*, 2008), y, de estas, se considera que solo una minoría proviene de otros continentes. En las grandes planicies inundables y los humedales de Suramérica, los inventarios florísticos superan el centenar de especies; por ejemplo, en la cuenca binacional del Orinoco se estima la presencia de unas trescientas especies, de las cuales 171 ya han sido registradas en el delta del río Orinoco y 198 en los llanos inundables de Venezuela (Colonnello, 2004; Rial, 2009).

La cuenca del río Orinoco es la tercera del mundo en cuanto a su caudal, que a grandes rasgos comprende tres unidades de relieve: el piedemonte andino, los llanos y el escudo guayanés. La región alberga a los llanos o sabanas inundables del Orinoco que, con una superficie aproximada de 240.000 km², son catalogados como el tercer humedal más importante de Suramérica (Galán de Mera y Linares-Perea, 2008). Esta bioregión posee un complejo único de ecosistemas que la convierten en un área de atención prioritaria en el mundo (Hanna *et al.*, 2013).

Las plantas acuáticas —objeto de este estudio— representan un grupo de organismos muy importantes en los ambientes acuáticos de la Orinoquia y, en general, en los hábitats lénticos y lóticos, permanentes y temporales, principalmente de regiones tropicales y templadas del planeta. Su evidente plasticidad, expresada mediante distintas formas, fenotipos o ecofases a lo largo del ciclo hidrológico, les permite completar su ciclo vital en ambientes con inundaciones y sequías alternantes. Además, las adaptaciones fisiológicas (aceleración de la glicólisis y fermentación láctica y alcohólica) y morfológicas que presentan (formación de aerénquima, reducción de tejidos lignificados, entre otros) les permiten generar energía mediante fotosíntesis, transportar oxígeno a los diferentes tejidos vegetales, controlar el pH celular y soportar fuertes corrientes de agua (Justin y Armstrong, 1987; Ernst, 1990; Jackson y Armstrong, 1999; Somavilla y Graciano-Ribeiro, 2012).

Esto con el fin de sobreponerse a las condiciones anóxicas que el medio acuático supone, para sobrevivir en un medio terrestre-acuático fluctuante y colonizar ambientes difíciles, como raudales.

Las funciones que las plantas acuáticas desempeñan en los ecosistemas que habitan son muy relevantes. Primero, porque son la base de la cadena trófica de los humedales y su presencia garantiza el sitio de reproducción y alimentación de muchas especies; estas plantas condicionan buena parte de las interacciones entre los organismos acuáticos. Segundo, por sus capacidades para filtrar y depurar aguas y servir como indicadores del tipo de hábitat, aspectos de gran utilidad en la comprensión de la complejidad de los cuerpos de agua de la Orinoquia.

El presente libro incluye aspectos generales de la cuenca colombiana del Orinoco, el estado actual del conocimiento sobre las plantas acuáticas del país, el concepto adoptado de planta acuática y algunas consideraciones para la conservación de este relevante y poco estudiado grupo de plantas en Colombia. Finalmente, se presenta un listado de 291 especies de plantas acuáticas y 271 descripciones con fotografías e información taxonómica, de distribución, ecología, usos y estado de conservación.

Aspectos generales de la Orinoquia en Colombia

La cuenca del Orinoco es la mayor unidad de relieve homogéneo al norte de Suramérica (San José y Mazorra, 1998). Con una superficie de drenaje de 1'000.000 km² (Meade *et al.*, 1983), este complejo geoestructural de 981.446 km², compartido por Colombia y Venezuela, limita al noroeste con la cordillera de los Andes, al sur con el escudo guayanés y la Amazonia, y drena al océano Atlántico al este de Venezuela, en el estado Delta Amacuro. De acuerdo con información de la Unesco (1979), es la tercera cuenca más caudalosa y la vigésima más extensa del mundo.

La Orinoquia o llanos del Orinoco se han definido como una región natural desarrollada sobre material sedimentario aluvial, originado a partir de los terrenos elevados circundantes (Schargel, 2007, 2015; Zinck, 2015). La región se caracteriza por la presencia de amplias llanuras, con una variedad de formaciones vegetales inmersas en el gran complejo de sabanas neotropicales que cubren el norte de Suramérica. Entre los elementos de la vegetación de la Orinoquia se destacan los chaparrales, saladillales, palmares, morichales y los bosques deciduos, de galería y siempreverdes.

Estas comunidades vegetales se han desarrollado bajo un régimen climático típicamente biestacional, producto de la marcada influencia de los vientos alisios del noreste (Aymard y González, 2007, 2014; Aymard, 2015b). Entre esta matriz original, actualmente se encuentran numerosos potreros, plantaciones agroforestales, matorrales y bosques muy intervenidos, con una mezcla de especies pioneras y elementos del bosque original.

Los Llanos del Orinoco se dividen en los Llanos venezolanos y la Orinoquia colombiana o Llanos Orientales de Colombia (Blydestein, 1967; Van der Hammen y Rangel-Ch., 1997; Cortés-Lombana, 2004). Estos últimos están conformados por planicies aluviales y eólicas entre el río Meta y la cordillera de los Andes. Hacia el este, entre el río Meta y el Orinoco, se extiende una altiplanicie con una topografía que va de plana a quebrada, limitada por la cordillera Oriental de los Andes al oeste y el escudo guayanés hacia el este. Esta altiplanicie se une en el sur con las tierras bajas de la Amazonia colombiana, donde las sabanas son reemplazadas por bosques húmedos sobre superficies onduladas, que datan hasta de 5,3 millones de años (Botero y Serrano, 1992).

Según la división política del territorio en Colombia, la Orinoquia comprende totalmente los departamentos del Casanare, Arauca y Vichada, y parcialmente los departamentos del Meta, Guaviare, Guainía, Norte de Santander, Boyacá y Cundinamarca. Tal como expresa Domínguez (2011), buena parte de estos territorios no tiene carácter orinocense, pues la división político-administrativa no está basada en el concepto natural de cuenca hidrográfica. Por lo tanto, los departamentos de Boyacá, Cundinamarca o Santander poco se identifican con la Orinoquia, e incluso es probable que la mayoría de sus habitantes no sepa que sus paisajes son parte de la tercera cuenca más caudalosa del mundo. Por razones históricas (de comunicación a través de sus ríos), los territorios del sur (Meta, Guaviare y Guainía) suman sus tierras transicionales amazónicas y las porciones guayanesas (geológicamente muy antiguas) a esta región. Esto mismo ocurre en Venezuela en los estados Bolívar y Amazonas, al sur del río Orinoco.

De las dieciocho millones de hectáreas que ocupa la Orinoquia colombiana, apenas un mínimo porcentaje se encuentra en áreas protegidas. Solo seis de los catorce ecosistemas definidos tienen figura de Parque Natural Nacional (PNN) y en solo tres se resguarda más del 10 % del área (Arango *et al.*, 2003). En este territorio,

aparentemente uniforme y realmente muy variado, el ecosistema de sabana está amenazado y desprotegido, a excepción de los pequeños fragmentos en el mosaico que forma con el bosque en el PNN El Tuparro, en el departamento del Vichada (Villareal-Leal y Maldonado, 2007). Otras áreas protegidas, como el PNN El Tamá (en Colombia y Venezuela), el PNN Sierra de La Macarena, sus es-tribaciones en el PNN Tinigüa, el PNN Cordillera de los Picachos o los Páramos de Sumapaz, no representan ecosistemas de sabana. Por tal razón, una red de reservas naturales de la sociedad civil, agrupadas por Resnatur en el nodo Orinoquia, procura conservar, en sus cuarenta predios ubicados en los departamentos del Vichada, Casanare, Meta y Arauca, 65.956 hectáreas de paisajes llaneros (especialmente de llanos inundables), escasamente representa-dos en el Sistema Nacional de Parques y sin representación alguna en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP) (Peñuela *et al.*, 2011b). Esta opción —conservación de la biodiversidad en tierras privadas— merece apoyo y es cada vez más importante en el contexto global. Por otra parte, en talleres binacionales sobre la conservación de la biodiversidad de esta cuenca del Orinoco se identificaron, tras un exhaustivo análisis, quince áreas prioritarias en Colombia que están listas para ser consideradas en los planes nacionales de uso y protección integral de la cuenca (Lasso *et al.*, 2010, 2011).

Según el plan de acción de Colombia para la Orinoquia (Correa *et al.*, 2005), el área inundable de los ríos Arauca, Guaviare, Iní-rida, Meta, Vichada, Tomo-Tuparro y Atabapo es de 32.343 km² (3'234.300 ha). Es decir, el 31,7 % de la superficie inundable del país. Además, en este documento se reconoce que el agua define la fisionomía de grandes paisajes de la Orinoquia, convirtiéndose en el factor que garantiza la conservación de los diferentes ambientes y de su oferta natural de recursos hidrobiológicos. En tal sentido y según el marco de referencia en Colombia, los humeda-les colombianos se dividen de acuerdo con el tipo de ecosistema y su origen y funcionamiento, dando lugar a siete sistemas deter-minados por factores hidrológicos, geomorfológicos, químicos o biológicos; cinco subsistemas según los patrones de circulación del agua; ocho clases dadas por la fisionomía del humedal y más de quince subclases de acuerdo con la estructura y composición de sus comunidades (Correa *et al.*, 2005). Según lo anterior, se

definen siete complejos de humedales continentales en la Orinoquia colombiana: ríos Arauca, Casanare, Guaviare, Inírida, Meta, Vichada y Tomo. Naranjo (1998) y Naranjo *et al.* (1999) clasificaron los humedales a partir de esos siete complejos en cuatro tipos de hábitats temporales y permanentes: llanuras aluviales (temporales), madrevejas, planos inundables y lagunas permanentes.

Posteriormente, Márquez (2004) señaló que la amplia variedad de ambientes lénticos y lóticos que componen las planicies inundables definidas por el régimen de inundación y sequía no habían sido debidamente diferenciados en la Orinoquia de Colombia, debido a la gran extensión que ocupan en este país; y clasificó las sabanas estacionales como un Tipo Principal de Hábitat (ТPH) y a los humedales como un Tipo Principal de Ecosistema (ТРЕ). Del mismo modo, diferenció en este ТРЕ a las ciénagas como el único ТPH, señalando que los lagos y lagunas en Colombia pertenecen a esta categoría. Sin embargo, Lasso *et al.*, (2014) identificaron y describieron los diferentes tipos de humedales presentes en la Orinoquia andina, Orinoquia llanera, Orinoquia guayanesa y Orinoquia atlántica o delta. Esta clasificación y descripción está basada en revisiones bibliográficas y toma en consideración los aspectos bióticos, fisiográficos, geomorfológicos, altitudinales, hidrológicos y geoquímicos, y es la que se acuña en este texto.

Área de estudio

La cuenca del Orinoco, situada al norte de Suramérica, tiene un régimen climático isotérmico (24-28 °C) y bimodal de lluvia-sequía, con precipitaciones promedio de 1500 y 4000 mm entre febrero y octubre (Lasso *et al.*, 2010). Comprende un complejo de subcuencas en tres regiones hidrográficas: alto, medio y bajo Orinoco-delta. La mayor superficie corresponde al medio Orinoco (60 %), que comienza en el interfluvio de los ríos Atabapo, Guaviare y Orinoco en la frontera entre Colombia y Venezuela, y abarca un área de drenaje de 254.000 km², equivalente a una cuarta parte de la cuenca (Aymard *et al.*, 1989; Silva-León, 2005).

En este tramo se ubica el centenar de hábitats estudiados, específicamente en diecisiete localidades de las subcuencas de los ríos Atabapo, Bitá, Guaviare, Inírida y Meta, en los departamentos de Arauca, Casanare, Meta, Guainía, Guaviare y Vichada. Las localidades de estudio hacen parte de las planicies inundables de las