Nuevos registros de plantas acuáticas para la región Guayana y notas sobre las islas flotantes en el río Guaviare, Guainía, Colombia

New records of aquatic plants from the Guayana region in Colombia, with notes on floating islands in the Guaviare River, Guainía

Anabel Rial

Resumen

Se amplía la distribución geográfica de 17 especies de plantas acuáticas, 14 al conjunto de la Guayana, 2 al departamento del Guainía y 1 para Colombia. Se describen sus hábitats en 6 localidades de la Estrella Fluvial de Inírida; en la sabana arenosa, lajas o afloramientos del Escudo en el Inírida y el Atabapo y planicie inundable del Guaviare. De estas especies 5 forman islas flotantes (IF) en el río Guaviare. Finalmente, se define el término de IF y se describen algunos aspectos ecológicos en este humedal de aguas mixtas en los departamentos de Guainía y Vichada.

Palabras clave. Camalotal. Embalsado. Escudo Guayanés. Humedal. Macrófita.

Abstract

Novel distributional data for 17 species of aquatic plants are presented, based on observations in the Guyana Shield of Colombia. The habitats of the species are described in 6 locations of Estrella Fluvial de Inírida: sandy savannas, granitic outcrops (lajas) of the Inírida and Atabapo, and floodplains of the Guaviare. Five of these species form floating islands in the Guaviare River. The term of floating islands is defined and some relevant ecological aspects of the mixed (white, clear, black) water wetlands of the departments of Guainía and Vichada are described.

Keywords. Floating mat. Floating meadow. Guyana shield. Macrophyte. Wetland.

Introducción

En el marco del proyecto Flora acuática de la Orinoquia (Convocatoria Nacional a la Biodiversidad Ecopetrol 2011-Uniandes) y con el apoyo del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Instituto Humboldt) y la Fundación Omacha, se llevó a cabo en abril de 2012 un inventario de plantas acuáticas en la Estrella Fluvial del Inírida. Este lugar es un

sitio Ramsar desde 2014, e incluye los planos de inundación y zonas de confluencia de los ríos Inírida-Guaviare, Guaviare-Atabapo y Guaviare-Orinoco. Geológicamente el área corresponde al complejo migmatitíco de Mitú (Galvis et al., 1979; Huguett et al., 1979; Kroonenberg, 1985) o Guayanés (Pinheiro et al., 1976) del Escudo de Guayana en Colombia; una subregión (Gröger

y Huber, 2007) de 2,5 millones de km² (Zink y Huber, 2011) con 250000 km² en Colombia (Etter, 2001), delimitada por la superficie de drenaje de los afluentes meridionales y surorientales del río Orinoco, con una porción de su límite meridional entre los ríos Vichada y Guaviare y entre los ríos Inírida y Vaupés (Eva y Huber, 2005). Desde el punto de vista fitogeográfico se divide en cuatro unidades: 1) Lajas del Norte, 2) Atabapo-Ventuari, 3) Araracuara y 4) Macarena-Lindosa que ocupan una superficie de 126460,63 km² (Córdoba, 2014). La Estrella Fluvial del Inírida, en la unidad Lajas del Norte, incluye los cerros, serranías y sabanas del Guainía, así como la franja limítrofe y oriental del Vichada en el límite con Venezuela desde Cucui hasta Puerto Carreño. La oferta de hábitats incluye humedales lénticos y lóticos, temporales

y permanentes. Al menos 22 en la cuenca del Guaviare, 16 en la del Inírida y 10 en la del Atabapo (Lasso et al., 2014) con aguas blancas, claras y negras (Lasso, 2014) y macrohábitats complejos como los ríos y sus planicies de desborde o más simples como los charcos temporales de los afloramientos del Escudo (Rial, 2014 b). El clima bimodal, con lluvias entre abril-octubre y sequía entre noviembre-marzo, origina un pulso de inundación anual con crecidas, inundaciones y anegamientos durante la mitad del año y descenso de las aguas y desecación total o parcial de humedales durante la otra mitad. La riqueza de la flora acuática de la Guayana de Venezuela y Colombia ha sido calculada en unas 600 especies herbáceas y arbustivas (Rial, en prep.), entre las que se incluyen las 17 descritas a continuación.

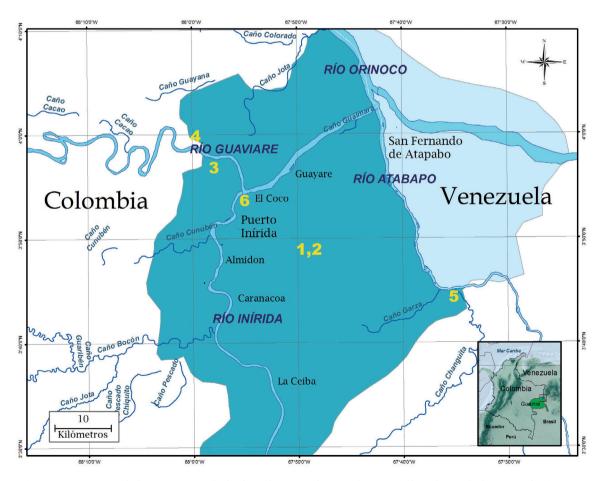


Figura 1. Mapa del área. Localidades de estudio en la Estrella Fluvial de Inírida (mapa modificado de WWF).

Materiales y métodos

Las observaciones se llevaron a cabo en abril de 2012, a los 15 días del inicio de las lluvias. Para el inventario, identificación de especies y observaciones ecológicas se hicieron recorridos a pie y en embarcación a motor. La ampliación del área de distribución geográfica se constató revisando los registros en las bases de datos de los herbarios Nacional Colombiano (COL) y Federico Medém Bogotá (FMB), así como el SiB Colombia del Instituto Humboldt y aquellas publicaciones en las que la especie apareciera con su respectivo número de colector o catálogo. Los ejemplares del Guainía-Vichada cuya ampliación de distribución se describe a continuación, han sido incluidos por Fernández-Lucero y Madriñán (2016) en la bases de datos GBIF (https://www. gbif.org/occurrence/1055065072) y se encuentran depositados en el herbario ANDES del Museo de Historia Natural de la Universidad de los Andes. Se describen a continuación las 6 localidades y los 17 registros de plantas acuáticas para la Guayana, así como sus macrohábitats según Lasso et al. (2014), rango nativo, distribución actual y los departamentos de Colombia en los que está presente la especie según registros del herbario COL siguiendo el sistema de clasificación APG IV. Se define el término isla flotante (IF) y se discuten

aspectos ecológicos de sus comunidades en el río Guaviare.

Resultados y discusión

Nuevos registros, localidades y hábitats. Ampliaron su ámbito de distribución 17 especies, 14 a la Guayana colombiana, 2 al departamento de Guainía y una a Colombia -Callisia filiformis (M. Marteens & Galeotti) D.R. Hunt-. Sus registros para la Orinoquia se encuentran en la base de datos GBIF del proyecto (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016). Excepto Ricciocarpos natans (L.) Corda, todas son nativas de América y en su mayoría están presentes en todo el Escudo Guayanés (Díaz y Rosales, 2006; Díaz y Delascio, 2007; Funk et al. 2007; Bernard, 2011; Moura et al., 2015; Paiva et al., 2017) (Tabla 1). Melananthus ulei Carvalho, nuevo registro para Colombia (Fernández et al., 2015) o C. filiformis, son características de oquedades en lajas (afloramientos graníticos) de la Guayana. Habitan en la cuenca del Guaviare 9 especies, 7 en la de Inírida y 1 en la del Atabapo; la mayoría en madreviejas, caños y en el cauce principal de los ríos de aguas blancas (Tabla 1). De estas especies 5 forman islas flotantes (IF) en las márgenes del río Guaviare o sus afluentes. Al inicio de lluvias, se observaron en estados serales tempranos en las márgenes de este río y desplazándose con la corriente en su cauce o canal principal.

Tabla 1. Area de distribución de las especies en la Guayana, ampliación y macrohábitats en este estudio. VE: Venezuela (Bolívar, Amazonas y/o Delta), GU: Guyana, GF: Guyana Francesa, SU: Suriname, BR: Brasil (Roraima, N. Pará, N. Amazonas y/o occidente de Amapá).

Especie	Nuevo registro	Distribución en la Guayana	Departamento	Cuenca	Localidad	Macrohábitat	Tipo de agua
Sagittaria guayanensis Kunth	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU, BR	Guainía	Inírida	1	Charco- Laguna	Lluvia
Caperonia palustris (L.) A. St. Hill.	Guayana colombiana	CO, GU, GF, SU	Guainía	Inírida	1	Charco- Laguna	Lluvia
Aeschynomene fluminensis Vell.	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU, BR	Guainía	Inírida	1	Charco- Laguna	Lluvia

Cont. Tabla 1. Área de distribución de las especies en la Guayana, ampliación y macrohábitats en este estudio. VE: Venezuela (Bolívar, Amazonas y/o Delta), GU: Guyana, GF: Guyana Francesa, SU: Suriname, BR: Brasil (Roraima, N. Pará, N. Amazonas y/o occidente de Amapá).

Especie	Nuevo registro	Distribución en la Guayana	Departamento	Cuenca	Localidad	Macrohábitat	Tipo de agua
Eleocharis confervoides (Poir) Steud	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU	Guainía	Inírida	2	Caño de sabana	Negra
Tonina fluviatilis Aubl.	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU, BR	Guainía	Inírida	2	Caño de sabana	Negra
Aciotis purpurascens (Aub.) Triana	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU. BR	Guainía	Inírida	2	Caño de sabana	Negra
Ricciocarpos natans (L.) Corda	Guayana colombiana	CO, VE	Guainía	Guaviare	3	Madrevieja	Blanca
Salvinia auriculata Aubl.	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU, BR	Guainía	Guaviare	3	Madrevieja y río	Blanca
Ceratopteris pteridoides (Hook.) Hieron.	Guainía	CO, VE, GU, GF, SU	Guainía	Guaviare	3	Madrevieja y río	Blanca
Eichhornia crassipes (Mart.) Solms.	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU, BR	Guainía	Guaviare	3	Madrevieja y río	Blanca
Begonia humilis Aiton	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU	Guainía	Guaviare	3	Madrevieja	Blanca
Oxycaryum cubense (Poepp. & Kunth) Palla	Guayana colombiana	CO, VE, BR	Vichada	Guaviare	4	Caño	Blanca
Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	Guayana colombiana	CO, VE, GU, GF, SU	Vichada	Guaviare	4	Caño	Blanca
Ludwigia helminthorrhiza (Mart.) H. Hara.	Guayana colombiana	CO, VE, GU, SU, BR	Vichada	Guaviare	4	Caño	Blanca
Paspalum repens P.J. Bergius.	Guainía	CO, GU, GF, SU, BR	Vichada y Guainía	Guaviare	4	Caño y río	Blanca
Melananthus ulei Carvalho.	Guayana colombiana	CO, VE, BR	Guainía	Atabapo	5	Charcos temporales afloramiento escudo (lajas)	Negra
Callisia filiformis (M. Martens & Galeotti) D.R. Hunt	Colombia	CO, VE, GU, GF, SU	Guainía	Inírida	6	Charcos temporales afloramiento escudo (lajas)	Lluvia

Sagittaria guayanensis, Caperonia palustris, Aeschynomene fluminensis

LOCALIDAD 1: Guainía, Inírida. Coordenadas: 3°50'2,976" N- 67°54'19,26" O Altitud (Alt.) 97 m s.n.m. Sabana inundable de arenas blancas entre los ríos Inírida, Guaviare y Atabapo.

Hábitat: Charco temporal de agua de lluvia con fondo de materia orgánica; somero en área soleada y profunda (1 m) en área sombreada. Cobertura total de la vegetación acuática formada por arraigadas emergentes y arraigadas flotantes: Sagittaria guayanensis, Caperonia palustris, Hydrocotyle umbellata, Aeschynomene fluminensis, Ludwigia sp., Andropogon bicornis, Poaceae n.i. Cyperaceae n.i.

- Sagittaria guayanensis Kunth - Alismataceae

N. colector: MFL351 (Guainía) 19/4/2012

Rango nativo de la subespecie guayanensis: Neotrópico. Distribución actual: tropical.

Registros en Colombia: Casanare, Cesar, Meta, Santander y Tolima (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Caperonia palustris (L.) A. St. Hill. - Euphorbiaceae

N. colector: MFL360 (Guainía) 19/4/2012

Rango nativo: Neotrópico. Distribución actual: América y África tropical.

Registros en Colombia: Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Cesar, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Magdalena, Meta, Nariño, Putumayo, Quindío, Santander, Tolima y Valle del Cauca (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Aeschynomene fluminensis Vell. - Fabaceae

N. colector: MFL354 (Guainía) 19/4/2012

Rango nativo: Surámerica. Distribución actual: Centro, Suramérica y las Antillas.

Registros en Colombia: Meta (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

Eleocharis confervoides, Tonina fluviatilis, Aciotis purpurascens

LOCALIDAD 2: Guainía-Inírida. Coordenadas: 3°49′ 48,25″ N- 67° 57′ 59,61″ O Alt. 92 m s.n.m. Caño Pola, microcuenca caño Coco, cuenca Inírida.

Hábitat: curso de aguas negras, corriente, transparencia total, < 1 m de profundidad, fondo arenoso. Vegetación sumergida y marginal: Eleocharis confervoides, Tonina fluviatilis, Xyris sp. Aciotis purpurascens, Eleocharis sp. Poaceae, Araceae.

- Eleocharis confervoides (Poir.) Steud. -Cyperaceae

N. colector: FML393 (Guainía) 19/4/2012

Rango nativo: Suramérica y Antillas. Distribución actual: América y África tropical. Sri Lanka

Registros en Colombia: Meta (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Tonina fluviatilis Aubl. - Eriocaulaceae

N. colector: MFL340 (Guainía) 19/4/2012

Rango nativo: Neotrópico. Distribución actual: incierta.

Registros en Colombia: Amazonas, Antioquia, Caquetá, Cauca, Cundinamarca, Chocó, Meta, Nariño, Putumayo, Santander, Valle del Cauca, Vaupés, Vichada (COL).

Aciotis purpurascens (Aub.)Triana Melastomataceae

N. colector: MFL 348 (Guainía) 19/2/2012

Rango nativo y distribución actual: neotropical

Registros en Colombia: Amazonas, Boyacá, Antioquia, Caldas, Casanare, Cauca, Cundinamarca, Chocó, Magdalena, Nariño, Norte de Santander, Meta, Putumayo, Tolima, Valle del Cauca, Vaupés y Vichada (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

Ricciocarpos natans, Salvinia auriculata, Ceratopteris pteridoides, Eichhornia crassipes, Begonia humilis.

LOCALIDAD 3: Guainía, Inírida. Coordenadas: 3°57`35,96 N- 67°57′51,14″ O. Altitud 86 m s.n.m. Madrevieja del río Guaviare, al norte de la laguna Macasabe y de la confluencia con el río Inírida. Conectada en lluvias con el río Guaviare.

Hábitat: canal temporal, estrecho, sombreado, escasa corriente en sequía y aguas bajas, aguas blancas, > 2 m de profundidad. Vegetación marginal y abundante materia orgánica y troncos flotantes. Comunidad de plantas flotantes libres: Eichhornia crassipes, Salvinia auriculata, Pistia stratiotes, Lemna sp., Azolla sp. Paspalum repens y Ceratopteris pteridoides (ecofase juvenil acuática) y arraigadas emergentes en las márgenes: Cyperaceae n.i. (cortadera), Begonia humilis y Tarenaya spinosa (Jacq.) Raf.

- Ricciocarpos natans (L.) Corda - Riciaceae

N. colector AMB 479 (Guainía) 17/4/2012

Rango nativo: Nueva Zelanda. Distribución actual: cosmopolita.

Registros en Colombia: Cundinamarca (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madrinán, 2016).

- Salvinia auriculata Aubl. - Salviniaceae

N. Colector. MFL 292 (Guianía) 17/4/2012

Rango Nativo: Trinidad hasta el norte de Argentina. Distribución actual: cosmopolita.

Registros en Colombia: Amazonas, Arauca, Bolívar, Cesar, Córdoba, Tolima y Valle del Cauca (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Ceratopteris pteridoides (Hook.) Hieron. - Pteridaceae

N. Colector. MFL 296 (Guianía) 17/4/2012

Rango Nativo: América tropical. Distribución actual: cosmopolita.

Registros en Colombia: Amazonas, Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Casanare, Córdoba, Chocó, Sucre, Nariño, Santander, Vichada (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Eichhornia crassipes (Mart.) Solms -Pontederiaceae

N. colector: MFL 290 (Guianía) 17/4/2012.

Rango nativo: Venezuela, Colombia, Guyanas, Brasil, Bolivia y norte de Argentina. Distribución actual: cosmopolita.

Registros en Colombia: Amazonas, Atlántico, Bolívar, Casanare, Cesar, Córdoba, Cundinamarca, Nariño y Valle del Cauca (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Begonia humilis Aiton - Begoniaceae

N. colector: MFL 299 (Guianía) 17/4/2012.

Rango nativo: Neotrópico. Distribución actual: Neotrópico. Tanzania.

Registros en Colombia: Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

Oxycaryum cubense, Limnobium laevigatum, Ludwigia helminthorrhiza, Paspalum repens

LOCALIDAD 4. Vichada, Cumarebo. Coordenadas: 3°59′16, 26″N - 67° 58′23, 05″ O. Altitud 90 m s.n.m. Caño temporal afluente del Guaviare, divisoria entre Guainía y Vichada.

Hábitat: canal amplio (> 10 m), soleado, aguas blancas, > 2 m de profundidad. Vegetación marginal en IF: 1) *P. repens y E. crassipes, 2*) *P. repens, S. auriculata, P. stratiotes y C. pteridoides* (ecofeno flotante libre), 3) *Oxycaryum cubense, Ludwigia helmintorrhiza, Limnobium laevigatum, S. auriculata.*

- Oxycaryum cubense (Poepp. & Kunth) Palla - Cyperaceae

N. colector: MFL309 (Vichada) 17/4/2012.

Rango nativo: América tropical. Distribución actual: América, África tropical y Madagascar.

Registros en Colombia: Amazonas, Bolívar y Córdoba (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine - Hydrocharitaceae

N. colector: MFL308 (Vichada) 17/4/2012.

Rango nativo: Neotrópico. Distribución actual: Norteamérica, Europa, África, Australia, Japón y Java.

Registros en Colombia: Antioquia (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Ludwigia helminthorrhiza (Mart.) H. Hara -Onagraceae

N. colector: MFL 307 (Vichada) 17/4/2012.

Rango nativo y distribución actual: Neotrópico.

Registros en Colombia: Amazonas, Antioquia, Arauca, Atlántico, Bolívar, Cesar, Chocó, Córdoba y Magdalena (COL). Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

- Paspalum repens P.J. Bergius - Poaceae

N. colector: MFL 319 (Vichada) 17/4/2012.

Rango nativo y distribución actual: Neotrópico

Registros en Colombia: Amazonas, Antioquia, Arauca, Casanare, Cauca, Cesar, Córdoba, Chocó, Bolívar, Santander, Tolima, Valle del Cauca, Vaupés y Vichada. Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

Melananthus ulei

LOCALIDAD 5. Guainía - Inírida Coordenadas: 3° 44′30,012′′N- 67° 34′28, 811′′O. Altitud 89 m s.n.m.

Comunidad Chaquita, margen derecha del río Atapabo, margen del caño afluente del río.

Hábitat: oquedad en laja, agua de lluvia, 15 cm de profundidad

- Melananthus ulei Carvalho - Solanaceae

N. colector: MFL 327 (Guainía) 18/4/2012

Rango nativo: centro-oeste/noreste de Brasil y Venezuela. Distribución actual: Cuba, Brasil, Venezuela y Colombia.

Registros en Colombia: Orinoquia (Fernández et al., 2015; Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

Callisia filiformis

LOCALIDAD 6. Guainía-Inírida. Coordenadas: 3° 51' 36,03"N- 67° 55' 40,908"O. Altitud 88 m s.n.m. Laguna las Brujas, microcuenca caño Ramón, cuenca Inírida. Confluencia Inírida-Guaviare.

Hábitat: oquedades en lajas graníticas de laguna, desborde del caño, remanentes de agua de lluvia.

- Callisia filiformis (M. Martens & Galeotti) D.R. Hunt - Commelinaceae

N. colector. MFL 271 (Guanía) 16/4/2012

Rango nativo y distribución actual: México a Brasil. Distribución actual: Centroamérica, Venezuela, norte de Brasil, Surinam y Guayanas.

Registros en Colombia: Orinoquia (Fernández-Lucero y Madriñán, 2016).

C. filiformis se registró por primera vez durante este inventario y ha sido incluida en el libro de las plantas acuáticas de la Orinoquia (Madriñán et al., 2017).

Islas flotantes: definición y aspectos ecológicos.

Las comunidades de vegetación acuática que forman balsas o islas flotantes se denominan comúnmente en América, camalotales embalsados (Neiff et al., 2004). Ambos términos se emplean indistintamente en algunas regiones del continente, pero en general se diferencian por la presencia de un sustrato orgánico. El camalote o agüapé es el nombre común de E. crassipes en algunos países de Suramérica, de modo que suele

definir a las IF de esta especie, pero también se emplea para otras (Eichhornia azurea, Pontederia spp., Bidens laevis, O. cubense, P. repens), mientras que el embalsado, batume, baceiro, colcha o yomomal, se refiere a una comunidad más avanzada en la sucesión que puede originarse de un camalote y volverse más compleja en su composición de especies, por tanto en su estructura y soporte mécánico; inicialmente a base de un entramado de tallos y raíces y luego con un suelo, Histosol de materia orgánica (Neiff, 1978) y sedimentos acumulados y depositados por el agua y el viento. En inglés se denominan "floating meadows, floating mats" y en todas sus denominaciones son frecuentes en los humedales de aguas blancas de la región (Junk, 1970; Tur, 1972; Neiff, 1982; Da Silva, 1984; Lima et al., 1999; Pott y Pott, 2000, 2003; Pivari et al., 2008; Hernández y Rangel, 2009; Rial, 2009; Pott et al., 2011; Zink, y Huber, 2011; Mereles *et al.*, 2015).

Teniendo en cuenta los términos comunes y la denominación genérica de Cuadrado y Neiff (1993) se define isla flotante (IF) como una población o comunidad de especies de plantas acuáticas potencialmente a la deriva que flota o se desplaza en el agua, cuyo sustrato, composición y estructura se vuelve más compleja a medida que avanza la sucesión.

Distribución geográfica y formas de vida. Con este inventario en la Estrella Fluvial de Inírida, 5 de las 17 especies han ampliado su distribución al conjunto del Escudo Guayanés (Colombia, Venezuela, Surinam, Guyana, Guayana Francesa y Brasil). Se trata de especies comunes en los inventarios de estos países que ahora sabemos que habitan también en la Guayana colombiana y son las siguientes: A. fluminensis, T. fluviatilis, A. purpurascens, S. auriculata y E. crassipes. En el caso de la Commelinaceae, C. filiformis, registrada por primera vez en Colombia durante este inventario, es una especie común en el Escudo (Funk et al., 2007) y típica de oquedades en lajas (Benítez de Rojas, 1993, 2005), bosques de rebalse (Díaz y Delascio-Chitty, 2007) y áreas perturbadas, que en este caso habita en afloramientos del Escudo

aledañas al bosque de rebalse del complejo lagunacaño Ramón, un ecosistema sometido a drásticas fluctuaciones del nivel del agua. La especie M. ulei, sin embargo, es menos común y no ha sido reportada por Funk et al. (2007) para las Guayanas, de modo que su distribución en Venezuela, Brasil y ampliada a Colombia por Fernández et al. (2015) muestra en Guainía su hábitat en ambientes de aguas negras y suelos arenosos y rocosos de la cuenca del río Atabapo. El caso de R. natans es interesante debido a que es una especie originaria de Nueva Zelanda que ha alcanzado distribución cosmopolita; no obstante, es la primera vez que se colecta en el Escudo de Guayana y solo hay un reporte en el embalse de Guri del estado Bolívar en Venezuela (Vegas-Vilarubia y Covas, 1993). Esto se debe probablemente a que es una especie inconspicua y por tanto, eventualmente rara en los inventarios. En este caso, se encontró flotando junto a otros pleustófitos en un canal estrecho y recién comunicado con el río Guaviare. Su ecofase terrestre ocurre a la sombra de especies emergentes arraigadas, y la acuática (tal como fue hallada durante este inventario) en aguas tranquilas y sombreadas en asociación frecuente con S. auriculata (Rial y Lasso, 1998). Tampoco la ciperácea O. cubense está presente en los inventarios de las Guayanas pero sí en los ríos de aguas blancas del norte de Brasil, Venezuela y ahora de Colombia, en el río Guaviare.

Estas 17 especies de plantas acuáticas pertenecen a 16 familias, la mayoría hierbas, 1 hepática y 2 helechos. Durante las observaciones al inicio de lluvias, 5 de ellas, *C. pteridoides, O. cubense, L. laevigatum, L. helmintorrhiza* y *P. repens,* se encontraron en ecofase acuática, por lo cual se colectaron sus ecofenos flotantes libres. Las restantes especies se hallaron arraigadas, en su forma habitual de ambas ecofases.

Islas flotantes del río Guaviare. En el cauce principal se observaron IF formadas por pequeñas poblaciones de *E. crassipes* y por dos comunidades: *P. repens* y *E. crassipes* o *P. repens*, *E. crassipes*, *S. auriculata*, *P. stratiotes* y *C. pteridoides* (ecofeno flotante libre). Las IF de *E. crassipes*

y P. repens están presentes en las tres grandes planicies inundables de Suramérica en donde han sido documentadas (Gordon et al., 2017; Mereles et al., 2015; Neiff et al., 2004; Rial, 2009). Durante el tiempo de estudio en este tramo del río Guaviare, su desarrollo y abundancia fueron mucho menores comparados con las IF observadas en el Orinoco y el Pantanal, hecho que podría relacionarse con tres factores: 1) que en este tramo final de apenas unas decenas de kilómetros antes de su desembocadura, el Guaviare ya ha depositado la mayor parte de sus sedimentos a lo largo de los más de 1000 km de recorrido y 2) que en este sector sus aguas discurren por suelos oligotróficos del Escudo Guayanés. De modo que si se acepta que la presencia (y abundancia de las especies) se relaciona con la capacidad de soporte nutricional de las planicies por las que discurre (Piedade y Junk, 2000), podría decirse que la menor abundancia de estas especies nativas aquí, se explica por dichas condiciones, pero habría de sumar otro factor: 3) la ausencia o menor aporte de nutrientes provenientes de la actividad agropecuaria. En comparación con algunas áreas de los llanos del Orinoco, los esteros del Iberá en Argentina o el Pantanal de Brasil, este sector de la Guayana colombiana está libre de fertilizantes, agroquímicos y devecciones nitrogenadas, así que el balance natural del ciclo de nutrientes se mantiene y las IF no devienen en malezas, es decir, que su crecimiento poblacional no aumenta amenazadoramente, a causa de una oferta nutricional adicional y externa.

Las IF más complejas del cauce principal tienen en común a P. repens. Esta especie es de hábito arraigado emergente durante la ecofase terrestre y flotante libre en la ecofase acuática, en la cual suele florecer y fructificar además de desarrollar un profuso follaje y tallos inflados. Sus individuos pueden provenir de semillas que germinan con las primeras lluvias o de estolones de la ecofase terrestre arraigada y arrancada por la corriente. En el afluente que conduce a la laguna La Rompida, también se observaron IF de P. repens, E. crassipes y otras más complejas dominadas por O. cubense a orillas del canal. Estas IF de O. cubense, L. helmintorrhiza, L. laevigatum y S. auriculata, en un estado seral más avanzado, se originaron probablemente a partir de la colonización de la ciperácea en su forma epífita sobre *S. auriculata* (presente en esta comunidad) y sobre la cual suele iniciar la primera etapa de la sucesión (Tur, 1965; Pott y Pott, 2003; Thomaz y Bini, 2003; Rial, 2009) o sobre otras plantas o materia orgánica. Oxycaryum cubense se encontró fructificando, lo que indica su presencia al menos por un ciclo reproductivo en esa comunidad densa mayoritariamente en estado vegetativo. Por su parte, L. laevigatum suele ser pionera en la sucesión (junto a otras flotantes libres) y desaparecer en presencia de otras dominantes como O.cubense. Las IF iniciadas y dominadas por O. cubense en asociación con Ludwigia spp. y otros pleustófitos han sido documentadas en otras cuencas de la región (Pott y Pott, 2003; Rial, 2009; Pott et al., 2011; Xavier et al., 2012; Mormul et al., 2013; Mereles, 2015) y pueden ser tan extensas que se hacen visibles en imágenes satelitales (Abdon et al., 1998).

Efecto de las lluvias y tipo de aguas sobre la presencia de islas flotantes. El pulso de inundación cambia y revitaliza constantemente el gran humedal de la Estrella Fluvial. Tras la sequía, en la que adquirieron identidad numerosos cuerpos de agua lénticos y alcanzaron su cota máxima las orillas móviles (Rial, 2014a), llegan las lluvias y con ellas los caudales y sus corrientes. Esta subida de aguas hace desaparecer playas y remansos marginales y reconecta con el río, cauces temporales y madreviejas que funcionaron como sistemas lénticos durante las semanas o meses más secos. La red fluvial y sus planicies inundables están ahora expuestas a la fuerza del agua capaz de remover de márgenes y orillas, individuos y comunidades de plantas para desplazarlas corriente abajo. De este modo las lluvias afectan la presencia de IF debido a: 1) la interconexión de los sistemas fluviales y planicies inundables; 2) la presencia de ecofenos flotantes de algunas especies (Rial, 2003, 2009) y 3) la deriva y dispersión de sus componentes, ampliando su ámbito local de distribución.

En oposición, su ausencia está determinada por el tipo de aguas (Lasso, 2014) y la dirección de la corriente fluvial. En estos sistemas mixtos, la composición fisicoquímica de las aguas es una limitante de su dispersión y área de distribución, ya que las especies características de los humedales de aguas blancas no habitan en los de aguas negras y viceversa (Rial, 2014b).

El río Guaviare, de origen andino y de aguas blancas, se une con el Inírida, guayanés y de aguas negras, a unos 25 km de su desembocadura al este en el Orinoco, confluyendo antes con el Atabapo (de aguas negras) que viene del sur en Venezuela (Figura 2). Este mosaico de aguas representa una barrera fisicoquímica para la dispersión de algunas especies. La acidez y menor disponibilidad de nutrientes en las aguas del Inírida o del Atabapo impiden el crecimiento de las especies que forman IF en el Guaviare: *P. repens, E crassipes, S. auriculata, O. cubense* o *L. laevigatum*. De modo que si una de

estas comunidades se desplazara con la corriente del río Guaviare y alcanzara la del Orinoco estaría ampliando su distribución a un área mayor de la cuenca, pero si quedase retenida en algún remanso marginal del río Atabapo, seguramente no prosperaría.

La corriente del sistema del río Guaviare (cauce principal, caños y canales) desprende y arrastra porciones de IF de *P. repens* que dominan las márgenes de este río. Lo mismo ocurre con otras IF que habitan remansos marginales y orillas de lagunas y madreviejas. Durante la sequía, se desarrollan, eventualmente retenidas en cauces desconectados, lagunas o madreviejas, para ser impulsadas de nuevo por la corriente en aguas altas. En ese tiempo, estas IF pueden sumar o intercambiar especies avanzando en la sucesión, acumular sedimentos e incluso transportar especies de fauna (Achaval *et al.*, 1979; Strixino y Strixino, 1984; Piedade y Junk, 2000; Petry *et al.*, 2003; Neiff *et al.*, 2008; Guerrero *et al.*, 2017). Se



Figura 2. Desembocadura del Guaviare en el Orinoco-confluencia con el Atabapo. Fotografía: Karen Brewer.

trata entonces de comunidades móviles, capaces de dispersar flora y fauna provenientes de otras zonas de la cuenca o incluso de otras adyacentes. En el inicio del periodo de lluvias de 2012 se observaron en la cuenca del Guaviare, pequeñas IF de plantas acuáticas en el cauce principal, en los canales afluentes y en las márgenes de ambos.

Consideraciones finales

Las IF son ecosistemas móviles que alcanzan gran desarrollo en sistemas lénticos y de aguas blancas o claras, a los cuales llegan, en muchos casos, a través de las corrientes de ríos durante el periodo de lluvias. Con las crecidas, la fuerza del agua arranca, arrastra y esparce individuos o comunidades a lo largo de una planicie inundable interconectada. El recorrido y por tanto dispersión y distribución geográfica de las especies que la componen, la determinarán entre otras variables, la dirección de las corrientes, la fisicoquímica de las aguas, su adaptación al hábitat de arribo temporal en sequía y sus nuevos desplazamientos en el nuevo ciclo de lluvias-inundación. Su importancia ecológica radica en la capacidad de trasladar pasivamente (balsa, raft) (Lomolino et al., 2010) especies de flora y fauna entre cuencas interconectadas durante las lluvias, desde pequeños pleustófitos e invertebrados (Guerrero et al., 2017) hasta reptiles e incluso mamíferos (Achaval *et al.,* 1979), y en el hecho de constituir un hábitat dinámico que aumenta la oferta para especies de peces que se desplazan por ejemplo, entre estas IF y los bosques inundables aledaños (Correa et al., 2008) como también hemos observado en los llanos del Orinoco. En el caso de este tramo guayanés del Guaviare, su conexión con ríos de aguas negras por ambos lados, limita la presencia de IF a la red de aguas blancas Guaviare-Orinoco. Por último, ya que las observaciones se llevaron a cabo solo durante los primeros días del periodo de lluvias, sería útil observar su evolución, composición y dinámica durante todo el pulso de inundación, especialmente en la desembocadura y tramos sucesivos del Orinoco.

Referencias

- Abdon, M. M., Pott, V. J. v Silva, J. S. V. (1998). Avaliação da cobertura por plantas aquáticas em lagoas da sub-região da Nhecolândia no Pantanal por meio de dados Landsat e SPOT. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 33 (n. especial): 1675-1681.
- Achaval, F., González, J. G., Meneghel, M. y Melgarejo, A. (1979). Lista comentada del material recogido en costas uruguayas, transportado por camalotes desde el río Paraná. Acta Zoológica Lilloana, 35:195-200.
- Benítez de Rojas, C. (1993). La Tribu Schwenckieae (Solanacea) en Venezuela. Caracas: Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. 81 pp.
- Benítez de Rojas, C. (2005). Melananthus. En Steyermark, J. A., Berry, P. E., Yatskievych, K. y Holst, B. K. Flora of the venezuelan Guayana. Vol. 9 Rutaceae-Zygophyllaceae. St Louis: Missouri Botanical Garden. 228 pp.
- Bernard, E. (2008). (Ed.). Inventários Biológicos Rápidos no Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque, Amapá, Brasil. RAP Bulletin of Biological Assessment 48. Arlington, VA: Conservation International. 147 pp.
- Córdoba, M. (2014). Análisis de la Riqueza Vegetal y Patrones Fitogeográficos para la Región del Escudo Guayanés Colombiano. (Tesis doctoral). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. 201 pp.
- Correa, S. B., Crampton, W. G., Chapman, L. J. y Albert, J. S. (2008). A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon Floodplain. Journal of Fish Biology, 72: 629-644.
- Cuadrado, G. A. y Neiff, J. J. (1993). Palynology of embalsados in distrophic lakes in Northeastern of Argentina. Revista Brasileira de Biologia, 53: 443-451.
- Da Silva, C. J. (1984). Nota prévia sobre o significado biológico dos termos usados no Pantanal Mato-

- grossense, "Batume" e "Diquada". Revista Universidade Federal de Mato Grosso, 4: 30-36.
- Díaz, W. y Delascio-Chitty, F. (2007). Catálogo de plantas vasculares de Ciudad Bolívar y sus alrededores, estado Bolívar, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, 30(1), 99-161.
- Díaz, W. y Rosales, J. (2006). Análisis florístico y descripción de la vegetación inundable de várzeas orinoquenses en el bajo río Orinoco, Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, 29 (1): 39-68.
- Etter, A. (2001). El Escudo de Guayana. En Etter, A. (Ed.). Puinawai y Nukak. Caracterización ecológica general de dos reservas nacionales naturales de la Amazonia colombiana. Bogotá D. C., Colombia: Serie Investigación 2, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo "IDEADE". 31-42 pp.
- Eva, H. y Huber, O. (Eds.) (2005). Síntesis de los resultados de un taller de consulta de expertos organizado por la Comisión Europea en colaboración con la Organización del Tratado de Cooperación Amazónica CCI Ispra, 7-8 de junio de 2005. EUR 21808-ES. 24 pp.
- Fernández, L. M., Bedoya, A. M. y Madriñán, S. (2015). Plantas acuáticas de las planicies inundables de la Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana*, 16 (1): 96-105.
- Fernández-Lucero, M. y Madriñán, S. (2016). Plantas Acuáticas de la Orinoquia Colombiana. Version 2.0. Universidad de los Andes. Occurrence Dataset https://doi.org/10.15472/tlqst0 accessed via GBIF.org on 2018-02-05. https://www.gbif.org/occurrence/1055065072.
- Funk, V., Hollowell, T., Berry, P., Kelloff, C. y Alexander, S. N. (2007). Checklist of the Plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). *Contributions from the United States National Herbarium* 55. 584 pp.
- Galvis, J., Huguett, A. y Ruge, P. (1979). Geología de la Amazonía Colombiana. Informe 1792. *Boletín Geológico*, 22(3): 1-86.

- Guerrero, E. L., Agnolin, F. L., Grilli, P., Suazo Lara, F., Boné, E., Tenorio, A. B., Derguy, M., Lucero, S., Chimento Ortíz, N., Milat, J., Nenda, S., Benedicto, M., Montalibet, E., Olmos, M., Barrasso, D. y Podaca, M. J. (2017). Inventario de la fauna transportada por balsas de vegetación flotante en el sistema fluvial del río de La Plata. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 19(2): 177-183.
- Gordon, E., Suarez-Villasmil, L. y Quevedo, A. M. (2017). Vegetación acuática en las lagunas de rebalse del río Orinoco (sector Orinoquia, Venezuela). *Biollania*, 15:334-356
- Gröger A. y Huber, O. (2007). Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components. *Brazilian Journal of Botany*, 30 (4): 599-609.
- Hernández-R. J. y Rangel-CH, J. O. (2009). La vegetación del humedal de Jaboque (Bogotá, D.C.). *Caldasia*, 31(2): 355-379.
- Huguett, A., Galvis, J y Rige, P. (1979). Geología. En La Amazonia colombiana y sus recursos. Bogotá: PRODARAM. Pp. 29-92.
- Junk, W. J. (1970). Investigations on the ecology and production Biology of "floating meadows" (PaspaloEchinochloetum) on the Middle Amazon. Part 1: The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana*, 2 (4): 449495.
- Kroonenberg, S. (1985). El borde occidental del Escudo de Guayana en Colombia. Memoria del Primer Simposio Amazónico, Puerto Ayacucho. Venezuela. *Boletín Geológico Publicación Especial*, 10: 51-63.
- Lasso, C. A. (2014). Tipología de aguas (blancas, claras y negras) y su relación con la identificación y caracterización de los humedales de la Orinoquia. En Lasso, C. A., Rial, A., Colonnello, G., Machado-Allison, A. y Trujillo, F. (Eds.). XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela). Pp. 50-61. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Lasso, C. A., Rial, A., Colonnello, G., Machado-Allison, A. y Trujillo, F. (Eds.). XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Lima, Z. M., Paula, A. M., Sérgio, E. C., Soares, C. R. v Macedo, M. (1999). Aspectos ecológicos da dispersão em "camalotes" de macrófitas aquáticas na Baía Piuvial, Pantanal de Poconé - MT. Pp. 381-385. En Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-Econômicos do Pantanal. Manejo e Conservação. Corumbá, EMBRAPA-DDT.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J. y Brown, J. H. (2010). Biogeography. Fourth Edition. Massachusetts, Estados Unidos: Sinauer Associates. 730 pp.
- Madriñán, S., Rial, A., Bedoya, A. M. y Fernández-Lucero, M. (2017). Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana. Bogotá: Universidad de los Andes, Ediciones Uniandes. 611 pp.
- Mereles F. M., De Egea Eslam, J., Céspedes, G., Peña-Chocarro, M. C. y Degen de Arrúa, R. (Eds.). (2015). Plantas Acuáticas y Palustres del Paraguay. Rojasiana, Serie Especial 2(1): 1-236.
- Mormul, R. P. S., Thomaz, M. y Soares, L. J. (2013). Richness and composition of macrophyte assemblages in four Amazonian lakes. Acta Scientiarum Biological Sciences, 35 (3): 343-350.
- Moura Júnior, E. G, Paiva, R. M. S., Ferrerira, A. C., Pacopahyba, L. D., Tavares, A. S., Ferreira, F. A. y Pott, A. (2015). Updated checklist of aquatic macrophytes from Northern Brazil. Acta *Amazonica*, 45 (2): 111-132
- Neiff J. J. (1978). Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes en el valle de inundacion del Parana medio. *Physics*, B 38 (95): 41-53.
- Neiff, J. J. (1982). Esquema sucesional de la vegetacion en islas flotantes del chaco argentino. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 21: 325-341.

- Neiff, J. J., Casco, S. L. y Arias, J. C. (2004). Glosario de humedales de Iberoamérica. En Neiff, J. J. (Ed.). Humedales de Iberoamérica. La Habana, Cuba: CYTED, Subprograma XVII-Red Iberoamericana de Humedales. 336-380.
- Neiff, J. J., Casco, S. L. y Poi de Neiff, A. (2008). Response of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to water level fluctuations in two lakes with different connectivity in the Paraná River floodplain. Revista de Biología Tropical, 56 (2): 613-623.
- Paiva, R. M., Feitosa, L. A., Granja, F. y Pacobahyba, L. D. (2017). Macrophytes of the PPBio Roraima. Brazilian Program for Biodiversity Research (PPBio) Grids. Brasil. The Field Museum. Field Guide 785. 4 pp.
- Petry, R., Bayley, P. B. y Markle, D. F. (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. Journal of Fish Biology, 63 (3): 547-579.
- Piedade, M. T. F. y Junk, W. J. (2000). Natural grassland and herbaceous plants in the Amazon floodplain and their use. En Junk, W. J., Ohly, J. J., Piedade, M. T. F. y Soares, M. G. M. (Org.). The central Amazon floodplain: actual use and options for a sustainable management. Pp. 269-290. Leiden: Backhuys Publishers.
- Pinheiro, S. S., Fernández, P., Pereira, E., Vasconcelos, E., Pinto, E., Montalvão, A., Issler, R. Dall'Agnol, R., Teixeira, W. y Fernández, C. (1976). Geología. Projeto Radambrasil na Amazônia. Folha NA. 19 - Pico da Neblina. Levantamento de Recursos Naturais, 11: 19-137.
- Pivari, M. O., Pott, V. J. v Pott, A. (2008). Macrófitas aquáticas de ilhas flutuantes (baceiros) nas subregiões do Abobral e Miranda, Pantanal, MS, Brasil. Acta Botanica Brasilica, 22:563-571.
- Pott, V. J. y Pott, A. (2000). Plantas aquáticas do Pantanal. Brasilia, EMBRAPA. 404 pp.
- Pott, V. J. y Pott, A. (2003). Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. En Thomaz, S. M. y Bini, L. M. (Eds.). Ecología e manejo de macrófitas

- aquáticas. Pp. 145-162. Maringá, Editora da Universidade Estadual de Maringá. 341pp.
- Pott, V. J., Pott, A., Lima, C. L. P., Moreira, S. N. y Oliveira, A. K. (2011). Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Brazilian Journal of Biology*, 71 (1): 255-263.
- Rial, A. y Lasso, C. A. (1998). *Ricciocarpos natans* (L.) Corda (Ricciaceae) in Venezuela: taxonomical and habitat observations. *Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 58 (149): 85-88.
- Rial, A. 2003 ("2001"). El concepto de planta acuática en un humedal de los llanos de Venezuela. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 155: 119-132.
- Rial, A. (2009). Plantas acuáticas de los llanos inundables del Orinoco. Venezuela. Caracas: Editorial Orinoco-Amazonas. 392 pp.
- Rial, A. (2014a). Diversity, bioforms and abundance of aquatic plants in a wetland of the Orinoco floodplains in Venezuela. *Biota Colombiana*, 15 (1): 1-9.
- Rial, A. (2014 b). Plantas acuáticas utilidad para la identificación y definición de límites en humedales de la Orinoquia. En Lasso, C. A., Rial, A., Colonnello, G., Machado-Allison, A. y Trujillo, F. (Eds.). *Humedales de la Orinoquia (Colombia y Venezuela)*. Serie de Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Pp 63-98.

- Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Strixino, G. B. y Strixino, S. T. (1984). Macroinvertebrados associados a tapetes flutuantes de *Eichhornia crassipes* (Mat) Solms, de um Reservatório. Anais Seminario Regional Ecologia, São Carlos. 4: 375-391.
- Thomaz, S. M. y Bini, L. M. (Eds.). (2003) Ecología e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá: EDUEM. 341 pp.
- Tur, N. M. (1965). Un caso de epifitismo acuático. *Boletín de la Sociedad argentina de Botánica*, 10 (4): 323-327.
- Tur, N. M. (1972). Embalsados y camalotes de la Región Isleña Del Paraná Médio. *Darwiniana*, 17: 397-407.
- Vilarrubia, T. V. y Cova, M.. (1993). Estudio sobre la distribucion y ecologia de macrofitos acuaticos en el embalse de Guri. *Interciencia*, 18(2), 77-82.
- Xavier, L., Araújo, T., Nascimento, P. y Pereira, S. (2012). Floristic surveys of aquatic macrophytes in reservoirs in the Agreste zone of Pernambuco State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 35 (4): 313-318.
- Zink, J. A. y Huber, O. (2011). *Peatlands of the western Guayana Highlands, Venezuela*. Ecological Studies. Springer. 259 pp.

Anabel Rial Investigadora Independiente Bogotá, Colombia rialanabel@gmail.com Nuevos registros de plantas acuáticas para la región Guayana y notas sobre las islas flotantes en el río Guaviare, Guainía, Colombia

Citación del artículo: Rial, A. (2018). Nuevos registros de plantas acuáticas para la región Guayana y notas sobre las islas flotantes en el río Guaviare, Guainía, Colombia. *Biota Colombiana*, 19 (Sup. 1): 191-204. DOI: 10.21068/c2018.v19s1a13.

Recibido: 26 de febrero de 2018 Aprobado: 23 de abril de 2018