

Artículo original

Riqueza, composición y distribución de las plantas vasculares en sabanas y bosques ribereños de la cuenca baja del río Pauto (Casanare-Colombia)

Richness, composition, and distribution of vascular plants in savannas and riparian forests of the Pauto River lower watershed (Casanare-Colombia)

● Diego Mauricio Cabrera-Amaya^{1,*}, ● Laura Judith Giraldo-Kalil^{1,2},
● Orlando Rivera-Díaz³, ● Francisco Castro-Lima⁴

¹ Fundación Yoluka, Bogotá, Colombia

² Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México

³ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Bogotá, Colombia

⁴ Fundación Horizonte Verde, Cumaral, Meta, Colombia

Resumen

A pesar de la importancia ecológica y económica de la Orinoquía colombiana, aún son escasos los estudios básicos sobre la vegetación, los cuales se requieren para planificar el manejo y la conservación de la flora de esta región. El objetivo de este estudio fue analizar la riqueza, composición y distribución geográfica de las plantas vasculares de la cuenca baja del río Pauto (Casanare-Colombia). Se hicieron muestreos de la vegetación durante las temporadas de sequía y lluvias en cuadrantes de 1x1 m en las sabanas y en parcelas de 50x20 m en los bosques, incluyendo áreas con transformación antropogénica. Se registraron 701 especies, 421 géneros y 121 familias en un catálogo sistemático; 52 de las especies no se habían registrado previamente en la flora de la Orinoquía. En las sabanas, las familias con mayor riqueza fueron Leguminosae *sensu lato* (43), Cyperaceae (42) y Poaceae (38); y en los bosques, Leguminosae *sensu lato* (49), Malvaceae y Rubiaceae (26 cada una). Las formas de crecimiento con más especies fueron las hierbas (294), seguidas de árboles (129) y sufrutices (111). La mayoría de las especies están ampliamente distribuidas en el Neotrópico y muchas se encuentran en las selvas húmedas, bosques secos y sabanas de Suramérica. En el futuro es necesario incrementar los muestreos en sabanas y en el estrato herbáceo de los bosques ribereños, así como los esfuerzos de categorización de las amenazas de la flora regional de la Orinoquía.

Palabras clave: Bosque de galería; Bosque de vega; Sabana estacional, Sabana hiperestacional, Sabana semiestacional.

Abstract

Despite the ecological and economic importance of the Colombian Orinoquía region, the basic studies of vegetation that would be necessary for planning management and conservation of the regional flora are still scarce. In the present study we analyzed the richness, composition, and geographical distribution of vascular plants in the lower Pauto river basin (Casanare-Colombia). We collected samples during the rainy and dry seasons in savannas and forests in plots of 1x1 m and 50x20 m, respectively, including collections in areas with anthropogenic impact. We recorded 701 species, 421 genera, and 121 families in a systematic catalog; 52 species are reported for the first time for the Orinoquía region. The richest families in savannas were Leguminosae (43), Cyperaceae (42), and Poaceae (38); while in the forests the richest were Leguminosae (49), Malvaceae, and Rubiaceae (26 each). Herbs were the richest in species (294) followed by trees (129) and sub-shrubs

Citación: Diego Mauricio Cabrera-Amaya, Laura Judith Giraldo-Kalil, Orlando Rivera-Díaz, *et al.* Riqueza, composición y distribución de las plantas vasculares en sabanas y bosques ribereños de la cuenca baja del río Pauto (Casanare-Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 44(173):1018-1032, octubre-diciembre de 2020. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.1188>

Editor: Gerardo Antonio Aymard Corredor

***Correspondencia:**
Diego Mauricio Cabrera-Amaya;
dmcabreraa@unal.edu.co

Recibido: 3 de abril de 2020

Aceptado: 18 de julio de 2020

Publicado: 5 diciembre de 2020



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

(111). Most species are widely distributed in the neotropics, many of them occurring in wet forests, dry forests, and South American savannas. We emphasize the need to increase the sampling in savannas and in the understory of riparian forests in future studies, as well as to update the list of threatened species to aid conservation efforts in the Orinoquía region.

Keywords: Gallery forest; Floodplain forest; Seasonal savanna; Hiperseasonal savanna; Semi-seasonal savanna.

Introducción

Las sabanas inundables abarcan más del 12 % del área de la cuenca del Orinoco en Colombia; se concentran en la depresión conformada por los departamentos de Arauca y Casanare (**Mora-Fernández, et al., 2015**) y proveen servicios ecosistémicos como el mantenimiento de la biodiversidad, el reciclaje de nutrientes, la formación de suelo, la producción primaria, la regulación hídrica y la provisión de belleza escénica (**Mora-Fernández & Peñuela-Recio, 2013a; Lasso, et al., 2014**).

La biodiversidad de las sabanas inundables de la Orinoquía colombiana está seriamente amenazada por el cambio de uso del suelo, la deforestación e introducción de pastos exóticos y el desarrollo de monocultivos extensivos (**Ramírez, et al., 2011**). Durante las últimas décadas ha crecido la demanda de tierra en el departamento de Casanare para expandir e intensificar actividades de alto impacto para la biodiversidad como la ganadería, el cultivo de arroz, el establecimiento de plantaciones de palma de aceite y la extracción de hidrocarburos, acelerando el deterioro de las sabanas inundables (**Rippstein, et al., 2001; Mora-Fernández & Peñuela-Recio, 2013a; Mora-Fernández, et al., 2015**). Aunque esto ha despertado el interés por documentar la flora del departamento, los registros de especies de plantas suelen ser más completos en municipios cercanos al piedemonte, donde hay más facilidades de acceso y movilidad, que en aquellos alejados, como San Luis de Palenque y Trinidad, en la cuenca baja del río Pauto (**Córdoba, et al., 2011**).

Los principales referentes para el estudio de la riqueza florística en el río Pauto son la flora de la cuenca del río Orinoco en Colombia (**Cárdenas, et al., 2016; Sua-Tunjano & González-Giraldo, 2018**), el catálogo de espermatófitos de la Orinoquía (**Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014**), la vegetación de sabana tropical de los Llanos de Colombia (**Blydenstein, 1967**), la flora del andén orinoqués (**Castro-Lima, 2010**), las plantas acuáticas de la Orinoquía (**Fernández, et al., 2015; Madriñan, et al., 2017**), el estado del conocimiento de las sabanas inundables en la Orinoquía colombiana (**Mora-Fernández, et al., 2015**), así como varios estudios sobre la composición y la estructura de los bosques ribereños en el río Yukao-Meta (**Veneklaas, et al., 2005**), en Puerto López-Meta (**Carvajal, et al., 2007**), y en la Reserva Tomo Grande-Vichada (**Correa-Gómez & Stevenson, 2010**). En Casanare se destacan los estudios sobre la flora del departamento (**Córdoba, et al., 2011**), las comunidades vegetales del bloque Cubiro (**Pinzón-Pérez, et al., 2011**), y las sabanas de Orocué (**Romero-Duque, et al., 2018**). En la cuenca baja del río Pauto algunos estudios han evaluado la salud ecosistémica (**Mora-Fernández & Peñuela-Recio, 2013a**) y han establecido la guía de campo de flora y fauna (**Mora-Fernández & Peñuela-Recio, 2013b**), así como la composición y estructura de los bosques ribereños (**Cabrera-Amaya & Rivera-Díaz, 2016**).

En el presente estudio se propuso analizar la flora de las sabanas y bosques de la cuenca baja del río Pauto en términos de riqueza, composición y distribución geográfica. La caracterización básica de la vegetación es el punto de partida para las decisiones sobre su conservación, uso y manejo sostenible, y para la evaluación del impacto ambiental de las actividades económicas, por tanto se requiere con urgencia en el departamento de Casanare y la Orinoquía colombiana. Asimismo, se elaboró un catálogo de las especies de plantas vasculares de la zona, con nuevos registros para la Cuenca del Orinoco de Colombia.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en los municipios de San Luis de Palenque y Trinidad (Casanare), en la cuenca baja del río Pauto, cuya área aproximada es de 2.874 km² (Mora-Fernández, *et al.*, 2011) (Figura 1). Según el sistema Thornwaite, la región presenta un clima tropical lluvioso unimodal de sabana, con una temperatura promedio de 26 °C, y una precipitación total anual de 2.048 mm distribuida entre la estación seca (diciembre-marzo) y la lluviosa (abril-noviembre), siendo mayo, junio y julio los meses más lluviosos (Mora-Fernández, *et al.*, 2011). Según Goosen (1964) esta zona se subdivide en los paisajes de vegas, llanura eólica y llanura aluvial de desborde; estos paisajes fueron reinterpretados y denominados para efectos del estudio como vegas de ríos andinenses (ríos Pauto y Meta), sabanas inundables con influencia eólica, y sabanas inundables típicas (cuya inundación responde a la falta de infiltración del agua de las lluvias por la baja permeabilidad de los suelos arcillosos, y no al desbordamiento de los cursos de agua, Obs. Pers. Castro-Lima, 2012).

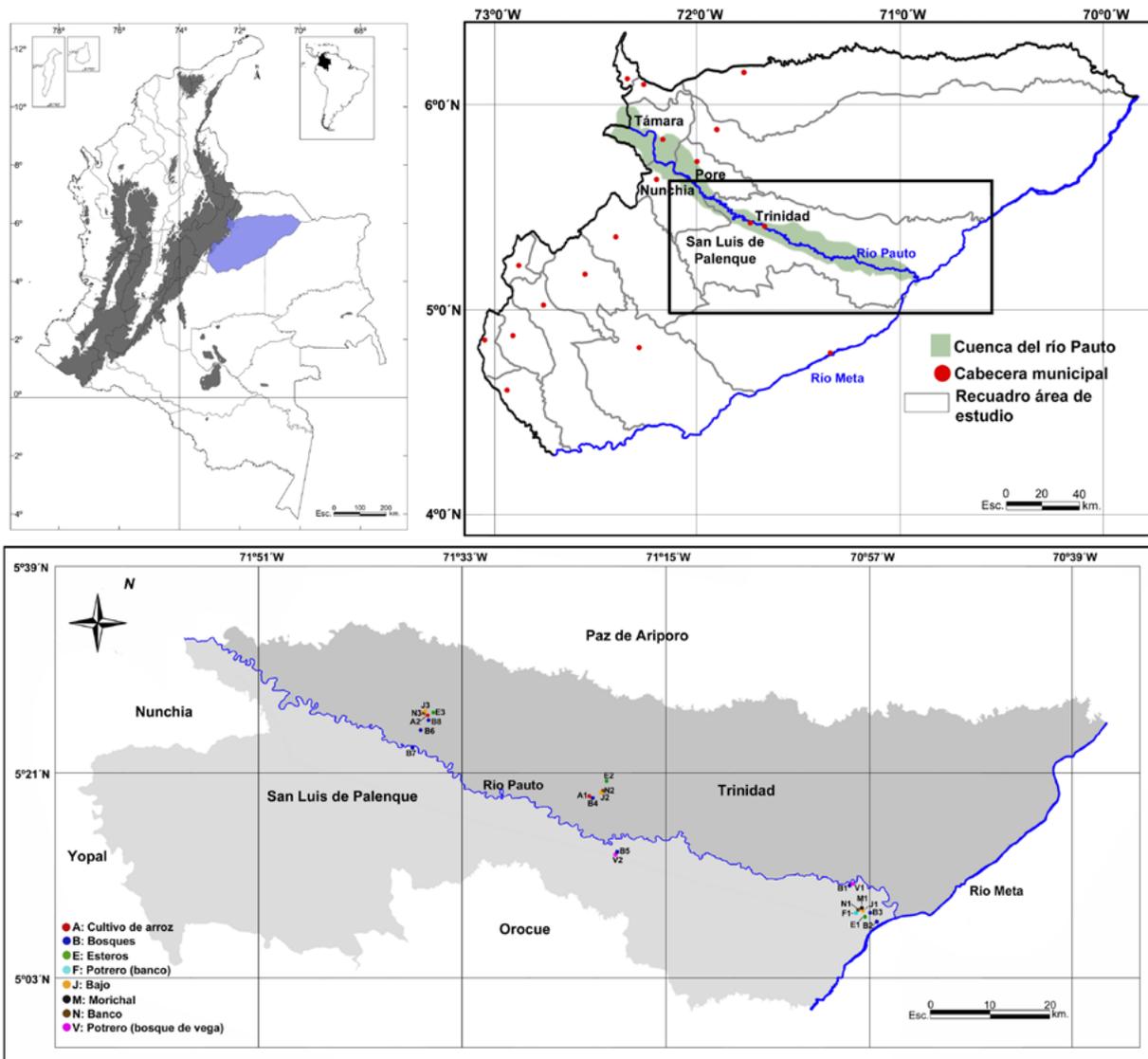


Figura 1. Ubicación de los puntos de muestreo en la cuenca baja del río Pauto (municipios de San Luis de Palenque y Trinidad, Casanare).

Las unidades de vegetación estudiadas se dividen por su fisionomía en bosques y sabanas y otros pastizales (denominadas en adelante como sabanas; ver **anexo S1, figuras S1, S2 y S3** <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). Dichas unidades se definen a continuación con base en la literatura especializada (**Sarmiento, et al., 1971; Sarmiento, 1990; Caro, 2006; Fernández, 2007; Baptiste & Ariza, 2008**).

Sabanas. Se diferencian por su topografía, la estacionalidad en el contenido de agua del suelo y los tipos de suelos (**Anexo 1, figura S1**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>) en: 1) bancos (sabanas secas o estacionales), es decir, zonas levemente elevadas de suelos arenosos bien drenados que no se inundan en la estación de lluvias y experimentan solo dos estaciones, seca y húmeda; 2) bajos (sabanas húmedas o hiperestacionales), depresiones que se inundan temporalmente por la precipitación durante la temporada lluviosa y experimentan cuatro estaciones, sequía, inicio de la saturación del suelo, inundación y disminución de la saturación del suelo; 3) esteros (sabanas semiestacionales), son depresiones de suelo arcilloso que nunca presentan déficit de agua, incluso en la estación seca, se inundan en la estación lluviosa y son habitados por plantas palustres y acuáticas; 4) banco transformado en potrero, con pastos introducidos para el mantenimiento del ganado; 5) cultivo de arroz en áreas manejadas en sabanas hiperestacionales o esteros con dominio de *Oriza sativa*; y 6) potreros inundables, antiguos bosques de vega transformados hoy en potreros que se inundan estacionalmente con los pulsos de inundación de los ríos andinenses.

Bosques. 1) Morichales, palmares estacionalmente inundables dominados por *Mauritia flexuosa*, típicos de sabanas abiertas y márgenes de cursos de agua (**Anexo S1, Figura S2**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>); 2) bosques de galería que se desarrollan en planicies aluviales y de desborde de ríos, caños y cañadas de las sabanas orinocenses (**Anexo S1, Figura S2** <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>); 3) bosques de vega que se extienden sobre los planos de inundación en valles aluviales de ríos andinenses (**Anexo S1, Figura S3**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>), y 4) vegetación ruderal asociada con zonas abiertas alteradas cercanas a caminos y bordes de bosques, ríos y cañadas (**Anexo S1, Figura S4**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>).

Fase de campo

El muestreo se hizo en el 2012 en dos salidas de campo, la primera en marzo durante la temporada seca, y la segunda en julio, en la temporada lluviosa. El detalle de la metodología empleada se presenta en el **anexo S2, tabla S1, figura S5**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>.

Fase de laboratorio y análisis de información

Los ejemplares recolectados se clasificaron mediante la consulta con expertos, la revisión de la literatura especializada, y la comparación con los *exsiccata* de las colecciones del Herbario COL. La clasificación de las familias sigue el sistema APG IV para las angiospermas (**Chase, et al., 2016**) y el sistema de **Smith, et al. (2006)** para los pteridófitos *sensu lato*. Los nombres científicos, sinonimias y autores se validaron empleando la herramienta web *The Taxonomic Name Resolution Service* (**TNRS, 2019**), el Catálogo de plantas y líquenes de Colombia (**Bernal, et al., 2019**). Se analizó la riqueza por familias, géneros y formas de crecimiento de cada unidad de vegetación y se elaboró un catálogo sistemático de la flora vascular con todas las especies registradas para la zona tanto en parcelas de vegetación como en colecciones generales (**Anexo S6**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). Las diferencias florísticas entre las unidades de vegetación se compararon mediante un análisis de similitud basado en el índice de Sørensen usando el *software* PAST 2.04 (**Hammer, et al., 2001**). Este índice también se empleó para analizar la similitud de las especies nativas de la zona de estudio según su patrón de distribución geográfica en las regiones naturales de América con base en la

propuesta de **Morrone** (2014). La información sobre la presencia de las especies se obtuvo de la base de datos del *Missouri Botanical Garden* (**Tropicos.org**, 2019). Por último, el número de especies amenazadas en la zona se analizó con base en los libros rojos de la Flora de Colombia (**Calderón, et al.**, 2002, 2005; **Calderón**, 2006; **García, et al.**, 2006; **Cárdenas & Salinas**, 2007; **García**, 2007), los listados CITES (**CITES**, 2019), y la lista roja de IUCN (**iucnredlist.org**, 2020).

Resultados

Riqueza florística

En toda la zona estudiada se registraron 701 especies, 421 géneros y 121 familias (**Tabla 1**, **Anexo S3**, **Tabla S2**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). En cuanto a las grandes unidades fisionómicas en las sabanas, las familias más diversas fueron Leguminosae *sensu lato* (43), Cyperaceae (42), Poaceae (38), Malvaceae (16), Rubiaceae y Asteraceae (12 cada una), Lamiaceae (10), Euphorbiaceae (8) Onagraceae y Melastomataceae (7 cada uno), que en conjunto representaron el 60 % de la riqueza de especies (**Anexo S3**, **Tabla S3**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). Los géneros más ricos fueron *Cyperus* (13 especies), *Aeschynomene*, *Hyptis*, *Rhynchospora* y *Eleocharis* (9 cada uno), *Ludwigia* (7) y *Spermacoce* (6), con el 19 % de la riqueza (**Anexo S3**, **Tabla S4**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). Por otra parte, las familias más ricas en especies en los bosques correspondieron a Leguminosae (49), Malvaceae y Rubiaceae (26 cada una), Poaceae (19), Asteraceae (17), Apocynaceae (16), Euphorbiaceae (15), Sapindaceae (12), Moraceae (11), Melastomataceae y Piperaceae (10 cada una), las cuales representaron el 45 % de las especies (**Anexo S3**, **Tabla S5**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). Los géneros *Piper*, *Senna* y *Miconia* (7 cada una), *Casearia*, *Ficus*, *Heliconia*, *Inga*, *Passiflora*, *Sida* y *Tillandsia* (5 cada una), son los más ricos y reunieron el 12 % de las especies (**Anexo S3**, **Tabla S6**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>).

En general, en los bosques se registró una mayor riqueza (470 especies) que en las sabanas (325), aunque al detallar las unidades de vegetación, los bosques de vega del río Pauto tuvieron más especies (231), seguidos por los bajos (141) y los bancos (131) (**Tabla 1**). En contraste, los esteros, morichales, cultivos de arroz y el banco transformado en potrero fueron las unidades de vegetación con menor riqueza, cada uno con valores inferiores al 10 % del total de especies (**Tabla 1**).

Tabla 1. Riqueza florística de las unidades de vegetación de la cuenca baja del río Pauto

Unidad de vegetación (Abreviación)	Familias	Géneros	Especies	% de especies
Bosque de vega río Pauto (BV-P)	75	191	231	32,9
Bajo (J)	43	94	141	20,1
Banco (N)	37	88	131	18,7
Vegetación ruderal (R)	50	101	121	17,2
Bosque de galería (BG)	50	92	110	15,7
Potrero inundable (V)	38	75	98	14,0
Bosque de vega río Meta (BV-M)	38	67	70	10,0
Esteros (E)	26	41	54	7,8
Morichal (M)	36	46	53	7,5
Cultivo de arroz (A)	19	40	46	6,6
Banco transformado en potrero (F)	18	32	38	5,4
Total	121	421	701	100

Las hierbas fueron las formas de crecimiento con mayor riqueza (42 %), seguidas de los árboles (18 %), los sufrútices (16 %) y los arbustos (15 %), en tanto que las plantas acuáticas, trepadoras leñosas y herbáceas, epífitas, hemiepífitas, palmoides y hemiparásitas representaron, en conjunto, menos del 10 % de las especies (**Tabla 2**). En las grandes unidades fisionómicas las formas de crecimiento predominantes en las sabanas fueron las hierbas (211 especies), seguidas por las sufrútices (81) y acuáticas (53), que sumaron el 75 % de las especies. Los bosques albergaron el 70 % de las especies, la mayoría árboles (126), seguidos por hierbas (115) y arbustos (88). Se destaca que 52 especies no habían sido registradas previamente en la Orinoquía y constituyen novedades para esta región natural (**Ver Anexo S7**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>); asimismo, se registraron dos especies por primera vez en Colombia: *Nymphaea gardneriana* y *Sagittaria platyphylla*.

Diferencias florísticas entre las unidades de vegetación

Con respecto a las unidades fisionómicas, en las sabanas hubo diferencias florísticas entre las inundables (bajos, arrozales y potreros) y las no inundables como los bancos (**Anexo S4, figura S6-A**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>). Los análisis de similitud de especies separaron bajos y esteros naturales de potreros y arrozales (transformados) en las unidades de vegetación inundables. Por otra parte, en las sabanas naturales hubo una clara diferencia entre esteros. No obstante, los bancos más cercanos al río Meta (N2 y N3) presentaron poca similitud florística con los demás (**Anexo S4, Figura S6-A** <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>), que, además de encontrarse más alejados de ese río, se asemejaban más a los bajos.

Hubo una similitud menor al 50 % entre todos los bosques ribereños, lo que evidencia el bajo número de especies compartidas entre unidades de vegetación. En los bosques los análisis evidenciaron una mayor afinidad florística entre puntos más cercanos (sin importar si se trataba de bosques de galería o de vega), pues por un lado se agruparon las unidades boscosas influenciadas por el río Pauto, y por el otro, las cercanas al río Meta. Por ejemplo (**Anexo S4, Figura S6-B**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>), uno de los bosques de vega (B6) presentó menor similitud con otros bosques de vega que con dos bosques de galería (B4, B8), y todos ellos se encuentran distanciados del cauce principal del río Pauto.

Tabla 2. Riqueza de especies según forma de crecimiento en las unidades fisionómicas y de vegetación de la cuenca baja del río Pauto. BG: bosque de galería, BV-M: bosque de vega río Meta, BV-P: bosque de vega río Pauto, M: morichal, R: vegetación ruderal, J: bajo, N: banco, F: banco transformado en potrero, A: cultivo de arroz, E: estero, V: potrero inundable

Forma de crecimiento	Bosques						Sabanas						Total	
	BG	BV-M	BV-P	M	R	Total	J	N	F	A	E	V		Total
Acuática	1	1	2	0	6	9	21	7	0	3	31	8	53	59
Árbol	50	24	52	22	11	126	2	1	0	2	1	1	7	129
Arbusto	27	12	46	7	11	88	6	9	0	2	3	9	27	105
Epífita	9	2	10	3	1	23	0	0	0	0	0	1	1	24
Hemiepífita	1	0	4	1	0	6	0	0	0	0	0	1	1	7
Hemiparásita	0	0	1	3	2	4	2	0	0	0	0	0	2	5
Hierba	12	7	60	7	43	115	103	90	23	37	27	58	211	294
Palma	0	2	4	1	0	7	0	0	0	0	0	1	1	7
Sufrútice	3	4	22	3	15	44	22	39	16	3	7	21	81	111
Trepadora herbácea	5	6	21	0	17	42	2	8	1	0	0	10	19	54
Trepadora leñosa	12	13	23	6	19	53	2	3	0	0	0	3	8	57
Total	110	70	232	53	121	470	141	131	38	46	55	98	325	701

Patrones de distribución de las especies

A nivel de las sabanas inundables en Colombia, 486 especies de las registradas en el presente trabajo lo están en Arauca, Casanare y Meta. De ellas, 126 se han encontrado en los tres departamentos, 361 están registradas en el departamento del Meta, 333 en Casanare, y 227 en Arauca; además, se registraron en este estudio 228 especies enumeradas previamente para el departamento del Vichada, donde predominan las sabanas no inundables. Por otro lado, ninguna de las especies encontradas es endémica de Colombia, sin embargo, *Cipura gigas* Celis, Goldblatt & Betancur (Iridaceae) y *Diclidanthera bolivarensis* Pittier (Polygalaceae) son taxones restringidos a la Orinoquía de Colombia y Venezuela (Aymard, 2017).

La mayoría de las especies es de amplia distribución en el norte de Suramérica, incluidos Brasil y las Guayanas hacia el oriente, e incluso Panamá y Costa Rica hacia el norte en algunos casos. Muchas están distribuidas en las subregiones biogeográficas Brasileña y Chaqueña y en el caso de las sabanas se distribuyen más especies en los dominios Brasileiro sur (provincia Rondônia), Pacífico (provincias Sabana, Guatuso), Brasileiro norte (provincias Pantepui, Guayana tierras-bajas), Mesoamericano (provincias Mosquito, Veracruz) y Chaqueño (provincia Cerrado) (Anexo S4, Figura S7-A, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/1188/2893>). En los bosques hay más especies compartidas en los dominios Pacífico (provincia Sabana), Brasileiro norte (provincias Pantepui, Imerí, Guayana tierras-bajas, Napo), Brasileiro sur (Rondônia, Ucayali, Madeira) y Chaqueña (provincia Cerrado) (Anexo S4, Figura S7-B, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/1188/2893>). Por otro lado, son muy pocas las especies que se distribuyen hasta las regiones neártica o andina (regiones templadas de América del norte y del sur, respectivamente), aunque allí hay más especies de sabanas que de bosques.

Especies amenazadas

De las 701 especies registradas en este trabajo, solo 14 (2 %) habían sido evaluadas previamente en cuanto a su estado de conservación según los libros rojos nacionales y las listas rojas internacionales. Se encontraron tres especies amenazadas: *Cedrela odorata* (en peligro, EN), *Syagrus sancona* y *Tapura acreana* (vulnerables, VU). Otras diez están citadas en los apéndices del CITES (CITES, 2019), diez se encuentran en el apéndice II (especies no necesariamente amenazadas cuyo comercio debe controlarse para evitar que su uso sea incompatible con la supervivencia), y una en el apéndice III (especies protegidas por lo menos en un país, y con solicitud de ayuda para controlar su comercio). Por otra parte, 15 de las especies registradas están incluidas en la lista de especies priorizadas en el marco de la Estrategia Nacional para la Conservación de Plantas en la Orinoquia (Instituto Humboldt, 2013) (Ver Anexo S5, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/1188/2893>).

Discusión

Riqueza florística

Tanto la composición florística como las familias con mayor riqueza en la región del Pauto se asemejan a las registradas en otros estudios realizados en la Orinoquía que incluyeron vegetación boscosa y de sabana (Córdoba, *et al.*, 2011; Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014; Cárdenas, *et al.*, 2016; Romero-Duque, *et al.*, 2018). La riqueza de especies observada en el presente estudio es relativamente alta comparada con otras zonas de sabana inundable en Arauca y Casanare (Córdoba, *et al.*, 2011; Romero-Duque, *et al.*, 2018). Por otra parte, hubo una mayor riqueza de especies en los bosques que en las sabanas, a pesar de que estas constituyen la principal cobertura vegetal de la región (Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014; Romero-Duque, *et al.*, 2018). Al contrastar el número de especies registradas aquí para la cuenca baja del río Pauto con el de otros trabajos de la Orinoquía colombiana (Minorta-Cely & Rangel Ch., 2014; Cárdenas,

et al., 2016; **Minorta-Cely, et al.**, 2019), se encontró una mayor representación de las especies de bosques ribereños (50, 57 y 67 %, respectivamente) que de las especies de sabanas (38, 39 y 46 %, respectivamente).

Además de aportar al conocimiento de la flora del Casanare y de los municipios de San Luis de Palenque y Trinidad, la presente investigación pone en evidencia la necesidad de aumentar el muestreo en los bosques y sabanas de la región en donde ya se ha advertido sobre los vacíos de información florística (**Córdoba, et al.**, 2011; **Mora-Fernández, et al.**, 2015).

Por otra parte, las leguminosas son una de las familias más ricas en especies en los bosques ribereños del río Pauto. Esto se explica porque las plantas de esta familia obtienen nutrientes de la atmósfera y de suelos extremadamente pobres gracias a asociaciones simbióticas con microorganismos del suelo en sus raíces, lo que les permite ser exitosas en casi todos los hábitats del planeta (**Steidinger, et al.**, 2019); a esto se suman una excepcional variación morfológica y procesos evolutivos de diversificación que, en conjunto, explican su vasta diversidad (**Yahara, et al.**, 2013). Otros estudios realizados en la Orinoquía encontraron resultados similares (**Veneklaas, et al.**, 2005; **Caro**, 2006; **Miranda**, 2006; **Correa-Gómez & Stevenson**, 2010; **Castro-Lima**, 2010; **Pinzón-Pérez, et al.**, 2011; **Pérez-Buitrago, et al.**, 2020); dichos trabajos destacan otras familias de gran riqueza en la cuenca baja del río Pauto como Rubiaceae, Melastomataceae y Moraceae que, además, presentan una gran diversidad en el piedemonte y el bosque subandino de la Orinoquía (**Trujillo-C. & Henao-Cárdenas**, 2017), así como leguminosas, reconocidas entre las más importantes en el Neotrópico (**Gentry**, 1982, 1988).

En el caso de las sabanas, la gran riqueza de familias como Leguminosae, Poaceae, Cyperaceae y Malvaceae concuerda con los estudios realizados en sabanas y ambientes húmedos e inundables de Meta, Arauca, Casanare, Vichada (**Pinzón-Pérez, et al.**, 2011; **Fernández, et al.**, 2015; **Vera-Ospina**, 2017; **Romero-Duque, et al.**, 2018; **Mijares, et al.**, 2019). Además, la riqueza a nivel de géneros y la composición de especies en bancos, bajos y esteros es similar a la encontrada para dichos ambientes en otras sabanas inundables en la Orinoquía colombiana y en la venezolana (**Sarmiento, et al.**, 1971; **Torres, et al.**, 2003; **Romero-Duque, et al.**, 2018; **Mijares, et al.**, 2019).

La proporción de especies según su forma de crecimiento coincide con los resultados de los trabajos analizados, pues evidentemente hay más especies herbáceas en las sabanas que en los bosques (**Sarmiento, et al.**, 1971; **Parra-O.**, 2006; **Pinzón-Pérez, et al.**, 2011), donde son más abundantes las de árboles y arbustos (**Sarmiento, et al.**, 1971; **Veneklaas, et al.**, 2005; **Caro**, 2006; **Parra-O.**, 2006; **Carvajal, et al.**, 2007; **Correa-Gómez & Stevenson**, 2010).

Diferencias florísticas entre las unidades de vegetación

Tal como lo afirma **Sarmiento** (1990), la distribución de agua en el suelo, la microtopografía y el grado de intervención antropogénica influyen en la composición de cada unidad de vegetación; la separación entre sabanas inundables (bajos o esteros) y sabanas secas (bancos) puede explicarse por el régimen marcado de sequía que estas últimas soportan. Lo anterior se reflejó en la presencia de especies como *Andropogon bicornis* y *Axonopus purpusii* en bancos y bajos, respectivamente, y como *Caperonia castenifolia* y *Leersia hexandra* (una forrajera nativa) en bajos y esteros, concordando con trabajos previos en la Orinoquía colombiana y en la venezolana, lo que evidencia la importancia de dichas especies en sus respectivas unidades de vegetación (**Tejos**, 2002; **Pinzón-Pérez, et al.**, 2011). La degradación antropogénica causa cambios evidentes en la composición de la vegetación transformada (arrozales y potreros inundables) frente a la más conservada, pero también en los bancos de la sabana inundable típica comparada con la sabana inundable sometida a la influencia eólica, más cercana al río Meta. Dado que no se inundan, los bancos de la sabana inundable típica se convierten en caminos y carreteras muy transitados en la estación lluviosa (**Goosen**, 1964), lo que implica cierto nivel de degradación (**Mora-Fernández & Peñuela-Recio**, 2013a).

Por otro lado, la composición florística de los bosques fue específica para cada sitio y tuvo, en general, una gran variación, lo que se ha observado también en otros bosques ribereños de Casanare (**Romero-Duque, et al., 2018**). Aunque estos ecosistemas comparten las familias más importantes, su composición y número de especies difiere en los estudios (**Veneklaas, et al., 2005; Romero-Duque, et al., 2018**). Las mayores diferencias en la composición de los bosques se explican por la cercanía geográfica, más no por el paisaje o el tipo de bosque. **Cabrera-Amaya & Rivera-Díaz (2016)** agruparon los bosques de la misma área de estudio en dos bloques por su similitud florística: paisajes de sabana inundable típica (llanura aluvial) y aquellos con influencia eólica (llanura eólica); sin embargo, omitieron el paisaje de vegas de ríos andinenses al cual pertenecen realmente los bosques de vega. Por ello, un factor que explica mejor los dos grupos encontrados es el efecto de corredor de los ríos Pauto y Meta, lo que facilita la dispersión de especies provenientes de ambas cuencas (bosques ribereños del piedemonte, de la altillanura, o la Serranía de la Macarena). Este papel de los ríos como corredores biológicos es típico en este tipo de redes hídricas y ha sido descrito ampliamente por varios autores en regiones templadas y tropicales (**Johansson, et al., 1996; Naiman & Decamps, 1997; Rosales, et al., 1999**).

Patrones de distribución de las especies

El hecho de que la mayoría de las especies registradas se comparta con el departamento del Meta y no con Casanare o Arauca (cuya geomorfología y clima son similares con el área estudiada), podría explicarse porque se han realizado más recolecciones de flora en el Meta, en tanto que el muestreo es bajo en Casanare y Arauca, tal como se observa en el catálogo de espermatofitas de la Orinoquía (**Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014**). También es interesante que las especies de bosques y de sabanas muestren un patrón similar de distribución en otras provincias y dominios biogeográficos de Latinoamérica, lo que reflejaría las similitudes ecológicas entre ambientes marcadamente estacionales tropicales y subtropicales, como las sabanas y los bosques secos o caducifolios de los dominios Pacífico, Mesoamericano y Chaqueño, y las selvas de tierras bajas de los dominios biogeográficos de la subregión Brasilera (dominios Mesoamericano, Pacífico, y Brasilero norte y sur). También, dicha similitud se debería a la conectividad o continuidad que perdieron las floras del norte y sur de Suramérica durante el último avance de los glaciares (*Last Glacial Maximum*, LGM), hace aproximadamente 18 mil años (**Hooghiemstra, et al., 2002**). Estos cambios paleoclimáticos produjeron una retracción pronunciada de la vegetación quedando floras fragmentarias, con importantes disyunciones (por ejemplo, *Macroptilium monophyllum* (Benth.) Marechal & Baudet), tal como se observa actualmente en los bosques caducifolios de ambas regiones (**Banda, et al., 2016; Hooghiemstra, et al., 2002; Prado, 2000; Prado & Gibbs, 1993**).

Las selvas húmedas de la Amazonía llegaban hasta el norte de Suramérica, pero su continuidad con el Chocó biogeográfico, Centroamérica y el Caribe se interrumpió casi totalmente por el levantamiento de los Andes septentrionales y las glaciaciones (**Hooghiemstra & Van der Hammen, 2001**). Además, cuando el clima se hizo más frío y seco durante el último máximo glacial, se produjo la contracción de las selvas a favor de la expansión de ecosistemas secos como bosques caducifolios y sabanas (**Rosales, et al., 1999; Behling & Hooghiemstra, 2000; Pennington, et al., 2000**). En este contexto se conectaron enclaves secos y sabanas en Suramérica permitiendo el contacto de dichas floras (**Bucher, 1982; Pennington, et al., 2000**). No obstante, los bosques húmedos remanentes siguieron conectados con comunidades más secas a través de los corredores ribereños (**Rosales, et al., 1999; Pennington, et al., 2000**). Así, el flujo de especies entre diferentes ecosistemas se mantuvo a través de la red hídrica que forman todos los cursos de agua asociados con cuencas más grandes, como la del Orinoco o la del Amazonas (**Rosales, et al., 1999; Pennington, et al., 2000**). Este patrón ha sido descrito en el cerrado brasileño y explica la distribución presente y pasada de la flora, que es una mezcla de selvas húmedas y ecosistemas secos en constante expansión o contracción según el clima reinante (**Cardoso Da Silva & Bates, 2002**).

Especies amenazadas

En cuanto a las especies evaluadas en la Orinoquía colombiana (Córdoba, *et al.*, 2011), el número de aquellas cuya categoría de amenaza ha sido evaluada en Casanare es muy bajo (8 %), y en el río Pauto se refleja la misma tendencia, con solo tres especies incluidas en las categorías de riesgo en los libros rojos de la flora de Colombia (Calderón, *et al.*, 2002, 2005; Cárdenas & Salinas, 2007) y solo diez citadas en los apéndices del CITES. Por otra parte, apenas 15 de las especies registradas en el presente trabajo están incluidas en la Estrategia Nacional para la Conservación de Plantas en la Orinoquía, aunque dicha lista prioriza únicamente 73 especies (Instituto Humboldt, 2013), lo que evidencia la necesidad de categorizar y proteger las especies de la cuenca baja del río Pauto, especialmente en las sabanas. Por esta razón los esfuerzos de conservación de la Orinoquía colombiana deben aumentar, pues actualmente se desconoce la categoría de amenaza de extinción de la mayoría de sus especies, lo que es crítico para adoptar medidas efectivas de protección y manejo de su hábitat y sus poblaciones.

Otras consideraciones

El presente estudio resalta la importancia de hacer estudios florísticos que consideren la heterogeneidad espacial, edáfica, e hidrológica, factores determinantes en la composición florística de bosques y sabanas de la Orinoquía (Veneklass, *et al.*, 2005; Baruch, 2005). Se resalta, igualmente, la necesidad de que los muestreos de vegetación representen la variación climática de la Orinoquía, ya que la marcada estacionalidad de las lluvias afecta directamente la diversidad y, por ello, los trabajos que solo consideran una temporada pueden subestimarla (Mora-Fernández & Peñuela-Recio, 2013a; Mijares, *et al.*, 2019). Cabe destacar que esta investigación, además de abarcar ambientes naturales, también contribuyó al conocimiento de la diversidad florística de zonas con transformación antropogénica, cuya salud ecosistémica es deficiente, con una reducción de la diversidad y una composición diferente a la de los ambientes de sabana naturales en la zona de estudio (Mora-Fernández & Peñuela-Recio, 2013a; Giraldo-Kalil, 2013). Es evidente, entonces, que el desarrollo de este tipo de estudios es una necesidad creciente dado el rápido deterioro que enfrentan los ecosistemas de la Orinoquía (Mora-Fernández, *et al.*, 2015).

Conclusiones

Del total de 701 especies recolectadas, 52 no habían sido registradas para la Orinoquía; dado que la mayoría de ellas habita en las sabanas, ello refleja la necesidad de incrementar el muestreo en este tipo de ambientes. Los patrones de riqueza y composición florística de la cuenca baja del río Pauto coinciden con los reportados en estudios previos en la Orinoquía colombiana (Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014, Cárdenas, *et al.*, 2016) y en la venezolana (Aymard, 2017), especialmente en cuanto a las familias, pues las de mayor riqueza en bosques ribereños y sabanas fueron las mismas. Se encontró un patrón de riqueza de las formas de crecimiento coincidente con lo reportado en la literatura; no obstante, la riqueza de hierbas en los bosques de vega del río Pauto fue mayor que la esperada en comparación con la de las especies leñosas. La composición florística en sabanas evidencia la importancia de la distribución del agua en el suelo, la topografía, y los disturbios antropogénicos en la configuración de las especies en cada unidad de vegetación, en tanto que en los bosques ribereños hubo diferencias de composición entre las áreas de influencia del río Pauto y del río Meta, probablemente debido a diferencias en los suelos y al efecto de corredor que ejercen los cauces en los que estos se desarrollan. Las especies tienen una distribución amplia en el norte de Suramérica y también en otros bosques húmedos, secos y sabanas del continente, lo que coincide con la hipótesis de continuidad de las floras antes y después del levantamiento de los Andes y el papel de los bosques ribereños como corredores de diversidad. Por último, se evidencia la necesidad de desplegar mayores esfuerzos en la categorización de amenaza de las especies de plantas de la Orinoquía, pues en el área de estudio tan solo el 2% ha sido evaluado en este sentido.

Información suplementaria

Anexo S1. Unidades de vegetación estudiadas en la cuenca baja del río Pauto 2 (Figura S1, Figura S2, Figura S3, Figura S4). Vea el anexo S1 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Anexo S2. Detalle de metodología de muestreo en la cuenca baja del río Pauto (Figura S5, Tabla S1). Vea el anexo S2 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Anexo S3. Grandes grupos taxonómicos, familias y géneros con mayor riqueza de especies por cada unidad de vegetación en sabanas y bosques de la cuenca baja del río Pauto (Tabla S2, Tabla S3, Tabla S4, Tabla S5, Tabla S6). Vea el anexo S3 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Anexo S4. Dendrogramas de similitud florística entre unidades de vegetación, y entre unidades biogeográficas de Latinoamérica (Figura S6, Figura S7). Vea el anexo S4 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Anexo S5. Lista de especies en la cuenca baja del río Pauto cuya categoría de amenaza ha sido evaluada a nivel local y/o global, se encuentran incluidas en los apéndices CITES, o cuya conservación se ha sugerido como prioridad en la Orinoquía colombiana. Vea el anexo S5 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Anexo S6. Catálogo de las especies de plantas vasculares en sabanas y bosques ribereños de la cuenca baja del río Pauto. Vea el anexo S6 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Anexo S7. Lista de especies registradas en la cuenca baja del río Pauto, que no están registradas en trabajos previos para la Orinoquía Colombiana. Vea el anexo S7 en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1188/2893>

Agradecimientos

A Yoluka ONG y a la Fundación Horizonte Verde por su apoyo institucional en el marco del proyecto “Evaluación de la salud ecosistémica de las sabanas inundables asociadas a la cuenca del río Pauto”, y a Ecopetrol S.A., por su financiación. Al Herbario Nacional Colombiano (COL) y al profesor Carlos Parra (quién fue su administrador general durante el desarrollo de esta investigación), por la colaboración en el procesamiento del material vegetal y la consulta del herbario; a los curadores Diego Giraldo Cañas y Julio Betancur por su ayuda en el proceso de determinación; a los biólogos Diego Rincón Triana, Marcela González y Eliana Katherine García por su colaboración en campo y en el herbario, y a Jorge Fung Uceda por su ayuda en la fase de laboratorio. A los habitantes de la región por su apoyo en el trabajo de campo. Al profesor Gerardo Aymard por sus invaluable aportes y observaciones para mejorar la versión final del artículo. El autor Diego Cabrera agradece al Jardín Botánico de Bogotá por su apoyo económico a través del programa “Estímulos a la investigación Thomas Van der Hammen”. El autor Orlando Rivera-Díaz agradece a la facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia por el otorgamiento de un periodo sabático durante el cual fue posible concluir este artículo.

Contribución de los autores

DCA: trabajo de campo, revisión taxonómica, análisis de información, diseño y escritura del documento; LGK: trabajo de campo, revisión taxonómica, análisis de información, diseño y escritura del documento; ORD: revisión taxonómica, análisis de información, diseño y escritura del documento; FCL: trabajo de campo, revisión taxonómica y discusión del documento.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Aymard, G.** (2017). Adiciones a la flora vascular de los Llanos de Venezuela: nuevos registros y estados taxonómicos. *Biollania* (Edic. Esp.) **15**: 1-296.
- Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez, G. M.** (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. **353** (6306): 1383-1387.
- Baptiste, L. G. & Ariza, A.** (2008). Ecología de las Sabanas Inundables de Casanare. En A. Salamanca, L. Baleta, y J. Benítez (Ed.). *Memorias, 1º Congreso Internacional de Producción y Desarrollo Sostenible, Versión Sabanas inundables, 1º Simposio de Recursos Genéticos del Trópico Húmedo.* (pp.120-140). Arauca, Colombia: Universidad Cooperativa de Colombia. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Sede Arauca.
- Baruch, Z.** (2005). Vegetation-environment relationships and classification of the seasonal savannas in Venezuela. *Flora*. **200** (1): 49-64.
- Behling, H. & Hooghiemstra, H.** (2000). Holocene Amazon rainforest-savanna dynamics and climatic implications: high-resolution pollen record from Laguna Loma Linda in eastern Colombia. *Journal of Quaternary Science*. **15**: 687-695.
- Bernal, R., Gradstein, S. R., Celis, M.** (2019). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Fecha de consulta: entre enero y junio de 2019. Disponible en: <http://catalogoplantasyliquenes.unal.edu.co>
- Blydenstein, J.** (1967). Tropical Savanna Vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology*. **48**: 1-15.
- Bucher, E. H.** (1982). Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. En: B. J. Huntley y B. H. Walker (Ed.). *Ecology of Tropical Savannas. Ecological Studies*, (pp. 48-79). Berlín, Alemania. Springer-Verlag.
- Cabrera-Amaya, D. M. & Rivera-Díaz, O.** (2016). Composición florística y estructura de los bosques ribereños de la cuenca baja del río Pauto, Casanare, Colombia. *Caldasia*. **38**: 53-85.
- Calderón, E., Galeano, G., García, N.** (2002). Libro Rojo de Plantas Fanerógamas de Colombia. Volumen 1: Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythidaceae. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. 218 p.
- Calderón, E., Galeano, G., García, N.** (eds). (2005). Libro Rojo de Plantas de Colombia, Volumen 2, Palmas, Frailejones y Zamias. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Ministerio del Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 454 p.
- Calderón-Sáenz E.** (editor). 2006. Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 3: Orquídeas, Primera Parte. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt - Ministerio del Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 828 p.
- Cárdenas, D., Mendoza, H., González, M. F., Sua, S.** (2016). Flora de la cuenca del río Orinoco en Colombia: grado de conocimiento, uso y conservación. *Revista Colombia Amazónica*. **9**: 96-146.
- Cárdenas-López, D. & Salinas, N. R.,** (editores) (2007). Libro Rojo de Plantas de Colombia, Volumen 4, Especies maderables amenazadas: Primera Parte. Serie libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 232 p.
- Cardoso Da Silva, J. M. & Bates, J. M.** (2002). Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*. **52**: 225-234.
- Caro, M.** (2006). Caracterización florística y estructural de la vegetación de un morichal en la hacienda Mataredonda, Municipio de San Martín, Meta. (Trabajo de grado en Ecología). Bogotá D.C., Pontificia Universidad Javeriana.
- Carvajal, L., Parra, C., Patarroyo, J., Gualdrón, A., Jiménez, M., Garzón, A.** (2007). Composición florística y estructural del bosque de galería, Puerto López Meta: Catálogo ilustrado. Corporación para el desarrollo sostenible del área de manejo especial la Macarena - CORMACARENA. Villavicencio, Colombia. 219 p.
- Castro-Lima, F.** (2010). Avance del conocimiento de la flora del Andén Orinoqués en el departamento del Vichada, Colombia. *Orinoquia*. **14**: 58-67.
- Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, P. S., Stevens, P. F.** (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **181**: 1-20.

- CITES. (2019). Lista de especies CITES. Fecha de consulta: entre octubre y diciembre de 2019. Disponible en: <http://checklist.cites.org>
- Córdoba-Sánchez M. P., Miranda, L. M., Ávila, R. C., Pérez, C.** (2011). Flora del Casanare. En J. S. Usma y F. Trujillo (Ed.). Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas Estratégicos del Departamento. (pp. 50-71). Bogotá D.C.: Gobernación de Casanare - WWF Colombia.
- Correa-Gómez, D. F., Stevenson, P. R.** (2010). Estructura y diversidad de bosques de galería de una sabana estacional de los llanos orientales colombianos (Reserva Tomo Grande, Vichada). *Orinoquía*. **14**: 31-48.
- Fernández, A.** (2007). Los morichales de los Llanos de Venezuela. En R. Duno de Stefano, G. Aymard y O. Huber (Editores). Catálogo Anotado e Ilustrado de la Flora Vasculare de los Llanos de Venezuela, Parte I: Introducción geobotánica. (pp. 91–98). Caracas, Venezuela: FUDENA–Fundación Empresas Polar – FIBV.
- Fernández, M., Madriñán, S., Bedoya, A. M.** (2015). Plantas acuáticas de las planicies inundables de la Orinoquia Colombiana. *Biota Colombiana*. **16** (1): 96-105.
- García, N.** (ed.). (2007). Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 5: Las magnoliáceas, las miristicáceas y las podocarpáceas. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt – CORANTIOQUIA - Jardín Botánico Joaquín Antonio Uribe de Medellín - Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 236 p.
- García, N. & Galeano, G.** (eds). (2006). Libro Rojo de Plantas de Colombia, Volumen 3, Las bromelias, las labiadas y las pasifloras. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto Alexander von Humboldt - Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 679 p.
- Gentry, A. H.** (1982). Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. En M. K. Hecht, B. Wallace y G. T. Prance (Ed.). *Evolutionary Biology* (pp. 1–84). Boston, US: Springer.
- Gentry, A. H.** (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **75**: 1-34.
- Giraldo-Kalil L. J.**, (2013). Capítulo 4. Diagnóstico de las sabanas inundables asociadas a la cuenca baja del río Pauto, (Casanare-Colombia), En: Mora-Fernández, C., Peñuela-Recio (Ed.). Documento técnico “Evaluación de la salud ecosistémica de las sabanas inundables asociadas a la cuenca del río Pauto (Casanare-Colombia)”. (pp. 75-117). Bogotá, Colombia. Documento técnico, Fundación Horizonte Verde, Ecopetrol y Yoluka ONG.
- Goosen, D.** (1964). Geomorfología de los Llanos Orientales. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **12**: 129-139.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D.** (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. **4**: 1-9.
- Hooghiemstra, H. & Van der Hammen, T.** (2001). Desarrollo del bosque húmedo neotropical en el Neogeno y el Cuaternario: la hipótesis de los refugios. En J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (Ed.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. (pp. 129-136). México, UNAM.
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T., Cleef, A. M.** (2002). Paleoeología de la flora boscosa. En M. Guariguata & G. H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. (pp. 43-58). Editorial Tecnológica de Costa Rica.
- IUCN.** (2020). Lista roja de especies. Fecha de consulta: entre febrero y marzo de 2020. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org/es/search/list>
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Red Nacional de Jardines Botánicos de Colombia.** (2013). Plantas priorizadas para la conservación en la Región Orinoquia. 73 registros, aportados por: García, H. (Contacto del recurso), Sofrony, C. (Creador del recurso), González, M. (Proveedor de metadatos), Samper, J. (Proveedor de contenido). Versión 12.2. Fecha de consulta: 20 de junio de 2020. Disponible en: <http://doi.org/10.15472/yotbyy>
- Johansson, M., Nilsson, C., Nilsson, E.** (1996). Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal of Vegetation Science*. **7**: 593-598.
- Lasso, C. A., Rial, A., Colonnello, G., Machado-Allison A., Trujillo, F.** (2014). XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). 303 p.

- Madriñán, S., Rial, A., Bedoya, A. M., Fernández-Lucero, M.** (2017). Plantas acuáticas de la Orinoquia colombiana. Ediciones Uniandes-Universidad de los Andes. 654 p.
- Mijares-Santana F., Pérez-Buitrago N., Pérez-Cárdenas, N.** (2019). Variación estacional de la composición florística en sabanas inundables en Arauca, Colombia. *Caldasia*. **41** (2): 404-421.
- Minorta-Cely V., Rangel-Ch., J.O, Pinzón-C., C., Castro, F., Aymard, G.** (2019). Riqueza y diversidad de las plantas con flores en el territorio sabanas y humedales de Arauca, Colombia. En: J. O. Rangel-Ch. *et al.* (ed.). Colombia Diversidad Biótica XX. Territorio sabanas y humedales de Arauca. (pp. 387-472). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Parques Nacionales Naturales de Colombia.
- Minorta-Cely, V. & Rangel-Ch., J. O.** (2014). La riqueza y la diversidad de las plantas con flores de la Orinoquia colombiana. En J. O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia. (pp. 237-418). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Miranda, L.** (2006). Caracterización florística y estructural arbórea de un bosque de galería y su análisis etnobotánico en la comunidad indígena Sáliba del Resguardo Paravare (Orocué-Casanare). (Trabajo de pregrado en Ecología). Bogotá, Colombia: Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana.
- Mora-Fernández C. & Peñuela-Recio L.** (2013a). Salud ecosistémica de las sabanas inundables asociadas a la cuenca del río Pauto, Casanare, Colombia. Yoluka ONG, fundación de investigación en biodiversidad y conservación, Fundación Horizonte Verde y Ecopetrol S.A.
- Mora-Fernández C. & Peñuela-Recio, L.** (2013b). Guía de campo. Flora y fauna de las sabanas inundables asociadas a la cuenca del río Pauto, CasanareColombia. Serie Biodiversidad para la Sociedad No. 3. Yoluka ONG, Fundación Horizonte Verde y Ecopetrol S.A.
- Mora-Fernández, C., Castellanos-Castro, C., Cardona-Cardozo, A., Pinzón-Pérez, L., Vargas-Ríos, J. O.** (2011). Geología, geomorfología, clima y vegetación. En T. León-Sicard (ed.). Mamíferos, Reptiles y Ecosistemas del Bloque Cubiro (Casanare): Educación Ambiental para la Conservación. (pp. 49-73). Bogotá, Colombia: Instituto de Estudios Ambientales Universidad Nacional de Colombia, Alange Energy Corp.
- Mora-Fernández, C., Peñuela-Recio, L., Castro-Lima, F.** (2015). Estado del conocimiento de los ecosistemas de las sabanas inundables en la Orinoquia colombiana. *Orinoquia*. **19**: 253-271.
- Morrone J. J.** (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*. **3782** (1): 1-110.
- Naiman, R. J. & Decamps, H.** (1997). The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **28**: 621-658.
- Parra-O., C.** (2006). Estudio general de la vegetación nativa de puerto Carreño (Vichada, Colombia). *Caldasia*. **28**: 165-177.
- Pennington, R. T., Prado, D. E., Pendry, C. A.** (2000). Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*. **27**: 261-273.
- Pérez-Buitrago N., Guio-Blanco P.A., Mijares-Santana F.J.** (2020). Jóvenes y aisladas pero diversas: estructura y composición florística de matas de monte en Arauca. *Acta Biológica Colombiana*. **25** (2): 280-293. Doi: <https://doi.org/10.15446/abc.v25n2.76370>
- Pinzón-Pérez, L., Castellanos-Castro, C., Cardona-Cardozo, A., Mora-Fernández, C., Vargas-Ríos, O.** (2011). Caracterización de las comunidades vegetales presentes en el bloque Cubiro, cuenca baja del río Pauto, Casanare (Colombia). En T. León-Sicard (Ed.). Mamíferos, Reptiles y Ecosistemas del Bloque Cubiro (Casanare): Educación ambiental para la conservación. (pp. 97-150). Bogotá, Colombia: Instituto de Estudios Ambientales Universidad Nacional de Colombia, Alange Energy Corp.
- Prado, D. E.** (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: From forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*. **57** (3): 437-461.
- Prado, D. E. & Gibbs, P. E.** (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **80** (4): 902-927.
- Ramírez W., Matallana C., Rial A., Lasso C., Corzo G., Díaz-Pulido A., Londoño-Murcia M. C.** (2011). Capítulo 3: Establecimiento de prioridades para la conservación. En: C.A. Lasso. J. B. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo, A. Machado-Allison (Ed.). Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia).

- Rippstein, G., Escobar, E., Toledo, J. M., Fisher, M., Mesa, E.** (2001). Caracterización de comunidades vegetales de la altillanura en el centro de investigación agropecuaria Carimagua, en Meta, Colombia. En G. Rippstein, E. Escobar y F. Motta (Ed.). *Agroecología y biodiversidad de las sabanas en los Llanos Orientales de Colombia*. (pp. 22–45). Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- Romero-Duque, L. P., Castro-Lima, F., Rentería-Mosquera, Á.** (2018). Contribución al conocimiento de la vegetación de las sabanas de Casanare (Colombia). *Revista U.D.C.A. Actualidad & Divulgación Científica*. **21**: 197-205.
- Rosales, J., Petts, G., Salo, J.** (1999). Riparian flooded forests of the Orinoco and Amazon basins: a comparative review. *Biodiversity and Conservation*. **8**: 551-586.
- Sarmiento, G.** (1990). Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En G. Sarmiento (ed.). *Las sabanas americanas: aspecto de su biogeografía, ecología y utilización* (pp. 15-56). Mérida, Venezuela: Universidad de los Andes.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., Silva, J.** (1971). Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales I. Las unidades regionales. *Acta Científica Venezolana*. **22**: 52-61.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolf, P. G.** (2006). A classification for extant ferns. *Taxon*. **55**: 705-731.
- Steidinger, B. S., T. W. Crowther, J. Liang, M. E. Van Nuland, G. D. A. Werner, P. B. Reich, G. Nabuurs, S. de-Miguel, M. Zhou, N. Picard, B. Herault, X. Zhao, C. Zhang, D. Routh, GFBI consortium & K. G. Peay.** (2019). Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature*. **269**: 404-412.
- Sua-Tunjano, S. M., González-Giraldo, M. F.** (2018). Base de Datos de Flora de la Cuenca del Río Orinoco en Colombia. Versión 2.3. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Occurrence Dataset. Fecha de consulta: enero a junio de 2018. <https://doi.org/10.15472/2dbndj>
- Tejos, R.** (2002). Pastos nativos de sabanas inundables: caracterización y manejo. Barquisimeto, Venezuela: Litografía Megagraf. 108 p.
- The Taxonomic Name Resolution Service (TNRS).** (2019). iPlant Collaborative. Version 4.0. Fecha de consulta: entre enero y junio de 2019. Disponible en: <http://tnrs.iplantcollaborative.org>
- Torres R., Chacón E., Ovalles F., Guenni O., Astudillo L., Carrasquel J., García E.** (2003). Efectos de métodos de pastoreo sobre sabanas moduladas. I. Sucesión del pastizal. *Zootecnia Tropical*. **21** (4): 425-448.
- Tropicos.org.** (2019). Tropicos.org, Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, USA. Fecha de consulta: entre enero y octubre de 2019. <http://www.tropicos.org>
- Trujillo-C. W. & Henao-Cárdenas M. M.** (2017). Riqueza florística y recambio de especies en la vertiente orinoquense de los Andes, Colombia. *Colombia Forestal*. **21** (1): 18-33.
- Veneklaas, E., Fajardo, A., Obregón, S., Lozano, J.** (2005). Gallery forest types and their environmental correlates in a Colombian savanna landscape. *Ecography*. **28**: 236-252.
- Vera-Ospina A.** (2017). Flora y vegetación acuática en áreas de la Orinoquía colombiana. Tesis de Maestría. Departamento de Biología, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá.
- Yahara, T., Javadi, F., Onoda, Y., Queiroz, L.P. de, Faith, D., Prado, D.E., Akasaka, M., Kadoya, T., Ishihama, F., Davies, S., Slik, J.W.F., Yi, T., Ma, K., Bin, C., Darnaedi, D., Pennington, R.T., Tuda, M., Shimada, M., Ito, M., Egan, A.N., Buerki, S., Raes, N., Kajita, T., Vatanparast, M., Mimura, M., Tachida, H., Iwasa, Y., Smith, G.F., Victor, J.E., Nkonki, T.** (2013). Global legume diversity assessment: Concepts, key indicators, and strategies. *Taxon*. **62**: 249-266. Doi: <https://doi.org/10.12705/622.12>