
LA IMPORTANCIA DE LAS INUNDACIONES PERIÓDICAS PARA EL FUNCIONAMIENTO Y CONSERVACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS INUNDABLES DE GRANDES RÍOS TROPICALES: ESTUDIOS EN LA CUENCA DEL ORINOCO

JOSÉ V. MONTOYA, MARÍA MERCEDES CASTILLO y LUZMILA SÁNCHEZ

RESUMEN

La estacionalidad hidrológica es la fuerza motriz que provoca los cambios en los patrones y procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas inundables de los grandes ríos tropicales. Los regímenes hidrológicos naturales de los ríos modulan el funcionamiento de estos ecosistemas de muchas maneras, incluyendo el modelaje geomorfológico del paisaje fluvial y la provisión de señales ambientales que rigen los ciclos de vida de los seres vivos. Las modificaciones antrópicas en estos patrones hidrológicos naturales han originado alteraciones significativas en el funcionamiento de estos ecosistemas. Generalmente, estas modificaciones responden a la necesidad de controlar las inundaciones y, en la mayoría de los casos, a la generación de energía hidroeléctrica.

Sin embargo, no siempre las sociedades obtienen los resultados esperados y se crean problemas ambientales mayores al modificar el régimen hidrológico de los ríos. Para entender el alcance de estas alteraciones sobre los ecosistemas inundables es necesario tener en cuenta que los grandes ríos no pueden estudiarse por separado de su planicie de inundación, sino que deben ser considerados como unidades funcionales, tal como lo plantea el modelo conceptual del pulso de inundación. Finalmente, se enfatiza sobre la importancia de abordar el estudio y manejo de estos ecosistemas desde una perspectiva más amplia, incorporando el conocimiento tradicional de los pobladores.

Los grandes ríos de planicies inundables tropicales son sistemas muy complejos con una alta productividad biológica y elevada heterogeneidad espacio temporal en estructura y procesos a múltiples escalas (Welcomme, 1979; Junk *et al.*, 1989; Neiff 1990; Tockner y Stanford, 2002). Estas características hacen que estos sistemas hayan sido de particular importancia para el desarrollo de diferentes civilizaciones por milenios (Welcomme, 1979; García Lozano y Dister, 1990; McGrath *et al.*, 1993; Junk, 1995; Gassón, 2002). La ocu-

pación humana de las planicies inundables tropicales se ha debido a la gran provisión de bienes y servicios que estos ecosistemas ofrecen; sin embargo, su aprovechamiento ha estado casi siempre asociado al control de los cambios ambientales cíclicos originados por la estacionalidad hidrológica propia de estos ecosistemas. La explotación intensiva de los recursos y servicios de estos ecosistemas ha estado estrechamente vinculada con la alteración de la dinámica hidrológica de los ríos, originando en muchos casos la disminución de su potencial aprovechable y colocándolos entre

los ecosistemas más amenazados del mundo (Allan y Flecker, 1993; Bayley, 1995; Tockner y Stanford, 2002; Postel y Richter, 2003).

La importancia del mantenimiento de la dinámica hidrológica natural de los grandes ríos con planicies inundables no fue entendida claramente hasta la aparición de los modelos e hipótesis que describían explícitamente el funcionamiento de estos ecosistemas (Junk *et al.*, 1989; Poff *et al.*, 1997; Junk y Wantzen, 2004), por lo que la degradación de éstos debido a su explotación

PALABRAS CLAVE / Funcionamiento de Ecosistemas / Grandes Ríos Tropicales / Orinoco / Pulso de Inundación / Regímenes Hidrológicos Naturales / Servicios Ecosistémicos /

Recibido: 20/10/2011. Modificado: 29/11/2011. Aceptado: 30/11/2011.

José Vicente Montoya. Licenciado en Biología, Universidad Simón Bolívar (USB), Venezuela. Ph.D. en Ecología y Biología Evolutiva, Texas A&M University, EEUU. Postdoctorante, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Dirección: IVIC, Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela. e-mail: jmontoya@ivic.gob.ve

María Mercedes Castillo. Licenciada en Biología, USB, Venezuela. M.S. y Ph.D. en Recursos Naturales y Ambiente, Universidad de Michigan, EEUU. Profesora, USB, Venezuela. Investigadora, El Colegio de la Frontera Sur- Unidad Villahermosa, México. e-mail: mmcastillo@ecosur.mx

Luzmila Sánchez. Licenciada en Biología y Química, Universidad Pedagógica Nacional, Colombia. Maestría en Biología, Universidad de los Andes, Colombia. Doctorado en Hidrobiología, Université Paul Sabatier, Francia. Investigadora, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Venezuela. e-mail: luzmilasancal@gmail.com

no era considerada como una actividad negativa. Por el contrario, el aprovechamiento de estos ecosistemas a través de la obliteración o modificación importante de sus regímenes hidrológicos naturales mediante la construcción de grandes obras de ingeniería era visto como un logro importante y de mucho valor dentro de la visión desarrollista de las sociedades (Novoa, 2002; Postel y Richter, 2003).

En este artículo se revisa la importancia de los regímenes hidrológicos naturales en el funcionamiento de ecosistemas de grandes ríos tropicales con planicies inundables, presentando estudios realizados en la cuenca del río Orinoco. Se presentan algunas evidencias de cómo las alteraciones antrópicas de estos regímenes pueden afectar tanto la capacidad de sustentar los patrones y procesos ecológicos así como de satisfacer las necesidades humanas en estos ecosistemas. Finalmente, se reflexiona acerca de la necesidad de abordar el manejo de estos ecosistemas de una manera integral, que no intente simplemente controlar la naturaleza de manera irrestricta para explotar todo su potencial, sino más bien que, basado en el diálogo entre los diferentes actores, se diseñen planes y estrategias que permitan aprovechar los recursos y servicios que necesite la sociedad de una manera sustentable, perdurable para que puedan ser aprovechados también por las generaciones futuras.

Importancia del Régimen Hidrológico

El régimen hidrológico de los grandes ríos tropicales usualmente presenta una alta estacionalidad mediada por un patrón temporal de las precipitaciones, el cual está determinado principalmente por el movimiento latitudinal de la zona de convergencia intertropical a lo largo del año (Winemiller, 2004; Latrubesse *et al.*, 2005; Lewis, 2008). La mayoría de los grandes ríos tropicales exhiben un régimen hidrológico unimodal anual, con marcadas diferencias entre los periodos secos y los de lluvia, causando la presencia de un único pulso de inundación. Por otra parte; en otros ríos como el Congo o el Magdalena el hidrograma describe dinámicas asociadas a regímenes bimodales (Latrubesse *et al.*, 2005). Aunque el pulso de inundación es bastante predecible en los grandes ríos tropicales (Schöngart y Junk, 2007), el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO) afecta los patrones de precipitación en las zonas tropicales, produciendo variaciones interanuales en los patrones de caudal (Ri-

chey *et al.*, 1989; Foley *et al.*, 2002; Molinier *et al.*, 2009). En las cuencas del Amazonas y del Orinoco, El Niño está asociado a condiciones más secas de lo normal, a una disminución marcada en el caudal de los ríos, y del área de inundación, mientras que durante La Niña se observa el patrón opuesto, aumentando la extensión de las áreas inundadas (Foley *et al.*, 2002; Castillo *et al.*, 2004).

Los pulsos de inundación son la fuerza motriz que modula los cambios anuales en las variables bióticas y abióticas que tienen lugar en el canal principal y en todos los cuerpos de agua asociados a la planicie inundable. Una alta complejidad geomorfológica en estos sistemas (lo que origina a su vez una alta heterogeneidad de hábitats), una elevada productividad biológica y una importante biodiversidad son mantenidas en el tiempo gracias a la acción de las inundaciones periódicas. Estas ideas fueron desarrolladas y ensambladas en lo que se conoce como el concepto del 'pulso de inundación' (Junk *et al.*, 1989; Junk y Wantzen, 2004). El pulso es generado por la inundación periódica, seguida de una fase de sequía. Este concepto define la planicie de inundación como la zona de transición acuático-terrestre, ya que ésta alterna entre estos dos tipos de ambientes. El borde interno de la fase acuática que atraviesa la planicie a medida que avanza la inundación fue denominado el litoral móvil por Junk *et al.* (1989). Estos autores también resaltan que el río y su planicie de inundación forman una unidad que no debe ser analizada separadamente. Formalmente, este concepto subraya la importancia de la conectividad hidrológica lateral entre el canal principal del río y su planicie de inundación y la gran variedad de cuerpos de agua existentes, en donde el intercambio de materia orgánica entre la planicie de inundación, lagunas, caños y ríos durante los pulsos de inundación contribuye en gran medida a sustentar la alta productividad biológica de las zonas inundables. Esta conectividad lateral, la cual cambia estacionalmente, origina una variabilidad espacio-temporal importante reflejada por la presencia de parches o hábitats que se interrelacionan en grados variables siguiendo el concepto de 'mosaico de hábitats cambiantes' (SHM, de *shifting habitat mosaic*) de Stanford *et al.* (2005).

La presencia de un régimen hidrológico natural, que mantenga los elementos críticos del flujo mencionado anteriormente, es primordial para la integridad del río y de la vida que existe en él. Los cambios predecibles y

cíclicos en el caudal están acompañados de variaciones en las condiciones físico-químicas del agua y del hábitat físico, los cuales pueden afectar a la biota y los procesos ecológicos a diferentes escalas. Estos regímenes hidrológicos son responsables de la renovación de hábitats, de sustentar la variabilidad estacional en los procesos de productividad primaria y ciclaje de nutrientes, de proveer y asegurar las señales ambientales que son necesarias para el éxito reproductivo y de reclutamiento (persistencia en el tiempo) de los organismos y del mantenimiento de la variabilidad espacio-temporal entre cuerpos de agua en el ecosistema.

La estacionalidad hidrológica produce variaciones en los procesos de productividad primaria, descomposición y ciclaje de nutrientes de los cuerpos lenticos del plano de inundación. En las lagunas del Orinoco, una mayor turbidez y concentración de nutrientes se observa al inicio de la inundación, lo cual favorece el crecimiento de las macrofitas flotantes y del fitoplancton (Hamilton y Lewis, 1987). A medida que avanza la inundación, las concentraciones de nutrientes disminuyen, probablemente por la asimilación de los autótrofos, especialmente de las macrofitas. Cuando la inundación retrocede y la extensión de las lagunas disminuye, las macrofitas mueren y se acumulan en las orillas; sin embargo, la baja humedad presente durante la temporada de sequía no favorece el proceso de descomposición. Es durante la siguiente temporada de inundación, cuando la materia orgánica acumulada iniciará su descomposición, la cual estará acompañada por una disminución en el oxígeno disuelto de la columna de agua (Lewis *et al.*, 2000). Así, los nutrientes asimilados por las macrofitas son retenidos en el plano de inundación (Hamilton *et al.*, 1987). A diferencia de las macrofitas, el fitoplancton alcanza la mayor biomasa durante la temporada de sequía, cuando las lagunas están aisladas del cauce principal del río y por lo tanto el tiempo de retención del agua en el plano de inundación es mayor. El aumento de la biomasa del fitoplancton durante este periodo está acompañado por disminución en las concentraciones de nutrientes y alta turbidez orgánica (Lewis *et al.*, 2000).

Una variación natural en el caudal también es fundamental para soportar la vasta variabilidad de historias de vida y procesos de los organismos adaptados a estos ecosistemas. Desde bacterias hasta mamíferos acuáticos, los seres vivos que ocupan los hábitats de grandes ríos con planicies inundables dependen de los regímenes hidro-

lógicos naturales de estos ecosistemas (Junk *et al.*, 1989; Bayley, 1995). Los efectos del pulso de inundación sobre los organismos acuáticos en los sistemas río-planicie inundable han sido documentados ampliamente. Sólo por citar algunos casos de estudio originados en la cuenca del Orinoco, los efectos de la estacionalidad hidrológica han sido observados para la vegetación de la planicie de inundación (Colonnello, 1990; Rosales *et al.*, 2001), las plantas acuáticas (Sánchez y Vásquez, 1986b), el bacterio-plancton (Castillo, 2000; Castillo *et al.*, 2003, 2004), fitoplancton y algas bentónicas (Sánchez y Vásquez, 1986a, 1989; Lewis, 1988; Vegas-Vilarrúbia y Herrera, 1993; Castillo, 2000; Cotner *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2006; Sánchez, 2008), zooplancton (Vásquez y Sánchez, 1984; Saunders y Lewis, 1989; Vásquez y Rey, 1992; Astiz y Álvarez, 1998; Zoppi de Roa *et al.*, 1998), invertebrados acuáticos (Blanco-Belmonte, 1989; Montoya, 2003, 2008) y peces (Winemiller, 1989, 1990; Rodríguez y Lewis, 1994; Barbarino Duque *et al.*, 1998; Machado-Allison, 2005; Winemiller *et al.*, 2006).

Los peces han sido el grupo de organismos acuáticos mejor estudiado en la cuenca del Orinoco. Para los peces que habitan grandes ríos con planicies inundables, una dinámica hidrológica natural es fundamental para el mantenimiento de sus poblaciones, ya que las variaciones en caudal proveen señales ambientales que modulan el éxito reproductivo y de reclutamiento en las especies (Novoa, 2002; Machado-Allison, 2005). El número de especies de peces en la cuenca del Orinoco es alta (995 spp) y sigue creciendo con el reporte de nuevas taxa cada año (Rodríguez *et al.*, 2007). Se asume que la gran diversidad de historias de vida, modos de alimentación y usos de hábitat entre las especies de peces en un ambiente altamente heterogéneo y temporalmente cambiante, haya permitido la coexistencia de este gran número de especies (Winemiller, 1989, 1990; Novoa, 2002; Machado-Allison, 2005; Rodríguez *et al.*, 2007).

Los ciclos reproductivos de un grupo importante de los peces del Orinoco están influenciados fuertemente por los cambios estacionales originados por las lluvias e inundación (Winemiller, 1989, 2004; Machado-Allison, 2005; Guerrero *et al.*, 2009). Para estos peces, donde la reproducción ocurre en sincronía con el comienzo de las lluvias es de vital importancia que exista un acceso seguro a las zonas de inundación para un reclutamiento exitoso. Gran número de las especies comerciales del Orinoco, como el bagre rayado (*Pseudoplatystoma* sp.) y el

coporo (*Prochilodus mariae*), dependen del acceso a las sabanas inundables como juveniles para completar su ciclo de vida (Machado-Allison, 2005). Una vez que la inundación termina y los espacios acuáticos empiezan a desconectarse, los peces que utilizaron las zonas inundadas como refugio y sitios de alimentación pasan al canal principal para comenzar con las migraciones aguas arriba, que pueden prolongarse por meses (Novoa, 2002). Estas migraciones, conocidas como 'ribazones', ocurren anualmente en especies de bagres y proquilodóntidos, y son de vital importancia para las pesquerías del Orinoco (Barbarino Duque *et al.*, 1998; Novoa, 2002).

La estacionalidad hidrológica también genera conectividad espacial funcional. Thomaz *et al.* (2007) describen el efecto de la homogenización de factores abióticos y procesos ecológicos para los cuerpos de agua que conforman los sistemas ríos-planicies inundables durante el período de inundación. Durante el período de bajas precipitaciones, cuando las lagunas, caños, y canal principal del río están desconectados entre sí y aparecen separados como unidades discretas espacialmente (sin conectividad hidrológica lateral), la dinámica de los procesos y de las comunidades varía en cada uno de los cuerpos de agua siguiendo trayectorias divergentes, dependiendo de las características locales de cada hábitat. Aumenta así la heterogeneidad a nivel de paisaje en el sistema. Esta variabilidad en la similitud entre los cuerpos de agua de la planicie de inundación es mediada por el factor hidrológico y ha sido observada para las características físico químicas del agua en la cuenca del Orinoco (Hamilton *et al.*, 1990; Montoya *et al.*, 2006).

Sin duda, el efecto de homogenización mencionado por Thomaz *et al.* (2007) responde al equilibrio dinámico de los ríos y sus planicies inundables, los cuales dependen grandemente del constante intercambio lateral. La intensidad del intercambio varía en función del grado de conectividad que exista entre el canal principal de los ríos y los diversos cuerpos de agua en la planicie inundable. Es por todo esto que la conectividad hidrológica es fundamental para asegurar la integridad de los patrones y procesos ecológicos de estos ecosistemas (Amoros y Roux, 1988; Ward *et al.*, 1999; Amoros y Bornette, 2002; Welcomme y Halls, 2004).

Efectos de la Alteración de los Regímenes Hidrológicos

Los ecosistemas asociados a grandes ríos con planicies inunda-

bles son afectados por una gran cantidad de actividades humanas, incluyendo contaminación, deforestación, fragmentación y alteración de hábitats con la construcción de estructuras como represas y diques, entre otras (Allan y Flecker, 1993; Tockner y Stanford, 2002; Postel y Richter, 2003). Sin embargo, la construcción de represas, la desviación de caudales por transferencia de agua entre cuencas, canalización, construcción de diques y la extracción de agua son indudablemente las acciones que modifican más dramáticamente los regímenes hidrológicos naturales de los sistemas fluviales. Además de interrumpir la conectividad longitudinal, estas acciones alteran la variabilidad natural en los caudales, ya que se afectan tanto la magnitud de caudales mínimos y máximos como el momento en que éstos ocurren (WCD, 2000; Bunn y Arthington, 2002; Richter *et al.*, 2003), lo cual incide sobre la interacción entre el río y su plano de inundación.

Las alteraciones en la variabilidad natural del caudal pueden afectar la velocidad del agua, la profundidad y ancho del cauce, lo que genera alteraciones en el hábitat acuático, resultando en cambios en las poblaciones de plantas y animales (Bunn y Arthington, 2002). La presencia de presas también altera el transporte de sedimentos, observándose mayor erosión aguas abajo del dique, lo que afecta el hábitat asociado al lecho y a las márgenes del río (Allan y Castillo, 2007). Dado que las variaciones en caudal pueden representar señales ambientales para los organismos acuáticos, su alteración puede afectar las tasas de reproducción de invertebrados y peces (Welcomme, 1979; Bunn y Arthington, 2002). Los cambios en el caudal también pueden favorecer el establecimiento de otras especies, tanto vegetales como animales, incluyendo especies invasoras que toleran mejor los cambios en el régimen hidrológico o que son favorecidas por las nuevas condiciones hidrológicas, de hábitat y fuentes de alimento (Bunn y Arthington, 2002; Poff *et al.*, 2010).

La conectividad hidrológica, tanto longitudinal como lateral, es uno de los aspectos más afectados cuando ocurren intervenciones humanas que modifican el régimen hidrológico natural de los ríos. La regulación del caudal por las represas puede afectar la magnitud, frecuencia y duración de las crecidas, lo cual incide sobre la duración del periodo de inundación y la extensión de las áreas inundadas (Ward y Stanford, 1995). Los cambios en la dinámica de la conectividad lateral pueden afectar a especies vegetales y animales que requieren del proceso de inundación para completar sus

ciclos de vida. Igualmente, el ciclaje de nutrientes y la productividad primaria podrían verse afectados por la alteración de la conectividad lateral, dado que estos procesos están relacionados con el intercambio de nutrientes entre la fase terrestre y la acuática en el plano de inundación (Junk y Wantzen, 2004).

La alteración de esta conectividad en los sistemas río-planicies inundables debida a la construcción de represas ha causado en gran parte la disminución de los stocks de peces migratorios en los ríos de piedemonte andino de la Orinoquia venezolana (Winemiller, 1996; Barbarino Duque *et al.*, 1998), lo que ha impactado de manera significativa en las pesquerías de estas regiones. Los efectos negativos de la modificación de los regímenes hidrológicos naturales sobre las pesquerías se ven intensificados por la sobreexplotación del recurso y la contaminación de los ríos, lo que lleva a la extirpación local de poblaciones de peces o a la extinción de especies (Allan y Flecker, 1993; Allan *et al.*, 2005). Por otro lado, estas disminuciones en las poblaciones de peces migratorios también han mostrado tener consecuencias importantes sobre los ciclos biogeoquímicos del carbono y nutrientes (N y P) en estos sistemas acuáticos (Taylor *et al.*, 2006; McIntyre *et al.*, 2007).

El cierre del caño Mánamo en el Delta del Orinoco es un ejemplo de las consecuencias negativas que trae la ejecución de obras de ingeniería para regular los regímenes hidrológicos de los ríos con planicies inundables. La ataguía del caño Mánamo fue construida en 1965 con el propósito de 'recuperar' vastas áreas de territorio en el sistema deltaico del Orinoco para su uso en la agricultura mediante el control de las inundaciones. Antes del cierre, el caño Mánamo era uno de los tres más grandes distributarios del delta con un régimen estacional de pulsos de inundación y por donde fluía el 10-11% de la descarga líquida del Orinoco. Luego de 1965, Mánamo se convirtió en un caño de mareas, por el cual sólo discurría el 0.5% del agua de la descarga total del Orinoco y donde los niveles del agua ya no estaban controlados por la estacionalidad propia del río, sino por el régimen de mareas predominante en el Golfo de Paría (Colonnello y Medina, 1998; Echezuría *et al.*, 2002).

Las consecuencias negativas fueron muy graves, al punto de ser considerado como un 'desastre ecológico' (García Castro y Heinen, 1999; Machado-Allison, 2005). Primero, el uso de las tierras 'recuperadas' para su uso en agricultura se vio imposibilitado por la acidifi-

cación y salinización de los suelos, ya no inundados periódicamente. La delgada capa orgánica de esos suelos, renovada anualmente por las inundaciones, era fácilmente removida, exponiendo suelos arcillosos de origen marino ricos en piritas, que unas vez oxidadas acidifican el suelo (García Castro y Heinen, 1999). La alteración de la salinidad y de los procesos de acreción y erosión en el caño originaron cambios sustanciales en la distribución, composición y estructura de la vegetación, desde plantas acuáticas y herbazales de pantano hasta manglares (Pannier, 1979; Colonnello y Medina, 1998; Olivares y Colonnello, 2000; Echezuría *et al.*, 2002). La expansión progresiva de los manglares en las riberas del caño desde zonas estuarinas hasta varios kilómetros río arriba (sustituyendo a las comunidades vegetales de bosques ribereños), así como la colonización de nuevas áreas como barras de arena fue descrita por Colonnello y Medina (1998) y Echezuría *et al.* (2002).

Por otro lado, las poblaciones indígenas y campesinas que habitaban ese territorio fueron inmensamente afectadas, muchas de ellas de manera irreversible. El deterioro ambiental causado por el cierre del caño Mánamo, especialmente debido a la salinización de las aguas, la baja productividad de los suelos y el cambio en las comunidades de peces, originó que los indígenas Warao emigraran de la zona noroccidental del delta hacia áreas cercanas a los poblados urbanos como Tucupita y La Horqueta. Parte de los habitantes de estas zonas fueron relocalizados en asentamientos campesinos planificados para el cultivo en las tierras que habían sido 'recuperadas' del régimen natural de inundación. Estas acciones condujeron a la pérdida de su estructura socio-económica y tradiciones mediante un proceso de aculturación que se vio reflejado en problemas de pobreza, desnutrición y mendicidad (García Castro y Heinen, 1999).

El cambio climático también puede producir, entre otros efectos, alteraciones sobre los regímenes hidrológicos y la interacción entre el río y su plano de inundación. Según Hamilton (2010), estos cambios pueden alterar la estacionalidad de los procesos de inundación, así como la cantidad de sedimentos transportados hacia la planicie inundable, afectando tanto procesos ecológicos como geomorfológicos. Aunque se esperan cambios en los patrones de precipitación producto del cambio climático, los cuales alterarían los patrones de caudal, no se han encontrado tendencias claras a nivel global o regional que permitan definir los efectos sobre el régi-

men hidrológico. Los cambios climáticos interactúan con los cambios en el uso de la tierra y los fenómenos ENSO, además de existir procesos de retroalimentación, lo cual dificulta la identificación de patrones y la predicción de efectos (Schongart y Junk, 2007; Hamilton *et al.* 2010).

En fin, las consecuencias negativas de la afectación de los regímenes hidrológicos naturales son tan amplias que abarcan muchas dimensiones: desde los procesos básicos de funcionamiento ecológico hasta aspectos culturales de los pueblos. La noción de servicios ecosistémicos ha permitido apreciar sistemáticamente los beneficios que los ecosistemas proveen al ser humano en todas estas dimensiones (MEA, 2003). Siguiendo el concepto de servicios ecosistémicos, en la Tabla I se listan algunos de estos servicios que son afectados negativamente por el ser humano mediante la interrupción o modificación de los regímenes hidrológicos en grandes ríos tropicales inundables. Esta lista, que no pretende ser exhaustiva, incorpora un grupo de servicios ecosistémicos representativo de las diferentes dimensiones (naturales y sociales) que son afectadas.

Conservación de los Ecosistemas Inundables para las Generaciones Futuras

El reto de la conservación de los ecosistemas inundables de grandes ríos pasa por el compromiso de alcanzar soluciones de manejo que garanticen tanto el acceso de la población a servicios ecosistémicos, como el mantenimiento de la biodiversidad e integridad de los ecosistemas (McClain y Cosío, 2003; Poff *et al.*, 2003; Vörösmarty *et al.*, 2010).

Cabe recalcar que para una conservación efectiva de los ecosistemas inundables de grandes ríos tropicales es necesaria la protección de la variabilidad hidrológica estacional propia de éstos. En el pasado, el enfoque empleado para proteger los ecosistemas fluviales se limitó a considerar la calidad del agua y el mantenimiento de un volumen mínimo en el cauce (Poff *et al.*, 1997). Actualmente se reconoce que los ecosistemas requieren de una variabilidad natural del caudal, y no de una cantidad mínima para mantener su funcionamiento ecológico (Arthington *et al.*, 2006; Poff *et al.*, 2010). De hecho, la restitución de los regímenes hidrológicos naturales se esgrime como objetivo primordial en los proyectos de restauración ecológica de grandes ríos (Welcomme y Halls, 2004). De acuerdo a esto, se están desarrollando enfoques para el manejo sustentable de los recursos hídricos que

TABLA I
SERVICIOS ECOSISTÉMICOS AFECTADOS NEGATIVAMENTE POR LA ALTERACIÓN ANTRÓPICA
(INTERRUPCIÓN O MODIFICACIÓN) DE LAS INUNDACIONES PERIÓDICAS EN PLANICIES INUNDABLES
DE GRANDES RÍOS TROPICALES

Servicio ecosistémico afectado	Mecanismo de afectación	Componentes del bienestar humano impactados	Ref.
Servicios de Suministro			
Agua para consumo humano	Disminución de la calidad de agua por salinización corriente abajo de represas en ríos de planicies costeras. Contaminación en embalses y disminución de calidad de aguas corriente abajo.	Acceso disminuido a agua dulce y/o agua para consumo humano.	1,2,3
Alimentos (productos agrícolas)	Disminución de la fertilidad y calidad de los suelos por privación de inundaciones naturales.	Aumento de costos para producción de alimentos de origen agrícola por uso forzoso de agroquímicos.	1,3,4
Alimentos (productos pesqueros)	Disminución de los stocks de pesca (poblaciones) de especies comerciales por fragmentación de hábitats y corredores, así como eliminación y/o disminución de áreas de cría y alimentación para juveniles. Aumento de vulnerabilidad de cuerpos de agua a invasiones por especies exóticas.	Desaparición o disminución de especies pesqueras comerciales, sobretudo aquellas asociadas a migraciones estacionales. Aumento de costos y disminución de calidad de especies pesqueras.	5,6,7,8
Servicios de Regulación			
Regulación del clima	Incremento en las emisiones de gases de efecto invernadero como metano y dióxido de carbono en embalses tropicales comparado con ecosistemas inundables con regímenes hidrológicos naturales.	Contribución al aumento del calentamiento global.	9,10,11,12
Control hidrogeomórfico del paisaje	Alteración de los procesos de modelamiento geomorfológico en los ríos y sus planicies inundables.	Pérdida de hábitats con efectos potencialmente negativos sobre la biodiversidad. Modificación o eliminación de la conectividad hidrológica entre hábitats.	13,14
Control de malezas acuáticas	Proliferación descontrolada de plantas acuáticas como el jacinto de agua en ríos y caños por cambios en la velocidad de la corriente y pérdida de la estacionalidad del pulso de inundación.	Taponamiento de caños y ríos, lo que impide la navegación y restringe el flujo del agua. Disminución de la calidad del agua.	1,15
Servicios Culturales			
Sentido de identidad y pertenencia a un lugar	Desplazamiento de poblaciones nativas de sus territorios ancestrales debido a la inundación de las tierras por la construcción de embalses o por la degradación del hábitat por eliminación de los pulsos de inundación.	Pérdida de sitios ancestrales, migraciones forzadas de poblaciones enteras. Fenómenos de transculturación y aculturación.	1,3,16,17
Servicios de Base			
Ciclos biogeoquímicos	Alteración de ciclaje de nutrientes por cambios en la interacción estacional entre fase acuática y terrestre del plano de inundación.	Cambios en la productividad primaria y secundaria que repercute sobre las pesquerías.	16,18

Referencias: 1: García Castro y Heinen (1999), 2: Olivares y Colonnello (2000), 3: WCD (2000), 4: McClain y Cossío (2003), 5: Winemiller *et al.* (1996), 6: Novoa (2002), 7: Agostinho *et al.* (2004), 8: Hoesinghaus *et al.* (2009), 9: Fearnside (2002), 10: Fearnside (2005), 11: Kemenes *et al.* (2008), 12: Kemenes *et al.* (2011), 13: Colonnello y Medina (1998), 14: Echezuría *et al.* (2002), 15: Petts (1990), 16: Junk (1995), 17: Tilt *et al.* (2009), 18: Junk y Wantzen (2004).

incorporan los requerimientos hidrológicos de los ecosistemas acuáticos, con la finalidad de conciliar las necesidades de agua de la población humana y de los ecosistemas (Tharme, 2003; Richter *et al.*, 2006; Poff *et al.*, 2010). Estos enfoques se basan en el concepto de caudales ambientales, el cual considera la cantidad, calidad y variabilidad del caudal necesarias para mantener los ecosistemas y los servicios que brindan a la población humana (Dyson *et al.*, 2003). Particularmente, la incorporación del concepto de caudal ambiental en la operación de las represas puede disminuir los impactos de estas estructuras sobre el régimen hidrológico de los ríos (Richter y Thomas, 2007).

Un aspecto muy significativo al tratar de ponderar la importancia inherente de los efectos directos de la modificación de los regímenes hidrológicos naturales de un río con respecto a otros factores, tales como cambios en uso de la tierra y cambio climático sobre los patrones y procesos ecológicos de estos ecosistemas, es que la acción de múltiples factores (con respuestas antagonistas o sinérgicas) dificulta la capacidad de evaluar apropiadamente el papel relativo de cada uno de ellos (Bunn y Arthington, 2002; Tockner *et al.*, 2010).

En el caso específico de la cuenca del Orinoco, los proyectos de ingeniería que involucran la modifica-

ción directa de los regímenes hidrológicos naturales de los ríos siempre serán una amenaza para la integridad de los ecosistemas inundables y sus habitantes. Proyectos de envergadura continental como el que plantea la interconexión fluvial de Sur América a través de las cuencas de La Plata, Amazonas y Orinoco (Georgescu *et al.*, 1998) encabezan la lista por su magnitud y sus potenciales consecuencias negativas. La realización de este proyecto faraónico, conectando tres cuencas con regímenes hidrológicos asincrónicos, requiere de la canalización, dragado y construcción de diques y compuertas a lo largo del curso de ríos asociados a ecosistemas muy frágiles.

Este proyecto desarrollista podría poner en peligro gran parte de los bienes y servicios que estos ecosistemas proveen. Otros proyectos como la construcción de represas hidroeléctricas de gran envergadura en el río Orinoco (Cabrera-Malo *et al.*, 1998) y el trasvase de parte de la descarga líquida del Caura al Paragua (Vispo *et al.*, 2003), a pesar de no haber sido ejecutados, constituyen una amenaza vigente.

No hay que perder de vista que para la conservación de grandes ríos con planicies inundables es necesario que su regulación y manejo estén apoyados sobre un conocimiento integral de éstos, convocando no sólo la participación del conocimiento formal científico, sino del tradicional de la gente que habita y utiliza estos ecosistemas. Además de ampliar el estudio de los procesos hidrológicos, geomorfológicos y ecológicos que ocurren en las planicies de inundación, es necesario establecer planes de monitoreo a largo plazo para mejorar nuestra comprensión de los sistemas inundables y comprender los efectos del cambio climático, cambios en el uso de la tierra, y otras alteraciones producto de las actividades humanas (Palmer *et al.* 2009). El conocimiento tradicional ha probado ser altamente efectivo para solucionar problemas de manejo sustentable usando métodos propios para estos sistemas (Barrios *et al.*, 1994; Berkes *et al.*, 2000; McClain y Cossío, 2003; Berkes, 2008; Mamun, 2010) y debe ser incorporado efectivamente cuando se requiera tomar decisiones que puedan afectar sustantivamente estos ecosistemas.

Desafortunadamente, una aproximación desarrollista y antropocéntrica basada en la explotación casi ilimitada de los recursos naturales prevalece en nuestras sociedades. Este enfoque pretende elevar el bienestar humano a expensas de la degradación de los ecosistemas, como si éstos fueran entes ajenos a la vida de los seres humanos. Es necesario entonces, como un deber moral y ético, que las investigaciones que evidencian los impactos negativos de grandes obras de ingeniería sobre estos ecosistemas sean divulgadas a la opinión pública para aumentar el conocimiento general de la población sobre el tema. Sólo valorando y protegiendo la integridad ecológica de estos magníficos humedales se podrá asegurar el uso sustentable de sus recursos naturales y su preservación en el tiempo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Miriam Albrecht por la traducción del resumen al portugués.

REFERENCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Oka-da EK (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 14: 11-19.
- Allan JD, Castillo MM (2007) *Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters*. 2ª ed. Springer. Dordrecht, Holanda. 436 pp.
- Allan JD, Flecker AS (1993) Biodiversity conservation in running waters. *BioScience* 43: 32-43.
- Allan JD, Abell R, Hogan Z, Revenga C, Taylor BW, Welcomme RL, Winemiller KO (2005) Overfishing of inland waters. *BioScience* 55: 1041-1051.
- Arthington AH, Bunn SE, Poff NL, Naiman RJ (2006) The challenge of providing environmental flow rules to sustain river ecosystems. *Ecol. Applic.* 16: 1311-1318.
- Amoros C, Bornette G (2002) Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshw. Biol.* 47: 761-776.
- Amoros C, Roux AL (1988) Interaction between water bodies within the floodplain of large rivers: Function and development of connectivity. *Münst. Geogr. Arb.* 29: 125-130.
- Astiz S, Álvarez H (1998) El zooplancton en el alto y medio río Orinoco, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 49: 5-18.
- Barbarino Duque A, Taphorn DC, Winemiller KO (1998) Ecology of the coporo, *Prochilodus mariae* (Characiformes: Prochilodontidae), and status of annual migrations in western Venezuela. *Env. Biol. Fish.* 53: 33-46.
- Barrios E, Herrera R, Valles JL (1994) Tropical floodplain agroforestry systems in Mid-Orinoco River Basin, Venezuela. *Agrofor. Syst.* 28: 143-157.
- Bayley PB (1995) Understanding large river-floodplain ecosystems. *BioScience* 45: 153-158.
- Berkes F (2008) La pesquería de pequeña escala: alternativas al manejo convencional de recursos. En Pinedo D, Soria C (Eds.) *El Manejo de las Pesquerías en Ríos Tropicales de Sudamérica*. Centro de Investigaciones para el Desarrollo. Ottawa, Canadá. pp. 443-459.
- Berkes F, Colding J, Folke C (2000) Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecol. Applic.* 10: 1251-1262.
- Blanco-Belmonte LJ (1989) Estudio de las comunidades de invertebrados asociados a las macrofitas acuáticas de tres lagunas de inundación de la sección baja del río Orinoco, Venezuela. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 48: 71-107.
- Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Env. Manag.* 30: 492-507.
- Cabrera-Malo JJ, Lizarralde A, Ramírez C, Gasca CR (1998) La Orinoquia y la Amazonía venezolanas: Su potencial de desarrollo. En López Sánchez JL, Saavedra Cuadra II, Dubois Martínez M (Eds.) *El Río Orinoco. Aprovechamiento Sustentable*. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. pp. 12-23.
- Castillo MM (2000) Influence of hydrological seasonality on bacterioplankton in two Neotropical floodplain lakes. *Hydrobiologia* 437: 57-65.
- Castillo MM, Kling GW, Allan, JD (2003) Bottom-up controls on bacterial production in tropical lowland rivers. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1466-1475.
- Castillo MM, Allan JD, Sinsabaugh RL, Kling GW (2004) Seasonal and interannual variation of bacterial production in lowland rivers of the Orinoco basin. *Freshw. Biol.* 49: 1400-1414.
- Colonnello G (1990) Elementos fisiográficos y ecológicos de la cuenca del río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15: 476-485.
- Colonnello G, Medina E (1998) Vegetation changes induced by dam construction in a tropical estuary: the case of Mánamo river, Orinoco Delta (Venezuela). *Plant Ecol.* 139: 145-154.
- Cotner JB, Montoya JV, Roelke DL, Winemiller KO (2006) Seasonally variable riverine production in the Venezuelan llanos. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 171-184.
- Dyson M, Bergkamp M, Scanlon J (2003) *Flow: the Essentials of Environmental Flows*. International Union for the Conservation of Nature. Gland, Suiza. 135 pp.
- Echezuria H, Córdova J, González M, González V, Méndez J, Yanes C (2002) Assessment of environmental changes in the Orinoco river delta. *Reg. Env. Change* 3: 20-35.
- Fearnside PM (2002) Greenhouse gas emissions from a hydroelectric reservoir (Brazil's Tucuruí dam) and the energy policy implications. *Water Air Soil Pollut.* 133: 69-96.
- Fearnside PM (2005) Brazil's Samuel Dam: Lessons for hydroelectric development policy and the environment in Amazonia. *Env. Manag.* 35: 1-19.
- Foley JA, Botta A, Coe MT, Costa MH (2002) El Niño-Southern Oscillation and the climate, ecosystems and rivers of Amazonia. *Global Biogeochem. Cycles* 16: Art. 1132.
- García Castro AA, Heinen HD (1999) Planificando el desastre ecológico: Impacto del cierre del caño Manamo para las comunidades indígenas y criollas del Delta Occidental (Delta del Orinoco, Venezuela). *Antropologica* 91: 31-56.
- García Lozano LC, Dister E (1990) La planicie de inundación del medio-bajo Magdalena: Restauración y conservación de hábitats. *Interciencia* 15: 396-410.
- Gassón R (2002) Orinoquia: The archaeology of the Orinoco river basin. *J. World Prehist.* 16: 237-311.
- Georgescu P, Georgescu C, Andreatta A (1998) Study of south-american river navigation system. En López Sánchez JL, Saavedra Cuadra II, Dubois Martínez M (Eds.) *El Río Orinoco. Aprovechamiento Sustentable*. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. pp. 289-295.
- Guerrero HY, Cardillo E, Poleo G, Marcano D (2009) Reproductive biology of freshwater fishes from the Venezuelan floodplains. *Fish Physiol. Biochem.* 35: 189-196.
- Hamilton SK (2010) Biogeochemical implications of climate change for tropical rivers and floodplains. *Hydrobiologia* 657:19-35.
- Hamilton SK, Lewis WM Jr (1987) Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1277-1290.

- Hamilton SK, Lewis WMJr (1990) Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Arch. Hydrobiol.* 119: 393-425.
- Hoeninghaus DJ, Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM, Okada EK, Latini JD, Kashiwaqui EL, Winemiller KO (2009) Effects of river impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Cons. Biol.* 23: 1222-1231.
- Junk WJ (1995) Human impact on Neotropical wetlands: Historical evidence, actual status, and perspectives. *Sci. Guianae* 5: 299-311.
- Junk WJ, Wantzen KM (2004) The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications -An update. En Welcomme RL, Petr T (Eds.) *Proc. 2nd Int. Symp. Management of Large Rivers for Fisheries*. Volume II. RAP Publication 2004/17. FAO Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok, Thailand. pp. 117-140.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. En Dodge DP (Ed.) *Proc. Int. Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106. pp. 110-127.
- Kemenes A, Forsberg BR, Melack JM (2008) As hidrelétricas e o aquecimento global. Emissão de metano e gas carbônico é elevada em usinas do trópico úmido. *Ciênc. Hoje* 41: 20-25.
- Kemenes A, Forsberg BR, Melack JM (2011) CO₂ emissions from a tropical hydroelectric reservoir (Balbina, Brazil). *J. Geophys. Res.* 116: G03004, doi: 10.1029/2010JG001465.
- Latrubesse EM, Stevaux JC, Sinha R (2005) Tropical rivers. *Geomorphology* 70: 187-206.
- Lewis WMJr (1988) Primary production in the Orinoco River. *Ecology* 69: 679-692.
- Lewis WMJr (2008) Physical and chemical features of tropical flowing waters. En Dudgeon D (Ed.) *Tropical Stream Ecology*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 1-21.
- Lewis WMJr, Hamilton SK, Lasi MA, Rodríguez M, Saunders JFIII (2000) Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bioscience* 50: 681-692.
- Machado-Allison A (2005) *Los Peces de los Llanos de Venezuela. Un Ensayo sobre su Historia Natural*. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 222 pp.
- Mamun A (2010) Understanding the value of local ecological knowledge and practices for habitat restoration in human-altered floodplain systems: A case from Bangladesh. *Env. Manag.* 45: 922-938.
- McClain ME, Cossio RE (2003) The use of riparian environments in the rural Peruvian Amazon. *Env. Cons.* 30: 242-248.
- McGrath DG, Castro F, Futmema C, Domingues de Amaral B, Calabria J (1993) Fisheries and the evolution of resource management on the lower Amazon floodplain. *Human Ecol.* 21: 167-195.
- McIntyre PB, Jones LE, Flecker AS, Vanni MJ (2007) Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104: 4461-4466.
- MEA (2003) *Ecosystems and Human Well-being: A Framework for Assessment*. Millenium Ecosystem Assessment. World Resources Institute. Washington, DC, EEUU. 245 pp.
- Molinier M, Ronchail J, Guyot JL, Cochonneau G, Guimaraes V, de Oliveira E (2009) Hydrological variability in the Amazon drainage basin and African tropical basins. *Hydrol. Proc.* 23: 3245-3252.
- Montoya JV (2003) Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (water hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Carib. J. Sci.* 39: 155-159.
- Montoya JV (2008) Influence of Hydrological Seasonality on Sandbank Benthos: Algal Biomass and Shrimp Abundance in a Large Neotropical River. Tesis. Texas A&M University. College Station, Texas, EEUU. 83 pp.
- Montoya JV, Roelke DL, Winemiller KO, Cotner JB, Snider J (2006) Hydrological seasonality and benthic algal biomass in a Neotropical floodplain river. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 157-170.
- Neiff JJ (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424-441.
- Novoa DF (2002) *Los Recursos Pesqueros del Eje Fluvial Orinoco-Apure: Presente y Futuro*. INAPESCA. Caracas, Venezuela. 148 pp.
- Olivares E, Colonnello G (2000) Salinity gradient in the Mánamo River, a dammed tributary of the Orinoco Delta, and its influence on the presence of *Eichhornia crassipes* and *Paspalum repens*. *Interciencia* 25: 242-248.
- Palmer MA, Lettenmaier DP, Poff NL, Postel S, Richter B, Warner R (2009) Climate change and river ecosystems: protection and adaptation options. *Env. Manag.* 44: 1053-1068.
- Pannier F (1979) Mangroves impacted by human-induced disturbances: A case study of the Orinoco Delta mangrove ecosystem. *Env. Manag.* 3: 205-216.
- Petts GE (1990) Regulation of large rivers: problems and possibilities for environmentally-sound river development in South America. *Interciencia* 15: 388-395.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD, Sparks RE, Stromberg JC (1997) The natural flow regime. *BioScience* 47: 769-784.
- Poff NL, Allan JD, Palmer MA, Hart DD, Richter BD, Arthington AH, Rogers KH, Meyer JL, Stanford JA (2003) River flows and water wars: emerging science for environmental decision making. *Front. Ecol. Env.* 1: 298-306.
- Poff NL, Richter BD, Arthington AH, Bunn SE, Naiman RJ, Kendy E, Acreman M, Apse C., Bledsoe BP, Freeman MC, Henriksen J, Jacobson RB, Kennen JG, Merritt DM, O'Keeffe JH, Olden JD, Rodgers K, Tharme RE, Warner A (2010) The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards. *Freshw. Biol.* 55:147-170.
- Postel S, Richter B (2003) *Rivers for Life. Managing Water for People and Nature*. Island Press, Washington, DC, EEUU. 253 pp.
- Richey JE, Nobre C, Deser C (1989) Amazon River discharge and climate variability: 1903-1985. *Science* 246: 101-103.
- Richter BD, Thomas GA (2007) Restoring environmental flows by modifying dam operations. *Ecol. Soc.* 12. www.ecologyandsociety.org/vol12/iss1/art12/
- Richter BD, Mathews R, Harrison DL, Wington R (2003) Ecologically sustainable water management: managing river flows for ecological integrity. *Ecol. Applicat.* 13: 206-224.
- Richter BD, Warner AT, Meyer JL, Lutz K (2006) A collaborative and adaptive process for developing environmental flow recommendations. *River Res. Applicat.* 22: 297-318.
- Rodríguez MA, Lewis WMJr (1994) Regulation and stability of fish assemblages of Neotropical floodplain lakes. *Oecologia* 99: 166-180.
- Rodríguez MA, Winemiller KO, Lewis WMJr, Taphorn DC (2007) The freshwater habitats, fishes, and fisheries of the Orinoco River basin. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 10: 140-152.
- Rosales J, Petts G, Knap-Vispo C (2001) Ecological gradients within the riparian forest of the lower Caura River, Venezuela. *Plant Ecol.* 152: 101-118.
- Sánchez L (2008) Longitudinal variation on phytoplankton biomass in the lower Orinoco River, Venezuela. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 169: 35-43.
- Sánchez L, Vásquez E (1986a) Estudio estacional y longitudinal de la hidroquímica y fitoplancton en una sección del bajo Orinoco (Venezuela). *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 46: 69-94.
- Sánchez L, Vásquez E (1986b) Notas sobre las macrófitas acuáticas de la sección baja del Río Orinoco, Venezuela. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 46: 107-126.
- Sánchez L, Vásquez E (1989) Hydrochemistry and phytoplankton of a major blackwater river (Caroni) and a hydroelectric reservoir (Macagua), Venezuela. *Arch. Hydrobiol. -Ergeb. Limnol.* 33: 303-313.
- Saunders JFIII, Lewis WMJr (1989) Zooplankton abundance in the lower Orinoco River, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* 34: 395-407.
- Schöngart J, Junk WJ (2007) Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO indices. *J. Hydrol.* 335: 124-132.
- Stanford JA, Lorang MS, Hauer FR (2005) The shifting habitat mosaic of river ecosystems. *Verhand. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 29: 123-136.
- Taylor BW, Flecker AS, Hall ROJr (2006) Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* 313: 833-836.
- Tharme RE (2003) A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Res. Applicat.* 19: 397-441.
- Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Tilt B, Braun Y, He D (2009) Social impacts of large dam projects: A comparison of international case studies and implications for best practice. *J. Env. Manag.* 90: S249-S257.
- Tockner K, Stanford JA (2002) Riverine flood plains: present state and future trends. *Env. Cons.* 29: 308-330.
- Tockner K, Pusch M, Borchardt D, Lorang MS (2010) Multiple stressors in coupled river-floodplain ecosystems. *Freshw. Biol.* 55: 135-151.
- Vásquez E, Sánchez L (1984) Variación estacional del plancton en dos sectores del río Ori-

- noco y una laguna de inundación adyacente. *Mem. Soc. Cs. Nat. La Salle* 44: 11-31.
- Vásquez E, Rey J (1992) Composition, abundance and biomass of zooplankton in Orinoco floodplain lakes, Venezuela. *Ann. Limnol.* 28: 3-18.
- Vegas-Vilarrúbia T, Herrera R (1993) Effects of periodic flooding on the water chemistry and primary production of the Mapire systems (Venezuela). *Hydrobiologia* 262: 31-42.
- Vispo CR, Rosales J, Knab-Vispo C (2003) Ideas on a conservation strategy for the Caura's riparian ecosystem. *Sci. Guianæ* 12: 441-480.
- Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn SE, Sullivan CA, Liermann CR, Davies PM (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- Ward JV, Stanford JA (1995) Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regul. Riv. Res. Manag.* 11: 105-119.
- Ward JV, Tockner K, Schiemer F (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regul. Riv. Res. Manag.* 15: 125-139.
- WCD (2000) *Dams and Development: A New Framework for Decision-Making*. Report of the World Commission on Dams. Earthscan. Londres, RU. 404 pp.
- Welcomme RL (1979) *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, RU.
- Welcomme R, Halls A (2004) Dependence of tropical fisheries on flow. En Welcomme RL, Petr T (Eds.) *Proc. 2nd Int. Symp. Management of Large Rivers for Fisheries*. Volume II. RAP Publication 2004/17. FAO Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok, Thailand. pp. 267-283.
- Winemiller KO (1989) Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225-241.
- Winemiller KO (1990) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60: 331-367.
- Winemiller KO (2004) Floodplain river food webs: Generalizations and implications for fisheries management. En Welcomme RL, Petr T (Eds.) *Proc. 2nd Int. Symp. Management of Large Rivers for Fisheries*. Volume II. RAP Publication 2004/17. FAO Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok, Thailand. pp. 285-309.
- Winemiller KO, Marrero C, Taphorn D (1996) Perturbaciones causadas por el hombre a las poblaciones de peces de los llanos y del piedemonte andino de Venezuela. *Biollania* 12: 13-48.
- Winemiller KO, Montoya JV, Roelke DL, Layman CA, Cotner JB (2006) Seasonally varying impact of detritivorous fishes on the benthic ecology of a tropical floodplain river. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 250-262.
- Zoppi de Roa E, Montiel E, Betancourt GA (1998) Estimation of copepod production in a flooded savanna of Venezuela. *J. Mar. Syst.* 15: 171-176.

THE IMPORTANCE OF PERIODIC FLOODS FOR THE FUNCTIONING AND CONSERVATION OF LARGE TROPICAL FLOODPLAIN RIVERS: STUDIES FROM THE ORINOCO BASIN

José V. Montoya, María Mercedes Castillo and Luzmila Sánchez

SUMMARY

Hydrological seasonality is a strong force driving the changes in ecological patterns and processes occurring in large tropical floodplain rivers. The natural flow regime regulates ecosystem functioning in many ways, including geomorphological modeling of fluvial landscapes and serving as environmental signals that rule life histories of organisms. Anthropogenic changes of natural flow regimes have caused significant alterations on the functioning of these ecosystems. These changes are conducted primarily to control floods and to generate hy-

dropower. Major environmental problems can result from flow regulation, rather than the benefits society expects. To understand the extent of these alterations on floodplain ecosystems, it is necessary to acknowledge that large rivers should not be studied separately from their floodplains, but rather considered as functional units, such as established by the flood pulse concept. Finally, approaching these ecosystems through studies and management with a broad perspective, incorporating people's traditional knowledge, is emphasized

A IMPORTANCIA DAS INUNDAÇÕES PERIÓDICAS PARA O FUNCIONAMENTO E CONSERVAÇÃO DOS ECOSISTEMAS INUNDAVEIS DE GRANDES RÍOS TROPICAIS: ESTUDOS DA BACIA DO ORINOCO

José V. Montoya, María Mercedes Castillo e Luzmila Sánchez

RESUMO

A sazonalidade hidrológica é a força motriz que direciona mudanças nos padrões e processos ecológicos que ocorrem em planícies de inundação de grandes rios tropicais. O regime natural de fluxo regula o funcionamento do ecossistema de muitas maneiras, incluindo a modelagem geomorfológica de paisagens fluviais, e funciona como um sinal ambiental que regula a história de vida dos organismos. Alterações antrópicas sobre o regime hidrológico natural têm causado alterações significativas no funcionamento destes ecossistemas. Tais alterações são feitas principalmente para controlar enchentes e gerar energia

hidrelétrica. Porém, mais do que os benefícios esperados pela sociedade, problemas ambientais de grande magnitude podem resultar da regulação da vazão. Para entender a extensão dessas alterações nesses ecossistemas, é necessário reconhecer que grandes rios não devem ser estudados desconectados de suas planícies de inundação, mas sim considerados como unidades funcionais, como estabelecido pelo Conceito do Pulso de Inundação. Por fim, é enfatizada a abordagem destes ecossistemas através de estudos e manejo de perspectiva ampla, inclusive incorporando o conhecimento de populações tradicionais.