

CORRELACIONES ENTRE LA FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA VEGETACIÓN Y VARIABLES CLIMÁTICAS EN LOS ALTOS LLANOS CENTRALES VENEZOLANOS

Correlations between the reproductive phenology of vegetation and climate variables in the Venezuelan Central Plain

Nelson RAMÍREZ

*Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias,
Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical.
Apto. 48312. Caracas 1041-A, Venezuela.*

RESUMEN

La floración, producción de frutos inmaduros y de frutos maduros fueron evaluadas para 171 especies pertenecientes a 57 familias de angiospermas presentes en la vegetación de la Estación Biológica de los Llanos. El objetivo de este estudio fue establecer la correlación entre la fenología reproductiva y seis variables climáticas de acuerdo a la forma de vida, hábitat y a nivel comunitario. Los valores mensuales de precipitación y humedad relativa están positivamente correlacionados, y los valores mensuales de evaporación y temperatura están negativamente correlacionados con el número de lianas, hierbas perennes y hierbas anuales con flores, mientras que lo contrario fue encontrado para el número de árboles con flores. El número de especies con flores está negativamente correlacionado con la temperatura y la evaporación, y positivamente correlacionado con la humedad relativa y la precipitación para las áreas de transición bosque-sabana, sabana, área perturbada y para la comunidad. Los valores de insolación están negativamente correlacionados con la floración en el bosque y en la transición bosque-sabana. Sólo la precipitación está positivamente correlacionada con el número de especies con flores en el bosque. El número de especies con frutos inmaduros tiene correlación positiva con la humedad relativa para arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales, y con la precipitación para arbustos y hierbas perennes. Por el contrario, el número de especies con frutos inmaduros está negativamente correlacionado con la radiación para árboles, temperatura para especies herbáceas, y evaporación para arbustos y especies herbáceas. El número de lianas con frutos inmaduros sólo está negativamente correlacionado con la temperatura. El número total de especies de plantas con frutos inmaduros está negativamente correlacionado con la temperatura y evaporación en los cuatro hábitats, y positivamente con la humedad relativa a nivel comunitario. El número de especies con frutos inmaduros está negativamente correlacionado con la radiación y positivamente con la precipitación en el área del bosque. El número de arbustos y hierbas perennes con frutos maduros tuvo correlación negativa con la temperatura y la evaporación, y positiva con la humedad relativa. El número de lianas con frutos maduros está negativamente correlacionado con la humedad relativa y la precipitación, y positivamente correlacionado con la evaporación. El número de especies con frutos maduros sólo está positivamente correlacionado con la radiación para el área de bosque. La fenología reproductiva está positivamente correlacionada con las variables climáticas asociadas con la disponibilidad de agua y negativamente con las variables climáticas asociadas con la deficiencia de agua. Estas correlaciones sugieren que la fenología reproductiva puede covariar con atributos particulares del clima dependiendo de la forma de vida y hábitat de la comunidad.

Palabras clave: Fenología, floración, forma de vida, frutos inmaduros, frutos maduros, hábitat, variables climáticas, Venezuela

ABSTRACT

Flowering, unripe fruit production, and fruit maturation were evaluated for 171 species belonging to 57 families of angiosperms in the vegetation of the Venezuelan Central Plains at Estación Biológica de los Llanos. The main goal of this study was to establish the correlation between reproductive phenology and six climatic variables according to plant life form, habitat, and overall community. Monthly values of precipitation and relative humidity are positively correlated, and monthly values of evaporation and temperature are negatively correlated with the number of lianas, perennial herbs, and annual herbs, the contrary was found for the number of tree species with flower. The number of plant species with flowers was negatively correlated with temperature and evaporation, and positively correlated with relative humidity and precipitation for forest-savanna transition, savanna, disturbed area, and overall community. Insolation was negatively correlated with flowering in the forest and forest-savanna transition. Precipitation was only correlated with the number of flowering plant species in the forest. The number of species with unripe fruits was positively correlated with the relative humidity for shrubs, perennial herbs, and annual herbs, and with precipitation for shrubs and perennial herbs. On the contrary, species with unripe fruits was negatively correlated with radiation for trees, temperature for herbaceous species, and evaporation for shrubs and herbaceous species. The number of lianas with unripe fruits was only correlated with temperature. The total number of species with unripe fruits was negatively correlated with temperature and evaporation for the four habitats, and positively correlated with the relative humidity at the community level. In addition, unripe fruits were negatively correlated with radiation and positively correlated with precipitation in the forest. Fruit maturation of shrubs and perennial herbs were negatively correlated with temperature and evaporation, and positively correlated with relative humidity. In addition, fruit maturation of lianas were negatively correlated with relative humidity and precipitation and positively correlated with evaporation. The number of plant species with ripe fruits was only positively correlated with radiation for the forest. In general, the reproductive phenology was positively correlated with climatic variables related to water availability and negatively with the climatic variables associated with water deficiency. These correlations suggest that reproductive phenology may co-vary according to particular attributes of the climate depending upon plant life form and the habitat of the community.

Key words: Climatic variables, flowering, fruit phenology, habitat, life form, ripe fruit, unripe fruit, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Estudios sobre fenología reproductiva a nivel comunitario han revelado que el tiempo óptimo para florecer y fructificar está determinado por factores bióticos (Waser 1979, 1983) y factores abióticos (Frankie *et al.* 1974; Lieberman 1982; Borchert 1983; Sarmiento & Monasterio 1983; Zimmerman *et al.* 1989; Friedel *et al.* 1993) y/o por una combinación o interacción de ambas clases de factores, relacionados con el tipo y momento de la dispersión (Wheelwright 1985; Oliveira

1998) y germinación de semillas (Burt 1970; Oliveira 1998).

En general, las diferencias en la fenología de floración entre especies de plantas evidencian un mecanismo para el mantenimiento del alto número de especies en comunidades tropicales (Gentry 1974). Entre los atributos de las plantas asociados con diferentes patrones fenológicos se encuentran la forma de vida (Monasterio & Sarmiento 1976; Rathcke & Lacey 1985; Seghieri *et al.* 1995; Bhat & Murali 2001; Ramírez 2002; Joshi & Janarthanam 2004; Tannus *et al.* 2006) y la distribución vertical en estratos (Shukla & Ramakrishnan 1982). De hecho, en bosques estacionales neotropicales, muchas hierbas y arbustos florecen en la estación lluviosa (Rathcke & Lacey 1985), los cuales pueden mostrar diferentes estrategias fenológicas (Monasterio & Sarmiento 1976; Seghieri *et al.* 1995; Ramírez 2002) y entre especies del dosel y el sotobosque (Shukla & Ramakrishnan 1982).

En el área de los altos Llanos centrales venezolanos, la fenología reproductiva muestra variaciones estacionales a lo largo del año, la cual varía también de acuerdo a la forma de vida de las plantas (Monasterio & Sarmiento 1976; Ramírez 2002). Las diferentes proporciones de cada forma de vida en diferentes hábitats influyen las variaciones observadas en los patrones fenológicos (Ramírez 2002; Joshi & Janarthanam 2004). Estas tendencias han sido explicadas por la susceptibilidad de cada forma de vida ante variaciones climáticas (Monasterio & Sarmiento 1976; Ramírez 2002; Joshi & Janarthanam 2004). Sin embargo, son prácticamente desconocidas las correlaciones entre la abundancia de especies en cada fase fenológica y variables climáticas particulares. Cada forma de vida presenta una serie de atributos estructurales que le permiten confrontar variaciones climáticas específicas. Por ejemplo, las especies herbáceas tienden a reproducirse durante el período lluvioso; por el contrario, las especies arbóreas tienden a florecer durante el período seco en la vegetación de los altos Llanos centrales venezolanos (Ramírez 2002) y en otros bosques estacionales (Opler *et al.* 1980; Lieberman 1982; Guevara de Lampe *et al.* 1992; Batalha & Martins 2004). De acuerdo a lo anterior, el objetivo del presente estudio fue determinar la existencia de correlaciones entre la abundancia de especies en cada fase fenológica reproductiva y seis variables climáticas de acuerdo a la forma de vida de las plantas, tipo de hábitat y a nivel comunitario.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo de campo fue realizado en la Estación Biológica de Los Llanos, Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, localizada aproximadamente a 12 km al sureste de Calabozo, estado Guárico, Venezuela (8°56' N; 67°25' O). El área de estudio está representada por una sabana dominada por *Trachypogon*. El suelo es ácido y con una baja capacidad de intercambio catiónico. De acuerdo con Santamaría & Bonazzi (1963, 1964), los principales factores operacionales de la sabana son la presencia de un suelo excesivamente seco y una coraza laterítica

cercana a la superficie. El clima es marcadamente estacional, con una estación lluviosa desde mayo a noviembre y una estación seca desde diciembre hasta abril (Sarmiento & Monasterio 1968; Walter & Medina 1971). La precipitación anual varía entre 800 y 1839 mm, y la temperatura media anual es de 27°C para 25 años de registro climatológico.

El comportamiento de las variables climáticas con relación a los períodos previamente establecidos (período seco desde diciembre a abril y período lluvioso desde mayo a noviembre) muestra que los mayores valores de precipitación durante el período lluvioso están asociados a mayores valores de humedad relativa (Fig. 1a, c). Por el contrario, los menores valores de temperatura y evaporación ocurren durante el período lluvioso (Fig. 1b, f). La radiación mostró el mayor valor durante el período seco, con valores ligeramente inferiores a los observados durante el período lluvioso (Fig. 1e). La insolación mostró el mínimo valor durante el período lluvioso, el cual incrementa hasta el final del período lluvioso (Fig. 1d). La correlación entre las variables climáticas (Tabla 1) mostró que la precipitación está positivamente correlacionada con la humedad relativa y negativamente correlacionada con la insolación, la temperatura y la evaporación. La evaporación mostró correlaciones positivas y significativas con la insolación, la radiación y la temperatura. Además, la evaporación está negativamente relacionada con la humedad relativa, estando esta última correlacionada negativamente con la radiación, la insolación y la temperatura.

Tabla 1. Correlación entre las variables climáticas promedio registradas en la Estación Biológica de los Llanos.

	Insolación	Radiación	Temperatura	Humedad relativa	Evaporación
Insolación					
Radiación	0,20*				
Temperatura	0,46*	0,70 (0,0113)			
Humedad relativa	-0,67 (0,0189)	-0,69 (0,0130)	-0,92 (0,0000)		
Evaporación	0,60 (0,050)	0,76 (0,0041)	0,94 (0,0000)	-0,99 (0,0000)	
Precipitación	-0,81 (0,0012)	-0,41*	-0,68 (0,0150)	0,82 (0,0011)	-0,77 (0,0034)

Se indica entre paréntesis la probabilidad (n = 12). * = no significativo (p ≥ 0,05)

El área de estudio ha sido protegida del fuego y pastoreo por 25 años antes de la fecha del presente estudio (1985-1986). Después de 25 años de protección, la sabana de la Estación Biológica de Los Llanos cambió gradualmente desde una sabana abierta a una sabana arbustiva (San José & Fariñas 1983, 1991). De los últimos dos estudios, se podría considerar estados de sucesión donde la vegetación muestra cambios desde áreas alteradas hasta el bosque, cuando las propiedades del suelo así lo permiten.

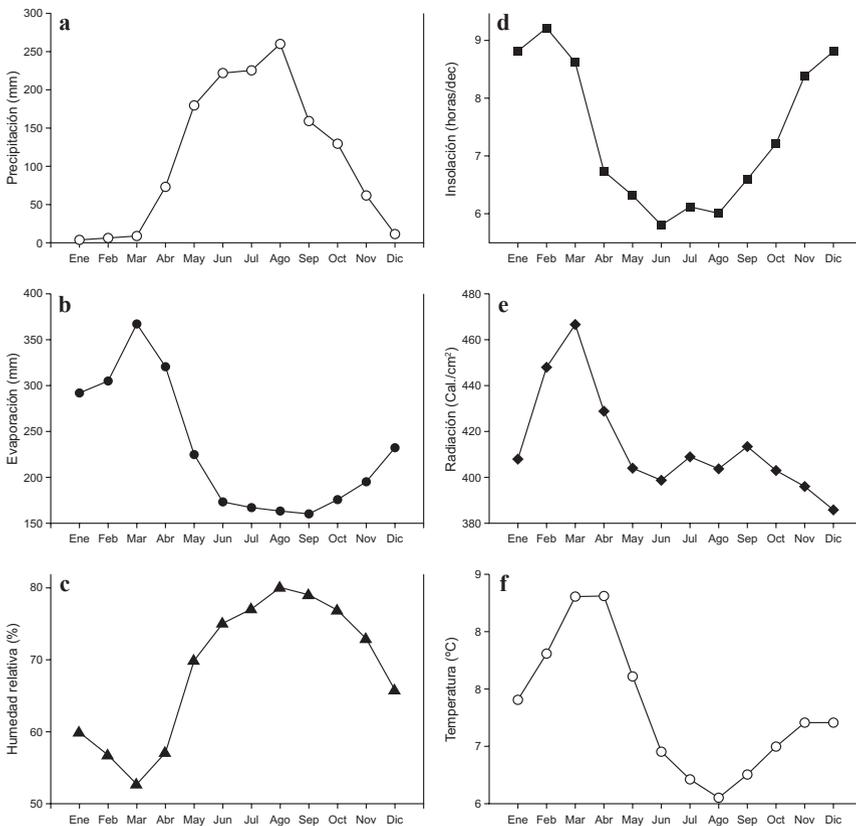


Fig. 1. Variación mensual de seis variables climáticas como promedio de 25 años de observación en la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, estado Guárico. **a.** Precipitación. **b.** Evaporación. **c.** Humedad relativa. **d.** Insolación. **e.** Radiación. **f.** Temperatura.

Las 250 hectáreas de la Estación Biológica de los Llanos incluyen un mosaico heterogéneo de tipos de vegetación, el cual resulta de la variedad de suelos y de la actividad antropogénica. Al menos, cuatro hábitats pueden ser reconocidos de acuerdo a la estructura de la vegetación y al grado de perturbación (Ramírez 2003): 1- bosque, o agrupaciones de árboles de diferente tamaño, llamadas localmente “matas” (Blydenstein 1962; Aristeguieta 1966), compuestas de parches discontinuos de árboles con una capa de hierbas y arbustos (San José & Fariñas 1983), los cuales interrumpen la sabana gramínea; 2- transición bosque-sabana, borde del bosque o vegetación de transición entre el bosque y la sabana, mantenido fuera del borde de las copas de los árboles que delimitan un cinturón ecotonal (Blydenstein 1962); 3- sabana, la cual consiste de una matriz continua de gramíneas y ciperáceas, dominada por *Trachypogon* y *Axonopus* spp., con árboles de bajo porte dispersos en la sabana; 4- área perturbada, originada de sabanas o bos-

ques adyacentes, la cual consiste de vegetación herbácea, dominada por especies de plantas pioneras distribuidas en áreas de pastoreo y áreas de continua alteración por el mantenimiento de cortafuegos.

Selección de las especies

Un total de 171 especies de plantas pertenecientes a 57 familias de angiospermas fueron seleccionadas. Dos criterios se emplearon para la selección de las especies a estudiar: 1- Incluir el mayor número de familias y especies para obtener información representativa de la diversidad de grupos taxonómicos y así también evitar el posible efecto filogenético de las familias de plantas con mayor número de especies; para las pruebas de efecto filogenético realizadas en la muestra estudiada ver Ramírez (2005) y, 2- las especies representativas de la vegetación de los Llanos centrales de Venezuela fueron incluidas de acuerdo a los altos valores de abundancia (Ramírez 2003).

Formas de vida

Las especies de plantas fueron clasificadas de acuerdo a la forma de vida en seis categorías relacionadas con la consistencia del tallo, ramificación, altura y longevidad: 1- árboles, plantas leñosas con fuste no ramificado cercano al suelo mayores de 5 m, 2- arbustos, plantas leñosas con tallo ramificado cercano al suelo con una altura menor de 5 m, 3- lianas, plantas leñosas o al menos con tallos ligeramente leñosos de altura variable pero siempre perennes y con la particularidad de trepar sobre otras plantas, 4- epífitas, plantas herbáceas o ligeramente leñosas que crecen sobre árboles y/o arbustos, las cuales incluyen hemiparásitas y no parásitas, 5- hierbas perennes, plantas herbáceas y sufrútices, 6- hierbas anuales, plantas herbáceas, que incluyen algunas trepadoras volubles de vida corta. La condición anual fue establecida en un mínimo de 10 individuos por especie, los cuales fueron observados en tres años diferentes en parcelas permanentes (Ramírez 2003); aquellas especies en las que más del 80% de los individuos murió en forma sincronizada durante un intervalo de un año fueron consideradas de vida corta o anual.

Preferencia de hábitats

La información sobre la preferencia de hábitats de las especies de plantas procede de un estudio previo sobre la estructura de la vegetación de los altos Llanos centrales de Venezuela (Ramírez 2003). La metodología empleada se resume a continuación. La preferencia de hábitat por parte de las especies de plantas fue establecida usando los valores de abundancia de las especies en cada hábitat. La prueba de χ^2 con igual expectativa (Snedecor & Cochran 1978) fue usada para comparar estadísticamente el número de individuos de una especie entre hábitats. Las pruebas fueron realizadas para cada especie de planta entre todos los pares de hábitats en los que estaba presente. Cada especie de planta fue asociada a uno o más hábitats dependiendo de los resultados de la prueba estadística. Si una especie

mostraba diferencias significativas en la abundancia entre dos hábitats comparados con respecto a la hipótesis de iguales frecuencias, entonces la especie mostraba una preferencia al hábitat donde ocurría con mayor abundancia. Por el contrario, cuando no mostraba diferencias estadísticamente significativas, la especie no mostraba preferencia entre los dos hábitats comparados. De los resultados de todas las comparaciones se estableció la preferencia de las especies por determinados hábitats. La preferencia de hábitats de plantas epífitas no fue determinada y ésta fue estimada por la preferencia de hábitats de los árboles hospederos.

Fenología

La producción de flores, frutos inmaduros y frutos maduros fue registrada fenológicamente. Los individuos fueron seleccionados considerando la mayor heterogeneidad posible en cuanto al suelo, tamaño de la planta y condición de sombra o sol. Las plantas fueron marcadas y monitoreadas a intervalos de un mes. Los censos incluyeron de cinco a diez individuos reproductivamente maduros de cada especie de planta. Los individuos que murieron, principalmente plantas de vida corta, fueron reemplazados durante el período reproductivo en la misma área.

La condición reproductiva (flores, frutos inmaduros y frutos maduros) fue registrada durante un período de tres años. La floración fue considerada como la presencia de flores abiertas y la presencia de frutos inmaduros fue considerada como el período comprendido entre la desaparición de las flores y la condición de frutos maduros. La condición de frutos maduros fue establecida cuando frutos completamente desarrollados mostraban cambios de coloración y/o textura, dehiscencia en el caso de frutos dehiscentes y desprendimiento natural de la planta madre. Una planta individual podía presentar más de un estado fenológico a un determinado tiempo, dependiendo del grado de sincronización de la actividad reproductiva. La fenología reproductiva fue finalmente establecida como la presencia de flores, frutos inmaduros y frutos maduros, lo cual incluyó la variación mensual registrada en cada estado reproductivo durante los tres años de estudio (Ramírez 2002). La intensidad de floración, frutos inmaduros y frutos maduros fue estimada como el número de especies en cada una de estas fases reproductivas a nivel comunitario, en cada hábitat y para cada forma de vida.

Variables climáticas y fenología reproductiva

Los valores promedio de las variables climáticas registradas durante un período de 23 años de observación en la estación meteorológica de la Estación Biológica de los Llanos fueron las siguientes: insolación promedio (horas/dm), radiación solar promedio (calorías/cm²), temperatura media (°C), humedad relativa (%), evaporación (mm) y precipitación (mm). La relación entre cada una de estas variables y el número de especies en floración, frutos inmaduros y frutos maduros fue establecida por medio de correlaciones simples. Los valores del número de especies fueron transformados por la raíz cuadrada del valor para normalizar la distribución de los datos (Sokal & Rohlf 1995). Los coeficientes de correlación de

Spearman (Statsoft 2007) fueron estimados de acuerdo al tipo de hábitat, forma de vida y a nivel de la comunidad de los altos Llanos centrales de Venezuela.

RESULTADOS

Los registros mensuales de floración, frutos inmaduros y frutos maduros para 171 especies de plantas pertenecientes a 57 familias se muestran en el Anexo 1. Las familias más abundantes fueron: Fabaceae, Poaceae, Caesalpinaceae, Mimosaceae y Asteraceae. Sin embargo, ningún efecto importante de las familias más numerosas fue detectado en los análisis estadísticos con relación a las variables climáticas.

Floración

En general, los valores mensuales de precipitación y humedad relativa están positivamente correlacionados y los valores mensuales de evaporación y temperatura están negativamente correlacionados con el número de especies con flores para lianas, hierbas perennes y hierbas anuales (Tabla 2). En contraste, los valores mensuales de precipitación y humedad relativa están negativamente correlacionados y los valores mensuales de evaporación y temperatura están positivamente correlacionados con el número de árboles con flores. La floración de especies trepadoras y hierbas perennes está negativamente correlacionada con la insolación promedio. En este análisis, el número de arbustos con flores no está correlacionado con ninguna de las variables climáticas, además, la radiación solar no está correlacionada con la floración de ninguna forma de vida (Tabla 2).

Tabla 2. Correlación entre la fenología de floración y seis variables climáticas de acuerdo a la forma de vida de las plantas, hábitats y para toda la comunidad.

Hábitat	Insolación	Radiación	Temperatura	Humedad relativa	Evaporación	Precipitación
Bosque	-0,70 (0,05)	0,23*	0,04*	0,06*	0,01*	0,58 (0,05)
Transición Bosque-sabana	-0,76 (0,005)	-0,27*	-0,69 (0,05)	0,83 (0,001)	-0,76 (0,005)	0,81 (0,001)
Sabana	-0,42*	-0,40*	-0,86 (0,001)	0,85 (0,001)	-0,82 (0,001)	0,60 (0,05)
Área perturbada	-0,51*	-0,49*	-0,87 (0,001)	0,92 (0,001)	-0,88 (0,001)	0,67 (0,05)
Forma de vida						
Árboles	0,48*	-0,48*	0,82 (0,001)	-0,86 (0,001)	0,84 (0,001)	-0,63 (0,05)
Arbustos	-0,49*	-0,49*	0,35*	-0,08*	0,14*	0,31*
Lianas	-0,60 (0,05)	-0,19*	-0,81 (0,001)	0,80 (0,001)	-0,75 (0,005)	0,75 (0,005)
Hierbas perennes	-0,83 (0,001)	-0,32*	-0,82 (0,001)	0,91 (0,001)	-0,85 (0,001)	0,93 (0,001)
Hierbas anuales	-0,45*	-0,45*	-0,83 (0,001)	0,89 (0,001)	-0,85 (0,001)	0,60 (0,05)
Total	-0,74 (0,01)	-0,38*	-0,80 (0,001)	0,90 (0,001)	-0,86 (0,001)	0,84 (0,001)

Se indica entre paréntesis la probabilidad (n = 12). * = no significativo ($p \geq 0,05$)

El número de especies con flores está negativamente correlacionado con la temperatura y evaporación, y positivamente correlacionado con la humedad relativa y precipitación para la transición bosque-sabana, sabana y área perturbada (Tabla 2). Además, sólo los valores promedio mensuales de precipitación están positivamente correlacionados con el número de especies con flores en el bosque, mientras que la floración en el bosque y en el área de transición bosque-sabana tiene correlación negativa con la insolación (Tabla 2). A nivel de comunidad, el número total de especies con flores está positivamente correlacionada con la humedad relativa y precipitación, y negativamente correlacionada con la insolación, temperatura y evaporación (Tabla 2).

Frutos inmaduros

El número de especies con frutos inmaduros está positivamente correlacionado con la humedad relativa para arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales, y con la precipitación mensual para arbustos y hierbas perennes (Tabla 3). Por el contrario, el número de especies con frutos inmaduros presentó correlación negativa con la radiación para árboles, insolación para arbustos, temperatura para hierbas perennes y hierbas anuales, y evaporación para arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales (Tabla 3).

Tabla 3. Correlación entre la fenología de frutos inmaduros y seis variables climáticas de acuerdo a la forma de vida de las plantas, hábitats y para toda la comunidad.

Hábitat	Insolación	Radiación	Temperatura	Humedad relativa	Evaporación	Precipitación
Bosque	-0,60 (0,05)	-0,67 (0,05)	-0,90 (0,001)	0,95 (0,001)	-0,94 (0,001)	0,77 (0,001)
Transición	0,32*	-0,32*	-0,87 (0,001)	0,89 (0,001)	-0,89 (0,001)	0,55*
Bosque-sabana						
Sabana	0,20*	-0,50*	-0,71 (0,01)	0,66 (0,05)	-0,67 (0,05)	0,16*
Área perturbada	-0,15*	-0,15*	-0,77 (0,001)	0,77 (0,001)	-0,76 (0,005)	0,34*
Forma de vida						
Árboles	0,28*	-0,63 (0,05)	-0,28*	0,14*	-0,25*	-0,21*
Arbustos	-0,92 (0,001)	-0,36*	-0,49*	0,65 (0,05)	-0,61 (0,05)	0,93 (0,001)
Lianas	0,19*	-0,40*	-0,60 (0,05)	0,53*	-0,53*	0,01*
Hierbas perennes	0,49*	-0,49*	-0,87 (0,001)	0,92 (0,001)	-0,88 (0,001)	0,65 (0,05)
Hierbas anuales	-0,08*	-0,56*	-0,69 (0,05)	0,72 (0,01)	-0,71 (0,01)	0,25*
Total	-0,29*	-0,53*	-0,83 (0,001)	0,87 (0,001)	-0,85 (0,001)	0,47*

Se indica entre paréntesis la probabilidad (n = 12). * = no significativo ($p \geq 0,05$)

El número de especies con frutos inmaduros está negativamente correlacionado con la temperatura y evaporación, y tiene correlación positiva con la humedad relativa en los cuatro hábitats (Tabla 3). Además, el número de especies con frutos inmaduros está negativamente correlacionado con la insolación y radia-

ción, y positivamente correlacionado con la precipitación en el área del bosque (Tabla 3). El número total de especies de plantas con frutos inmaduros está negativamente correlacionado con la temperatura y evaporación, y positivamente con la humedad relativa a nivel comunitario (Tabla 3).

Frutos maduros

Las correlaciones de las variables climáticas y el número de especies con frutos maduros no mostró un patrón uniforme con relación a las formas de vida de las plantas. El número de especies con frutos maduros está positivamente correlacionado con la insolación y radiación para árboles (Tabla 4). Además, el número de especies con frutos maduros tiene correlación positiva con la temperatura y evaporación, y negativa con la humedad relativa y precipitación para especies arbóreas. Los valores mensuales de temperatura y evaporación están negativamente correlacionados con el número de arbustos y hierbas perennes con frutos maduros. Por el contrario, los valores mensuales de humedad relativa están positivamente correlacionados con el número de arbustos y hierbas perennes, y negativamente correlacionados con el número de lianas con frutos maduros (Tabla 4). Además, el número de arbustos con frutos maduros está positivamente correlacionado con la precipitación y negativamente con la insolación, y el número de lianas con frutos maduros está positivamente correlacionado con la insolación y evaporación, y negativamente correlacionada con la precipitación (Tabla 4).

Tabla 4. Correlación entre la fenología de frutos maduros y seis variables climáticas de acuerdo a la forma de vida de las plantas, hábitats y a nivel comunitario.

Hábitat	Insolación	Radiación	Temperatura	Humedad relativa	Evaporación	Precipitación
Bosque	0,30*	0,76 (0,005)	0,29*	-0,32*	0,40*	-0,28*
Transición bosque-sabana	0,44*	-0,13*	-0,37*	0,22*	-0,23*	-0,27*
Sabana	0,60 (0,05)	-0,19*	-0,24*	0,06*	-0,09*	-0,45*
Área perturbada	0,27*	-0,50*	-0,56*	0,47*	-0,50*	-0,10*
Forma de vida	Insolación	Radiación	Temperatura	Humedad relativa	Evaporación	Precipitación
Árboles	0,65 (0,05)	0,87 (0,001)	0,79 (0,001)	-0,91 (0,001)	0,92 (0,001)	-0,72 (0,01)
Arbustos	-0,68 (0,05)	-0,28*	-0,78 (0,001)	0,88 (0,001)	-0,82 (0,001)	0,83 (0,001)
Lianas	0,93 (0,001)	0,42*	0,55*	-0,71 (0,01)	0,68 (0,05)	-0,93 (0,001)
Hierbas perennes	-0,08*	-0,48*	-0,73 (0,01)	0,70 (0,05)	-0,70 (0,05)	0,24*
Hierbas anuales	0,38*	-0,55*	-0,47*	0,37*	-0,42*	0,21*
Total	0,37*	-0,33*	-0,45*	0,34*	-0,37*	-0,20*

Se indica entre paréntesis la probabilidad ($n = 12$). * = no significativo ($p \geq 0,05$)

El número de especies con frutos maduros sólo presentó correlación positiva con la radiación para el área de bosque (Tabla 4). Todas las otras correlaciones re-

sultaron no significativas. A nivel comunitario, el número de especies de plantas con frutos maduros no está correlacionado con ninguna variable climática (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Fenología reproductiva a nivel comunitario

La fenología reproductiva, floración, frutos inmaduros y frutos maduros muestra un máximo durante el período lluvioso en los altos Llanos centrales venezolanos (Ramírez 2002), patrón registrado también en otros bosques estacionales tropicales (Opler *et al.* 1980; Lieberman 1982; Shukla & Ramakrishnan 1982; Guevara de Lampe *et al.* 1992; Oliveira 1998; Ferraz *et al.* 1999; Batalha & Martins 2004; Marques & Oliveira 2004). Este patrón fenológico frecuentemente es relacionado con factores climáticos y con el tiempo óptimo para el éxito reproductivo, así como en el área estudiada (Ramírez 2002). La relación entre el patrón fenológico de la comunidad y el clima es más marcada cuando el período seco es largo y la actividad fisiológica de muchas especies está siendo restringida por la carencia de agua (Lieberman 1982). La relación del número de especies en floración y la precipitación ha sido señalada en otros bosques estacionales (Lieberman 1982; Murali & Sukumar 1994). Cada grupo de variables climáticas: las que incrementan y las que disminuyen durante el período lluvioso tienden a estar positivamente correlacionadas entre sí. Esta tendencia conduce en muchos casos a que los dos grupos de variables climáticas estén negativamente correlacionadas para la comunidad de los Llanos venezolanos. Aparentemente, las correlaciones entre las variables climáticas parecen obedecer a la dependencia e interrelaciones entre ellas. De acuerdo con lo anterior, las variables climáticas mostraron correlaciones similares y por lo tanto parecen actuar de forma conjunta en muchas de las correlaciones con las variables fenológicas, sin embargo, esta tendencia puede diferir del patrón general.

En la comunidad estudiada, la floración estuvo positivamente asociada con la precipitación y la humedad relativa, y disminuyó con la temperatura, evaporación e insolación, y la presencia de frutos inmaduros estuvo positivamente correlacionada con la humedad relativa y negativamente con la temperatura y evaporación. En tal sentido, Lieberman (1982) también encontró una correlación positiva entre el número de especies en floración y la precipitación en un bosque seco tropical en Ghana. De aquí que el contenido de humedad en el suelo es reconocido como el principal determinante de los patrones fenológicos en diferentes formas de vida (Joshi & Janarthanam 2004). La fenología de frutos maduros no estuvo correlacionada con ninguna variable climática a nivel de la comunidad. De acuerdo con lo anterior, la floración y la producción de frutos inmaduros estuvo positivamente influenciada por la disponibilidad de agua y negativamente con la temperatura y evaporación a nivel de la comunidad.

Las correlaciones encontradas también están determinadas por la composición de formas de vida presentes en cada hábitat. La fenología reproductiva de la

comunidad llanera mostró variaciones de acuerdo al tipo de hábitat. Un máximo de especies con flores, frutos inmaduros y frutos maduros ocurre durante el período lluvioso para la transición bosque-sabana, sabana y área perturbada, mientras que aproximadamente la mitad de las especies del bosque florecen durante el período de sequía (Monasterio & Sarmiento 1976; Ramírez 2002). Con la excepción del bosque, el número de especies con flores estuvo negativamente correlacionado con la insolación, la temperatura y la evaporación, y positivamente correlacionado con la humedad relativa y la precipitación. La correlación positiva entre la precipitación y floración en la vegetación estudiada parece responder a la alta frecuencia de especies herbáceas, las cuales florecen durante el período de mayor precipitación (Ramírez 2002). La floración en el bosque y en el área de transición bosque-sabana está negativamente correlacionada con la insolación. Las diferencias entre hábitats están principalmente determinadas por la relación entre hábitats y formas de vida (Ramírez 2003). El bosque, sin hierbas anuales, y el área perturbada, sin especies arbóreas, mostraron diferentes estrategias fenológicas asociadas a la frecuencia de cada forma de vida (Ramírez 2002) y a la relación de cada forma de vida con cada variable climática. En este contexto, las similitudes y diferencias entre hábitats pueden ser promovidos por la proporción de especies de cada forma de vida en cada hábitat.

Floración

Los árboles y los arbustos tienden a florecer en el período seco, al final del mismo o durante el comienzo del período lluvioso (Burger 1974; Frankie *et al.* 1974; Croat 1975; Monasterio & Sarmiento 1976; Opler *et al.* 1980; Foster 1982; Lieberman 1982; Heideman 1989; Guevara de Lampe *et al.* 1992). Sin embargo, los arbustos y las hierbas florecen durante el período lluvioso en algunos bosques secos (Opler *et al.* 1980; Shukla & Ramakrishnan 1982; Murali & Sukumar 1994) y en los altos Llanos centrales venezolanos (Ramírez 2002). Los patrones fenológicos de árboles de bosques secos tropicales han sido relacionados con factores ambientales, principalmente precipitación e insolación (Wright & van Schaik 1994). De acuerdo a Monasterio & Sarmiento (1976), la floración de árboles durante el período seco en los Llanos centrales venezolanos es atenuada por la hidroperiodicidad y termoperiodicidad, aunque algunos árboles florecen durante el período lluvioso después de días largos. En el presente análisis, el número de árboles con flores incrementó simultáneamente con el incremento en los valores de la temperatura y evaporación, condición relacionada con la sequía, y disminuyó con el incremento en los valores de aquellas variables climáticas relacionadas con la disponibilidad de agua (precipitación y humedad relativa). En este contexto, Frankie *et al.* (1974) argumentan que la sincronización de la floración de muchas especies con una estación particular parece estar bajo el control de las condiciones climáticas prevalecientes. Los factores relacionados con la disponibilidad de agua pueden tener el mayor rol en controlar la floración de árboles tropicales. La floración durante el período de sequía en bosques lluviosos tropicales sugiere el

papel predominante de los cambios estacionales de la condición hídrica como determinante de la floración en árboles (Reich & Borchert 1984). Los resultados encontrados concuerdan con la propuesta anterior ya que el número de especies arbóreas con flores estuvo negativamente correlacionado con la precipitación y la humedad relativa, y positivamente correlacionado con la evaporación y la temperatura en el área de estudio. Además, un alto estrés de humedad evidenciado por la contracción del tronco ocurre simultáneamente con la floración de árboles tropicales (Daubenmire 1972). Ambas evidencias sugieren un efecto positivo de la deficiencia de agua sobre la floración de árboles tropicales. En contraste, la floración de arbustos no mostró relación con las variables climáticas; sin embargo, el número de especies trepadoras, hierbas perennes y hierbas anuales con flores incrementó simultáneamente con aquellas variables relacionadas con la precipitación y disminuyó con aquellas variables climáticas relacionadas con el período seco, altas temperaturas, y evaporación e insolación. La floración en lianas con raíces profundas puede ser iniciada por cambios en la longitud del día y la temperatura (Bhat & Murali 2001). Probablemente, una situación similar podría estar ocurriendo para lianas y hierbas en la comunidad estudiada. El incremento en el número de lianas con flores coincidió con la disminución en la insolación y en la temperatura. La floración de especies herbáceas está principalmente controlada por los patrones de precipitación (Joshi & Janarthanam 2004). De acuerdo con lo anterior, la floración de especies herbáceas podría estar limitada por la sequía y las características climáticas asociadas durante ese período.

Frutos inmaduros

Los factores climáticos frecuentemente no estimulan la producción de frutos inmaduros, pero éstos pueden promover secundariamente tasas de maduración, influenciando el metabolismo de las plantas (Rathcke & Lacey 1985). La producción de frutos inmaduros puede ocurrir tanto en la estación seca como en la lluviosa de un bosque seco tropical de Ghana (Lieberman 1982). En consecuencia, el número de especies con frutos no estaba correlacionado con la precipitación en un bosque seco tropical en Ghana (Lieberman 1982) ni en un bosque seco de Costa Rica (Opler *et al.* 1980). Por el contrario, la fenología de frutos inmaduros estuvo correlacionada con variables relacionadas con la precipitación en los altos Llanos centrales venezolanos. Muchas de las variables climáticas correlacionadas con la floración también estuvieron correlacionadas con la producción de frutos inmaduros en los cuatro hábitats. Aparentemente, la proximidad temporal entre el período de floración y la producción de frutos inmaduros promueve esta situación. El número total de especies de plantas con frutos inmaduros se correlacionó negativamente con la temperatura y evaporación en los cuatro hábitats, y positivamente con la humedad relativa a nivel comunitario, lo que sugiere restricciones por el incremento en la intensidad de factores climáticos relacionados con la sequía en la producción de frutos inmaduros. Los resultados encontrados contrastan con los reportados para un bosque ombrófilo donde la temperatura y la precipitación esta-

ban relacionadas con la fructificación (Ferraz *et al.* 1999). Sin embargo, el número de especies con frutos inmaduros estuvo negativamente correlacionado con la insolación y radiación, y positivamente con la precipitación en el bosque. En este caso, muchos de los árboles florecen al final del período seco, lo que promueve la correlación del período de frutos inmaduros con el período lluvioso, durante el cual disminuye la insolación y radiación y, simultáneamente, el incremento en los niveles de agua podría contribuir con el proceso de desarrollo de los frutos.

Los diferentes patrones observados en los hábitats también pueden ser explicados por la composición del espectro de formas de vida presente en cada hábitat. El número de lianas en fructificación es reportado constante a lo largo del año (Heideman 1989; Morellato & Leitão-Filho 1996) o concentrado durante la estación seca (Putz & Windsor 1987). Aunque las especies trepadoras presentan un máximo en la producción de frutos inmaduros durante la segunda mitad del período lluvioso (Ramírez 2002), no existe ninguna correlación con las variables climáticas, lo cual evidencia la independencia de ambas variables. Por el contrario, la fructificación de árboles tiende a mostrar un máximo durante la mitad del período seco en bosques estacionales (Opler *et al.* 1980; Heideman 1989) aunque puede ser diferente (Shukla & Ramakrishnan 1982) como en el presente estudio, donde la producción de frutos inmaduros en árboles no fue estacional, donde sólo estuvo negativamente correlacionada con la radiación. En contraste, la producción de frutos inmaduros en arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales parece ser más sensibles a los cambios de las variables climáticas, ocurriendo una covariación positiva del número de especies con frutos inmaduros con la precipitación y humedad relativa, y negativa con la temperatura y evaporación.

Frutos maduros

La maduración de frutos incrementó simultáneamente con la radiación en el bosque, lo que podría contribuir con la energía necesaria para la maduración de los frutos en el área de bosque. La ausencia de correlaciones entre las variables climáticas y la fenología de frutos maduros en hábitats parecen estar relacionados con el desfase entre los patrones anuales de las variables climáticas y la fenología de frutos maduros. Además, la fenología de maduración de frutos a lo largo del año no es tan pronunciada como las otras fenofases reproductivas (Ramírez 2002). Esta tendencia está determinada en parte porque cada forma de vida muestra diferentes patrones fenológicos de producción de frutos maduros (Ramírez 2002). Por lo tanto, la combinación de diferentes formas de vida en cada hábitat parece contribuir a que la estacionalidad en los hábitats no sea tan pronunciada en la maduración de frutos, y a que las diferentes formas de vida muestren mayores niveles de correlación con las variables climáticas.

Una correlación significativa y positiva entre la frecuencia de frutos y la temperatura indica que la máxima producción de frutos corresponde con la más alta temperatura (Selwyn & Parthasarathy 2007). Esta correlación parece coincidir para las especies arbóreas en la vegetación de los altos Llanos centrales vene-

zolanos, donde el número de especies con frutos maduros estuvo positivamente correlacionado con la radiación, insolación, evaporación y temperatura. Similarmente, el número de lianas con frutos maduros presenta correlación positiva con la insolación y la evaporación. En ambas formas de vida, la maduración de frutos estuvo negativamente correlacionada con la humedad relativa y la precipitación; de aquí que la mayor maduración de frutos para estas formas de vida ocurría durante el período de menor disponibilidad de agua. Todas estas correlaciones están en concordancia con el modo de dispersión de las diásporas unido a la forma de vida de las especies. El mayor número de lianas y árboles con frutos maduros podría estar condicionado por la adaptación a la dispersión por el viento durante el período seco (Justiniano & Fredericksen 2000; Ramírez 2002; Batalha & Martins 2004; Selwyn & Parthasarathy 2007). En contraste, el número máximo de especies arbustivas con frutos maduros durante el período lluvioso puede ser relacionado con la producción de frutos carnosos dispersados por animales en la comunidad estudiada, así como es reconocido en otros bosques biestacionales tropicales (Frankie *et al.* 1974; Opler *et al.* 1980; Lieberman 1982; Shukla & Ramakrishnan 1982; Murali & Sukumar 1994; Marco & Páez 2002; Batalha & Martins 2004). La abundancia de especies con frutos maduros estuvo negativamente correlacionada con la insolación, temperatura y evaporación, y positivamente con la precipitación y humedad relativa para los arbustos de la vegetación estudiada, lo cual concuerda con la abundancia de frutos carnosos durante el período lluvioso (Ramírez 1999), y sugiere que la producción de frutos maduros, principalmente carnosos, está asociada con altos valores en las variables climáticas relacionadas con la disponibilidad de agua. Esta asociación también sugiere que la producción de frutos carnosos, los cuales tienen alto contenido de agua, está influenciada por la disponibilidad de agua ambiental.

El máximo número de especies con frutos inmaduros y maduros ocurre durante la mitad y finales del período lluvioso para especies herbáceas en la vegetación de la Estación Biológica de los Llanos (Ramírez 2002). El número de especies herbáceas perennes con frutos maduros estuvo negativamente correlacionado con la temperatura y la evaporación, y positivamente correlacionado con la humedad relativa. De acuerdo con lo anterior, la maduración de frutos en hierbas perennes es opuesta a altos valores de evaporación y temperatura. Probablemente, el incremento en los valores de estas variables climáticas está asociado con el fin del ciclo reproductivo de las hierbas perennes en la vegetación de los altos Llanos centrales de Venezuela.

En conclusión, la fenología reproductiva de la vegetación de los altos Llanos centrales venezolanos muestra patrones asociados con las variables climáticas. La floración tiene un mayor número de correlaciones y la maduración de los frutos exhibió un menor número de relaciones con las variables climáticas. Además, la floración estuvo correlacionada de forma similar tanto para el tipo de hábitat como en cada forma de vida, donde las variables asociadas con la precipitación están relacionadas con el incremento de los eventos fenológicos excepto para las

especies arbóreas. Por el contrario, las variables asociadas con la deficiencia de agua, alta evaporación y temperatura están relacionadas con la disminución del número de especies en floración, excepto para las especies de árboles. De acuerdo con lo anterior, la floración de las especies arbóreas parece tener mecanismos fisiológicos diferentes que permiten la reproducción durante el período de sequía. Las correlaciones entre la fenología de frutos inmaduros y las variables climáticas ocurrieron principalmente a nivel de hábitat, en las cuales se mantiene un patrón similar al observado para la floración. Por el contrario, en relación con la maduración de frutos y las variables climáticas, los resultados significativos fueron encontrados principalmente de acuerdo a las formas de vida, pero las correlaciones fueron diferentes al patrón observado para la floración y frutos inmaduros. En términos generales, la fenología reproductiva está positivamente correlacionada con las variables climáticas asociadas con la disponibilidad de agua y negativamente con las variables climáticas asociadas con la deficiencia de agua. Además, las correlaciones sugieren que la fenología reproductiva puede covariar con atributos particulares del clima dependiendo de la forma de vida y hábitat de la comunidad.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a A. Geraldi, M. López, J.L. Pérez, I. Bastidas, Y. Brito y H. Briceño por la ayuda en el trabajo de campo. Gracias a dos árbitros anónimos por las correcciones y sugerencias. Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, CDCH PI 03-00-6866-2007.

BIBLIOGRAFÍA

- Aristeguieta, L. 1966. Flórula de la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 110: 228-307.
- Batalha, M.A. & F.R. Martins. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (Central Brazil). *Australian J. Bot.* 52: 149-161.
- Bhat, D.M. & K.S. Murali. 2001. Phenology of understory species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India. *Curr. Sci.* 81: 799-805.
- Blydenstein, J. 1962. La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 102: 139-206.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Burger, W.C. 1974. Flowering periodicity at four altitudinal levels in Eastern Etiopia. *Biotropica* 6: 38-42.
- Burt, B.L. 1970. The evolution and taxonomic significance of a subterranean ovary in certain monocotyledons. *Israel J. Bot.* 19: 77-90.

- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.
- Ferraz, D.K., R. Artes, W. Mantovani & L.M. Magalhães. 1999. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. *Revista Brasil. Biol.* 59: 305-317.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: *The ecology of a tropical forest* (Leigh, E.G., A.S. Rand & D.M. Windsor, eds.), pp. 151-172. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-913.
- Friedel, M.H., D.J. Nelson, A.D. Sparrow, J.E. Kinloch & R. Maconochie. 1993. What induces Central Australian arid zone trees and shrubs to flower and fruit? *Australian J. Bot.* 41: 307-319.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Guevara de Lampe, M., Y. Bergeron, R. McNeil & A. Leduc. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of Northeastern Venezuela. *Biotropica* 24: 64-76.
- Heideman, P.D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *J. Ecol.* 77: 1059-1079.
- Joshi, V.C. & M.K. Janarthanam. 2004. The diversity of life-form, habitat preference and phenology of the endemics in the Goa region of the Western Ghats, India. *J. Biogeogr.* 31: 1227-1237.
- Justiniano, M.J. & T.S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forest. *Biotropica* 32: 276-281.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 70: 791-806.
- Marco, D.E. & S.A. Páez. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *J. Arid Environm.* 52: 1-16.
- Marques, C.M.M. & P.E. Oliveira. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga no Ilha de Mel, sul do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 27: 713-723.
- Monasterio, M. & G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. Biogeogr.* 3: 325-356.
- Morellato, P.C. & H.F. Leitão-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- Murali, K.S. & R. Sukumar. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *J. Ecol.* 82: 759-767.
- Oliveira, P.E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In:

- Cerrado: ambiente e flora* (Sana, S.M. & S.P. de Almeida, eds.), pp. 169-192. Embrapa, Penaltina, DF, Brasil.
- Opler, P.A., G.W. Gordon & G.W. Frankie. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188.
- Putz, F.E. & D.M. Windsor. 1987. Liana phenology in Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19: 334-341.
- Ramírez, N. 1999. Plant species distribution and fruiting phenology in the Venezuelan central plain. XVI International Botanical Congress. Symposium: Diversity and variation in fruiting plants of tropical America: Environmental and Biogeographic Influences. St. Louis, Missouri, USA.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Amer. J. Bot.* 89: 836-842.
- Ramírez, N. 2003. Diversidad de especies y estructura de la vegetación de una comunidad de sabana en los Altos Llanos Centrales Venezolanos. *Acta Biol. Venez.* 23(1): 47-76.
- Ramírez, N. 2005. Plant sexual systems, dichogamy, and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora* 200: 30-48.
- Rathcke, B. & E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Rev. Syst.* 16: 179-214.
- Reich, P.B. & R. Borchert. 1984. Water stress and the phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 61-71.
- San José, J.J. & M.R. Fariñas. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
- San José, J.J. & M.R. Fariñas. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Ecol.* 12: 237-247.
- Santamaría, F. & A. Bonazzi. 1963. Factores edáficos que contribuyen a la creación de un ambiente xerofítico en el Alto Llano de Venezuela. El arrecife. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 106: 9-17.
- Santamaría, F. & A. Bonazzi. 1964. Estudio sobre la permeabilidad del arrecife. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 107: 175-186.
- Sarmiento, G. & M. Monasterio. 1968. Corte ecológico del estado Guárico. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 113/114: 83-160.
- Sarmiento, G. & M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. In: *Ecosystems of the world tropical savannas* (Bourliere, F., ed.), pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Seghieri, J., Ch. Floret & R. Pontanier. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savanna of northern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 11: 237-254.
- Selwyn, M.A. & N. Parthasarathy. 2007. Fruiting phenology in a tropical dry evergreen forest on the Coromandel Coast of India in relation to plant life-forms, physiognomic groups, dispersal modes, and climatic cons-

- traits. *Flora* 202: 371-382.
- Shukla, R.P. & P.S. Ramakrishnan. 1982. Phenology of trees in a sub-tropical humid forest in north-eastern India. *Vegetatio* 49: 103-109.
- Snedecor, G.W. & W.G. Cochran. 1978. *Statistical methods*. Sixth edition. The Iowa State University Press. Ames, Iowa.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. WH Freeman, San Francisco.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (Data analysis software system). Versión 8.0. www.statsoft.com
- Tannus, J.L., M.A. Assis & L.P.C. Morellato. 2006. Fenología reproductiva em campo sujo e campo úmido numa area de Cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina SP. *Biota Neotropica* 6(3). Disponible en: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn02806032006> ISSN 1676-0603.
- Walter, H. & E. Medina. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 119/120: 212-240.
- Waser, N.M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39: 107-121.
- Waser, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: *Handbook of experimental pollination ecology* (Jones, C.E. & R.J. Little, eds.), pp. 277-293. van Nostrand Reinhold, New York.
- Wheelwright, N.T. 1985. Competition for disperser, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Wright, S.J. & C.P. van Schaik. 1994. Light and phenology of tropical trees. *Amer. Naturalist* 143: 192-199.
- Zimmerman, J.K., D.W. Roubik & J.D. Ackerman. 1989. Asynchronous phenologies of a neotropical orchid and its euglossine bee pollinators. *Ecology* 70: 1192-1195.

Anexo 1. Especies de plantas estudiadas y fenología reproductiva considerando floración, frutos inmaduros y frutos maduros o dispersión.

Familia Especie	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Acanthaceae												
<i>Ruellia geminiflora</i> Kunth			F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M		
Annonaceae												
<i>Annona jahnhii</i> Saff.				F	F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	M, V	M	M
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.			F	F, V	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M		
Araceae												
<i>Caladium bicolor</i> (Aiton) Vent.				F	F, V	F, V	V, M	V, M	M			
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott					F		F	F	F, V	F, V, M	M	M
Arecaeae												
<i>Bactris guineensis</i> (L.) H.E.Moore						F	F, V	F, V, M	V, M	V, M	V, M	M
Aristolochiaceae												
<i>Aristolochia pamosoides</i> Hoehne	V	V, M	M	M			F	F, V	V	V	V	V
Asclepiadaceae												
<i>Blepharodon mucronatum</i> Schltdl.	M	M	M	M			F	F, V	F, V	V	V	V
<i>Macrocephala urceolata</i> H.Karst.	M, V	M	M			F	F, V	F, V	F, V	V	V	V
<i>Marsdenia xerophylla</i> Dugand	V	V, M	V, M	M	F	F, V	V	V	V	V	V	V
<i>Matelea maritima</i> (Jacq.) Woodson	V	V, M	V, M	M		F	F, V	F, V	F, V	V	V	V
Asteraceae												
<i>Bidens pilosa</i> L.	M	M						F	F	F, V	F, V, M	V, M
<i>Chromolaena vifolia</i> (L.) R.M.King & H.Rob.	V	M	M	M				F	F	F, V	F, V	F, V
<i>Ch. odorata</i> (L.) R.M.King & H.Rob.	F, V, M	F, V, M	M	M		F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	F	F, V
<i>Praxelis pauciflora</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob.								F, V, M	F, V, M	V, M	M	M

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Especie												
<i>Verbena caracasana</i> B.L.Rob. & Greenm.	M	M								F	F, V	V, M
<i>Veronia brasiliana</i> (L.) Druce	F, V, M	V, M	M						F	F, V	F, V	F, V, M
<i>V. remotiflora</i> Rich.	M								F	F, V	F, V, M	V, M
<i>Walpfla stenoglossa</i> (Cass.) DC.							F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M
Bignoniaceae												
<i>Arabiádea mollissima</i> (Kunth) Bureau & K.Schum.	F, V	F, V, M	F, V, M	M							F	F, V
<i>A. oxycarpa</i> Urb.	M	M	F, M	F, V	F, V	F, V	V	V	V	V	V, M	V, M
<i>A. pubescens</i> (L.) Gentry	M	M				F	F, V	V	V	V	V, M	V, M
<i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl.	V, M	M	F, M	F, V	V	V	V	V	V	V	V	V, M
<i>Jacaranda obtusifolia</i> Humb. & Bonpl.	F, V	F, V, M	V, M	M							F	F, V
<i>Pleiotoma clematis</i> (Kunth) Miers	F, V, M	F, V, M	V, M	M	M						F	F
Boraginaceae												
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.				F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M	
<i>C. polycephala</i> (Lam.) J.M.Johnst					F	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M		
<i>C. toqueve</i> Aubl.				F	F, V	F, V	F, V	V, M	M			
<i>Tournefortia maculata</i> Jacq.					F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	V, M	M	
Bromeliaceae												
<i>Bromelia chrysantha</i> Jacq.					F	F						
Burseraceae												
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand			F	F, V	V, M	M						
Cactaceae												
<i>Cereus hexagonus</i> (L.) Mill.						F	F, V	V, M	M	M		

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Espece												
<i>Subpilocereus repandus</i> (L.) Backeb.								F	F, V	V	M	M
Caesalpinaceae												
<i>Bauhinia unguilata</i> L.	F, V	F, V	F, V, M	M							F	F, V
<i>Cassia moschata</i> Kunth	F, V, M	F, M	F, V, M	V	V	V	V	V	V	V	V	M, V
<i>Chamaecrista cultrifolia</i> (Kunth) Britton & Rose					F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M	
<i>Ch. diphylla</i> (L.) Greene				F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M
<i>Ch. flexuosa</i> (L.) Greene						F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M	M
<i>Ch. nictitans</i> (L.) Moench						F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M
<i>Ch. serpens</i> (L.) Greene	M					F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>Copaifera pubiflora</i> Benth.	V	V, M	M						F	F, V	V	V
<i>Hymenaea parvifolia</i> Huber	M				F	F, V	V	V	V, M	V, M	V, M	M
<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S. Irwin & Barneby	F, V	M	M						F	F, V	F, V	F, V
Cochlospermaceae												
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	F, V	F, V	V, M	M							F	F, V
Chrysobalanaceae												
<i>Licania pyrifolia</i> Griseb.	V	V, M	M	M	M		F	F, V	F, V	V	V	V
Combretaceae												
<i>Combretum fruticosum</i> (Loefl.) Stuntz	V, M	M	M	M	M				F	F, V	F, V	V
Conmaraceae												
<i>Commarrus venezuelanus</i> Baill.		F	F, V	F, V	V	V, M	M	M	M			

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Convolvulaceae												
<i>Ipomoea sericophylla</i> Miesn.	M					F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>I. trifida</i> (Kunth) G. Don	M						F	F	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>Jacquemontia pentantha</i> (Jacq.) G. Don	M							F	F, V, M	F, V, M	F, M	M
<i>J. tamnifolia</i> (L.) Griseb.	M							F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>Operculina triquetra</i> (Vahl) Hallier f.	M	M	M					F	F, V	F, V	F, V	V, M
Cucurbitaceae												
<i>Cayaponia racemosa</i> (Mill.) Cogn.								F, V	F, V	V	M	M
<i>Momordica charantia</i> L.						F	F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M
Cyperaceae												
<i>Bulbosylis capillaris</i> C.B. Clarke								F	F, V	F, V, M	V, M	M
<i>B. confera</i> (Kunth) C.B. Clarke							F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M
<i>Fimbristylis annua</i> (All.) Roem. ex Schult.							F	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M
<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeck.					F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M	M
<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. ex Schltld. & Cham.						F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	M	M
<i>Torulium odoratum</i> (L.) Hooper							F	F	F	F		
Dilleniaceae												
<i>Curatella americana</i> L.	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M						F	F, V	F, V, M
Dioscoreaceae												
<i>Dioscorea pilosiuscula</i> Bertero ex Spreng.	M								F, V	F, V, M	V, M	M
Erythroxylaceae												
<i>Erythroxylum orinocense</i> Kunth	F		F	F, V	V	M						

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Euphorbiaceae												
<i>Croton hirtus</i> L'Hérit			F	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M				
<i>C. lobatus</i> L.				F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M		
<i>C. trinitatis</i> Millsp.					F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M	
<i>Dalechampia scandens</i> L.	M				F	F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	V, M
Fabaceae												
<i>Abrus precatorius</i> L.	V, M	V, M	M	M		F	F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	V, M
<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.					F	F	F	F	F	F	F	F, V
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	F, V	F, V, M	V, M	M	M			F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	M											
<i>Centrolobium paraense</i> Tul.	V, M	M	M	M		F	F, V	V	V	V	V, M	V, M
<i>Centrosema molle</i> Mart. ex Benth.	V, M	M										F, V
<i>Clitoria guianensis</i> (Aubl.) Benth.	F	F	F	F	F	F	F	F	F			F
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	M						F	F	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>Eriosema rufum</i> (Kunth) G. Don				F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M
<i>E. simplicifolium</i> (Kunth) G. Don				F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M		
<i>Galactia jussiana</i> Kunth	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M								
<i>Indigofera hirsuta</i> L.								F	F, V	F, V, M	M	M
<i>I. pascuorum</i> Benth.	F, V, M	V, M	M	F	F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V
<i>Lonchocarpus hecyosmus</i> Miq.	M	M	F, M	F, V	V	V	V	V	V	V	V	V
<i>Machaerium moritzianum</i> Benth.			F, V	V, M	M							
<i>Macropitium longepedunculatum</i> (Mart. ex Benth.) Urb.	F, V, M	V, M	M					F	F	F, V, M	F, V, M	F, V, M

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Especie												
<i>Perocarpus acapulcensis</i> Rose	F, V	V, M	V, M	M	M				F	F, V	F	F, V
<i>Rhynchosia melanocarpa</i> Great	M									V, M	V, M	V, M
Flacourtiaceae												
<i>Casaria hirsuta</i> Sw.			F	F, V, M	V, M	M						
<i>C. mollis</i> Kunth	F	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M						
<i>C. sylvestris</i> Sw.		F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M					
Iridaceae												
<i>Cipura paludosa</i> Aubl.					F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	V, M	M	
<i>Cypella linearis</i> (Kunth) Baber					F	F, V	F, V, M	F, V, M	M			
Lamiaceae												
<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.	M								F	F, V	F, V, M	V, M
<i>H. suaveolens</i> (L.) Poit.	V, M	M							F	F, V	F, V, M	F, V, M
<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	M						F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
Loranthaceae												
<i>Oryctanthus alveolatus</i> (Kunth) Kuijt			F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M			
<i>Plithirusa stelis</i> (L.) Kuijt	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M								
<i>Psittacanthus collum-cigni</i> Eichler		F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M				
Lythraceae												
<i>Cuphea micrantha</i> Kunth						F	F, V, M	F, V, M	V, M	M		
Malpighiaceae												
<i>Banisteriopsis acapulcensis</i> (Rose) Small	F, V	F, V	M	M								F
<i>B. muricata</i> (Cav.) Cuatrec.	M	M					F	F, V	F, V	F, V	V	V, M
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	F, V	F, V, M	F, V, M	M							F	F, V

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Malvaceae												
<i>Pavonia cancellata</i> (L.) Cav.	F, V, M	F, V, M	V, M	M		F	F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M
<i>Peltaea trinervis</i> (C. Presl) Krapov. & Cristóbal								F	F, V	F, V, M	F, V, M	M
<i>Sida aggregata</i> C. Presl	M			F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M
<i>S. glomerata</i> Cav.	V, M	M				F	F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>S. linifolia</i> Juss. ex Cav.	M	M				F	F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M
<i>S. tuberculata</i> R.E.Fr.	M	M				F	F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M
Marantaceae												
<i>Maranta arundinacea</i> L.						F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M	
Martyniaceae												
<i>Craniolaria annua</i> L.							F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	M
Menispermaceae												
<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.			F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M	M		
<i>C. pareira</i> L.						F	F, V	V, M	M			
Mimosaceae												
<i>Acacia glomerosa</i> Benth.	M	M	M	M				F	F, V	V	V	V
<i>Mimosa camporum</i> Benth.	M						F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	M
<i>M. debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.							F	F, V	F, V	F, V	V, M	M
<i>M. sensitiva</i> L.	M							F	F	F, V	F, V, M	V, M
<i>M. tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	V, M	V, M	M							F	F	F, V
<i>M. tomentosa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	M	F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	V, M				
<i>M. xanthocentra</i> Mart.						F	F	F, V	F, V	V, M	V, M	M

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Especie												
Moraceae												
<i>Dorstenia sabanensis</i> Cuatrec.					F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M		
Myrtaceae												
<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.	V	V, M	M					F	F	F, V	F, V	V
<i>Psidium guineense</i> Sw.	F, V	F, V	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M					F
Nyctagmaceae												
<i>Guapira pacurero</i> (Kunth) Little				F	F, V, M	V, M	M					
Orchidaceae												
<i>Habenaria repens</i> Nutt.								F	F, V	F, V, M	V, M	M
<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.								F	F	F	F	F
<i>Oncidium nudum</i> Bateman ex Lindl.	F, V	F, V	V	M								F
Passifloraceae												
<i>Passiflora pulchella</i> Kunth					F	F, V	F, V, M	V, M	M			
<i>P. serrulata</i> Jacq.				F	F, V	V, M	M					
Poaceae												
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.								F	F, V	F, V, M	F, V, M	M
<i>Aristida pittieri</i> Henrad							F	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	M
<i>Axonopus canescens</i> (Nees ex Trim.) Pilg							F	F, V, M	F, V, M	V, M	M	M
<i>A. fassifolius</i> (Raddi) Kuhn							F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M
<i>Lasiacis anomala</i> Hitchc.					F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M	M
<i>Mesosetum chaseae</i> Luces				F	F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M
<i>Panicum hispidifolium</i> Swallen						F	F	F, V	F, V, M	V, M	V, M	M

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Paspalum convexum</i> Humb. & Bonpl. ex Flügge								F	F, V	F, V, M	F, V, M	M
<i>P. multicaule</i> Poit.								F	F, V	F, V, M	F, V, M	M
<i>Pennisetum polystachion</i> (L.) Schult.		F, V, M	V, M	M					F	F, V	F, V, M	F, V, M
<i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees									F	F, V	F, V, M	M
<i>Trachypogon spicatus</i> (Nees) Ekman		M	M					F	F, V	F, V, M	V, M	M
Polygalaceae												
<i>Polygala longicaulis</i> Kunth						F	F, V, M	F, M	F, M	F, M	M	F, V
<i>Securidaca coriacea</i> Bonpl. ex Steud.		F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M						F	F, V
RHAMNACEAE												
<i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urb.		M						F	F, V	F, V	V, M	V, M
Rubiaceae												
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum		M			F	F, V	F, V	V	V	V	V	V, M
<i>Diodia apiculata</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) K. Schum		M				F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M	M
<i>Genipa americana</i> L.		V	V, M	M	F	F, V	V	V	V	V	V	V
<i>Gnietarda divaricata</i> (Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.) Standl.					F	F, V	F, V, M	M, V	M, V	M		
<i>Randia hebecarpa</i> Benth.			F	F, V	F, V	V	M, V	M	M	M	M	M
<i>Rosenbergiodendron formosum</i> (Jacq.) Fagel.					F	F, V	F, V	V	V, M	M	M	M
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.				F	F, V	V, M	V, M	M				

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Especie												
Sapindaceae												
<i>Allophylus racemosus</i> Sw.			F	F, V	F, V	V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M		
<i>Serjania atrolineata</i> Sauv. & Wright	F, V	F, V, M	V, M	M								F
Scrophulariaceae												
<i>Scoparia dulcis</i> L.									F	F, V, M	F, V, M	M
Smiaceae												
<i>Smilax cumanensis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.		F	F, V	F, V	V	V	V	V, M	V, M	M	M	
Solanaceae												
<i>Cestrum alternifolium</i> (Jacq.) O.E.Schulz	F	F, V	F, V	F, V, M	V, M	M	M					
<i>Solanum bicolor</i> Willd. ex Roem. & Schult.	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M								
Sterculiaceae												
<i>Helicteres guazumaefolia</i> Kunth	V, M	V, M	M	F, M	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M				
<i>Melochia parvifolia</i> Kunth	M	M		F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M
<i>Waltheria indica</i> L.	F, V, M	V, M	M			F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M
Tiliaceae												
<i>Luehea candida</i> (DC.) Mart.	M	M	M	M	M	F	F, V	F, V	V	V	V, M	V, M
<i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq.	V, M	M	M	M	M				F	F, V	F, V	F, V
Turneraceae												
<i>Turnera ulmifolia</i> L. var. <i>intermedia</i> Urb.	M	M		F	F	F, V	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M
Verbenaceae												
<i>Aegiphila mollis</i> Kunth			F	F, V	F, V	F, V	F, V, M	V, M	M	M	M	
<i>A. integrifolia</i> (Jacq.) Jacq. ex B.D.Jacks			F	F, V	F, V	V	V	V, M	M			

Anexo 1. Continuación...

Familia	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Especie												
<i>Aegiphila parviflora</i> Moldenke			F	F, V	F, V	V	V, M	V, M	M			
<i>Amasonia campestris</i> (Aubl.) Moldenke						F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M		
<i>Lantana achyranthifolia</i> Desf.					F	F, V	F, V, M	F, V, M	F, V, M	V, M	M	
<i>L. camara</i> L.	F, V, M	F, V, M	F, V, M	F, V, M								
<i>Vitex capitata</i> Vahl			F	F, V	F, V	V, M	M					
Violaceae												
<i>Hybanthus calceolaria</i> (L.) Schulze-Menz.				F	F	F, V	F, V, M	F, V, M	V, M	M		
Vitaceae												
<i>Cissus alata</i> Jacq.						F	F, V	F, V, M	F, V, M	M		
<i>C. erosa</i> Rich.						F	F, V	F, V, M	F, V, M	M		
Vochysiaceae												
<i>Ioehysia venezuelana</i> Stafleu		F	F, V, M	F, V, M	M							

F = floración, V = frutos inmaduros, M = frutos maduros o dispersión.