

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE UN REMANENTE DE BOSQUE DECIDUO SECUNDARIO

Maris J. López¹ y Nelson Ramírez^{2*}

¹Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas. ²Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental, Centro Botánica Tropical. Apdo. 48312, Caracas 1041, Venezuela, *nramirez220252@gmail.com.

RESUMEN

La fenología reproductiva de 248 especies de plantas fue evaluada en un remanente de bosque deciduo secundario ubicado en Colinas de Bello Monte, Caracas, Venezuela. Más del 50 % de las especies florecen durante el periodo lluvioso, seguido de especies floreciendo en lluvia-sequía y los menores porcentajes de floración fueron encontrados en la transición sequía-lluvia. El porcentaje de especies con frutos inmaduros fue mayor para lluvia-sequía y lluvia. La mayor proporción de especies dispersan sus frutos durante los periodos seco, lluvioso y transición lluvia-seco. La fenología reproductiva y la forma de vida de las plantas fueron solo estadísticamente significativos para la comparación floración-forma de vida. Las formas de vida con mayores niveles de floración durante el periodo de sequía fueron los árboles y epifitas. Más del 50% de arbustos, trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas, trepadoras herbáceas, hierbas perennes y hierbas anuales florecen durante el periodo lluvioso. Por otra parte, más del 50% de las especies trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas y hemiparásitas, y menos del 40% de arbustos, trepadoras herbáceas, hierbas anuales y epifitas dispersan sus semillas durante sequía. La floración y fructificación están estadísticamente asociados con el hábitat. El porcentaje de especies con flores tiende a incrementar desde el bosque hasta el área perturbada durante el periodo lluvioso. El porcentaje de especies con frutos inmaduros disminuyen desde el bosque hasta el área perturbada para la sequía y la transición sequía-lluvia. El porcentaje de especies con frutos maduros decrece desde el bosque hasta el área perturbada durante el periodo de sequía, es similar entre hábitats durante el periodo de lluvia y tiende a incrementar desde el bosque hasta el área perturbada para la transición lluvia-sequía. De lo anterior destaca que la frecuencia de las formas de vida influye la fenología reproductiva del bosque deciduo secundario.

Palabras clave: Bosque deciduo secundario, fenología reproductiva, floración fructificación, dispersión, hábitat, formas de vida.

Reproductive phenology of a remnant of deciduous secondary forest

Abstract

The reproductive phenology of 248 plant species was evaluated in a remnant of secondary deciduous forest located in Colinas de Bello Monte, Caracas, Venezuela. The proportion of flowering species varies remarkably throughout the year. More than 50 percent of species flower during the rainy season followed by a considerable group of species flowering during rain-drought transition, and a smaller percentage of species flower during the dry season. The percentage of species with unripe fruits throughout the year was higher for wet and wet-dry transition seasons. The largest proportion of species disperses their fruits during the dry, wet and wet-dry transition periods. The reproductive phenology and life form was only statistically associated according flowering pattern. Flowering of tree and epiphyte species were the most abundant life forms flowering during dry season. More than 50% of shrubs, woody climbers, semi-woody climbers, herbaceous climbers, perennial herbs, and

Recibido: octubre 2013
Aceptado: enero 2014

annual herbs, and epiphytes disperse its seeds during the dry period. Flowering and fruiting phenology were statistically associate with the habitat respectively. The percentage of flowering species during the rainy period was greater for all habitats and tends to increase from the forest to the disturbed area. The percentage of species with unripe fruits during the dry period and wet-dry transition period decrease from the forest to the disturbed area. The percentage of species with ripe fruits decreases from the forest to disturbed area during the dry season, and it is similar between habitats during the rainy season, and tends to increase from the forest to disturbed area in or between wet-dry transition periods. Frequency of life forms influences reproductive phenology of the secondary deciduous forest.

Keywords: Secondary deciduous forest, reproductive phenology, flowering, fruiting, dispersal time, habitat, life forms.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades tropicales climáticamente estacionales, con períodos secos y lluviosos alternados, presentan patrones fenológicos contrastantes a lo largo del año (Opler *y col.*, 1976; Monasterio y Sarmiento, 1976; Opler *y col.*, 1980; Lieberman, 1982; Tugues, 1982; Shukla y Ramakrishnan, 1982; Sarmiento y Monasterio, 1983; Murali y Sukumar, 1994; Machado y col., 1997; Oliveira, 1998; Ramírez, 2002; Marco y Páez, 2002; Wright y van Schaik, 1994; Batalha y Martins, 2004). Estas variaciones anuales han sido frecuentemente relacionadas con los cambios climáticos (Opler *y col.*, 1976; Tugues, 1982; Sarmiento y Monasterio, 1983; Wright y van Schaik, 1994; Marco y Páez, 2002; Batalha y Martins, 2004). Estudios en diferentes áreas geográficas han permitido establecer tres atributos fenológicos característicos de los bosques climáticamente estacionales: (1) la caída de las hojas durante la temporada seca, lo que ha permitido nombrar a estas comunidades como bosques deciduos, (2) una disminución en el número de especies en actividad reproductiva durante la sequía en comparación con el período lluvioso, y (3) la abundancia de especies leñosas en actividad reproductiva durante sequía (Opler *y col.*, 1980; Lieberman, 1982; Tugues 1982; Sarmiento y Monasterio, 1983; Guevara de Lampe *y col.*, 1992; Justiniano y Fredericksen, 2000; Ramírez, 2002). Sin embargo, la mayoría de los estudios fenológicos no consideran las variaciones en la vegetación producto de alteraciones en la estructura y consecuentemente en el funcionamiento de las comunidades. Las perturbaciones producen un mosaico de condiciones en las comunidades y las fragmentan en diferentes hábitats, los cuales tienen características particulares en cuanto a composición florística, estructura y frecuencia de formas de vida, entre otras (por ejemplo, López y Ramírez, 2004).

La fenología de los bosques deciduos de Caracas ha sido examinada en dos bosques diferentes por Ruiz-Zapata (1976) y Colonnello (1980), cuyos resultados destacan la presencia de dos o tres máximos de floración, en los períodos secos y húmedos. Un análisis sobre los dos

estudios anteriores, Berry y Steyermark (1985) señalan que la mayoría de las especies en floración a mediados del período seco incluye principalmente árboles grandes, mientras que las especies que florecen a comienzo del período lluvioso y durante el lluvioso incluye árboles, arbustos y hierbas. De acuerdo a lo anterior, destaca una aparente relación entre las formas de vida y la fenología de floración en los bosques deciduos de Caracas. Si consideramos que los remanentes de bosques deciduos de Caracas han estado sometidos a diferentes niveles de perturbación y que han permanecido áreas boscosas, encontramos un mosaico de condiciones o hábitats con diferente grado de desarrollo estructural y características particulares en cuanto a la frecuencia de las formas de vida de las plantas. Consecuentemente, la fenología reproductiva difiere entre hábitats contrastantes de una comunidad por diferencias entre las formas de vida presentes en cada hábitat (Ramírez, 2002).

El objetivo general de este estudio fue evaluar la fenología reproductiva de especies pertenecientes a tres diferentes hábitats y analizar la importancia de las formas de vida y de los diferentes hábitats en la fenología de la comunidad. Nosotros examinamos la hipótesis que la fenología reproductiva en el bosque deciduo secundario de Colinas de Bello Monte difiere de acuerdo al hábitat como una respuesta a la frecuencia de las formas de vida en cada hábitat.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. Esta investigación fue realizada en el arboretum de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias (U.C.V.), Colinas de Bello Monte, ubicado al suroeste del valle de Caracas, en los límites entre el Distrito Capital y el Estado Miranda (10°29'N; 66°33'W). El área comprende más de dos hectáreas de superficie con una altitud entre 1050 y 1100 m.s.n.m.

El clima es isotérmico, con una temperatura media anual entre 18 y 24°C. La precipitación media anual varía desde 550 a 1100mm, con un período seco, desde diciembre hasta marzo, y uno lluvioso desde abril hasta noviembre. En general, los meses en los extremos de estos intervalos pueden ser considerados transicionales entre períodos climáticos. La vegetación representa un bosque seco premontano secundario, el cual ha sido alterado con el paso del tiempo (Ewell *y col.*, 1976) y caracterizado por presentar un alto porcentaje de especies deciduas donde las familias predominantes son Asteráceas, Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae, Mimosaceae, Malvaceae y Rubiaceae (López y Ramírez, 2004). Además, destacan algunas especies xerófilas pertenecientes a la familia Cactáceae y Agavaceae, las cuales probablemente representan especies de la vegetación colonizadora

original (Ewel *y col.*, 1976). El estrato arbustivo se caracteriza por la abundancia de trepadoras, arbustos espinosos y varias especies siempreverdes; las hierbas y sufrútices del estrato herbáceo son fundamentalmente especies perennes, aunque en las áreas con perturbación reciente se encuentran hierbas anuales. De acuerdo a la heterogeneidad de la vegetación, producto de perturbaciones recientes y pasados, se pueden distinguir tres tipos de hábitats relacionados con la estructura y grado de perturbación de la vegetación (López y Ramírez, 2004): (1) bosque, caracterizado por la abundancia de árboles y arbustos, (2) transición bosque-perturbado, representado por una angosta franja de vegetación transicional entre el bosque y áreas alteradas, y (3) vegetación secundaria o área perturbada, originadas por la destrucción del bosque primario o secundario, la cual consiste de una vegetación herbácea, dominada por especies de plantas pioneras (López y Ramírez, 2004).

Hábitats y especies. Las especies de plantas fueron caracterizadas de acuerdo al tipo de hábitat donde crecen: bosque, transición y perturbado. Cada especie de planta fue asignada a uno o más hábitats de acuerdo a los registros de colección y observaciones de campo. Posteriormente, esta información fue complementada con el censo de abundancia de las especies (López y Ramírez, 2004).

Formas de vida. Las especies de plantas fueron clasificadas de acuerdo a la forma de vida (siguiendo los criterios usados por López y Ramírez, 2004) en siete categorías de acuerdo a la consistencia del tallo, ramificación, altura y longevidad: (1) árboles, plantas 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) trepadoras leñosas, plantas trepadoras de altura variable pero siempre con tallos leñosos y de vida larga, (4) trepadoras semi-leñosas, plantas trepadoras con tallos ligeramente lignificados, en las cuales el follaje puede desaparecer durante el período seco, son plantas perennes con un profuso crecimiento durante el período lluvioso, (5) trepadoras herbáceas, plantas trepadoras principalmente herbáceas, con tallos volubles, deciduas y perennes, (6) hierbas perennes, plantas herbáceas y sufrútices, (7) hierbas anuales, plantas herbáceas, las cuales incluye algunas trepadoras volubles de vida corta. La condición anual de estas especies fue establecida bajo condiciones de campo, (8) epifitas, plantas que crecen sobre árboles y/o arbustos, las cuales solo usan al huésped como soporte, y (9) hemiparásitas, plantas epifitas con conexiones con el huésped y por lo tanto relaciones parasíticas.

Fenología reproductiva. La fenología reproductiva de 248 especies de plantas fue evaluada durante tres años. Las especies fueron censadas fenológicamente en cada mes del año. La presencia o ausencia de cada fenofase reproductiva fue registrada a nivel de plantas individuales para cada una de las especie en un área de estudio de dos hectáreas. De

acuerdo a lo anterior, las especies fueron caracterizadas mensualmente en una o más de una fenofase reproductiva, dependiendo del solapamiento de los eventos reproductivos. Las fenofases fueron: (1) floración, reconocida por la presencia de flores abiertas, (2) frutos inmaduros, determinada por la presencia de frutos en desarrollo, y (3) frutos maduros o período de dispersión de diásporas, determinado por la presencia de frutos maduros, denotado por cambios de coloración, dehiscencia de los frutos, y/o evidente diseminación. Cada fenofase reproductiva fue ubicada temporalmente en los siguientes categorías: (1) lluvioso (período comprendido entre abril y noviembre), (2) seco (desde diciembre hasta marzo), (3) periodo transicional lluvia-sequía, aquellas especies que muestran alguna de las fases reproductivas a finales del periodo lluvioso y comienzo de sequía, o bien la fenofase reproductiva ocurre en lluvia y en sequía, y (4) periodo transicional sequía-lluvia, aquellas especies que presentan alguna de las fases reproductivas a finales del periodo seco y comienzo del lluvioso, o bien la fenofase reproductiva ocurre en sequía y lluvia.

Estadística. Para establecer el grado de dependencia y la interacción entre las variables (forma de vida, hábitat y fenología reproductiva) fue usado un análisis de frecuencias log-lineal de dos o tres factores (StatSoft, 2001). Si el análisis de tres factores no fue significativo, entonces la significancia del efecto de dos factores fue evaluada. Los valores de interacción fueron estimados para cada par de variables. En los análisis de dependencia entre fenología reproductiva y hábitat, solo fue considerado dos periodos de actividad fenológica (sequía y lluvia) para ajustar la distribución de los datos a los requerimientos de la prueba estadística (Maruscuilo y Levin, 1983). En la comparación entre fenología reproductiva y formas de vida fueron consideradas todas las categorías, debido a que la frecuencia esperada no fue inferior al 5% en ningún caso. La variación en el número de especies en floración, fructificación y frutos maduros o fenofase de dispersión a lo largo del año (periodos climáticos) fue establecida comparando la frecuencia observada con una distribución homogénea para cada variable fenológica. Para tal fin, usamos la prueba de Kolmogorov-Smirnov para cada fenofase reproductiva respectivamente.

El posible efecto filogenético entre las variables a comparar fue analizado con base a los resultados de las pruebas de dependencia realizados con todos los datos, excluyendo las familias con más de diez especies. En el caso de existir un efecto importante de las familias con mayor número de especies, los resultados estadísticos de este análisis aportarían información diferente de los otros dos análisis. En caso de no haber un efecto importante de las familias más abundantes sobre los resultados de la muestra de todas las especies, entonces los resultados de los análisis estadísticos para los tres análisis serían similares y por lo tanto, no debería haber ningún efecto debido a los grupos taxonómicos más abundantes en la muestra examinada.

RESULTADOS

Fenología reproductiva a nivel comunitario. Un total de 248 especies de plantas fueron estudiadas fenológicamente (Anexo 1). La proporción de especies en floración varía notablemente a lo largo del año. La prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró que la distribución del número de especies con flores entre los periodos climáticos difirió estadísticamente de una distribución homogénea ($g_1 = 2$, $X^2 = 17.48$, $P < 0.0001$). Más del 50% de las especies florecen durante el período lluvioso, seguido de un grupo considerable de especies floreciendo en la transición lluvia-sequía (Figura 1). Los menores porcentajes de especies florecieron durante la temporada seca y en la transición sequia-lluvia (Figura 1). El porcentaje de especies con frutos inmaduros a lo largo del año fue mayor durante lluvia-sequía y lluvioso (Figura 1). La comparación estadística con una distribución homogénea de las especies en fructificación resultó significativa ($g_1=2$, $X^2=17.09$, $P<0.0001$). Además, más del 30% fructifican durante el período lluvioso y la transición lluvia-sequía (Figura 1). La fenología de frutos maduros o dispersión de semillas fue similar para los periodos de lluvia, lluvia-sequía y sequía, y solo un porcentaje muy bajo de especies madura sus frutos durante la transición sequía-lluvia (Figura 1). En consecuencia, la distribución de las especies con frutos maduros difirió estadísticamente de una distribución homogénea por clases ($g_1=2$, $X^2= 30.97$, $P<0.00001$).

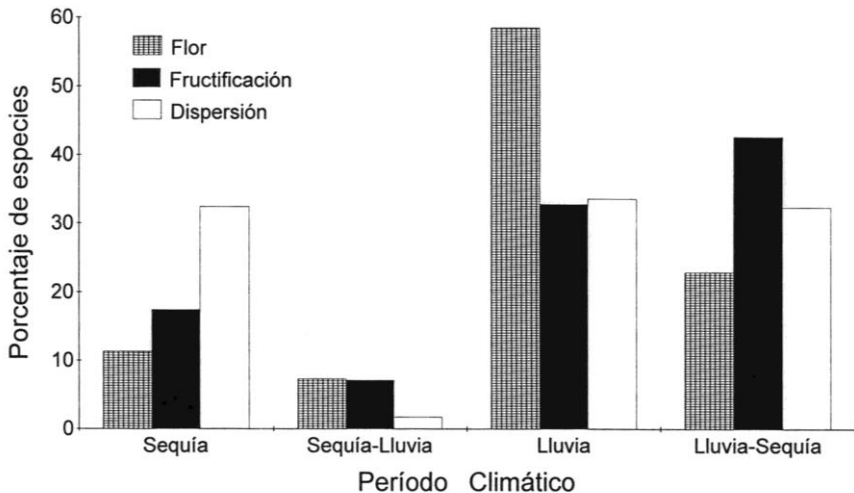


Figura 1. Porcentaje de especies con flores, frutos inmaduros y frutos maduros de acuerdo al período climático a nivel comunitario.

Efecto filogenético. Las familias de plantas con más de diez especies (ver Anexo 1) no tienen efecto filogenético sobre la dependencia o independencia de la fenología reproductiva con relación al hábitat y forma de vida respectivamente. Con la excepción de la comparación entre hábitat y la fenología de fructificación, la prueba estadística resultó independiente ($gl=2$, $X^2=2.40$, n.s.). Por el contrario, cuando se consideran todas las especies había dependencia entre tipo de hábitat y tiempo de fructificación (Tabla 1). Por lo tanto, la fenología de fructificaron por hábitat parece estar influenciada por la presencia de las familias más abundantes en la muestra examinada. Sin embargo, estas familias por sí solas no acumulan suficientes evidencias para determinar un patrón de fructificación entre hábitats. Los resultados del test de independencia fueron similares entre los análisis para todas las especies (Tabla 1) y excluyendo las familias de plantas con más de diez especies para la comparación de hábitat y floración ($gl=2$, $X^2=7.24$, $P<0.0268$) y frutos maduros ($gl=2$, $X^2=1.03$, n.s.). Por el contrario, los resultados del test de independencia mantuvieron la misma tendencia para todas las especies (Tabla 1) y excluyendo las familias de plantas con más de diez especies para la comparación entre formas de vida y floración ($gl=X^2=70.41$, $P<0.00002$), fructificación ($gl=2$, $X^2=0.65$, n.s.) y frutos maduros ($gl=2$, $X^2=2.43$, n.s.).

Tabla 1. Resultados de los análisis de dependencia (Log-lineal) del hábitat y formas de vida con relación a la fenología reproductiva.

Variables	Interacción		
	gl	X ²	P
Hábitat x Floración	2	17.1	0.00018*
Hábitat x Fructificación	2	13.4	0.00120*
Hábitat x Dispersión	2	5.7	0.05804
Forma de vida x Floración	8	21.7	0.00510*
Forma de vida x Fructificación	8	4.7	0.78800
Forma de vida x Dispersión	8	8.8	0.35520

*Valores estadísticamente significativos.

Fenología reproductiva y formas de vida. La relación entre la fenología reproductiva y la forma de vida de las plantas fue solo estadísticamente significativa para la combinación floración-forma de vida (Tabla 1). Las formas de vida con mayores niveles de floración durante el periodo de sequía fueron los árboles y epifitas; además, más del diez por ciento de árboles, arbustos, trepadoras leñosas, y epifitas florecen en la transición sequía-lluvia (Figura 2A). Más del 50% de arbustos, trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas, trepadoras herbáceas, hierbas perennes y hierbas anuales florecen durante el período lluvioso (Figura 2A). La mayoría de las especies hemiparásitas florecieron en la transición lluvia-sequía (Figura 2A).

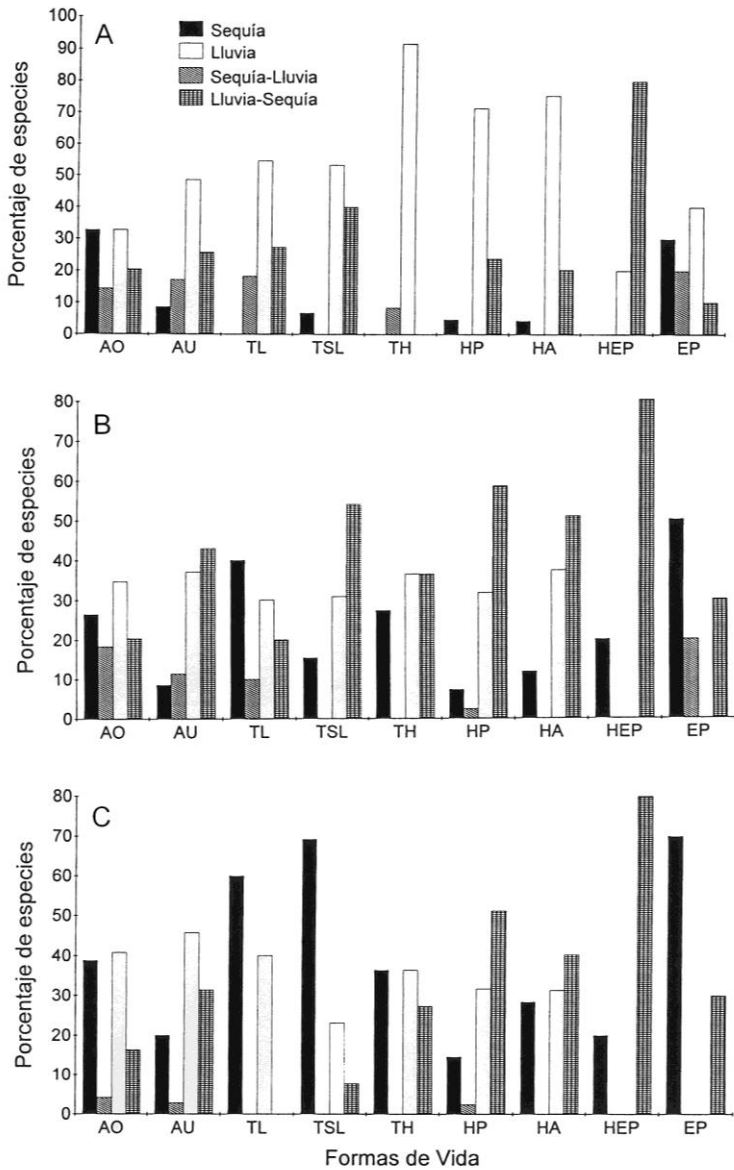


Figura 2. Porcentaje de especies en floración (A), fructificación (B) y frutos maduros (C) con relación a la forma de vida de las plantas y periodos climáticos. AO=árboles, AU=arbostrales, TL=trepadoras leñosas, TSL=trepadoras semi-leñosas, TH=trepadoras herbáceas, HP=hierbas perennes, HA=hierbas anuales, HEP=hemiparásitas, EP=epifitas.

Un alto porcentaje de árboles, trepadoras leñosas y epifitas producen frutos inmaduros durante la sequía y en la transición sequía-lluvia (Figura 2B). Más del 30% de los árboles, arbustos, trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas, trepadoras herbáceas, hierbas perennes y hierbas anuales producen frutos inmaduros durante el período de lluvia (Figura 2B). Sin embargo, el mayor porcentaje de especies con frutos inmaduros fue registrado para arbustos, trepadoras semi-leñosas, hierbas perennes, hierbas anuales y hemiparásitas durante lluvia-sequía, el cual es superior al 50% para trepadoras semi-leñosas y hierbas perennes, hierbas anuales y hemiparásitas (Figura 2B).

En relación a la dispersión de semillas, más del 50% de las especies trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas y epifitas, y más del 30% de árboles y trepadoras herbáceas dispersan sus semillas durante el período seco (Figura 2C), mientras que más del 50% de las especies hemiparásitas y hierbas perennes dispersan sus frutos en la transición lluvia-sequía (Figura 2C). De acuerdo a lo anterior, todas las especies epifitas y hemiparásitas dispersan sus semillas en la transición lluvia-sequía y sequía (Figura 2C). Una proporción superior al 40% de árboles, arbustos, trepadoras leñosas dispersan sus semillas durante el período lluvioso (Figura 2C).

Fenología reproductiva y hábitats. La relación entre fenología reproductiva y hábitat fue estadísticamente significativa para las comparaciones de floración y fructificación (Tabla 1). El porcentaje de especies en floración durante el período lluvioso fue mayor en todos los hábitats, aunque fue superior para especies pertenecientes al área perturbada (Figura 3A). En contraste, el porcentaje de especies con flores durante la transición lluvia-sequía fue mayor para el área perturbada (Figura 3A). El porcentaje de especies con flores durante el período seco y en la transición sequía-lluvia disminuye desde el bosque hasta el área perturbada (Figura 3A).

El porcentaje de especies con frutos inmaduros durante los períodos seco y sequía-lluvia fue mayor para el bosque, y disminuye desde este hasta el área perturbada (Figura 3B). Por el contrario, el porcentaje de especies con frutos inmaduros aumenta desde el bosque hasta el área perturbada durante el período de lluvia y en la transición lluvia-sequía (Figura 3B). Respecto a la dispersión de semillas, el porcentaje de especies decrece desde el bosque hasta el área perturbada durante el período de sequía, sequía-lluvia y lluvia (Figura 3C). Por el contrario, el porcentaje de especies con frutos maduros es mayor para el área perturbada durante el período lluvia-sequía (Figura 3C). Sin embargo, el porcentaje de especies con frutos maduros es aproximadamente similar para el área de transición bosque-transición durante los períodos de lluvia, lluvia-sequía y sequía (Figura 3C).

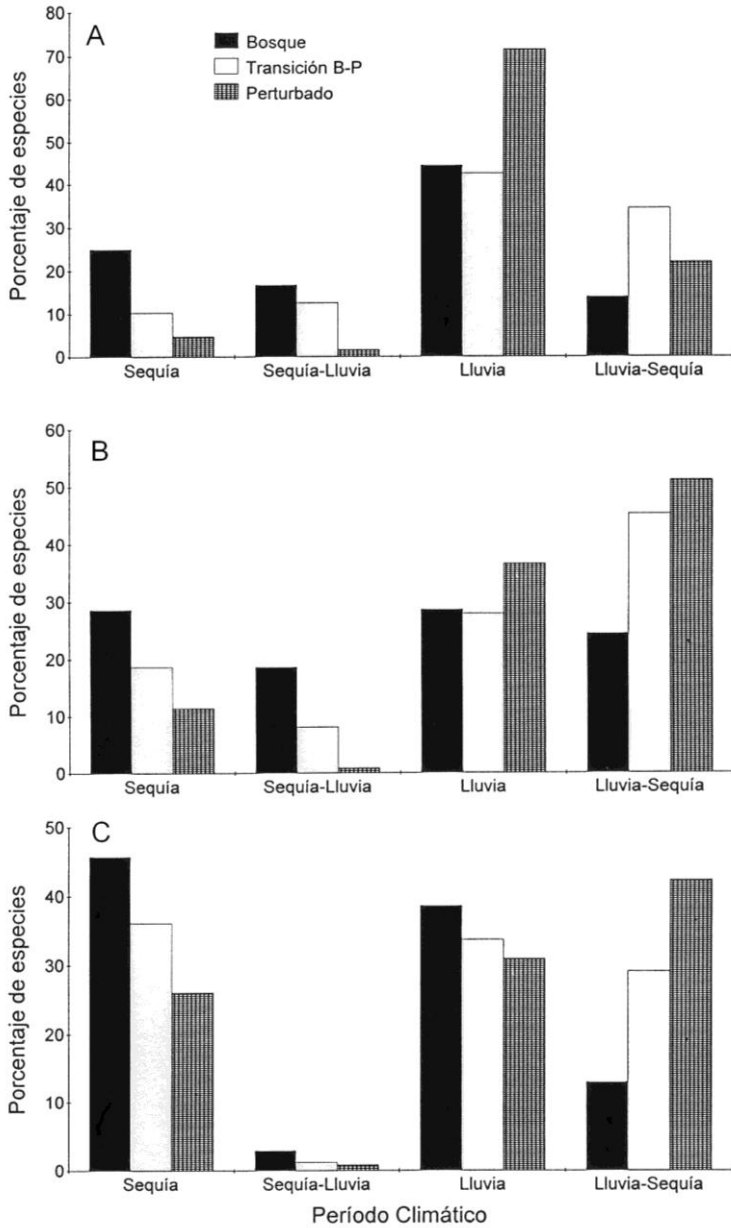


Figura 3. Porcentaje de especies en floración (A), fructificación (B) y frutos maduros (C) respecto a los periodos climáticos y hábitats del bosque deciduo secundario.

DISCUSIÓN

Los mayores porcentajes de especies con flores concurren durante el período lluvioso, seguido de un grupo considerable de especies floreciendo en lluvia-sequía y los menores porcentajes de floración ocurrieron durante el período seco. Este patrón de floración del bosque deciduo secundario es asociado al alto número de especies herbáceas presentes en la flora del área (López y Ramírez, 2004), forma de vida que tiende a florecer durante el período más favorable. Los patrones de producción de frutos inmaduros y dispersión de semillas en el bosque deciduo secundario difieren ligeramente del patrón descrito para la floración de las especies del bosque deciduo, aunque se mantiene en ambos casos un alto porcentaje de especies con frutos inmaduros y maduros durante la temporada lluviosa. Altos niveles de floración y fructificación durante el período lluvioso han sido registrados en diferentes comunidades estacionales tropicales (Monasterio y Sarmiento, 1976; Opler *y col.*, 1980; Lieberman, 1982; Tugues, 1982; Shukla y Ramakrishnan, 1982; Murali y Sukumar, 1994; Machado *y col.*, 1997; Oliveira, 1998; Ramírez, 2002; Marques y Oliveira, 2004). Este patrón fenológico a nivel comunitario es frecuentemente relacionado con factores climáticos, formas de vida y el tiempo óptimo para alcanzar el éxito reproductivo.

Las variaciones observadas en la fenología de frutos inmaduros y maduros también parecen tener valor predictivo en términos de optimización del proceso de dispersión de semillas. Por ejemplo, el alto porcentaje de especies con frutos inmaduros en la transición lluvia-sequía parece estar relacionado con la alta proporción de especies dispersando sus frutos durante el siguiente período seco. En este contexto, destaca que la intensidad de floración y producción de frutos inmaduros y maduros está fuertemente influenciada por la frecuencia de las formas de vida en la vegetación del bosque deciduo secundario, resultados similares al reportado para la vegetación con clima estacional de los altos llanos Centrales Venezolanos (Ramírez, 2002) y otras comunidades estacionales (Tugues, 1982; Bhat y Murali, 2001; Tannus *y col.*, 2006).

El alto porcentaje de arbustos, trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas, trepadoras herbáceas, hierbas perennes y hierbas anuales florecen y producen frutos inmaduros durante el período lluvioso en el bosque estudiado, lo cual concuerda con registros previos de bosques climáticamente estacionales para arbustos (Opler *y col.*, 1980; Murali y Sukumar, 1994), trepadoras (Morellato y Leitão-Filho, 1996) y plantas herbáceas (Fox, 1990; Joshi y Janarthanam, 2004; Batalha y Martins, 2004), aunque en otros estudios los patrones son diferentes (Lieberman, 1982; Marques y Oliveira, 2004). La floración sincronizada durante una estación particular parece estar bajo el control de ciertas condiciones

climáticas (Frankie *y col.*, 1974; Sarmiento y Monasterio, 1983). La alta proporción de especies herbáceas floreciendo y madurando frutos durante el período lluvioso parece estar asociado con la respuesta de estas formas de vida a la lluvia (Ramírez, 2002). Por ejemplo, las especies herbáceas presentan limitaciones para florecer y fructificar durante la sequía. En contraste, una alta proporción de árboles, arbustos, trepadoras leñosas y trepadoras herbáceas dispersan sus semillas durante el período lluvioso, lo cual difiere de otros estudios en bosques estacionales (Wikander, 1984; Morellato y Leitão-Filho, 1996; Ramírez, 2002). Sin embargo, la dispersión de estas especies durante el período lluvioso ha sido correlacionada con frutos carnosos dispersados por animales (Shukla y Ramakrishnan, 1982; Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger, 1983; Marco y Páez, 2002; Batalha y Martins, 2004) y con especies de árboles de bosques montanos (Sun *y col.*, 1996).

La mayoría de las especies epifitas florecen en la transición sequía-lluvia, lo cual contrasta con estudios donde la floración de epifitas (sin discriminar hemiparásitas y epifitas sin conexión con el hospedero) ocurre durante el período seco (Ramírez, 2002). Por otra parte, la floración de árboles y epifitas fue más abundante durante el período de sequía, lo cual concuerda con reportes previos (Ramírez, 2002) y sugiere que los factores relacionados con la humedad pueden tener un papel importante en controlar la floración de árboles y epifitas (Reich y Borchert, 1984). Además, esta coincidencia sugiere que pueden existir factores microclimáticos en el área de exposición del follaje, similar para árboles y epifitas, que podrían estar influenciando la floración en ambas formas de vida.

Un número importante de especies pertenecientes a todas las formas de vida producen frutos inmaduros en la transición lluvia-sequía. Ramírez (2002) encontró que el máximo de producción de frutos inmaduros en los Llanos Centrales Venezolanos fue entre mediados y finales de la estación lluviosa, lo cual corresponde en parte con la pauta de producción de frutos inmaduros en el remanente del bosque deciduo secundario. Las formas de vida más abundantes con frutos inmaduros durante la transición lluvia-sequía fueron las trepadoras semi-leñosas, hierbas perennes, hierbas anuales y hemiparásitas, lo cual parece una estrategia asociada con el proceso de dispersión durante el período seco. La producción de frutos inmaduros en la transición lluvia-sequía indica dos tipos de estrategias: (1) La alta proporción de trepadoras semi-leñosas, hierbas perennes, hierbas anuales y hemiparásitas con frutos inmaduros durante la transición lluvia-sequía podría responder a la floración tardía en el caso de especies predominantemente herbáceas, (2) Completar la maduración de los frutos antes o durante el período seco, para el cual están adaptados, tal como es el caso de las trepadoras semi-leñosas que presentan una alta proporción de especies dispersando sus semillas durante el período seco. En este caso, parece suceder una alta

sincronización entre el proceso de maduración en la transición lluvia-sequía y el proceso de dispersión durante el siguiente período seco.

Más del 50% de las especies trepadoras leñosas, trepadoras semi-leñosas y epifitas, y menos del 40% de árboles, arbustos, trepadoras herbáceas, hierbas anuales y hemiparásitas dispersan sus semillas durante el período seco. La principal adaptación para la dispersión de semillas durante el período seco es la dispersión por el viento (Wikander, 1984; Morellato y Leitão-Filho, 1996; Justiniano y Fredericksen, 2000; Ramírez, 2002; Batalha y Martins, 2004; Selwyn y Parthasarathy, 2007). De acuerdo a lo anterior, muchas de las especies del remanente de bosque deciduo están adaptadas a la dispersión abiótica, lo cual será tratado en un próximo trabajo. Sin embargo, no todas las especies que dispersan sus semillas durante la sequía están adaptadas a la dispersión abiótica. Por ejemplo, todas las especies hemiparásitas (Lorantáceas y Viscáceas) tienen frutos carnosos. Este caso particular podría estar asociado con la condición parasítica de estas especies, las cuales pueden obtener agua de sus hospederos.

Los patrones de floración y producción de frutos inmaduros están relacionados con el tipo de hábitat. Este resultado concuerda con lo encontrado en los Altos Llanos Centrales Venezolanos (Ramírez, 2002). La alta floración durante el período lluvioso en todos los hábitats y el incremento desde el bosque hasta el área perturbada contrasta con estudios previos, donde estados pioneros de la vegetación exhiben un marcado incremento en la floración durante la transición lluvia-sequía en un bosque de tierras bajas (Opler *y col.*, 1980). La asociación entre forma de vida y hábitat, donde el número de hierbas aumenta y el número de árboles decrece desde el bosque al área perturbada (López y Ramírez, 2004), revela que la alta proporción de especies en floración en el área perturbada durante el período lluvioso está asociada a la abundancia de especies herbáceas, las cuales están limitadas a florecer y fructificar durante el período seco por el efecto dramático que produce la sequía sobre los procesos vitales de plantas herbáceas.

El porcentaje de especies con flores durante la sequía y en la transición sequía-lluvia disminuyen desde el bosque hasta el área perturbada. La alta frecuencia de especies leñosas en el bosque y la alta proporción de especies herbáceas en el área perturbada (López y Ramírez, 2004) sugieren que la mayor proporción de especies leñosas floreciendo durante la sequía y en la transición sequía-lluvia responde principalmente a la capacidad de las especies leñosas a florecer durante la sequía. Trabajos previos indican que árboles, y arbustos tienden a florecer en o al final de la estación seca (Burger, 1974; Frankie *y col.*, 1974; Croat, 1975; Monasterio y Sarmiento, 1976; Opler *y col.*, 1980; Foster, 1982; Tugues, 1982; Sarmiento y Monasterio, 1983; Hiedeman, 1989; Guevara de Lampe *y col.*, 1992; Sun *y col.*, 1996; Williams *y col.*,

1999; Ramírez, 2002; Batalha y Martins, 2004). La capacidad de las especies leñosas a florecer durante el período seco puede ser explicada por la presencia de un extenso y profundo sistema radical que permite un mínimo de irrigación para los procesos fisiológicos. Alternativamente, la floración de especies leñosas en sequía puede estar condicionada por el estado en los niveles de agua que determinan la floración (Reich y Borchert, 1984) y/o procesos fisiológicos inducidos por la reducción de los niveles de agua en las plantas (Daubenmire, 1972; Bhat y Murali, 2001).

El porcentaje de especies con frutos inmaduros tiende a aumentar desde el bosque hasta el área perturbada durante el periodo de lluvia y en la transición lluvia-sequía. Sin embargo, el porcentaje de especies con frutos inmaduros es menor durante la sequía en el área perturbada. Estos resultados sugieren que el proceso de maduración de los frutos está condicionado por la disponibilidad de agua, lo cual es más notorio en el área perturbada, dominada por especies herbáceas, altamente sensibles a la presencia de agua. Por el contrario, el bosque, dominado por especies leñosas presenta un mayor número de especies fructificando.

El proceso de producción de frutos maduros o dispersión de semillas es independiente del tipo de hábitat. Sin embargo, destaca un ligero descenso en el porcentaje de especies desde el bosque hasta el área perturbada durante el período de sequía y el período lluvioso, y tiende a incrementar desde el bosque hasta el área perturbada en la transición lluvia-sequía. Estas variaciones pueden ser explicadas de acuerdo a la capacidad de reproducción de los árboles durante la sequía y a la adaptación de muchas de las diásporas de los árboles a la dispersión por el viento (Wikander, 1984; Morellato y Leitão-Filho, 1996; Ramírez, 2002), la cual es muy frecuente durante el período de sequía en bosques tropicales estacionales. Por el contrario, el ligero incremento en el porcentaje de especies dispersando sus semillas en la transición lluvia-sequía en el área perturbada puede deberse a la abundancia de especies herbáceas en esta área (López y Ramírez, 2004), las cuales tienden a fructificar a finales del período lluvioso y a que deben completar su crecimiento vegetativo antes de florecer y fructificar (Janzen, 1967). Además, muchas de las especies herbáceas presentan mecanismos de dispersión de diásporas variados, entre los cuales destacan la dispersión por el viento (M. López, datos no publicados).

En conclusión, el remanente de bosque deciduo secundario presenta una fenología reproductiva estacional, condicionada por la alternancia de períodos lluvioso y seco, lo cual se evidencia por una disminución del número de especies en estado reproductiva con la reducción de los niveles de precipitación. Cada forma de vida tiende a presentar patrones particulares fenológicos, aunque algunas pueden mostrar pautas

similares dependiendo de la similaridad entre estas. Los tres hábitats examinados mostraron dependencia con relación a la floración y la maduración de frutos, las cuales pueden ser explicadas por la dependencia entre formas de vida y hábitat.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a dos árbitros anónimos por sus comentarios y sugerencias. A M. Cuberos, W. Duran, O. Hokche y L. Rodriguez por la asistencia en el trabajo de campo. Este trabajo forma parte del proyecto de tesis doctoral del primer autor. A H. Briceño por su apoyo en el procesamiento de datos. A L. Cárdenas, L. Aristiguieta (†), A. Krapovickas, R. Liesner, R. S. Cowan (†), J. Steyermark (†), M. M. Arbo, L. Anderson, G. Morillo, C. Benitez, R. M. Harley, V. M. Badillo, R. Barneby, H. Moldenke (†), C. L. Cristóbal, F. Ayala, G. Pedralli, F. González, G. Davidse, G. Prance, G. Agostini (†), P. Berry, P. Ravena, B. Holst, M. J. Huft, D. F. Austin, G. L. Webster, M. Ramia, W. Meijer, T. Croat, S. Ferrucci, J. S. Miller, C. M. Taylor, F. Zuluaga, R. Kral, y G. C. Tucker por la identificación de las especies de plantas.

LITERATURA CITADA

- Batalha, M.A. y F.R. Martins. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (Central Brazil). *Australian J. Bot.* 52:149-161.
- Berry, P.E. y J. Steyermark. 1985. Flórlula de los bosques deciduos de Caracas. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*. Tomo 43, 120:157-211.
- Bhat, D.M. y K.S. Murali. 2001. Phenology of understorey species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India. *Curr. Sci.* 81:799-805.
- Colonnello, G. 1980. Composicion florística, fenológica y fisionomía del bosque El Pinar. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. 177 pp.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.* 60:147-170.
- Ewell, J.J., A. Madriz y J.A. Tosi, Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecologico. 2da. edición. M.A.C. FONIAP. Caracas.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. En: *The ecology of a tropical forest* (E.G. Leigh, A.S. Rand y D.M. Windsor, Eds.), Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C. Pp. 151-172.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y 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.
- Guevara De Lampe, M., Y. Bergeron, R. Mcneil y A. Leduc. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of Northeastern Venezuela. *Biotropica* 24:64-76.

- Gottsberger, G. y I. Silberbauer-Gottsberger. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado vegetation of Brazil. *Sond. Nat. v. Hamburg* 7:315-352.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- Joshi, V.C. y 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. y 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.
- López, M. y N. Ramírez. 2004. Composición florística y abundancia de las especies en un remanente de bosque deciduo secundario. *Acta Biol. Venez.* 24:29-71.
- Machado, I.C.S., L.M. Barros y E.V.S.B. Sampaio. 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29:57-68.
- Marco D.E. y S.A. Páez. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed in Dry Chaco forest (Argentina). *J. Arid. Env.* 52:1-16.
- Marques, C.M.M. y P.E.A.M. Oliveira. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga no Ilha de Mel, sul do Brasil. *Rev. Brasil Bot.* 27:713-723.
- Maruscuilo, L.A. y J.R. Levin. 1983. Multivariate statistics in the social sciences. Books/Cole, Monterrey, California.
- Monasterio, M. y 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. y H.F. Leitão-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28:180-191.
- Murali K, S. y R. Sukumar. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudamalai, southern India. *J. Ecol.* 82:759-767.
- Opler, P.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3:231-236.
- Opler, P.A., G.W. Gordon y G.W. Frankie. 1980. Comparative phenological studies of tree and shrub species in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167-188.
- Oliveira, P.E. 1998. Fenología e biologia reproductiva das espécies de Cerrado. En: *Cerrado, ambiente e flora*. (S.M. Sana y S.P. de Almeida, Eds.), Embrapa, Penaltina, DF, Brasil. Pp. 169-192.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Amer. J. Bot.* 89:836-842.
- Reich, P.B. y R. Borchert. 1984. Water stress and the phenology of tropical trees. *J. Ecol.* 72:245-263.
- Ruiz-Zapata, T. 1976. Estrategias reproductivas y aspectos fenológicos de árboles, arbustos, trepadoras y hemiparásitas en un bosque caducifolio secundario tropical. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. 148 pp.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. En: *Ecosystems of the world tropical savannas* (F. Bourliere, Ed.) Elsevier, Amsterdam. Pp. 79-108.
- Selwyn, M.A. y N. Parthasarathy. 2007. Fruiting phenology in a tropical dry evergreen foresto n the Coromandel Coast of India in relation to plant life-forms, physiognomic groups, dispersal modes, and climatic constraints. *Flora* 202:371-382.

- Shukla, R.P. Y P.S. Ramakrishnan. 1982. Phenology of trees in a subtropical humid forest in north-eastern India. *Vegetatio* 49:103-109.
- StatSoft, Inc. 2001. *Statistica for windows* (Computer program manual). Tulsa, OK. USA.
- Sun, C., B.A. Kaplin, K.A. Kristensen, V. Munyaligoga, J. Mvukiymwami, K. K. Kajondo y T.C. Moermond. 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. *Biotropica* 28:668-681.
- Tannus, J.L., M.A. Assis y 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). <http://www.biotaneotropica.org.br>.
- Tugues, J.L. 1982. Fenología de un bosque decíduo tropical situado en la región de Charallave, Edo. Miranda. Tesis Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Wikander, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decídua en Venezuela. *Biotropica* 16:276-283.
- Wright, S.J. y C.P. Van Schaik. 1994. Light and phenology of tropical trees. *Amer. Nat.* 143:192-199.

Anexo 1. Lista de especies registradas fenológicamente en el bosque decíduo secundario.

FAMILIA / Especie	Florac.	Fructif.	Dispers.
ACANTHACEAE			
<i>Brawaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	S	S	S
<i>Ruellia tuberosa</i> L.	LL	LL-S	LL-S
AGAVACEAE			
<i>Agave cocui</i> Trelease	S	S	S
AMARANTHACEAE			
<i>Amaranthus dubius</i> Mart.	LL	LL	LL
APIACEAE			
<i>Apium leptophyllum</i> (Pers.) F. Muell.	LL	LL	LL-S
APOCYNACEAE			
<i>Mandevilla subsagittata</i> (Ruiz & Pav.) Woodson	LL	S	S
ARACEAE			
<i>Philodendron scandens</i> K.Koch. & Sello	LL	LL	LL
ASCLEPIADACEAE			
<i>Cynanchum parviflorum</i> Sw.	LL	LL-S	LL-S
ASTERACEAE			
<i>Acmella debilis</i> (Kunth) Cass.	S	S-LL	S-LL
<i>Aldama dentata</i> La Llave & Lex.	LL-S	S	S
<i>Alloispermum caracasenum</i> (Kunth) H.Rob.	LL-S	S	S
<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Bidens pilosa</i> L.	LL-S	S	S
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King & H.Rob.	LL-S	LL-S	S
<i>Condylium iresinoides</i> (Kunth) R.M. King & H.Rob.	LL-S	S	S
<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H.Rob.	LL-S	LL-S	S
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	LL	LL-S	LL-S
<i>Emilia fosbergii</i> Nicolson	LL	LL-S	LL-S
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	LL	LL-S	LL-S
<i>Lagascea mollis</i> Cav.	LL	LL-S	LL-S
<i>Oyedaea verbesinoides</i> DC.	S	S	S
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Pluchea carolinensis</i> (Jacq.) Sweet	LL-S	LL-S	LL-S

<i>Porophyllum leiocarpum</i> (Urban) Rydb.	LL	LL-S	LL-S
<i>Tridax procumbens</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Trixis divaricata</i> (Kunth) Spreng.	LL	LL-S	LL-S
<i>Trixis inula</i> Crantz	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Verbesina caracasana</i> Rob. & Greenm.	S	S	S
<i>Vernonia gracilis</i> Kunth	LL	LL-S	LL-S
<i>Wedelia calycina</i> Rich. in Pers.	LL	LL-S	LL-S
<i>Youngia japonica</i> (L.) DC.	LL-S	LL-S	LL-S
BIGNONIACEAE			
<i>Anemopaegma karstenii</i> Bur. & Schum.	LL		
<i>Arrabidaea corallina</i> (Jacq.) Sandwith	LL		
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	LL-S	S	S
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) Nicholson	S	S	S
<i>Tabebuia roscea</i> (Bertoloni) A.P. De Candolle	S-LL	S-LL	LL
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	LL-S	LL-S	LL-S
BOMBACACEAE			
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	S	S	S
BORAGINACEAE			
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Cham.	S	S	S
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schultes	LL	LL	LL
<i>Cordia polycephala</i> (Lam.) I.M. Johnst.	LL	LL	LL
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	LL	LL	LL
<i>Heliotropium indicum</i> L.	LL	LL	LL
<i>Tournefortia volubilis</i> L.	LL	LL	LL
BRASSICACEAE			
<i>Lepidium virginicum</i> L.	LL	LL-S	LL-S
BROMELIACEAE			
<i>Tillandsia anceps</i> Loddiges	S	S	S
<i>Tillandsia balbisiana</i> Schl. f. in Roem. & Schl.	S	S	S
<i>Tillandsia flexuosa</i> Swartz	LL	S	S
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	LL-S	S	S
<i>Tillandsia utriculata</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Tillandsia variabilis</i> Schlecht	LL	LL-S	LL-S
BURSERACEAE			
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	S	S-LL	LL
CACTACEAE			
<i>Cereus hexagonus</i> (L.) Miller	LL	LL	LL
<i>Opuntia boldinghii</i> Br. et Rose	S-LL	LL	LL
CAESALPINIACEAE			
<i>Bauhinia aculeata</i> L.	S-LL	LL	LL
<i>Bauhinia glabra</i> Jacq.	S-LL	S-LL	LL
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) var. <i>pilosa</i> (Benth.) I. & B.	LL	LL	LL
<i>Senna oxyphylla</i> (Kunth) Irwin & Barneby	LL	LL-S	S
<i>Senna pallida</i> (Vahl) var. <i>bahamensis</i> Irwin & Barneby	LL	S	S
CAPPARIDACEAE			
<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	S-LL	LL	LL
<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	LL	LL	LL
CLUSIACEAE			
<i>Clusia minor</i> L.	LL-S	LL-S	LL-S
COMMELINACEAE			
<i>Commelina erecta</i> L.	LL	LL	LL
CONVOLVULACEAE			
<i>Convolvulus nodiflorus</i> Desv. in Lam.	LL-S	LL-S	S
<i>Evolvulus tenuis</i> Mart. ex Choisy spp. <i>longifolius</i> (Choisy) Ooststr.	LL	LL	LL
<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.	LL		
<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth	LL	LL-S	LL-S
<i>Ipomoea turbinata</i> Lag.	LL	LL-S	LL-S
<i>Ipomoea ochracea</i> (Lindl.) G. Don.	LL	LL-S	LL-S
<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urban	LL-S	S	S
<i>Turbina corymbosa</i> (L.) Raf.	LL	LL-S	S

CRASSULACEAE

<i>Kalanchoe daigremontiana</i> R.Hamet & H.Perr. de la Bath.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Kalanchoe pinnata</i> (Lam.) Persoon	LL	LL-S	LL-S

CUCURBITACEAE

<i>Ceratosanthes palmata</i> (L.) Urb.	S-LL	LL	LL
--	------	----	----

CYPERACEAE

<i>Cyperus alternifolius</i> L.	LL	LL	LL
---------------------------------	----	----	----

DIOSCOREACEAE

<i>Dioscoria trifoliata</i> Kunth	LL	S	S
-----------------------------------	----	---	---

ELAEOCARPACEAE

<i>Muntingia calabura</i> L.	LL-S	LL-S	LL-S
------------------------------	------	------	------

ERYTHROXYLACEAE

<i>Erythroxylum densum</i> Rusby	S-LL	LL	LL
----------------------------------	------	----	----

<i>Erythroxylum orinocense</i> Kunth	S-LL	LL	LL
--------------------------------------	------	----	----

<i>Erythroxylum oxycarpum</i> O. E. Schulz	S	S-LL	LL
--	---	------	----

EUPHORBIACEAE

<i>Acalypha alopecuroides</i> Jacq.	LL	LL	LL
-------------------------------------	----	----	----

<i>Acalypha setosa</i> Rich.	LL	LL	LL
------------------------------	----	----	----

<i>Adelia ricinella</i> L.	LL	LL	LL
----------------------------	----	----	----

<i>Chamaesyce hyssopifolia</i> (L.) Small	LL	LL	LL
---	----	----	----

<i>Croton bredemeyeri</i> Muell.-Arg.	LL	LL	LL
---------------------------------------	----	----	----

<i>Croton conduplicatus</i> Kunth	LL	LL-S	LL-S
-----------------------------------	----	------	------

<i>Croton fragilis</i> Kunth	LL	LL	LL
------------------------------	----	----	----

<i>Croton pungens</i> Jacq.	LL	LL	LL
-----------------------------	----	----	----

<i>Croton scaber</i> Willd.	LL	LL	LL
-----------------------------	----	----	----

<i>Dalechampia scandens</i> L.	LL	LL-S	LL-S
--------------------------------	----	------	------

<i>Euphorbia cyathophora</i> Murray	LL	LL	LL
-------------------------------------	----	----	----

<i>Euphorbia graminea</i> Jacq.	LL	LL	LL
---------------------------------	----	----	----

<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	LL	LL	LL
----------------------------------	----	----	----

<i>Euphorbia leucocephala</i> John P. Lhotsky	S	S	S-LL
---	---	---	------

<i>Hura crepitans</i> L.	S-LL	LL	S
--------------------------	------	----	---

<i>Phyllanthus niruri</i> L.	LL	LL	LL
------------------------------	----	----	----

<i>Ricinus communis</i> L.	LL	LL	LL-S
----------------------------	----	----	------

FABACEAE

<i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth.	LL	LL-S	S
---	----	------	---

<i>Centrosema virginianum</i> (L.) Benth	LL	LL-S	S
--	----	------	---

<i>Chaetocalyx scandens</i> (L.) Urban <i>var. scandens</i> (DC.) Rudd.	LL	LL	LL
---	----	----	----

<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin	LL-S	S	S
---	------	---	---

<i>Coursetia ferruginea</i> (Kunth) Lavin	S	S-LL	LL
---	---	------	----

<i>Crotalaria incana</i> L.	LL	LL-S	S
-----------------------------	----	------	---

<i>Crotalaria pumila</i> Ort.	LL	LL-S	S
-------------------------------	----	------	---

<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr. <i>Var. Barbata</i>	LL	LL-S	LL-S
--	----	------	------

<i>Desmodium affine</i> Schlttdl.	LL	LL	LL
-----------------------------------	----	----	----

<i>Desmodium incanum</i> DC.	LL	LL	LL
------------------------------	----	----	----

<i>Desmodium procumbens</i> (Mill.) Hitchc. <i>var. longipes</i> (Schindler)			
--	--	--	--

Schub.	LL	LL	LL
--------	----	----	----

<i>Dolichus lablab</i> L.	LL-S	LL-S	S
---------------------------	------	------	---

<i>Erythrina mitis</i> Jacq.	LL-S	S	S
------------------------------	------	---	---

<i>Galactia striata</i> (Jacq.) Urban	LL	LL-S	S
---------------------------------------	----	------	---

<i>Lonchocarpus fendleri</i> Benth.	S	S-LL	S-LL
-------------------------------------	---	------	------

<i>Machaerium acuminatum</i> Kunth	LL	S	S
------------------------------------	----	---	---

<i>Machaerium robiniaefolium</i> (DC.) Vogel	LL	S	S
--	----	---	---

<i>Machaerium tovarense</i> Pittier	LL	S	S
-------------------------------------	----	---	---

<i>Macroptilium atropurpureum</i> (DC.) Urban.	LL	LL-S	LL-S
--	----	------	------

<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	LL	S	S
---------------------------------	----	---	---

<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	S	S-LL	S-LL
--------------------------------------	---	------	------

<i>Platymiscium diadelphum</i> S.F.Blake	S	S-LL	S
--	---	------	---

<i>Terammus uncinatus</i> (L.) Swartz	S		
---------------------------------------	---	--	--

FLACOURTIACEAE

<i>Prokia flava</i> Karsten	LL	LL	LL
-----------------------------	----	----	----

LAMIACEAE

<i>Hyptis pectinata</i> (L.) Poit	LL	LL	LL
<i>Salvia coccinea</i> Buc' hoz ex Et Linger	LL	LL-S	LL-S
<i>Ocimum campechianum</i> Mill.	LL	LL	LL

LILIACEAE

<i>Hippeastrum solandriflorum</i> Herb.	LL	LL	LL
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	LL	LL	LL

LOGANIACEAE

<i>Spigelia anthelmia</i> L.	LL	LL	LL-S
------------------------------	----	----	------

LORANTHACEAE

<i>Phthirusa delicatula</i> C.T.Rizzini	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Phthirusa stelis</i> (L.) Kuijt	LL-S	LL-S	LL-S

MALPIGHIACEAE

<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cavanilles) Cuatrec.	LL-S	S	S
<i>Gaudichaudia albida</i> Cham. & Schl.	LL-S	LL-S	S
<i>Heteropteris alata</i> (Anderson) Anderson	LL-S	LL-S	S
<i>Heteropteris prunifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson	S	S	S
<i>Malpighia glabra</i> L.	LL	LL	LL

MALVACEAE

<i>Abutilon giganteum</i> (Jacq.) Sweet	LL-S	S	S
<i>Abutilon umbellatum</i> (L.) Sweet	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Gaya dominguensis</i> Urban.	LL	LL-S	LL-S
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	LL	LL-S	S
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	LL	LL-S	S
<i>Sida ciliaris</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Sida glutinosa</i> Commers. ex Cav.	LL	LL-S	S
<i>Sida spinosa</i> L.	LL-S	LL-S	S
<i>Sidastrum paniculatum</i> (L.) Fryx.	LL	LL	LL-S
<i>Wissadula contracta</i> (Lindl.) R.Fries	LL-S	S	S

MELASTOMATACEAE

<i>Miconia laevigata</i> (L.) DC.	LL	LL-S	LL-S
-----------------------------------	----	------	------

MELIACEAE

<i>Swietenia macrophylla</i> G. King.	S	S-LL	S
<i>Trichilia hirta</i> L.	LL	LL-S	S

MIMOSACEAE

<i>Acacia glomerosa</i> Benth.	S	S	S
<i>Acacia macracantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	LL	LL-S	LL-S
<i>Acacia paniculata</i> Willd.	LL	LL-S	S
<i>Calliandra glomerulata</i> H.Karst. var. <i>parvifolia</i>	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Calliandra riparia</i> Pittier	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) var. <i>vicentis</i>	LL	S	S
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	LL	LL-S	LL-S
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) De Wit.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Leucaena trichodes</i> (Jacq.) Benth.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Mimosa albida</i> Kunth var. <i>willdenowii</i> Poir (Rudd.)	LL	LL-S	LL-S
<i>Mimosa pudica</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Zapoteca caracasana</i> (Jacq.) H.Hern.	LL	LL	LL

MORACEAE

<i>Ficus obtusifolia</i> Kunth	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Sorocea sprucei</i> (Baillon) J.F.Macbride	S	S-LL	LL

MYRTACEAE

<i>Eugenia casearioides</i> (Kunth) DC.	LL	LL-S	S
<i>Eugenia mcvaughii</i> J.A.Steyerm. & T.Lasser	S-LL	LL	LL
<i>Psidium guajava</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Psidium guineense</i> Sw.	LL	LL	LL
<i>Psidium sartorianum</i> (O.Berg) Nied. in Engl. & Prantl.	LL	LL	LL

NYCTAGINACEAE

<i>Guapira ferruginea</i> (Klotzsch) Lundell	S-LL	LL	LL
<i>Mirabilis violaceae</i> (L.) Heimerl	LL	LL-S	S

OLACACEAE

<i>Ximenia americana</i> L.	S	LL	LL
-----------------------------	---	----	----

ORCHIDACEAE

<i>Beadlea lindleyana</i> (Link, Kl. & Otto) Garay & Dunsterv.	LL	S	S
<i>Cyrtopodium punctatum</i> (L.) Lindley	LL	LL-S	S
<i>Lophiaris carthagenensis</i> (Jacq.) Braem.	S-LL	S-LL	S
<i>Lophiaris lopezii</i> Romero & carnevali	S-LL	S-LL	S
<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindley) Lindley	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Oncidiuin nudum</i> Bateman	S	S	S
<i>Ponthieva racemosa</i> (Walter) C. Mohr.	S	S	S

OXALIDACEAE

<i>Oxalis barrelieri</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Oxalis corniculata</i> L.	LL	LL-S	LL-S
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	LL		

PASSIFLORACEAE

<i>Passiflora edulis</i> Sims	LL	LL	LL-S
<i>Passiflora suberosa</i> L.	LL	LL	LL

PHYTOLACACEAE

<i>Rivina humilis</i> L.	LL	LL	LL
<i>Trichostigma octandrum</i> (L.) H. Walter	S-LL	LL	LL

POACEAE

<i>Chloris barbata</i> (L.) Nash	LL	LL	LL
<i>Chloris virgata</i> Swartz	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Ichnananthus nemorosus</i> (Swartz) Doell	LL	LL	LL
<i>Lasiacis sorghoidea</i> (Hitch. & Chase) G. Davidse	LL	LL	LL
<i>Leersia ligularis</i> Trin.	LL	LL-S	LL-S
<i>Leptochloa domingensis</i> Trin.	LL	LL-S	LL-S
<i>Melinis minutiflora</i> Beauv.	LL	LL	LL
<i>Paspalum fimbriatum</i> Kunth	LL	LL-S	LL-S
<i>Paspalum molle</i> Poir.	LL	LL-S	LL-S
<i>Paspalum</i> sp.	LL	LL-S	LL-S
<i>Setaria setosa</i> (Sw.) Beauvois var. <i>leiophylla</i> (Nees) Kunth	LL	LL	LL
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br.	LL	LL-S	LL-S
<i>Urochloa fasciculata</i> (Sw.) R.D. Webster	LL	LL-S	LL-S

POLYGALACEAE

<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd.	LL-S	S	S
<i>Polygala caracasana</i> Kunth	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Securidaca scandens</i> Jacq.	LL-S	S	S

PORTULACACEAE

<i>Portulaca oleracea</i> L.	LL	LL	LL
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertner	LL	LL	LL

RHAMNACEAE

<i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urb.	LL	LL-S	S
<i>Zizyphus saeri</i> Pittier	S-LL	LL	LL

RUBIACEAE

<i>Borreria assurgens</i> (Ruiz & Pav.) Griseb.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Borreria laevis</i> (Lam.) Griseb.	LL-S	LL-S	LL-S
<i>Chiococca alba</i> (L.) A. Hitchcock	LL	LL	LL
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	LL	LL-S	S
<i>Diodia teres</i> Walt.	LL	LL	LL-S
<i>Guettarda roupalaefolia</i> Rusby	LL	LL	LL
<i>Randia dioica</i> H. Karst.	LL	LL	LL
<i>Rondeletia mollis</i> Blake & Steyerf.	LL-S	LL-S	S

RUTACEAE

<i>Zanthoxylum ciliatum</i> Engler	S	S-LL	LL
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Kunth	LL-S	LL-S	LL-S

SAPINDACEAE

<i>Melicoccus bijugatus</i> Jacq.	LL	LL	LL
<i>Paullinia fuscescens</i> Kunth	LL-S	S	S
<i>Serjania paniculata</i> Kunth	LL-S	LL-S	S
<i>Serjania rhombea</i> Radlk.	LL-S	LL-S	S
<i>Urvillea ulmacea</i> Kunth	LL-S	LL-S	S

SIMAROUBACEAE

Picramnia pentandra Sw. LL LL LL

SMILACACEAE

Smilax guianensis Vitm. LL LL LL

Smilax mexicana Griseb. LL

SOLANACEAE

Capsicum rhomboideum (Dunal) Kuntze LL LL LL

Cestrum alternifolium (Jacq.) O.E.Schulz S-LL S-LL LL

Nicotiana glauca Graham LL-S LL-S LL-S

Solanum gardneri Sendt. in Mart. S-LL S-LL LL

Solanum hazenii Britton LL-S LL-S LL-S

Solanum seaforthianum Andrews LL LL-S S

STERCULIACEAE

Byttneria aculeata (Jacq.) Jacq. LL

Guazuma ulmifolia Lam. S-LL LL S

Melochia caracasana Jacq. LL-S LL-S S

Melochia nodiflora Sw. S S-LL LL

TILIACEAE

Heliocarpus americanus L. S S S

Luehea speciosa Willd. LL-S S S

TURNERACEAE

Turnera scabra Millspaugh LL-S LL-S LL-S

ULMACEAE

Celtis iguanaea (Jacq.) Sarg. LL LL-S S

VERBENACEAE

Citharexylum subthyrsoideum Pittier LL LL LL

Lantana armata Schauer in DC. var. *velutina* Mold. LL-S LL-S LL-S

Lantana camara L. var. *moritziana* (Otto & Dietr.) López-Palacios LL LL LL

Lantana canescens Kunth LL LL-S LL-S

Lantana caracasana Turcz. LL LL-S LL-S

Stachytarpheta cayennensis (L.-C. Rich.) Vahl LL LL LL

VIOLACEAE

Hybanthus attenuatus (H. & B.) Schulze LL LL LL

VISCACEAE

Phoradendron mucronatum (DC.) Kr. & Urb. LL-S LL-S LL-S

Phoradendron quadrangulare (Kunth) Krug. & Urb. LL-S LL-S LL-S

Phoradendron tubulosum Urb. LL S S

VITACEAE

Cissus sicyoides L. LL LL LL

ZYGOPHYLLACEAE

Kallstroemia maxima (L.) Wight & Arn. LL LL LL

S = Período seco, LL = Período lluvioso, LL-S = transición lluvia-sequía, S-LL = transición sequía-lluvia.