

FENOLOGIA VEGETATIVA DE MONOCOTILEDONEAS DEL BOSQUE NUBLADO DE RANCHO GRANDE (PARQUE NACIONAL HENRI PITTIER, VENEZUELA)

VEGETATIVE PHENOLOGY OF MONOCOTYLEDONOUS IN THE CLOUD FOREST OF RANCHO GRANDE (HENRI PITTIER, NATIONAL PARK, VENEZUELA)

Alberto Seres y Nelson Ramírez

*Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología
Departamento de Botánica, Apartado 20513, Caracas, Venezuela*

RESUMEN

El presente trabajo evalúa las fenofases brotadura, hojas nuevas y hojas secas en 19 especies de monocotiledóneas del bosque nublado del Parque Nacional Henri Pittier, Edo. Aragua, Venezuela.

El porcentaje de especies que mensualmente se encuentran formando brotes nuevos está caracterizado por dos máximos similares de intensa actividad, en los cuales el 85% de las especies se encuentran en éste proceso. El primero coincide con el principio del período de lluvias y el segundo con el final. La aparición de hojas secas en las 19 especies es más o menos continua durante todo el año con el máximo en Diciembre y Enero (inicio de la estación seca) y, dos mínimos (Abril y Noviembre) que marcan respectivamente el inicio y el final del período de lluvias. El 95% de las especies de monocotiledóneas herbáceas forman hojas nuevas continuamente todo el año, llegando al 100% en el mes de Junio. La producción de hojas nuevas es un evento más o menos paralelo a la formación de hojas secas, mientras que la producción de brotes varía significativamente en relación a la formación de hojas nuevas y secas.

Los patrones de producción de hojas secas, nuevas y brotes son discutidos en relación a la distribución de las lluvias y otros parámetros ambientales del bosque nublado de Rancho Grande.

PALABRAS CLAVES: Fenofase, brotadura, Monocotiledoneas, bosque nublado, Venezuela

ABSTRACT

This research evaluates the vegetative phenology of shoot, new leaf and dry leaf production of 19 monocotyledonous species from the cloud forest of Henri Pittier National Park, Edo. Aragua, Venezuela. The proportion of species forming new shoots is characterized by two peaks in which 85% of the species are in this state. The first peak coincides with the beginning of the rainy season and the second peak at the end of the rainy season. The occurrence of dry leaves is more or less continuous throughout the year, with a peak in December and January (beginning of the dry season) and the lowest occurrence of dry leaves was observed in April and November which coincides with the beginning and the end of the rainy season. 95% of herbaceous species are forming new leaves throughout the year with a peak in June. New leaf

formation is parallel with dry leaf production whereas shoot appearance varies significantly in relation to new leaf and dry leaf formation.

The patterns of dry leaves, new leaves and shoot production are discussed in relation to the distribution of rainfall and other environmental parameters in the cloud forest of Rancho Grande.

KEY WORDS: Phenology, leaf production, Monocotyledonous, cloud forest, Venezuela

INTRODUCCION

Los estudios fenológicos han recibido particular atención en comunidades tropicales durante las últimas décadas (Frankie et al. 1974, Monasterio y Sarmiento 1976, Opler et al. 1980, Lieberman 1982). Aunque muchas de estas publicaciones incluyen las fenofases vegetativas, los detalles reproductivos han sido magnificados. El análisis fenológico de plantas herbáceas de bosques nublados no ha cobrado el valor que merece. Los estratos herbáceos de los bosques tropicales representan una sinusia de gran valor ecológico. De acuerdo a Huber (1986), el régimen pluviométrico ejerce un papel importante en la regulación de los procesos vitales en un gran número de especies arbóreas de los bosques nublados. Según este autor, el 25% de las especies arbóreas son deciduas, entre los arbustos no hay especies deciduas y la formación de hojas nuevas se efectúa durante todo el año. Sin embargo, estos informes son poco predictivos en lo relativo al comportamiento fenológico de especies herbáceas en bosques nublados. Es nuestro interés evaluar las fenofases vegetativas de monocotiledóneas de un bosque nublado, aspecto desconocido en éste grupo taxonómico y forma de vida.

AREA DE ESTUDIO

Este trabajo fué realizado en el Parque Nacional Henri Pittier, en los bosques adyacentes a la Estación Biológica de Rancho Grande (10°21'N - 67°41'O), Edo. Aragua. El parque se encuentra en la zona central de la Serranía del Norte de la Cordillera de la Costa, con un área de 107.800 ha. El área de estudio abarcó altitudes de 1.000 a 1.400 m y se realizó en las siguientes zonas: 1) camino de la toma de agua; 2) vía Pico Cumbre Rancho Grande hasta 1.400 m; 3) Paso Portachuelo y 4) vía Pico Periquito hasta 1.350 m.

El área de Rancho Grande se encuentra en la zona de vida de bosque húmedo premontano (bosque nublado), con un promedio de precipitación que oscila entre 2.000 y 4.000 mm anuales, y una temperatura media entre 18° y 24°C (Ewell et al. 1976). En los alrededores de la Estación Biológica la temperatura media anual teórica fué estimada en 20°C por Burgos (1961), con el método de De Fina y Sabella, y en 19,3°C por Huber (1986) con el método de Boussingault. Según registros de precipitación del MARNR (pluviógrafo sobre el techo de la Estación Biológica), la media anual para 4 años de estudio fué de 1.834 mm (1980 al 1983).

En el bosque nublado de Rancho Grande se observa una estacionalidad con un período seco corto a principios de año (Enero-Febrero-Marzo), aumentando la precipitación hasta su máximo en Agosto y Septiembre, y disminuye hacia finales de año. Hay que resaltar el hecho de que en los meses secos, aunque no hay una precipitación directa, la formación y presencia de neblinas y "lluvias ocultas" mantienen una alta humedad ambiental que permite la presencia de una flora especial característica y un aspecto de bosque siempre verde.

Estudios ecológicos recientes en el Parque Nacional Henri Pittier (Huber 1986), han demostrado la presencia de distintos tipos de bosques nublados: bosque nublado de transición, bosque nublado propiamente dicho y bosque nublado superior. Este trabajo abarca los dos primeros tipos de bosque nublado.

El bosque nublado de transición está constituido por tres estratos arbóreos y uno herbáceo-arbustivo entre los 0,5 y 3,0 m que forma una cobertura irregular y densa, en la que se encuentran especies de palmas y varios arbustos. Sin embargo, las hierbas altas son las que más caracterizan este estrato. Falta casi por completo el estrato herbáceo a nivel del suelo (Huber 1986). El bosque nublado propiamente dicho está formado por dos estratos arbóreos. Los estratos arbustivos y herbáceos son generalmente más densos que los del bosque nublado de transición.

METODOS

El estudio de la fenología fué realizado considerando los aspectos vegetativos en

forma cualitativa y cuantitativa en plantas principalmente herbáceas terrestres, trepadoras y epífitas (Tabla 1).

La producción de brotes fué considerada como la aparición y elongación de ramificaciones en especies rizomatosas (10 especies), formación de nuevos vástagos en una especie con pseudobulbos (Orchidaceae terrestre) y ramificación en una especie epífita (Bromeliaceae). Los cambios fenológicos de las estructuras vegetativas fueron registrados como a continuación se indica.

Se marcaron de 5 a 10 individuos por especie y las fenofases fueron cuantificadas mensualmente desde Septiembre 1981 hasta Diciembre 1984. Los registros de producción de brotes nuevos (retoños) fueron estimados en 12 especies y la formación de hojas nuevas en 19 especies. En ambos casos se utilizó el criterio de presencia o ausencia de dichas estructuras. La aparición de hojas secas fué estudiado para 19 especies. En este caso, las hojas secas fueron retiradas manualmente en el momento de la observación debido a que la mayoría de las especies de monocotiledóneas, bajo estudio, presentan hojas marcescentes. La presencia de hojas secas se cuantifica en tres grados de intensidad: poco (0,3), medio (0,6) y mucho (1,0), dependiendo de la cantidad (estimación subjetiva) de hojas acumuladas alrededor de la planta.

Los resultados fueron representados gráficamente en forma de promedios interanuales del % de individuos por especie y % de especie.

La prueba de Kolmogorov-Smirnov fué utilizada para detectar diferencias estadísticas entre las distribuciones mensuales de la formación de hojas secas,

FENOLOGIA VEGETATIVA DE MONOCOTILEDONEAS

TABLA 1. Hábitat y forma de vida de las especies estudiadas.

FAMILIA Especie	Tipo de bosque	Forma de vida
ARACEAE		
<i>Dieffenbachia seguine</i> (Jacq.)Schott	BNT-BN	hp-terrestre
<i>Xanthosoma undipes</i> (Koch)Koch	BNT-BN	hg-terrestre
BROMELIACEAE		
<i>Aechmea lasserii</i> L.B.Smith	BN	ha-epífita
<i>Pitcairnia altensteinii</i> (Lk., Kl. y Otto) Lem.	BNT	hp-terrestre
COMMELINACEAE		
<i>Campelia zanonii</i> (L.) H.B.K.	BNT-BN	hp-terrestre
CYCLANTHACEAE		
<i>Asplundia Fendleri</i> Harl.	BN	hg-terrestre
<i>Asplundia</i> aff. <i>Moritziana</i> (Kl.)Harl.	BNT-BN	hg-trepadora
<i>Evodianthus junifer</i> (Poit.)Lindm.	BNT-BN	hp-trepadora
CYPERACEAE		
<i>Scleria latifolia</i> Sw.	BNT	hp-terrestre
GRAMINEAE		
<i>Olyra latifolia</i> L.	BNT	hp-terrestre
<i>Pariana stenolemma</i> Tutin	BNT	hp-terrestre
MARANTACEAE		
<i>Maranta tonckat</i> Aubl.	BNT-BN	hp-terrestre
<i>Stromanthe jacquinii</i> (Roem. y Schult.) Kennedy y Nicols.	BNT	hp-terrestre
MUSACEAE		
<i>Heliconia acuminata</i> L.C. Richard	BNT	hp-terrestre
<i>Helioconia revoluta</i> (Griiggs) Standley	BNT-BN	hg-terrestre
ORCHIDACEAE		
<i>Govenia utriculata</i> (Sw.) Lindl.	BNT	hp-terrestre
PALMAE		
<i>Geonoma simplicifrons</i> Willd.	BNT-BN	palma enana
ZINGIBERACEAE		
<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	BNT-BN	hp-terrestre
<i>Renealmia nicolaioides</i> LOes	BN	hg-terrestre

BNT: bosque nublado de transición
BN: bosque nublado

hp: hierba pequeña
hg: hierba grande
ha: hierba arrosada

hojas nuevas y brotes así como también para comparar la distribución de las fenofases mencionadas con una distribución esperada. Para cuantificar si habían variaciones significativas en la distribución de la intensidad promedio a lo largo del año, se compararon los puntos más extremos en cada fenofase por medio de la prueba de student (t) para muestras con varianzas homogéneas (Sokal y Rohlf 1969).

RESULTADOS

Los patrones en la formación de nuevos brotes es variable entre las especies estudiadas. En *Govenia utriculata* y *Aechmea lasserii* está caracterizada por un período intenso corto que abarca de dos a tres meses (Fig. 1). *Costus spiralis*, *Scleria latifolia* y *Pitcairnia altensteinii* tienen dos períodos cortos y separados en el tiempo; los picos son marcados y ubicados generalmente a principios y finales de año (Fig. 1). En otras especies, la producción de nuevos brotes es aproximadamente continua durante casi todo el año, con un período de reposo de un mes (*Maranta tonckat*, *Stromanthe jacquinii* y *Renealmia nicolaioides*) o de dos a tres meses (*Olyra latifolia*, *Pariana stenolemma*, *Heliconia acuminata*). La producción de brotes puede ser continua como en *Heliconia revoluta*, con dos máximos ubicados a principio y mediados de año (Fig. 1).

El porcentaje de especies que mensualmente se encuentran formando brotes nuevos está caracterizada por dos máximos similares. El primer pico coincide con los meses de Abril, Mayo y Junio, y el segundo con Octubre, Noviembre, Diciembre y Enero (Fig. 2). Esta

distribución difiere significativamente de una distribución homogénea a lo largo del año ($D_{max} = 0,073 > D_{0,01} = 0,058$). Los máximos niveles de intensidad mensual de formación de brotes nuevos ocurren entre Mayo y Junio, aunque en Noviembre y Diciembre también se presenta un ligero incremento (Fig. 3). Existe una diferencia estadísticamente significativa ($P < 0,05$) entre la menor y la mayor intensidad promedio durante el año (Marzo y Mayo respectivamente). Evidentemente hay una correlación positiva entre el primer pico de especies produciendo brotes y la intensidad de las mismas. En contraste, durante Noviembre y Diciembre la intensidad en la producción de brotes es comparativamente menor.

Formación de hojas nuevas

Las características de producción de hojas nuevas en las monocotiledóneas estudiadas de Rancho Grande revelan cuatro patrones básicos: la formación de hojas ocurre en un período corto e intenso que abarca de dos a tres meses en *Govenia utriculata* (Fig. 1), la cual es una orquídea geófito que normalmente forma dos hojas paralelamente con la intensificación de las lluvias. Este mismo comportamiento fué observado en *Govenia fasciata*. En el segundo caso encontramos plantas herbáceas terrestres con un tamaño variable cuya aparición de hojas es continua durante todo el año, pero con altibajos muy marcados (*Dieffenbachia seguine*, *Geonoma simplicifrons*, *Asplundia fendleri*). En contraste, *Xanthosoma sundipes* tiene un leve período de reposo durante el mes de Mayo. Por otro lado, *Scleria latifolia*, *Evodianthus funifer* y *Heliconia acuminata* presentan un patrón similar al anterior pero, en éste caso, hay un máximo de cuatro

FENOLOGIA VEGETATIVA DE MONOCOTILEDONEAS

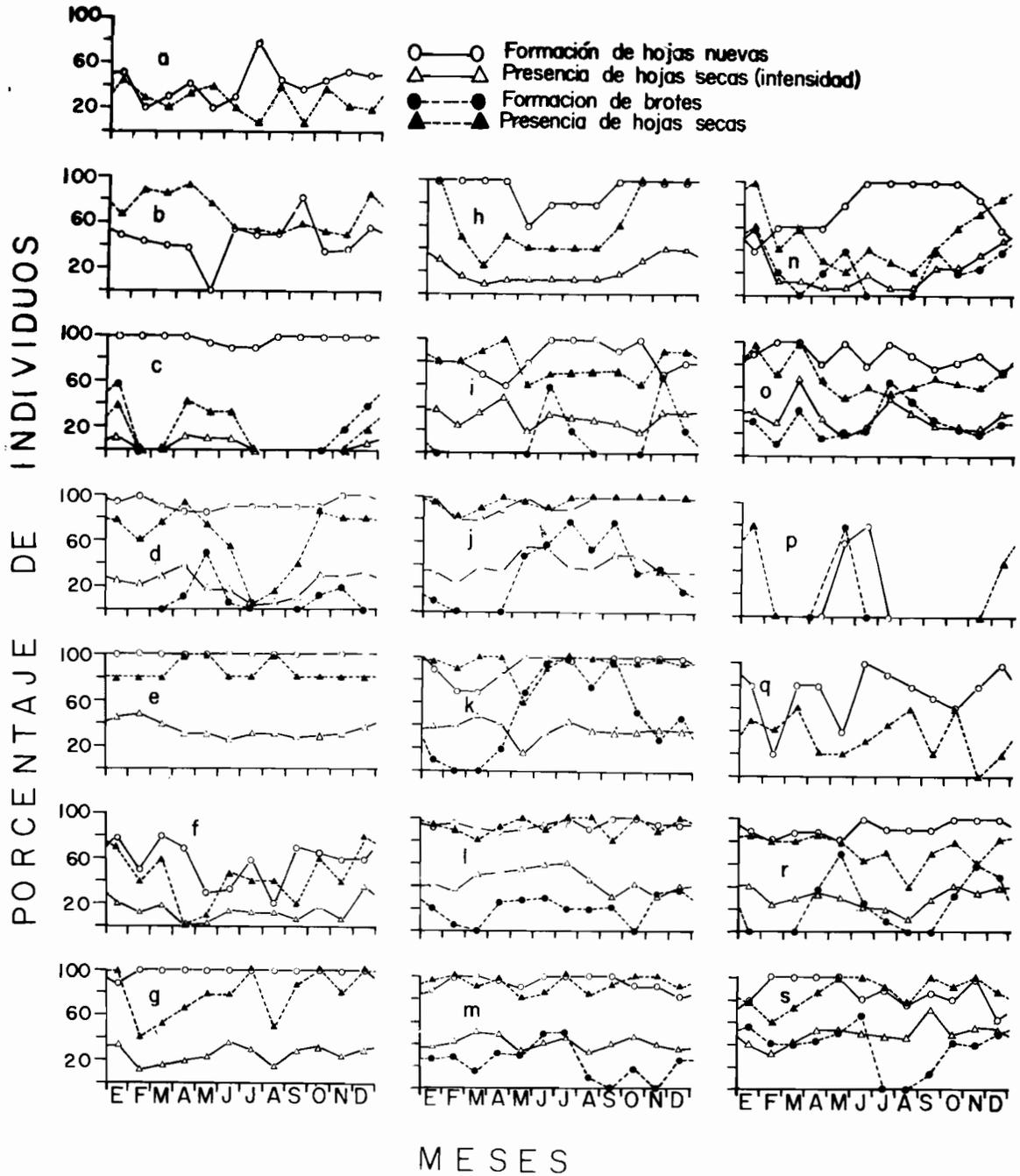


FIGURA 1. Caracterización de la fenología vegetativa expresada en promedios mensuales para 19 especies de monocotiledoneas del bosque nublado de Rancho Grande. a) *Dieffenbachia seguine*; b) *Xanthosoma undipes*; c) *Aechmea lasserii*; d) *Pitcairnia altensteinii*; e) *Campelia zanonía*; f) *Asplundia fendleri*; g) *Asplundia aff. moritziana*; h) *Evodianthus funifer*; i) *Scleria latifolia*; j) *Olyra latifolia*; k) *Pariana stenolemma*; l) *Maranta tonckat*; m) *Stromanthe jacquinii*; n) *Heliconia acuminata*; o) *Heliconia revoluta*; p) *Govenia revoluta*; q) *Geonoma simplicifrons*; r) *Costus spiralis*; s) *Renalmia nicolaioides*.

a ocho meses en la producción de hojas. El último patrón evidencia una máxima producción de hojas durante todo el año (Fig. 1), aunque pueden ocurrir algunas variaciones de poca importancia (*Pitcairnia altensteinii*, *Campelia zanonia*, *Pariana stenolemma*, *Olyra latifolia*, *Maranta tonckat*, *Stromanthe jacquini*, *Costus spiralis*, *Renealmia nicolaioides*, *Heliconia revoluta*, *Asplundia* aff. *moritziana*, *Aechmea lasserii*).

El porcentaje de especies formando hojas nuevas a nivel comunitario, evidencia un patrón de distribución continua ($D_{max} = 0,002 < D_{0,05} = 0,031$). No obstante, puede observarse un ligero incremento en Junio (Fig. 2). La intensidad en la formación de hojas nuevas es estable, aunque destaca una disminución en los meses relativamente secos (Febrero, Marzo y Abril, Fig. 3). No hay diferencias

estadísticamente significativas entre los puntos máximos y mínimos ($P < 0,10$).

Hojas secas

La aparición de hojas secas está caracterizada por uno o dos períodos cortos al año, de dos a tres meses en *Govenia utriculata* y *Aechmea lasserii*. En *Pitcairnia altensteinii*, *Geonoma simplicifrons* y *Asplundia fendleri* la producción de hojas secas ocurre durante casi todo el año, con uno o dos meses de pausa. En el resto de las especies las hojas secas se presentan durante todo el año en forma continua y regular (*Maranta tonckat*, *Stromanthe jacquini*, *Olyra latifolia*, *Pariana stenolemma* y *Campelia zanonia*) o muy irregular (*Xanthosoma undipes*, *Dieffenbachia seguine*, *Heliconia acuminata*, *Heliconia revoluta*, *Scleria*

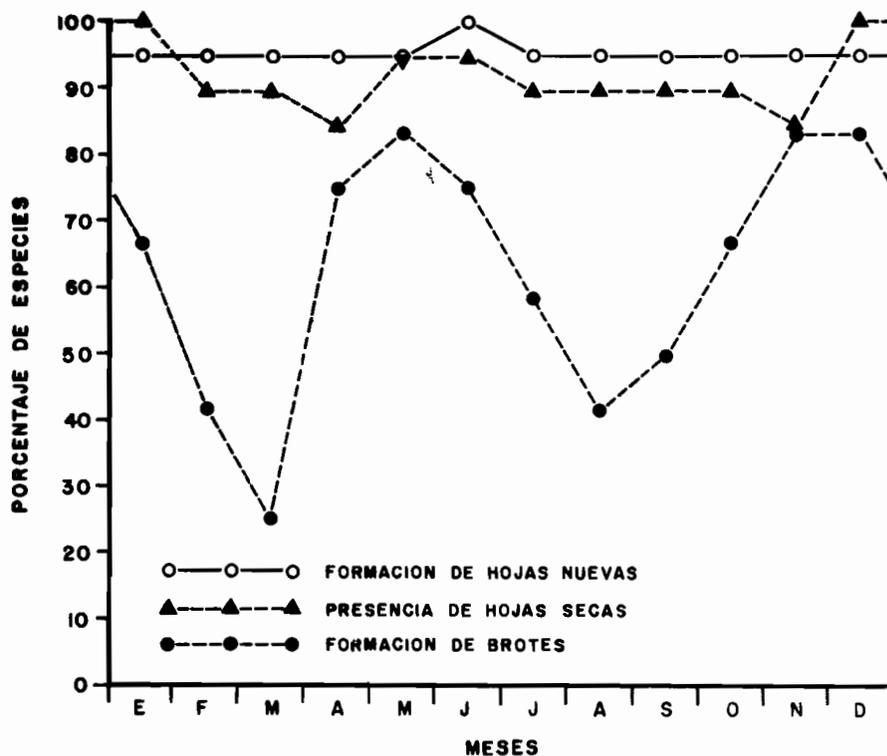


FIGURA 2. Caracterización fenológica a nivel comunitario, expresado en porcentaje de especies produciendo brotes, hojas nuevas y hojas secas.

FENOLOGIA VEGETATIVA DE MONOCOTILEDONEAS

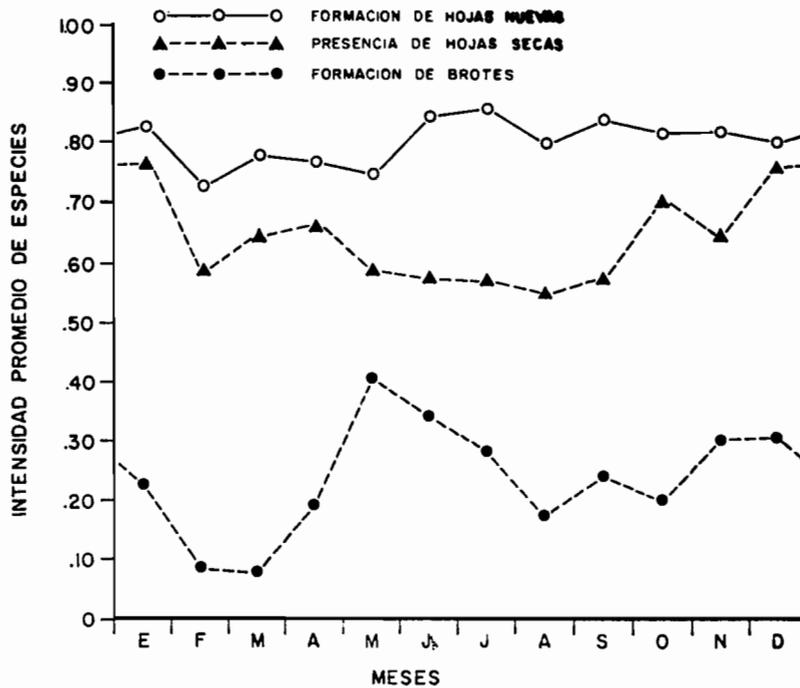


FIGURA 3. Caracterización fenológica a nivel comunitario expresado como la intensidad promedio de especies formando brotes, hojas nuevas y hojas secas.

latifolia, *Evodianthus funifer*, *Asplundia aff moritziana*, *Renealmia nicolaioides* y *Costus spiralis*) (Fig. 1).

El porcentaje de especies con hojas secas llega a su máximo en los meses de Diciembre y Enero, disminuyendo progresivamente en Febrero, Marzo y Abril, con un ligero aumento y estabilización en los meses subsiguientes (Fig. 2). Esta distribución no difiere de la distribución esperada ($D_{max.} = 0,005 < D_{0,05} = 0,031$). La intensidad presenta aproximadamente el mismo patrón, con un máximo en Diciembre y Enero y posteriormente se observan oscilaciones entre Febrero y Abril (Fig. 3), lo cual permite cuantificar una diferencia significativa entre los valores máximos y mínimos ($P < 0,025$).

La comparación entre las distribuciones en la formación de brotes, hojas nuevas

y hojas secas, permite destacar que no hay diferencias significativas entre la formación de hojas nuevas y hojas secas a lo largo del año ($P < 0,99$). En contraste, la formación de brotes difiere significativamente de la formación de hojas nuevas y de hojas secas ($P < 0,01$).

DISCUSION

La formación de brotes epigeos es un fenómeno bien diferenciable en la fenología de las especies estudiadas. La aparición de éstos brotes, que en su mayoría darán origen a pseudotallos foliares, marcan el inicio del ciclo de duración variable que culmina con la formación de estructuras vegetativas y reproductivas.

Los niveles de asincronía intraespecífica y la producción de varios brotes por

individuo son posibles factores que pueden determinar la duración e intensidad del período de formación de brotes. Especies con períodos largos como *Maranta tonckat* y *Stromanthe jacquinii* producen pocos brotes por individuo y en forma asincrónica, mientras que *Pariana stenolemma* y *Olyra latifolia* producen un mayor número de brotes durante el año de manera más sincronizada. Especies con período cortos y sincronizados generalmente producen un solo brote por individuo, como *Govenia utriculata* y *Pitcairnia altensteinii* o varios simultáneamente como *Scleria latifolia*.

A nivel comunitario esta actividad muestra un patrón estacional con dos períodos en el año de intensa actividad en las cuales casi el 85% de las especies se encuentran formando brotes. El primer pico se encuentra a mediados de año y está asociado con el incremento de las lluvias en el mes de Abril cuando se inicia la estación húmeda del año. El segundo pico ocurre a finales de año, período relativamente más seco, que marca el final de la estación de lluvias. Además, existe una disminución de la actividad en el mes de Marzo que coincide con el mínimo de precipitación anual y otro en el mes de Agosto con el máximo promedio de precipitación anual registrados en los últimos cinco años.

El aumento de la humedad influye invariablemente sobre el primer pico de actividad. Sin embargo, el segundo pico ubicado a finales de año y la baja de actividad observada entre Julio y Septiembre, son inversamente proporcionales con los niveles de lluvias, por lo que otros u otros factores determinan este patrón. Probablemente la disminución

o interrupción de la actividad se debe a que muchas de las especies tienen sus períodos reproductivos durante esta etapa, dirigiendo los recursos disponibles hacia la producción de flores, frutos y semillas (Seres y Ramírez datos no publicados). A medida que los procesos reproductivos disminuyen hacia finales de año, se vuelve a incrementar la brotación. A pesar de que se registra el mismo porcentaje de especies que en el primer pico, la intensidad es menor debido posiblemente a la disminución de recursos energéticos utilizados en las recientes actividades reproductivas y, a las crecientes limitaciones hídricas que se observan hacia finales y principios de año.

La formación de hojas nuevas en mayor o menor grado se puede considerar como un proceso continuo durante todo el año en la mayoría de la 19 especies incluidas en el estudio, con excepción de *Govenia utriculata* (Orchidaceae). Especies como *Heliconia acuminata* y en menor grado *Xanthosoma undipes* y *Dieffenbachia seguine* muestran cierta estacionalidad, aumentando la producción en la época húmeda del año. Este mismo patrón fué observado en *Dieffenbachia oerstedii* en bosques húmedos de Costa Rica (Valerio 1983).

Trabajos detallados sobre la producción de hojas en especies de hierbas monocotiledóneas en bosques nublados tropicales son prácticamente inexistentes. Los pocos que tratan sobre hierbas, arbustos y árboles pequeños de sotobosque evidencian un comportamiento similar al encontrado en éste estudio. Opler et al. (1980), encontraron que la producción de hojas nuevas en arbustos y árboles pequeños siempreverdes es relativamente

constante, uniforme y a una baja tasa durante todo el año en un bosque pluvial tropical de tierras bajas en Costa Rica.

El 95% de las 19 especies de monocotiledóneas herbáceas se encuentran formando hojas nuevas en forma continua durante todo el año, excepto en Junio donde alcanza el 100%, siendo la intensidad de formación levemente mayor en el período húmedo del año. Aparentemente, la estacionalidad poco marcada del bosque húmedo de Rancho Grande no afecta directamente la formación de hojas en hierbas, por lo tanto se podría considerar como eventos casi independientes de los factores ambientales. En contraste, éste fenómeno es básicamente estacional en muchos árboles y arbustos de otros ambientes, con pocas especies de producción continua de hojas (Frankie et al. 1974, Opler et al. 1980, Shukla y Ramakrishnan 1982).

En muchas de las especies herbáceas estudiadas, la aparición de hojas secas se percibe claramente como un evento paralelo a la formación de hojas nuevas e implica un proceso simultáneo con una tasa de renovación lenta y constante durante todo el año, de forma tal que las hojas viejas y secas son reemplazadas progresivamente por nuevas. El nivel de formación de las hojas nuevas es generalmente mayor al de hojas secas. Sin embargo, en especies como *Heliconia acuminata*, *Xanthosoma undipes*, *Pariana stenolemma* y *Scleria latifolia* aumenta la proporción de hojas secas con respecto a las nuevas durante los meses de menor precipitación. En el caso especial de *Govenia utriculata*, la planta pierde sus dos únicas hojas al principio del período seco, entrando en estado de latencia hasta el siguiente período de lluvias.

A nivel comunitario la formación de hojas secas, al igual que el de las hojas nuevas, puede considerarse como un proceso continuo durante todo el año. Los reportes de Valerio (1983) en *Dieffenbachia oerstedii* y los de Opler et al. (1980) en arbustos y árboles pequeños, confirman ésta misma observación con especies de sotobosque. Los aumentos observados, tanto en el porcentaje de especies como en la intensidad a finales y principios de año, probablemente se debe a la naturaleza herbácea de éstas especies que reaccionan a la disminución de las precipitaciones en este período del año.

La mayoría de los trabajos sobre la formación de hojas secas se refieren a la caída de hojas en árboles y arbustos deciduos en distintos ambientes tropicales. Esto ocurre principalmente durante la estación seca del año, en el que un porcentaje alto de especies pierden todas sus hojas entrando en estado de latencia hasta el siguiente período de lluvias (Frankie et al. 1974, Monasterio y Sarmiento 1976, Opler et al. 1980, Lieberman 1982, Shukla y Ramakrishnan 1982). En contraste y con la excepción de *Govenia utriculata*, ninguna de las especies estudiadas quedan completamente desprovistas de sus hojas, por lo que se pueden considerar plantas siempreverdes.

Frankie et al. (1974) encontraron que en un bosque húmedo tropical de Costa Rica, la caída de hojas es mucho más intensa en los árboles del docel que en los del sotobosque. Lieberman (1982), en un bosque seco tropical en Ghana, Africa, obtuvo una relación significativa entre el hábitat y la pérdida de hojas, siendo el porcentaje de especies deciduas muchos menor en el bosque (incluyendo árboles, arbustos y hierbas) que en las zonas más

expuestas de la sabana-matorral. En los niveles del sotobosque se podrían esperar un mayor número de especies siempreverdes herbáceas y arbustivas, y una continuidad en los procesos de renovación foliar, que no sólo está de acuerdo con los resultados obtenidos, sino que se acentúan aún más en lugares cuyas condiciones ambientales permanecen relativamente constantes (bosques húmedos y nublados). El desarrollo de plantas geófitas en bosques húmedos y la presencia de esta estrategia podría indicar que por lo menos a nivel de hojarasca, hay un déficit hídrico considerable en los meses relativamente secos del año cuando entran en período de latencia, al igual que lo hacen también las plantas geófitas en otros ecosistemas de otras latitudes (Monasterio y Sarmiento 1976, Jackson and Bliss 1984).

Relacionando las tres fenofases estudiadas se observa que la producción de brotes es un evento independiente a la formación de hojas nuevas y hojas secas. Esto sugiere que la presencia de hojas secas podría estar inducida por la formación de hojas nuevas y que la formación de nuevos brotes no promueve una inmediata expansión foliar (producción de hojas nuevas) ni la formación de hojas secas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración prestada en la identificación de especímenes botánicos a J. Steyermark, G. Harling y G. Carnevali. Al profesor L. Bulla por sus valiosas sugerencias en el análisis estadístico. A C. Gil por los gráficos de la Figura 1. A M. Montilla por el trabajo de mecanografía. A Monytor C.A. por facilitar el uso de su computadora

y al MARNR por los datos de precipitación.

REFERENCIAS

- Ewel, J.J., A. Madriz, y J.A. Tosi. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Crfa, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Editorial Sucre, Caracas.
- Frankie, G.W., H.G. Baker, and P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Huber, O. (Ed.). 1986. La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal. Editorial Arte, Caracas.
- Jackson, L.E., and L.C. Bliss. 1984. Phenology and water relations of three plant life forms in a dry tree-line meadow. *Ecology* 65: 1302-1314.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791-806.
- Monasterio, M., y G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- Montaldo, P.B. 1966. Principios ecológicos en la determinación de unidades básicas y su aplicación para el Estado Aragua, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía de la UCV, Maracay, Alcance* N°10.
- Opler, P.A., G.W. Frankie and, H.G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- Shukla, R.P. y P.S. Ramakrishnan. 1982. Phenology of trees in a sub-tropical humid forest in north-eastern India. *Vegetatio* 49: 103-109.
- Sokal, R.R. and J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- Valerio, C.E. 1983. Fenología y eficiencia reproductiva de *Dieffenbachia oerstedii* Schott (Monocotyledonae: Araceae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 31: 263-267.