

# ASPECTOS FENOLOGICOS DE LA VEGETACION HERBACEA DE LOS PALMARES DE *COPERNICIA ALBA* DEL CHACO BOREAL, PARAGUAY

(\*) Ma. Fátima Mereles H.

## *Resúmen*

*El estudio fenológico de las herbáceas que se desarrollan en los palmares de Copernicia alba consistió en las observaciones de los periodos de floración y fructificación de 177 especies. La mayor parte de ellas presenta periodos de floración regulares pero una parte de ellas presenta también periodos irregulares de floración. Se observó los tipos de frutos y su dispersión.*

## *Abstract*

*A phenological study of the herbaceous plants which grow in the Copernicia alba alm groves was performed by the observation of both the flowering and the fruit bearing periods of 177 species. Most of them showed regular flowering periods although a small number of species were detected to have irregular flowering period. Their types of fruits as well as the dispersion there of were also observed.*

## INTRODUCCION

Los palmares constituyen formaciones muy densas conformadas por un solo estrato superior monoespecífico de *Copernicia alba*, (Foto 1); ocupan una parte importante del mosaico de vegetación bosque-sabana palmares que se desarrolla en el Chaco boreal, en el litoral del río Paraguay y en la mesopotamia de este último con el río Pilcomayo, al sur del territorio.

Su vegetación herbácea es variada y la naturaleza de la misma está dada por los diferentes ambientes en los que se desarrollan; así, la mayor parte la constituyen una vegetación de tipo palustre, es decir que soporta inundaciones periódicas, otra es netamente acuática y otra es terrestre, acorde con la geomorfología sobre la que se encuentran los palmares.

Contrariamente a lo desarrollado en el estrato superior, es decir con

---

(\*): Parte del trabajo de Tesis Doctoral realizado conjuntamente con el Dpto. de Botánica de la Facultad de Ciencias Químicas, UNA, el Conservatorio y Jardín Botánico de Ginebra y la Facultad de Ciencias de la Universidad de Ginebra, Suiza.

*Copernicia alba*, su vegetación herbácea es muy diversa y si bien se han notado periodos en los que estas hierbas florecen en mayor cantidad, también debe destacarse que las flores aparecen en forma ininterrumpida a lo largo de todo el año, hecho que motivó el presente estudio.

La existencia de los ritmos periódicos de reproducción ya ha sido analizado por diversos autores como RICHARDS (1952), JANZEN (1976) y LONGMAN & JENIK (1974); los estudios realizados demuestran además que estos ritmos no pueden ser atribuidos únicamente a factores endógenos sino también a cambios producidos en el ambiente en el cual se desarrolla la planta, DAUBENMIRE (1972), BORCHET (1973) y REICH & BORCHET (1984), agregando que son estos factores los que regularizan con el tiempo el ritmo interno y determinan las épocas de reproducción.

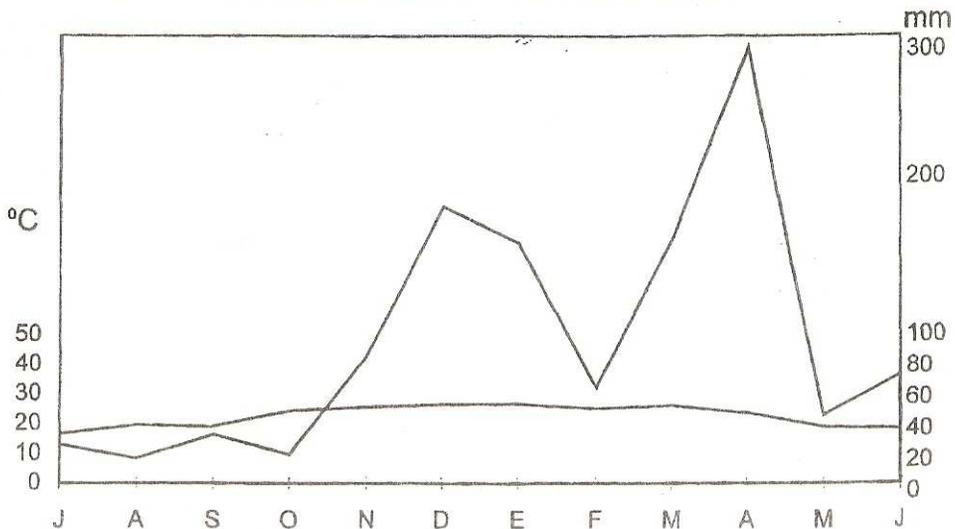
Otros factores como los agentes polinizadores fue resaltado por varios autores en los que RATHCKE & LACEY (1985) fueron los que padronizaron el comportamiento fenológico de muchas especies en los trópicos.

En Paraguay, estudios fenológicos fueron realizados por STUTZ (1986) y MERELES & DEGEN (1993), con lo cual se aportan algunas informaciones sobre la biología de las especies en la región del Alto Paraná y el Chaco boreal; la continuidad de los estudios fenológicos en este territorio se considera importante teniendo en cuenta la existencia de condiciones climáticas extremas en el mismo.

## CLIMA

Las isoyetas en el sitio de trabajo, registran una media anual entre 900-1300 mm, siendo los meses de mayor precipitación los estivales; la temperatura media anual es de 23- 24 °C.; los vientos más frecuentes son los del norte, siendo este un factor preponderante en la dispersión de los frutos en un área cuasi desprotegida como lo es la planicie chaqueña, (Fig. 1).

**Fig. 1:** Climatograma para el area de Pozo Colorado indicando su balance hidrico



## METODO

La localidad de estudio se encuentra en la Estancia Santa María del Doce, Retiro San Juan, Fundación La Piedad, 24°56'S, 57°40'W, Departamento de Presidente Hayes; el trabajo se ha fundado básicamente en observaciones de campo durante un año, tratando de cubrir tanto las diferencias de temperatura como las épocas de lluvia y sequía; para la complementación de algunos datos se ha utilizado material de herbario proveniente de la misma región, así como la información bibliográfica disponible.

## RESULTADOS

Se han contabilizado los datos fenológicos (floración y fructificación) de 177 especies, pertenecientes a 46 familias, agrupadas según sus hábitos de vida y por orden alfabético de géneros. A continuación se mencionan a las herbáceas que habitan en los palmares, según sus hábitos de vida (**Tabla 1**), sus características fenológicas, (**Cuadro 1**) y los tipos de frutos de las especies (**Cuadro 2**).

Las herbáceas de los palmares y sus hábitos de vida (**Tabla 1**).

### 1. Especies de hábitos acuáticos

#### 1.a Acuáticas flotantes

### **Amaranthaceae**

***Alternanthera ficoidea*, *A. philoxeroides***, hierbas que flotan libremente en aguas lénticas o semi lólicas; estoloníferas.

### **Apiaceae**

***Hydrocotyle ranunculoides***, hierba que flota libremente en aguas lénticas y poco profundas.

### **Araceae**

***Pistia stratiotes***, flotante en aguas poco profundas y lénticas; estolonífera. CROAT & MOUNT (1988), la mencionan a "orillas de riachuelo"; estos muchas veces permanecen sin agua a los que la hierba responde posándose simplemente en el lodo por un periodo muy corto de tiempo.

### **Compositae**

***Enhydra anagallis*, *Pacourina edulis***, hierbas que flotan en aguas lénticas; *P. edulis* puede soportar periodos de sequía en donde se posa sobre el lodo de la costa.

### **Leguminosae**

***Neptunia pubescens*, *N. prostrata***, hierbas estoloníferas que crecen en aguas lénticas.

### **Limnocharitaceae**

***Hydrocleys nymphoides*, *Limnocharis flava***, flotante en aguas lénticas o semi lénticas, poco profundas, nunca en aguas lólicas; HAYNES & HOLM-NIELSEN (1998) la mencionan también para los ríos y arroyos de poca profundidad.

### **Poaceae**

***Hymenachne amplexicaulis*, *Leersia hexandra*, *Luziola peruviana*, *Panicum prionitis*, *Paspalum repens***, hierbas estoloníferas y que se desarrollan en aguas lénticas; ZULOAGA & al. (1994) mencionan que *H. amplexicaulis* florece desde setiembre a junio; la misma especie, al igual que *P. repens* constituyen a veces los primeros estadíos de los embalsados (MERELES, 1998).

### **Polygonaceae**

***Polygonum acuminatum*, *P. hidropiperoides***, hierbas estoloníferas que flotan en aguas lénticas y lólicas, constituyendo pequeños embalsados.

## Pontederiaceae

*Eichhornia azurea*, *E. crassipes*, *Pontederia rotundifolia*, *Heteranthera limosa*, *H. reniformis*, hierbas estoloníferas que flotan libremente en aguas lénticas y semi-lóticas; si bien HORN (1987) menciona que *E. crassipes* habita en río, lo es en donde la corriente es muy poca o nula.

### 1. b. Acuáticas semisumergidas

## Alismataceae

*Echinodorus grandiflorus*, *E. longipetalus*, *E. longiscapus*, *Sagittaria montevideensis*, hierbas que crecen enraizadas en pantanos con agua permanente.

## Cannaceae

*Canna coccinea*, *C. glauca*, hierbas que habitan enraizadas en canaletas inundadas con agua permanente.

## Compositae

*Gymnocoronis spilanthoides*, hierba acuática enraizada; CABRE-RA et al. (1996) mencionan que esta especie florece desde la primavera.

## Cyperaceae

*Cyperus giganteus*, *C. lanceolatus*, *C. surinamensis*, *Eleocharis contracta*, *E. cylindrica*, *E. elegans*, *E. nodulosa*, *E. occidentalis*, *Lipocarpa sellowiana*, *Rhynchospora corymbosa*, *Rh. globosa*, *Rh. tenuis*, *Scirpus californicus*, *Sc. cubensis* var. *paraguayensis*; la mayor parte de ellas son rizomatozas y se hallan enraizadas en aguas estancadas y riberas de cursos pero siempre con agua presente, a excepción de *Sc. cubensis* var. *paraguayensis* que es una especie epífita sobre la vegetación acuática, TUR (1965).

## Euphorbiaceae

*Caperonia palustris*, hierba enraizada en aguas estancadas y poco profundas.

## Hydrophyllaceae

*Hydrolea elatior*, *H. spinosa* spp. *paraguayensis*, hierbas que crecen en aguas poco profundas.

## Juncaceae

*Juncus densiflorus*, hierba rizomatoza que crece en aguas poco profundas.

## Leguminosae

*Aeschynomene falcata*, *A. denticulata*, *A. sensitiva*, *Discolobium paraguariense*, *D. pulchellum*, *Senna pendula* var. *paludicola*, *Sesbania virgata*, hierbas enraizadas que habitan con agua permanente, por lo menos unos 10 cm de la superficie del suelo.

## Malvaceae

*Hibiscus striatus*, hierba que crece en canaletas inundadas, riberas de cursos de agua y estanques poco profundos.

## Maranthaceae

*Thalia geniculata*, *Th. multiflora*, hierbas que crecen en canaletas inundadas, a veces con más de 1 m de agua; en el Chaco, las poblaciones de *Th. multiflora* son mucho menores que las de *Th. geniculata* (MERELES & al., 1992).

## Menyanthaceae

*Nymphoides humboldtianum*, *N. verrucosa*, hierbas enraizadas en el fondo con las hojas emergentes y flotantes; para *N. verrucosa* se trata de la primera colección para la región Occidental, cfr. MERELES & DEGEN (1993).

## Onagraceae

*Ludwigia hexapetala*, *L. peploides*, ambas son estoloníferas y habitan en aguas lénticas.

## Polygonaceae

*Polygonum punctatum*, hierba de riberas inundadas, lagunas y otras formas de aguas lénticas.

## Pontederiaceae

*Pontederia cordata* var. *cordata*, *P. subovata*, hierbas que se hallan enraizadas en el lodo del fondo.

## Sterculiaceae

*Byttneria filipes*, hierba arbustiva enraizada que crece con agua permanente y poco profunda.

## Thyphaceae

*Typha domingensis*, *T. latifolia*, hierbas que crecen en canaletas

inundadas a veces con más de 1 m de agua, siendo *T. latifolia* escasa para la región chaqueña, cfr. DEGEN & MERELES (1999).

### **Xyridaceae**

*Xyris jupicai*, hierba enraizada en aguas lénticas, poco profundas.

### **1.c Acuáticas sumergidas**

### **Haloragaceae**

*Myriophyllum aquaticum*, hierba sumergida con las flores emergentes; MERELES & DEGEN (1993) mencionan que también emergen las hojas superiores.

### **Lentibulariaceae**

### **Mayacaceae**

*Mayaca fluviatilis*, *M. sellowiana*, hierbas acuáticas sumergidas con las flores emergentes; MERELES (1989) menciona que puede soportar periodos de aguas bajas en los que ambas especies se enraizan en el lodo.

*Utricularia foliosa*, hierba inmersa de flores emergentes.

## **2. Especies de hábitos palustres**

### **Acanthaceae**

*Ruellia coerulea*, hierba que soporta inundaciones periódicas.

### **Amaranthaceae**

*Pfaffia glomerata*, con hábitos idénticos a la especie anterior.

### **Apiaceae**

*Eryngium ebracteatum*, *E. elegans*, hierbas que crecen en sitios húmedos y borde de esteros y pantanos.

### **Apocynaceae**

*Rhabdadenia ragonesei*, especie helófito, habitando también en esteros, pantanos y pajonales húmedos, sobre la vegetación acuática y palustre; *Thevetia bicornuta*, hierba que habita en sitios inundables temporalmente aunque EZCURRA & al. (1992) mencionan además que crecen en sitios secos.

### **Begoniaceae**

*Begonia cucullata* var. *cucullata*, hierba que soporta inundaciones

periódicas y se adapta fácilmente a suelos húmedos como a secos.

#### Commelinaceae

*Commelina diffusa*, *C. erecta*, *C. platiphylla*, hierbas que puede indistintamente crecer y desarrollarse en suelos húmedos o secos.

#### Compositae

*Baccharis medullosa*, *B. notoserigila*, *Eclipta prostrata*, *Erechthite hieracifolia* var. *caicalioides*, *Eupatorium candolleanum*, *Melanther latifolia*, hierbas que soportan inundaciones periódicas; *Mikani cordifolia*, enredadera palustre, considerada por algunos como malez de sitios húmedos, (CABRERA, HOLMES & Mc DANIEL, 1996); las siguientes son todas hierbas que soportan también inundaciones periódicas: *Pacourina edulis*, *Parthenium hysterophorus*, *Pectis odorata*, *Plagiocheilus tanacetoides*, *Pluchea sagittalis*, *Pterocaulo alopecuroides*, según CABRERA & FREIRE (1998), florece también en agosto; *Pterocaulon purpurascens*, florece también en agosto, octubre y mayo; *Vernonia incana*, *V. rubricaulis*, florecen en diciembre y enero respectivamente.

#### Convolvulaceae

*Ipomoea carnea* spp *fistulosa*, *I. chiliantha*, *Jacquemonti rusbyana*, hierbas, la primera puede permanecer en el agua temporalmente y las dos últimas se apoyan sobre la vegetación acuática y palustre.

#### Cyperaceae

*Bulbostylis capillaris*, *B. capillaris* var. *elator*, *Cyperu cayennensis*, *C. corymbosus*, *C. diffusus*, *C. entrerrianus*, *C. odoratus*, *C. prolixus*, *C. sesquiflorus*, *Fimbristylis complanata*, hierbas que soportan inundaciones periódicas.

#### Lamiaceae

*Hyptis mutabilis*, hierba que soporta inundaciones periódicas.

#### Leguminosae

*Dolichopsis paraguariensis*, *Macroptilium lathyroides*, *Mimos debilis*, *M. hexandra*, *Sesbania virgata*, soportan inundaciones y se quías.

#### Liliaceae

*Sisyrinchium pachyrrhizum*, idem especies anteriores.

### Lythraceae

*Heimia salicifolia*, hierba de sitios húmedos que habita sobre suelos saturados de agua pero raramente inundados.

### Passifloraceae

*Passiflora coerulea*, enredadera que habita tanto en borde de cursos de agua y sobre la vegetación palustre como en borde de bosques.

### Onagraceae

*Ludwigia peruviana*, var. *typica*, crece en sitios húmedos e inundables.

### Poaceae

*Batriochloa laguroides*, *Diandrochloa glomerata*, *Echinochloa crus-galli*, *Eragrostis hypnoides*, *Eriochloa montevideensis*, *Oryza latifolia*, *Setaria geniculata*, hierbas que pueden soportar inundaciones periódicas; frecuentemente crecen en pantanos y sitios bajos e inundables; *Panicum hirticaule*, *P. laxum* y *Paspalum plicatulum* crecen también en sitios húmedos pero modificados.

### Polygonaceae

*Rumex paraguariensis*, soporta inundaciones periódicas.

### Portulacaceae

*Portulaca cryptopetala*, idem anterior.

### Ranunculaceae

*Ranunculus bonariensis* spp *bonariensis*, hierba acuática pero que puede soportar la bajante de las aguas, enraizándose en el lodo (MOLERO, 1985).

### Rubiaceae

*Diodia kuntzei*, *D. schaumannii*, hierbas que crecen en sitios bajos e inundables.

### Sclerophyllaceae

*Sclerophyllax spinescens*, idem anterior.

### Scrophulariaceae

*Bacopa monnieri*, *B. tweedii*, *Buchnera longifolia*, *Scoparia aemili*, *Sc. dulcis*, *Sc. montevideensis*, *Stemodia lanceolata*, *St. palustris*,

hierbas que soportan inundaciones periódicas.

#### **Solanaceae**

*Jaborosa integrifolia*, *Physalis flexuosa*, *Ph. pubescens*, *Ph. viscosa*, *Senna morongii*, *S. pendula* var. *paludicola*, *Solanum glaucophyllum*, *S. multispinum*, hierbas que soportan inundaciones periódicas; algunas como *S. glaucophyllum* pueden permanecer en el agua varios meses o todo el año.

#### **Turneraceae**

*Turnera grandiflora*, soporta inundaciones periódicas; ARBO (1987) menciona que también se adapta a los suelos modificados.

#### **Verbenaceae**

*Glandularia tenera*, *Phyla reptans*, hierbas que soportan inundaciones periódicas; *P. reptans* puede soportar inundaciones; en este caso, flota libremente en ambientes lénticos.

#### **Vitaceae**

*Cissus sisyoides*, *C. palmata* var. *balanseana*, *Cissus palmata*, enredadera que crece sobre la vegetación acuática y palustre.

### **3. Especies de hábitos terrestres**

#### **Asclepiadaceae**

*Funastrum clausum*, *Morrenia odorata*, *Oxypetalum balansae*, trepadoras que se encuentran sobre la vegetación terrestre como palustre.

#### **Bignoniaceae**

*Amphilophium paniculatum*, *Arrabidaea coralina*, lianas que crecen sobre la vegetación terrestre.

#### **Boraginaceae**

*Heliotropium curassavicum* var. *argentinum*, hierba terrestre de suelos modificados.

#### **Compositae**

*Acmella grisea*, *Aspilia pascalioides*, *Solidago chilensis*, hierbas terrestres de suelos modificados.

#### **Leguminosae**

*Indigofera asperifolia*, *I. suffruticosa*, *Mimosa polycarpa*, hierbas

de hábitos terrestres; crecen en suelos modificados.

### Malvaceae

*Cienfuegosia drumondii*, *Wissadula paraguariensis*, hierbas de hábitos terrestres; crecen en borde de caminos y otros ambientes modificados (potreros).

### Passifloraceae

*Passiflora coerulea*, *P. mooreana*, enredaderas que crecen sobre la vegetación terrestre; para *P. coerulea*, cfr. vegetación palustre.

### Poaceae

*Andropogon bicornis*, hierba terrestre; crece en suelos modificados.

### Ranunculaceae

*Clematis montevideensis* var. *montevideensis*, enredadera que crece sobre la vegetación terrestre, muy común en todo el Chaco, cfr. MOLERO (1985).

### Rubiaceae

*Borreria eryngioides*, *B. verticillata*, hierbas terrestres que se adaptan a los suelos modificados.

### Sapindaceae

*Houssayanthus incanus*, trepadora; según FERRUCCI (1991), florece también en mayo.

### Verbenaceae

*Glandularia peruviana*, *Lantana camara*, *Stachytarpheta cayennensis*, hierbas terrestres que se adaptan también a los suelos modificados.

## Cuadro 2: Las especies y sus tipos de frutos

Especies	Tipos de frutos
<i>Acmella grisea</i>	aquenio
<i>Aeschynomene denticulata</i>	lomento
<i>Aeschynomene falcata</i>	lomento
<i>Aeschynomene sensitiva</i>	lomento
<i>Alternanthera ficoidea</i>	utrículo
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	utrículo

<i>Amphilophium paniculatum</i>	cápsula ovoide
<i>Andropogon bicornis</i>	cariopsis
<i>Arrabidaea coralina</i>	cápsula linear dehiscente
<i>Aspilia pascalioides</i>	aquenio
<i>Baccharis medullosa</i>	aquenio
<i>Baccharis notoserghila</i>	aquenio
<i>Bacopa monnieri</i>	cápsula ovoide
<i>Bacopa tweedii</i>	cápsula globosa
<i>Batriochloa laguroides</i>	cariopsis
<i>Begonia cucullata</i> var. <i>cucullata</i>	cápsula alada loculicida
<i>Borreria eryngioides</i>	cápsula septicida
<i>Borreria verticillata</i>	cápsula septicida
<i>Buchnera longifolia</i>	cápsula ovoide-elipsoide
<i>Bulbostyllis capillaris</i>	aquenio
<i>Bulbostyllis capillaris</i> var. <i>elatior</i>	aquenio
<i>Byttneria filipes</i>	cápsula globosa con espinas
<i>Canna coccinea</i>	cápsula trilocular loculicida
<i>Canna glauca</i>	cápsula trilocular loculicida
<i>Caperonia palustris</i>	cápsula tricoca
<i>Cienfuegosia drumondii</i>	cápsula dehiscente
<i>Commelina diffusa</i>	cápsula loculicida
<i>Commelina erecta</i>	cápsula loculicida
<i>Commelina platyphylla</i>	cápsula loculicida
<i>Cissus cisyoides</i>	baya globosa
<i>Cissus palmata</i>	baya
<i>Cissus palmata</i> var. <i>balanseana</i>	baya
<i>Clematis montevideensis</i>	
var. <i>montevideensis</i>	aquenio
<i>Cyperus cayennensis</i>	aquenio
<i>Cyperus corymbosus</i>	
var. <i>subnudosus</i>	aquenio
<i>Cyperus diffusus</i>	aquenio

<i>Cyperus entrerrianus</i>	aquenio
<i>Cyperus giganteus</i>	aquenio
<i>Cyperus lanceolatus</i>	aquenio
<i>Cyperus odoratus</i>	aquenio
<i>Cyperus prolixus</i>	aquenio
<i>Cyperus sesquiflorus</i>	aquenio
<i>Cyperus surinamensis</i>	aquenio
<i>Diandrochloa glomerata</i>	cariopsis
<i>Diodia kuntzei</i>	mericarpo indehiscente
<i>Diodia schaumannii</i>	mericarpo indehiscente
<i>Discolobium paraguariensis</i>	vaina circular
<i>Discolobium pulchellum</i>	vaina circular
<i>Dolichopsis paraguariensis</i>	vaina ensanchada
<i>Echinichloa crus-galli</i>	cariopsis
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	aquenio rostrado
<i>Echinodorus longipetalus</i>	aquenio rostrado
<i>Echinodorus longiscapus</i>	aquenio rostrado
<i>Eclipta prostrata</i>	aquenio
<i>Eichhornia azurea</i>	cápsula
<i>Eichhornia crassipes</i>	cápsula
<i>Eleocharis contracta</i>	aquenio
<i>Eleocharis cylindrica</i>	aquenio
<i>Eleocharis elegans</i>	aquenio
<i>Eleocharis nodulosa</i>	aquenio
<i>Eleocharis occidentalis</i>	aquenio
<i>Enhydra anagallis</i>	cariopsis
<i>Eragrostis hypnoides</i>	cariopsis
<i>Erechtites hieracifolia var. cacalioides</i>	aquenio
<i>Eriochloa montevideensis</i>	cariopsis
<i>Eryngium ebracteatum</i>	fruto escamoso
<i>Eryngium elegans</i>	fruto escamoso
<i>Eupatorium candolleanum</i>	aquenio

<i>Fimbristyllis complanata</i>	aquenio
<i>Funastrum clausum</i>	folículos ovoides
<i>Glandularia peruviana</i>	mericarpios cilíndricos
<i>Glandularia tenera</i>	mericarpios cilíndricos
<i>Gymnocoronis spilanthoides</i>	aquenio
<i>Heimia salicifolia</i>	cápsula
<i>Heliotropium curassavicum</i>	
<i>var. argentinum</i>	clusas
<i>Heteranthera limosa</i>	cápsulas
<i>Heteranthera reniformis</i>	cápsula
<i>Hibiscus striatus</i>	cápsula loculicida
<i>Houssayanthus incanus</i>	mericarpus semicirculares
<i>Hydrocleis nymphoides</i>	folículo
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	cápsula esférica
<i>Hydrolea elatior</i>	cápsula esférica
<i>Hydrolea spinosa var. paraguariensis</i>	cápsula esférica
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	cariopsis
<i>Hyptis mutabilis</i>	cápsula ovoide
<i>Indigofera asperifolia</i>	legumbre
<i>Indigofera suffruticosa</i>	legumbre
<i>Ipomoea carnea spp. fistulosa</i>	cápsula ovoide
<i>Ipomoea chiliantha</i>	cápsula ovoide
<i>Jaborosa integrifolia</i>	baya globosa
<i>Jacquemontia rusbyana</i>	cápsula
<i>Juncus densiflorus</i>	aquenio
<i>Lantana camara</i>	drupa esférica
<i>Leersia hexandra</i>	cariopsis
<i>Limnocharis flava</i>	folículo
<i>Lipocarpha sellowiana</i>	aquenio
<i>Ludwigia hexapetala</i>	cápsula dehiscente
<i>Ludwigia peruviana var typica</i>	cápsula dehiscente
<i>Ludwigia peploides</i>	cápsula dehiscente

<i>Luziola peruviana</i>	cariopsis
<i>Macroptilium lathyroides</i>	vaina linear
<i>Mayaca fluviatilis</i>	cápsula loculicida
<i>Mayaca sellowiana</i>	cápsula loculicida
<i>Melanthera latifolia</i>	aquenio
<i>Mikania cordifolia</i>	aquenio
<i>Mimosa debilis</i>	lomento
<i>Mimosa hexandra</i>	lomento
<i>Mimosa polycarpa</i>	lomento
<i>Morrenia odorata</i>	folículo
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	nuecesilla
<i>Neptunia pubescens</i>	vaina oblonga
<i>Neptunia prostrata</i>	vaina ovobal
<i>Nymphoides humboldtianum</i>	cápsula elipsoide
<i>Nymphoides verrucosa</i>	cápsula elipsoide
<i>Oryza latifolia</i>	cariopsis
<i>Oxypetalum balansae</i>	folículo fusiforme
<i>Pacourina edulis</i>	aquenio
<i>Panicum hirticaule</i>	cariopsis
<i>Panicum laxum</i>	cariopsis
<i>Panicum prionitis</i>	cariopsis
<i>Parthenium hysteriophorus</i>	aquenio
<i>Paspalum plicatulum</i>	cariopsis
<i>Paspalum repens</i>	cariopsis
<i>Passiflora coerulea</i>	baya ovoide
<i>Passiflora mooreana</i>	baya
<i>Pectis odorata</i>	aquenio
<i>Pfaffia glomerata</i>	utrículo ovoide
<i>Phyla reptans</i>	esquizocarpo
<i>Physalis flexuosa</i>	baya esférica
<i>Physalis pubescens</i>	baya esférica
<i>Physalis viscosa</i>	baya esférica

<i>Picrosia longifolia</i>	aquenio fusiforme
<i>Pistia stratiotes</i>	baya ovoide
<i>Plagiocheilus tanacetoides</i>	aquenio
<i>Pluchea sagittalis</i>	aquenio
<i>Polygonum acuminatum</i>	aquenio
<i>Polygonum hidropiperoides</i>	aquenio
<i>Polygonum punctatum</i>	aquenio
<i>Pontederia cordata</i> var. <i>cordata</i>	utrículo
<i>Pontederia rotundifolia</i>	utrículo
<i>Pontederia subovata</i>	utrículo
<i>Portulaca cryptopetala</i>	cápsula globosa
<i>Pterocaulon alopecuroides</i>	aquenio
<i>Pterocaulon purpurascens</i>	aquenio
<i>Ranunculus bonariensis</i> spp <i>bonariensis</i>	aquenio
<i>Rhabdadenia ragonesei</i>	folículo
<i>Rhynchospora corymbosa</i>	aquenio
<i>Rhynchospora globosa</i>	aquenio
<i>Rhynchospora tenuis</i>	aquenio
<i>Ruellia coerulea</i>	cápsula oblonga
<i>Rumex paraguayensis</i>	valva triangular
<i>Sagittaria montevideensis</i>	aquenio rostrado
<i>Scirpus californicus</i>	aquenio
<i>Scirpus cubensis</i> var. <i>paraguayensis</i>	aquenio
<i>Sclerophylax spinescens</i>	seco, indehiscente
<i>Scoparia aemili</i>	cápsula ovoide
<i>Scoparia dulcis</i>	cápsula septicida
<i>Scoparia montevidensis</i>	cápsula elipsoide
<i>Sisyrinchium pachyrhizum</i>	cápsula loculicida
<i>Senna morongii</i>	vaina sub-cilíndrica
<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i>	vaina lineal
<i>Sesbania virgata</i>	vaina sub-recta
<i>Setaria geniculata</i>	cariopsis

<i>Solanum glaucophyllum</i>	baya esférica
<i>Solanum multispinum</i>	baya
<i>Solidago chilensis</i>	aquenio
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	esquizocarpo
<i>Stemodia lanceolata</i>	cápsula ovoide
<i>Stemodia palustris</i>	cápsula
<i>Thalia geniculata</i>	nuez
<i>Thalia multiflora</i>	nuez
<i>Thevetia bicornuta</i>	mericarpo subgloboso
<i>Turnera grandiflora</i>	cápsula globosa
<i>Typha domingensis</i>	aquenio
<i>Typha latifolia</i>	aquenio
<i>Utricularia foliosa</i>	utrículo
<i>Vernonia incana</i>	aquenio
<i>Vernonia rubricaulis</i>	aquenio
<i>Wissadula paraguayensis</i>	cápsula
<i>Xyris jupicai</i>	_____

## DISCUSION

Las observaciones demuestran que la mayor parte de las hierbas florecen y fructifican solo una vez por año (**Cuadro 1**); esto ya ha sido observado por otros autores como FRANKIE & al. (1974), ALENCAR (1979), GAUTIER & SPICHIGER (1986), STUTZ (1986), CERDEIRA MORELLATO & al. (1989) y MERELES & DEGEN (1993), quienes mencionan que las especies que florecen en un período preferencial constituyen la mayoría; estas son las denominadas especies rítmicas pues responden a una ritmicidad climática bien clara; evidentemente, para las herbáceas, el caso es similar.

En efecto, el porcentaje de especies que florecen y que responden a esta ritmicidad entre las herbáceas es del 64.4%, de las cuales, para cada estación se tienen los siguientes resultados: especies que florecen en primavera, 64.%, en verano, 12.%, en otoño 13% y en invierno, 11.%, (**Fig. 2**); en ese sentido se destaca que existe un periodo más ventajoso para la reproducción de la mayoría de las especies, hecho ya corroborado por JANZEN (1976) para otras zonas tropicales y que evidentemente

para las herbáceas del Chaco es el de la primavera. El periodo menos apropiado es el del invierno con solamente el 11% de las especies; los porcentajes del otoño y verano no están muy alejados de éste, 13% y 12%, aunque los tres últimos se encuentran lejos del 64.4% del periodo primaveral, resaltando este como periodo preferencial; este es el caso de algunas especies tales como: *Buchnera longifolia*, *Canna coccinea*, *C. glauca*, *Echinodorus grandiflorus*, *E. longipetalus*, *Heteranthera limosa*, *H. reniformis*, *Hydrocleis nymphoides*, *Lipocarpa sellowiana*, *Neptunia pubescens*, entre otras.

Algunas de las que prefieren al invierno como época de floración, son: *Eriochloa montevideensis*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Stemodia lanceolata*, *Setaria geniculata*, *Sisyrinchium pachyrrhizum*, entre otras.

Por otro lado, el cuadro 1 refleja también que se encuentran especies con un comportamiento fenológico diferente, floreciendo varias veces al año, no habiéndose podido comprobar la dependencia de las mismas con las del clima regional; se ha visto, sin embargo que en estos casos la floración es más abundante durante los meses de primavera y verano; estas son las denominadas especies arrítmicas o irregulares; estas constituyen un 35.9% (Fig. 3).

Observando los resultados, resalta también el elevado número de especies arrítmicas entre estas herbáceas y en contraposición, el bajo número de especies rítmicas, comparado con otras regiones del Paraguay tales como el Alto Paraná, 2% (STUTZ, 1986) y para el Chaco boreal 8.2% (MERELES & DEGEN, 1993).

Una de las causas de la floración irregular de algunas especies sería la falta de concentración suficiente de las mismas en una región, con lo cual corren el peligro de no llevar a término la fecundación, si dos individuos del sexo opuesto no se encuentran en flor al mismo tiempo; es posible que este sea el caso de *Aeschynomene denticulata*, *A. falcata*, *Caperonia palustris*, *Discholobium pulchellum*, *Gymnocoronis spilanthoides*, *Hibiscus striatus*, *Myriophyllum aquaticum*, *Nymphoides humboldtianum*, *Pfaffia glomerata*, entre otras, quienes crecen aisladas; la excepción tal vez a esto sería la floración irregular de *Eleocharis elegans*, *E. nodulosa*, *Eichhornia crassipes*, *Alternanthera philoxeroides*, *A. ficoidea*, *Rhynchospora corymbosa*, *Phyla reptans* entre otras, especies que crecen formando grupos, además de poseer algunas de ellas otros órganos de reproducción como estolones o rizomas,

en donde la flor no tenga un papel importante en la reproducción de la especie.

Por otra parte, el fenómeno de arritmia constituye siempre una ventaja ya que las semillas pueden dispersarse también en periodos desfavorables climáticamente. Como se observó, las especies que crecen en el palmar de *Copernicia alba* tienen diferentes hábitos de vida, lo que probablemente influya para que ciertas especies florezcan en forma irregular; así por ejemplo, la mayor parte de ellas son de hábitos acuáticos, sean estas flotantes libres o semisumergidas, vale decir que casi todas están relacionadas con el factor agua.

Probablemente este hecho tenga que ver con sus agentes polinizadores; en efecto, muchas de estas, si bien florecen en el medio aéreo, es decir, sus flores son emergentes y están expuestas a los diversos tipos de polinizadores, estos agentes visitarían aquellas plantas relacionadas al medio acuático porque ellos mismos tienen su nicho ecológico no lejos de los ambientes acuáticos. Otra razón podría ser el hecho de que los polinizadores estuvieran durante todo el año con la misma intensidad en el área, lo que podría a su vez realizar una presión selectiva sobre las especies y estas tengan un período de floración en armonía con la presencia de los polinizantes.

Relacionando los periodos de floración y fructificación de las especies (**Cuadro 1**), se observa que los periodos de maduración de los frutos viene por lo general de uno a tres meses después de la floración, en la mayoría de los casos, ya sea luego de una o dos estaciones climáticas; en efecto, la mayor parte de las especies florecen en primavera (setiembre) y la fructificación tiene lugar entre los meses de diciembre a abril, (**Tabla 1**), con lo que suponemos que la dispersión de las semillas se realiza entre los meses de abril a julio, contrariamente a lo que sucede en el Alto Paraná y el Chaco xerófito, en donde la dispersión de los frutos se realiza preferentemente entre los meses de diciembre a marzo, STUTZ, (1986) y MERELES & DEGEN (1993).

Ciertamente el paralelismo entre los periodos de floración y fructificación no es sino en la mayoría de los casos, habiendo otros en los que la floración supera levemente al de la fructificación, como sucede con algunas especies tales como: *Eleocharis cylindrica*, *E. occidentalis*, *Eriochloa montevideensis*, *Heteranthera limosa*, *H. reniformis*, entre otras.

En otros casos, la floración el periodo de floración es netamente anterior al de la fructificación, como el caso de *Buchnera longifolia*, *Commelina platyphylla*, *Cissus cisyoides*, *Diandrochloa glomerata*, *Eriochloa montevideensis*, *Hydrolea elatior*, entre otras.

Probablemente la dispersión de las semillas de las herbáceas que habitan en los palmares de *Copernicia alba* coincida con la presencia de algunos agentes dispersantes como el agua; en efecto, estos palmares se inundan temporariamente por efecto de las lluvias y las crecientes de los ríos Paraguay y otros tributarios temporarios de este último y la época creciente tiene sus inicios en el mes de abril; este periodo de creciente se puede prolongar hasta julio o más, dependiendo de que se traten de años más o menos lluviosos.

Los tipos de frutos y la forma de dispersión de sus semillas fue otro factor considerado en el trabajo (**Cuadro 2**); en efecto, el 89.9% de los frutos son secos entre los cuales el 46.5 son indehiscentes con el tipo aquenio, cariopsis, mericarpos, entre otros y el 43.3% son dehiscentes del tipo cápsula, legumbres, lomento, utrículo, entre otros y solo un 10% constituyen los carnosos, entre bayas y drupa (**Fig. 4**).

El tipo de fruto y la época de maduración de los mismos tiene que ver con la dispersión de las semillas; así, algunos coinciden con las los periodos de crecientes, como el caso de muchos de los aquenios, principalmente en el de las especies de la familia compositae y el de las cyperaceae, así como algunos de los cariopsis; sin embargo, en otros casos, la maduración de estos aquenios y cariopsis coincide con la época del viento casi permanente que sopla desde el norte; son los que maduran y dispersan sus semillas durante los meses de octubre a diciembre.

Entre los frutos secos y dehiscentes, el tipo cápsula es el más frecuente; merece una mayor observación el hecho de que la mayor parte de las especies que tienen hábitos acuáticos, sean enraizadas, flotantes libres o inmersas, como por ejemplo: *Ipomoea carnea* spp *fistulosa*, *Ludwigia peploides*, *L. hexapetala*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Mayaca fluviatilis*, *M. sellowiana*, *Nymphoides humboldtianum*, *N. verrucosa*, *Heteranthera limosa*, *H. reniformis*, *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, entre otras, así como muchas palustres, ligadas a las inundaciones periódicas, tengan como tipo de fruto a una cápsula.

En efecto, la dehiscencia de las cápsulas aparentemente está más bien relacionada con la dispersión anemócora que con la hidrócora, lo

que hace que estudios posteriores sean más necesarios.

Otras especies cuyos frutos son carnosos como las bayas, drupas y también algunas legumbres, consumidas apenas comenzada la madurez, sobre todo por las aves, se dispersan principalmente en verano y otros pocos en otoño tales como: *Discollobium paraguariense*, *Physalis viscosa*, *Ph. pubescens*, *Passiflora coerulea*, *P. mooreana*, *Lantana camara*, *Cissus palmata* var. *balanseana*, entre otras; en efecto, como lo menciona CERDEIRA MORELLATO & al. (1989), la maduración de los frutos carnosos coincidentemente con el inicio de la estación lluviosa, estaría relacionada a mejores condiciones de germinación y crecimiento de las plántulas y tendrían durante dicha estación (verano y parte del otoño, en el Chaco) el tiempo necesario para desarrollar el sistema radicular antes de la próxima estación seca FOURNIER & SALAS (1966).

Finalmente puede decirse que para las herbáceas que crecen en los palmares de *Copernicia alba*, el mejor periodo de dispersión para la mayoría de las especies es el verano y el otoño; sin embargo, la adaptación a una determinada época de floración y producción de semillas puede estar relacionado a varios factores como actividad de polinizadores, desarrollo de frutos y semillas, comportamiento de predadores de frutos y semillas, entre otros (JANZEN, 1976). Estos factores a su vez pueden estar relacionados con los cambios en el ambiente físico, por lo que una especie puede responder a un estímulo para la producción de flores y semillas y otra especie, ante un mismo estímulo, puede responder con un aborto de flores y semillas (JANZEN, 1976), por lo que es muy difícil saber en un tiempo determinado, el o los motivos que llevan a la planta a florecer o fructificar en una determinada época.

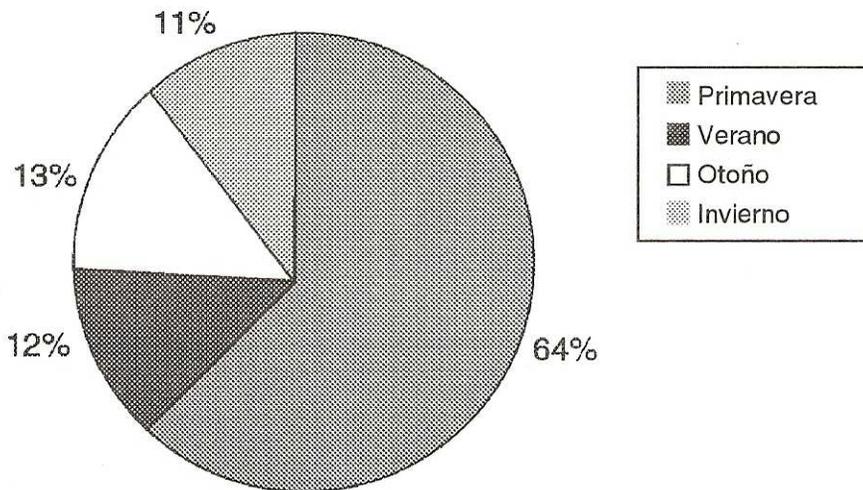
## CONCLUSION

Este trabajo permite aportar algunos datos más sobre los datos fenológicos de las especies que habitan en el Chaco húmedo así como también de algunos datos ecológicos de las especies de hábitos acuáticos y palustres que se encuentran en estos ambientes.

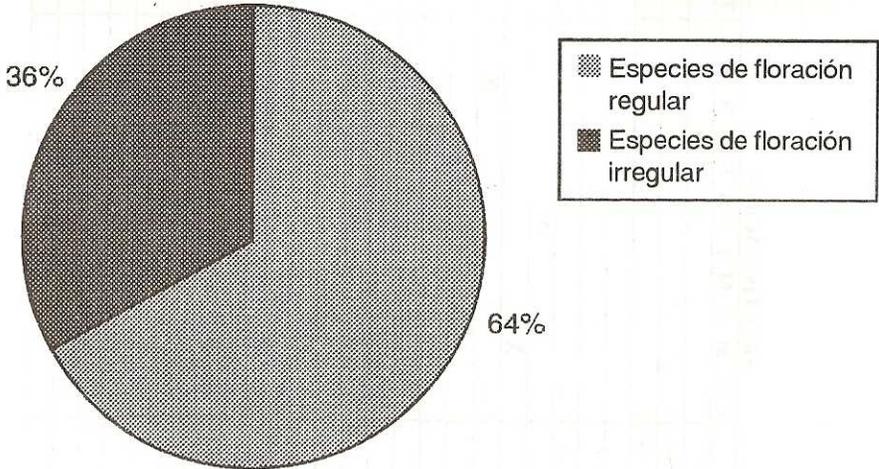
Aportan además datos de reproducción y colonización de algunas especies y el reemplazo de algunas de ellas por otras, proceso normal que acarrea la modificación, lo que será tratado en otros artículos.



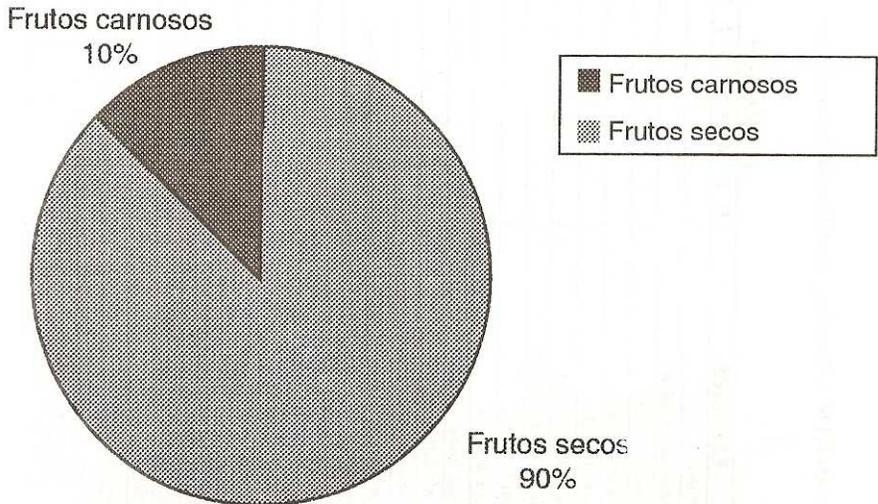
**Fig. 2:** Floración de las especies según los meses del año



**Fig. 3:** Porcentaje de especies regulares e irregulares



**Fig. 4:** Principales tipos de frutos encontrados



CUADRO N° 1: floración y fructificación de las especies.

ESPECIES	FLORACION												FRUCTIFICACION																			
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	O	D	O	E	L	A	Ñ
<i>Acmella grisea</i>						X																										
<i>Aeschynomene denticulata</i>																																
<i>Aeschynomene falcata</i>																																
<i>Aeschynomene sensitiva</i>																																
<i>Alternanthera ficoidea</i>																																
<i>Alternanthera floxeroides</i>																																
<i>Amphylophium paniculatum</i>																																
<i>Andropogon bicornis</i>										X																						
<i>Arrabidaea corallina</i>										X																						
<i>Aspilia pascaloides</i>																																
<i>Baccharis medullosa</i>	X																															
<i>Baccharis notoserigila</i>	X																															
<i>Bacopa monnieri</i>																																
<i>Bacopa tweedii</i>																																
<i>Bartiochloa laguroides</i>										X																						
<i>Begonia cucullata</i> var. <i>cucullata</i>																																
<i>Borreria eryngioides</i>										X																						
<i>Borreria verticillata</i>										X																						
<i>Buchnera longifolia</i>										X																						
<i>Bulbosyllis capillaris</i>																																
<i>Bulbosyllis capillaris</i> var. <i>elatior</i>																																
<i>Byttneria filipes</i>										X																						
<i>Canna coccinea</i>										X																						
<i>Canna glauca</i>										X																						
<i>Caperonia palustris</i>										X																						
<i>Ctenifuegostia drumondii</i>										X																						

ESPECIES	E F M A M J J A S O N D	E F M A M J J A S O N D	TODOS EL AÑO
<i>Commelina diffusa</i>	X		
<i>Commelina erecta</i>			
<i>Commelina platyphylla</i>		X	
<i>Cissus cisyoides</i>		X	
<i>Cissus palmata</i>		X	
<i>Cissus palmata</i> var. <i>balanseaana</i>		X	
<i>Clematis montevidensis</i> var. <i>montev.</i>		X	
<i>Cyperus cayennensis</i>			
<i>Cyperus corymbosus</i>		X	
<i>Cyperus diffusus</i>		X	
<i>Cyperus entrerriamus</i>		X	
<i>Cyperus giganteus</i>		X	
<i>Cyperus lanceolatus</i>		X	
<i>Cyperus odoratus</i>		X	
<i>Cyperus prolixus</i>			
<i>Cyperus sesquiflorus</i>		X	
<i>Cyperus surinamensis</i>		X	
<i>Dianthochloa glomerata</i>		X	
<i>Diodia kuntzei</i>			
<i>Diodia schaumanni</i>			
<i>Discolobium paraguayense</i>		X	
<i>Discolobium pulchellum</i>			
<i>Dolichopsis paraguayensis</i>		X	
<i>Echinochloa crus-galli</i>		X	
<i>Echinodorus grandiflorus</i>			
<i>Echinodorus longipetalus</i>		X	
<i>Echinodorus longiscapus</i>		X	
<i>Eclipta prostrata</i>		X	
<i>Eichhornia azurea</i>		X	X

ESPECIES	E F M A M J J A S O N D	E F M A M J J A S O N D	E F M A M J J A S O N D	TODO EL AÑO
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>				.....
<i>Hyptis mutabilis</i>				.....
<i>Indigofera asperifolia</i>		X		
<i>Indigofera suffruticosa</i>		X		
<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i>				.....
<i>Ipomoea chiliantha</i>		X		
<i>Jaborosa integrifolia</i>		X		
<i>Jacquemontia rusbyana</i>	X			
<i>Juncus densiflorus</i>		X		
<i>Lantana camara</i>	X			
<i>Leersia hexandra</i>		X		
<i>Limncharis flava</i>				.....
<i>Lipocarpa sellowiana</i>		X		
<i>Ludwigia hexapetala</i>		X		
<i>Ludwigia peruviana</i> var. <i>typica</i>				.....
<i>Ludwigia pepioides</i>		X		
<i>Luziola peruviana</i>			X	
<i>Macrophyllum lathyroides</i>				
<i>Mayaca fluviatilis</i>				.....
<i>Mayaca sellowiana</i>				.....
<i>Melanthera latifolia</i>		X		
<i>Mikania cordifolia</i>				.....
<i>Mimosa debilis</i>	X			
<i>Mimosa hexandra</i>		X		
<i>Mimosa polycarpa</i>			X	
<i>Morrenia odorata</i>		X		
<i>Myriophyllum aquaticum</i>				.....
<i>Neptunia pubescens</i>		X		

ESPECIES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	TODO EL AÑO	
<i>Neptunia prostrata</i>																										
<i>Nymphoides humboldtianum</i>																										
<i>Nymphoides verrucosa</i>																										
<i>Oryza latifolia</i>																										
<i>Oxyptatum balansae</i>																										
<i>Pacourina edulis</i>																										
<i>Panicum hirticaule</i>																										
<i>Panicum laxum</i>																										
<i>Panicum prionitis</i>																										
<i>Parthenium hysteriophorus</i>																										
<i>Paspalum plicatulum</i>																										
<i>Paspalum repens</i>																										
<i>Passiflora coerulea</i>																										
<i>Passiflora mooreana</i>																										
<i>Pectis odorata</i>																										
<i>Puffia glomerata</i>																										
<i>Phyla reptans</i>																										
<i>Physalis flexuosa</i>																										
<i>Physalis pubescens</i>																										
<i>Physalis viscosa</i>																										
<i>Pistia stratiotes</i>																										
<i>Plagiocheilus tanacetoides</i>																										
<i>Pluchea sagittalis</i>																										
<i>Polygonum acuminatum</i>																										
<i>Polygonum punctatum</i>																										
<i>Polygonum hidropiperoides</i>																										
<i>Pontederia cordata</i> var. <i>Cordata</i>																										
<i>Pontederia rotundifolia</i>																										
<i>Pontederia subovata</i>																										

ESPECIES	E F M A M J J A S O N D	E F M A M J J A S O N D	E F M A M J J A S O N D	TODOS EL AÑO
<i>Portulaca cryptopetala</i>		X		
<i>Pterocaulon alopecuroides</i>	X			X
<i>Pterocaulon purpurascens</i>		X		X
<i>Ranunculus bonariensis</i> spp. <i>bonariensis</i>		X		
<i>Rhabdadenia ragonesei</i>		X		X
<i>Rhynchospora corymbosa</i>				.....
<i>Rhynchospora globosa</i>				.....
<i>Rhynchospora tenuis</i>				.....
<i>Ruellia coerulea</i>	‡			.....
<i>Rumex paraguayensis</i>				.....
<i>Sagittaria montevidensis</i>		X		
<i>Scirpus californicus</i>		X		X
<i>Scirpus cubensis</i> var. <i>paraguayensis</i>		X		X
<i>Sclerophyllax spinescens</i>				.....
<i>Scoparia dulcis</i>				.....
<i>Scoparia montevidensis</i>				.....
<i>Sisyrinchium pachyrrhizum</i>		X		X
<i>Senna morongii</i>				.....
<i>Sagittaria montevidensis</i>				.....
<i>Scirpus californicus</i>		X		X
<i>Scirpus cubensis</i> var. <i>paraguayensis</i>		X		X
<i>Sclerophyllax spinescens</i>				.....
<i>Scoparia aemili</i>				.....
<i>Scoparia dulcis</i>				.....
<i>Scoparia montevidensis</i>				.....
<i>Sisyrinchium pachyrrhizum</i>		X		X
<i>Senna morongii</i>				.....

ESPECIES	E F M A M J J A S O N D	E F M A M J J A S O N D	TODOS EL AÑO
<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i>	X		X
<i>Sesbania virgata</i>			
<i>Setaria geniculata</i>	X	X	
<i>Solanum glaucophyllum</i>			
<i>Solanum multispinum</i>		X	X
<i>Solidago chilensis</i>	X	X	
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	X		X
<i>Stemodia palustris</i>		X	
<i>Stemodia lanceolata</i>		X	
<i>Thalia geniculata</i>			
<i>Thalia multiflora</i>		X	X
<i>Thevetia bicornuta</i>		X	
<i>Turnera grandiflora</i>			
<i>Typha domingensis</i>			
<i>Typha latifolia</i>		X	
<i>Utricularia foliosa</i>	X		
<i>Vernonia incana</i>		X	
<i>Vernonia rubricanalis</i>			
<i>Wissadula paraguayensis</i>		X	
<i>Xyris jupicai</i>	X		

## AGRADECIMIENTO

Al Dr. Antonio Figueredo por la traducción del resumen del trabajo al Ingles

## BIBLIOGRAFIA

ALENCAR, J. C., R. A. ALMEIDA & N. P. FERNANDEZ (1979). Fenología de las especies florestais em floresta tropical umida de terra firme na Amazonia central. *Acta Amazonica* 9: 163-198.

ARBO, M. M. (1987). Turneraceae. IN: SPICHIGER, R., (ed.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

BORCHET, R. (1973). Simulations of rhythmic treegrowth under constant conditions. *Physiol. Plant.* 35: 152-157.

CABRERA, A., W. HOLMES & S. McDANIEL (1996). Compositae III. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève y Missouri Bot. Gard.

CABRERA, A. & S. FREIRE (1998). Compositae V. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

CERDEIRA MORELLATO, L. P., RIBEIRO R., R., DE FREITAS LEITAO, H., & C.A. JOLY. (1989). Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Brasil. Bot.* 12: 85-98.

CROAT, T. B. & D. MOUNT (1988). Araceae. IN: SPICHIGER, R. (ed.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

DAUBENMIRE, B. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecology* 60: 147-170.

DEGEN, R. & F. MERELES (1999). Typhaceae. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA, Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

EZCURRA, C., M. E. ENDRESS & A. J. M. LEEUWENBERG (1992). Apocynaceae. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

FERRUCCI, M. S. (1991). Sapindaceae. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

FOURNIER, L. A. & S. SALAS (1966). Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque húmedo de Villa Colón. *Rev. Biol. Trop.* 14: 75-85.

FRANKIE, G. M., BAKER, H. G. & P. A. OPLER (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecology* 62: 881-913.

GAUTIER, L. & R. SPICHIGER (1986). Ritmos de reproducción en el estrato arbóreo del Arboletum Jenaro Herrera (provincia de Requena, departamento de Loreto, Perú). Contribución al estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonia peruana. X. *Candollea* 41(1): 193-207.

HAYNES, R. R., & L. B. HOLM-NIELSEN (1998). Limnocharitaceae. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

HORN, C. N. (1987). Pontederiaceae. IN: SPICHIGER, R. (ed.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

JANZEN, D. H. (1976). Seedling of tropical trees. IN: TOMMILINSON, P. B. & M. H. ZIMMERMAN (eds.). Tropical trees and living system. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

LONGMAN, K. A. & J. JENIK (1974). Tropical forest and its environment. Longman. London.

MERELES, F. (1989). Mayacaceae. IN: SPICHIGER, R. (1989), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

MERELES, F., R. DEGEN & N. LOPEZ DE KOCHALCKA (1992). Breve reseña de los humedales en el Paraguay. *Amazoniana* 13(1): 305-316.

MERELES, F. & R. DEGEN (1993). Aspectos fenológicos de árboles y arbustos del Chaco boreal. *I. Rojasiana* 1(2): 49-78

MERELES, F. & R. DEGEN (1993). Haloragaceae. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

MERELES, F. & R. DEGEN (1993). Menyanthaceae. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

MERELES, F. (1998). Etude de la flore et de la vegetation de la mosaïque forêt-savanne palmerai dans le Chaco boreal (Paraguay).

Thèse. Faculte des Sciences, Universite de Genève, Suisse.

MOLERO, J. (1985). Ranunculaceae. IN: SPICHIGER, R. & G. BOCQUET (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.

RATHCKE, B. & E. P. LACEY (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.

REICH, P. B. & R. BORCHET (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecology* 72: 61-74.

RICHARDS, P. W. (1952). The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

STUTZ DE ORTEGA, L. (1986). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Paraná (Paraguay oriental). Floraison, fructification et dispersion des espèces forestières. *Candollea* 41(1): 121-144.

TUR, N. M. (1965). Un caso de epifitismo acuático. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 10(4): 323-327.

ZULOAGA, F. O., O. MORRONE, Z. E. RUGOLO DE AGRASAR, A. M. ANTON, M. O. ARRIAGA & A. M. CIALDELLA (1994). Gramineae V. IN: SPICHIGER, R. & L. RAMELLA (eds.), Flora del Paraguay. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.