

Humedales dominados por palmas (Arecaceae) en el Neotrópico: Una introducción

Ronald L. Myers

2302 Leu Road Orlando FL. 32803, USA. Email: rm.fuego@gmail.com

Recibido 16-I-2013. Corregido 22-II-2013. Aceptado 20-III-2013.

Abstract: Wetlands dominated by palms (Arecaceae), emphasis in those in the New World. It is well known that most forests in humid tropical lowlands are species rich, and the popular view is that most species are represented by only a few individuals. Despite this common understanding of high richness and low species dominance, within humid tropical regions there are extensive forested ecosystems composed by only few species. These nearly monospecific forests usually occupy poorly drained soils and, except for the mangroves, are quite understudied. In this paper, I review the literature and my own field notes on more than three years studying the structure of palm swamps in Caribbean Costa Rica and Florida to describe some of the major vegetation associations in wetlands dominated by palm species in the Neotropical Region, although I also include some information about similar systems in the Old World Tropics. I mention the most abundant species that compose those palm dominated swamps and—whenever possible—describe forest structure, known distribution, and uses. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Suppl. 1): 5-24. Epub 2013 September 01.

Key words: tropical wetlands, palm swamps, vegetation association, *Raphia taedigera*, *Metroxylon sagu*, *Manicaria saccifera*, *Attalea butyrecea*, *Elaeis oleifera*.

Los ambientes inundables constituyen uno de los hábitats más conspicuos en la mayor parte de las tierras bajas en la región Tropical, especialmente en aquellos lugares donde la precipitación media excede los 3 000mm anuales y donde prevalecen sistemas fluviales ramificados. Estos ambientes pueden ser de muy distinta naturaleza, pero comparten una importante característica: los organismos que conviven en ellos deben estar adaptados a largos períodos donde el terreno se encuentra total o parcialmente cubierto por una película de agua.

La inundación ejerce una enorme influencia en los ciclos de nutrientes y en la forma como estos son incorporados al suelo (Wang 2011), así como en la disponibilidad y distribución de la hojarasca. La extensión del hidropériodo determina además la composición y biodiversidad vegetal en sitios anegados: así, los bosques que exhiben períodos de inundación prolongados suelen poseer menor riqueza

de especies y tener menor diversidad estructural que sus contrapartes en tierra firme. Sirve de ejemplo la región amazónica de Brasil, donde Campbell *et al.* (1986) reportan alrededor de 44 especies de árboles/ha en la varzea (planicies inundables), mientras que en la tierra firme adyacente la cifra asciende a alrededor de 118 especies/ha. Esta situación es reveladora: no todas las especies tienen la capacidad de adaptarse a ambientes anegados o soportar la dinámica impuesta por el efecto directo del agua. En general, zonas expuestas a inundaciones constantes suelen estar dominadas por monocotiledóneas, principalmente herbáceas y palmas (Fig. 1).

Las palmas (Arecaceae) son uno de los grupos de plantas vasculares más exitosos de los trópicos, particularmente abundantes tanto en el sotobosque como en dosel de bosques húmedos. Algunas especies de palmas dominan escenarios con prolongados hidropériodos





Fig. 1. Humedales dominados por monocotiledóneas: **(A)** *Raphia taedigera* (Caño California, Costa Rica). **(B)** *Thalia geniculata* (Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica). **(C)** *Typha domingensis* (Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica).
Fig. 1. Wetlands dominated by monocots: **(A)** *Raphia taedigera* (Caño California, Costa Rica). **(B)** *Thalia geniculata* (Palo Verde National Park, Costa Rica). **(C)** (Palo Verde National Park, Costa Rica).

(Henderson *et al.* 1995). Dransfield (1978) estima que cerca del 75% de las palmas del mundo se distribuyen en humedales de zonas tropicales, una importante proporción de ellas en el Neotrópico.

En general, las zonas bajas húmedas ricas en suelos aluviales poseen una mayor diversidad de palmas que los bosques situados en elevaciones medias y zonas montañosas, donde los suelos tienden a estar mejor drenados (Myers 1981, 1990). Es en esos suelos con poco drenaje y alta saturación de agua donde pueden encontrarse pantanos monoespecíficos de palmas, a veces extendiéndose por varios cientos o miles de hectáreas. Una o dos especies de palmas predominan sobre otras especies constituyentes, herbáceas o leñosas, formando en algunos casos asociaciones muy pobres, que contrastan con la enorme diversidad en las comunidades florísticas circundantes.

En las zonas costeras de Centroamérica, palmas de los géneros *Raphia*, *Manicaria* y *Attalea* dominan ambientes inundados que cubren enormes extensiones, especialmente en la costa Caribe. También palmas de los géneros *Iriartea* y *Elaeis* son comunes en esos hábitats. Estos humedales recuerdan las grandes extensiones de *Mauritia* sp. en la Amazonía Sudamericana y las de *Metroxylon* sp. en el sureste de Asia (Henderson *et al.* 1995, Myers 1990). Como estos, constituyen ambientes de enorme importancia en el intercambio trófico entre el ambiente acuático y terrestre, además de permitir importantes usos para las comunidades locales.

Al ser ambientes menos diversos y estructuralmente más simples que los bosques aldaños, estudiar los pantanos dominados por palmas en el trópico es una manera de ilustrar el efecto de un estrés físico (inundación) en la composición, diversidad y dinámica de bosques tropicales. Así, realizando comparaciones de la composición florística entre zonas expuestas a distintos hidroperiodos puede determinarse la plasticidad de los ecosistemas bajo distintas intensidades del factor de estrés. Una vez eliminado o reducido este estrés, factores biológicos como competencia y depredación, adquieren

mayor relevancia. Semejante disección sería muy difícil de realizar en el bosque rico en especies, precisamente por el gran número de interacciones existentes que podrían opacar el efecto del entorno físico.

A pesar de esas ventajas y de la enorme área superficial que cubren en los bosques húmedos tropicales, la mayoría de los ambientes dominados por una (o pocas) especies de palmas permanecen muy pobremente estudiados (Myers 1990). Esta tendencia obedece posiblemente a dos razones: (a) sesgo a estudiar ambientes tropicales muy ricos en especies, que ha dejado por fuera no solo aquellas asociaciones menos favorecidas, sino incluso zonas de vida enteras (por ejemplo, el bosque seco, Janzen 1988); (b) los ambientes dominados por palmas son generalmente pantanos de muy difícil acceso, lo que obstaculiza su estudio.

Como un primer paso para estudiar los efectos de hidroperiodo en asociaciones vegetales, este trabajo describe los principales pantanos dominados por palmas en ambientes tropicales. Este escrito se basa principalmente en una revisión que realicé sobre el tema (Myers 1990) y mis propias anotaciones a lo largo de tres años de estudio en estos ambientes en el noreste de Costa Rica.

De mis observaciones tempranas (Myers 1981) se desprenden tres grandes categorías de humedales dominados por palmas. En primer lugar, aquellos donde una especie es tan abundante que la vegetación en el humedal se considera monoespecífica. Al parecer, estos ambientes son los más extremos en cuanto a extensión del hidroperiodo y condiciones abióticas. Las palmas que prevalecen en ellos pertenecen principalmente al grupo de las lepidocarioides, caracterizadas por el envoltorio escamoso de sus frutos (Moore & Uhl 1982). Entre ellas, el género *Raphia* un grupo de palmas predominantemente Africano pero con una especie distribuida en el Neotrópico; el género *Mauritia* de distribución Sudamericana; y el género *Metroxylon*, distribuido en el sureste de Asia y las Islas del Pacífico Sur, forman enormes extensiones monoespecíficas en suelos anegados durante casi durante todo el año.

HUMEDALES MONOESPECIFICOS O QUASI-MONOESPECÍFICOS:

Humedales dominados por *Mauritia flexuosa*

La segunda categoría la integran aquellos humedales donde una o dos especies de palmas dominan la vegetación, pero la inundación no parece ser lo suficientemente prolongada para producir asociaciones monoespecíficas. Estos bosques suelen contener una mayor proporción de especies leñosas, algunas de ellas emergentes. En esta categoría se incluyen asociaciones que pueden incluir los tres géneros mencionados anteriormente, pero también los géneros *Manicaria* y *Euterpe* de distribución Neotropical, entre otros.

Una tercera categoría la integran los humedales estacionales, con dominancia de una o dos especies de palmas pero donde otras son abundantes también. Géneros como *Scheelea*, *Attalea*, *Acrocomia* y *Bactris* entre otros dominan estos humedales estacionales en el Neotrópico. Los pantanos estacionales se inundan principalmente en el pico de la estación lluviosa, y en algunos de ellos el fuego juega un papel importante en su mantenimiento. Esta tercera categoría de humedales suelen tener una mayor diversidad de especies leñosas.

Características morfológicas: El género *Mauritia* incluye una veintena de especies de palmas, con distribución sudamericana (Myers 1990). Moore (1973) indica que posiblemente ese número sea exagerado. Desde mis primeras revisiones (Myers 1981) varias especies (*M. minor*, *M. setigera*, *M. sphaerocarpa*, *M. vinifera*) han sido reconocidas en la sinonimia de *M. flexuosa* (Henderson *et al.* 1995). Esta es una palma lepidocarioide, con tallo solitario, que puede alcanzar entre los 20 y 30m de altura y de 30 a 40cm de diámetro (Fig. 2). La corona se conforma con hasta 14 hojas con raquis de 2.5m de longitud. Las inflorescencias son erectas y tienen un raquis de más de 1.8m de largo. Los racimos son extensos, con más de mil frutos de 5 a 7cm de longitud, de color rojizo cuando madura. Ponce-Calderón (2002) señala que la maduración de frutos y su caída



Fig. 2. (A) *Mauritia flexuosa* cultivada en un rancho de Boa Esperanza, Brasil. Foto de Scott Zona, 2010. **(B)** Frutos de *M. flexuosa* en mercado de Iquitos, Perú. Foto de Carlos de la Rosa.

Fig. 2. (A) *Mauritia flexuosa* grown in a ranch of Boa Esperança, Brazil. Photograph by Scott Zona, 2010. **(B)** Fruits of *M. flexuosa* at the Iquitos market, Peru. Photograph by Carlos de la Rosa.

coinciden con máximos de precipitación y ocurre en un lapso de tiempo corto.

Ecología y distribución: *M. flexuosa* se denomina aguaje en Perú, moriche en Venezuela y Colombia, burití en Brasil y morete en Ecuador. Mallaux (1975) menciona pantanos de palmas, dominados por *Mauritia vinifera*, pero que contenían también *M. flexuosa*. Actualmente ambas especies son consideradas sinónimas. Wallace (1853) así como Braun (1968) reportan el moriche *M. flexuosa* en el Río Orinoco de Venezuela. En este país la especie ocupa depresiones húmedas y es abundante en bosques de galería a lo largo de ríos en las sabanas. Esta especie fue identificada como *M. minor* por Ewel & Madriz (1968). En esas mismas sabanas en Colombia, Verdoorn (1945) y Espinal & Montenegro (1963) mencionan *M. vinifera*, mientras que Blydenstein (1967) indica que las pantanos a lo largo de sistemas riparios están dominados por *M. minor*. Takeuchi (1960) describe *M. flexuosa* como parte del dosel de bosques de galería a lo largo de pequeños ríos en las sabanas de Río Branco en el norte de Brasil y Richards (1952) menciona parches puros de *M. flexuosa* en el delta del Río Amazonas.

En el oriente de Perú, donde los humedales boscosos constituyen hasta el 23.1% de la cobertura boscosa, los pantanos de *M. flexuosa* alcanzan su mayor tamaño: más de un millón de hectáreas, o cerca del 6.2% del área total de humedales (Mallaux, 1975). Estos “aguajales” soportan 450 o 500 palmas en aproximadamente 5ha, que se intercalan con algunos individuos de especies leñosas como *Ficus* sp., *Symphonia globulifera* y *Virola* sp. El sotobosque en esos ambientes puede estar compuesto por palmas *Euterpe precatoria*, *Socratea* sp. y *Iriartea* sp. Mallaux (1975) registra 182 palmas *Euterpe* en esa misma área. En la región del río Ucayali, Guerra (1958) diferencia los pantanos permanentemente inundados dominados por palmas de aquellos intermitentemente inundados (estacionales), que suelen ubicarse paralelos al sistema ripario. Los pantanos dominados por palmas contienen *Mauritia* sp., *Attalea*

cephalotus (= *Scheelea cephalotes*) y *A. bassleriana* (= *S. basslerina*). El pantano riverino intermitente por otro lado consiste en áreas con dominancia de especies leñosas en el dosel y una densa variedad de palmas en el sotobosque.

Mauritia flexuosa es una de las palmas más versátiles en Sudamérica. Debido a lo extenso de sus usos, es conocida como el “árbol de la vida” en algunos grupos indígenas. Por ejemplo Wilbert (1976) menciona la extracción de almidón (sagú) empleada como alimento por los Warao en Venezuela. Alfred Russel Wallace (1853) anotó que en la desembocadura del río Orinoco, las comunidades locales dependían casi enteramente en los humedales dominados por *Mauritia*, indicando que “ellos construyen sus casas elevadas en su tronco, y viven principalmente de sus frutos, savia y pesca de las aguas alrededor de ellas”. *Mauritia flexuosa* también es reconocida como económicamente importante en tiempos modernos. El National Research Council (1975) la enlista como un producto agrícola potencialmente importante pero no explotado y en Perú se ha contemplado el manejo de aguajales para la extracción de fruto y semilla (Fig. 2). Del fruto se extrae una bebida que es vendida en el mercado local. Las palmas de *E. precatoria* que pueblan el sotobosque de los pantanos de *Mauritia*, son además cosechadas por su palmito.

Humedales dominados por *Raphia taedigera* o yolillales

Características morfológicas: *R. taedigera* es una palma sobolifera de tronco grueso, que forma grupos de tallos con hojas arqueadas, masivas y ascendentes (Fig. 3A). Las hojas promedian de 12 a 14m pero se han reportado longitudes de hasta 20m (Allen 1965), lo que las hace una de las más largas del reino vegetal. Los troncos en las macollas multi-tallos son rígidos y gruesos (cerca de 30cm en diámetro) y erectos (8-9m altura). Estos troncos no se originan de un punto común y nunca son curvados. Los tallos están siempre cubiertos por peciolos vivos o muertos que no son cortados enteramente cuando el peciolo muere (Myers



Fig. 3. (A) *Raphia taedigera* en humedal de Jalova (Tortuguero, Costa Rica). (B) Suelo de yolillal lleno de semillas con tres juveniles de *R. taedigera*. (C) Manto de neumatóforos en el sustrato encharcado del yolillal (Caño California, Costa Rica).
Fig. 3. (A) *Raphia taedigera* from wetland in Jalova (Tortuguero, Costa Rica). (B) Yolillal floor full of seeds with three saplings of *R. taedigera*. (C) Mantle of pneumatophores in the Raffia's swamp waterlogged substrate (Caño California, Costa Rica).

1984). Los retoños juveniles son numerosos en la base de los tallos (Fig. 3B). La palma suele estar rodeada de raíces aéreas negativamente geotrópicas o neumatóforos, que se desarrollan de raíces subterráneas horizontalmente dispuestas y emergen entre 10 y 30cm del suelo (Fig. 3C). Estos neumatóforos son más densos y altos cerca de la base del conglomerado de tallos y pueden ramificarse formando una densa maraña. Cardon (1978) describió la morfología y anatomía de esas raíces en varias especies africanas de *Raphia*. Sin embargo, en el yolillo otras raíces geotrópicas empiezan en el tallo y crecen bajo peciolos muertos, se pueden encontrar hasta a 3m sobre el suelo (Fig. 4A y 4B).

Las hojas de *R. taedigera* son pinnadas; con pinnas subopuestas, reduplicadas (esto es

que poseen una disposición en forma de “A” en una sección transversal en el raquis), tienen entre 1.0 y 1.5m de longitud y de 4.0 a 5.0cm de anchura. El raquis y los márgenes de las pinnas poseen espículas pequeñas y ampliamente separadas, que suelen pasar inadvertidas hasta que la hoja es manipulada (Fig. 4C).

La morfología reproductiva y la fenología de *R. farinifera*, *R. vinifera* y *R. taedigera* han sido descritas (Henderson *et al.* 1995, Myers 1984). Brevemente, los miembros del género son monoicos, con flores machos y hembras en la misma inflorescencia. Las flores unisexuales, bracteadas y las femeninas dispuestas en la base y las masculinas distales. Los pedúnculos florales son cortos. Las inflorescencias emergen entre los peciolos de la palma. Los frutos maduros tienen de 4.5 a 7cm de longitud,



Fig. 4. (A) Raíces aéreas sobre el estípote de *Raphia taedigera* de Caño California (Costa Rica). (B) Detalle de las raíces aéreas. (C) Detalle de una hoja de *Raphia taedigera*, donde se pueden apreciar las hileras de espinas en los bordes y en el raquis de la pinnula.

Fig. 4. (A) Aerial roots on *Raphia*'s stipe from Caño California (Costa Rica). (B) Detail of these aerial roots. (C) Detail of a *R. taedigera*'s leaf, where you can see the rows of spines on the edges and on the rachis of the pinnula.

son ovoides a elipsoides u oblongos, duros y suculentos, cubiertos por filas de escamas brillantes traslapadas.

Origen: El género *Raphia* es originario de África y Madagascar, donde son reconocidas unas 20 especies con distribución subsahariana.

Los mayores humedales dominados por estas palmas se extienden en el occidente del continente, aunque también amplias zonas alrededor del Lago Victoria son dominadas por palmas de este género. A pesar de esta extensa distribución, poca información está disponible sobre la ecología de estas palmas en general.

Al ser la única especie del género en el continente americano, el origen de *R. taedigera* ha sido fuente de considerable debate por muchos años. La especie hermana *R. vinifera* (basado en similitud morfológica) se distribuye en la región occidental del Viejo Continente razón por la que mucho tiempo se consideró que *R. taedigera* era una especie introducida en el Nuevo Mundo, posiblemente en tiempos recientes (Allen 1965, Anderson & Mori 1967). Aún más, algunos autores han sugerido que los pantanos dominados por *Raphia* corresponden a una fase pionera en la dinámica de la sucesión de bosques de pantano (Anderson & Mori 1967). Estas posiciones explican en parte la poca atención que la especie y su hábitat han recibido desde el punto de vista de ecología e historia natural.

Sin embargo, a pesar de que no pocas especies de plantas fueron transferidas al Nuevo Mundo durante la diáspora Africana, los estudios palinológicos de Urquhart (1997, 1999)

en el Caribe Nicaragüense demuestran que *R. taedigera* ha estado presente desde hace al menos 2 700 años en la región, lo que evidencia su presencia pre-Colombina. En su análisis comprehensivo de dispersión tras-oceánica de plantas, Renner (2004) indica que al menos 110 géneros de angiospermas lograron efectivamente dispersarse a través del Atlántico, empleando principalmente las corrientes entre África y Sudamérica. Su lista incluye por supuesto al género *Raphia*. Es muy posible entonces que la palma de yolillo que conocemos en Centro y Sudamérica sea el resultado de dispersión transoceánica de un ancestro africano.

Ecología y distribución: *R. taedigera* forma grandes agregaciones casi monoespecíficas (Fig. 5) a lo largo de las tierras bajas del Caribe de Nicaragua hasta Colombia, y se encuentra así mismo en la región del Golfo Dulce en la Península de Osa. Pintaud *et al.* (2008) la reportan además como abundante



Fig. 5. Panorámica de uno de los canales de Caño California dominados por palma de yolillo *Raphia taedigera* (Costa Rica).
Fig. 5. Overview of a channel of Caño California dominated by Raffia palm *Raphia taedigera* (Costa Rica).

para el delta del río Amazonas. La especie es conocida con varios nombres a lo largo de su extensa distribución. En Costa Rica y Nicaragua se le conoce como *yolillo* y las extensiones dominadas por esta especie son conocidas como *yolillales*. En el Caribe panameño la denominan *silico* y *matomba*, mientras que en Colombia se menciona como *pángana* y como *jupaty* en Brasil.

En el extremo norte de su distribución, *R. taedigera* se encuentra en humedales riparios, a lo largo de los canales del sistema Tortuguero-Barra del Colorado-Indio Maíz, en el Caribe limítrofe entre Costa Rica y Nicaragua, así como en humedales formados en depresiones topográficas.

Golley *et al.* (1976) en Colombia y Nuhn & Perez (1967) en Costa Rica, mencionan que *R. taedigera* crece en asociación con comunidades herbáceas acuáticas o semi-acuáticas. En la región del delta del Amazonas, fuertemente influenciada por mareas, Richards (1952) describe una zonación que involucra *R. taedigera*: en las islas aluviales y en los meandros de los ríos, el primer colonizador suele ser el aroide *Montrichardia arborescens* o la leguminosa *Machaerium lunatum* (= *Drepanocarpus lunatus*), que forman crecimientos puros de variada dimensión. Previamente se ha descrito la asociación de yolillales con plantas herbáceas acuáticas en el Caribe de Costa Rica (Myers 1981, 1990), aunque aún no son del todo claro los factores que determinan la presencia de las diferentes especies herbáceas en asociación. En zonas de influencia de mareas, especialmente en yolillales asociados a los ríos y canales del sistema fluvial de Tortuguero, *Panicum* sp. y *M. arborescens* son comunes, mientras que *Calathea marantifolia* (= *Calathea laguanae*), *C. lutea*, *Lasiacis procerrima*, *Cyperus giganteus* y *Thalia geniculata* suelen acompañar a *Raphia* en antiguos meandros del río, lagunas colmatadas de sedimentos y/o viejos canales del río. Usualmente estos crecimientos están desprovistos de árboles, excepto por ocasionales *Pterocarpus officinalis*.

La poca información disponible sobre pantanos de yolillo en el Pacífico proviene

principalmente de las regiones de Sierpe (Allen 1956, 1965) y laguna Corcovado (Devall & Kiestler 1987) en el Pacífico sur de Costa Rica. Aquí, especies como la anona *Annona glabra*, cepillo *Ardisia* sp., guarumo *Cecropia peltata*, guacimo colorado *Luehea seemannii*, aguacatillo *Ocotea* sp., sangregao *P. officinalis*, *Sloanea ptariana* (= *Sloanea picapica*), jobo *Spondias mombin*, *Casearia* sp., saragundi *Senna reticulata* y ortiga *Urera caracasana* pueden ser observadas en los yolillales, especialmente en zonas periféricas del humedal donde los efectos de inundación son menores.

Además se conocen asociaciones con epífitas *Anthurium* sp., los helechos *Acrostichum aureum* y las hierbas *Calyptracarya glomerulata*, *Cyclanthus bipartitus*, *Dieffenbachia* sp. y *Heliconia* sp. (Myers 1990). Al igual que los pantanos de palmas de sagú en Nueva Guinea, en el Caribe de Costa Rica y Nicaragua *R. taedigera* se encuentra en crecimientos casi monoespecíficos en depresiones pantanosas nutridas principalmente por lluvias y en pantanos de inundación en sistemas riverinos. Estos dos tipos de ambientes difieren no sólo en el origen de la inundación, sino además en la extensión del hidroperiodo, nutrientes y vegetación del sotobosque, lo que confiere diferencias en el tamaño y distribución de las macollas de *R. taedigera* y en las composición de especies dicotiledóneas que la acompañan en el dosel (Myers 1990). En las depresiones, la cobertura del suelo puede basarse en ciperáceas, y los neumatóforos de *R. taedigera* forman una densa alfombra elástica. Las dicotiledóneas más conspicuas en esos ambientes son: *Campnosperma panamense* (= *Campnosperma panamensis*), guanandi *Calophyllum brasiliense* (= *Calophyllum brasiliensis*) y *Grias fendleri* (= *Grias cauliflora*). En contraste, los pantanos riverinos de *R. taedigera* pueden tener una gran variedad de dicotiledóneas emergentes, incluyendo *Pentaclethra maculoba*, *P. officinalis*, *L. seemannii*, *Grias cauliflora* y a lo largo de orillas y diques, *Prioria copaifera* y algarrobillo *Crudia acuminata*. El sotobosque de este tipo de pantano varía en relación al sistema ripario, la fluctuación del hidroperiodo

y la microtopografía. En áreas muy húmedas, hay un sotobosque espaciado de *C. bipartitus*, *C. marantifolia* y *Spathiphyllum friedrichsthali*. En suelos con mejores drenajes, helechos y palmas, especialmente *Calyptrogyne ghiesbreghtiana glauca* (= *Calyptrogyne glauca*) y *Asterogyne martiana* se vuelven más conspicuas. Donde el dosel es denso, el sotobosque es muy ralo y el suelo esta alfombrado por neumatóforos delgados que se entrecruzan con las hojas muertas de palma (Fig. 3C). La altura y densidad de neumatóforos incrementa hacia la base de las macollas de *R. taedigera*, donde en ocasiones se encuentran completamente cubiertos de desechos de la palma.

Hay poca información disponible sobre los pantanos de otras especies de *Raphia* en África. Los humedales más extensos están ubicados en las bajuras húmedas del oeste africano, aunque, como se menciona anteriormente, también enormes extensiones se desarrollan en los alrededores del Lago Victoria. Richards (1952) sugiere que las palmas de *Raphia* sp., *Calamus* sp. y *Phoenix reclinata* son elementos comunes de los pantanos de *Pandanus* sp. (Pandanaeae), que cubren enormes extensiones en la costa oeste de África. Este autor también describe un proceso de sucesión acuático-humedal en el suroeste de Nigeria, desde una comunidad de plantas acuáticas flotantes, siguiendo con plantas acuáticas enraizadas, hasta macrófitas gramíneas o de papiro seguidas por una pantano dominado por *Pandanus* sp. y finalmente una comunidad dominada por *Raphia*. Crecimientos casi monoespecíficos de *Raphia hookeri* son mencionados por Chipp (1927); y detrás de los marjales de “papiros” en el lago Victoria, Eggeling (1935) reportó una comunidad donde *P. reclinatus* (*P. reclinata*) y *Raphia monbuttorum* eran abundantes y se mezclaban con especies leñosas. Ahn (1958) describió la sucesión secundaria en bosques de pantano en Ghana, anotando que los bosques están dominados por *R. vinifera* unos siete años después de ser talados. En ese caso, hay una invasión inicial de especies herbáceas y plántulas de *R. vinifera*. En Uganda, Langdale-Brown *et al.* (1964) mencionan los humedales dominados

por palmas *P. reclinata*, *Elaeis guineensis* y *R. monbuttorum*.

Humedales dominados por *Elaeis oleifera* o la palma aceitera americana

Como en el caso de *Raphia*, el género *Elaeis* lo integran especies distribuidas en África (*E. guineensis*) y también en América (*E. oleifera*). Esta última se encuentra principalmente en el Caribe de Centro América, desde Honduras a Panamá y el norte de Sudamérica, principalmente en Colombia, y la región Amazónica de Ecuador, Perú y Brasil, así como en el Escudo de Guyanas (Henderson *et al.* 1995).

Estas palmas tienen hábitos principalmente decumbentes, con las partes jóvenes del tronco erectas y las más viejas postradas en el suelo (Fig. 6C). Los troncos son moderados, de 4 a 6m de longitud y unos 40cm de diámetro. Las ramas terminan en una punta fina. Las hojas son pinnadas, usualmente entre 20 y 40, arqueadas y presentan grandes espinas en los peciolo, especialmente en su base. Las inflorescencias son largas, unisexuales, aunque la misma planta puede tener machos y hembras, usualmente hay un sexo a la vez. Los frutos se presentan empaquetados en densos racimos, son oblongos o elipsoideos, de 2.5 a 3.0cm de diámetro, de intenso color rojo o naranja cuando maduros (Fig. 6D). El mesocarpo es muy aceitoso y de él se extrae aceite vegetal.

Crecimientos casi monoespecíficos de *E. oleifera* no cubren extensas regiones, y generalmente la plama está restringida a áreas húmedas a lo largo de ríos, especialmente áreas abiertas. Se sospecha que la distribución de esta especie está muy relacionada a la actividad humana.

Pantanos de sagú *Metroxylon sagu*

Los pantanos de palmas más impresionantes del Trópico del Viejo Mundo son los dominados por *M. sagu*, la “palma de sagú” o “sago”, cuyo centro de diversidad es Nueva Guinea (Rauwerdink 1986, Flach 1994) o las Molucas (Ehara *et al.* 2002).

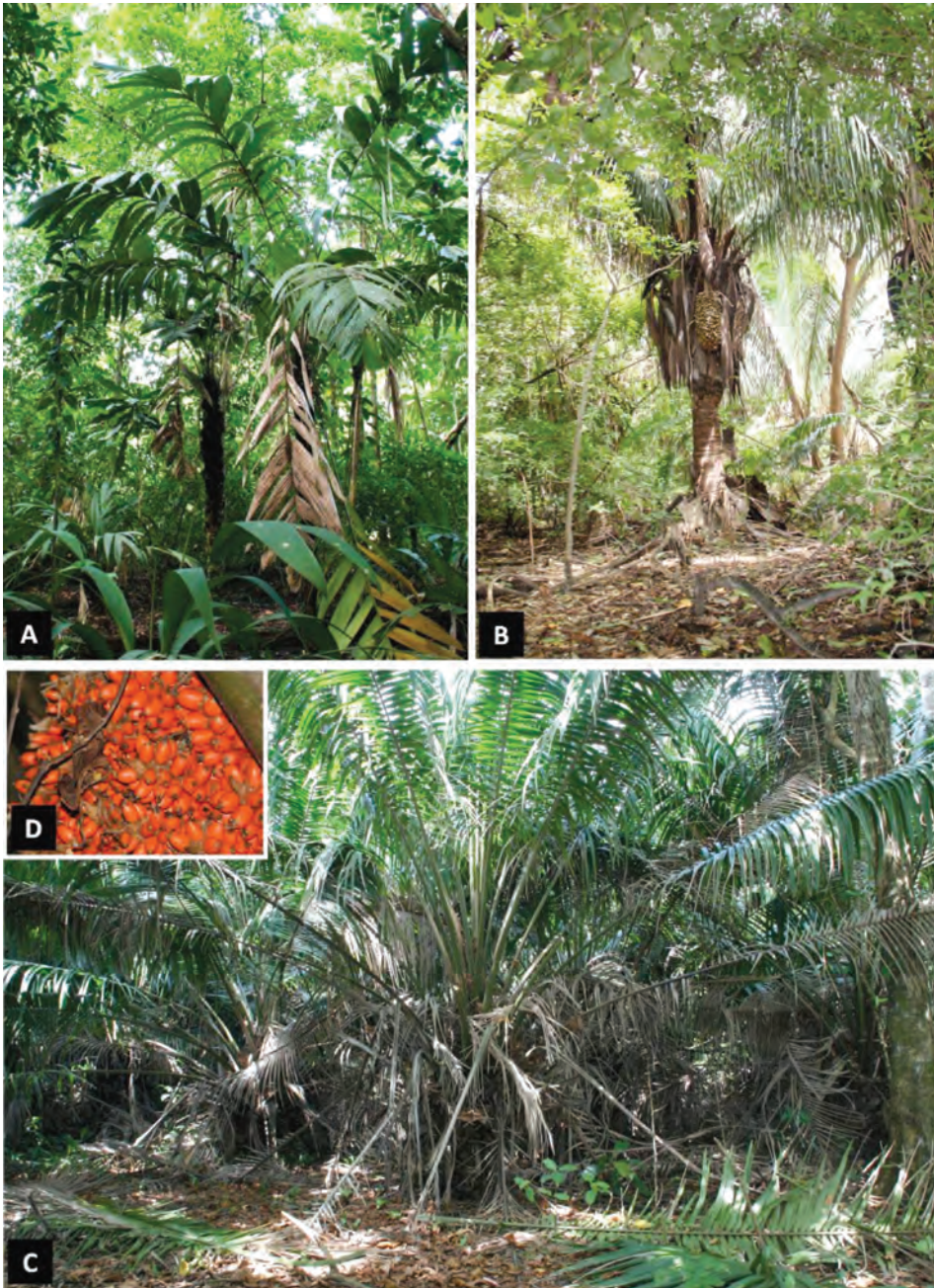


Fig. 6. (A) *Manicaria saccifera* en Jalova (Tortuguero, Costa Rica). (B) *Attalea butyracea* en el Parque Nacional Palo Verde (Guanacaste, Costa Rica). (C) *Elaeis oleifera* en el Parque Nacional de Cahuita (Limón, Costa Rica). (D) Detalle de los frutos de *E. oleifera*.

Fig. 6. (A) *Manicaria saccifera* in Jalova (Tortuguero, Costa Rica). (B) *Attalea butyracea* in Palo Verde National Park (Costa Rica). (C) *Elaeis oleifera* in Cahuita National Park (Limon, Costa Rica). (D) Detail of the fruits of *E. oleifera*.

Características morfológicas: La palma de sagú forma macollas (sobolífera) y los tallos individuales son monocárpicos. La palma de sagú es hapaxántica y puede acumular centenas de kilogramos de almidón en su tronco, que es usado como fuente de carbohidratos para alimentación. Las palmas presentan gran variación individual en caracteres morfológicos (presencia/ausencia de espinas, largo de espinas y tronco, coloración de frutos, morfología de hoja, etc.) que han confundido la taxonomía de estas palmas (Ehara *et al.* 2000). Moore (1973) describe ocho especies de *Metroxylon* restringidas al Sureste de Asia, Oceanía y Australia. Por lo general, las palmas de sagú se clasificaban en dos especies *M. sagu* y *M. rumphii*. Más recientemente, Rauwerdink (1986) y otros han establecido la sinonimia de esas formas con *M. sagu*.

La reproducción sexual de *M. sagu* está relativamente bien estudiada (Flach & Schuiling 1989, Jong 1995) y al parecer la germinación de semillas es relativamente baja (Barrau 1960, Rauwerdink 1986, Flach 1994). Así, tanto en condiciones naturales como en cultivos, la reproducción es principalmente asexual, a partir de retoños.

Ecología y distribución: La forma de crecimiento, hábitats y estructura de comunidades de *M. sagu* parecen ser análogos al de los pantanos de *Raphia taedigera* en el Neotrópico. Los pantanos de Nueva Guinea han sido descritos por Taylor (1959, 1964a,b), Paijmans (1967, 1969, 1971), Robbins (1968) y Heyligers (1972). Además, Barrau (1959) discute la importancia de la palma de sagú para comunidades humanas asociadas con ambientes de humedales a lo largo de las islas del Pacífico Sur. *M. sagu* es la fuente básica de carbohidratos en la dieta de mucha de la población rural de Oceanía.

Taylor (1959) empleó la clasificación de Beard (1944) para describir los bosques de pantano a lo largo de planicies aluviales en la costa norte de Papua-Nueva Guinea. Las palmas de *M. sagu* juegan un papel preponderante en la mayoría de los pantanos de aguas dulces a lo largo de la costa, mientras que son

reemplazadas por la palma *Nypa fruticans* en los pantanos que reciben aguas más salobres.

Los pantanos de aguas dulces son muy extensos y se desarrollan tanto en depresiones alimentadas por las lluvias (depresiones pluviales) como en planicies de inundación alimentadas por sistemas riparios. Los pantanos en depresiones pueden tener un dosel ralo de *Campnosperma auriculatum* (= *Campnosperma auriculata*) (Anacardiaceae) y un nivel más bajo pero mucho más denso de *M. sagu*, en una estructura vertical que recuerda los pantanos de *R. taedigera* en depresiones pluviales en el Nuevo Mundo. En algunos casos el dosel es ligeramente más diverso, con otras especies leñosas como *Syzygium* sp., *Garcinia* sp. y *Neuburgia* sp. La capa inferior tiende a incluir *Pandanus* sp., además de las palmas de sagú (Taylor 1964a). En estos pantanos, el suelo tiende a ser turba.

Taylor (1959) también describe los pantanos dominados por *M. sagu* en las planicies de inundación riparias, que parecen ser equivalentes a los pantanos de *R. taedigera* en esas mismas condiciones (ver adelante). Como sus equivalentes en el Nuevo Mundo, los pantanos en llanuras riparias se desarrollan en suelos minerales principalmente inundados por los ríos y el drenaje puede ocurrir rápidamente, después de una lluvia. Sin embargo, típicamente el suelo permanece anegado entre periodos de inundación. Estos bosques consisten en una capa densa de palmas de sagú, de 6 a 12m de altura, en la que especies leñosas son extremadamente raras. En ocasiones podría encontrarse un humedal de planicie con dos capas en su estructura vertical: la más baja incluiría a las palmas y la superior a unas pocas especies leñosas. En esos casos, *Bischofia javanica* constituye cerca del 50% de los individuos del dosel de la capa superior. El sotobosque tiende a ser muy escaso, y la capa de mantillo en el suelo tiende a estar compuesta de las hojas de palma que se propagan, neumatóforos y hojas muertas.

Los pantanos de *M. sagu* suelen estar asociados a marjales herbáceos compuestos principalmente por *Phragmites karka* de 3 a

4m de altura. Taylor (1959) sostiene que el pantano de palmas tiende a ser más húmedo que el marjal herbáceo y en muchos lugares las palmas forman macollas circulares rodeadas de vegetación de marjal. En contraste, Pajmans (1967) indica que los límites entre los pantanos de palmas de sagú y los marjales son acentuados, aunque hacia la periferia de los pantanos, las palmas tienden a ser de menor elevación y a estar segregadas en parches. Este tipo de distribución agregada fue también descrita por Robbins (1968), quien reporta que parches circulares de *M. sagu* de unos 100m de diámetro distribuidos entre extensiones densas de *P. karka*. En las porciones mejor drenadas, los pantanos de palmas de sagú se mezclan con especies leñosas típicas de ambientes anegados.

En las zona entre mareas cerca de la costa de Nueva Guinea, existe una zonificación de pantanos de *M. sagu*, pantanos de *Pandanus* sp. y de *Nypa* sp. que parece relacionarse con diferencias en salinidad (Robbins 1968). Taylor (1964b) notó que los pantanos de *Nypa* sp. son similares en apariencia a los pantanos de *M. sagu*, pero que el dosel del primero es más bajo, rara vez excediendo los 6m de altura. Estas palmas cubren grandes extensiones de planicies de mareas, especialmente en la costa sur de Nueva Guinea, que es más estacional. Allí, forman humedales marginales en la desembocadura de los ríos y a lo largo de los canales de mareas, con manglares creciendo detrás de ellos.

Los pantanos de *Pandanus* sp. son también casi monoespecíficos, pero pueden encontrarse asociados a *M. sagu*. La comunidad eventualmente puede ser limitada por un bosque de *Casuarina cunninghamiana*. Pajmans (1969) reporta que en estos pantanos influenciados por mareas las palmas de *M. sagu* aumentan en importancia tierra adentro. Al parecer, estas palmas parecen crecer mejor en planicies inundadas donde tallos no reproductivos pueden crecer hasta 10m de longitud, y los individuos con tallos florales pueden alcanzar los 20m de altura. En las depresiones donde el agua está estancada y los nutrientes escasos, o donde hay influencia de agua salobre, las palmas pueden

ser muy densas, pero los individuos rara vez superan los 3m de altura, y son raros aquellos con estructuras reproductivas.

HUMEDALES RICOS EN ESPECIES DE PALMAS

En llanuras de inundación amplias y en depresiones donde los hidroperiodos no son extensos para restringir el desarrollo de comunidades monoespecíficas o casi monoespecíficas de palmas, asociaciones más ricas en especies suelen ocurrir. Aunque estos bosques contienen varias especies leñosas, una o dos especies de palmas son mayormente abundantes. Estas pueden ser de los géneros *Mauritia*, *Raphia*, *Metroxylon* u otros. En la cuenca del Amazonas, un número de palmas son abundantes en pantanos de varzea. En las regiones costeras de Guyana, así como en el noreste de Venezuela, Trinidad y Tobago y en la costa Caribe de Centroamérica, existen varios tipos de pantanos en los que las palmas forman un denso estrado bajo el dosel dominado por especies leñosas. Uno de estos es el pantano de *Manicaria saccifera*. Otros incluyen pantanos de *Euterpe edulis*, *Oenocarpus bataua* (= *Jessenia oligocarpa*), *Attalea maripa* (= *Maximiliana elegans*), y *Roystonea oleracea*.

Pantanos dominados por *Manicaria saccifera*

Características morfológicas: El género *Manicaria* es monoespecífico y *M. saccifera* es una palma de tallos moderados, solitarios, rara vez bifurcados, de hasta de 10m de altura (Henderson *et al.* 1995). Los tallos tienen 15 a 20cm de diámetro, generalmente están cubiertos de escombros y hojas viejas. Las hojas son aserradas en sus márgenes, largas (hasta 8m de longitud) y se registran de 5 a 25 hojas por palma (Fig. 6A). Las inflorescencias están cubiertas por una bráctea peduncular fibrosa. Las flores son unisexuales, relativamente grandes. Las flores hembra suelen encontrarse en la base del tallo floral, mientras las flores machos están ubicadas en la parte superior. Los frutos

son globosos, de 4 a 6cm de diámetro, de color marrón y cubiertos por proyecciones piramidales leñosas (Henderson *et al.* 1995).

Ecología y distribución: *M. saccifera* se distribuye interrumpidamente en parches a lo largo de la costa Caribe de Centroamérica desde Belize y el Caribe de Guatemala hasta el oeste de Panamá; y del norte de Sudamérica hasta la región Amazónica. *M. saccifera* cubre extensos humedales en Venezuela, el Escudo de Guyana y el estado de Pará en el norte de Brasil. La palma real es particularmente abundante en el sureste de Nicaragua y la esquina noreste de Costa Rica (Fig. 6A), en la región de Tortuguero. Allí, se le conoce como “palma real”, mientras que es llamado “temiche” en Venezuela, “tuli” en Guyana y “ubussu” en Brasil (Myers 1981). Nuhn & Pérez (1967) mencionan la existencia de palma real en recorridos en la región de Tortuguero, pero Myers (1990) describe enormes manchas casi monoespecíficas de esta palma, mayores en extensión incluso que las de yolillo.

Manicaria saccifera parece dominar ambientes ligeramente más diversos que *R. taedigera*, por lo que se sospecha que las condiciones de inundación no son tan prolongadas como en otras regiones. Además, la palma real parece tolerar ciertos niveles de salinidad en estuarios y suele encontrarse en proximidad a manglares dominados por *Rhizophora mangle* (Wilbert 1976).

Los pantanos dominados por *M. saccifera* pueden mantener varias especies leñosas emergentes, algunas que conforman un nivel superior de dosel. Entre las especies emergentes reportadas en pantanos de palma real se citan: *C. brasiliense* (= *Calophyllum lucidum*), *S. globulifera*, *Parinari coriacea*, *Carapa guianensis*, *Clusia* sp., y varias especies de higuerrillas *Ficus* sp. (ver Beard 1946 en Trinidad, Holdridge & Budowski 1956 para Panamá, y Fanshawe 1954 para Guyana). En el Atlántico sudamericano, otras palmas, como *E. edulis*, pueden formar parte del dosel (Myers 1981).

En la esquina noreste de Costa Rica se desarrollan extensos pantanos de *M. saccifera*, pero poco se conoce de la ecología de esos

humedales. En mapas topográficos y de vegetación, estas extensiones han sido asignadas erróneamente como yolillales, aunque en esta parte de Costa Rica son mucho más extensos que los pantanos de *R. taedigera*.

Richards (1952) describe los pantanos de *M. saccifera* como formaciones en ambientes estuarinos con influencias de aguas salobres, detrás de manglares y sugiere que son análogos a los pantanos de la palma *Nypa fruticans* en el sureste asiático, o a los de *Pandanus* sp. en la costa oeste de África. En Guyana, este autor notó que donde el agua es salobre hay un pequeño margen de *Rhizophora mangle* seguido del pantano de *M. saccifera*. Budowski (1966) indica que los pantanos de *M. saccifera* se desarrollan más bien en aguas dulces, con frecuentes inundaciones de ríos. Siguiendo esas observaciones, Lundell (1945) reporta que humedales dominados por *M. saccifera* se desarrollan en zonas anegables en el estuario del río Temesh, en Belice. Wilbert (1976) describe los pantanos de *Manicaria* en la zona media y baja del delta del Orinoco, sugiriendo que aunque hay influencia de mareas, la inundación es principalmente el resultado de la lluvia. Las inundaciones anuales del Orinoco tienen por lo tanto poco efecto en el desarrollo de pantanos dominados por palmas, pero durante la estación seca, aguas salobres penetran la región media del delta, causando una reducción de agua dulce empleada por las poblaciones locales. Durante ese tiempo, bebidas derivadas de las palmas de los pantanos, como la leche de *M. saccifera* y el vino de *M. flexuosa* sirven como fuentes de líquido alternativas.

Fanshawe (1954) describió el suelo de los humedales de *M. saccifera* en Guyana como una turbera de uno o dos metros de profundidad, que se distribuye sobre arcillas aluviales que son inundadas por periodos de tiempo durante la estación lluviosa y/o durante las temporadas de inundación. En Trinidad, Beard (1946) indica que árboles como *C. brasiliense*, *S. globulifera*, *P. coriacea*, *C. guianensis*, *Clusia* sp. y *Ficus* sp. forman parte del dosel de los humedales de *Manicaria*. Holdridge & Budowski (1956) mencionan que en Panamá,

las palmas se asocian con *C. guianensis*. En Guyana, Fanshawe (1954) describe un pantano con dos niveles de dosel. En el más alto *S. globulifera*, *Tabebuia insigna* y la palma *E. edulis* dominan, mientras que el estrato medio es casi exclusivamente dominado por *M. saccifera*. Los árboles emergentes tienen un diámetro de casi 60cm y cerca de 15m de altura, mientras que el diámetro medio de la *Manicaria* es de 20cm y unos 10m de altura. En el suelo, el sotobosque está compuesto principalmente por plántulas de *Manicaria*. Este mismo autor sostiene que dos especies de palmas, *M. saccifera* y *E. edulis* ocupan el 72% del dosel y representan un 58% de los individuos.

Pantanos del Amazonas y varzea

Pantanos monoespecíficos de palmas no son mencionados comúnmente en la literatura sobre asociaciones vegetales en la Amazonía brasileña, excepto en su delta. Sin embargo, las palmas son sin duda uno de los grupos más abundantes y diversos de la cuenca del Amazonas y un número de especies como *Jessenia bataua*, *Euterpe oleracea*, *Oenocarpus mapora* (= *Oenocarpus multicaules*), *Astrocaryum* sp. y *Mauritia* sp. forman parches importantes en suelos poco drenados. Esto es particularmente notable en la cuenca baja del Amazonas, donde la “varzea” o humedales de planicies riparias se inundan dos veces al día en respuesta a las fluctuaciones del río y donde inundaciones adicionales ocurren anualmente durante la temporada de lluvias. Lovejoy (1975) describe estos bosques como moderadamente pobres, con hasta 67 especies de árboles por hectárea y un 53% de los individuos fueron palmas. En ese trabajo, *E. oleracea* fue la más abundante (43%) seguida de *Astrocaryum murumuru* (9%) y *Socratea exorrhiza* (1%). Detrás de ese bosque riverino, un humedal se extiende en una depresión, que incluye cerca de 33 especies arbóreas, aunque ninguna de ellas palmas. La transición de varzea a tierra firme supone una notoria reducción de la abundancia de palmas.

En la cuenca alta del Amazonas, fuera del área de influencia de las mareas, la inundación

de la varzea es un fenómeno estrictamente estacional, así la fluctuación media del Amazonas a nivel de Manaos es de 10.1m. En esa región, el pantano riverino se inunda usualmente desde diciembre hasta setiembre, pero durante años más húmedos podría permanecer continuamente inundado (Irmiler 1977). Verdoorn (1945) indica que las palmas más abundantes en la varzea en la región del alto Amazonas son: *Astrocaryum jauari*, *A. murumuru*, *Attalea excelsa* y varias especies de *Bactris* sp.

Takeuchi (1961) describe los bosques bajos de “tierra firme” en el noreste de Manaos como caracterizados por poseer pisos arcillosos y pantanosos, irrigados por numerosas quebradas. En estos sitios, el dosel del bosque es abierto y desigual, y las especies de palmas más abundantes son: *Astrocaryum* sp. (48% de las palmas), *O. bataua* (24%), *Attalea* sp. (11%), *Oenocarpus distichus* (6%), *E. oleracea* (6%), *O. bacaba* (2%), *M. flexuosa* (1%), *Bactris gasipaes* (= *Guilielma macrocarpa*) (1%) y *Iriarte exorrhiza* (1%). Las palmas también son comunes en el sotobosque de los bosques altos de “tierra firme”, incluyendo *Geonoma brongniartii*, *Astrocaryum paramaca*, *O. bacaba* y *Attalea* sp.

En contraste, Williams *et al.* (1972) notaron que en los bosques riverinos cerca de la confluencia del Río Negro y Río Branco, las palmas son raras en los pantanos de aguas “blancas” y ausentes en los de “aguas negras”. Similarmente, Takeuchi (1961) mencionó que las palmas estaban prácticamente ausentes en los igapós a lo largo del río Amazonas. Estos ambientes son los humedales, de depresión o riparios, que tienen aguas “negras” o son nutridos por ríos de aguas negras, llamadas así por su alto contenido de taninos, y drenan áreas pobres en nutrientes. La ausencia de palmas en estos humedales de depresión y los igapós del Amazonas recuerda a los humedales de turba en las Indias Orientales donde Whitmore (1975) observó que las palmas estaban poco representadas y tienden a ocurrir solo en la periferia.

HUMEDALES ESTACIONALES DOMINADOS POR PALMAS

Pequeños parches de palmas que se mantienen con fuegos son característicos en algunos bosques secos estacionales de la América tropical y subtropical, en particular en depresiones y a lo largo de cursos de ríos en los llanos de Colombia y Venezuela, así como en el noreste de Brasil y el Río Paraguay. Varias especies de palmas componen esos ambientes: algunas especies de *Mauritia* son comunes en las sabanas húmedas del norte de Sudamérica. En depresiones húmedas en las regiones más estacionales de Colombia, Espinal & Montenegro (1963) reportan crecimientos casi mono-específicos de *Attalea magdalenica* (= *Scheelea magdalena*). En el noroeste de Costa Rica y el sur de Nicaragua, *Scheelea rostrata* (= *Attalea butyracea*) forma crecimientos similares a lo largo de la margen de algunos ríos (Holdridge & Poveda 1975), aunque no parece que estos parches requieran de fuego para su mantenimiento. Por otro lado, los bosques dominados por *Sabal palmetto* se mantienen en una combinación de fuego e inundaciones en la Florida subtropical (Brown 1976, Myers 1977).

En los estados de Maranhao y Piauí, en el noreste de Brasil la vegetación de palmas más abundante se compone de *Attalea speciosa* (= *Orbignya martiana*) o babasú. Los crecimientos casi mono-específicos de esta palma no suelen inundarse y la especie parece haberse favorecido por actividades humanas. En la misma región, existen pantanos estacionales de la palma de cera *Copernicia prunifera* (= *Copernicia cerifera*) y en los sitios más húmedos, *M. flexuosa* y *E. oleracea*. Los bosques de *C. copernicia* se favorecen por regímenes de inundación-sequía-fuegos. Johnson (1972) menciona que estas palmas crecen mejor en suelos aluviales profundos cerca de los ríos y zonas costeras donde se observan creciendo en parches puros pero escasos. Al decrecer las condiciones de inundación, se desarrolla un sotobosque de arbustos. En lugares sobre el nivel de la inundación, estos pantanos son substituidos por *O. martiana*. Las

palmas de cera son severamente explotadas para la extracción de la cera de sus hojas (cera de carnaúba), así como material de construcción, techo y alimentos.

A lo largo del río Paraguay, en el estado de Matto Grosso, *Copernicia australis* crece en parches mono-específicos de poca densidad (Johnson 1972). Hacia el este del río Paraguay, hay sabanas de *Acrocomia aculeata* (= *Acrocomia totai*) y *E. edulis* en las zonas más secas; estas especies son reemplazadas por *Geonoma schottiana*, *Arecastrum roman-zoffianum* y *Bactris glaucescens* (= *Bactris anisitsii*), *B. bidentata* y *B. riparia* (= *B. inundata*) (Michalowski 1958, Rojas & Carabia 1945) en lugares más húmedos.

Según Michalowski (1958) las especies de *Bactris* forman densos bosques de galería que se inundan frecuentemente. Este autor también indica que otras especies de palmas, como *Attalea anisitsiana* (= *Scheelea parviflora*) constituyen otros pantanos estacionales, pero no se menciona si requieren de fuegos en sus ciclos.

Pantanos de *Attalea butyracea*

Características morfológicas: El corozo *A. butyracea* es una palma de gran tamaño (3-25m de altura), de tallos solitarios, de entre 25 y 50cm de diámetro. En estas palmas suelen observarse entre 15 y 35 hojas curvas, multinervadas y carentes de espinas. Las vainas y márgenes del peciolo con fibras gruesas, el peciolo es corto (a veces ausente) y las pinnas de las hojas están dispuestas en el mismo plano. Las inflorescencias nacen entre las hojas, las vainas de inflorescencias masculinas son elongadas, de 30-53cm (Henderson *et al.* 1995). Los frutos tienen de 1 a 3 semillas, son ovoides o elipsoides de 4.5 a 8.5cm de longitud y de 3 a 4.5cm de diámetro de color anaranjado pálido, amarillo o café.

La especie se conoce popularmente como "corozo o palma real" en Nicaragua y Costa Rica, "palla" en Bolivia, "jací" en Brasil, "palma de vino o palma real" en Colombia, "conambo" en Ecuador, "coquito" en Guatemala y "coyol real" en México (Henderson *et al.*

1995). La palma del corozo *A. butyracea* tiene una extensa historia de sinonimias, con más de 19 nombres asignados a la especie (Henderson *et al.* 1995). En Nicaragua y Costa Rica la especie ha sido designada como: *Attalea cephalotes*, *Scheelea butyracea*, *S. costaricensis*, *S. rostrata*, *S. gomphococca*, *S. lundellii*, *S. preussii*, *S. zonensis* y *Cocos butyracea* (Chang & Ling 1998).

Ecología y distribución: El corozo se distribuye en ambientes húmedos o de transición desde el sur de México hasta el centro de Bolivia, incluyendo la región Amazónica. En Costa Rica y Nicaragua se le encuentra principalmente a lo largo de la vertiente Pacífica (Fig. 6B), especialmente en localidades húmedas. Además, extensiones dominadas por esta especie ocurren en las Llanuras de Guatuso, en el sur de Nicaragua y norte de Costa Rica.

Attalea butyraceae prefiere suelos relativamente mejor drenados que las otras palmas que dominan humedales y es común a lo largo de las márgenes de los ríos, en áreas abiertas y sabanas, usualmente bajo los 300msnm y ocasionalmente hasta los 1 000msnm. Pese a ser una de las especies dominante en esos humedales, las extensiones de *Attalea* se distribuyen longitudinalmente a lo largo de los cauces de ríos y canales, por lo que son generalmente más reducidas que las de otras palmas de pantano.

CONCLUSIONES

Las palmas son uno de los grupos de plantas vasculares más exitosos en regiones Tropicales, especialmente en humedales y pantanos. La dominancia de palmas en estos ambientes parece incrementar con el hidropereodo, aunque factores como influencia de aguas salobres y microtopografía también debe influir en la estructura de la comunidad. En algunos humedales estacionales, el periodo de inundación es seguido de una estación seca, de variable extensión, lo que permite el establecimiento de otros grupos de plantas, especialmente leñosas. En algunos de esos humedales estacionales el fuego es un elemento importante para el

mantenimiento y dominancia de algunas especies de palmas.

Desde los primeros estudios sobre pantanos dominados por palmas en el noroeste de Costa Rica se han visualizado tres categorías de humedales dominados por palmas: pantanos monoespecíficos, pantanos ricos en especies y pantanos estacionales. A pesar de que estas asociaciones vegetales juegan un importante papel en el mantenimiento de la biodiversidad regional y el desarrollo de comunidades humanas locales, los pantanos de palmas han sido pobremente estudiados. Así, esta revisión debe ser considerada una descripción preliminar sobre la ecología, tipos, extensión y especies involucradas de los humedales dominados por palmas y se espera que estimule estudios futuros sobre estos importantes sistemas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo corresponde a un esfuerzo realizado hace muchos años y agradezco a quienes me apoyaron en el diseño, identificación y trabajo de campo entonces: Joseph Tosi, Les Holdridge, Gary S. Hartshorn, Luis Diego Gómez, Luis Poveda, Becky Brown, Dennis Ojima, Larry Riopelle and Jim Lewis. Archie Carr, Ariel Lugo, Howard Odum, Hugh Popeo y John Ewel aportaron mucha de la inspiración para realizar este proyecto. La elaboración de esta descripción contó con la colaboración de Mahmood Sasa y Davinia Beneyto para la mayoría de imágenes presentadas (proyecto A-7809-07), así como la asistencia de Diego Zúñiga en la edición del fascículo.

RESUMEN

Es bien sabido que en el trópico, los bosques húmedos de bajura son excepcionalmente ricos en especies, la mayoría de ellas con una reducida abundancia relativa. A pesar de esa concepción de gran riqueza y baja dominancia de especies, en regiones tropicales también existen ambientes integrados por unas pocas especies. Estos bosques cuasi-monoespecíficos usualmente ocupan suelos pobremente drenados, y con excepción de los manglares, están muy pobremente estudiados. En este trabajo, basado en una revisión de literatura y en mis propias anotaciones

de más de tres años de trabajo en humedales dominados por palmas en el Caribe de Costa Rica y Florida, describo las asociaciones vegetales de pantanos dominados por palmas en el Neotrópico, aunque incluyo además información de ambientes similares en los Trópicos del Viejo Mundo. Para cada uno de ellos menciono las especies de plantas más importantes asociadas a esos humedales y que les confiere su estructura vertical y hago una breve referencia a su distribución y usos.

Palabras clave: humedales tropicales, pantanos dominados por palmas, asociaciones vegetales, *Raphia taedigera*, *Metroxylon sagu*, *Manicaria saccifera*, *Attalea butyracea*, *Elaeis oleifera*.

REFERENCIAS

- Allen, P.H. 1956. The rain forest of Golfo Dulce. Universidad Standford, California, EE.UU.
- Allen, P.H. 1965. Rain forest palms of Golfo Dulce. Principes 9: 48-62.
- Anderson, R. & S. Mori. 1967. A preliminary investigation of *Raphia* palm swamps, Puerto Viejo, Costa Rica. Turrialba 17: 221-224.
- Ahn, P. 1958. Regrowth and swamp vegetation in the western forest areas in Ghana. J. West Afr. Sci. Ass. 4: 163-173.
- Barrau, J. 1959. The sago palms and other food plants of marsh dwellers in the South Pacific islands. Econ. Bot. 13: 157-162.
- Barrau, J. 1960. The sago palm. Principes 4: 44-54.
- Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. Ecology 25: 127-158.
- Beard, J.S. 1946. The natural vegetation of Trinidad. Oxford Clarendon, Londres, Inglaterra.
- Braun, A. 1968. Cultivated palms of Venezuela. Principes 12: 39-103.
- Brown, K.E. 1976. Ecological studies of the cabbage palm, Sabal palmetto. Principes 20: 3-10.
- Budowski, G. 1966. Distribution of tropical rain forest species in the light of successional processes. Turrialba 15: 40-42.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. Ecology 48: 1-15.
- Campbell, D.G., D.C. Daly, G.T. Prance & U.N. Maciel. 1986. Quantitative ecological inventory of Terra Firme and Varzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. Brittonia 38: 369-393.
- Cardon, J.P. 1978. Aerial roots in *Raphia*. Principes 22: 136-141.
- Chang, Y. & F. Ling-Nieto. 1998. Caracterización biológica y uso de la palma real (*Attalea butyracea* Mutis ex L.f.) en 6 comunidades del Área de Conservación Amistad Pacífico, Costa Rica. Sistema Nacional de Áreas de Conservación, San José, Costa Rica.
- Chipp, T.F. 1927. The Gold Coast forest: a study in synecology. Oxford Forestry Memoirs, 7. The Charendon, Inglaterra.
- Devall, M. & R. Kiester. 1987. Notes on *Raphia* at Corcovado. Brenesia 28: 89-96.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms, p. 247-268. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). Tropical trees as living systems. Universidad de Cambridge, EE.UU.
- Eggeling, W.G. 1935. The vegetation of Namanve swamp at the north end of Lake Victoria. J. Ecol. 50: 599-613.
- Ehara, H., S. Susanto, C. Mizota, S. Hirose & T. Matsuno. 2000. Sago palm (*Metroxylon sagu*, Areaceae) production in the eastern archipelago of Indonesia: variation in morphological characteristics and pith drymatter yield. Econ. Bot. 54: 197-206.
- Ehara, H., S. Kosaka, N. Shimura, D. Matoyama, O. Morita, C. Mizota, H. Naito, S. Susanto, M.H. Bintoro & Y. Yamamoto. 2002. Genetic variation of sago palm (*Metroxylon sagu* Rottb.) in the Malay Archipelago, p. 93-100. In K. Kainuma, M. Okazaki, Y. Toyada & J.E. Cecil (eds.). New frontiers of sago palm studies. Universal Academy, Tokyo, Japón.
- Espinal, T.L. & E. Montenegro. 1963. Formaciones Vegetales de Colombia. IGAC, Bogotá. Bogotá, Colombia.}
- Ewel, J. & A. Madriz. 1968. Zonas de Vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Ediciones del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Sucre, Caracas, Venezuela.
- Fanshawe, D.B. 1954. Forest types of British Guiana. Carib. Forester 15: 73-11.
- Flach, M. 1994. Sago palm, *Metroxylon sagu* Rottb. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops, 15. IPGRI, Roma, Italia.
- Flach, M. & D.L. Schuilling. 1989. Revival of an ancient starch crop: a review of the agronomy of the sago palm. Agroforest. Syst. 7: 259-281.
- Golley, F.B., J. Ewel & G.I. Childs. 1976. Vegetation biomass of five ecosystems in northwestern Colombia. Trop. Ecol. 17: 16-22.
- Guerra, S. W. 1958. Estudio preliminar sobre las asociaciones forestales del Bosque Nacional de Iparia. Tesis para Ingeniero Agrónomo. Escuela Nacional de Agricultura, Lima, Perú.
- Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University, Nueva Jersey, EE.UU.

- Heyligers, P.C. 1972. Vegetation and ecology of the Aitape-Ambunti area. Land Research Series 30. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Holdridge, R.L. & G. Budowski. 1956. Report of an ecological survey of the Republic of Panama. Carib. Forester 17: 92-110.
- Holdridge, R.L. & L.J. Poveda. 1975. Árboles de Costa Rica: volumen I palmas, otras monocotiledóneas arbóreas y árboles con hojas compuestas o lobuladas. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Irmiler, U. 1977. Inundation-forest types in the vicinity of Manaus. Biogeographica 8: 17-29.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem, p. 130-137. In E.O. Wilson (ed.). Biodiversity. National Academic, Washington, D.C., EE.UU.
- Johnson, D. 1972. The carnauba wax palm (*Copernicia prunifera*). II. Geography. Principes 16: 42-48.
- Jong, F.S. 1995. Research for the development of sago palm (*Metroxylon sagu* Rottb.) cultivation in Sarawak, Malaysia. Ph.D. thesis, Wageningen Agricultural University, Holanda.
- Langdale-Brown, I., H.A. Osmaston & J.G. Wilson. 1964. The Vegetation of Uganda: and its bearing on land use. Gobierno de Uganda.
- Lundell, C.L. 1945. The genus *Garcia* Vahl, a potential source of superior hard quick-drying oil. Wrightia 1: 1-12.
- Lojveoy, T.E. 1975. Bird diversity and abundance in Amazon forest communities. Cornell Lab. of Ornithology, Ithaca, Nueva York, EE.UU.
- Mallaux, O.J. 1975. Mapa forestal del Perú, memoria explicativa. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú.
- Michalowski, M. 1958. The ecology of Paraguayan palms. Principes 2: 52-58.
- Moore, H.E. 1973. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. Smithsonian Instn. Washintong, EE.UU.
- Moore, H.E. & N.W. Uhl. 1982. Major trends of evolution in palms. Bot. Rev. 48: 1-69.
- Myers, R.L. 1977. A preliminary study of the *Sabal palmetto* forest on Little Corkscrew Island, Florida. Interim Report. National Audubon Society Ecosystem Research Unit, Naples, Florida, EE.UU.
- Myers, R.L. 1981. The ecology of low diversity palm swamps near Tortuguero, Costa Rica. Ph.D. thesis, University of Florida, Gainesville, Florida, EE.UU.
- Myers, R.L. 1984. Growth form, growth characteristics and phenology of *Raphia taedigera* in Costa Rican palm swamps. Principes 28: 64-72.
- Myers, R.L. 1990. Palm swamps, p. 267-286. In A.E. Lugo, M. Brinson & S. Brown (eds.). Forested wetlands. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.
- National Research Council. 1975. Underexploited tropical plants with promising economic value. National Academy of Sciences, Washington, Columbia, EE.UU.
- Nuhn, H. & S. Pérez. 1967. Estudio Geográfico Regional: Zona Atlántico Norte de Costa Rica. Prog. Asist. Téc. Gobierno de la República Federal de Alemania. Inst. de Tierras y Colonización, San José, Costa Rica.
- Pajmians, K. 1967. Vegetation of the Sufia-Pongani area, territory of Papuan and New Guinea. Land Research Series 17. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Pajmians, K. 1969. Vegetation and ecology of the Kernma-Vailala area, territory of Papuan and New Guinea. Land Research Series 23. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Pajmians, K. 1971. Vegetation, forest resources, and ecology of the Morehead-Kiunga area, territory of Papuan and New Guinea. Land Research Series 29. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Pintaud, J.C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira, J.J. Granville, K. Mejía, B. Millán, M. Moraes, L. Noblick, F.W. Stauffer & F. Kahn. 2008. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. Rev. Perú. Biol. 15: 7-29.
- Ponce-Calderon, M.E. 2002. Patrones de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L.F. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. Acta Bot. Venez. 25: 119-142.
- Rauwerdink, J.B. 1986. An essay on *Metroxylon*, the sago palm. Principes 30: 165-180.
- Renner, S. 2004. Plant dispersal across the Tropical Atlantic by wind and sea currents. Int. Plant Sci. 165: 523-533.
- Richards, P.W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University, Londres, Inglaterra.
- Robbins, R.G. 1968. Vegetation of the Wewak-Lower Sepik area, Territory of Papua and New Guinea. Land Research Series 22. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Rojas, T. & J.P. Carabia. 1945. Brief review of the vegetation of Paraguay. Plants and plant science in Latin America. Chronica Bot. 121-5.
- Takeuchi, M. 1960. The structure of the Amazonian vegetation. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III 7: 523-533.

- Takeuchi, M. 1961. The structure of the Amazonian vegetation. II. Tropical rain forest. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III 8: 1-25.
- Taylor, B.W. 1959. The classification of the lowland swamp communities in northeastern Papua. Ecology 40: 703-711.
- Taylor, B.W. 1964a. Vegetation of the Wanigela-Cape Vogel area, Territory of Papua and New Guinea. Land Research Series 12. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Taylor, B.W. 1964b. Vegetation of the Buna-Kokoda area, Territory of Papua and New Guinea. Land Research Series 10. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Urquhart, G.R. 1997. Paleoecological evidence of *Raphia* in the pre-Columbian Neotropics. Trop. Ecol. 14: 783-791.
- Urquhart, G.R. 1999. Long term persistence of *Raphia taedigera* Mart. swamps in Nicaragua. Biotropica 31: 565-569.
- Verdoorn, F. 1945. Plants and science in Latin America. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass., EE.UU.; Wm. Dawson & Sons, Londres, Inglaterra.
- Wallace, A.R. 1853. On the insects use food by the Indians of the Amazon. R. Entomol. Soc. Londres 2: 241-244.
- Wang, X. 2011. Linking hydroperiod with water use and nutrient accumulation in wetland tree islands. Ph.D. thesis, University of Miami, Florida, EE.UU.
- Whimore, T.C. 1975. Tropical rain forests of the Far East. Clarendon, Oxford, Inglaterra.
- Wilbert, J. 1976. *Manicaria saccifera* and its cultural significance among the Warao indians of Venezuela. Bot. Mus. Leaf. Harvard Univ. 24: 275-335.
- Williams, W.A., R.S. Loomis & P.de T. Alvim. 1972. Environments of evergreen rain forests on the lower Rio Negro, Brazil. Trop. Ecol. 13: 65-78.