

## Fenología y crecimiento de *Raphia taedigera* (Arecaceae) en humedales del noreste de Costa Rica

Ronald L. Myers

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

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

**Abstract: Phenology and growth of *Raphia taedigera* (Arecaceae) in northeastern Costa Rica wetlands.**

Here, I describe phenological activity of the raffia palm *Raphia taedigera* that dominates coastal swamps in northeastern Costa Rica. In this species, reproduction extends through the whole year, and it starts with the emergence and development of new inflorescences through the first month of the cycle. Expanded inflorescences develop into open flowers in a process that extends for three to four weeks to give rise to small fruits that are evidenced a month later. During the next twelve months or so, fruits mature but it take around six more months for all fruits to fall from the tree. Therefore, the entire reproductive process may exceed over two years. Different from other palm species, reproductive events in *R. taedigera* are aseasonal, and it is possible to observe palms in any reproductive state the whole year. Although the long period to fruit maturity exposes the seed to pre-dispersal losses, this disadvantage may be over weighted by the production of large and heavy seeds that mature at different times on the same inflorescence. Rev. Biol. Trop. 61 (Suppl. 1): 35-45. Epub 2013 September 01.

**Key words:** Costa Rican wetlands, palm swamp, *Raphia taedigera*, flower phenology, palm reproduction, Tortuguero.

El grupo de palmas Lepidocarioides, al que pertenece el género *Raphia*, incluye unos 22 géneros y 664 especies (Moore 1973, Baker *et al.* 2000). Este grupo es particularmente abundante en los trópicos asiáticos, sólo cinco géneros se distribuyen en África y dos menos en América. Las palmas de este grupo tienden a estar distribuidas en áreas de gran precipitación y las pertenecientes a los géneros *Raphia*, *Mauritia* y *Metroxylon* forman enormes bosques de pantano casi monoespecíficos (Myers 1990, 2013).

Las especies de palmas incluidas en este grupo muestran una considerable variación morfológica: algunos géneros son pleonánticos (florecen múltiples veces) mientras que otros son hapaxánticos (florecen una sola vez). Además algunos miembros poseen hojas pinnadas, mientras que otros presentan hojas palmeadas. A pesar de esta diversidad morfológica, las palmas lepidocarioides son fácilmente reconocidas

y diferenciadas de cualquier otro grupo por las escamas imbricadas en los ovarios y frutos, origen de su nombre tribal (Moore 1973).

*Raphia* es uno de los dos géneros de palma que se encuentran el trópico tanto del viejo como del Nuevo Mundo: *R. taedigera* es la única especie presente en América. Un caso similar ocurre con el género *Elaeis* principalmente distribuido en el Viejo Mundo pero con un solo representante en América: *E. oleifera*. *Raphia taedigera* se distribuye a lo largo del Caribe de Nicaragua, Costa Rica y Panamá, así como en el estuario del Río Atrato en el noroeste de Colombia y el estuario del Río Amazonas, en Brasil. A lo largo de su distribución, la palma forma extensos bosques en humedales usualmente cercanos al mar (Henderson *et al.* 1995).

Como otros miembros del género, *R. taedigera* es monoica, con flores machos y hembras en la misma planta. La inflorescencia es



terminal de modo que cada tallo es monocárpico y muere después de que el fruto cae. No es una especie verdaderamente hapaxántica porque usualmente hay otros tallos largos y numerosos rebrotes. Ocasionalmente pueden encontrarse individuos reproductivos sin otros tallos o brotes. En esta palma el espádice es inmenso y colgante, algunas veces mayor a los 2m de longitud (Fig. 1A). Las flores se encuentran en grupos y en raquillas dísticas. El fruto es oblongo, de 5.0 a 7.0cm de longitud, entre 3.0 y 4.0cm de grosor y completamente cubierto de brillantes escamas imbricadas color dorado o café, cuya apariencia recuerda un cono de pino cerrado (Fig. 1B). Adentro, la cáscara es densa, carnosa y color naranja o marrón, que encapsula una semilla oblonga extremadamente dura, entre 3.0 y 5.0cm de longitud. La superficie de esta semilla oscura es rugosa y rimada (Fig. 1C).

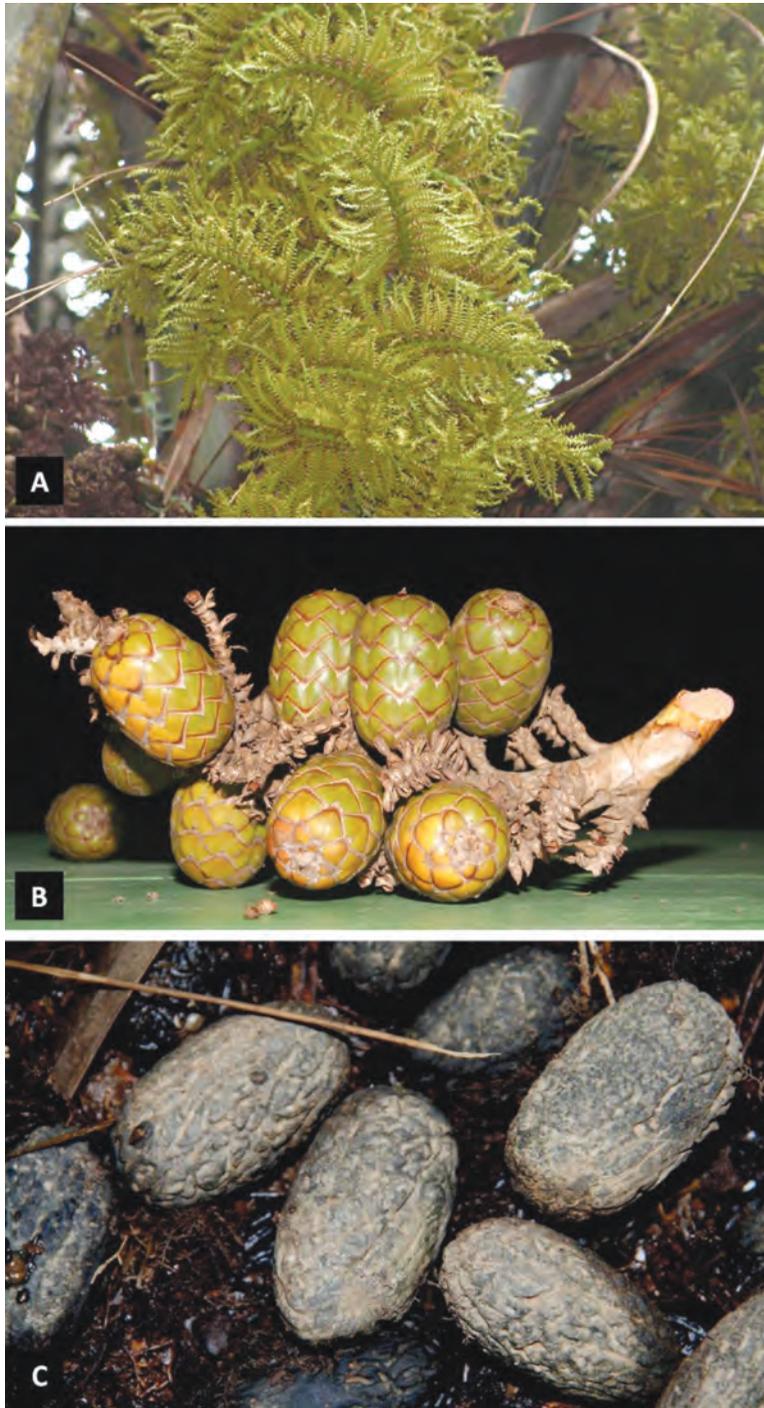
Como parte de un estudio realizado al final de la década de los años setenta en la región de Tortuguero (Costa Rica) este trabajo se enfocó en las formas de crecimiento y fenología reproductiva de la especie dominante de los pantanos de yolillos: *R. taedigera*. Parte de la descripción aquí presentada fue publicada previamente (Myers 1984), pero he tratado de actualizar la información disponible a la fecha. El objetivo que se persigue es brindar información sobre sus características morfológicas y fenológicas para presentar un panorama más detallado sobre su historia de vida y definir su papel en el desarrollo de yolillales.

## MÉTODOS

**Sitio de estudio:** Este estudio se realizó entre 1979 y 1980 en Tortuguero, en el noreste de Costa Rica. Esta llanura de inundación, de origen aluvial, consiste en una extensa región de tierras bajas a lo largo del litoral Caribe desde Puerto Limón hasta la desembocadura del Río San Juan, límite entre Costa Rica y Nicaragua (Fig. 2). Hacia el oeste la llanura limita con estribaciones de la Cordillera Volcánica Central, mientras que al este es delimitada por el Mar Caribe. La mayoría de los ríos que

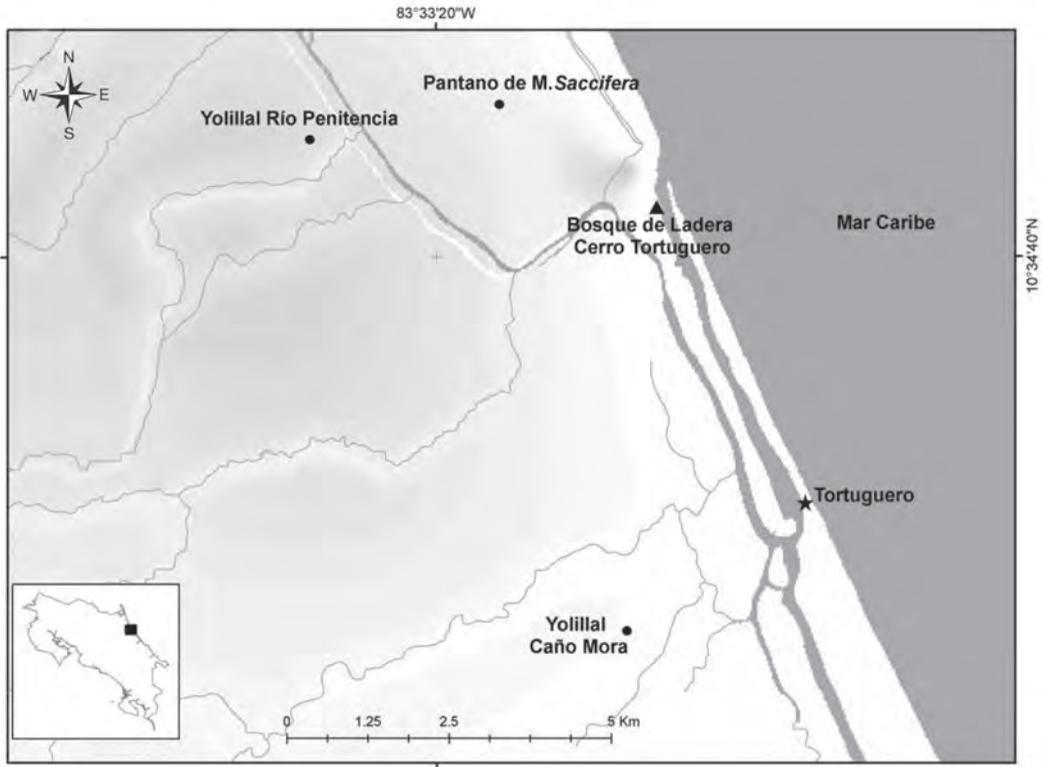
drenan la Llanura de Tortuguero y zonas aledañas se originan en la Cordillera Volcánica Central o sus estribaciones. Conforme avanzan por las tierras bajas, los ríos de la región se bifurcan hasta formar una verdadera red de deltas. Las corrientes costeras, así como los vientos dominantes y las mareas interactúan con las descargas de los ríos para formar estuarios largos y angostos que se extienden paralelos a la costa antes de abrirse al mar, lo que forma lagunas costeras, barras y bocanas. La red de bifurcaciones y canales de los ríos drena las aguas de la llanura, aunque durante la época de inundaciones, los sistemas riparios se reúnen y nutren las aguas de sitios con menor elevación. De esta manera, muchas zonas bajas en elevación se convierten en pantanos permanentes o casi permanentes. En varios de los deltas, como el del Río Colorado y Río San Juan, los humedales persisten aislados hidrológicamente del efecto directo del río y reciben sus aguas principalmente de la precipitación. La vegetación de estos humedales es variada, pero dominan los pantanos de *R. taedigera* y *Manicaria saccifera*.

El sitio de estudio es un pantano anegado dominado por *R. taedigera*. El humedal tiene un área estimada de 1 330ha y se nutre principalmente por el Río Penitencia, que se origina en las estribaciones montañosas y lo atraviesa. El agua de este río contiene una importante carga de sedimentos, que al acumularse forma largos diques. La vegetación que prevalece en estos diques es *R. taedigera* aunque también suelen observarse especies leñosas como *Pentaclethra macroloba* y *Prioria copaifera*. Los suelos son depósitos de arcillas aluviales con porcentajes relativamente bajos de materia orgánica. El pantano permanece casi constantemente inundado o hiperhúmedo, excepto en el mes más seco. El clima que impera en el sitio de estudio es típico de la costa Caribe, altas temperaturas (promedio anual 24-25°C durante el día) y una breve estación seca (menos de 2 meses). Así fuertes lluvias y extensas inundaciones ocurren rutinariamente a lo largo de la estación lluviosa, principalmente entre Julio-Agosto y Noviembre-Diciembre. Los meses



**Fig. 1.** *Raphia taedigera*. (A) Espádice e inflorescencia colgante; (B) Frutos cubiertos por escamas imbricadas; (C) Semillas ruminadas.

**Fig. 1.** *Raphia taedigera* (A) Pendant spadix and inflorescence; (B) Fruits covered by imbricate scales fruits; (C) Coarsely grooved seed.



**Fig. 2.** Detalle de llanura de inundación Tortuguero y sitios de estudio. Provincia de Limón, Costa Rica.  
**Fig. 2.** Details of Tortuguero floodplains and study sites. Limón Province, Costa Rica.

con menor precipitación son poco predecibles, pero generalmente corresponden a Febrero hasta Abril y Septiembre.

**Fenología:** Para determinar la periodicidad de florecimiento de *Raphia*, se marcaron 200 grupos de tallos de *R. taedigera* en aparente estado de madurez reproductiva y se anotó su estado reproductivo. Para facilitar las observaciones, todos los individuos marcados ocuparon una sección de la Laguna Penitencia y del Río Penitencia (Fig. 2). Estas palmas parecen más altas y vigorosas que las ubicadas en el interior de la laguna, por lo que su comportamiento reproductivo podría ser un tanto diferente de los individuos dentro del pantano monoespecífico.

Por un periodo de 12 meses se realizaron observaciones mensuales del estado

reproductivo de cada uno de los grupos. Ocho categorías se emplearon para clasificar el estado de floración o fructificación, enumeradas como sigue: (1) no inflorescencia, (2) inflorescencia nueva no expandida (Fig. 3A), (3) inflorescencia expandida de color amarillavermosa con flores cerradas aún (Fig. 3B), (4) inflorescencia marrón, con flores maduras (Fig. 3C), (5) presencia de fruto inmaduro (Fig. 3D), (6) fruto maduro presente (Fig. 3E), (7) inflorescencia vieja y frutos caídos (Fig. 3F), (8) tallo reproductivo muerto (Fig. 3G). Además de clasificar el estado de floración en estas categorías, se realizaron observaciones para determinar tiempos de liberación de polen, duración del desarrollo y caída de frutos.

Los tallos muertos no fueron registrados inicialmente hasta que entraron en esa categoría durante el periodo de observación. Los



**Fig. 3.** Categorías de floración y fructificación de *Raphia taedigera* (número de categoría en paréntesis): (A) inflorescencia nueva no expandida (2); (B) inflorescencia expandida de color amarillo-verde con flores cerradas aún (3); (C) inflorescencia marrón con flores maduras (4); (D) presencia de fruto inmaduro (5); (E) fruto maduro presente (6); (F) inflorescencia vieja y frutos caídos (7); (G) tallo reproductivo muerto (8).

**Fig. 3.** *Raphia taedigera* flowering and fruiting categories (number of category in parenthesis): (A) new unexpanded inflorescence (2); (B) expanded yellowish-green inflorescence indicating that individual flowers had not yet opened (3); (C) Brown inflorescence with mature flowers (4); (D) immature fruit present (5); (E) mature fruit present (6); (F) old inflorescence and fallen fruits (7); (G) dead reproductive stem (8).

cambios en el desarrollo de inflorescencias (de la categoría 3 a la categoría 4) fueron abruptos y por lo tanto fáciles de reconocer en el campo. Más difícil fue determinar los cambios desde inflorescencias maduras a frutos inmaduros (de la categoría 4 a la 5) y a frutos maduros (categoría 6). Un tallo reproductivo se clasificó como maduro cuando la caída de frutos estaba en proceso. De igual manera, el deterioro y muerte de hojas de un tallo reproductivo continuaron mientras algunos de los frutos persistían en la palma. Por ello, se designó como “inflorescencia vieja” cuando no era evidente la presencia de frutos en el árbol, mientras que se categorizó como “tallo reproductivo muerto” de una palma como aquel en el que todas las hojas estaban secas y marrones.

**Crecimiento y biomasa:** El crecimiento de *R. taedigera* se midió seleccionando 14 tallos en un transecto lineal a lo largo del río Penitencia. Esta cifra corresponde a seis macollas de palmas: una con cuatro tallos seleccionados, otra con uno, otra con tres y el resto con dos. La hoja más joven de cada tallo se marcó con pintura en su punto más basal y se contó el número de hojas en cada tallo. Después de un año, se volvió a contar el número total de hojas marcadas y se determinó el número de hojas nuevas. Todo el material producido durante el año se recolectó y los peciolo y raquis se separaron de las pinnas. Esas dos categorías fueron pesadas al 200g más cercano, usando una balanza de suspensión. Sub-muestras de este material se tomaron y secaron a 105°C y pesaron al 0.1g más cercano hasta peso constante. En el caso de hojas marcadas, solo la porción bajo la marca se recolectó y pesó. Este procedimiento subestima la biomasa total producida en esas hojas pues al momento de marcarlas muchas de ellas no tenían las hojuelas totalmente desarrolladas y expandidas.

Para determinar la cantidad de tallos producidos por hoja, se midieron 10 tallos muertos con prominentes cicatrices foliares y se calculó la cantidad media de tallos producidos. Un número similar de tallos vivos se cortó, pesó y midió para determinar el peso seco.

Cuatro inflorescencias maduras se recolectaron, se removieron los frutos y se contaron, y tanto la inflorescencia como los frutos se pesaron. Empleando datos de la estructura del bosque del pantano de Río Penitencia, se calculó el número de macollas y tallos por hectárea. Así mismo, de los datos fenológicos se calculó el número de inflorescencias esperadas por hectárea por año, el número estimado de tallos reproductivos por hectárea y el número de tallos que mueren por año; y con estos datos se determinó el crecimiento, cambio de hojas y biomasa de *R. taedigera*.

## RESULTADOS

**Fenología:** Al principio del estudio, 53% de las macollas de palmas no poseían tallos en ninguna de las categorías de floración o fructificación mencionadas. Esta cifra se redujo a 44% al final del año de estudio. Inicialmente, 2% de las macollas poseía “nuevas inflorescencias”, 2.5% “inflorescencias expandidas”, 11.5% “flores abiertas”, 9.5% “frutos inmaduros” y 19% “frutos maduros”. En el 7% de las macollas se encontraron “inflorescencias viejas” y durante el periodo de estudio 4% ingresó a la categoría de “tallo reproductivo muerto”. Muchas otras estaban en estado avanzado de senescencia.

La emergencia mensual de las nuevas inflorescencias en la muestra se presenta en la figura 4. Las nuevas inflorescencias se desarrollaron durante todos los meses excepto en agosto, aunque si fueron observadas durante ese mes en individuos no incluidos en el estudio. Con un promedio mensual de 1.3% de las macollas produciendo tallos reproductivos y un máximo de apenas 2.5% en febrero, puede asumirse que la floración de *R. taedigera* en el sitio de estudio es periódica y ocurre continuamente a lo largo del año, independiente de factores estacionales.

En total, 31 macollas de palmas (15.5% de los individuos) tuvieron algún tallo que produjo una nueva inflorescencia en el año. Por otro lado, 22 macollas (11% de los individuos) presentaron tres tallos reproductivos en diferente

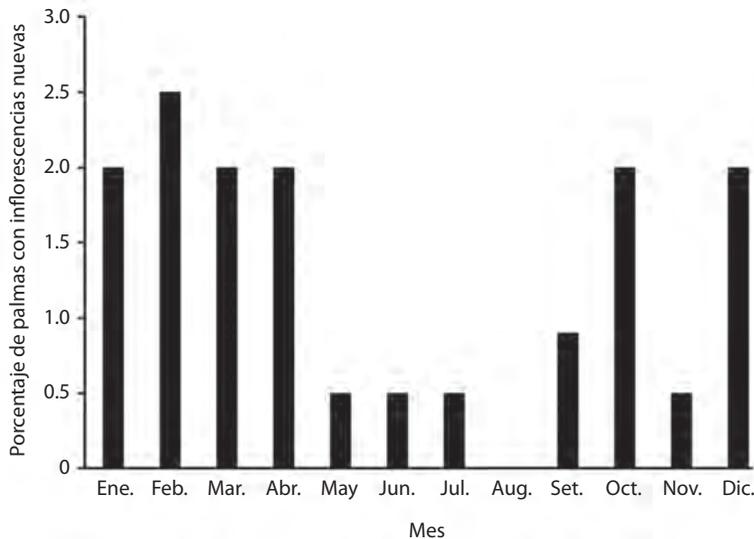


Fig. 4. Porcentajes de macollas de *R. taedigera* produciendo inflorescencias nuevas (tamaño de muestra inicial=200 individuos).

Fig. 4. Monthly percentage of *R. taedigera* genets producing new inflorescences (initial sample size=200 individuals).

estado de desarrollo. No se observaron macollas de palma con múltiples inflorescencias en el mismo estado de desarrollo.

**Crecimiento y biomasa:** El cuadro 1 resume los datos de crecimiento vegetativo de *R. taedigera*. El cuadro 2 provee estimaciones de biomasa sobre el suelo y de producción orgánica de la palma. Varias suposiciones fueron realizadas al calcular los valores y el lector es advertido de ellas. Se asume que una nueva hoja se produce mientras una vieja cae, una situación que suele considerarse común en muchas especies de palmas (Tomlinson 1963). Esta suposición implica que el número de hojas en cada tallo al final del estudio es aproximadamente igual al número al inicio del mismo. Una pérdida de hojas adicional podría haber ocurrido durante la muerte de tallos reproductivos. Esto pudo haber sido balanceado por las hojas de retoños que se movieron a la categoría madura.

La cantidad de tallos producida por hoja fue calculada de 2.53kg de peso seco. Es fácil estimar la producción de tallos porque las palmas poseen poco o no crecimiento de diámetro

después que las hojas maduran, además de que el diámetro del tallo en *R. taedigera* es uniforme y que las cicatrices de hojas en tallos muertos marcan la cantidad de tallos producidos por hoja. La acumulación de biomasa por tallo se ha calculado en 5.3kg por año. Dado que solo tallos no reproductivos acumulan biomasa, la producción de tallos total fue estimada en 2 414kg/ha/año (Cuadro 2). La producción de retoños fue estimada considerándola igual a la pérdida de tallos reproductivos y sus hojas.

Unas 85 inflorescencias en algún estado de desarrollo fueron estimadas por hectárea. El peso seco medio de una inflorescencia madura es 21.7kg. Si se asume que una inflorescencia expandida pesa lo mismo sin importar su estadio de desarrollo, las biomasa reproductiva sería de unos 1 840 kg/ha. Dado que el 15.5% de las macollas (o 25.3% de tallos por hectárea) producen nuevas inflorescencias durante el año (Fig. 4), la producción de inflorescencias es de 548kg/ha/año.

El peso seco medio de un fruto con semilla es de 0.46kg y el número medio de semillas por inflorescencia es de 643 (aunque es altamente variable, con una desviación estándar

CUADRO 1  
 Datos de hojas y tallos en *Raphia taedigera*

TABLE 1  
 Data from leaves and stems in *Raphia taedigera*

	Media±Desv. Típica	N
<b>Hojas</b>		
Longitud hojas (m)	11.9±1.45	56
No. Hojas totales/tallo	5.4±1.15	14
No. Hojas nuevas/tallo	0.9±0.47	14
No. Hojas expandidas/tallo	4.0±1.24	14
No. Hojas senescentes/tallo	0.4±0.51	14
No. Hojas/macolla	12.5	6
No. Hojas nuevas/tallo/año	2.10±0.63	
No. Hojas totales/ha/año	954.30	
<b>Tallos</b>		
No. Tallos/macolla	3.3±1.47	50
No. Macollas/ha	163.30±1.53	
No. Tallos/ha	537.30	
No. Tallos/ha produciendo hojas nuevas	452.30	
No. Tallos/ha con inflorescencia	85.00	
Recambio de tallos/ha/año	25.30	

CUADRO 2  
 Biomasa sobre el suelo y producción de materia orgánica en *R. taedigera* en yolillales del Río Penitencia. ND=No datos

TABLE 2  
 Above ground *R. taedigera* biomass and organic production in Rio Penitencia swamps. ND=No data

	Biomasa (kg/ha)	Producción (kg/ha/año)
Hojas	11.789	5.516
Tallos	29.904	2.414
Inflorescencias	1.840	548
Frutos	749	749
Retoños	ND	2.036
Total	44.283	11.263

de 333). Dado que la aparición de nuevas inflorescencias es bastante uniforme durante el año, se puede asumir que el número de tallos que tienen frutos maduros iguala aquellos que producen nuevas inflorescencias. Basados en esa suposición, la producción de frutos con semillas sería de 748kg/ha al año.

## DISCUSIÓN

**Fenología:** El año de duración de este estudio da una clara indicación de que las inflorescencias se desarrollan de nuevas a un estado de flor abierta de forma abrupta y fácilmente determinable. Sin embargo, otros

estadios son un tanto más difíciles de distinguir. Las observaciones sugieren los siguientes periodos: (1) aparición de nuevas inflorescencias y desarrollo a inflorescencias expandidas, un mes; (2) inflorescencias expandidas a flores abiertas, menos de un mes; (3) flores maduras a frutos inmaduros, menos de un mes; (4) frutos inmaduros a caída inicial de frutos, más de un año; (5) periodo de caída de frutos, mínimo de seis meses. El proceso entero puede durar poco menos de dos años.

Los eventos reproductivos en *R. taedigera* no son estacionales ni periódicos. En el ambiente de Tortuguero, la intensa lluvia y las inundaciones pueden ocurrir durante cualquier mes, incluso en marzo, abril y septiembre que son relativamente secos. La lluvia impredecible puede interferir con la polinización, mientras que la interrupción de la inundación puede exponer las semillas a depredación. Por lo tanto, existen pocos periodos predecibles que especies como el yolillo podrían utilizar para facilitar polinización, dispersión de semillas, o germinación. Así, los periodos favorables para cualquiera de esos procesos deberán ser muy cortos y podrían ocurrir en cualquier momento del año. Ante esas condiciones, una estrategia que puede emplear esta especie de palma sería tener individuos en cada estadio reproductivo a lo largo del año. El largo periodo de caída de frutos para un individuo, aumenta la probabilidad de que al menos algunas semillas escapen a la depredación post-dispersión y puedan encontrar condiciones adecuadas para germinar.

Aunque no se realizaron estudios detallados de polinización, mis observaciones en ambientes dominados por *R. taedigera* muestran que cuando las inflorescencias cambian de amarillo a marrón el polen es liberado. No es claro si las flores hembra en la misma inflorescencia están maduras cuando el polen es liberado o si existen otros mecanismos para reducir endogamia.

Por otro lado, existe evidencia que la polinización en esta especie es mediada tanto por el viento como por insectos. *Raphia taedigera* produce un gran número de flores pequeñas, inconspicuas, inoloras (a humanos)

características de las especies anemófilas. Si se golpea una inflorescencia madura, esta libera gran cantidad de polen. Además, sus hábitos de crecer en palmares prácticamente puros posiblemente facilite la anemofilia. Asimismo, *R. taedigera* habita en ambientes más estacionales, como la costa Pacífico sur de Costa Rica y el delta del Amazonas en Brasil donde la polinización por viento debe jugar un papel más importante. Dentro de la familia de las palmas, la anemofilia se considera una de las principales formas de polinización (Tomlinson 1979), aunque más recientemente, la importancia de la entomofilia ha sido reconocida (Schmid 1970, Uhl & Moore 1977, Lara-Vásquez 2011).

Por otro lado, la polinización por insectos parece ser también posible en *R. taedigera*, ya que es común observar un importante número de insectos en las inflorescencias maduras. Al menos dos especies de abejas euglosinas han sido observadas visitando las flores durante ese tiempo, y la actividad posiblemente varíe poco durante el año.

Las inflorescencias que no se desarrollan hasta frutos son muy comunes en *R. taedigera*, lo que podría ser explicado si algunos tallos actúan como machos. Janzen (1978) sugiere que la carencia de frutos no significa que un evento reproductivo no ha sucedido, pero que las flores en ese individuo actúan como machos. Otra explicación de por qué algunas inflorescencias no se observan fructificar es que algunos frutos inmaduros hayan sido depredados, una posibilidad si se considera que dos especies de monos *Cebus capucinus* y *Ateles geoffroyi* han sido observados alimentándose de ellos en los sitios de estudio. Estos monos recolectan frutos inmaduros, los muerden y succionan el endospermo inmaduro y gelatinoso. Evidencia de su actividad puede ser encontrada siempre en la base de los conglomerados de palmas.

El largo periodo de fructificación expone la diáspora a pérdidas pre-dispersión. Aparentemente la ventaja de producir semillas pesadas que maduran a diferentes tiempos en la misma inflorescencia compensa cualquier desventaja

asociada con la extensa exposición del fruto en el árbol.

**Crecimiento y biomasa:** La más notable característica del crecimiento de *R. taedigera* es la gran cantidad de energía asignada a reproducción. Cada año 2063kg/ha son sacrificados en tallos reproductivos y sus hojas. Un total de 1297kg/ha/año se destina a la producción de inflorescencias y frutos. La pérdida de un tallo reproductivo abre un pequeño claro que debe ser ocupado por un retoño si la macolla va a subsistir en ese sitio. El largo periodo de senescencia de los tallos debe conceder suficiente tiempo para que un retoño crezca hasta una posición en el dosel que le permita sustituir al tallo que muere.

El estimado de biomasa superficial de 44 283kg/ha (sin incluir retoños, ni vegetación de sotobosque, ni vegetación leñosa ocasional; Cuadro 2) es considerablemente menor que la reportada por otros investigadores en otros bosques tropicales húmedos de bajura. Así, Brown & Lugo (1980) reportan una biomasa media de 290 000kg/ha para 25 estimaciones en pantanos de *Paspalum repens*, mientras que Golley *et al.* (1976) reportan valores de 41 500kg para ese mismo tipo de pantano. Estos últimos autores estiman en 34 400kg/ha la biomasa en pantanos de *Montrichardia aborescens* y 38 000kg/ha en un humedal dominado por *Heliconia latispatha*. Así, pareciera que los yolillales de *R. taedigera* no soportan tanta biomasa como bosques húmedos más diversos y están a nivel comparable con los pantanos dominados por herbáceas.

El crecimiento nuevo estimado con mis observaciones representa 11 133kg/ha/año, que es compensado por una pérdida de 8 843kg/ha/año por senescencia de hojas, muerte de tallos reproductivos o inflorescencias y dispersión de frutos. La diferencia, puede ser balanceada por la muerte ocasional de tallos no reproductivos.

## 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 Popenoe 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 Diego Zúñiga en la edición del fascículo y Fabián Bonilla y Davinia Beneyto para la mayoría de imágenes presentadas, apoyados por el proyecto A-7809-07 de la Universidad de Costa Rica.

## RESUMEN

*Raphia* es uno de los dos géneros de palma que se encuentran el trópico tanto del viejo como del Nuevo Mundo: *R. taedigera* es la única especie presente en América. Se documenta la actividad fenológica de esta palma que domina en pantanos del noreste de Costa Rica. El evento reproductivo se extiende a lo largo de todo el año e inicia con la aparición de nuevas inflorescencias y su desarrollo a inflorescencias expandidas, proceso que suele durar un mes. Tres a cuatro semanas después, las inflorescencias expandidas se desarrollan a flores abiertas. Las flores maduras permanecen cerca de un mes desarrollando el ovario, para dar paso a pequeños frutos inmaduros, mientras que el periodo de maduración de los frutos puede tomar más de un año. Durante los próximos seis meses, los frutos maduros caen de la palma, por lo que el suministro de ellos ocurre a lo largo de un periodo extenso. El proceso entero puede durar poco más de dos años. A diferencia de otras palmas, los eventos reproductivos en *R. taedigera* no son estacionales. A pesar de que el largo periodo de fructificación supone una mayor exposición de la semilla a pérdidas pre-dispersión, la producción de semillas pesadas que maduran a diferentes tiempos en la misma inflorescencia podría compensar esas desventajas.

**Palabras clave:** humedales de Costa Rica, yolillal, *Raphia taedigera*, fenología floral, reproducción en palmas, Tortuguero.

## REFERENCIAS

- Baker, W.J., T.A. Hedderson & J. Dransfield. 2000. Molecular phylogenetics of subfamily Calamoideae (Palmae) Based on nrDNA ITS and cpDNA *rps16* Intron Sequence Data. *Mol. Phylogenet. Ev.* 14: 195-217.
- Brown, S. & A.E. Lugo. 1980. Preliminary estimate of the storage of organic carbon in tropical forest

- ecosystems, p. 65-117. *In* S. Brown, A.E. Lugo & B. Liegel (eds.). The role of tropical forest in the world carbon cycle. Nat. Tech. Inf. Serv. Springfield, Virginia, USA.
- Golley, F.B., J. Ewel & G.I. Childs. 1976. Vegetation biomass of five ecosystems in northwestern Colombia. *Trop. Ecol.* 17: 16-22.
- Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princeton University, Nueva Jersey, EE.UU.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. Tropical trees as living systems, Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Lara-Vasquez, C.E. 2011. Fenología reproductiva y demografía de la palma *Wettinia kalbreyeri* (Burret) en un Bosque Alto-Andino de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Moore, H.E. 1973. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. Smithsonian Instn, Washington, 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.
- Myers, R.L. 2013. Humedales dominados por palmas (Arecaceae) en el Neotrópico: Una introducción. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 5-24.
- Schmid, R. 1970. Apuntes sobre la biología reproductiva de *Asterogyne martiana* (Palmae). I. Morfología de la inflorescencia y floral: fenología. II. Polinización por parte de moscas sírfidas. *Principes*. Vol. 14, no. 1-2 p. 3-9; 39-49.
- Tomlinson, P.B. 1963. Measuring growth rates in palms. *Principes* 7: 40-44.
- Tomlinson, P.B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 85-107.
- Uhl, N.W. & H.F. Moore Jr. 1977. Centrifugal stamen initiation in phytelephantoid palms. *Am. J. Bot.* 64: 1152-1161.

