

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias Básicas
Escuela de Biología



**Plasticidad en la Alometría y Estructura de Raíces de Palmas
Arborescentes a través de diferentes estadios sucesionales y
tipos de suelo en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí,
Costa Rica**

Proyecto de Tesis para optar por el grado de Licenciado en Biología con énfasis
en Botánica

Postulante:
María Gabriela Gei Alvarado

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
I Semestre 2007

Este Trabajo Final de Graduación fue aprobado por la Comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Botánica.

Miembros del Tribunal Examinador

Dr. Gerardo Ávalos
Director de Trabajo Final de Graduación



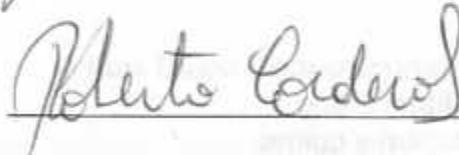
Dra. Virginia Solís
Directora de la Escuela de Biología



Dra. Julieta Carranza
Miembro del Tribunal



Dr. Roberto Cordero
Miembro del Tribunal



Dr. Jorge Gómez
Miembro del Tribunal



Bach. María Gabriela Gei Alvarado
Postulante



Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 10 de Julio del 2007

A Luis Diego Gómez Pignataro,
gran científico,
amigo y maestro.

Este proyecto fue posible gracias al financiamiento de la Fundación CRUSA a través del programa Oportunidades de Investigación para Pregrado (REU) de la Organización para Estudios Tropicales (OET) y al apoyo de Wally Van Sickle III de la Organización Ideawild quien financió este proyecto con equipo de campo.

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar a mis padres por su apoyo incondicional en todos los aspectos de mi formación y por inculcarme con el ejemplo el valor del esfuerzo y la perseverancia. A Gerardo Ávalos por ser excelente y ejemplar tutor en mi formación académica y por su incommensurable ayuda y dedicación en todas las fases de este proyecto. Igualmente, a Julieta Carranza, Roberto Cordero y Jorge Gómez por su colaboración y apoyo como lectores de esta tesis. A los profesores Jorge Gómez, Carlos Morales, Walter Marin y Elmer Garcia quienes con su conocimiento y mayor disposición hicieron de esta Licenciatura una excelente y completa formación. A Karin Gastreich y Pablo Arroyo, coordinadores del programa REU. A José González y Orlando Vargas, botánico y naturalista respectivamente de la Estación Biológica La Selva quienes colaboraron con la identificación y ubicación de las especies en la Estación. Finalmente a todos los amigos y compañeros quienes me acompañaron en el trabajo de campo así como durante esta etapa de la vida.

Índice General

| Contenido | Página |
|---|--------|
| Dedicatoria | iii |
| Agradecimientos | v |
| Índice General | vi |
| Índice de Cuadros | vii |
| Índice de Figuras | ix |
| Resumen y Palabras Clave | x |
| Capítulo I | |
| 1.1. Marco Teórico | 12 |
| 1.2. Antecedentes | 14 |
| • Modelos alométricos | 14 |
| • Estructura de raíces | 17 |
| Capítulo II | |
| 2.1. Justificación | 20 |
| 2.2. Objetivo General | 22 |
| 2.3. Objetivos Específicos | 22 |
| Capítulo III | |
| 3.1. Metodología | 24 |
| • Área de estudio | 24 |
| • Selección de individuos | 24 |
| • Medición de variables morfológicas | 25 |
| • Análisis de datos | 26 |
| Capítulo IV | |
| 4.1. Resultados | 28 |
| • Distribución de especies a través de diferentes estadios sucesionales | 28 |
| • Análisis de la alometría del tallo | 29 |
| • Análisis de la estructura de las raíces fúlcreas | 30 |
| Capítulo V | |
| 5.1. Discusión | 32 |
| • Relación con variables ambientales | 33 |
| • Alometría del tallo | 34 |
| • Estructura del cono de raíces fúlcreas | 38 |
| Capítulo VI | |
| 6.1. Conclusiones y Recomendaciones | 42 |
| Literatura Citada | 43 |

Índice de Cuadros

| Contenido | Página |
|--|--------|
| Cuadro 1. Características generales y de distribución biogeográfica de cinco especies de palmas (Arecaeae) incluidas en este estudio. | 48 |
| Cuadro 2. Matriz de correlación de los caracteres morfológicos que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 462. (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1). | 48 |
| Cuadro 3. Resumen de la variación en los caracteres morfológicos que describen la estructura de raíces fúlcreas y el tamaño en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. (Los valores son promedios (± 1 desviación estándar); las letras a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1). | 49 |
| Cuadro 4. Comparación de los resultados de la Regresión Lineal Ordinaria con los datos no transformados y transformados logarítmicamente entre el diámetro sobre las raíces fúlcreas y la altura en cinco especies de palmas. | 49 |
| Cuadro 5. Resultados de la Regresión Lineal Ordinaria entre el diámetro sobre las raíces fúlcreas y la altura en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. (Se muestra la regresión separadamente para individuos ≤ 1.5 m y > 1.5 m). | 50 |
| Cuadro 6. Promedios de los coeficientes de correlación (± 1 desviación estándar) entre los siete caracteres morfológicos indicados en la Figura 1 y que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. | 50 |
| Cuadro 7. Resumen de la estructura del primer componente principal que resume la variación en los caracteres morfológicos que componen la estructura de raíces fúlcreas en <i>Cryosophila warscewiczii</i> y <i>Prestoea decurrens</i> en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 132 | |

(a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1).

51

Cuadro 8. Análisis de covarianza para medir los efectos de la especie, pendiente, tamaño de la palma (volumen en m^3), tipo de bosque, tipo de suelo y # de hojas sobre el primer y segundo componente principal extraídos de 5 variables que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en *Cryosophila warscewiczii* y *Prestoea decurrens* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 132.

51

Cuadro 9. Resumen de la estructura del primer componente principal que resume la variación en los caracteres morfológicos que componen la estructura de raíces fúlcreas en *Chamaedorea tepejilote* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 49 (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1).

52

Cuadro 10. Análisis de covarianza para medir los efectos de la especie, pendiente, tamaño de la palma (volumen en m^3), tipo de bosque, tipo de suelo y # de hojas sobre el primer y segundo componente principal extraídos de 5 variables que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en *Chamaedorea tepejilote* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 49.

52

Índice de Figuras

| Contenido | Página |
|---|--------|
| Figura 1. Variables morfológicas medidas en el cono de raíces fúlcreas de seis especies de palmas. (a) Ancho del cono perpendicular a la pendiente; (b) diámetro del tallo sobre las raíces fúlcreas; (c) proyección horizontal de la base del cono hacia abajo, y (d) hacia arriba de la pendiente; (e) altura de raíces hacia abajo de la pendiente y (f) hacia arriba de la pendiente; y (g) longitud de raíces hacia abajo y (h) hacia arriba de la pendiente. | 53 |
| Figura 2. Análisis de Correspondencia para <i>Cryosophila warscewiczii</i> , <i>Iriartea deltoidea</i> , <i>Prestoea decurrens</i> , y <i>Socratea exorrhiza</i> según tipo de bosque, Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. | 53 |
| Figura 3. Análisis de Correspondencia para <i>Cryosophila warscewiczii</i> , <i>Iriartea deltoidea</i> , <i>Prestoea decurrens</i> , y <i>Socratea exorrhiza</i> según A- tipo de suelo y B- tipo de terreno, Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. | 54 |
| Figura 4. Diagramas de dispersión de Diámetro versus Altura en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. | 55 |
| Figura 5 (A-J). Diámetro versus Altura en individuos menores y mayores a 1.5 metros, en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. | 57 |
| Figura 6. Primer componente principal (\pm intervalo de confianza al 95%) de las variables morfológicas que describen el cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 462. (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a la Figura 1). | 57 |
| Figura 7 (a-h). Promedios (\pm intervalo de confianza al 95%) de las variables morfológicas que describen el cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 462. (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a la Figura 1). | 59 |

Resumen

El desarrollo de un cono de raíces fúlcreas en la base del tallo de muchas palmas favorece la estabilidad mecánica de éstas así como la interceptación lumínica de la copa, ya que presentan este cono de raíces tienen una tasa de crecimiento más alta que las que no las poseen. Sin embargo, la función de estas raíces todavía no está bien comprendida. En esta investigación se analizó cómo es que la heterogeneidad ambiental influencia la estrategia de alometría y la estructura del cono de raíces fúlcreas de las siguientes palmas del dosel (*Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*), subdosel (*Prestoea decurrens*, *Cryosophila warscewiczii*) y sotobosque (*Chamaedorea tepejilote*) del bosque tropical de acuerdo con la especie, el tipo de suelo, el valor de la pendiente del terreno y el estadio sucesional en que se encontraban. Se halló una relación logarítmica entre la variación del diámetro del tallo y la altura de las palmas. El valor de la pendiente de esta relación fue 4 a 9 veces mayor en individuos inferiores a 1.5 m de altura, lo cual refleja que la altura en palmas pequeñas aumenta lentamente en relación con el diámetro, ya que primero se invierte en tejidos estructurales y una vez que se desarrolla suficiente soporte estructural, se aumenta más rápidamente la altura del tallo. Por otro lado, se analizó la morfología del cono de raíces fúlcreas en estas mismas especies al dividir el cono en 5 variables (ancho del cono perpendicular a la pendiente y proyecciones horizontales de la base del cono hacia abajo y hacia arriba de la pendiente). Ya que estas variables estaban altamente

correlacionadas, se extrajo el primer componente principal para describir los cambios en la estructura de raíces fúlcreas, en función de la inclinación del terreno y la altura de la palma. Las variables que describen las raíces fúlcreas mantuvieron el mismo orden de diferencias, en especies poco relacionadas y de tamaños considerablemente diferentes. Esto indica que el cono presenta la misma estructura básica en diferentes especies a través de amplias diferencias en pendientes, tipos de bosque y suelo. Se encontró que estas especies de palmas comparten una solución común a una necesidad biológica de soporte estructural, mediante la adaptación del cono de raíces fúlcreas a diferentes condiciones sucesionales. Es posible que limitaciones mecánicas como las que determinan la estructura de estas raíces, influyan en determinar la abundancia y distribución de muchas especies de plantas tropicales. Además, el estudio de las variaciones morfológicas de las palmas, así como las relaciones alométricas de las mismas en relación con limitaciones biomecánicas, contribuyen a una mejor comprensión de las funciones ecológicas de esta familia y a un uso y cultivo más apropiados.

Palabras Clave: Alometría, bosque tropical, *Chamaedorea tepejilote*, *Cryosophila warscewiczii*, *Iriartea deltoidea*, palmas, *Prestoea decurrens* raíces fúlcreas, *Socratea exorrhiza*.

Capítulo I

1.1. Marco Teórico

La considerable abundancia y diversidad de palmas distribuidas a través del perfil del bosque, diferentes estadios sucesionales, condiciones topográficas y tipos de suelo, da a los bosques tropicales una fisionomía particular, sumado esto al papel significativo que juega este grupo de plantas en la dinámica ecológica (Vandermeer *et al.* 1974, Henderson *et al.* 1995). La posición arborescente de algunas especies de palmas, revela un diseño biomecánico del tallo en el que se mantiene al máximo la posición vertical (Niklas 1995). Una mayor inversión en crecimiento vertical relativo al crecimiento radial, permite alcanzar más rápidamente una posición en el perfil vertical del bosque que provea mayor acceso al recurso lumínico (Alves *et al.* 2004). La calidad, distribución, y propiedades mecánicas de los tejidos de la planta imponen límites a la velocidad de crecimiento y a la capacidad de redistribuir la biomasa y modificar la arquitectura de la planta en respuesta a cambios dinámicos en el ambiente lumínico. La arquitectura y la alometría de una planta son el resultado de las presiones selectivas que optimizan la distribución del área foliar para aprovechar las condiciones lumínicas actuales (función estática de la arquitectura), así como para ajustarse en el largo plazo a cambios temporales en el medio lumínico (función dinámica de la arquitectura, Kohyama 1987, King 1990).

Las palmas carecen de cambium vascular, el cual es responsable del crecimiento secundario en tallos y raíces de dicotiledóneas y gimnospermas

leñosas. Aún así, deben mantener un margen de seguridad contra fallos mecánicos del tallo ante su propio peso, el de la copa, y las estructuras reproductivas, y ante la fuerza del viento (Niklas 1992). Por esto, para crecer en altura necesitan estar reforzadas en la base para asegurar suficiente soporte mecánico, que permita invertir luego en un aumento en altura. Esto lo logran a través de una copiosa acumulación de tejidos primarios, como fibras y células de parénquima suberizadas, en áreas donde hay grandes tensiones, como cerca de la periferia del tronco. Esto provoca que los tejidos del tallo se hagan más rígidos y fuertes con la edad de la palma y en dirección basípeta (Niklas 1992, 1994; Rich 1986, 1987a; 1987b; Rich *et al.* 1986).

Aunque las palmas pertenecen a una clase de árboles que no presenta adición de tejido de soporte estructural con la edad, están sujetas a los límites mecánicos que su diseño implica (Tomlinson 1990). Su estrategia de crecimiento combina cambios en la forma con cambios en las propiedades mecánicas. Debido a esto, las palmas, en contraste con la mayoría de monocotiledóneas, son capaces de presentar proporciones similares a las de otras angiospermas leñosas, y alcanzan el dosel por medio de un balance entre el peso del organismo y su estabilidad mecánica. Este balance entre peso y estabilidad se logra por la producción de tejidos primarios con paredes engrosadas a través de diferentes tipos de deposiciones en éstas, fibras de xilema primario reforzadas por esclerénquima.

1.2 Antecedentes

• Modelos alométricos

Toda planta mantiene un diseño biomecánico básico, que minimiza la posibilidad del tallo de doblarse bajo su propio peso (Niklas 1995). El análisis de la relación entre la altura y el diámetro basal en diferentes especies de plantas permite una mejor comprensión de sus aspectos biomecánicos, ecológicos y evolutivos (Niklas et al. 2006). La elevación de los órganos fotosintéticos y reproductivos implica aprovechar la energía radiante y el potencial de dispersión de propágulos a larga distancia, mientras que el diámetro basal del tallo es una cruda medida del costo de elevar órganos más arriba que plantas vecinas y de sobrepasar otros obstáculos entre la luz y el organismo. Además esta relación revela el tamaño máximo que alcanzan especies de grupos filogenéticos y/o funcionales diferentes lo que es crucial para probar hipótesis ecológicas y evolutivas.

Para describir la relación alométrica entre la altura de los árboles y su diámetro, se han propuesto tres modelos básicos de estabilidad mecánica: el de similitud elástica, el de similitud por estrés, y el de similitud geométrica (McMahon & Kronauer 1976). El modelo de similitud por estrés asume que el tallo experimenta un estrés máximo constante a lo largo de todo su eje. Esta suposición requiere que el largo del tallo sea proporcional a la raíz cuadrada del diámetro ($L \propto D^{1/2}$). El modelo de similitud elástica indica que las estructuras de diferentes tamaños tienen un mismo margen de seguridad ante fallos mecánicos (en este caso, $L \propto D^{2/3}$). El modelo de similitud geométrica presenta la hipótesis

alternativa a los dos modelos anteriores, y asume que las estructuras de diferente tamaño tienen la misma forma, y así, el largo del tallo varía linealmente en función del diámetro ($L \propto D$). Esto se determina por el coeficiente de proporcionalidad (α = la pendiente en los modelos de regresión logarítmica entre el diámetro y la altura) que para los tres modelos alométricos es 0,5 (similitud por estrés), 0,66 (similitud elástica), ó 1,0 (similitud geométrica). De forma alternativa a los modelos anteriores, un cuarto modelo, el modelo isométrico, asume que las propiedades mecánicas de las principales estructuras de la planta se comportan de forma similar a lo largo de su crecimiento. De esta forma, el diámetro del tallo se engrosaría de manera directamente proporcional al aumento en altura.

Las relaciones alométricas permiten examinar la morfología desde una perspectiva dinámica, es decir, no describen de manera inmutable a las especies. Estos modelos sirven como base para entender cómo las propiedades mecánicas de las plantas tropicales varían no solamente a través de diferentes grupos filogenéticos, sino también a través de diferentes calidades de hábitat y estadios ontogenéticos. La planta puede cambiar sus patrones de distribución de biomasa en respuesta a la heterogeneidad en la disponibilidad de recursos (Coomes & Grubb 1998) por lo que sería simplista asumir que una especie en particular se ajusta únicamente a uno de estos modelos a lo largo de todo su ciclo vital. Por esta razón, diferentes modelos podrían explicar la variación en estrategias alométricas a lo largo de la vida de una especie. Se hace entonces necesario mejorar la comprensión de las propiedades mecánicas de las palmas a través del estudio de la distribución de tejidos que conforman sus diferentes

partes, a fin de aumentar la exactitud de estos modelos en predecir las relaciones alométricas a través de diferentes estadios ontogenéticos.

Algunos autores han descrito relaciones alométricas en palmas neotropicales en donde la relación diámetro/altura del tallo no sólo no se ajusta a ninguno de estos modelos teóricos, sino que tampoco es isométrica (Rich 1987b; Alves *et al.* 2004, Ávalos *et al.* In prep.). Estas relaciones alométricas reflejan diferencias en las estrategias de crecimiento de un mismo individuo pues la forma del tallo experimenta cambios ontogenéticos internos en sus propiedades mecánicas. La velocidad de este proceso puede estar afectada por la heterogeneidad de recursos (Rich 1987b; Ávalos *et al.* 2005) y relacionada al peso de otros órganos. Por ejemplo, todo aumento en el tamaño de la corona de hojas está limitado por el ancho del tallo que estableció la joven planta ya que provee un eje de un determinado diámetro con límites mecánicos y un área de conducción prefijados (Hallé *et al.* 1978). Aquí se aborda el caso de algunas especies de palmas que exhiben un patrón de crecimiento donde las raíces fúlcreas están organizadas en un cono que crece conforme el tallo aumenta su diámetro. Para un diámetro de tallo dado, las palmas con raíces fúlcreas alcanzan mayores alturas que las palmas convencionales (Schatz *et al.* 1985) con las ventajas intrínsecas que esto implica en obtener una posición favorable en el estrato del bosque (Tomlinson 1990).

• Estructura de raíces

Inicialmente, se creía que las palmas con raíces aéreas estaban asociadas a terrenos inundados (Corner 1966) y que su función era elevar la base del tronco del suelo. Sin embargo, esa tesis ha sido refutada (Kahn & de Granville 1992). Bodley & Benson (1980) introdujeron el término de palmas "caminadoras" al observar plántulas de *Socratea exorrhiza* 'escapar' de hojarasca y desarrollar nuevas raíces en el lado opuesto al obstáculo y recuperarse efectivamente y permitir la descomposición de las raíces viejas. Swaine (1983) observó que las raíces fúlcreas permiten a los individuos establecerse en sitios efímeros y evadir desechos orgánicos como troncos. La asociación de palmas irearteoideas con hábitats con inclinación pronunciada del terreno hizo sugerir que las raíces fúlcreas son una adaptación a condiciones inestables y que proveen estabilidad mecánica (Henderson 1990). Empero, las especies arborescentes que las presentan son más abundantes en tierras con fuertes inclinaciones que en terrenos planos (Chazdon 1996), donde proporcionan soporte de partes aéreas a la vez que facilitan un mayor acceso a la luz (Dransfield 1978).

Se ha sugerido además que estas raíces permiten una estrategia única de crecimiento vertical. Hartshorn (1983) sugirió que las raíces fúlcreas en *S. exorrhiza* facilitan un rápido crecimiento hacia el dosel cuando hay disponibilidad de luz en el sotobosque. Sin embargo, los individuos juveniles de palmas arborescentes con raíces fúlcreas no dependen de claros para crecer en altura (Svenning 1999b). Las raíces fúlcreas reflejan entonces la gran plasticidad del

crecimiento de las palmas tropicales pues en los primeros estadios de desarrollo, el cono contribuye a un rápido crecimiento vertical sin pérdida de estabilidad (Schatz *et al.* 1985) y favorece la sobrevivencia de las plántulas al permitir el establecimiento de la planta en un lugar diferente al del punto de germinación luego de que el tallo ha sido derribado (Bodley & Benson 1980). Ávalos *et al.* (2005) reportan una gran variabilidad en la estructura del cono de raíces fúlcreas en las palmas de dosel, *Iriarteia deltoidea* y *Socratea exorrhiza*, la cual estuvo influenciada principalmente por el tamaño de la palma, aunque otros factores como las condiciones lumínicas y edáficas, así como el régimen de disturbios, podrían afectar la estructura de estas raíces. Incluso, se ha encontrado en estas dos especies la producción de un segundo cono de raíces fúlcreas, adaptación que favorece el intercambio gaseoso radical cuando el primer cono está cubierto de vegetación (Ávalos 2004).

Las evidencias apuntan más a que este sistema es esencial para el soporte mecánico (Tomlinson 1990). Goldsmith y Zahawi (2007) definen este sistema como una estrategia novedosa para alcanzar rápidamente altura vertical sin comprometer la estabilidad mecánica. Aun así, la idea de un cono de raíces como soporte del tallo en terrenos inclinados no ha sido explorada en muchas especies. Pocas investigaciones han examinado directamente si el crecimiento vertical está correlacionado positivamente con la estructura del cono de raíces fúlcreas (Goldsmith & Zahawi 2007). También se desconoce si la estructura del cono de raíces está influenciada por el tamaño de la palma en especies de subdosel y sotobosque.

Este sistema de raíces en palmas puede ser considerado como un rasgo funcional, es decir, un atributo que tiene influencia potencialmente significativa en el establecimiento, sobrevivencia y éxito de una especie (Reich *et al.* 2003). Deriva entonces la importancia de identificar cómo este rasgo se inscribe en la estrategia de las especies que lo presentan así como averiguar su compromiso con factores ambientales a escala ecológica.

Capítulo II

2.1. Justificación

Las especies consideradas en este estudio son muy abundantes en los bosques tropicales de las tierras bajas de Costa Rica (Cuadro 1; Clark et al. 1995). Pertenecen a un ámbito filogenético y ecológico amplio, y están distribuidas principalmente en el sotobosque, subdosel y dosel. La mayoría de ellas, sobretodo *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*, han sufrido procesos de extracción intensiva como fuente de palmito o madera para construcción (Joyal 1994; Clark et al. 1995).

La extracción de palmito del único tallo de una planta resulta en la muerte de ésta. En Costa Rica *Euterpe precatoria* es la principal fuente de palmito extraído ilegalmente del Parque Nacional Braulio Carrillo. Ávalos (2007) encontró que los palmiteros extraen hasta 300 palmas en periodos de dos a tres días, lo que causa un daño estructural significativo en el sotobosque. Aunque los guardaparques decomisan cientos de palmitos extraídos, gran parte de la extracción pasa inadvertida y se hace poco por analizar los impactos de este proceso en la diversidad del bosque y en el funcionamiento del ecosistema. Muchas de las actuales áreas protegidas podrían convertirse en reservas extractivas, con todos los potenciales efectos negativos que esto implica para la dinámica de las cadenas alimenticias.

Es importante generar una mejor comprensión de los aspectos físicos, biomecánicos y ecológicos que influyen el crecimiento y distribución de las palmas. Conocer estos aspectos contribuye a mejorar las estrategias de manejo

y conservación actuales, para integrar comunidades humanas que podrían verse beneficiadas de los productos provenientes de estas palmas a través de su domesticación y aprovechamiento agroforestal.

2.3. Objetivo General

Determinar cómo es que la heterogeneidad ambiental influencia la estrategia de alometría y la estructura del cono de raíces fúlcreas de las siguientes palmas: *Chamaedorea tepejilote* Liebm. ex Mart., *Cryosophila warscewiczii* (H. Wendl.) Bartlett, *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav., *Prestoea decurrens* (H. Wendl. Ex Burret) H.E. Moore y *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.

2.4. Objetivos Específicos

1- Analizar la variación en las relaciones alométricas de cinco especies de palmas a través de diferentes estados de desarrollo ontogenético. Las palmas necesitan estar reforzadas en la base, para crecer en altura y asegurarse suficiente soporte mecánico que permita invertir luego en un aumento en altura. Se espera entonces que los individuos juveniles tengan una relación altura vs diámetro diferente a la de los individuos adultos. Además, ya que la heterogeneidad de recursos influye la estrategia de crecimiento de las plantas, se espera que la estrategia de alometría no sea la misma en especies que explotan ambientes de dosel que en especies de sotobosque o subdosel.

2- Describir la distribución de tejidos de raíces fúlcreas a través de diferentes estados de desarrollo ontogenético y de acuerdo con el tipo de suelo, la magnitud de la inclinación predominante en el terreno y en estadios sucesionales. Si este sistema de raíces funciona como una estrategia para

alcanzar rápidamente altura vertical sin comprometer la estabilidad mecánica, se espera que a mayor valor de la inclinación del terreno se distribuyan más tejidos de raíces a la parte del cono de raíces fúlcneas que está en dirección de la inclinación.

3.1. Metodología

• Área de estudio

Este estudio se realizó en la Estación Biológica La Selva (EBLS) localizada en Puerto Viejo de Sarapiquí, en el noreste de las tierras bajas del Caribe de Costa Rica (10°25'N, 84°00'W) con un ámbito de elevación comprendido entre 30 y 150 msnm. El área se clasifica como Bosque Tropical Húmedo dentro del sistema de zonas de vida de Holdridge (Hartshorn & Hammel 1994). La Selva presenta una estacionalidad débil con un promedio anual de precipitación de 3.962 mm y 26°C de temperatura promedio (Sanford *et al.* 1994). La Selva presenta suelos aluviales y residuales que varían desde los relativamente fértiles Inceptisoles hasta los Ultisoles con bajo pH y pobres en fósforo (Sollins *et al.* 1994). Aquí, las palmas son elementos conspicuos en el paisaje pues representan 26% de los tallos > 10 cm de diámetro, aunque solamente contribuyen en un 2.6% al número total de especies (Chazdon 1996).

• Selección de individuos

Se realizaron transectos de 50 m de largo por 5 m de ancho cada 20 m alternadamente a la izquierda y derecha de varios senderos en diferentes tipos de suelo y estadios sucesionales. De acuerdo al *Método del Individuo más Cercano* (Cottam & Curtis 1956) se seleccionaron de 20 a 30 individuos de un amplio ámbito de alturas (desde plántulas a adultos) de las especies *Chamaedorea tepejilote*, *Cryosophila warscewiczii*, *Iriartea deltoidea*, *Prestoea*

decurrens, y *Socratea exorrhiza*. Se seleccionaron individuos que tuvieran al menos una hoja con un largo de la fronda desde la base hasta el ápice de 50 cm.

• Medición de variables morfológicas

En cada individuo se midió la altura del tallo desde el suelo hasta el primer brote de la última hoja. A los individuos con alturas inferiores a 2 m la medida se realizó directamente con una cinta métrica, mientras que la altura de individuos entre 2 y 9 m fue estimada con un clinómetro marca SUUNTO y reglas trigonométricas. La altura de individuos superiores a 9 m se midió con un láser "Range Finder" marca Nikkon. La inclinación predominante del terreno se midió dentro de un radio de 3 m alrededor de la base de las raíces. Se estimó por medio de la medición con un clinómetro el ángulo formado entre dos varillas del mismo tamaño clavadas en el suelo de manera paralela a la vertical.

El cono de raíces fúlcreas fue dividido en 8 variables morfológicas de acuerdo con la metodología descrita por Ávalos *et al.* (2005). Éstas son: (a) el ancho del cono perpendicular a la inclinación del terreno; (b) el diámetro del tallo sobre las raíces fúlcreas; (c) la proyección horizontal de la base del cono hacia abajo, y (d) hacia arriba de la inclinación; (e) la altura de raíces hacia abajo de la inclinación y (f) hacia arriba de la inclinación; y (g) la longitud de raíces hacia abajo y (h) hacia arriba de la inclinación (Figura 1).

• Análisis de datos

Para determinar los niveles de asociación entre las diferentes especies de palmas y el hábitat en el que se encuentran (tipo de bosque y tipo de suelo), se utilizó un análisis de correspondencia canónica. Este análisis define grupos de acuerdo con sus patrones de similitud y separa a las especies de acuerdo con ejes que resumen la falta de independencia entre las variables ambientales. El objetivo de este análisis es representar los valores de la tabla de frecuencias relativas en términos de similitud en distancias X^2 entre las líneas (especies) y columnas individuales (variables ambientales; Quinn & Keough 2002).

Se analizó si el diámetro y la altura de las palmas se ajustaba a alguno de los 3 modelos alométricos mencionados anteriormente (McMahon & Kronauer 1976) a través de diferentes modelos de regresión lineal. Se probaron modelos logarítmicos y lineales y se conservó aquél que tuviese el mayor valor del coeficiente de determinación R^2 .

Se usó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para resumir la estructura de covariación entre las variables morfológicas que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas (*a, c, d, e, f, g* y *h*; Figura 1). Estas variables morfológicas están altamente correlacionadas (promedio de coeficientes de correlación = 0.88; DE = 0.07, Cuadro 2). Los valores de los primeros componentes (la proyección de las variables originales en el nuevo eje) se usaron como variable respuesta para explicar los cambios en la estructura de raíces fúlcreas en función de la inclinación del terreno y la altura de la palma a través del uso de un modelo de regresión escalonada:

$$(\text{Prin}_{ijkl})^T = \mu + \text{INCL}_i + \text{VOL}_j + \text{BOS}_k + \text{ESP}_l + e_{ijkl}$$

donde Prin_{ij} es el vector de los dos componentes principales transpuestos (T), μ es el promedio de los valores de todas las palmas medidas, INCL_i es la desviación del promedio debido al efecto de la inclinación del terreno, VOL_j es la desviación debida al efecto del volumen del tallo de la palma como aproximación al tamaño de ésta, BOS_j es la desviación debida al efecto del tipo de bosque, ESP_j es la desviación debida al efecto de la especie palma, y e_{ij} es la desviación debida al error.

Se usaron aquellos componentes principales que explicaron una proporción significativa (con eigen values ≥ 1) de la variación en los datos. Se comprobó que los valores del primer componente principal tuvieran una distribución normal así como igualdad de varianzas antes de aplicar el modelo de regresión escalonada.

Capítulo IV

4.1. Resultados

• Distribución de las especies a través de diferentes estadios sucesionales

Se midieron en total 462 individuos de las cinco especies en estudio. Se observó un amplio ámbito de variación en número de hojas (entre 4 y 15 en promedio), altura promedio (entre 2 y 8 m) y diámetro (entre 3 y 11 cm; Cuadro 3).

Se encontró un claro nivel de asociación entre la distribución de las palmas y el tipo de bosque. Según el análisis de correspondencia se encontró que un eje es suficiente para agrupar a las diferentes especies en términos de su preferencia por un tipo de bosque (Figura 2). A pesar de la relación entre abundancia de especies y tipo de bosque, *S. exhorrida* e *I. deltoidea*, estuvieron más asociadas al bosque primario, mientras que fue más frecuente encontrar a *C. warszewiczii* y a *P. decurrens* en el bosque secundario. Asimismo se encontró una asociación entre la distribución de estas especies y el tipo de suelo. Un eje clasificó a *S. exhorrida* e *I. deltoidea* en suelos residuales, o de origen volcánico, y las separó de *C. warszewiczii* y *P. decurrens*, las cuales estuvieron asociadas a suelos aluviales (Figura 3). Todas las especies de palmas se encontraban en suelos de tipo inceptisol. En otro análisis enfocado al tipo de terreno en el que se encontraban las especies, se encontró a *P. decurrens* asociada a terrazas bajas e intermedias, a *I. deltoidea* y *C. warszewiczii* relacionadas con terrazas altas, mientras que *S. exhorrida* se encontró

débilmente asociada a suelos inundables (dos ejes explicaron un 93% de la variación en la falta de independencia entre las variables o *inercia*).

• Análisis de la alometría del tallo.

Se eligió el modelo que explicara el mayor porcentaje de la variación para la relación entre la altura y el diámetro de las palmas. De los modelos disponibles, se escogió el logarítmico pues explicaba un porcentaje mayor de la variación en todos los casos (Cuadro 4). Además, esta relación resalta un mayor cambio en la pendiente de la recta de regresión en individuos superiores a 1.5 m de altura a través de todas las especies, tipos de hábitat, y niveles de perturbación (i.e., proporción de la pendiente de regresión para palmas inferiores a 1.5 m en relación con la de palmas superiores a 1.5 m). De esta manera, la pendiente de estas regresiones cambiaba radicalmente al cruzar este umbral, lo cual también se reflejó en los diagramas de dispersión preliminares (Figura 4). Por lo tanto, se calcularon diferentes regresiones para plántulas (palmas inferiores o iguales a 1.5 m) vs. palmas superiores a 1.5 m (Cuadro 5, Figura 5).

En ambos casos, para los modelos lineales y aquellos transformados logarítmicamente, el diámetro fue directamente proporcional a la altura, aunque a velocidades diferentes para palmas menores y superiores a 1.5 m. La relación lineal entre el diámetro y la altura sugiere que esta es isométrica a lo largo del ámbito de alturas consideradas. Pero en general, en esta relación diámetro/altura, el factor de proporción para los individuos mayores a 1.5 m es mucho más importante que en los individuos menores a 1.5 m de altura.

• Análisis de la estructura de las raíces fúlcreas

Las variables morfológicas que describen el cono de raíces fúlcreas en las cinco especies de palma demuestran altos grados de correlación (promedio de coeficientes de correlación = 0.88; DE = 0.07, Cuadro 2), así como los promedios por especie (Cuadro 6). Sin embargo, cuando se realizó el análisis de componentes principales, con la excepción de las especies de subdosel (*C. warscewiczii* y *P. decurrens*), la distribución del primer componente principal no fue normal. Para determinar similitud en la estructura de raíces se implementó entonces un análisis no paramétrico (Kruskal Wallis) que determinó que el primer componente principal divergía entre especies ($KW-H_{4, 461} = 210.75$; $P < 0.0001$).

Se encontraron diferencias importantes entre las cinco especies, a pesar de que la relación multivariada entre las variables que describen la estructura del cono fue la misma (Figura 6). Por ejemplo, *S. exhorrida* se encuentra muy separada del resto. Las variables que describen las raíces fúlcreas mantienen el mismo orden de diferencias entre especies (Figura 7a-g), lo cual indica que el cono presenta la misma estructura básica a través de amplias diferencias en especies, inclinación del terreno, tipos de bosque, y tipo de suelo.

Al tomar en cuenta las especies de subdosel (*C. warscewiczii* y *P. decurrens*), se consideró sólo el primer componente principal ya que tuvo un eigen value de 6.05 (≥ 1) y resumía un 86.42% de la variación (Cuadro 7); mientras que el segundo componente principal tuvo un eigen value de 0.53 (< 1) y explicaba solo 7, 61% de la variación. Las siete variables morfológicas tuvieron una contribución similar en este primer componente el cual puede ser llamado

"estructura del cono de raíces". En la regresión escalonada, las variables especie, volumen y tipo de bosque tuvieron un efecto significativo sobre la estructura del cono de raíces (Cuadro 8). Se tomó por aparte el caso de la palma *Chamaedorea tepejilote* por estar asociada únicamente al bosque secundario. Se definió un componente principal para resumir las mismas variables morfológicas de su cono de raíces, y éste explicó cerca del 80% de la variación mientras que el segundo explicó solamente el 9.48 % (Cuadro 9). Tanto el volumen de la palma así como la inclinación del terreno tuvieron un efecto significativo en la estructura del cono de raíces (Cuadro 10).

5.1. Discusión

Los bosques tropicales húmedos se caracterizan por ser comunidades estructuralmente complejas. Esta variación se debe en gran parte a mosaicos edáficos que repercuten tanto a nivel de pequeñas comunidades de plantas así como a nivel de ecosistemas y paisajes (Clark *et al.* 1995; Vormisto *et al.* 2000; Baltzer *et al.* 2005). La diversidad de especies de palmas tropicales, sus formas de vida y tamaños reflejan esta heterogeneidad ambiental (Kahn 1986, Chazdon 1996; Svenning 2001). Es común que las palmas muestren patrones locales o regionales de asociación y de preferencias ecológicas en los que algunas especies parecen estar adaptadas a condiciones edáficas específicas, como calidad de suelos, drenaje y origen de éstos (Widyatmoko & Burgman 2006). Este aspecto se confirma en este estudio ya que se encontró una relación entre especies de palmas con hábitats determinados, y por la variación del desarrollo alométrico y de la estructura del cono de raíces fúlcreas de acuerdo con el hábitat. Se ha propuesto que algunas características de la arquitectura de árboles y palmas, junto con la habilidad asimilativa de cada individuo, reflejan el nicho de cada especie (Kohyama 1987; Kimura & Simbolon 2002); entonces es posible que las asociaciones observadas expliquen en parte, la distribución de estas especies.

• Relación con variables ambientales

El nivel de asociación encontrado entre abundancia de especies y tipo de bosque revela tanto las preferencias de cada especie como la historia de intervención humana en cada estadio sucesional, ya que estas palmas son muy apreciadas como fuente de materiales y alimentos (Cuadro 1). *Socratea exorrhiza* e *I. deltoidea* se encuentran sobretodo en bosque primario ya que esta área fue protegida con mayor anterioridad en La Selva, lo que impidió la extracción de estas especies por su apreciado palmito.

Sin embargo, la distribución no uniforme, y la asociación de las especies de palmas en diferentes tipos de suelo, no tiene una explicación muy concreta (Clark *et al.* 1995, Kahn & de Granville 1992). *Socratea exorrhiza* e *I. deltoidea* fueron encontradas más frecuentemente en suelos residuales, o de origen volcánico, mientras que *C. warscewiczii* y *P. decurrens* fueron más comunes en suelos aluviales. Diferencias en la disponibilidad de nutrientes pueden explicar este patrón de distribución (Peres 1994); de hecho los suelos aluviales tienen mayores concentraciones de nitrógeno, fosfato y otros cationes (Baltzer *et al.* 2005). Pero probablemente las causas también pueden deberse a la especialización de nicho o microhabitat (Svenning 2001, Paoli 2006) determinada por condiciones ambientales locales como la topografía (Svenning 1999a) o diferentes condiciones de drenaje. Al igual que las tendencias observadas en este estudio, Vormisto (2002) encontró en el bosque amazoniano a *Socratea exorrhiza* e *I. deltoidea* rara vez en suelos bien drenados pero como elementos importantes en suelos inundables. También hay que considerar diferencias en la

capacidad de las diferentes especies de crecer y sobrevivir con baja luminosidad, además de la influencia de enemigos naturales, polinizadores, y la combinación de todos los factores anteriores (Clark *et al.* 1995). Se sabe que interacciones bióticas como la herbivoría y las asociaciones micorrízicas vesículo-arbusculares tienen efectos indirectos; incluso algunas especies de palmas como *Bactris gasipaes* y *Euterpe oleracea* son dependientes de micorrizas, pues éstas aumentan significativamente su crecimiento al mejorar el aprovechamiento de nutrientes (Chu 1999; Mora-Urpi & Gainza-Echeverría 1999; Bovi *et al.* 2000; Baltzer *et al.* 2005).

• Alometría del tallo

El tallo leñoso de las palmas es hasta cierto punto la característica más distintiva de esta familia. Como en todo eje leñoso erecto, satisface necesidades de transporte, soporte mecánico y almacenamiento (Tomlinson 1990). Su crecimiento y su desarrollo influyen los de otros órganos como hojas e inflorescencias, y determinan varios aspectos de toda su historia de vida, como por ejemplo, la fase de establecimiento de cada individuo, la velocidad de crecimiento, las variaciones en el tropismo y las relaciones alométricas (Henderson 2002). Este tipo de tallo es muy eficiente mecánicamente, gracias a su crecimiento durante su establecimiento con continuo endurecimiento primario así como con lignificación gradual de la fibras y del tejido de parénquima, el hábito arborescente es realizado (Tomlinson 2006).

La relación entre el diámetro y la altura revela el tamaño máximo que alcanzan especies de grupos filéticos o funcionales diferentes lo que es crucial para hipótesis ecológicas y evolutivas (Niklas *et al.* 2006). Con respecto a esta relación, Alves *et al.* (2004) encontraron en *Euterpe edulis* un cambio en individuos inferiores a 1.25 m de altura y 6 cm de diámetro, y sugieren que antes de alcanzar este tamaño los juveniles crecen más rápido en diámetro que en longitud del tallo. En nuestro caso, las palmas superiores a 1.5 m mostraron una tasa de cambio del diámetro en relación con altura más rápida que las palmas inferiores a 1.5 (Fig. 4). Esta relación se mantuvo a lo largo de diferentes tipos de suelo y estadios sucesionales lo que sugiere que la forma de la relación diámetro-altura para plántulas e individuos superiores 1.5 m es relativamente constante, y lo que varía con el gradiente sucesional es la tasa a la cual una cierta combinación altura-diámetro es alcanzada. La altura en palmas pequeñas aumenta lentamente en relación con el diámetro ya que éste experimenta un intenso crecimiento primario. Este cambio en la velocidad de crecimiento puede representar un umbral, antes del cual los individuos se encuentran en una fase de establecimiento mecánico, y a partir de este umbral crecen para alcanzar una altura suficiente para evadir la sombra de otras plantas del sotobosque.

Los patrones de distribución de especies de plantas y la estructura de su población en los bosques, dependen mucho de las clases de tamaños utilizadas en los inventarios (Vormisto 2002). En general, los estadios ontogenéticos de plántulas siempre son más comunes y para palmas no es la excepción (Homeier *et al.* 2002). En un estudio de la población de la palma de dosel *Euterpe*

precatoria en el Parque Nacional Braulio Carrillo, Ávalos (2007) encontró que las plántulas constituyen el 78% de la población mientras que las palmas de mayor altura son muy raras en la población (2%). En bosques del Amazonas, las palmas de dosel *Socratea exorrhiza* e *I. deltoidea* son más comunes como plántulas e individuos juveniles (de 58 a 88%) mientras que los individuos más altos de 10 m son muy escasos (Vormisto 2002). Esto puede deberse a mortalidad de plántulas antes de convertirse en juveniles así como diferentes estrategias de reproducción y formas de crecimiento, sobretodo si se trata de especies solitarias y que se reproducen por semilla. En nuestro caso, es muy posible que las relaciones alométricas estén afectadas por el tamaño muestral y la representación de palmas de diferente estadio ontogenético. Por esto, no es evidente que la relación diámetro vs. altura en estas especies de palmas no es estrictamente lineal sino sigmoideal. De esta manera, las plántulas crecen despacio en altura, luego aceleran su crecimiento vertical para finalmente estabilizarse. Esto es congruente con la variación en la tasa de crecimiento que encontraron Homeier *et al.* (2002) en *I. deltoidea* en la Reserva Biológica de San Ramón, y por Lieberman *et al.* (1988) en *Welfia georgii* en la Estación Biológica La Selva.

Las palmas pueden crecer en altura de forma limitada al desarrollar soporte basal suficiente para el tallo y la copa (Rich *et al.* 1986; Rich 1987b). En contraste con las plantas leñosas que engrosan su tronco a través de crecimiento secundario, las palmas aumentan su soporte mecánico al mantener tallos de diámetro pequeño reforzados por esclerénquima, fibras de xilema primario, y

células de parénquima con paredes celulares endurecidas, elementos que combinados presentan un alto módulo de Young o sea una alta dureza densospecífica (Niklas 1994). El aumento en altura se logra a través de cambios en el desarrollo y en la composición y distribución de los tejidos que se hacen más fuertes lo que es conocido como la estrategia "E" del módulo de *Young* (Niklas 1994). Anatómicamente, estas monocotiledóneas arborescentes experimentan cambios en el tamaño de sus células, la dureza de su pared y las deposiciones en ésta. La periferia del tallo está unida con el cilindro central a través de gruesas fibras lo que origina soporte mecánico al tallo. El centro representa los beneficios compensatorios de tan único sistema vascular pues es muy lacunoso con haces vasculares bastante separados que retienen su conductividad durante toda la vida de la palma (Tomlinson 2006).

Los incrementos posteriores en la altura están limitados por la capacidad de mantener más biomasa a nivel de hojas, pero los logran ya sea con aumentos limitados en el diámetro, por modificación de la distribución del peso de las partes aéreas, o por atribución de parte del peso hacia el cono de raíces fúlcreas, o bien, al exceder sus alturas máximas teóricas. Esto último si se asume que los cambios en altura en el módulo de Young y la dureza densospecífica son constantes. Una vez que la corona de hojas alcanza su tamaño máximo, la capacidad de transporte se fija. Además, las palmas deben estar inicialmente sobrecargadas hidráulicamente y así anticipar los futuros aumentos en altura (Tomlinson 1990). El resultado final es un rápido aumento en altura a través de cambios relativamente pequeños en diámetro, como se observa en

este estudio.

Las palmas explotan propiedades inherentes del sistema vascular de las monocotiledóneas de manera que pueden ser "árboles" erectos que compiten con similares leñosos y de construcción convencional. Su éxito se basa en tener reglas simples de construcción alométrica y un sistema vascular que tiene la habilidad de funcionar indefinidamente sin ser reemplazado (Tomlinson 2006). Así, son capaces de desarrollar cambios ontogenéticos internos en las propiedades mecánicas del tallo bastante complejos en comparación con árboles dicotiledóneos y coníferas (Rich 1987a). Es posible que el momento en el que se expresan estos cambios en el desarrollo del tallo esté afectado por la heterogeneidad de recursos, como lo sugiere la relación entre el diámetro y la altura observada en este estudio, así como en otras palmas como *I. deltoidea* y *S. exhorrida* (Homeier *et al.* 2002; Ávalos *et al.* 2005), en las que alturas similares fueron alcanzadas por un amplio ámbito de diámetros. La heterogeneidad en la disponibilidad de recursos afecta la estructura mecánica de palmas en diferentes estadios de vida.

• Estructura del cono de raíces fúlcreas

El cono de raíces fúlcreas tiene una estructura similar en las cinco especies de palmas que se encontraron en diferentes inclinaciones del terreno, tipos de bosque y de suelo. Esto sugiere que la estructura del cono está determinada por el tamaño de la palma y por un componente posiblemente

filogenético que proporciona a las palmas una sola solución común al problema de soporte de las partes aéreas mediante raíces fúlcreas.

En el caso de las especies de sotobosque y subdosel, la estructura de correlación entre las 7 variables que componen el cono de raíces fúlcreas presentó coeficientes positivos. Esto se explica en un modelo multivariado por el tamaño de la planta pero también por el tipo de bosque y la inclinación del terreno. Esta correlación positiva sugiere que el cono de raíces se desarrolla conforme aumenta la biomasa aérea, al tiempo que interviene en mantener la estabilidad mecánica, y facilitar el despliegue de área foliar para suplir las necesidades respiratorias necesarias para producir más tejidos (Chazdon 1986). *Cryosophyla warscewiczii* y *Prestoea decurrens* son dos especies que viven en ambientes limitados por el dosel en intercepción lumínica por lo tanto, es probable que la inversión en soporte para crecer en altura no sea tan importante como la inversión en soporte de una copa con estrategia de despliegue foliar óptimo en términos de eficiencia en la intercepción lumínica (*i.e.*, Chazdon 1985, 1986; Alvarez-Clare & Ávalos 2007). Si se toma en cuenta que la disposición de las hojas interactúa con otros rasgos morfológicos y fisiológicos para compensar por su filotaxia subóptima y su reducida capacidad de ajustarse a cambios espaciales y temporales en la distribución de recursos (Niklas 1988; Wright 2002), las raíces fúlcreas son un elemento más de un diseño arquitectónico que responde ante presiones selectivas que llevan hacia aprovechamiento óptimo de las condiciones lumínicas con las que cuentan.

Las plantas de sotobosque tienen un alto riesgo de impacto por ramas que caen del dosel. Las palmas clonales deben maximizar su seguridad pero asegurar una intercepción lumínica óptima por medio de numerosos tallos pero con diámetros que confieran resistencia contra el doblamiento o ruptura del tallo (Svenning 2000). La poca luminosidad limita la evolución de la estrategia de crecimiento de estas palmas: tener muchos ramets de diámetro importante disminuye la extinción del genet y aumenta la captación lumínica de éste, pero con los costos que esto implica en un ambiente pobre en recursos.

Chamaedorea tepejilote es una planta clonal de sotobosque. En el modelo que explica la estructura de su cono de raíces fúlcreas, la inclinación del terreno tuvo un coeficiente positivo. Nuevamente, este sistema de raíces se desprende de una estrategia que brinda estabilidad en individuos que pueden tener varios tallos y que tratan de optimizar la posición de la planta en ambientes mecánicamente susceptibles.

Para las palmas de dosel, las variables ambientales tienen poco peso en afectar las raíces fúlcreas. Se han observado patrones similares (Ávalos *et al.* 2005; Goldsmith & Zahawi 2007) incluso en otras palmas con raíces fúlcreas, tal es el caso de *Euterpe precatoria* (Ávalos & Fernández In prep.). Los resultados observados en este estudio indican que el crecimiento hacia el dosel en palmas arborescentes está limitado por el soporte estructural. Aunque estas limitaciones mecánicas son comunes, las palmas pueden eventualmente llegar al dosel a velocidades variables, y mantener una relación básica entre el tamaño y la forma. En otras palabras, el cono de raíces fúlcreas representa la convergencia

morfológica de un elemento mecánico de la fisionomía de ciertas especies que en todos sus estados ontogenéticos se encuentra delicadamente superpuesta a factores ambientales.

El significado adaptativo de las características de un órgano debería ser considerado desde el punto de vista de la planta como un todo, o sea un sistema dinámico (Kohyama 1987). En este sentido, y si se tiene en cuenta que el sistema de raíces fúlcreas es convergente en muchas especies de dicotiledóneas arborescentes (Wittmann & Parolin 2005) se puede decir que éste representa la respuesta a una necesidad biológica de disposición y crecimiento de órganos de manera funcional y competitiva (Hallé et al. 1978).

6.1. Conclusiones y Recomendaciones

Las palmas forman un importante componente de los bosques tropicales y son comúnmente utilizadas por el ser humano. Desde el punto de vista del uso y conservación de este recurso, el conocimiento acerca de la distribución y densidad de palmas en diferentes tipos de bosque es crucial. El desarrollo ontogenético de las raíces fúlcreas y sus relaciones con la topografía, características del suelo, asociaciones micorrícicas, y condiciones lumínicas, todavía necesitan ser estudiadas en mayor detalle. Sin embargo, es importante resaltar el componente filogenético que es posiblemente responsable de proporcionar a varias especies una solución común a una necesidad de soporte mediante raíces fúlcreas. Si se tiene en cuenta el papel esencial, tanto en la estructura como en la función del bosque tropical, las respuestas a estas preguntas biomecánicas permitirán a entender mejor cómo la heterogeneidad de hábitats afecta la diversidad morfológica de las especies. Además, el estudio de la variación morfológica de las palmas, así como las relaciones alométricas de las mismas, puede contribuir a una mejor comprensión de las funciones ecológicas de esta familia, así como a su utilización y cultivo sostenible por parte de los seres humanos.

Literatura Citada

- Alvarez-Clare, S. & G. Ávalos. 2007. Light interception efficiency of the understory palm *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* under deep shade conditions. *Ecotropica* 13.
- Alves, L.F., Martins, F.R. & F.A.M. Santos. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. *Acta Bot. Bras.* 18(2): 369-374.
- Ávalos, G. 2004. Production of a second set of stilt roots in arborescent palms: a solution to the puzzle. *Palms* 48(2): 83-85.
- Ávalos, G., Salazar, D. & A.L. Araya. 2005. Stilt root structure in neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica* 37(1): 44-53.
- Ávalos, G. 2007. Changes in size preference of illegally extracted heart of palm from *Euterpe precatoria* (Arecaceae) in Braulío Carrillo National Park, Costa Rica. *Economic Botany* 61(1): 96-98.
- Baltzer, J.L., Thomas, S.C., Nilus, R. & D.F.R.P. Burslem. 2005. Edaphic specialization in tropical trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. *Ecology* 86 (11): 3063-3077.
- Bodley, J.H. & F.C. Benson. 1980. Stilt-root walking by an Iriarteoid palm in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 12(1): 67-71.
- Bovi, M.L.A., Tucci, M.L.S., Spiering S.H. & G. Godoy Jr. 2000. Biomass accumulation and arbuscular mycorrhizal colonization in pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth) as a function of NPK fertilization. *Acta Horticulturae* 513(3): 153-167.
- Chazdon, R. L. 1985. Leaf display canopy structure and light interception of two understory palm species. *Am. J. Bot.* 72(10): 1493-1502.
- Chazdon, R. 1986. The cost of leaf support in understory palms: economy versus safety. *The Am. Nat.* 127 (1): 9-30.
- Chazdon, R. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11(1): 8-9.
- Chu E.Y. 1999. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on *Euterpe oleracea* Mart. (açai) seedlings. *Pesq. Agropec. Bras.* 34(6): 1019-1024.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, M.R. & M.V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76(8): 2581-2594.

- Coomes, D.A. & P.J. Grubb. 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understory, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12: 426-435.
- Corner, E. J. 1966. *The Natural History of Palms*. Univ. California Press Berkeley.
- Cottam, G. & J.T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms, pp. 247-268. En: Tomlinson P. B. and M. H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*.
- Golsmith, G.R. & R.A. Zahawi. 2007. The function of stilt roots in the growth strategy of *Socratea exorrhiza* (Arecaceae) at two neotropical sites. *Revista de Biología Tropical* 55(3).
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forests: an Achitectoral Analysis*. Springer-Berlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- Hartshorn, G.S. 1983. Introduction: plants, p. 146. *In* D.H. Janzen (ed.), *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hartshorn, G.S. & B.E. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns, pp. 73-89. *In*: McDade L.A., Bawa, K.S., Hespeneheide, H.A. & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Henderson, A. 1990. Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. *Flora Neotropica Monograph* 53: 1-100.
- Henderson, A., Galeano, G. & R. Bernal. 1995. *Field Guide to the Palms of The Americas*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 352 p.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. New York Botanical Garden Press, New York, 259 p.
- Homeier, J., Breckle, J. W., Dalitz, H., Leyers, C. & R. Ortiz. 2002. Demography, spatial distribution and growth of three arborescent palms species in a tropical premontane rainforest in Costa Rica. *Ecotropica* 8: 239-247.
- Joyal, E. 1994. Palm ethnoecology in the Sarapiquí region of Costa Rica. *J. Ethnobiol.* 14(2): 161-172.

- Kahn, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica* 18(3): 214-218.
- Kahn, F. & J.-J. De Granville. 1992. Palms in Forest Ecosystems of Amazonia. Ecological Studies. Springer-Verlag, Berlin, 238 p.
- Kimura, M. & H. Simbolon. 2002. Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Mount Halimun, West Java. *Ecological Research* 17: 323-338.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry of saplings. *Funct. Ecol.* 1: 399-404.
- King, D.A. 1990. Allometry of saplings and understory trees of a Panamanian rainforest. *Funct. Ecol.* 4: 27-32.
- Lieberman, M., Lieberman, D. and J. H. Vandermeer. 1988. Age-size relationships and growth behavior of the palm *Welfia georgii*. *Biotropica* 20(4): 270-273.
- McMahon, T.A. & R.E. Kronauer. 1976. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *J. Theor. Biol.* 59: 443-466.
- Mora-Urpí, J. & J. Gainza-Echeverría. 1999. Palmito de pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth): su cultivo e industrialización. Editorial de la Universidad de Costa Rica, 260 p.
- Niklas, K.J. 1988. The role of phyllotactic pattern as a "developmental constraint" on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42: 1-16.
- Niklas, K.J. 1992. *Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function*. Univ. Chicago Press, Chicago. 585 p.
- Niklas, K.J. 1994. *Plant Allometry: The Scaling of Form and Process*. Univ. Chicago Press, Chicago. 390 p.
- Niklas, K.J. 1995. Plant height and the properties of some herbaceous stems. *Annals of Botany* 75: 133-142.
- Niklas, K.J., Cobb, E.D. & T. Marler. 2006. A comparison between the record Height-to-stem diameter allometries of *Pachycaulis* and *Leptocaulis* species. *Annals of Botany* 97: 79-83.

- Paoli, G.D. 2006. Divergent leaf traits among congeneric tropical trees with contrasting habitat associations on Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 22:397-408.
- Peres, C. A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- Quinn, G.P. & M.J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge Univ. Press. UK. 530 p.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J. Westoby, M. & M.B. Walters. 2003. The evolution of plant functional trait variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(3): 143-164.
- Rich, P. M. 1986. Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. *Principes* 30(3): 117-131.
- 1987a. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Iriartea gigantea*, and other arborescent palms: Implications for mechanical support. *Amer. J. Bot.* 74(6): 792-802.
- 1987b. Mechanical structure of the stem of arborescent palms. *Bot. Gaz.* 148(1): 42-50.
- Rich, P. M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S.R., Palmer, M.W. & L. Short. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledoneous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 113(3): 241-246.
- Sanford, R.L., Luvall, J., Paaby, P. & E. Phillips. 1994. The La Selva ecosystem: climate, geomorphology, and aquatic systems, pp. 19-33. En: McDade, L.A., K.S. Bawa, H. Hespeneheide & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Schatz G.E., Williamson, G.B., Cogswell, C.M. & A.C. Stam. 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. *Biotropica* 17(3): 206-209.
- Sollins, P., Sancho, M.F., Mata, Ch.R. & R.L. Sanford. 1994. Soils and soil process research, pp. 34-53. En: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespeneheide, H. & G.S. Hartshorn (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. Univ. Chicago Press, Chicago.

- Svenning, J.C. 1999 a). Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87: 55-65.
- Svenning, J.C. 1999 b). Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? *J. Trop. Ecol.* 15: 355-366.
- Svenning J.C. 2000. Growth strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuni, Ecuador. *Aust. J. Bot.* 48: 167-178.
- Svenning J.C. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *J. Trop. Ecol.* 17: 97-113.
- Swaine, M.D. 1983. Stilt roots and ephemeral germination sites. *Biotropica* 15(3): 240.
- Tomlinson P.B. 1990. *Structural Biology of Palms*. Oxford University Press, New York.
- Tomlinson, P.B. 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 5-14.
- Vandermeer, J. H., Stout, J. & G. Miller. 1974. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima* and *Iriartea gigantea* under various conditions in a natural rain forest. *Principes* 18(4): 148-154.
- Vormisto, J. 2002. Palms as rainforest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation* 11: 1025-1045.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & R. Vasquez. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23: 349-359.
- Widyatmoko, D. & M. A. Burgman. 2006. Influences of edaphic factors on the distribution and abundance of a rare palm (*Cyrostachys renda*) in a peat swamp in eastern Sumatra, Indonesia. *Austral Ecology* 31: 964-974.
- Wittmann, F. & P. Parolin. 2005. Aboveground Roots in Amazonian Floodplain Trees. *Biotropica* 37(4): 609-619.
- Wright, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

Cuadro 1. Características generales y de distribución biogeográfica de cinco especies de palmas (Arecaceae) incluidas en este estudio. Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. Fuente Henderson *et al.* 1995.

| | <i>Chamaedorea tepejilote</i> | <i>Cryosophila warszewiczii</i> | <i>Iriartea deltoidea</i> | <i>Prestoea decurrens</i> | <i>Socratea exorrhiza</i> |
|-----------------------------------|---|---|---|---|--|
| Tribu | Hyophorbeae | Coripheae | Iriarteae | Areceae | Iriarteae |
| Distribución | América Central desde el Sur de México hasta Panamá e incluso Colombia occidental; desde 0 m hasta 1600 m | Desde el Sur de Nicaragua hasta Panamá, desde 0 m hasta 1200 m | Desde Nicaragua hasta Panamá y en Los Andes y Amazonas de Colombia, Ecuador, Venezuela y Brasil; 0 m hasta 1600 m | Nicaragua, Costa Rica, Panamá y Colombia occidental; desde 0 m hasta 1500 m | Desde Nicaragua hasta Bolivia, pasando por Venezuela las Guayanas y Brasil; desde 0 m hasta 1000 m |
| Estrato | Sotobosque ¹ | Subdosel ² | Dosel ³ | Subdosel | Dosel |
| Nombre común en Costa Rica | Palmito dulce, pacaya, tepejilote | Guágara, escobón | Palmito dulce, chonta, palmilera | Caña lucía, pacaya, pacayita, pacaya de danta | Palmito amargo, maquenque, chonta |
| Usos | Palmito | Hojas como escobones y para techado, planta ornamental, las inflorescencias inmaduras son comestibles | Palmito, madera | Palmito, planta ornamental, inflorescencia comestible | Palmito, madera |

¹ Estrato inferior ubicado sobre el suelo del bosque hasta una altura de 2 m

² Estrato que inmediatamente precede al dosel

³ Estrato que se encuentra en el nivel más alto de un bosque

Cuadro 2. Matriz de correlación de los caracteres morfológicos que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 462. (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1).

| Carácter morfológico | a | c | d | e | f | g | h |
|--|------|------|------|------|------|------|---|
| Ancho del cono perpendicular a la pendiente (a) | 1 | | | | | | |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente abajo (c) | 0.89 | 1 | | | | | |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente arriba (d) | 0.88 | 0.77 | 1 | | | | |
| Altura de raíces pendiente abajo (e) | 0.86 | 0.83 | 0.82 | 1 | | | |
| Altura de raíces pendiente arriba (f) | 0.85 | 0.8 | 0.82 | 0.97 | 1 | | |
| Longitud de raíces hacia abajo (g) | 0.88 | 0.87 | 0.82 | 0.99 | 0.97 | 1 | |
| Longitud de raíces hacia arriba (h) | 0.87 | 0.81 | 0.87 | 0.97 | 0.99 | 0.96 | 1 |

Cuadro 3. Resumen de la variación en los caracteres morfológicos que describen la estructura de raíces fúlcreas y el tamaño en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. (Los valores son promedios (\pm 1 desviación estándar); las letras a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1).

| | <i>Chamaedorea tepejilote</i> | <i>Cryosophila warscewiczii</i> | <i>Iriartea deltoidea</i> | <i>Prestoea decurrens</i> | <i>Socratea exorrhiza</i> |
|--|-------------------------------|---------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| N | 48 | 51 | 109 | 81 | 173 |
| Número de Hojas | 4.37 (0.88) | 15.62 (4.37) | 5.83 (1.18) | 6.72 (2.42) | 5.91 (1.18) |
| Altura (m) | 1.94 (1.53) | 3.76 (4.01) | 7.43 (6.87) | 4.54 (3.93) | 8.06 (6.79) |
| DAP (cm) | 2.97 (0.91) | 7.53 (1.17) | 11.59 (6.01) | 8.22 (3.63) | 9.98 (4.9) |
| Volumen (m ³) | 0.002 (0.002) | 0.02 (0.02) | 0.18 (0.27) | 0.04 (0.06) | 0.14 (0.17) |
| Ancho del cono perpendicular a la pendiente (a) | 32.2 (16.41) | 47.39 (28.15) | 58.75 (60.74) | 24.19 (22.52) | 90.34 (62.49) |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente abajo (c) | 16.19 (9.26) | 26.95 (17.06) | 29.48 (26.95) | 13.97 (11.96) | 45.24 (32.35) |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente arriba (d) | 18.1 (10.65) | 22.65 (13.17) | 30.51 (33.76) | 10.43 (10.78) | 43.53 (31.82) |
| Altura de raíces pendiente abajo (e) | 24.55 (19.06) | 46.43 (34.71) | 57.45 (52.3) | 15.03 (17.68) | 131.39 (66.95) |
| Altura de raíces pendiente arriba (f) | 22.24 (16.25) | 37.23 (31.74) | 45.1 (47.39) | 10.5 (13.19) | 117.24 (60.95) |
| Longitud de raíces hacia abajo (g) | 29.84 (20.64) | 52.57 (37.13) | 62.65 (56.75) | 17.72 (19.05) | 138.76 (72.86) |
| Longitud de raíces hacia arriba (h) | 27.99 (18.21) | 41.35 (33.33) | 52.28 (55.88) | 12.59 (15.26) | 124.86 (66.96) |

Cuadro 4. Comparación de los resultados de la Regresión Lineal Ordinaria con los datos no transformados y transformados logarítmicamente entre el diámetro sobre las raíces fúlcreas y la altura en cinco especies de palmas. Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005.

| Especie | Tipo de regresión | R ² | Pendiente |
|---------------------------------|-------------------|----------------|-----------|
| <i>Chamaedorea tepejilote</i> | Lineal | 0.58* | 127.55 |
| | Logarítmica | 0.77* | 2.35 |
| <i>Cryosophila warscewiczii</i> | Lineal | 0.09*** | 104.97 |
| | Logarítmica | 0.24** | 2.88 |
| <i>Iriartea deltoidea</i> | Lineal | 0.74* | 97.9 |
| | Logarítmica | 0.88* | 1.97 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | Lineal | 0.63* | 85.41 |
| | Logarítmica | 0.74* | 2.18 |
| <i>Socratea exorrhiza</i> | Lineal | 0.64* | 110.63 |
| | Logarítmica | 0.79* | 1.6 |

* P < 0.0001

** P < 0.001

^{NS} no significativo

Cuadro 5. Resultados de la Regresión Lineal Ordinaria entre el diámetro sobre las raíces fúlcreas y la altura en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. (Se muestra la regresión separadamente para individuos ≤ 1.5 m y > 1.5 m).

| Especie | Tamaño | R ² | Pendiente | Proporción Pendiente ¹ | N |
|---------------------------------|--------------|--------------------|-----------|-----------------------------------|-----|
| <i>Chamaedorea tepejilote</i> | ≤ 1.5 m | 0.6* | 49.47 | 1.5 | 24 |
| | > 1.5 m | 0.15 ^{NS} | 75.24 | | 25 |
| <i>Cryosophila warszewiczii</i> | ≤ 1.5 m | 0.41*** | 20.86 | 5 | 12 |
| | > 1.5 m | 0.05 ^{NS} | 105.28 | | 39 |
| <i>Iriartea deltoidea</i> | ≤ 1.5 m | 0.68* | 26.34 | 4 | 24 |
| | > 1.5 m | 0.65* | 101.24 | | 83 |
| <i>Prestoea decurrens</i> | ≤ 1.5 m | 0.37** | 9.87 | 7 | 28 |
| | > 1.5 m | 0.36* | 69.36 | | 53 |
| <i>Socratea exorrhiza</i> | ≤ 1.5 m | 0.31** | 12.04 | 9 | 25 |
| | > 1.5 m | 0.56* | 110.47 | | 147 |

¹ Pendiente > 1.5 m dividida entre pendiente ≤ 1.5 m

* P < 0.0001

** P < 0.001

*** P < 0.05

^{NS} no significativo

Cuadro 6. Promedios de los coeficientes de correlación (± 1 desviación estándar) entre los siete caracteres morfológicos indicados en la Figura 1 y que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005.

| Especie | N | Promedio de correlación |
|---|-----|-------------------------|
| <i>Chamaedorea tepejilote</i> | 48 | 0.76 (0.14) |
| <i>Cryosophila warszewiczii</i> | 51 | 0.78 (0.12) |
| <i>Iriartea deltoidea</i> | 109 | 0.88 (0.07) |
| <i>Prestoea decurrens</i> | 81 | 0.91 (0.07) |
| <i>Socratea exorrhiza</i> | 173 | 0.86 (0.07) |
| Especies de subdosel (<i>C. warszewiczii</i> + <i>P. decurrens</i>) | 132 | 0.84 (0.09) |
| Especies de dosel (<i>S. exorrhiza</i> + <i>I. deltoidea</i>) | 282 | 0.86 (0.07) |

Cuadro 7. Resumen de la estructura del primer componente principal que resume la variación de los caracteres morfológicos que componen la estructura de raíces fúlcreas en *Cryosophila warszewiczii* y *Prestoea decurrens* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 132 (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1).

| Carácter morfológico | Primer Componente Principal | Segundo Componente Principal |
|--|-----------------------------|------------------------------|
| Ancho del cono perpendicular a la pendiente (a) | 0,37 | 0,37 |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente abajo (c) | 0,35 | 0,62 |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente arriba (d) | 0,37 | 0,22 |
| Altura de raíces pendiente abajo (e) | 0,39 | -0,18 |
| Altura de raíces pendiente arriba (f) | 0,38 | -0,47 |
| Longitud de raíces hacia abajo (g) | 0,39 | -0,08 |
| Longitud de raíces hacia arriba (h) | 0,38 | -0,4 |
| Porcentaje de la variación explicada (Eigen value) | 86,42 (6,05) | 7,61 (0,53) |

Cuadro 8. Análisis de covarianza para medir los efectos de la especie, inclinación, tamaño de la palma (volumen en m³), tipo de bosque, tipo de suelo y # de hojas sobre el primer y segundo componente principal extraídos de 5 variables que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en *Cryosophila warszewiczii* y *Prestoea decurrens* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 132.

| Efecto | F _{1,128} | P |
|-------------|--------------------|------------|
| Especie | 76.06 | P < 0.0001 |
| Volumen | 35.78 | P < 0.0001 |
| Tipo Bosque | 32.95 | P < 0.0001 |

Cuadro 9. Resumen de la estructura del primer componente principal que resume la variación de los caracteres morfológicos que componen la estructura de raíces fúlcreas en *Chamaedorea tepejilote* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 49 (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a las características morfológicas indicadas en la Figura 1).

| Carácter morfológico | Primer Componente Principal | Segundo Componente Principal |
|--|-----------------------------|------------------------------|
| Ancho del cono perpendicular a la pendiente (a) | 0,39 | 0,19 |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente abajo (c) | 0,34 | 0,01 |
| Proyección horizontal de la base del cono pendiente arriba (d) | 0,32 | 0,79 |
| Altura de raíces pendiente abajo (e) | 0,39 | -0,4 |
| Altura de raíces pendiente arriba (f) | 0,39 | -0,26 |
| Longitud de raíces hacia abajo (g) | 0,4 | -0,3 |
| Longitud de raíces hacia arriba (h) | 0,4 | 0,13 |
| Porcentaje de la variación explicada (Eigen value) | 79,62 (5,57) | 9,48 (0,66) |

Cuadro 10. Análisis de covarianza para medir los efectos de la especie, inclinación, tamaño de la palma (volumen en m³), tipo de bosque, tipo de suelo y # de hojas sobre el primer y segundo componente principal extraídos de 5 variables que describen la estructura del cono de raíces fúlcreas en *Chamaedorea tepejilote* en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 49.

| Efecto | F _{1,45} | P |
|-------------|-------------------|------------|
| Inclinación | 6.35 | P < 0.05 |
| Volumen | 25.82 | P < 0.0001 |

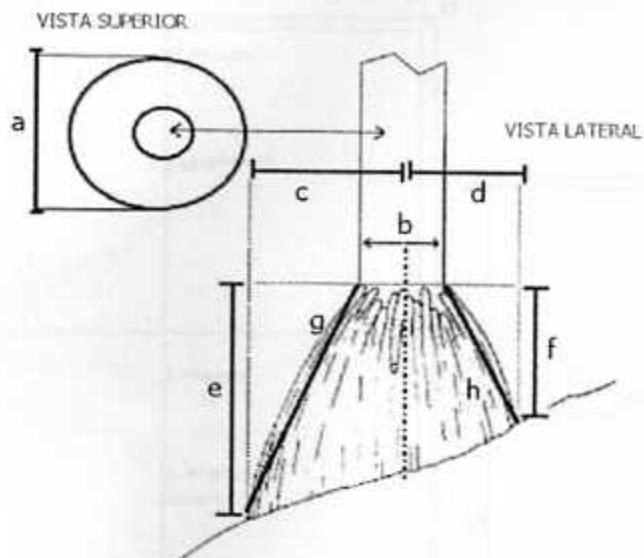


Figura 1. Variables morfológicas medidas en el cono de raíces fúlcreas de seis especies de palmas. (a) Ancho del cono perpendicular a la pendiente; (b) diámetro del tallo sobre las raíces fúlcreas; (c) proyección horizontal de la base del cono hacia abajo, y (d) hacia arriba de la pendiente; (e) altura de raíces hacia abajo de la pendiente y (f) hacia arriba de la pendiente; y (g) longitud de raíces hacia abajo y (h) hacia arriba de la pendiente.

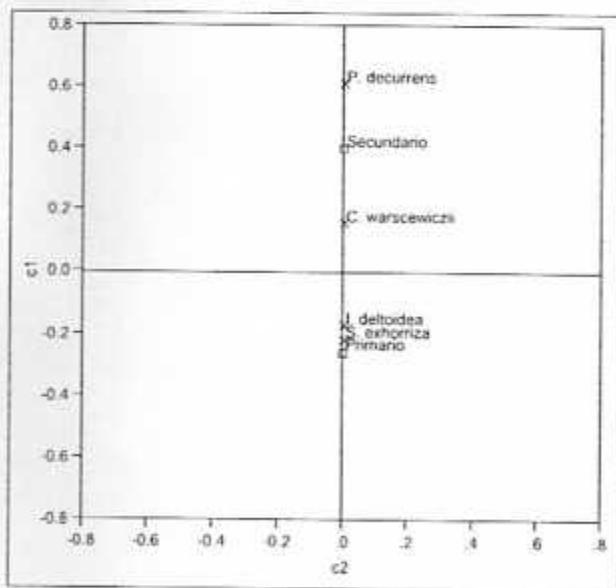


Figura 2. Análisis de Correspondencia para *Cryosophila warszewiczii*, *Iriartea deltoidea*, *Prestoea decurrens*, y *Socratea exhorrida* según tipo de bosque, Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005.

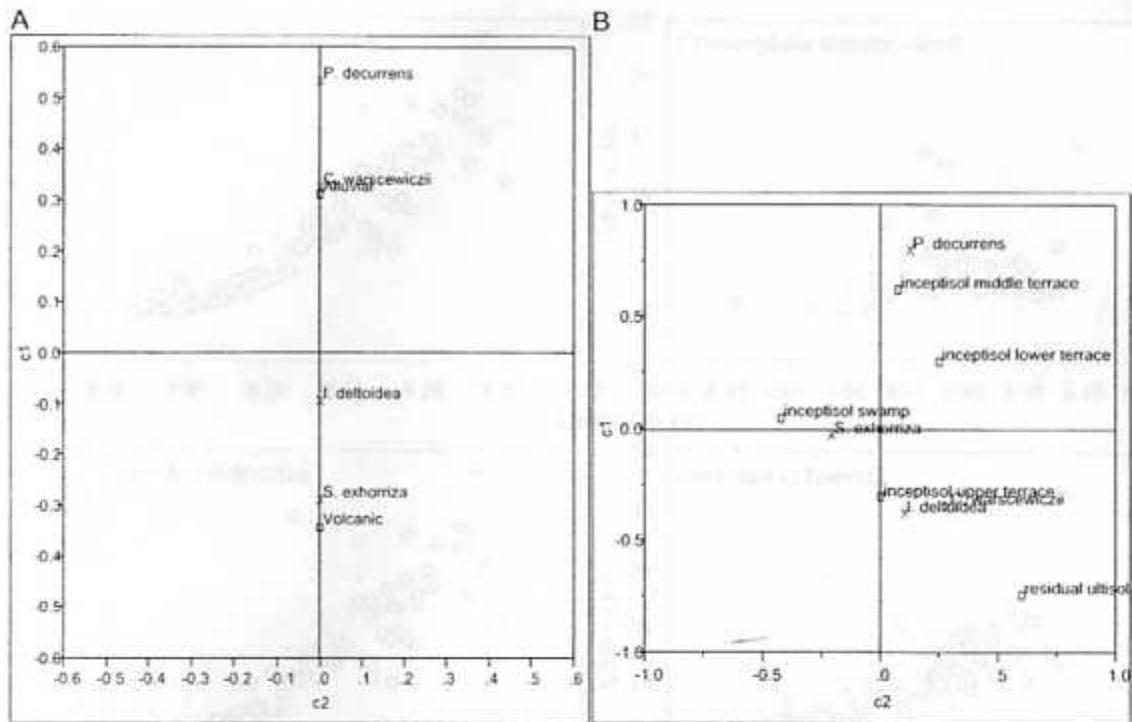


Figura 3. Análisis de Correspondencia para *Cryosophila warscewiczii*, *Iriartea deltoidea*, *Prestoea decurrens*, y *Socratea exhoriza* según A- tipo de suelo y B- tipo de terreno, Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005.

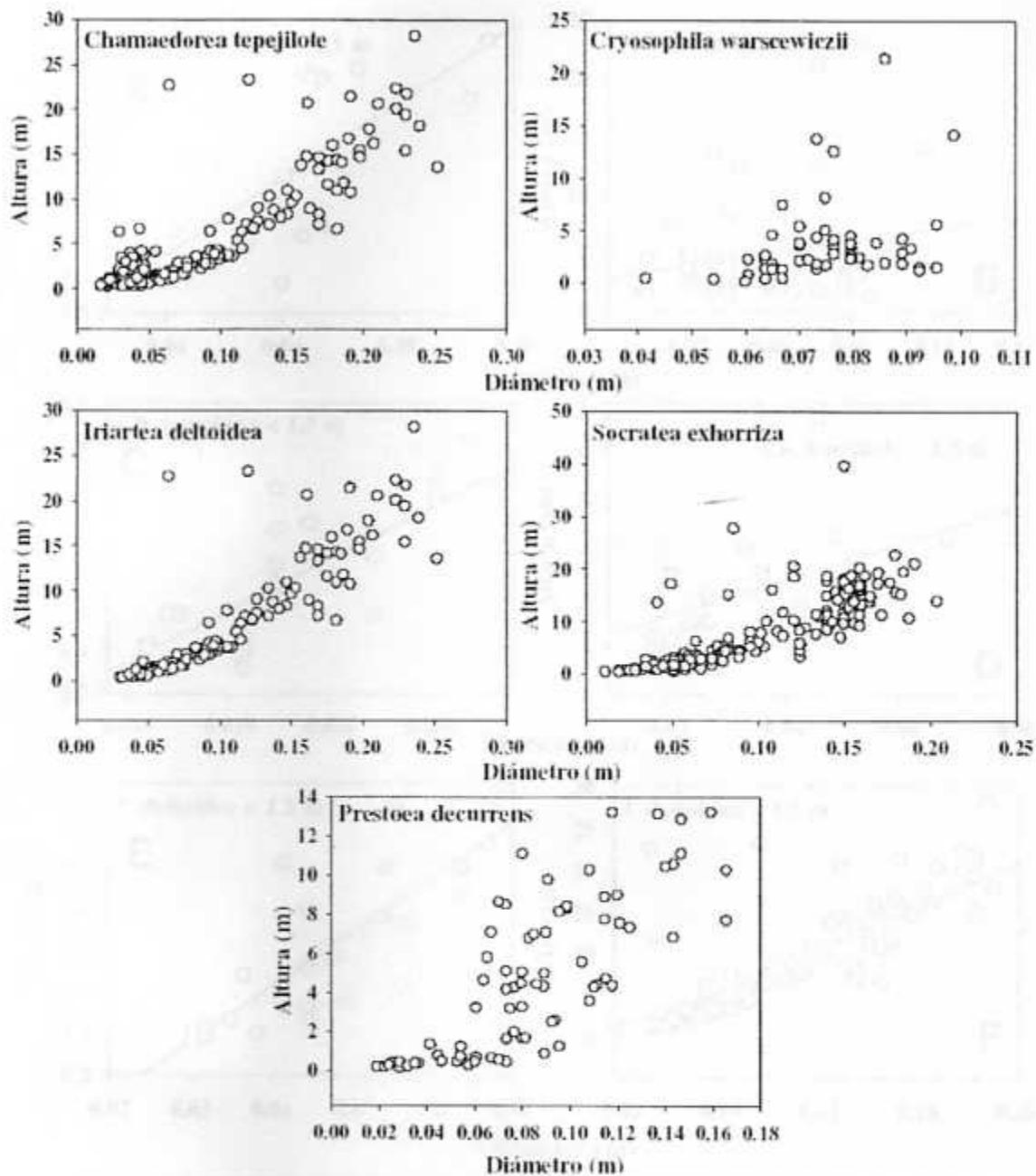
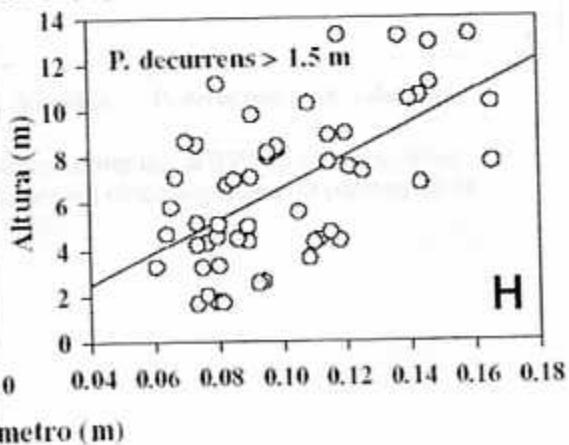
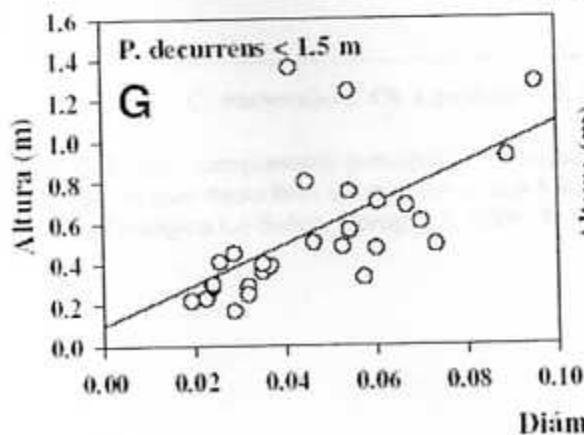
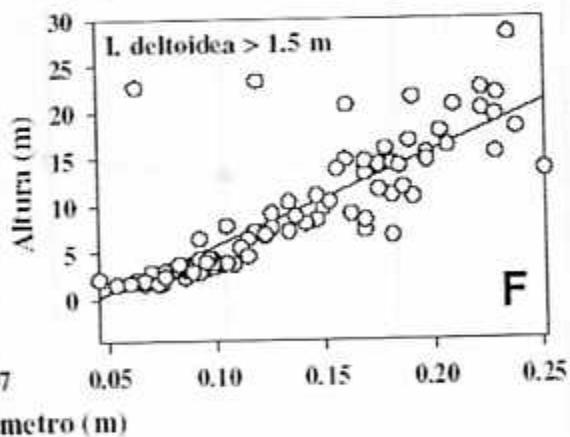
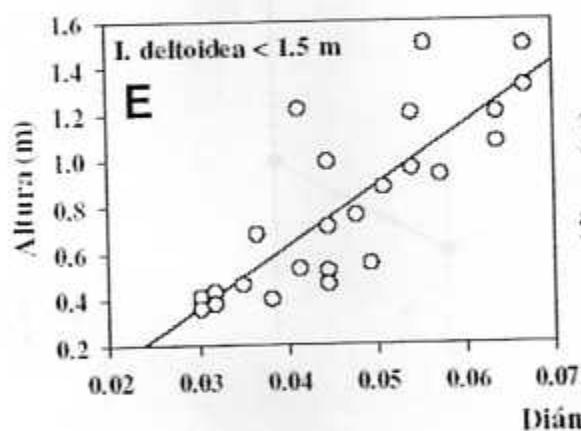
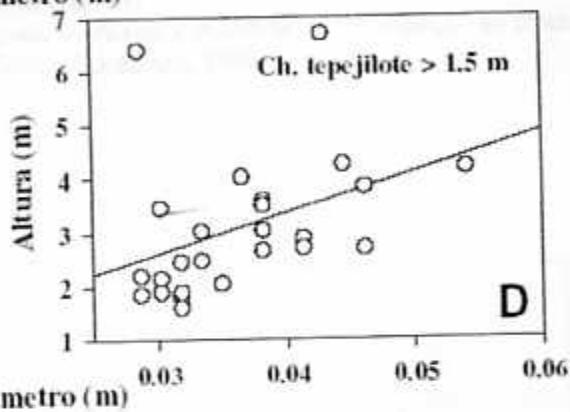
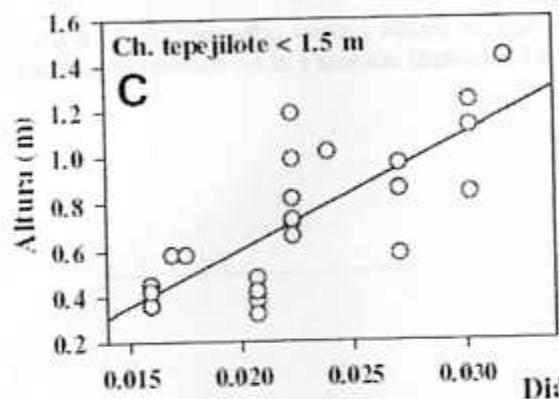
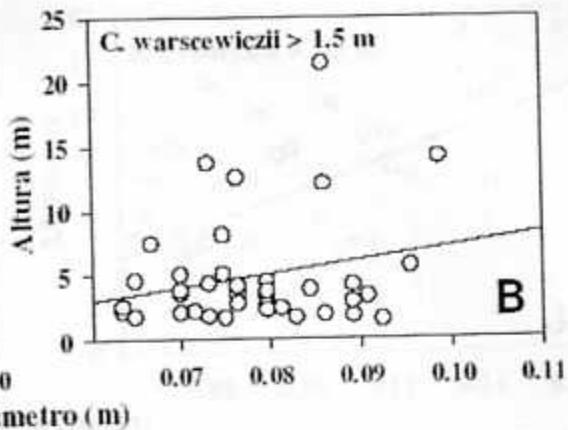
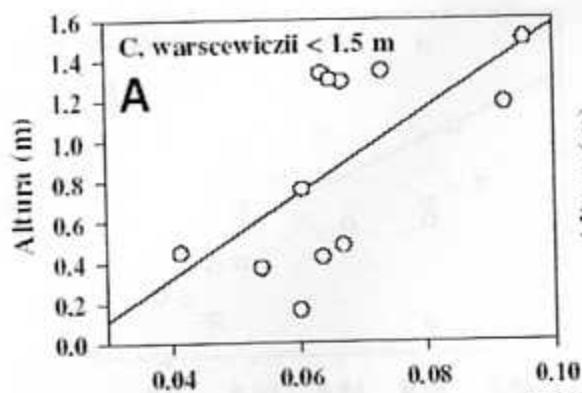


Figura 4. Diagramas de dispersión de Diámetro versus Altura en cinco especies de palmas (Areceae) en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005.



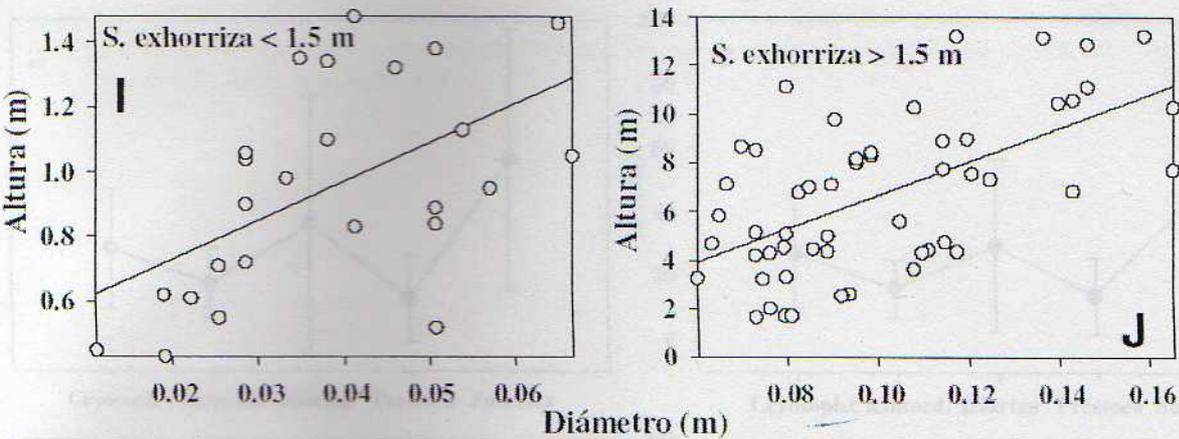


Figura 5 (A-J). Diámetro versus Altura en individuos menores y mayores a 1.5 metros, en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005.

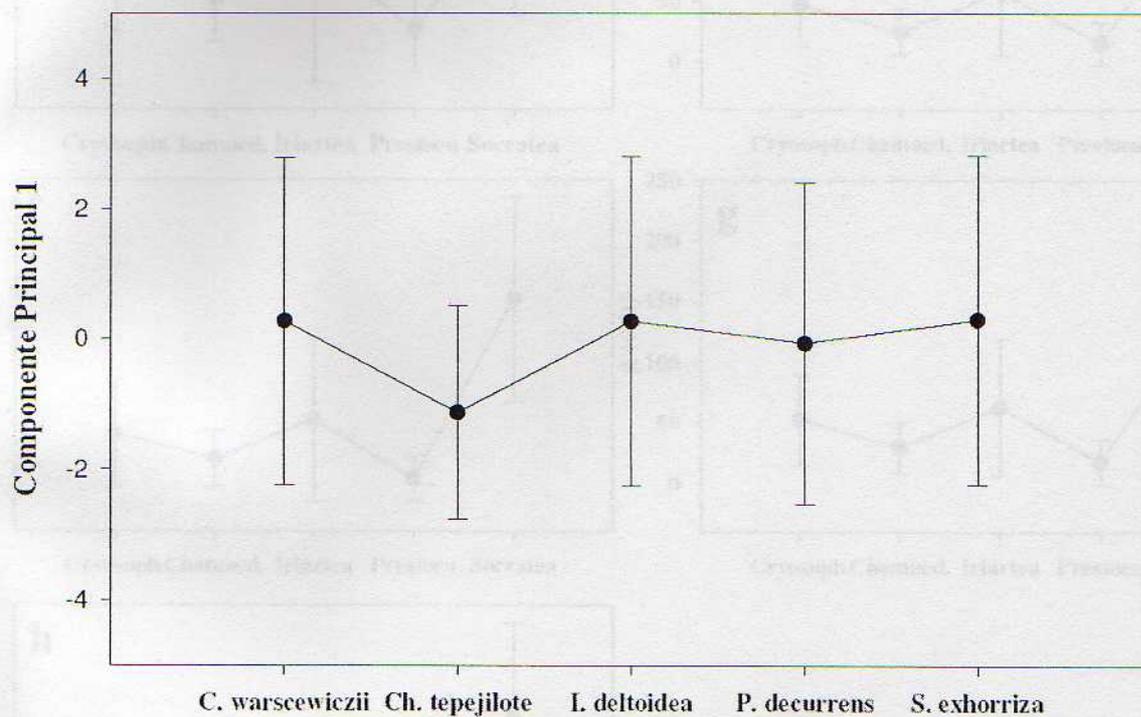


Figura 6. Primer componente principal (\pm intervalo de confianza al 95%) de las variables morfológicas que describen el cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 462.

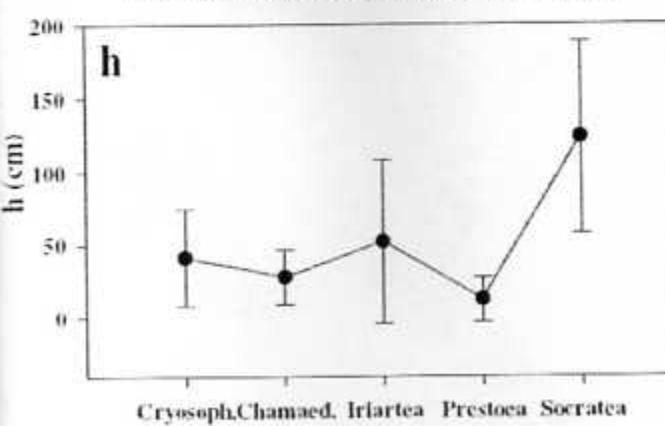
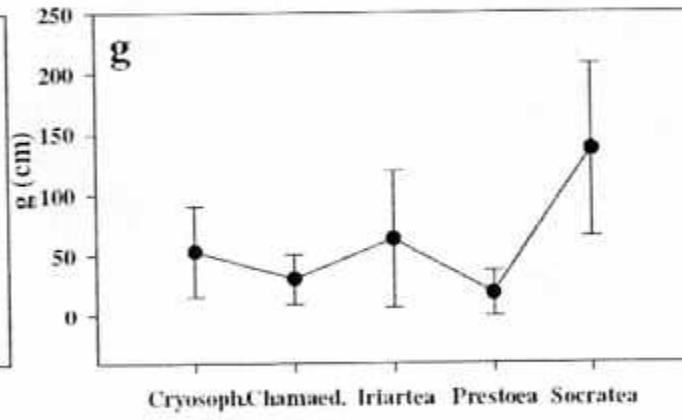
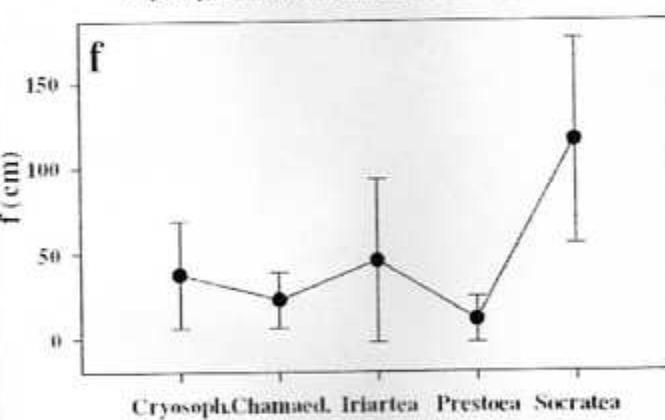
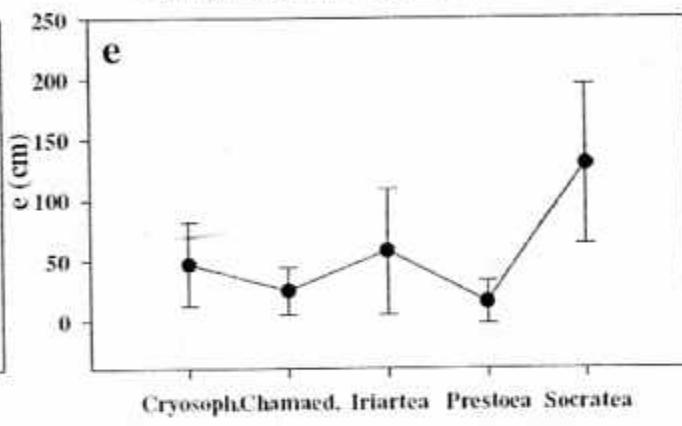
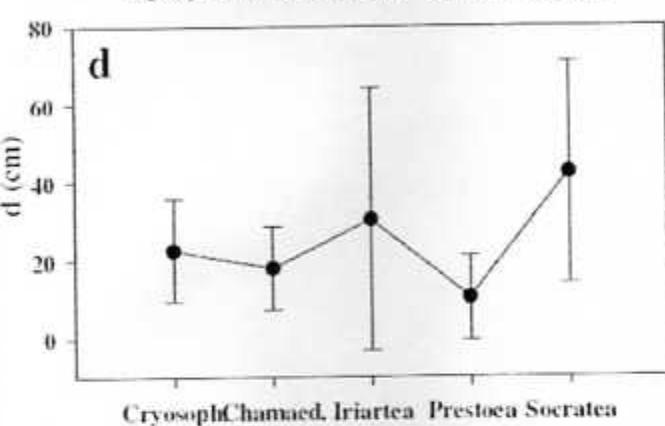
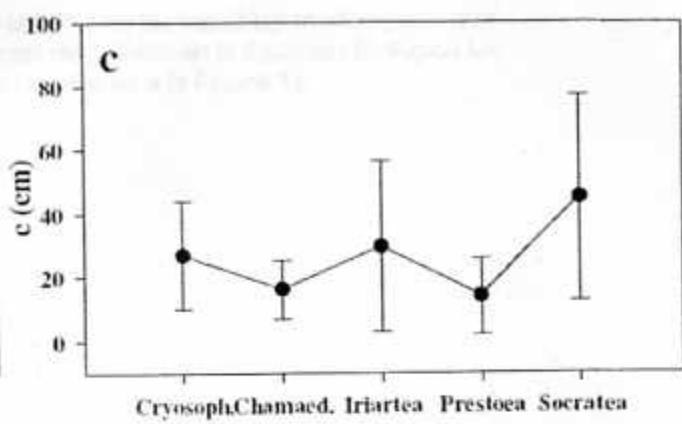
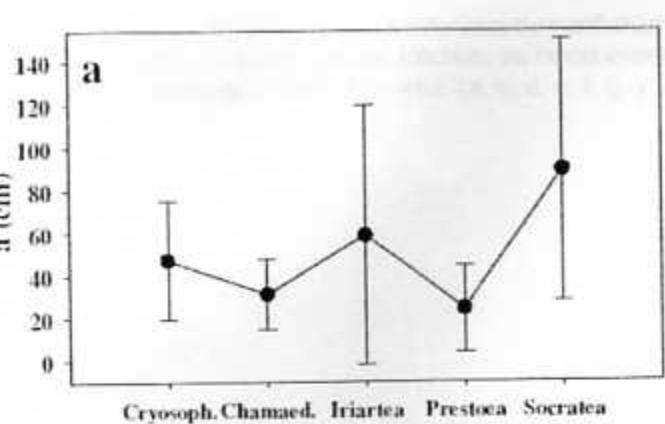


Figura 7 (a-h). Promedios (\pm intervalo de confianza al 95%) de las variables morfológicas que describen el cono de raíces fúlcreas en cinco especies de palmas en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, 2005. N = 462. (a, c, d, e, f, g, y h se refieren a la Figura 1).