

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO
PROGRAMA REGIONAL DE MAESTRIA EN BIOLOGIA

**Efectos de la fenología y la densidad de plantas en el éxito reproductivo de
Geonoma epetiolata H. E. Moore, una especie de palma
en peligro de extinción.**

Tesis sometida a la consideración de la comisión del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología para optar al grado de *Magister Scientiae*

SILVANA MARTÉN RODRÍGUEZ

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

1998

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Esta tesis está dedicada a todas las personas que de una u otra forma colaboraron con ella y a quienes expreso un sincero agradecimiento. A Mauricio Quesada por su invaluable colaboración a lo largo del desarrollo de este estudio: por su ayuda en la planificación del trabajo de campo, en el análisis e interpretación de los resultados y por los acertados comentarios e ideas que enriquecieron este manuscrito. Además por brindarme su confianza, su apoyo y su amistad .

A Jorge Gómez-Laurito y Luis Fournier por las valiosas críticas y sugerencias a éste documento. A Eduardo Rodríguez por el diseño de los mapas de ubicación geográfica de *G. petiolata*.

A Gilbert Barrantes y Jorge Lobo por su amistad y su paciencia para ayudarme a entender la estadística. A Eric Fuchs y Alfredo Cascante quienes colaboraron con ideas, trabajo de campo y con las múltiples pequeñas cosas que dan los amigos. A Sonia Mayela Rodríguez y Natalia Martén por todo el cariño y el apoyo que me dieron.

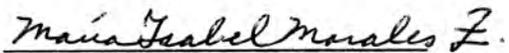
A Yoselyn Solorzáno, Federico Villalobos, a los estudiantes del programa de World Class Adventures in Education (Escuela de Biología, UCR 1997), Kathryn Stoner y estudiantes del curso de Talented Individual Program (Duke University, 1996), por su asistencia en diferentes etapas del trabajo de campo. Un agradecimiento especial a

Geovanny Camacho, cuya colaboración en el trabajo de campo fue fundamental para la realización de este proyecto.

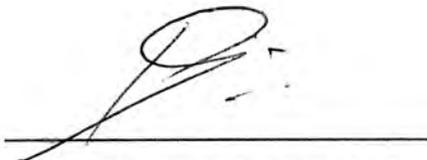
A Amos Bien por incentivar y apoyar esta investigación durante todas sus etapas. A Gloria Arias y los demás trabajadores de Rara Avis (cocineros, guías y trabajadores de campo) que me brindaron su amistad y compartieron conmigo su experiencia. A Cabeto López por ayudarme a encontrar Rara Avis.

A Rara Avis S.A por el financiamiento parcial de los gastos de estadía en la Reserva. A la Organización para Estudios Tropicales por el financiamiento para realizar el trabajo de laboratorio en la Estación Biológica La Selva.

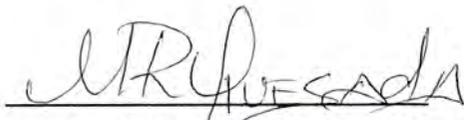
“ Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae”



Sra. María Isabel Morales Zurcher MSc. Representante de la Decana del Sistema de Estudios de Posgrado



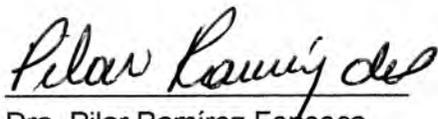
Sr. Jorge Gómez Laurito MSc. Director de Tesis



Dr. Mauricio Quesada Avendaño Asesor



Dr. Luis Fournier Origgí Asesor



Dra. Pilar Ramírez Fonseca Directora del Programa de Posgrado en Biología



Silvana Martén Rodríguez Candidata

INDICE

	Página
Dedicatoria.....	i
Agradecimientos.....	iii
Hoja de aprobación.....	iv
Índice.....	v
Prefacio.....	vii
Resumen.....	viii
Lista de cuadros.....	xi
Lista de figuras.....	xii
Introducción general.....	1
CAPITULO 1. Estudio de los componentes fenológicos de <i>Geonoma</i> <i>eptiolata</i> H. E. Moore (Arecaceae) y sus implicaciones en el éxito reproductivo.....	6
1.1 Abstract.....	6
1.2 Introducción.....	7
1.3 Material y Métodos.....	9
<i>Especie estudiada</i>	9
<i>Sitio de estudio</i>	10
<i>Fenología reproductiva</i>	10
<i>Deposición de polen y producción de frutos</i>	13
<i>Sistema de apareamiento</i>	14
<i>Distribución espacial</i>	15

1.4 Resultados.....	15
<i>Fenología</i>	15
<i>Deposición de polen y producción de frutos</i>	19
<i>Sistema de apareamiento</i>	20
<i>Distribución espacial</i>	20
1.5 Discusión.....	20
1.6 Literatura citada.....	26
CAPITULO 2. Efecto de la densidad local y el traslape en la expresión sexual en la reproducción de <i>Geonoma epetiolata</i>, una palma en peligro de extinción del bosque lluvioso de Costa Rica.....	45
2.1 Abstract.....	45
2.2 Introducción.....	46
2.3 Material y Métodos.....	48
<i>Especie estudiada</i>	48
<i>Sitio de estudio</i>	49
<i>Diseño experimental</i>	50
<i>Componentes del éxito reproductivo</i>	50
<i>Análisis estadístico</i>	52
2.4 Resultados.....	54
2.5 Discusión.....	56
2.6 Literatura citada.....	61
Conclusiones generales.....	71
Apéndice 1. Referencias.....	73

PREFACIO

Esta tesis fue escrita de acuerdo con el Reglamento del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica. Está dividida en dos capítulos que siguen las normas de presentación de manuscritos de la revista Biotrópica. Como cada se escribió de manera tal que pudiera ser leído independientemente, fue necesario repetir alguna información.

RESUMEN

Geonoma epetiolata es una palma de sotobosque que se encuentra únicamente en un sector montañoso de la vertiente del Caribe en Costa Rica. Este documento presenta un estudio sobre la fenología, la biología reproductiva y los efectos de la densidad y el traslape en la expresión sexual de esta palma monoica. Durante dos años se observaron 102 individuos marcados para determinar el patrón de floración de *G. epetiolata* a nivel de inflorescencia, individuo y población. Se encontró que *G. epetiolata* es protándrica (la fase masculina precede a la femenina en la inflorescencia), la fase masculina dura de 3 a 6 meses durante los cuales se produce un promedio de 3 flores diarias. La fase femenina dura entre 2 y 3 semanas y las flores femeninas permanecen receptivas por varios días. Se discute que la floración alargada debe ser una estrategia para incrementar la probabilidad de polinización en un ambiente donde la precipitación es alta e impredecible. El patrón de floración de esta palma tanto a nivel de individuo como de población, es continuo a través del año, sin embargo, existen diferencias entre sexos. La floración masculina es sincrónica y uniforme a través del tiempo, mientras que la floración femenina es asincrónica. La especie es autocompatible, pero la ocurrencia simultánea de inflorescencias en fase femenina y masculina dentro de un individuo se da sólo un 40 % del tiempo. La proporción de sexos está sesgada a favor de los individuos en fase masculina (1♀:8♂). Sin embargo la proporción de flores de cada sexo en la población comúnmente presenta un sesgo a favor de las flores femeninas, debido a diferencias en la longevidad de las flores.

Para determinar el éxito en la polinización natural, se recolectaron flores y se contaron los granos de polen depositados en los estigmas y los tubos polínicos presentes

en la base del estilo. Así se determinó que el 28% de las flores colectadas tenía granos de polen y el 20% tenía tubos polínicos. Además se determinó que del total de flores producidas por una inflorescencia, el 14% inicia frutos y sólo el 3% de éstas llega a producir frutos maduros. El 76% de los frutos iniciados son abortados durante el desarrollo. Estos valores tan bajos de polinización y producción de frutos sugieren que la producción de frutos en *G. epetiolata* está limitada por la disponibilidad de polen.

Para determinar el efecto de la densidad y el traslape de fases sexuales en la polinización y la producción de frutos, se siguieron 101 individuos durante dos años. La distancia al conoespecífico más cercano (NND) se utilizó como una medida de densidad. De acuerdo a ese parámetro los individuos se clasificaron en dos categorías: individuos con vecinos cercanos (NND < 9 m) e individuos aislados (NND > 10m). Para evaluar el efecto del traslape de fases sexuales intra-individuo, cada inflorescencia producida se designó a una de las siguientes categorías: (1) vecinos cercanos con traslape, (2) vecinos cercanos sin traslape, (3) aislados con traslape y (4) aislados sin traslape. Se encontró que las inflorescencias de individuos con vecinos cercanos con traslape de fases sexuales, tienen una mayor probabilidad de ser polinizadas que las de individuos aislados sin traslape. Sin embargo, la producción de frutos fue significativamente mayor en las inflorescencias de individuos aislados sin traslape de fases sexuales. Estos individuos también abortaron significativamente menos frutos y produjeron semillas más pesadas.

Los resultados de polinización natural en *G. epetiolata* muestran la misma tendencia que se ha documentado para otras especies: el éxito de polinización es mayor cuando aumenta la densidad y cuando ocurre traslape de fases sexuales. Sin embargo, la

producción de frutos muestra la tendencia opuesta. Es probable que en individuos que presentan traslape, la geitonogamia aumente el autocruzamiento y que en individuos con vecinos cercanos, la transferencia de polen foráneo ocurra principalmente entre conespecíficos que están genéticamente emparentados. En este caso la reducción en la producción de frutos de plantas con traslape y con vecinos cercanos podría ser consecuencia de la depresión endogámica asociada a la autogamia o al cruzamiento entre parientes. Las altas tasas de abortos de individuos con vecinos cercanos con traslape apoyan esta suposición.

LISTA DE CUADROS

	Página
CAPÍTULO 1. Estudio de los componentes fenológicos de <i>Geonoma epetiolata</i> y sus implicaciones en el éxito reproductivo.	
1.1 Características del desarrollo de las inflorescencias de <i>Geonoma epetiolata</i> . Valores promedio (\bar{x}), desviaciones estándar (s), rangos y número de muestra (n).....	34
1.2 Número de plantas en fase masculina, fase femenina y con traslape de fases, y número de flores de cada sexo por fecha de muestreo de <i>Geonoma epetiolata</i> en Rara Avis. Valores promedio (\bar{x}), desviaciones estándar (s), rangos y coeficientes de variación (CV) para cada categoría.....	35
1.3 Producción de flores y frutos por inflorescencia de <i>Geonoma epetiolata</i> en Rara Avis. Valores promedio (\bar{x}), desviaciones estándar (s) y rangos para 320 inflorescencias de 102 plantas.....	36
1.4 Resultado de pruebas de autocompatibilidad en <i>Geonoma epetiolata</i> . N es el número de flores polinizadas artificialmente.....	37
1.5 Resultados del análisis de distribución espacial para la población, individuos no reproductivos e individuos reproductivos de <i>Geonoma epetiolata</i> en Rara Avis. I es el coeficiente de dispersión.....	38

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1. Estudio de los componentes fenológicos de <i>Geonoma epetiolata</i> y sus implicaciones en el éxito reproductivo.	Página
1.1 Distribución geográfica de <i>Geonoma epetiolata</i> en Costa Rica y sitio de estudio	39
1.2 Precipitación mensual en Rara Avis desde diciembre de 1995 hasta diciembre de 1997.....	40
1.3 Fenología de floración de <i>Geonoma epetiolata</i> de noviembre de 1995 a octubre de 1997 para individuos en fase estaminada, fase pistilada y con inflorescencias inmaduras en Rara Avis.....	41
1.4 Fenología de fructificación de <i>Geonoma epetiolata</i> de diciembre de 1995 a octubre de 1997 en Rara Avis.....	42
1.5 Número de flores estaminadas y pistiladas por día de muestreo de diciembre de 1995 a octubre de 1997, Rara Avis.....	43
1.6 Número de flores de <i>Geonoma epetiolata</i> con 0, 1 y ≥ 2 granos de polen y tubos polínicos bajo condiciones de polinización natural en Rara Avis.....	44

CAPÍTULO 2. Efectos de la densidad y el traslape en la expresión sexual sobre algunos componentes del éxito reproductivo de <i>Geonoma epetiolata</i> , una palma amenazada del bosque lluvioso de Costa Rica.	Página
2.1 Porcentaje de flores de <i>Geonoma epetiolata</i> expuestas a polinización natural sin granos de polen, con un grano y con dos o más granos.....	66
2.2 Porcentaje de flores de <i>Geonoma epetiolata</i> expuestas a polinización natural sin tubos polínicos, con un tubo y con dos o más tubos polínicos en la base del estilo.....	67
2.3 Tasa promedio y error estándar de frutos iniciados y madurados por inflorescencia en plantas bajo cuatro tratamientos de densidad y traslape de fases sexuales de <i>Geonoma epetiolata</i> en Rara Avis.....	68
2.4 Tasa promedio y error estándar de total de abortos, abortos de frutos jóvenes y abortos de frutos verdes por inflorescencia, bajo cuatro tratamientos de densidad y traslape de fases sexuales de <i>Geonoma epetiolata</i> durante 1996 y 1997.....	69
2.5 Peso promedio y error estándar de semillas de plantas de <i>Geonoma epetiolata</i> bajo cuatro tratamientos de densidad y traslape de fases sexuales.....	70

INTRODUCCION GENERAL

Los bosques tropicales se encuentran entre los ecosistemas más diversos del planeta, en un área que representa sólo el 7% de la superficie terrestre, albergan casi dos tercios de las especies de plantas que ocurren en el mundo (Whitmore 1993). Como consecuencia, muchas de estas especies tienen poblaciones reducidas o se encuentran en bajas densidades poblacionales, por lo que se les ha denominado "plantas raras". Estas plantas han llamado la atención de naturalistas y botánicos por siglos, y fueron los taxónomos quienes hicieron las primeras contribuciones a su conocimiento, al catalogarlas y determinar sus ámbitos de distribución (Kruckeberg y Rabinowitz 1985). Actualmente, con la destrucción masiva de los bosques tropicales y otras áreas naturales del planeta, estas especies cobran nuevo interés, pues por razones inherentes a su rareza, son particularmente susceptibles a los procesos de extinción (Rabinowitz 1986, Pimm *et al.* 1988, Terborgh y van Schaik 1997).

Aunque existen sistemas específicos de clasificación de plantas raras basados en criterios de distribución geográfica, abundancia, especificidad de hábitat y persistencia temporal de las especies (Rabinowitz 1986, Bawa y Ashton 1991, Fiedler y Ahouse 1992), de manera general, se han clasificado en tres categorías (Karron 1991) :

- 1) Especies con distribución dispersa: son especies que tienen una distribución geográfica amplia pero localmente ocurren en bajas densidades. Muchos árboles tropicales presentan

este tipo de distribución y por lo general su densidad es de aproximadamente un individuo por hectárea (Bawa y Ashton 1991).

2) Especies con distribución geográfica restringida: son especies que se encuentran en unos pocos sitios en el planeta y que pueden ser comunes o escasas a nivel local. En algunos casos el ámbito de distribución de la especie fue más amplio, pero disminuyó debido a la degradación ambiental o a cambios geológicos o climáticos (Gentry 1986). En esta categoría se incluyen las especies endémicas de áreas pequeñas como *Geonoma epetiolata*.

3) Especialistas de hábitat: éstas plantas son comunes en hábitats específicos, pero son escasas o no se encuentran fuera de éstos. Estos hábitats pueden estar distribuidos a lo largo de un amplio ámbito geográfico, pero más comúnmente se encuentran restringidos a unas pocas localidades (Holsinger y Gottlieb 1991). Como ejemplo se pueden mencionar las especies asociadas a condiciones particulares de suelo y las especies de manglar (Fiedler 1985, Rabinowitz 1986).

De los tres tipos de plantas raras mencionadas, las especies con distribución geográfica restringida son las más vulnerables a la extinción, pues por lo general, se encuentran en pocos sitios y tienen poblaciones pequeñas y aisladas (Myers 1986, Holsinger y Gottlieb 1991, Kruckeberg y Rabinowitz 1985). Además se debe considerar que el tamaño total de una población no siempre corresponde al tamaño de la población que se reproduce, ya que no todos los individuos contribuyen con la misma cantidad de gametos a la siguiente generación (Barret y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993). Esta

dísparidad entre el tamaño observado y el tamaño efectivo de población, es causada por factores como tasas sexuales desiguales, apareamiento no aleatorio, diferencias individuales en la fecundidad, estructura de edades y tamaños, y flujo genético entre poblaciones (Barrett y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993).

Las poblaciones aisladas y con tamaño pequeño, son más susceptibles a la deriva genética y a la endogamia (Ellstrand y Elam 1993). Estos dos factores pueden provocar pérdidas importantes de la variación genética e incrementar la depresión endogámica (Barret y Kohn 1991). Es conocido que la depresión endogámica, puede reducir el potencial reproductivo de los individuos endocruzados y afectar el crecimiento, la sobrevivencia y fecundidad de su progenie (Charlesworth y Charlesworth 1987, Nason y Ellstrand 1995, Norman *et al.* 1995). Por otra parte, la pérdida de variabilidad genética puede afectar la capacidad de los miembros de una población para usar eficientemente diferentes microhábitats, para sobrevivir a eventos estocásticos, para ajustarse a ambientes nuevos o inestables y para contrarrestar ataques de patógenos y herbívoros. Además a largo plazo, puede disminuir el potencial evolutivo de la especie (Koehn y Hilbish 1987, Foster 1991, Les *et al.* 1991, Menges 1991).

Para determinar la viabilidad de las poblaciones de especies raras (su potencial para persistir y adaptarse), es importante conocer los factores que afectan la formación y el mantenimiento de la diversidad genética. Uno de los factores determinantes es el sistema de apareamiento de la especie (Loveless y Hamrick 1984). Por ejemplo, las especies exógamas (con fertilización cruzada) producen por lo general progenie más variable que las especies autógamas y con sistemas de apareamiento mixto (Hamrick *et al.*

1991, Wyatt 1983). Además de estos aspectos genéticos, es fundamental conocer los aspectos ecológicos de reproducción y demografía que determinan también la viabilidad de las poblaciones de plantas amenazadas o en vías de extinción (Schemske *et al* 1995). Aunque en los últimos años se han incrementado considerablemente los estudios ecológicos (Fiedler 1985 y 1986), genéticos (Ledig y Conkle 1983, Waller *et al.* 1987, Karron 1989, Les *et al.* 1991, Demauro 1993, Jain 1994, Ayres y Ryan 1997, White y Powell 1997) y de biología reproductiva de estas plantas en las zonas templadas (Clampitt 1987, Lamont *et al.* 1993, Ouborg y Van Treuren 1995, Fischer y Matthies 1997), es poco lo que se conoce aún sobre la biología de especies raras tropicales (Ratsirarson y Silander 1996).

Este documento presenta los resultados de un estudio sobre la fenología y el efecto de la densidad y expresión sexual, en el éxito reproductivo de *Geonoma epetiolata*, una especie de palma en peligro de extinción. Esta especie, conocida como palma vitral, se encuentra restringida a un pequeño sector de la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica. Es una palma del sotobosque que ocurre sólo en bosques maduros y que sido explotada localmente como ornamental (obs. pers). Aunque la literatura indica que la especie ocurre también en la región de Chiriquí en Panamá (Henderson *et al.* 1995), se ha reportado de manera no oficial que se encuentra extinta en esa zona (Bien, com. pers). Específicamente esta investigación tiene los siguientes objetivos:

1. Describir el patrón fenológico de floración de *Geonoma epetiolata* a nivel de inflorescencia, de individuo y de población.
2. Estudiar la variación en la expresión sexual de la población a través del tiempo.

3. Determinar el éxito de polinización y producción de frutos.
4. Determinar el sistema de apareamiento de la especie.
5. Determinar el patrón de distribución espacial de la población total y de los individuos reproductivos.
6. Analizar la relación entre la densidad local de plantas y algunos componentes del éxito reproductivo (polinización y producción de frutos)
7. Analizar la relación entre el traslape de fases sexuales y el éxito reproductivo bajo diferentes condiciones de densidad.
8. Determinar la relación entre el tamaño y la edad de la planta y el éxito reproductivo.

CAPÍTULO 1. Estudio de los componentes fenológicos de *Geonoma epetiolata* (Arecaceae) y sus implicaciones en el éxito reproductivo.

1.1 ABSTRACT

The phenology and fruit production of *Geonoma epetiolata* (Arecaceae) were studied in a premontane rainforest in Costa Rica. This palm is an understory species endemic to Costa Rica, it is monoecious and protandrous. Flowering at the inflorescence level lasts much longer than it has been reported for any other palm. The male phase is 3 to 6 months long, an average of 3 male flowers are produced daily. The female phase follows the male phase and lasts 2 to 3 weeks. Female flowers are not abscised and are receptive for several days. Flowering in this palm is continuous throughout the year, both at the population and individual levels. However male and female flowering in the population do not follow the same pattern. Male flowering is synchronous and uniform through time whereas female flowering is asynchronous and more variable. The continuous and long flowering pattern might be a strategy to increase the chances of successful pollination in a region of high and unpredictable rainfall. The species is self-compatible but simultaneous flowering of male and female inflorescences within a plant occurs only 38% of the time. This suggests that xenogamy is the most common way of reproduction. The average sex ratios of individuals in male and female phases are strongly biased in favor of the males. However the floral sex ratios are more often biased in favor of the females.

Of the naturally pollinated flowers collected to determine pollination success, 28 % had pollen grains and 20 % had pollen tubes. Of all the flowers produced by an inflorescence, 14 % initiated fruits and only 3 % developed into mature fruits. Fruit abortion accounts for 76 % of the initiated fruits. The low rates of pollen deposition indicate that pollen limits fruit initiation in this species.

1.2 INTRODUCCION

El proceso de deforestación acelerada que han sufrido los bosques tropicales en las últimas décadas, es la causa fundamental de la disminución de las poblaciones de un gran número de organismos. Aunque estos ecosistemas cubren sólo un 7% de la superficie terrestre, se estima que albergan más del 50 % de las especies que habitan el planeta (Whitmore 1990, Smith *et al.* 1992). Las plantas tropicales con distribución geográfica restringida, se encuentran particularmente afectadas por la devastación de los bosques naturales, pues tienen por lo general poblaciones pequeñas o están circunscritas a unas pocas localidades (Holsinger y Gottlieb 1991, Karron 1991, Primack 1993). Sin embargo, a pesar de ser las más vulnerables a la extinción, es poco lo que se conoce sobre la biología y la viabilidad de sus poblaciones (Durán 1995, Ratsirarson y Silander 1996).

Dentro de los grupos de plantas que presentan niveles altos de endemismo y ámbitos geográficos restringidos se encuentran las palmas (Tomlinson 1978, Henderson *et al.* 1995). Estas conforman un componente numérico y estructural importante de las comunidades tropicales (Foster y Hubbell 1990, Foster 1990, Hammel 1990, Prance 1990, Kahn y de Granville 1992) y ocupan una gran variedad de hábitats dentro de los bosques: orillas de ríos, filas montañosas, claros, crecimiento secundario y bosque maduro (Chazdon 1986).

Aparte de ser elementos dominantes en la vegetación de zonas tropicales, las palmas son uno de los grupos de plantas de mayor utilidad para el ser humano. Muchas especies son explotadas como fuente de alimento, materiales para construcción, artesanía

y ornamentales, constituyendo fuentes de ingresos importantes para las poblaciones locales (Balick 1984, Bernal 1992, Lescure *et al.* 1992, May 1992, Pedersen y Baslev 1992, Smith *et al* 1992, Joyal 1994, Durán 1995, Ratsirarson y Silander 1996). En muchos casos, la explotación que se hace es irracional y desmedida, e ignora aspectos ecológicos esenciales para la conservación de la especie (Bernal 1992, Pedersen y Balslev 1992, Durán 1995).

Un aspecto fundamental para la conservación de este grupo de plantas, es el estudio de la biología reproductiva y la dinámica de sus poblaciones (Bawa y Krugman 1991). En lo que respecta a aspectos reproductivos, se conoce que la mayoría de las palmas son monoicas y que presentan una separación temporal de las fases sexuales (Comer 1966, Tomlinson 1978). En la subfamilia de palmas Arecoideae por ejemplo, la mayoría de los géneros son protándricos (i.e *Asterogyne*, *Iriarte*, *Euterpe*, *Geonoma*) o sea que la función masculina se expresa antes que la femenina. Este característica se ha descrito a nivel de inflorescencia para muchas especies junto con la descripción del sistema de polinización (Henderson 1986, 1987, Bernal y Ervik 1996). Sin embargo, son pocos los estudios que han analizado las implicaciones de la expresión sexual en el éxito reproductivo de palmas con distribución geográfica restringida (Ratsirarson y Silander 1996).

En esta investigación se estudiaron algunos de los factores que afectan el éxito reproductivo de *Geonoma petiolata*, una palma amenazada de extinción del bosque lluvioso de Sarapiquí, en el noreste de Costa Rica. Esta especie es conocida comúnmente como "palma vitral" y ha sido utilizada en pequeña escala como planta ornamental, sin

embargo, previo al trabajo descrito en este estudio, casi nada se conocía sobre la biología de esta especie. Específicamente los factores estudiados fueron: (1) el patrón fenológico a nivel de inflorescencia, individuo y población, (2) la expresión sexual en la población a través del tiempo, (3) el éxito en la deposición de polen sobre estigmas y crecimiento de tubos polínicos bajo condiciones de polinización natural, (4) los patrones de producción, aborto y depredación de frutos, (5) el sistema de apareamiento de la especie.

1.3 MATERIALES Y METODOS

Especie estudiada

Geonoma epetiolata es una palma de sotobosque de los bosques lluviosos de la región Atlántica de Costa Rica. Su distribución se restringe a una franja de bosque de aproximadamente 50 Km², en las faldas de los Volcanes Barva y Cacho Negro de la Cordillera Volcánica Central, entre los 300 m y 900 m (Chazdon 1987) (figura 1.1a). En la región de Sarapiquí donde se encuentra esta palma, la mayoría del bosque ha sido destruido o fragmentado debido a la conversión de bosques en pastizales. Las únicas áreas donde se le protege son el Parque Nacional Braulio Carrillo y las reservas privadas aledañas.

Geonoma epetiolata es una especie de bosques maduros que alcanza un tamaño máximo de 2.5 m. Las hojas jóvenes son moradas con manchas oscuras que con la luz del sol tienen la apariencia de un vitral. A esta característica morfológica se debe su nombre común (palma vitral) y su potencial económico como planta ornamental. En la zona de Sarapiquí se extraen semillas del bosque en pequeña escala, con el fin de producir plántulas para la venta (obs. pers.).

Geonoma epetiolata es monoica y protándrica, sus inflorescencias son espigas simples de hasta 50 cm de largo en las que se producen las flores de ambos sexos. Las flores tienen un tamaño de 2 - 6 mm y exhiben dimorfismo sexual. Las flores masculinas tienen una corola de 2 mm y seis estambres exsertos con filamentos rojos y anteras blancas; las flores femeninas están conformadas por una corola tubular roja de 4-6 mm de la que sobresale un estigma trilobular.

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo de 1995 a 1997 en la reserva privada Rara Avis en Sarapiquí, Costa Rica (10° 15' N, 84° 05' O). La reserva, cuyo límite sur-oeste es el Parque Nacional Braulio Carrillo, se encuentra entre los 560 y los 800 m de elevación (figura 1.1b). La precipitación promedio anual es de 7000 a 8000 mm y no presenta una variación estacional marcada. La precipitación de los años en que se realizó el estudio, fue de 5980 mm (1995), 8420 mm (1996) y 10216 mm (1997) (figura 1.2). La temperatura promedio fluctúa entre los 22° C y los 25° C (según un registro diario que se lleva en la estación). El bosque donde se encuentra *G. epetiolata* es pluvial de premontano (Holdridge 1967), es un bosque maduro de aproximadamente 30 m de altura.

Fenología reproductiva

Inflorescencias- Para caracterizar las diferentes etapas del desarrollo de las inflorescencias de *G. epetiolata*, 100 inflorescencias de diferentes individuos fueron observadas desde su salida fuera de la bráctea peduncular hasta la maduración de los frutos. Para cada inflorescencia se anotó el tiempo de duración de las siguientes fases: (1)

fase de elongación: desde la aparición de la inflorescencia hasta el inicio de la floración, (2) fase masculina: período de producción de flores masculinas, (3) fase femenina: período de producción de flores femeninas y (4) fase de producción de frutos total, período desde el final de la fase femenina hasta la maduración de los frutos. Para estimar el número de flores masculinas producidas diariamente por una inflorescencia y su longevidad, se examinaron 40 individuos dos veces al día por 4 semanas. El número promedio de flores femeninas producidas por día, se calculó dividiendo el número total de flores en una inflorescencia entre el número de días que duró la fase femenina. Para estimar el tiempo de receptividad del estigma se recolectaron estigmas de diferentes edades (1 a 20 días) y se les agregaron unas gotas de Peróxido de Hidrógeno al 3%, que produce burbujas en presencia de actividad enzimática (Kearns e Inouye 1993).

Con el propósito de determinar si el número de flores masculinas y femeninas producidas por inflorescencia se ajusta a la relación 2:1 reportada en la literatura para palmas de la subfamilia Geonomae (Uhl y Dransfield 1987), se contó el número total de flores de ambos sexos producidas por 20 inflorescencias. Para contar las flores masculinas se colocaron trampas de tela debajo de cada inflorescencia y se recogieron las flores caídas cada quince días. Este procedimiento se llevó a cabo desde el inicio hasta el final de la fase masculina. Las flores femeninas fueron contadas directamente en la inflorescencia ya que no se caen hasta que los frutos comienzan a desarrollarse.

Individuos y población- Para estudiar los patrones de producción de flores y frutos a nivel de individuo y de población, se marcaron 102 individuos reproductivos que se observaron desde noviembre de 1995 hasta octubre de 1997. Seis individuos murieron durante el

muestreo y tres fueron reemplazados por otros individuos. Durante los primeros catorce meses se hicieron muestreos quincenales y después de enero de 1997 los muestreos se realizaron cada mes. En cada muestreo se anotó: (1) el número de inflorescencias en fase de elongación, (2) el número de inflorescencias y flores masculinas, (3) el número de inflorescencias y flores femeninas y (4) el número de infrutescencias por planta. Para caracterizar el patrón fenológico a nivel de población y de individuo, se utilizaron los siguientes criterios descritos por Newstrom *et al* (1994): (1) frecuencia, o periodicidad de un evento de floración, (2) intensidad, determinada por la cantidad de individuos floreciendo o la cantidad de flores de cada sexo en la población por fecha de muestreo y (3) sincronía, definida como la ocurrencia simultánea de un evento de floración. La variabilidad en la intensidad de la floración a través del tiempo se calculó utilizando el coeficiente de variación para el número de plantas en fase masculina, el número de plantas en fase femenina y el número de plantas con traslape de fases.

La fenología de fructificación fue estudiada para cada estadio de desarrollo de los frutos, considerando las plantas con frutos jóvenes, verdes y maduros por separado. Con el propósito de determinar el efecto del tiempo de floración sobre la producción de frutos, las inflorescencias fueron marcadas al inicio de la fase femenina con pequeñas placas de aluminio que indicaban la fecha de floración. Para cada inflorescencia se midió el número total de flores femeninas y la producción de frutos total. La producción de frutos por inflorescencia fue correlacionada con el número de inflorescencias en floración. Para determinar el efecto de la lluvia sobre la reproducción, se correlacionó la precipitación promedio de cada 15 días con el número de inflorescencias abiertas durante ese período y con la producción de frutos.

Expresión sexual- Con el fin de determinar el patrón de expresión sexual de la población a través del tiempo, se utilizó el número de individuos en fase masculina y femenina para cada fecha de muestreo. Los individuos que presentaban inflorescencias de ambos sexos fueron considerados por separado en cada categoría. Luego se realizó una prueba de heterogeneidad (Sokal y Rohlf 1981) para determinar si la tasa sexual de individuos observada a través del tiempo, difería significativamente de una relación esperada de 1:1. La misma prueba fue aplicada al número total de flores en la población por fecha de muestreo, con la diferencia de que la relación esperada fue de 2 flores masculinas por 1 femenina, de acuerdo al patrón de producción de flores de la subfamilia Geonomae (Uhl y Dransfield 1986).

Deposición de polen y producción de frutos

Con el fin de determinar el éxito en la polinización de la población estudiada de *G. epetiolata* se contó el número de granos de polen depositados en los estigmas y el número de tubos polínicos presentes en la base de los estilos de 1020 flores. Durante 1996 un total de 10 flores por planta de 102 plantas fueron colectadas 15 días después de la floración para asegurar que había pasado el tiempo de receptividad de los estigmas. Los pistilos se fijaron en alcohol de 70 °, se suavizaron por 8 horas en una solución de NaOH 8N y finalmente se colocaron por 4 horas en una solución de anilina azul al 0.01% previamente decolorada con K_3PO_4 0.01M (Martin 1959). Una vez terminado este procedimiento los pistilos se montaron en portaobjetos, se aplastaron cuidadosamente con un cubreobjetos y se observaron al microscopio epifluorescente.

La tasa de iniciación y producción de frutos se calculó dividiendo el número de frutos iniciados y madurados por inflorescencia entre el número total de flores por inflorescencia respectivamente. Además se contaron los frutos abortados en cada inflorescencia y se calculó la tasa promedio de abortos dividiendo el número de abortos entre el número de frutos iniciados. Luego se realizó una prueba de Mann-Whitney para determinar si la probabilidad de abortar difiere según el estadio de desarrollo de los frutos (jóvenes o verdes). También se contaron los frutos parasitados o depredados por inflorescencia.

Sistema de apareamiento

G. epetiolata es una especie monoica y protándrica, pero a veces presenta traslape entre la fase femenina y masculina dentro de un mismo individuo, lo que permite la autopolinización. Para determinar si *G. epetiolata* es autocompatible, se realizaron auto-cruces y polinizaciones cruzadas en 94 flores de 12 individuos. Las inflorescencias femeninas fueron embolsadas antes de la antesis y las flores fueron polinizadas manualmente al día siguiente. Las inflorescencias fueron embolsadas de nuevo para prevenir la polinización natural y los estilos fueron recolectados 24 horas más tarde. Las flores fueron tratadas siguiendo el procedimiento de anilina azul descrito en la sección anterior (Martin 1959) y se observaron al microscopio epifluorescente anotando la presencia o ausencia de tubos polínicos presentes en los estilos. Para determinar si se producen frutos por auto-polinización, se polinizaron 54 flores de 6 plantas bajo los dos tratamientos anteriores. En este caso los estilos no fueron recolectados y se contó el número de frutos iniciados dos meses después de la polinización.

Distribución espacial

Con el propósito de definir el patrón de distribución espacial de la población de *G. epetiolata* en Rara Avis, se trazaron 20 transectos de 50 m por 6 m distribuidos aleatoriamente en la propiedad. Se contó el número de individuos reproductivos y no reproductivos encontrados en cada transecto y se midió la distancia de cada individuo perpendicular al transecto. Con esta información se calcularon los coeficientes de distribución espacial de: (1) la población, (2) los individuos reproductivos y (3) los individuos no reproductivos.

1. 4 RESULTADOS

Fenología

Inflorescencias- El desarrollo completo de las inflorescencias de *G. epetiolata*, desde que salen de la bráctea hasta el desarrollo de los frutos maduros, tiene una duración de 16 a 18 meses (cuadro 1.1). La inflorescencia, que es una espiga simple, está inicialmente doblada en zig-zag y envuelta por una bráctea peduncular. La bráctea se abre apicalmente y la inflorescencia inicia un proceso de elongación que dura de 3 a 7 meses. Una vez alargada la inflorescencia, comienza la fase masculina que dura de 2 a 6 meses. Durante este período se producen diariamente flores masculinas que abren entre 6 y 8 de la mañana y son abscisadas durante las primeras horas de la noche. Por lo general, entre el fin de la fase masculina y el comienzo de la fase femenina hay una pausa de 1 a 4 días en que no se producen flores. Finalmente, la inflorescencia entra en la fase femenina, la cual dura 15 días en promedio. Las flores femeninas permanecen receptivas hasta 8 días y no se caen hasta que se inicia el desarrollo de los frutos. Los estigmas receptivos son rojos y brillantes, al iniciar la senescencia de las flores, toman un color oscuro y opaco. La

relación entre flores masculinas y femeninas por inflorescencia es de 2.1 a 1, valor que no difiere significativamente de la proporción de 2 a 1 reportada en la literatura.

La producción de flores masculinas en inflorescencias es asincrónica: se abren en promedio 3 flores diarias y nunca se producen simultáneamente más del 5 % de las flores de una inflorescencia; las flores se abren desordenadamente en cualquier sector de la inflorescencia durante la fase masculina. En contraste, la producción diaria de flores femeninas es de 12 flores en promedio y el porcentaje de flores abiertas simultáneamente puede llegar hasta el 90 %, debido al largo período de receptividad de las flores. La producción de flores es basípeta, se inicia en el extremo distal de la inflorescencia y continúa progresivamente hasta el extremo basal.

El desarrollo de los frutos comienza de 3 a 5 semanas una vez acabada la fase femenina. Durante un período de dos meses, los frutos pasan de un color amarillo verdoso a verde y el crecimiento inicial de los ovarios es rápido. Luego la tasa de crecimiento disminuye y los frutos permanecen verdes por unos 3 a 7 meses hasta que finalmente maduran y se toman morados (cuadro 1.1)

Individuos - La floración de *G. epetiolata* a nivel de individuo de acuerdo al criterio de frecuencia utilizado por Newstrom *et al.* (1991), mostró un patrón continuo. Del total de individuos marcados, el 98% produjo inflorescencias sin interrupción a lo largo del período de muestreo. La intensidad de floración individual, definida como el número de inflorescencias presentes en un individuo por día de muestreo, varió entre 1 y 3 inflorescencias, que se encontraban en diferentes fases de desarrollo. El traslape entre

inflorescencias en fase masculina y femenina en un mismo individuo ocurrió el 38 % de las veces. Sin embargo la frecuencia de traslape fue variable entre individuos de la población: el 28 % de los individuos nunca presentó traslape de fases, el 15% mostró traslape en todas las ocasiones y el 67% restante mostró traslape en diferentes grados.

Aunque la producción de inflorescencias es continua, la producción de frutos a nivel de individuo no lo es. Esto se debe a que sólo una inflorescencia, de un promedio de 3 producidas anualmente por individuo, llega a desarrollar frutos maduros.

Población- La floración de la población de *G. epetiolata* sigue un patrón continuo con base en el criterio de frecuencia. La figura 1.3 muestra las curvas fenológicas de individuos con inflorescencias inmaduras (botones), de individuos en fase masculina y de individuos en fase femenina. Las plantas que presentaron dos o tres fases simultáneamente fueron consideradas como individuos separados para cada categoría. Los resultados de intensidad de la floración (número de individuos en cada fase sexual por día de muestreo) mostraron que el número de individuos en fase estaminada es superior y menos variable que el número de individuos en fase pistilada y con traslape de fases (cuadro 1.2). Utilizando el número de flores de cada sexo como otra medida de intensidad se encontró un patrón opuesto al de individuos: el número de flores femeninas es por lo general superior al número de flores masculinas (cuadro 1.2). El grado de sincronía, medido como el porcentaje de individuos en cada fase sexual que florece simultáneamente en la población, fue del 70% al 92% para individuos en fase masculina y del 3% al 16% para individuos en fase femenina. Estos resultados indican que existe mayor sincronía entre individuos en fase estaminada que entre individuos en fase pistilada.

La producción de frutos en la población fue también continua para todos los estadios de desarrollo (figura 1.4). El número de plantas con frutos en diferentes estadios fluctuó entre el 57% y el 80% a lo largo del período de estudio. Sin embargo, la maduración de los frutos se dio en menor intensidad (4%- 36%) y mostró un pico de mayo a julio de 1996.

El tiempo de floración no mostró una correlación significativa con el número de frutos iniciados o con el número de frutos maduros producidos por inflorescencia (Coeficiente de correlación de Spearman $r = -0.11$, $P = 0.89$, $N = 247$; $r = 0.08$, $P = 0.21$, $N = 247$), es decir que las inflorescencias que produjeron flores durante los picos no produjeron más frutos que otras inflorescencias. La precipitación quincenal tampoco estuvo relacionada con la producción de flores (Coeficiente de correlación de Spearman $r = 0.28$, $P = 0.1$, $N = 36$) ni con el tiempo de maduración de los frutos (Coeficiente de correlación de Spearman $r = -0.22$; $P = 0.2$; $N = 36$).

Expresión sexual- La expresión sexual se midió a través de dos parámetros, la proporción de individuos en fase masculina y en fase femenina, y la proporción de flores de cada sexo por fecha de muestreo. La prueba de heterogeneidad mostró diferencias significativas en la proporción de individuos en cada fase sexual a través del tiempo ($G_H = 87$; $p < 0.01$; $gl = 36$), el número de individuos en fase masculina fue significativamente mayor que el número de individuos en fase femenina ($G = 955$; $p < 0.0001$; $gl = 36$). Otra prueba de heterogeneidad reveló diferencias significativas en la proporción de flores de cada sexo a través del año ($G_H = 1351$; $p < 0.0001$; $gl = 36$), la proporción de flores ♂:♀ fue

significativamente diferente de la proporción esperada de 2 ♂ :1♀ (figura 1.5). En la mayoría de los casos, la proporción estuvo sesgada a favor de las flores femeninas.

Deposición de polen y producción de frutos

La mayor parte de las flores expuestas a polinización natural no fueron polinizadas (figura 1.6). Los datos demuestran que el 28 % de las flores recibió granos de polen en sus estigmas y el 20% presentó tubos polínicos en la base de sus estilos.

El patrón de producción de frutos en *G. petiolata* es consistente con los resultados de polinización ya que sólo el 3% de las flores llega a convertirse en frutos maduros (cuadro 1.3). Este resultado se debe en parte a que la tasa de iniciación de frutos por inflorescencia es de sólo el 14 % y a que un alto porcentaje de los frutos es abortado antes de la maduración (cuadro 1.3). Aunque la mayoría de estos abortos (67 %) ocurre durante las primeras etapas del desarrollo, la probabilidad de aborto para frutos jóvenes y verdes no difiere significativamente (Prueba Mann-Whitney $U=75223$; $p=0.06$; $n=268$). Finalmente, un porcentaje menor (6 %) de los frutos se pierde debido al ataque de un Curculiónido que parasita las semillas.

No se observaron animales comiendo o removiendo frutos durante el curso del estudio, sin embargo muchos frutos caen con movimientos leves de la infrutescencia. Esto sugiere que la gravedad debe ser el modo más común de dispersión de los frutos.

Sistema de apareamiento

En las pruebas de polinización manual no se encontraron diferencias significativas en el desarrollo de tubos polínicos entre flores exo y endocruzadas (Prueba chi-cuadrado $\chi^2=0.07$, $p>0.05$, $n=1$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de flores polinizadas manualmente que produjeron frutos tanto por exo como por endocruzamiento (Prueba chi-cuadrado $\chi^2= 0.11$, $p>0.05$, $n=1$) (cuadro 1.4). Estos resultados indican que la población estudiada es autocompatible, por lo menos a nivel precigótico.

Distribución espacial

Los valores obtenidos del coeficiente de dispersión para la población total de *G. epetiolata* y para individuos no reproductivos fueron significativamente mayores que 1 ($\chi^2= 171.4$, $gl= 51$; $\chi^2= 122$, $gl= 40$, respectivamente), lo cual indica una distribución agregada. Para individuos reproductivos el valor no difiere significativamente de 1 ($\chi^2= 8.6$, $gl= 10$), lo que indica una distribución al azar (cuadro 1.5).

1.5 DISCUSIÓN

La dicogamia, o separación temporal de órganos femeninos y masculinos, es un fenómeno que ocurre en la mayoría de las palmas monoicas, que expresan fases sexuales discretas en una misma inflorescencia (Bullock 1981, Henderson 1986). Las especies de palmas protándricas, tienen una fase masculina que dura generalmente de 3 a 20 días y una fase femenina que tiene una duración de 1 a 10 días (Smith 1970, Bullock 1981, Olesen y Balslev 1990, Scariot *et al* 1991, Borchsenius 1993, Listabarth 1993, Cunningham

1995a, Ervik y Feil 1997). En este estudio se demostró que *Geonoma epetiolata* presenta la mayor duración en el tiempo de floración que cualquier otra especie de palma estudiada (hasta 200 días). Los únicos casos semejantes que se reportan en la literatura son las especies de palma *Aiphanes chiagrensis* y *Neodypsis decaryi*, que presentan períodos de floración de aproximadamente 45 y 50 días, respectivamente; esto representa tan sólo una cuarta parte del período de floración de *G. epetiolata* (Borchsenius 1993, Ratsirarson y Silander 1996).

En *G. epetiolata*, la producción de flores es continua a nivel de individuo, patrón que presentan otras plantas de sotobosque de ambientes poco estacionales, pero poco frecuente en palmas (Frankie *et al* 1974, Croat 1975). Estudios realizados en la Isla de Barro Colorado y Guyana con comunidades de palmas demostraron que la mayoría de las especies tienden a ser estacionales en la producción de flores y frutos (De Steven *et al.* 1987, Sist 1989). En los casos en que se presenta la floración continua, ésta ocurre a nivel de población, no de individuo (Anderson *et al.* 1988, Voeks 1988, Cunningham 1995a, Ratsirarson y Silander 1996). La falta de cambios periódicos predecibles que indiquen diferencias en la disponibilidad de polinizadores o de recursos en áreas no estacionales, son factores que puede promover la reproducción de plantas en forma permanente a lo largo del año (Bawa 1983).

El patrón fenológico descrito anteriormente para *G. epetiolata*, en que los individuos producen pocas flores diarias por un período largo de tiempo, ha sido llamado por algunos autores "steady-state flowering" (Gentry 1974, Augspurger 1983). Este término que se utilizó originalmente para describir la floración de un grupo de bignoniáceas, se ha

asociado con la polinización por ciertas abejas y colibríes que aprenden la ubicación de plantas específicas y las visitan diariamente como parte de su ruta de alimentación (Gentry 1974, Augspurger 1983). En *G. epetiolata*, el período prolongado de floración no parece estar relacionado con este tipo de polinizadores. La morfología de la flor y la baja producción de frutos mas bien sugieren polinización por moscas, un fenómeno común de palmas del sotobosque (Smith 1970, Henderson 1986; Olesen y Balslev 1990, Borchsenius 1993, Ervik y Feil 1997). Los dípteros que polinizan palmas se observan con poca frecuencia y parecen ser menos eficientes que las abejas o abejones (Henderson 1986). El patrón prolongado de floración de *G. epetiolata*, debe ser una estrategia para aumentar la probabilidad de polinización en una ambiente de precipitación alta e impredecible, donde la actividad de los polinizadores puede ser inconstante.

Las lluvias fuertes y frecuentes pueden también lavar el polen de las anteras y disminuir la cantidad de polen disponible para ser transportado por los polinizadores. Es por esta razón, que la baja producción de flores diarias distribuida por un período largo de tiempo, disminuye el riesgo de que las flores no sean visitadas por los polinizadores y de perder el polen en condiciones de clima adverso (Bawa 1983, Rathcke y Lacey 1985). En conclusión, se puede decir que el prolongado período de floración masculina es un ejemplo de la estrategia evolutiva "bet-hedging" (minimizar el riesgo en una apuesta) para incrementar el acceso a las flores femeninas en un ambiente impredecible (Stearns 1976, Bawa 1983)

Esta estrategia de floración además de aumentar el éxito en la polinización, puede incrementar la frecuencia de traslape entre la fase masculina y femenina dentro de

individuos. En la mayoría de las especies de palma estudiadas, el traslape de fases sexuales es poco común o inexistente (Smith 1970, Olesen y Balslev 1990, Borchsenius 1993, Cunningham 1995b, Listabarth 1994 y 1996, Ratsirarson y Silander 1996, Ervik y Feil 1997). Este estudio demuestra que, en *G. epetiolata* el traslape de inflorescencias en fase masculina y femenina es común (38% del tiempo), pero este fenómeno es variable entre individuos dentro de la población. Este sistema de apareamiento mixto puede aumentar la posibilidad de reproducción cuando los polinizadores son escasos o ineficientes y a la vez mantener cierto grado de exocruzamiento (Bawa 1983).

En *G. epetiolata*, cuando no se da traslape de fases sexuales a nivel de individuo, la exogamia es la única opción reproductiva. En este caso es importante que la floración sea sincrónica entre individuos de la población (Augspurger 1981). El número de plantas de *G. epetiolata* que florecen simultáneamente es por lo general alto y está determinado por los individuos en fase masculina. Por el contrario, los individuos en fase femenina florecen en pequeñas cantidades y de manera asincrónica. Este patrón hace que exista una relación sexual de 8:1 a favor de los individuos masculinos. Para la función femenina entonces, la asincronía puede ser ventajosa, pues aumenta el número de donadores potenciales de polen (Bawa 1983, Newstrom *et al.* 1994).

En contraste con el caso anterior, la tasa sexual de flores presenta un sesgo a favor de las flores femeninas. Este fenómeno es inusual, ya que en la mayoría de las especies estudiadas, la relación de flores masculinas y femeninas es de 1:1 o está sesgada a favor de las flores masculinas (Bawa 1977, Opler y Bawa 1978, Thomson y Barret 1981, Bullock 1982, Listabarth 1996). En *G. epetiolata*, la proporción de sexos es compensada porque la cantidad de polen disponible es mayor que el número de óvulos. Sin embargo, este estudio

indica que la deposición de polen en estigmas limita la producción de frutos. Un alto porcentaje de las flores no recibe polen (figura 1.6) y sólo un 14% inicia frutos (cuadro 1.1).

De manera semejante a la polinización, la tasa de producción de frutos (3%) de *G. epetiolata*, está muy por debajo del valor promedio reportado para otras plantas monoicas autocompatibles (Sutherland y Delph 1984, Cunningham 1996, Ratsirarson y Silander 1996). Un aspecto que afecta la polinización y producción de frutos, es la distribución espacial aleatoria de los individuos reproductivos en la población. Esta situación limita el éxito reproductivo debido a que el apareamiento entre individuos está determinado por factores denso-dependientes (capítulo 2).

En *G. epetiolata*, la reducida producción de frutos también se debe a una alta tasa de abortos (cuadro 1.3). Se ha demostrado que el número de frutos y semillas que llega a madurar a partir de las flores polinizadas, puede estar afectado por la calidad y la cantidad de polen depositado en los estigmas (Mulcahy 1979, Bertin 1988, Quesada *et al.* 1991, Quesada *et al.* 1993, Stephenson *et al.* 1995). Cuando se recibe polen propio o de plantas genéticamente relacionadas, aumenta la probabilidad de aborto debido a efectos de endogamia. El aborto de frutos también puede ocurrir porque los recursos son limitantes (Stephenson 1981, Lee 1988, Cunningham 1995a), sin embargo esos factores no fueron estudiados en esta investigación.

En conclusión este estudio demuestra que: (1) *G. epetiolata* presenta un patrón fenológico de floración continuo tanto a nivel de individuo como a nivel de población, (2) el patrón de floración masculino prolongado y de baja intensidad, sugiere una estrategia evolutiva "bet-hedging" para incrementar el acceso a las flores femeninas en un ambiente

impredicible (3) la polinización y producción de frutos es muy baja en comparación con otras especies monoicas (Sutherland y Delph 1984, Scariot *et al.* 1991, Cunninham 1995a, Ervik y Feil 1997), (4) el aborto de frutos es responsable de la pérdida de la mayoría de frutos iniciados, (5) la población estudiada es autocompatible y presenta traslape de fases sexuales (40% de los eventos reproductivos) que permiten la autopolinización, (6) la distribución espacial aleatoria de los individuos reproductivos puede limitar el éxito reproductivo de *G. epetiolata*.

Los resultados obtenidos en esta investigación tienen implicaciones importantes en la conservación de *G. epetiolata*. Al igual que muchas especies en peligro de extinción, esta especie de palma tiene distribución geográfica restringida y tamaño de población pequeño. Cuando las poblaciones son aisladas y pequeñas, son más susceptibles a la pérdida de variabilidad genética producto de la deriva genética (Barrett y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993). Este estudio demuestra que existen serias limitaciones en la producción de frutos de *G. epetiolata* en condiciones naturales y por lo tanto cualquier plan de manejo sostenible que pretenda utilizar esta especie en su hábitat natural, puede atender contra la viabilidad y el mantenimiento de sus poblaciones.

1.6 LITERATURA CITADA

- ANDERSON, B; W. L. OVERAL y A. HENDERSON. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart .) in northern Brazil. *Biotropica* 20(3): 192-205.
- AUGSPURGER, C. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on the effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62(3): 775-788
- AUGSPURGER, C. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15(4):257-267
- BALICK, J. M. 1984. Ethnobotany of palms in the neotropics. *Advances in economic botany* 1: 9-23
- BARRETT, S. C. H. y KOHN, J.R. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. *In* Falk, D. A. y K. E. Holsinger (eds). *Genetics and conservation of rare plants*, pp. 195-208. Oxford University Press. New York.
- BAWA, K. S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63.
- BAWA, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In* C.E. Jones y R.J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*, pp. 394-410. Van Nostrand Reinhold, New York.
- BAWA, K. S. y E. L. KRUGMAN. 1991. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and managment. *In* A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore, y

- M. Hadley (Eds.). Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series. Vol. 6: 119-136. UNESCO, Paris.
- BERNAL, R. 1992. Colombian palm products. In Plotkin, M. y L. Famolare. (Eds.) Sustainable harvest and marketing of rainforest products, pp. 158-172. Island Press, Washington.
- BERNAL, R. y ERVIK, F. 1996. Floral Biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphilinid beetles. *Biotropica* 28(4b): 682-696.
- BERTIN, 1988. Paternity in plants. In Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (Eds.) Plant reproductive ecology. Patterns and strategies, pp. 30-59. Oxford University Press, New York.
- BORCHSENIUS, F. 1993. Flowering biology and insect visitation of three ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes* 37(3): 139-150.
- BULLOCK, S. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25(3): 101-105
- BULLOCK, S. 1982. Componentes fenológicos del sistema de cruzamiento monoico de *Cnidoscolus spinosus* (Euphorbiaceae) en Jalisco. *Boletín de la Sociedad botánica de México* 42: 1- 9
- CHAZDON, R. L. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerance in the rain forest understory palms. *Principes* 30(3): 92-99.
- CHAZDON, R. L. 1987. The palm flora of the Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Brenesia* 28: 107-116.

- CORNER, E. J. H. 1966. The natural history of palms. University of California Press. 393 p.
- CROAT, T. B. 1975. Phenological behavior of habitat and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7(4): 270- 275
- CUNNINGHAM, S. A. 1995a. The reproductive ecology of *Calyptrogyne ghiesbreghtiana*, a rainforest understory palm. PhD thesis, University of Connecticut.
- CUNNINGHAM, S. A. 1995b. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82(12): 1527- 1536
- CUNNINGHAM, S. A. 1996. Pollen limits fruit initiation by a rain forest understory palm. *Journal of Ecology* 84: 185-194.
- DE STEVEN, D., D. M. WINDSOR., F. E. PUTZ y B. DE LEON. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*19(4): 342-356.
- DURAN, R. 1995. *Pseudophoenix sargentii*: an endangered palm species. *Principes* 39(4):219-224.
- ELLSTRAND, N. C. y D. R. ELLAM. 1993. Population genetic consequences of small plant population size: implications for plant conservation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- ERVIK, F. y J. P. FEIL. 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 29(3): 309-317.
- FOSTER, R. 1990. The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest. In Gentry, A. H. (Ed.). *Four neotropical forests*, pp. 99-111. Yale University Press, New York.

- FOSTER, R. y S. P. HUBBELL. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island forest. *In* Gentry, A. H. (Ed.). Four neotropical forests, pp. 85-98. Yale University Press, New York.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER y P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in a tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881- 913
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6(1): 64- 68.
- HAMMEL, B. 1990. The distribution of diversity among families, genera and habit types in the La Selva flora. *In* Gentry, A. H. (Ed.). Four neotropical forests, pp. 75-84 Yale University Press, New York
- HENDERSON, A. 1985. Pollination of *Socratea exorrhiza* and *Iriartea ventricosa*. *Principes* 29(2): 64-71.
- HENDERSON, A. 1986. A review of pollination studies in the palmae. *The Botanical Review* 52(3): 221-259.
- HENDERSON, A., G. GALEANO y R. BERNAL. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press. Princeton. 352 p.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José, 206 p.
- JOYAL, E. 1994. Palm ethnoecology in the Sarapiquí region of Costa Rica. *Journal of Ethnobiology* 14(2): 161-172.

- KAHN, F. y J.J DE GRANVILLE. 1992. Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, New York. 226 p.
- KARRON, J. 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. *In Genetics and conservation of rare plants*, ed. D.A Falk, K.E Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press.
- KEARNS, C. A. y D. W. INOUE. 1993. Techniques for pollination biologists. University of Colorado Press. Colorado. 583 p.
- LEE, T. D. 1988. Patterns of fruit and seed production. *In Lovett-Doust, J.F. y L. Lovett-Doust (eds). Plant Reproductive Ecology*, pp. 179-202. Oxford University Press. New York.
- LESCURE, J., L. EMPERAIRE., F. PINTON, y O. RENAULT-LESCURE. 1992. Nontimber forest products and extractive activities in the middle Rio Negro region, Brazil. *In Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds.) Sustainable harvest and marketing of rainforest products*, pp. 151-157. Island Press, Washington.
- LISTABARTH, CH. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Bot. Acta* 106: 496-506.
- LISTABARTH, CH. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes* 38:13-23.
- LISTABARTH, CH. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28(1): 69-81
- MARTIN, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techniques* 34: 125-128.

- MAY, P. H. 1992. Babassu palm product markets. *In* Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds. Sustainable harvest and marketing of rainforest products, pp. 143-150. Island Press, Washington.
- MULCAHY, D. L. 1979. The rise of angiosperms: a geneecological factor. *Science* 206: 20-23.
- NEWSTROM, L. E., G. W.FRANKIE., H. G. BAKER y R. K. COLWELL. 1994. Diversity of long term flowering patterns. *in* Mc Dade, L., K. Bawa, H. Hespeneide y G. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*, pp. 142-160. The University of Chicago Press, Chicago.
- OLESEN, J. M. y H. BALSLEV. 1990. Flower biology and pollinators of the monoecious palm, *Geonoma macrostachys*: a case of bakerian mimicry. *Principes* 34(4): 181-190.
- OPLER, P. A. y BAWA, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32(4): 812-821
- PEDERSEN, H. B. y H. BALSLEV. 1992. The economic botany of ecuadorean palms. *In* Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds.) Sustainable harvest and marketing of rainforest products, pp. 173- 191. Island Press, Washington.
- PRANCE, G. T.: 1990. The floristic composition of the forests of central amazonian Brazil. *In* Gentry, A. H. (Ed.). *Four neotropical forests*, pp. 112-140. Yale University Press, New York.
- PRIMACK, R.B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts. 564 p.

- QUESADA, M., C. D. SCHLICHTING, J. A. WINSOR, y A. G. STEPHENSON. 1991. Effects of genotype on pollen performance in *Campanula americana*. *Evolution* 46: 1731-1739.
- QUESADA, M., J. A. WINSOR, y A. G. STEPHENSON. 1993. Effects of pollen competition on pollen performance in *Cucurbita pepo*. *Sexual Plant Reproduction* 4: 208-214.
- RATHCKE, B. y E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214
- RATSIRARSON, J. y J. SILANDER. 1996. Reproductive biology of the threatened Madagascar triangle palm: *Neodypsis decaryi* Jumelle. *Biotropica* 28(4b): 737 – 745
- SCARIOT, A., E. LLERAS y J. D. HAY. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 23(1): 12- 22
- SIST, P. 1989. Peuplement et phénologie des palmiers en forêt guayanaise (Piste de Saint Elie). *Revue d' Ecologie* 44(2): 113- 151
- SMITH, N.J., J.T. WILLIAMS., D.L.PLUCKNETT y J. P.TALBOT. 1992. Tropical forests and their crops. Cornell University Press. New York. 568 p.
- SMITH, R. 1970. Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). I. Inflorescence and floral morphology; phenology. *Principes* 14:39-49
- SOKAL, R. y F.J. ROHLF. 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and company. New York. 859 p.
- STEARNS, S. C. 1976. Life- history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 76: 3-46.

- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- STEPHENSON, A. G., M. QUESADA, C.D. SCHLICHTING y J. A. WINSOR. 1995. Consequences of variation in pollen load size. *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. Vol. 53: 233-244.
- SUTHERLAND, S. y L. F. DELPH. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65(4): 1093-1104.
- TOMLINSON, P. B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 85- 107
- UHL, N.W. y J. DRANSFIELD. 1987. *Genera Palmarum. A classification of palms*. Allen Press Inc. Kansas. 610 p.
- VOEKS, R. 1988. Changing sexual expression of a brazilian rainforest palm (*Attalea funifera* Mart.). *Biotropica* 20(2): 107- 113
- WHITMORE, T.C. 1990. *An introduction to tropical rainforests*. Clarendon Press, Oxford.

Cuadro 1.1. Características del desarrollo de las inflorescencias de *Geonoma epetiolata* en Rara Avis, Costa Rica. Se dan los valores promedio (\bar{x}), desviaciones estándar (S), rangos y el número de muestra (N).

Cracterística	\bar{x}	S	Rango	N
Duración de la fase de elongación (Meses)	4.7	0.7	3 - 7	100
Duración de la fase masculina (Meses)	4.0	0.8	2 ½ - 6	100
Duración de la fase femenina (Días)	14.7	1.2	10 - 28	100
Período desde la producción de flores hasta la maduración de los frutos (Meses)	7.3	0.7	5 - 9	50
Número de flores masculinas producidas por inflorescencia por día	2.6	0.8	0 - 20	40
Número de flores femeninas producidas por inflorescencia por día	12.1	2.4	1 - 25	100

Cuadro 1. 2. Número de plantas en fase masculina (σ), fase femenina (φ) y con traslape de fases ($\sigma\varphi$), y número de flores de cada sexo por fecha de muestreo de *Geonoma epetiolata* en Rara Avis. Se dan los valores promedio (\bar{x}) y la desviación estándar (S), el rango y el coeficiente de variación (CV) para cada categoría.

Categoría		\bar{x}	S	Rango	CV
Plantas	σ	78	4.4	67 - 87	6 %
	φ	7	2.7	2 - 13	40 %
	$\sigma\varphi$	3	1.6	1 - 8	47 %
Flores	σ	247	40	164 - 340	16 %
	φ	422	177	170 - 811	41 %

Cuadro 1. 3. Producción de flores y frutos por inflorescencia de *Geonoma epetiolata* en Rara Avis. Se dan los valores promedio (\bar{x}), desviaciones estándar (S) y rangos para una muestra de 320 inflorescencias de 102 plantas.

Variable	\bar{x}	S	Rango
Número de flores femeninas	190	44.1	75 -300
Número de frutos iniciados	24	19.1	12 - 117
Número de frutos maduros	5	10.5	0 - 65
Proporción fruto iniciado: flor (%)	12.7	9.0	0 - 49
Proporción fruto maduro: flor (%)	2.9	5.6	0 - 29
Tasa de abortos (%) (frutos abortados/frutos iniciados)	76	35.0	0 -100

Cuadro 1. 4. Resultado de pruebas de autocompatibilidad en *Geonoma epetiolata*. N es el número de flores polinizadas artificialmente. Los números en paréntesis indican el porcentaje de flores en que la polinización fue exitosa.

Prueba	N	Número de flores con tubos polínicos	N	Número de frutos iniciados
Autopolinización	46	38 (82%)	25	18 (68%)
Polinización cruzada	48	37 (77%)	29	22 (76%)

Cuadro 1. 5. Resultados de coeficiente de dispersión (I) para la población, individuos no reproductivos e individuos reproductivos de *G. epetiolata* en Rara Avis.

Categoría	Coeficiente de dispersión (I)	Distribución espacial
Población total	3.36 *	Agregada
Reproductivos	0.86	Aleatoria
No reproductivos	3.05 *	Agregada

$\chi^2 = I (n-1)$, $p < 0.005$ *

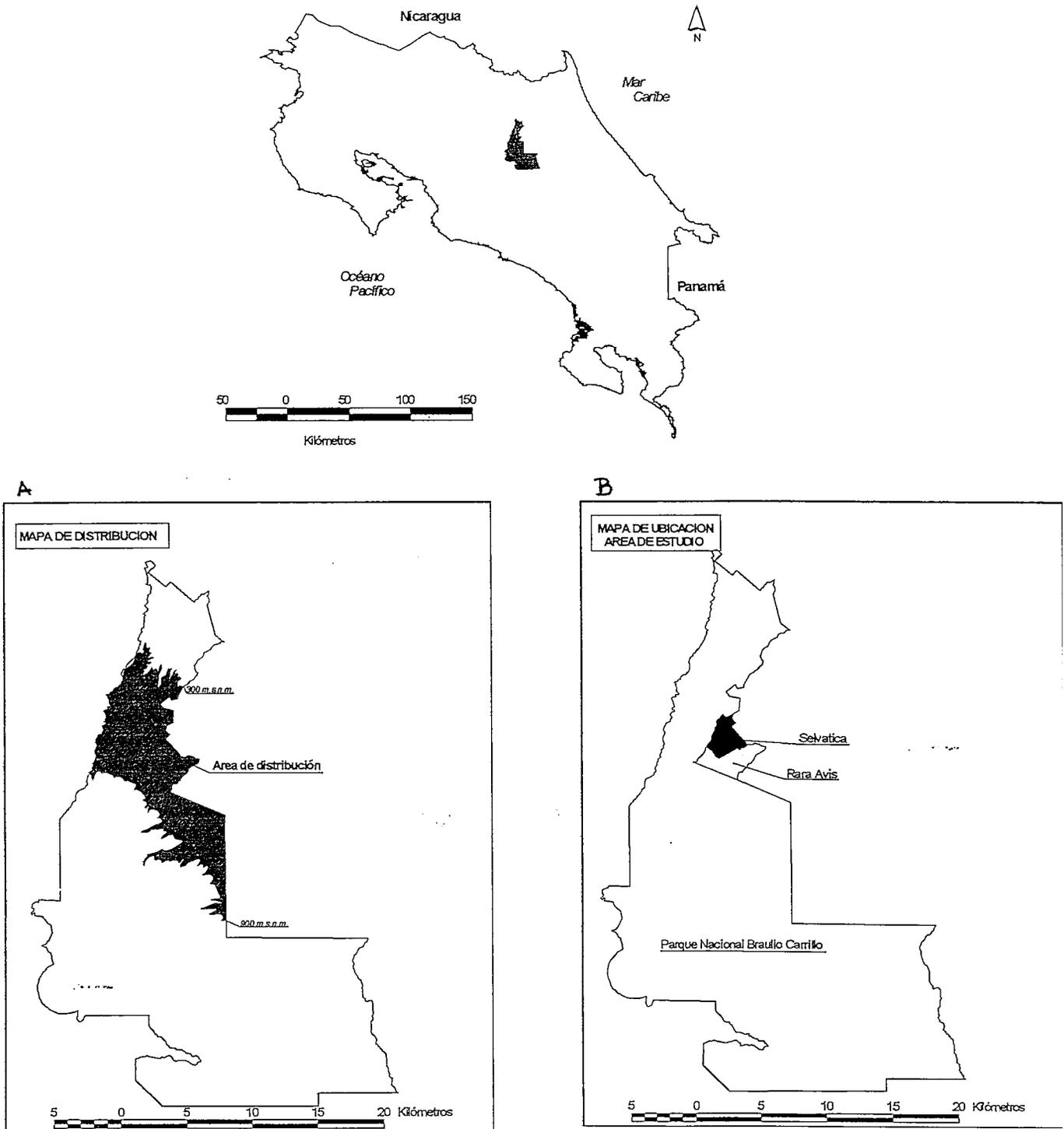


Figura 1.1 (A) Mapa de distribución geográfica de *Geonoma epetiolata* en Costa Rica, (B) Mapa de ubicación del sitio de estudio.



Figura 1.2 Precipitación mensual en milímetros (mm) en el sector Catarata de Rara Avis, de noviembre de 1995 a diciembre de 1997.

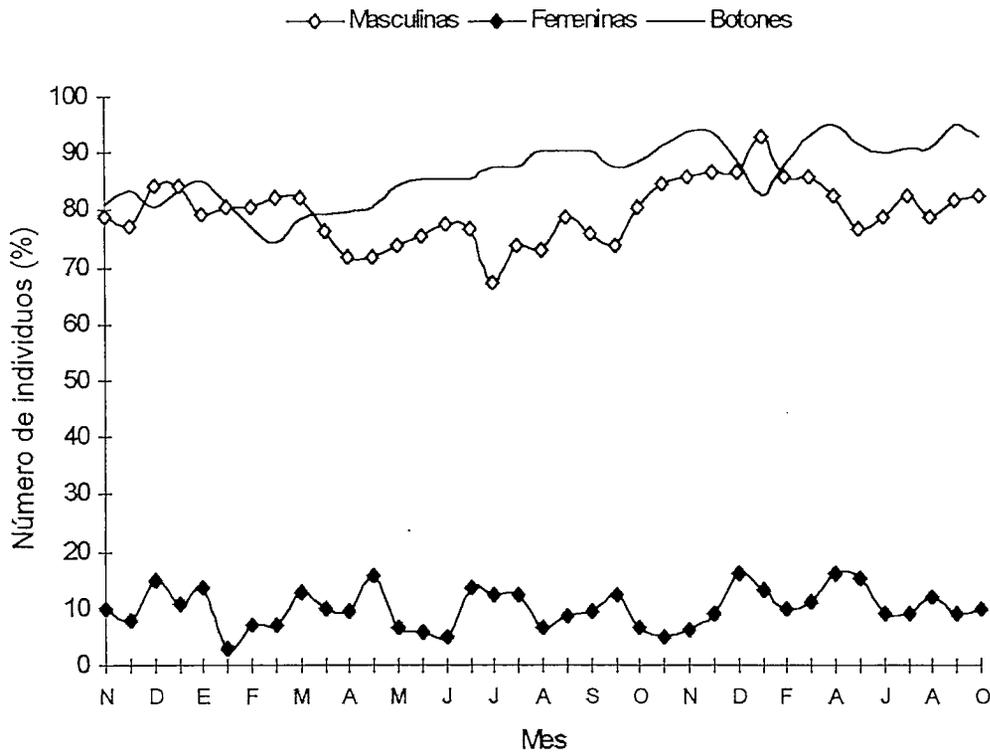


Figura 1.3 Fenología de floración de *Geonoma epetiolata* de noviembre de 1995 a octubre de 1997 para individuos en fase masculina, fase femenina y con inflorescencias inmaduras (botones) en Rara Avis.

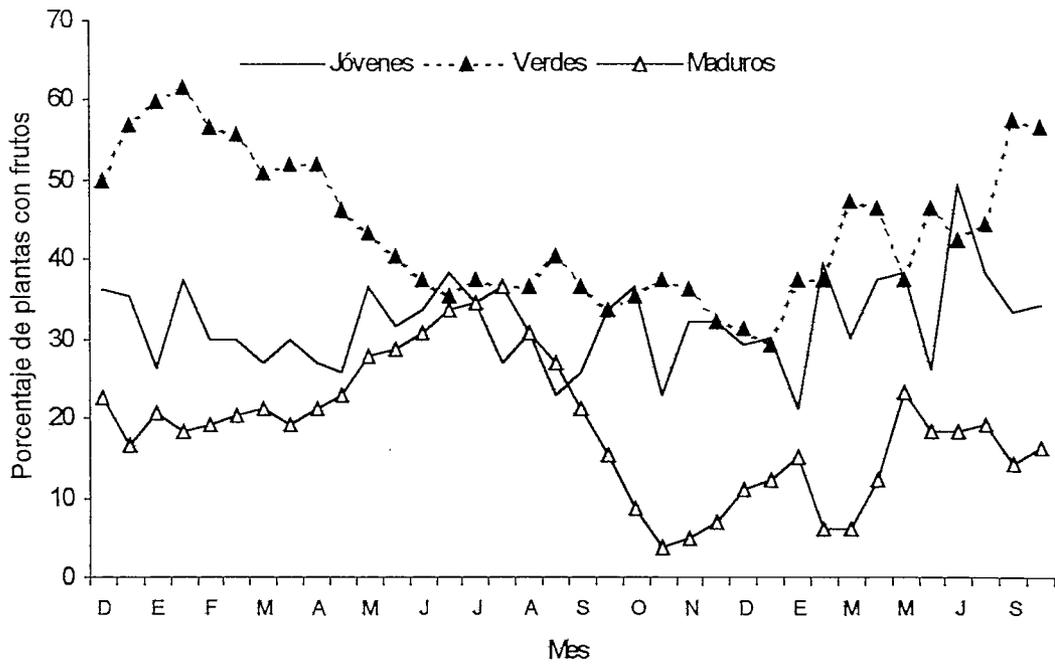


Figura 1.4 Fenología de fructificación de *Geonoma epetiolata* para individuos con frutos jóvenes, frutos verdes y frutos maduros, de diciembre de 1995 a octubre de 1997, Rara Avis.

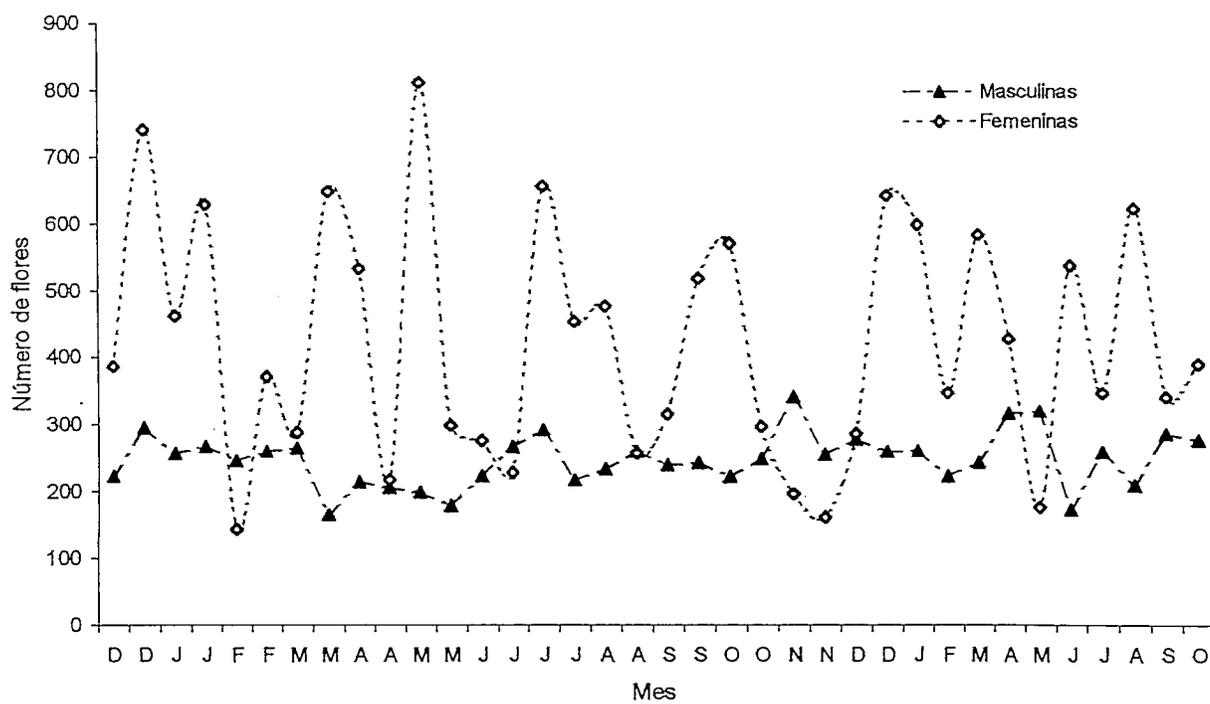


Figura 1.5 Número de flores masculinas y femeninas de *Geonoma petiolata* por día de muestreo de diciembre de 1995 a octubre de 1997, Rara Avis.

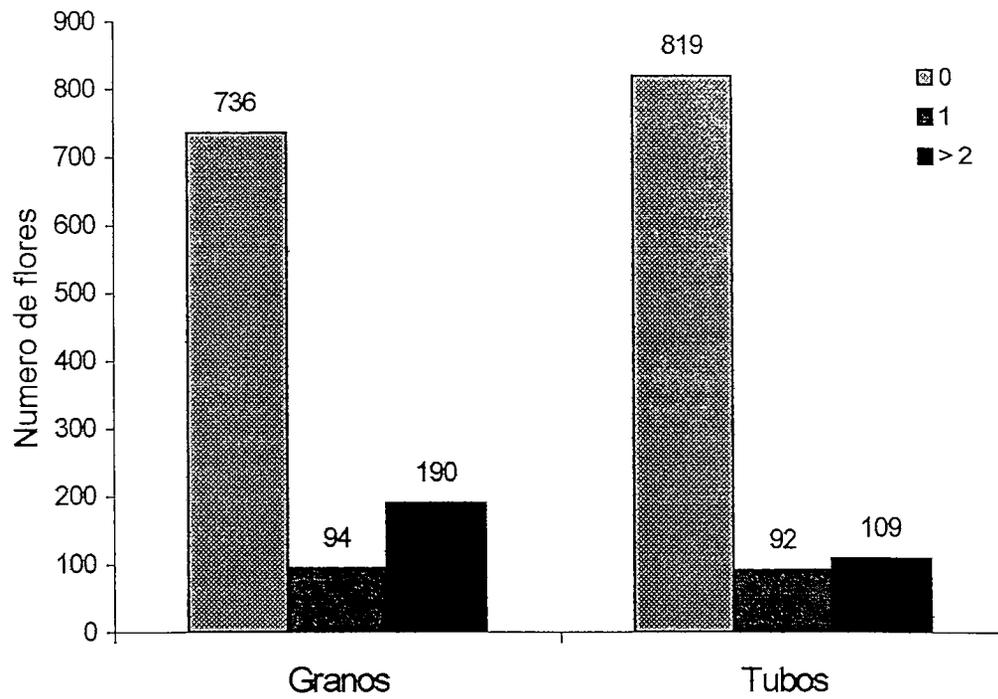


Figura 1.6 Número de flores de *Geonoma epetiolata* con diferentes cantidades de granos de polen depositados en estigmas y tubos polínicos presentes en estilos (0, 1 y ≥ 2), bajo condiciones de polinización natural en Rara Avis.

CAPÍTULO 2. Efectos de la densidad y la expresión sexual en el éxito reproductivo de *Geonoma epetiolata*, una palma en peligro de extinción.

2.1 ABSTRACT

The effect of the density, overlap in sexual expression and plant size on the natural pollination and fruit production, was studied in the palm *Geonoma epetiolata* in Rara Avis, Costa Rica. Total fruit production per inflorescence was recorded over a period of two years and the amount of pollen grains and tubes present in naturally pollinated flowers were counted in 1020 flowers over the course of the study. Nearest neighbor distance (NND) was used as an estimator of density. According to that parameter, plants were classified in two categories: close neighbors (NND < 9 m) and isolated plants (NND > 10m). To determine the effect of overlap of male and female phases within individuals, inflorescences were classified in four groups: (1) close neighbors with overlap (2) close neighbors with no overlap; (3) isolated with overlap and (4) isolated with no overlap. It was found that the flowers from plants with overlapping male and female inflorescences had a higher probability of receiving pollen than flowers from plants with no overlap. The probability of successful pollination (measured by the number of pollen tubes growing in the styles) was higher in plants with close neighbors and plants with overlapping male and female functions. There were no differences in the proportion of initiated fruits among treatments. However, fruit-set was significantly higher and fruit abortion rate significantly lower in isolated plants with no overlap in sexual expression. Seed weight was higher in isolated plants with no overlap and lower in isolated plants with no overlap, but the overlapping did not affect seed weight in plants with close neighbors. Plant size is not related to any of the reproductive parameters measured.

The results of the natural pollination of *G. epetiolata* are similar to the patterns found in other plant species, where pollination success increases with density. Nonetheless fruit production in this palm seems to follow the opposite trend. The most likely explanation for the observed pattern is that neighboring plants are genefically related and that most of the pollen transfer occurs among close

neighbors. This makes that crosses among them, result in higher levels of inbreeding and possibly inbreeding depression.

2.1 INTRODUCCION

El efecto de la densidad en el crecimiento y la reproducción de plantas ha sido uno de los temas tradicionales de interés en el campo de la biología de poblaciones. (Antonovics y Levin 1980). La mayoría de los estudios realizados demuestra que al aumentar la densidad poblacional, disminuye el crecimiento de los individuos, debido a que se intensifican ciertos factores como la competencia intraespecífica y la depredación (Mack y Harper 1977, Rathcke 1983, Pacala y Silander 1990, Schemske *et al.* 1994). Por el contrario, el éxito reproductivo de las plantas por lo general se favorece cuando aumenta la densidad. Esto está asociado con el hecho de que los patrones de actividad de los polinizadores, responden a variaciones en la abundancia y distribución espacial del recurso que utilizan (Handel 1983). Así, cuando se incrementa la densidad de plantas que ofrecen un recurso floral, aumenta también la frecuencia de visitas de polinizadores y consecuentemente, el flujo de polen entre individuos conespecíficos (Heinrich y Raven 1972, Ellstrand *et al.* 1978, Antonovics y Levin 1980, House, 1993, Kunnin 1993, 1997).

La relación entre la densidad y el éxito reproductivo de plantas se ha sido estudiada principalmente en especies hermafroditas autoincompatibles y especies dioicas (Widén y Widén 1990, Feinseinger *et al.* 1991, Kunin 1992, House 1993, Lamont *et al.* 1993, Roll *et al.* 1997, Ghazoul *et al.* 1998). En estas especies que no tienen la posibilidad de autofertilizarse, la polinización efectiva depende de la presencia cercana de

individuos conespecíficos (Howe y Westly 1988). Por esto, cuando decrece la densidad poblacional, se reduce el número de donadores potenciales de polen y la cantidad de apareamientos compatibles, lo cual provoca una disminución en la producción de frutos y semillas (Kunin 1993, 1997).

En especies hermafroditas y monoicas autocompatibles que presentan separación temporal de fases sexuales (dicogamia), es posible que los efectos de la densidad sean similares a los mencionados previamente para especies autoincompatibles. La especie dicógamas pueden expresar las fases sexuales completamente separadas dentro de individuos o puede presentarse algún grado de traslape de fases (Bawa 1977, Thompson y Barrett 1981, Bullock 1982, Devlin y Stephenson 1984). Cuando la separación de las funciones sexuales es total, la polinización de una planta en fase femenina, va a depender de su proximidad a individuos en fase masculina. Sin embargo, cuando traslapan las fases sexuales, puede ocurrir autopolinización por geitonogamia, lo que incrementa la probabilidad de reproducirse. Por lo tanto, el efecto de la densidad en el éxito reproductivo de especies dicógamas, depende de la expresión temporal de las funciones sexuales a nivel individual.

Pocos estudios han considerado los efectos de la densidad en el éxito reproductivo de especies autocompatibles dicógamas (Klinkhamer y de Jong 1990, Aizen 1997) y hasta el momento no se ha examinado la relación entre la densidad poblacional, la expresión sexual y la reproducción de dichas plantas. En este trabajo se investigaron los efectos de la distancia al vecino más cercano (utilizado como una medida de densidad local) y el traslape de fases sexuales en la reproducción de una especie monoica protándrica:

Geonoma epetiolata, una palma amenazada que actualmente se encuentra sólo en Costa Rica. Es probable que las especies raras con poblaciones pequeñas o ámbitos geográficos reducidos, sean más vulnerables a los factores denso-dependientes asociados con la reproducción. Sin embargo, no se han estudiado esos factores en plantas tropicales en peligro de extinción. Por lo tanto, *G. epetiolata* constituye un modelo ideal para evaluar el comportamiento de estas especies en condiciones naturales. Específicamente se estudió: (1) la relación que existe entre la distancia al vecino más cercano y la polinización natural y producción de frutos, (2) el efecto del traslape de fases sexuales (presencia simultánea de inflorescencias en fase femenina y masculina dentro de individuos) sobre la polinización natural y la producción de frutos en individuos aislados y en individuos con vecinos cercanos, y (3) la relación entre la edad y el tamaño de los individuos y la reproducción.

2.2 MATERIALES Y METODOS

Especie estudiada

Geonoma epetiolata Moore (Arecaceae, subfamilia Arecoideae, tribu Geonomae) es una palma de bosques maduros endémica de Costa Rica. Su distribución geográfica está restringida a un sector de aproximadamente 50 km² en la región Atlántica entre los 300 m y 900 m de elevación en la Cordillera Volcánica Central (Chazdon 1987). En ese ámbito de elevación su hábitat sólo se encuentra protegido en una franja de 5 km de ancho en el Parque Nacional Braulio Carrillo (capítulo 1, figura 1b). La distribución espacial de la población es agregada pero los individuos reproductivos tienen una distribución aleatoria (capítulo 1).

G. epetiolata es una especie de sotobosque que alcanza un tamaño máximo de 2.5m. Las hojas jóvenes son moradas con manchas oscuras que al recibir la luz directa del sol dan la apariencia de un vitral, debido a este fenómeno recibe el nombre de "palma vitral". Es una especie monoica y protándrica, las flores masculinas y femeninas se producen en la misma inflorescencia pero separadas en el tiempo. Las inflorescencias son espigas interfoliare simples con las flores organizadas en triadas (2 masculinas y 1 femenina). Durante la fase masculina, se producen en promedio 3 flores diarias por un período de hasta 6 meses; la fase femenina se inicia al finalizar la fase masculina y tiene una duración promedio de 15 días. El traslape de inflorescencias masculinas y femeninas en un mismo individuo ocurre el 38% de los episodios reproductivos. La especie es autocompatible por lo que la geitonogamia es posible cuando se da traslape de fases sexuales. Los frutos se comienzan a desarrollar un mes después de la floración y tardan 7 meses para madurar. Tienen sólo una semilla por lo que la producción de frutos es equivalente a la producción de semillas. El aborto de frutos es común y ocurre en cualquier etapa de su desarrollo.

Sítio de estudio

El estudio se llevó a cabo de noviembre de 1995 a octubre de 1997 en la Reserva Privada Rara Avis, localizada en Sarapiquí, en la provincia de Heredia, Costa Rica (10° 15' N, 84° 05' W). La reserva se encuentra entre 560 m y 800 m de elevación y limita al suroeste con el Parque Nacional Braulio Carrillo. El bosque en la zona de estudio es pluvial de premontano (Holdridge 1967). La precipitación promedio anual es de 7000 a 8000 mm y no presenta una variación estacional marcada. Durante los años en que se realizó el estudio, la precipitación fue de 5980 mm (1995), 8420 mm (1996) y 10216 mm (1997). La

temperatura promedio fluctúa entre los 22° C y los 25° C (según un registro diario que se lleva en la estación).

Diseño experimental

Para determinar el efecto de la densidad en la polinización natural y la producción de *G. epetiolata*, se marcaron 101 individuos encontrados a lo largo de tres senderos en bosque primario entre 650 m y 700 m de elevación. Como una medida relativa de densidad, se midió la distancia al vecino conespecífico más cercano de cada individuo. De acuerdo con este parámetro los individuos fueron clasificados en dos categorías: (1) individuos con vecinos cercanos, con al menos un conespecífico en un radio de 9 metros, (2) individuos aislados, con el conespecífico más cercano a más de 10 metros de distancia. En la mayor parte de los casos, los individuos designados a la primera categoría tenían más de un vecino cercano (< 9 m).

El efecto del traslape en la reproducción de *G. epetiolata* fue evaluado en cada una de las inflorescencias producidas desde noviembre de 1995 hasta marzo de 1997. Cada inflorescencia en fase femenina fue clasificada como: (1) con traslape, cuando había también una inflorescencia en fase masculina en de la misma planta y (2) sin traslape, cuando no había otras inflorescencias en fase masculina en la misma planta.

Componentes del éxito reproductivo

Polinización natural- El éxito en la polinización natural se evaluó mediante la observación de cargas de polen y tubos polínicos en las flores femeninas de 102 plantas de *G. epetiolata*. Para ésto, a lo largo del estudio se recolectaron 10 flores femeninas por planta, sus pistilos

se fijaron en alcohol de 70° y se suavizaron con NaOH 8N por 8 horas. Luego se colocaron por 4 horas en anilina azul al 1%, previamente decolorada en K_3PO_4 0.01M. Finalmente los pistilos se montaron en portaobjetos y se observaron al microscopio epifluorescente (Martin 1959). En cada pistilo se contó el número de granos de polen depositados en el estigma y tubos polínicos creciendo en el estilo.

Producción y aborto de frutos- Para determinar la producción y el aborto de frutos en *G. petiolata*, las inflorescencias producidas fueron marcadas al entrar en fase femenina y seguidas hasta la maduración de los frutos por un período de dos años. Se realizaron observaciones regulares cada quince días durante 1995-1996 y cada mes durante 1997 y se contó el número total de flores femeninas, y el número de frutos iniciados, madurados y abortados por inflorescencia. Luego se calcularon las tasas de iniciación y producción de frutos (relación fruto/flor), en un total de 321 inflorescencias producidas durante el muestreo. La tasa de abortos se calculó para las 288 inflorescencias que iniciaron frutos.

Peso de semillas- Para determinar el peso de las semillas producidas bajo cada tratamiento de densidad y traslape, se recolectaron 25 semillas por planta. En las plantas que no llegaron a madurar un mínimo de 25 frutos, se recolectaron todas las semillas producidas. Las semillas se extrajeron de los frutos y se secaron a temperatura ambiente y posteriormente se pesaron en una balanza analítica electrónica. En total se pesaron 668 semillas de 54 individuos diferentes.

Análisis estadístico

Para determinar si la probabilidad de recibir polen y desarrollar tubos polínicos está afectada por la densidad y el traslape en la expresión sexual, las flores se clasificaron de acuerdo a las siguientes parámetros: (1) densidad (individuos con vecinos cercanos vs. individuos aislados = **D**), (2) traslape de fases sexuales (con vs. sin traslape) = **T**, (3) número de granos de polen o tubos polínicos en los pistilos (0, 1 y 2 o más) = **P** y **T_p** respectivamente. Posteriormente estos datos se organizaron en un cuadro de contingencia de tres vías y se analizaron mediante un modelo log-lineal utilizando el paquete Statistica versión 4.5 (1993). El análisis consiste en el ajuste del modelo que mejor explique la relación entre las variables categóricas. Se realizan todas las iteraciones posibles eliminando términos hasta lograr el modelo que se ajuste mejor a los datos observados. En este tipo de análisis un resultado estadísticamente significativo ($P < 0.05$), indica que el modelo que no se ajusta a los datos, pues se trabaja con la hipótesis nula de que las variables son independientes entre sí.

Para evaluar el efecto de la densidad y traslape de fases sexuales (tratamientos), sobre la producción de frutos de *G. epetiolata* se utilizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis (StatSoft 1993). Con el fin de considerar el efecto de la densidad y el traslape en conjunto, se establecieron 4 categorías para la variable tratamiento: (1) vecinos cercanos con traslape, (2) vecinos cercanos sin traslape, (3) aisladas con traslape y (4) aisladas sin traslape. Las variables dependientes analizadas fueron: la tasa de iniciación de frutos por inflorescencia (proporción de flores que inician producción de frutos), la tasa de producción de frutos (proporción de flores que llega a madurar frutos), la tasa de abortos de frutos jóvenes y de frutos verdes (proporción de frutos iniciados que

aborta durante cada estadio de desarrollo), la tasa de abortos general (proporción de frutos iniciados que aborta) y el peso de las semillas.

Para reducir el error en la interpretación de los resultados de producción de frutos, que pueden estar afectados por la identidad de la planta madre y factores ambientales no controlados en este estudio, se evaluaron algunos parámetros del tamaño de la planta y del ambiente lumínico de cada individuo. Para estudiar la relación entre la edad, el tamaño de las plantas y la reproducción de *G. epetiolata* se midieron los siguientes caracteres vegetativos: (1) largo del tallo, (2) número de hojas, (3) ancho y largo de las hojas y (4) número de nodos. La edad se calculó multiplicando el número de nodos (cicatrices dejadas por las hojas al caer) en cada individuo por la tasa promedio de producción de hojas de la población (promedio de 1996 y 1997). Estos parámetros fueron correlacionados con el número de flores, frutos iniciados, frutos madurados, tasa de abortos por inflorescencia y peso de las semillas (Correlación de Pearson). También se realizó una prueba de T para probar que los individuos con vecinos cercanos no diferían en tamaño de los individuos aislados.

El ambiente lumínico de los individuos de *G. epetiolata* en la población de estudio fue evaluado a través de mediciones de apertura del dosel. Para esto se utilizó un densiómetro esférico, con el que se hicieron mediciones en las 4 direcciones de la brújula sobre cada planta. De éstas se obtuvo un promedio que fue multiplicado por un factor de corrección de 1.04 para obtener el resultado final. Luego se realizó una prueba de Mann-Whitney para determinar si había diferencias el grado de apertura de dosel de plantas con vecinos cercanos y de plantas aisladas.

2.4 RESULTADOS

Polinización natural- El modelo que mejor explicó la relación entre la densidad, el traslape de fases sexuales y la deposición de polen en los estigmas de flores de *G. epetiolata*, fue el siguiente: TxP, TxD ($\chi^2 = 7.29$, $df = 2$, $p = 0.121$). La interacción TxD indica que la ocurrencia de traslape no es independiente de la densidad. La interacción TxP es importante porque demuestra que las flores femeninas de inflorescencias que presentan traslape de fases sexuales, tienen una probabilidad significativamente mayor de recibir polen que las flores producidas en inflorescencias sin traslape (figura 2.1).

La relación entre la densidad, el traslape y la frecuencia de tubos polínicos encontrados en pistilos fue explicada por el siguiente modelo: TxD, TxT_p, DxT_p ($\chi^2 = 1.15$, $gl = 2$, $p = 0.56$). De nuevo, la interacción TxD indica que la probabilidad de que ocurra traslape no es independiente de la densidad. Los otros componentes del modelo indican que las flores de plantas con vecinos cercanos (interacción DxT_p) y las de inflorescencias con traslape de fases sexuales (interacción TxT_p) tienen mayor probabilidad de ser polinizadas que las flores de plantas aisladas o de inflorescencias sin traslape (figuras 2.2 y 2.3).

Producción y aborto de frutos- Los resultados indican que no existen diferencias significativas en la tasa de frutos iniciados por inflorescencia entre plantas bajo las cuatro tratamientos de densidad y traslape de fases sexuales (Prueba de Kruskal-Wallis $H = 1.57$; $gl = 3$; $p > 0.05$). Sin embargo, la tasa de producción de frutos maduros sí fue significativamente diferente entre tratamientos (Prueba de Kruskal-Wallis $H = 20.11$; $gl = 3$;

$p < 0.001$). Para determinar entre cuáles categorías se presentaron las diferencias, se realizaron comparaciones múltiples para análisis no paramétricos (Zar 1996). De esa manera se determinó que las inflorescencias sin traslape de plantas aisladas, producen significativamente más frutos que las otras inflorescencias ($p > 0.05$, $n=4$). También se observa una tendencia a disminuir la producción de frutos en plantas con vecinos cercanos y con traslape, sin embargo, éste resultado no fue significativo (Figura 2.4)..

La tasa general de abortos (a) y la tasa de abortos de frutos jóvenes (aj) también mostraron diferencias significativas entre tratamientos (Prueba Kruskal Wallis $H_a = 21.59$; $gl= 3$; $p < 0.001$; Prueba Kruskal Wallis $H_{aj} = 16.12$; $gl= 3$; $p < 0.001$). La tendencia general muestra que el aborto de frutos disminuye en plantas aisladas sin traslape de fases sexuales y aumenta en plantas con vecinos cercanos que presentan traslape (figura 2.5). A través de comparaciones múltiples se determinó que las plantas aisladas sin traslape, abortan significativamente menos frutos que las plantas en otras categorías. También se determinó que el aborto de frutos jóvenes es significativamente mayor en plantas con vecinos cercanos y traslape que en cualquiera de los otros tratamientos y que el aborto de frutos verdes es menor en plantas aisladas con traslape ($p < 0.05$, $n=4$).

Peso de las semillas- El análisis del peso de las semillas de *G. petiolata* demostró que existen diferencias significativas entre los tratamientos de densidad y traslape (Prueba Kruskal-Wallis $H= 81.66$; $gl=3$; $p < 0.001$). Consecuente con los resultados de producción de frutos, el peso de las semillas fue significativamente mayor en plantas aisladas sin traslape que en las otras categorías. Además las semillas de menor peso, fueron las de plantas aisladas con traslape y que este valor difiere significativamente del de

los otros tratamientos (figura 2.6). Esto sugiere que los efectos del traslape de fases sexuales dentro de la misma planta, son mayores cuando las plantas se encuentran aisladas. Sin embargo, estos resultados deben interpretarse con cautela pues el peso de las semillas es una variable que está altamente influenciada por factores maternos que no fueron considerados en este estudio.

Los resultados del análisis de correlación demostraron que no existe una relación directa entre la edad y el tamaño de la planta y la producción de frutos de la población estudiada de *G. epetiolata*. Además, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño y la edad de plantas aisladas y plantas con vecinos cercanos ($p>0.05$). Tampoco hubo diferencias significativas entre tratamientos en el ambiente lumínico de los individuos ($p>0.05$).

2. 5 DISCUSION

El patrón observado de polinización de *Geonoma epetiolata* muestran la misma tendencia documentada en otros estudios que han examinado la relación entre la densidad poblacional y el éxito reproductivo de los individuos. Estos estudios demuestran que al aumentar la densidad de plantas, se incrementa el éxito en la polinización, tanto en condiciones naturales (Levin y Kerster 1969, Platt *et al.* 1974, Allison 1990, House 1993) como experimentales (Kunin, 1993; Feinsinger *et al.*, 1991; Kunin, 1997). La relación positiva entre la densidad y el éxito en la polinización está usualmente asociada con el aumento en la tasa de visitas de polinizadores y con la efectividad de éstos para transferir polen cuando la densidad local es mayor. Por ejemplo, Kunin (1993, 1997) demostró para *Brassica hirta*, que la visitación de los polinizadores disminuye significativamente al

aumentar la distancia al vecino más cercano. El mismo resultado fue obtenido por Silander (1978) en poblaciones naturales de *Cassia biflora*. Sin embargo, pocos estudios han cuantificado la polinización natural efectiva a través del conteo de tubos polínicos presentes en los estilos (House 1993). Esta investigación demuestra que en *G. epetiolata*, los individuos con vecinos cercanos tienen mayor probabilidad de ser polinizados que los individuos aislados, ya que los primeros presentan un mayor porcentaje de tubos polínicos en la base del estilo (figura 2.2).

Además del efecto de la densidad en la polinización de *G. epetiolata*, se encontró que el traslape de fases sexuales en esta especie, incrementa también la probabilidad de polinización (figuras 2.1 y 2.2). Las inflorescencias de plantas con vecinos cercanos que presentan traslape reciben más granos de polen y presentan más tubos polínicos en la base del estilo que las inflorescencias de plantas aisladas y sin traslape. Este resultado es esperado si se tiene en cuenta que la mayoría de los movimientos de los polinizadores ocurren entre plantas cercanas (Handel 1983). Además, cuando existe traslape de flores femeninas y masculinas dentro de un mismo individuo aumenta la posibilidad de polinización por geitonogamia, lo que representa una alternativa reproductiva ante la ausencia de adultos conespecíficos cercanos. Para los individuos que no presentan traslape de fases sexuales en cambio, la polinización de las flores femeninas depende de que el polinizador haya visitado previamente las flores masculinas de otros individuos conespecíficos.

El aumento en el éxito de polinización observado para los individuos de *G. epetiolata* que tienen vecinos cercanos y que presentan traslape de fases sexuales, no se

refleja en las tasas de producción de frutos. Por el contrario, los resultados obtenidos muestran una tendencia opuesta, los individuos aislados sin traslape de fases sexuales tienen una producción de frutos significativamente mayor que los individuos de otras categorías. Estos resultados contrastan con otros estudios que han encontrado una relación positiva entre la densidad de plantas y la producción de frutos (Platt *et al.* 1974, Silander 1978, Allison 1990, Widén y Widén 1990, Kunin, 1992 y 1993, House 1993, Byers 1995, Roll *et al.* 1997, Ghazoul *et al.* 1998).

La reducción en la producción de frutos de *G. epetiolata* experimentada por los individuos con vecinos cercanos y con traslape de fases sexuales, no está relacionada con el tipo de factores denso-dependientes asociados a la polinización mencionados previamente. Más bien podría ser una consecuencia de la variación en la calidad del polen recibido por los individuos bajo diferentes condiciones de densidad y traslape. Por ejemplo, los individuos que presentan traslape de fases sexuales, tienen más probabilidad de recibir polen propio que polen foráneo, lo que puede incrementar su tasa de autocruzamiento. Los individuos que no presentan traslape en cambio, sólo recibe polen foráneo que proviene de conespecíficos. Bajo estas circunstancias, los apareamientos de individuos con vecinos cercanos y de individuos aislados con traslape podrían presentar mayores tasas de endogamia que los de individuos aislados sin traslape. Sin embargo, para que ésto suceda, deben cumplirse dos condiciones: (1) que la transferencia de polen ocurra principalmente entre individuos vecinos que estén genéticamente emparentados y (2) que ocurra autopolinización.

Los estudios que han examinado los efectos de la calidad del polen en el éxito reproductivo de plantas, demuestran que cruces entre individuos cercanos son menos viables que cruces entre individuos que se encuentran a distancias intermedias (Levin 1984, Koptur 1984, Sobrevilla 1988, Waser y Price 1989 y 1991, Oostermeijer *et al.* 1995, Fisher y Mathies 1997). Por ejemplo, Waser y Price (1991) encontraron en *Delphinium nelsonii*, un mayor número de tubos polínicos en la base del estilo y una mayor producción de frutos en cruces entre plantas separadas por una distancia de 10 m que en cruces entre plantas distanciadas por sólo 1m. Un estudio semejante con *Gentianella germanica*, una especie amenazada del Europa Central (Fisher y Matthies 1997) demostró que la distancia entre individuos afecta significativamente la tasa de germinación pero no la producción de semillas. Los cruces entre individuos separados por 10 m de distancia, presentaron una tasa de germinación significativamente mayor que autocruces y que cruces entre individuos separados por 1 metro.

Los resultados de los estudios mencionados sugieren que la reducción en la viabilidad de cruces entre individuos cercanos, es provocada por la depresión endogámica biparental y que ésta puede afectar diferentes etapas del desarrollo (Levin 1984, Waser y Price 1991). En *G. epetiolata* la dispersión de las semillas comúnmente se da por gravedad (capítulo 1), lo que hace probable que plantas vecinas estén emparentadas. Así, la reducida producción de frutos y la mayor tasa de abortos en individuos con vecinos cercanos y con traslape podría ser consecuencia de la depresión endogámica asociada a un aumento en la tasa de autofertilización y de apareamientos entre parientes cercanos. Otra posible explicación a este fenómeno es que las plantas maternas sean capaces de abortar los embriones o semillas producidos por ciertos donadores de polen menos viables

donadores de polen menos viables (Stephenson 1981, Waser y Price 1991, Marshall y Ellstrand 1988). Cualquiera que sea el mecanismo, es evidente que en *G. epetiolata*, los individuos que tienen más probabilidad de endocruzarse son los que presentan una mayor tasa de abortos y consecuentemente produzcan menos frutos.

Es improbable que los resultados obtenidos estén afectados por factores de la identidad de la planta madre, ya que no se encontraron diferencias en la edad o el tamaño (medido por varios parámetros) de las plantas bajo cada tratamiento. Además no se encontró una relación directa entre esas variables y las variables reproductivas estudiadas. Tampoco se encontraron diferencias en el ambiente lumínico de los individuos entre tratamientos.

Este estudio proporciona información importante sobre la variación en el éxito reproductivo experimentado por los individuos de una de las últimas poblaciones naturales de *G. epetiolata* a nivel mundial. Se demostró que la distancia entre conespecíficos y el traslape en la expresión sexual afectan significativamente el éxito reproductivo de *Geonoma epetiolata*. Las plantas aisladas que no tienen posibilidad de autopolinizarse, tienen menor probabilidad de recibir polen, pero producen más semillas que las plantas con vecinos cercanos y que plantas aisladas con traslape.

Los resultados de este estudio sugieren que *G. epetiolata* es susceptible a la erosión genética producto de la endogamia y a la deriva genética debido a sus características demográficas y reproductivas (Barrett y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993).

Por lo tanto, cualquier intento de manejo de esta especie en su hábitat natural, puede atentar contra la viabilidad de su población.

2.6 LITERATURA CITADA

- AIZEN, M. A. 1997. Influence of local floral density and sex ratio on pollen receipt and seed output: empirical and experimental results in dichogamous *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae). *Oecologia* 111: 404-412.
- ALLISON, T. D. 1990. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71(2): 516-522.
- ANTONOVICS, J. y D. A. LEVIN. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452.
- BAWA, K. S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63.
- BARRET, S., J. KOHN. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: Implications for conservation. *In* Genetics and conservation of rare plants, ed. D.A Falk, K.E Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press. 283p
- BULLOCK, S. 1982. Componentes fenológicos del sistema de cruzamiento monoico de *Cnidoscolus spinosus* (Euphorbiaceae) en Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 42: 1- 9
- BYERS, D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82(8): 1000-1006.

- CHAZDON, R. L. 1987. The palm flora of the Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Brenesia* 28: 107-116.
- DEVLIN y A. STEPHENSON. 1984. Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Bot. Gaz* 145(3): 323-328.
- FEINSINGER, P., H. M. TIEBOUT y B. E. YOUNG. 1991. Do tropical bird pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72:1953- 1963.
- FISHER, M. y D. MATHIES. 1997. Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 82(8): 1685-1692.
- GHAZOUL, J., K. A. LISTON y T. J. B. BOYLE. 1998. Disturbance induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical tree. *Journal of Ecology* 86(3): 462-473.
- HANDEL, S. N. 1983. Pollination ecology, plant population structure and gene flow. *In* Real, L. (ed). *Pollination biology*, pp.163-211. Academic Press, Inc. Orlando.
- HEINRICH, B. y P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, NY. 176: 597-602.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, 206 p.
- HOUSE, S. M. 1993. Pollination success in a population of dioecious rain forest trees. *Oecologia* 96: 555-561.
- HOWE, H. F. y L. C. WESTLY. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York. 273 p.

- KLINKHAMER, P. G. L. y T. J. DE JONG. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.
- KOPTUR, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143
- KUNIN, W. E. 1992. Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae). *Oecología* 91:129-133.
- KUNIN, W. E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74(7): 2145-2160.
- KUNIN, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging pattern and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- LAMONT, B. B., P. G. L. KLINKHAMER., y E. T. F. WITKOWSKI. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* a demonstration of the allee effect. *Oecología* 94: 446-450.
- LEVIN, D. A. 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. *Evolution* 38: 116-127.
- LEVIN, D. A. y H. KERSTER. 1969. Density-dependent gene dispersal in *Liatris*. *Am. Nat.* 103: 61-74.
- MACK, R. y J. L. HARPER. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology* 65: 345-363.

- MARSHALL, D. L. y N. C. ELLSTRAND. 1988. Effective mate choice in wild radish: evidence for selective abortion and its mechanism. *American Naturalist* 131: 739-756.
- MARTIN, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techniques* 34: 125-128.
- OOSTERMEIJER, J. G. B., R.G.M. ALTENBURG, y H. C. M. DEN NIJS. 1995. Effects of outcrossing distance and selfing on fitness components in the rare *Gentianella pneumonanthe* (Gentianaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 44: 257-268.
- OUBORG, N. J. y R. VAN TREUREN. 1995. Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology* 83: 369-380.
- PACALA, S. W. y J. A. SILANDER. 1990. Field test of neighborhood population dynamic models of two annual weed species. *Ecological Monographs* 60: 113-134.
- PLATT, W. J., G. R. HILL y S. CLARK. 1974. Seed production in a prairie legume (*Astragalus canadensis* L.): interactions between pollination, predispersal seed predation and plant density. *Oecologia* 17: 55-63
- RATHCKE, B. L. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination, pp 305-329. *In* Real, L. (ed). *Pollination biology*, pp.163-211. Academic Press, Inc. Orlando.
- ROLL, J., R. J. MITCHELL., R. J. CABIN y D.L. MARSHALL. 1997. Reproductive success increases with local density of conspecifics in a desert mustard (*Lesquerella fendleri*). *Conservation Biology* 11(3): 738-746.
- SCHEMSKE, D. W., B. C. HUSBAND., M. H. RUCKELSHAUS, C. GOODWILLIE, I. M. PARKER, J. G. BISHOP. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75(3): 584-606.

- SILANDER, J. W. 1978. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10: 292-296.
- SOBREVILLA, C. 1988. Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzii*. *American Journal of Botany* 75(5):701-724.
- STATSOFT. 1993. Statistica for Windows release 4.5.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- THOMPSON, J. D. y S. C. H. BARRET. 1981. Temporal variation of gender in *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). *Evolution* 35(6): 1094-1107.
- WASER, N. M. y M. V. PRICE. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring fitness. *Evolution* 43(5): 1097-1109.
- WASER, N. M. y M. V. PRICE. 1991. Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology* 72(1): 171-179.
- WIDEN, B. y M. WIDEN. 1990. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Gleohoma hederacea* (Lamiaceae). *Oecologia* 83: 191-196.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*, (3^a ed.). Prentice Hall, New Jersey. 662 p.

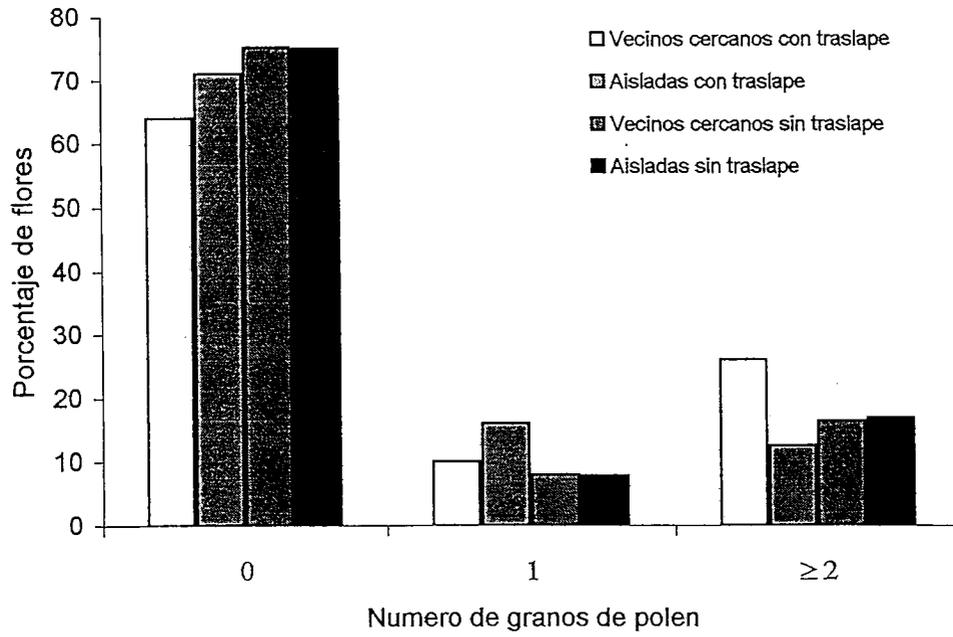


Figura 2.1 Porcentaje de flores de *Geonoma epetiolata* expuestas a polinización natural sin granos de polen, con un grano y con dos o más granos

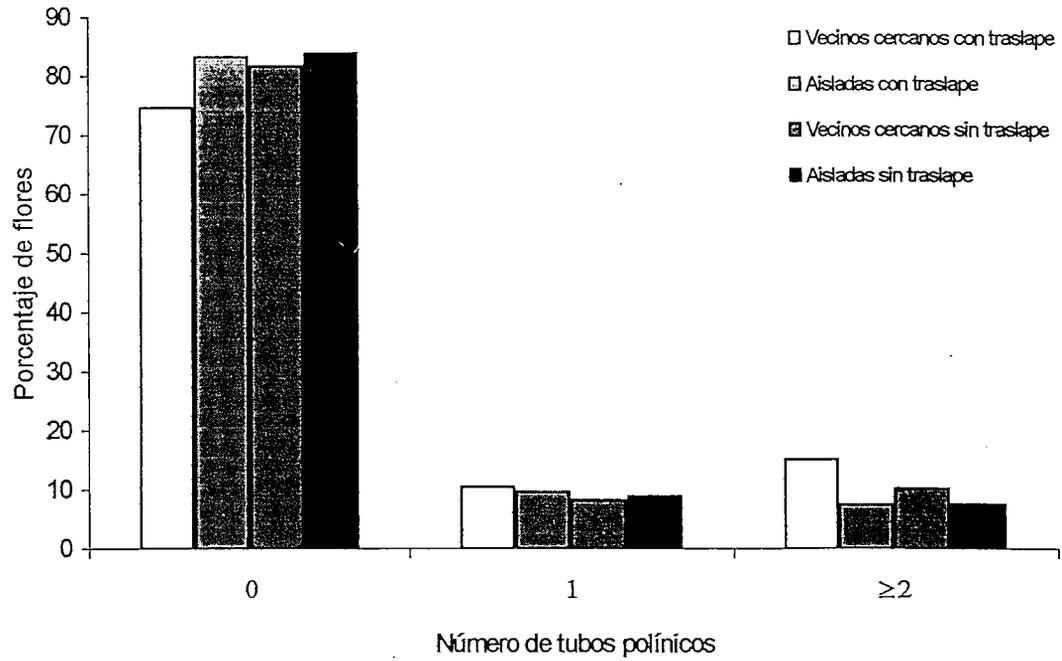


Figura 2.2 Porcentaje de flores de *Geonoma epetiolata* sin tubos polínicos, con un tubo y con dos o más tubos polínicos en la base del estilo.

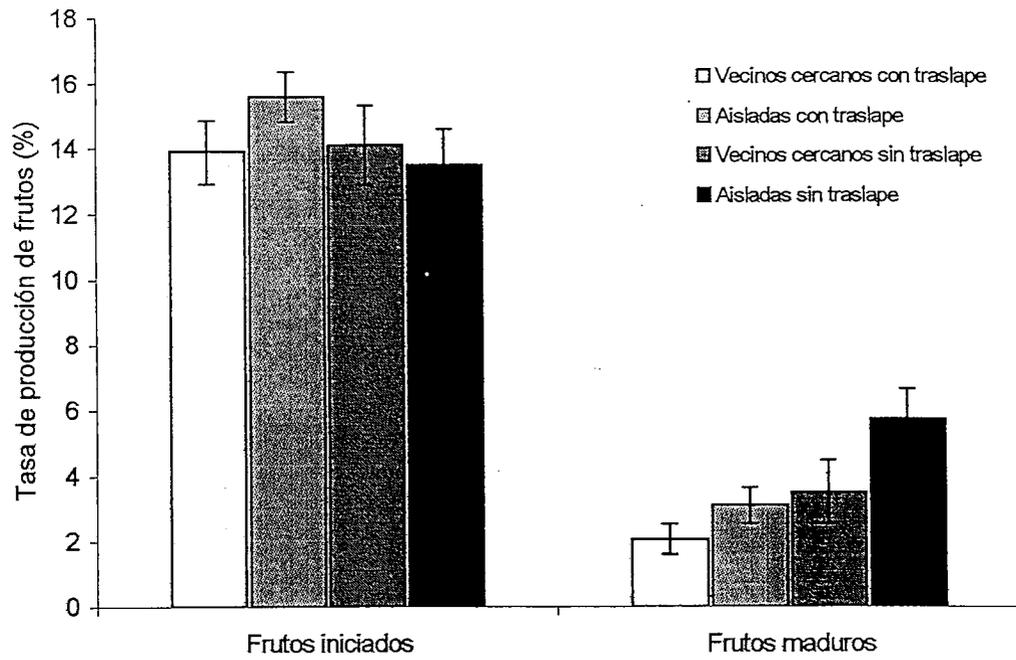


Figura 2.3 Tasa promedio y error estándar de frutos iniciados y madurados por inflorescencias en plantas bajo cuatro tratamientos de densidad y traslape de fases sexuales de *Geonoma epetiolata*.

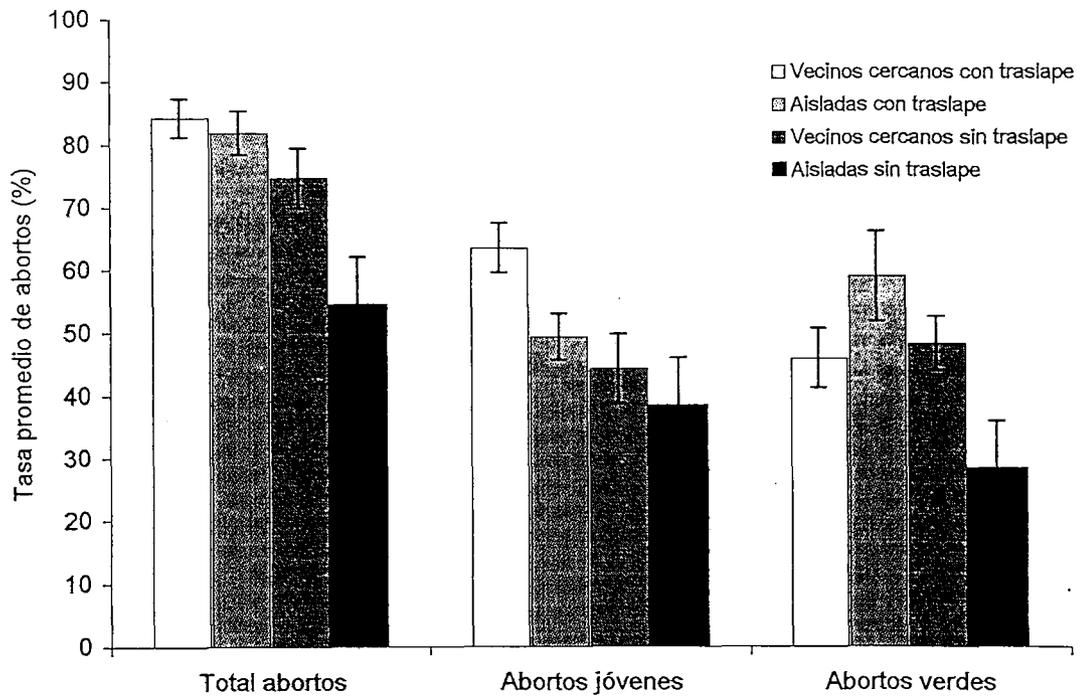


Figura 2.4 Tasa promedio y error estándar de total de abortos, de abortos de frutos jóvenes y de abortos de frutos verdes por inflorescencia, bajo cuatro tratamientos de densidad y traslape de fases sexuales de *Geonoma epetiolata*.

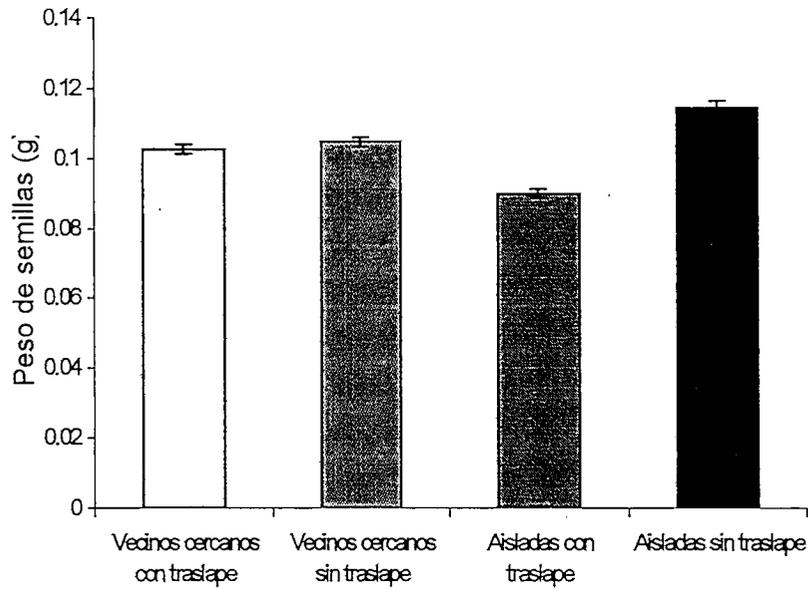


Figura 2.5 Peso promedio y error estándar de semillas de plantas de *Geonoma epetiolata* bajo cuatro tratamientos de densidad y traslape.

CONCLUSIONES GENERALES

1. *Geonoma epetiolata* presenta un patrón continuo de floración tanto a nivel de individuo como de población. A nivel individual, el patrón de floración masculina (prolongado y de baja intensidad) sugiere una estrategia evolutiva “bet-hedging”, que distribuye en el tiempo el riesgo de perder el polen bajo condiciones adversas de clima o cuando la disponibilidad de polinizadores es baja.
2. El grado de polinización natural (20%) y la tasa de producción de frutos (3%) de *G. epetiolata* son muy bajos en comparación con otras especies de palmas monoicas. El aborto de frutos es responsable de la pérdida del 76% de los frutos iniciados.
3. La especie es autocompatible y los individuos presentan traslape de fases sexuales (40% de los eventos reproductivos) lo que permite el autocruzamiento por geitonogamia.
4. La densidad de plantas y la expresión sexual afectan significativamente el éxito reproductivo de *G. epetiolata*:
 - a. En individuos con vecinos cercanos y con traslape de fases sexuales, el grado de polinización natural es mayor que en individuos aislados sin traslape.

- b. En individuos aislados sin traslape de fases sexuales, la tasa de producción de frutos y el peso de las semillas es significativamente mayor que en individuos con vecinos cercanos y con traslape.
 - c. En individuos aislados sin traslape de fases sexuales, la tasa de abortos es significativamente menor que en individuos con vecinos cercanos y con traslape.
5. Considerando que : (a) el éxito reproductivo de la especie es muy bajo en condiciones naturales, (b) la reproducción está afectada por factores denso-dependientes y posiblemente factores genéticos asociados a la endogamia, (c) no se conoce la condición demográfica ni la viabilidad de la población y (d) el ámbito de distribución geográfica de la especie está restringido a un área de aproximadamente 50 Km², se concluye que cualquier intento de manejo o explotación comercial basado en la extracción de individuos o semillas silvestres de *Geonoma epetiolata*, representa un riesgo para la supervivencia de la especie. Además, no es conveniente crear una necesidad a nivel local que fomente prácticas de sobreexplotación y provoque la extinción de la única población de *G. epetiolata* que se conoce en el mundo.

APENDICE I. LITERATURA CITADA

- AIZEN, M. A. 1997. Influence of local floral density and sex ratio on pollen receipt and seed output: empirical and experimental results in dichogamous *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae). *Oecologia* 111: 404-412.
- ALLISON, T. D. 1990. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71(2): 516-522.
- ANDERSON, B; W. L. OVERAL y A. HENDERSON. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica* 20(3): 192-205.
- ANTONOVICS, J. y D. A. LEVIN. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452.
- AUGSPURGER, C. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on the effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62(3): 775-788.
- AUGSPURGER, C. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15(4):257-267.
- AYRES, D. R. y F. J. RYAN 1997. The clonal and population structure of a rare endemic plant *Wyethia reticulata* (Asteraceae): allozyme and RAPD analysis. *Molecular Ecology* 6(8): 761-772.
- BALICK, J. M. 1984. Ethnobotany of palms in the neotropics. *Advances in economic botany* 1: 9-23.

- BARRET, S., J. KOHN. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: Implications for conservation. *In* Genetics and conservation of rare plants, ed. D.A Falk, K.E Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press. 283p
- BAWA, K. S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63.
- BAWA, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In* C.E. Jones y R.J. Little (Eds.). Handbook of experimental pollination biology, pp. 394-410. Van Nostrand Reinhold, New York.
- BAWA, K., P. ASHTON. 1991. Conservation of rare trees in tropical rain forests: a genetic perspective. *In* Genetics and conservation of rare plants, ed. DA Falk, KE Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press.
- BAWA, K. S. y E. L. KRUGMAN. 1991. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and managment. *In* A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore, y M. Hadley (Eds.). Rain forest regeneration and managment. Man and the biosphere series. Vol. 6: 119-136. UNESCO, Paris.
- BERNAL, R. 1992. Colombian palm products. *In* Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds.) Sustainable harvest and marketing of rainforest products, pp. 158- 172. Island Press, Washington.
- BERNAL, R. y ERVIK, F. 1996. Floral Biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphilinid beetles. *Biotropica* 28(4b): 682-696.
- BERTIN, 1988. Paternity in plants. *In* Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (Eds.) Plant reproductive ecology. Patterns and strategies, pp. 30-59. Oxford University Press, New York.

- BORCHSENIUS, F. 1993. Flowering biology and insect visitation of three ecuadorean *Aiphanes* species. *Principes* 37(3): 139-150.
- BULLOCK, S. 1981. Notes on the phenology of inflorescences and pollination of some rain forest palms in Costa Rica. *Principes* 25(3): 101- 105.
- BULLOCK, S. 1982. Componentes fenológicos del sistema de cruzamiento monoico de *Cnidioscolus spinosus* (Euphorbiaceae) en Jalisco. *Boletín de la Sociedad botánica de México* 42: 1- 9
- BYERS, D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82(8): 1000-1006.
- CHARLESWORTH, D. y B. CHARLESWORTH. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237- 268.
- CHAZDON, R. L. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerance in the rain forest understory palms. *Principes* 30(3): 92-99.
- CHAZDON, R. L. 1987. The palm flora of the Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Brenesia* 28: 107-116.
- CLAMPITT, C. A. 1987. Reproductive Biology of *Aster curtus* (Asteraceae), a Pacific Northwest endemic. *American Journal of Botany*: 74: 941-946.
- CORNER, E. J. H. 1966. The natural history of palms. University of California Press. 393 p.
- CROAT, T. B. 1975. Phenological behavior of habitat and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7(4): 270- 275.

- CUNNINGHAM, S. A. 1995a. The reproductive ecology of *Calyptrogyne ghiesbreghtiana*, a rainforest understory palm. PhD thesis, University of Connecticut.
- CUNNINGHAM, S. A. 1995b. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82(12): 1527- 1536.
- CUNNINGHAM, S. A. 1996. Pollen limits fruit initiation by a rain forest understory palm. *Journal of Ecology* 84: 185-194.
- DE STEVEN, D., D. M. WINDSOR., F. E. PUTZ y B. DE LEON. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*19(4): 342-356.
- DEMAURO, M. 1993. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*). *Conservation Biology* 7(3): 542-550.
- DEVLIN y A. STEPHENSON. 1984. Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Bot. Gaz* 145(3): 323-328.
- DURAN, R. 1995. *Pseudophoenix sargentii*: an endangered palm species. *Principes* 39(4):219-224.
- ELLSTRAND, N. C. y D. ELAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation . *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- ELLSTRAND, N. C., A. M. TORRES y D.A. LEVIN. 1978. Density and the rate of apparent outcrossing in *Helianthus annuus* (Asteraceae). *Syst. Bot.*3: 403-407.
- ERVIK, F. y J. P. FEIL. 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 29(3): 309-317.

- FEINSINGER, P., H. M. TIEBOUT y B. E. YOUNG. 1991. Do tropical bird pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72:1953- 1963.
- FIEDLER, P. 1985. Heavy metal accumulation and the nature of edaphic endemism in the genus *Calochortus* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 72: 1712-1718.
- FIEDLER, P. 1986. Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus* pursh (Liliaceae). *Taxon* 35: 502-518.
- FIEDLER, P. y J. AHOUSE. 1992. Hierarchies of cause: toward an understanding of rarity in vascular planta species. *In* Conservation biology. The theory and practice of nature conservation , preservation and managment. de. Fiedler, P. ; K. Jain. New York. Chapman and Hall. 507p.
- FISCHER, M. y D. MATTHIES. 1997. Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 82(8): 1685-1692.
- FOSTER, L. 1991. Ecological implications of genetic variation in plant populations. *In* Genetics and conservation of rare plants, ed. D. A Falk, K. E Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press. 283p.
- FOSTER, R. 1990. The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest. *In* Gentry, A. H. (Ed.). Four neotropical forests, pp. 99-111. Yale University Press, New York.
- FOSTER, R. y S. P. HUBBELL. 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island forest. *In* Gentry, A. H. (Ed.). Four neotropical forests, pp. 85-98. Yale University Press, New York.

- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER y P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in a tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881- 913
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6(1): 64- 68.
- GENTRY, A. H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. *In* Soule, M. E. (ed). *Conservation Biology. The science of diversity and scarcity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- GHAZOUL, J., K. A. LISTON y T. J. B. BOYLE. 1998. Disturbance induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical tree. *Journal of Ecology* 86(3): 462-473.
- HAMMEL, B. 1990. The distribution of diversity among families, genera and habit types in the La Selva flora. *In* Gentry, A. H. (Ed.). *Four neotropical forests*, pp. 75-84 Yale University Press, New York.
- HAMRICK, J. L., M. J. W. GODT, D. A. MURAWASKI y M. D. LOVELESS. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. *In* *Genetics and conservation of rare plants*, ed. DA Falk, KE Holsinger, pp.75-86. New York. Oxford Univ. Press.
- HANDEL, S. N. 1983. Pollination ecology, plant population structure and gene flow. *In* Real, L. (ed). *Pollination biology*, pp.163-211. Academic Press, Inc. Orlando.
- HEINRICH, B. y P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, NY. 176: 597-602.
- HENDERSON, A. 1985. Pollination of *Socratea exorrhiza* and *Iriartea ventricosa*. *Principes* 29(2): 64-71.

- HENDERSON, A. 1986. A review of pollination studies in the palmae. *The botanical review* 52(3): 221-259.
- HENDERSON, A., G. GALEANO y R. BERNAL. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press. Princeton. 352 p.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, 206 p.
- HOLSINGER, K. E. y L. D. GOTTLIEB. 1991. Conservation of rare and endangered plants: principles and prospects. *In* Falk, D. A. y K. E. Holsinger (eds). *Genetics and conservation of rare plants*, pp. 195-208. Oxford University Press. New York.
- HOUSE, S. M. 1993. Pollination success in a population of dioecious rain forest trees. *Oecologia* 96: 555-561.
- HOWE, H. F. y L. C. WESTLY. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York. 273 p.
- JAIN, S. K. 1994. Genetics and demography of rare plants and patchily distributed colonizing species. *In* *Conservation Genetics*, de V. Loeschcke, *et al.* pp. 291-307. Switzerland. Birkhauser Verlag Basel.
- JOYAL, E. 1994. Palm ethnoecology in the Sarapiquí region of Costa Rica. *Journal of Ethnobiology* 14(2): 161-172.
- KAHN, F y J.J DE GRANVILLE. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer-Verlag, New York. 226 p.

- KARRON, J. D. 1989. Breeding systems and levels of inbreeding depression in geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 76 (3): 331-340.
- KARRON, J. D. 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. *In* Genetics and conservation of rare plants, ed. DA Falk, KE Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press.
- KEARNS, C. A. y D. W. INOUE. 1993. Techniques for pollination biologists. University of Colorado Press. Colorado. 583 p.
- KOEHN, R. H. y T. J. HILBISH. 1987. The adaptive importance of genetic variation. *American Scientist* 75: 134-141.
- KLINKHAMER, P. G. L. y T. J. DE JONG. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.
- KOPTUR, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143
- KRUCKEBERG, A. y D. RABINOWITZ. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 447-479.
- KUNIN, W. E. 1992. Density and reproductive success in wild populations of *Diptotaxis eruroides* (Brassicaceae). *Oecología* 91:129-133.
- KUNIN, W. E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74(7): 2145-2160.

- KUNIN, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging pattern and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- LAMONT, B. B., P. G. L. KLINKHAMER., y E. T. F. WITKOWSKI. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* a demonstration of the allee effect. *Oecología* 94: 446-450.
- LEDIG, F. T. y M. T. CONKLE. 1983. Gene diversity and genetic structure in narrow endemic torrey pine (*Pinus torreyana* Parry ex Carr). *Evolution* 35(1) : 79-85.
- LEE, T. D. 1988. Patterns of fruit and seed production. *In* Lovett-Doust, J.F. y L. Lovett-Doust (eds). *Plant Reproductive Ecology*, pp. 179-202. Oxford University Press. New York.
- LES, D. H., J. A. REINARTZ y E. J. ESSELMAN. 1991. Genetic consequences of rarity in *Aster furcatus* (Asteraceae), a threatened, self-incompatible plant. *Evolution* 45(7): 1641-1650.
- LESCURE, J., L. EMPERAIRE., F. PINTON, y O. RENAULT-LESCURE. 1992. Nontimber forest products and extractive activities in the middle Rio Negro region, Brazil. *In* Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds.) *Sustainable harvest and marketing of rainforest products*, pp. 151-157. Island Press, Washington.
- LEVIN, D. A. 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. *Evolution* 38: 116-127.
- LEVIN, D. A. y H. KERSTER. 1969. Density-dependent gene dispersal in *Liatris*. *Am. Nat.* 103: 61-74.
- LISTABARTH, CH. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Bot. Acta* 106: 496-506.

- LISTABARTH, CH. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes* 38:13-23.
- LISTABARTH, CH. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28(1): 69-81
- LOVELESS, M. D. y J. L. HAMRICK. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 65-95.
- MACK, R. y J. L. HARPER. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology* 65: 345-363.
- MARSHALL, D. L. y N. C. ELLSTRAND. 1988. Effective mate choice in wild radish: evidence for selective abortion and its mechanism. *American Naturalist* 131: 739-756.
- MARTIN, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techniques* 34: 125-128.
- MAY, P. H. 1992. Babassu palm product markets. *In* Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds. Sustainable harvest and marketing of rainforest products, pp. 143-150. Island Press, Washington.
- MENGES, E. 1991. The application of minimum viable population theory to plants. *In* Genetics and conservation of rare plants, ed. DA Falk, KE Holsinger, pp.3-30. New York. Oxford Univ. Press.
- MULCAHY, D. L. 1979. The rise of angiosperms: a genecological factor. *Science* 206: 20-23.

- MYERS, 1986. Tropical deforestation and megaextinction spasm. *In* Soule, M. E. (ed). Conservation Biology. The science of diversity and scarcity, pp 394-409. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- NASON, J. D. y N.C. ELLSTRAND. 1995. Lifetime estimates of biparental inbreeding depression in the self-incompatible annual plant *Raphanus sativus*. *Evolution* 49(2): 307-316
- NEWSTROM, L. E., G. W.FRANKIE., H. G. BAKER y R. K. COLWELL. 1994. Diversity of long term flowering patterns. *in* Mc Dade, L., K. Bawa, H. Hespeneide y G. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*, pp. 142-160. The University of Chicago Press, Chicago.
- NORMAN, J. K. , A. K. SAKAL, S. G. WELLER y T. E. DAWSON. 1995. Inbreeding depression in morphological traits of *Schiedea lydgatei* (Caryophyllaceae) in two environments. *Evolution* 49(2): 297-306
- OLESEN, J. M. y H. BALSLEV. 1990. Flower biology and pollinators of the monoecious palm, *Geonoma macrostachys*: a case of bakerian mimicry. *Principes* 34(4): 181-190.
- OOSTERMEIJER, J. G. B., R.G.M. ALTENBURG, y H. C. M. DEN NIJS. 1995. Effects of outcrossing distance and selfing on fitness components in the rare *Gentianella pneumonanthe* (Gentianaceaea). *Acta Botanica Neerlandica* 44: 257-268.
- OPLER, P. A. y BAWA, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32(4): 812-821.
- OUBORG, N. J . y R. VAN TREUREN. 1995. Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology* 83: 369-380.

- PACALA, S. W. y J. A. SILANDER. 1990. Field test of neighborhood population dynamic models of two annual weed species. *Ecological Monographs* 60: 113-134.
- PEDERSEN, H. B. y H. BALSLEV. 1992. The economic botany of ecuadorean palms. *In* Plotkin, M. y Famolare, L. (Eds.) Sustainable harvest and marketing of rainforest products, pp. 173- 191. Island Press, Washington.
- PLATT, W. J., G. R. HILL y S. CLARK. 1974. Seed production in a prairie legume (*Astragalus canadensis* L.): interactions between pollination, predispersal seed predation and plant density. *Oecologia* 17: 55-63
- PRANCE, G. T. 1990. The floristic composition of the forests of Central Amazonian Brazil. *In* Gentry, A. H. (Ed.). Four neotropical forests, pp. 112-140. Yale University Press, New York.
- PRIMACK, R.B. 1993. Essentials of conservation biology. Sinauer Associates Inc. Massachusetts. 564 p.
- PRIMM, S. L. , H. L JONES y J. DIAMOND. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist* 132: 757-785.
- QUESADA, M., C. D. SCHLICHTING, J. A. WINSOR, y A. G. STEPHENSON. 1991. Effects of genotype on pollen performance in *Campanula americana*. *Evolution* 46: 1731-1739.
- QUESADA, M., J. A. WINSOR, y A. G. STEPHENSON. 1993. Effects of pollen competition on pollen performance in *Cucurbita pepo*. *Sexual Pl. Reprod.* 4: 208-214.
- RABINOWITZ, D. 1986. Seven forms of rarity. *In* Soule, M. E. (ed). Conservation Biology. The science of diversity and scarcity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- RATHCKE, B. L. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination, pp 305-329. *In* Real, L. (ed). Pollination biology, pp.163-211. Academic Press, Inc. Orlando.
- RATHCKE, B. y E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- RATSIRARSON, J. y J. SILANDER. 1996. Reproductive biology of the threatened Madagascar triangle palm: *Neodypsis decaryi* Jumelle. *Biotropica* 28(4b): 737 – 745.
- ROLL, J., R. J., MITCHELL., R. J. CABIN y D.L. MARSHALL. 1997. Reproductive success increases with local density of conspecifics in a desert mustard (*Lesquerella fendleri*). *Conservation Biology* 11(3): 738-746.
- SCARIOT, A., E. LLERAS y J. D. HAY. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 23(1): 12- 22.
- SCHEMSKE, D. W., B. C. HUSBAND., M. H. RUCKELSHAUS, C. GOODWILLIE, I. M. PARKER, J. G. BISHOP. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75(3): 584-606.
- SILANDER, J. W. 1978. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10: 292-296.
- SIST, P. 1989. Peuplement et phénologie des palmiers en forêt guayanaise (Piste de Saint Elie). *Revue d' Ecologie* 44(2): 113- 151.
- SMITH, N.J., J.T. WILLIAMS., D.L.PLUCKNETT y J. P.TALBOT. 1992. Tropical forests and their crops. Cornell University Press. New York. 568 p.

- SMITH, R. 1970. Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (Palmae). I. Inflorescence and floral morphology; phenology. *Principes* 14:39-49.
- SOBREVILLA, C. 1988. Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzei*. *American Journal of Botany* 75(5): 701-724.
- SOKAL, R. y F.J. ROHLF. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* W.H. Freeman and company. New York. 859 p.
- STATSOFT. 1993. *Statistica for Windows release 4.5.*
- STEARNS, S. C. 1976. Life- history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 76: 3-46.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- STEPHENSON, A. G., M. QUESADA, C.D. SCHLICHTING y J. A. WINSOR. 1995. Consequences of variation in pollen load size. *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics.* Vol. 53: 233-244.
- SUTHERLAND, S. y L. F. DELPH. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65(4): 1093-1104.
- TERBORG, J. y C. P. VAN SCHAİK. 1997. Minimizing species loss: the imperative of protection. In R. Kramer, C. van Schaik, J. Johnson. *Last stand. Protected areas and the defense of tropical biodiversity*, pp. 15-35. Oxford University Press, New York.
- THOMPSON, J. D. y S. C. H. BARRET. 1981. Temporal variation of gender in *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). *Evolution* 35(6): 1094-1107.

- TOMLINSON, P. B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 85- 107.
- UHL, N.W. y J. DRANSFIELD. 1987. *Genera Palmarum. A classification of palms.* Allen Press Inc. Kansas. 610 p.
- VOEKS, R. 1988. Changing sexual expression of a brazilian rainforest palm (*Attalea funifera* Mart.). *Biotropica* 20(2): 107- 113.
- WALLER, D.M., D. O´ MALLEY y S. C. GAWLER. 1987. Genetic variation in the extreme endemic *Pedicularis furbishiae* (Scrophulariaceae). *Conservation Biology* 1(4): 335-340.
- WASER, N. M. y M. V. PRICE. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring fitness. *Evolution* 43(5): 1097-1109.
- WASER, N. M. y M. V. PRICE. 1991. Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology* 72(1): 171-179.
- WHITE, G. y W. POWELL. 1997. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Swietenia humilis* (Meliaceae): an endangered tropical hardwood. *Molecular Ecology* 6(9): 851-860.
- WIDEN, B. y M. WIDEN. 1990. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). *Oecologia* 83: 191-196.
- WHITMORE, T.C. 1990. *An introduction to tropical rainforests.* Clarendon Press, Oxford.
- WYATT, R. 1983. Pollinator - Plant Interactions and the evolution of breeding systems. *In* *Pollination Biology*, ed. L. Real, pp 51-95. Academic Press, Orlando. 338p.

- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis, (3^a ed.). Prentice Hall, New Jersey. 662 p.
- ANDERSON, B; W. L. OVERAL y A. HENDERSON. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart .) in northern Brazil. *Biotropica* 20(3): 192- 205.