

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v70i1.51108>

Adaptación al sotobosque de una comunidad de palmas (Arecaceae) andinas desde la perspectiva de las tasas vitales

Paula Cepeda¹;  <https://orcid.org/0000-0003-1115-397X>

Pedro Jiménez¹;  <https://orcid.org/0000-0003-1032-292X>

Carolina Isaza^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-0405-4984>

1. Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá, Colombia; est.paula.cepeda@unimilitar.edu.co, pedro.jimenez@unimilitar.edu.co, carolina.isaza@unimilitar.edu.co (Correspondencia*)

Recibido 24-V-2022. Corregido 12-IX-2022. Aceptado 18-XI-2022.

ABSTRACT

Adaptation to the undergrowth of a community of Andean palms (Arecaceae) from the vital rates perspective

Introduction: Palms have adaptations to thrive in the limiting environment of the understory, which can be examined from studying their survival, growth and fecundity rates. However, studies that address the vital rates strategies developed by a community of palms to successfully inhabit the forest understory are scarce.

Objective: To determine and compare the vital rates of survival, growth and fecundity in a community of Andean understory palms.

Methods: The study was carried out in the Chicaque Natural Park, Colombia in an area occupying 0.07 ha, focused on the species *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Geonoma orbignyana* and *G. undata*. During 2018 and 2019, data corresponding to survival, growth and fecundity of these species were collected. The vital rates were estimated from their relationship with the size of the individuals.

Results: A total of 597, 687, 453 and 690 individuals were registered in 0.1 ha of *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* and *G. undata*, respectively. The four species had high survival of seedlings, low growth rates in stemless individuals, low leaf production, few total leaves, a high longevity of the leaves and start of reproduction with low-height aerial stem. However, we found differences among species in which *G. orbignyana* and *C. pinnatifrons* demonstrated patterns commonly seen in understory palms. By contrast, *C. linearis* and *G. undata* had mixed growth strategies to cope with open spaces and understory conditions, as their leaves are larger, have larger stem growth rates and reproduction begins at a higher height. In terms of the genera, *Chamaedoreas* had fast growth and reproduction rates, spending most of their lives as adults. Meanwhile, *Geonomas* prioritizes the stasis of individuals, with its long-life cycles and lower growth rates.

Conclusions: *Chamaedoreas* prioritizes growth and reproduction, while *Geonomas* prioritizes stasis. The limiting conditions of the understory seem to favor these two growth strategies in the species. These results can be considered as a step towards better understanding the strategies of a community of palms in the understory.

Key words: cloud forest; conservation; demography; life history; *Chamaedorea*; *Geonoma*.

RESUMEN

Introducción: Las palmas tienen adaptaciones para prosperar en el entorno limitante del sotobosque, que se pueden examinar a partir del estudio de las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad. Sin embargo, los



estudios que abordan las estrategias de tasas vitales desarrolladas por una comunidad de palmas para habitar el sotobosque del bosque son escasos.

Objetivo: Determinar y comparar las tasas vitales de supervivencia, crecimiento y fertilidad en una comunidad de palmas de sotobosque andino.

Métodos: El estudio se realizó en el Parque Natural Chicaque, Colombia. En un área de 0.07 ha, donde se estudiaron las especies *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Geonoma orbignyana* y *G. undata*. Durante 2018 a 2019 se recolectaron datos correspondientes a supervivencia, crecimiento y fecundidad. Las tasas vitales se estimaron a partir de su relación con el tamaño de los individuos.

Resultados: Se registraron un total de 597, 687, 453 y 690 individuos en 0.1 ha de *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata*, respectivamente. Las cuatro especies tuvieron una alta supervivencia de plántulas, bajas tasas de crecimiento en individuos sin tallo, baja producción de hojas, pocas hojas totales, una alta longevidad de las hojas, e inicio de la reproducción con un tallo de baja altura. No obstante, hubo diferencias entre las especies en las que *G. orbignyana* y *C. pinnatifrons* presentaron patrones comúnmente vistos en las palmas del sotobosque. Por el contrario, *C. linearis* y *G. undata* tienen estrategias de crecimiento mixtas para hacer frente a los espacios abiertos y las condiciones del sotobosque, ya que sus hojas y copas son más grandes, tienen mayores tasas de crecimiento del tallo y la reproducción comienza a mayor altura. En cuanto a los géneros, las *Chamaedoreas* tuvieron unas tasas de crecimiento y reproducción altas, pasando la mayor parte de su vida como adultos. Por su parte, las *Geonomas* priorizan la permanencia de los individuos, con sus ciclos de vida largos, tasas de crecimiento más bajas.

Conclusiones: Las *Chamaedoreas* priorizan crecimiento y reproducción, mientras que las *Geonomas* priorizan la permanencia. Las condiciones limitantes del sotobosque parecen favorecer estas dos estrategias de crecimiento típicas de las especies estudiadas. Estos resultados pueden considerarse como un paso hacia el conocimiento de las estrategias de la coexistencia de las comunidades de palmeras en los bosques.

Palabras clave: bosque de niebla; conservación; demografía; historia de vida; *Chamaedorea*; *Geonoma*.

INTRODUCCIÓN

Las palmas son un elemento florístico dominante en los bosques tropicales, cubriendo diversos ecosistemas, que incluyen las tierras bajas, pantanos, bosques secos y bosques de alta montaña (Balslev, 2011). Dentro de estos bosques encontramos que las palmas también dominan los diferentes estratos del bosque, gracias a las múltiples adaptaciones que observamos en la familia como: el amplio rango de su tamaño y forma de sus hojas, tallos, raíces y frutos. Estas características a su vez han convertido a las palmas en una numerosa fuente de materiales habituales para uso humano en los trópicos (Balslev, 2011).

Uno de los ambientes en el que las palmas han logrado prosperar es el sotobosque de zonas tropicales, a pesar que este entorno presenta fuertes limitantes, especialmente de luz, los cuales pueden causar que las plantas que habitan allí sean sensibles a la sequía y tener deficiencias fotosintéticas. Las palmas no solo han colonizado este ambiente en abundancia (Svenning, 2001), sino también en diversidad y

se conocen cerca de 15 géneros de palmas que incluyen algunas especies capaces de tolerar o son habitantes exclusivos del sotobosque (Baker & Dransfield, 2016). Inclusive, hay grupos completos en los que las especies se encuentran restringidas a este ambiente, como lo son los géneros Neotropicales *Chamaedorea* y *Geonoma*.

En varios géneros de palmas que habitan el sotobosque se presentan adaptaciones compartidas como la alta supervivencia desde la etapa de plántulas en adelante (Endress et al., 2004), la alta longevidad de las hojas (Ataroff & Schwarzkopff, 1994; Chazdon, 1992; Oyama, 1990), las bajas tasas de crecimiento, tanto en producción de hojas como en elongación del tallo (Kimura & Simbolon, 2002; Rodríguez-Buriticá et al., 2005; Souza et al., 2003), tamaño pequeño en la madurez, que compensa el costo por las bajas tasas de captura de luz (Chazdon, 1986a; Kimura & Simbolon, 2002), tallos y hojas flexibles que soportan daño mecánico, el cual es un evento común en el sotobosque (Chazdon, 1986a), y bajas tasas

de saturación fotosintética (Chazdon, 1986b); entre otras.

Las estrategias de crecimiento son una ventana para conocer las adaptaciones al sotobosque que pueden implementar las especies. Según esto, las condiciones limitantes en el sotobosque pueden favorecer dos estrategias de crecimiento. Por un lado, existen plantas de rápido crecimiento, que tienen una mayor inversión en tejidos fotosintéticos y pueden reemplazar rápidamente los daños físicos generados por las dinámicas del dosel (Cooley et al., 2004). Por otro lado, encontramos plantas de lento crecimiento, que destinan sus recursos a la producción de estructuras de defensa para evitar los daños por caída de hojas y ramas (Cooley et al., 2004). Además, estas adaptaciones también favorecen distintas estrategias de selección de nicho, que se han descrito como *habitat filtering*, en la cual patrones de crecimiento similares se seleccionan; y exclusión competitiva, en la que se favorece la diferenciación de patrones (Andersen et al., 2012). Estas son dos estrategias descritas en palmas de sotobosque y determinan la selección de nicho al coexistir (Andersen et al., 2012).

Las tasas vitales son rasgos determinantes en la historia de vida de las especies y sus poblaciones, y están expresadas a través de patrones y rasgos de supervivencia, crecimiento, y reproducción de los individuos (Bellier et al., 2018). A través del entendimiento de las tasas vitales, a nivel de una comunidad, es posible identificar diferentes adaptaciones de cada una de las especies que la conforman como respuesta a un mismo hábitat. Los comportamientos variables de las tasas vitales de las especies son explicados por la evolución de las historias de vida, aspecto que puede brindar herramientas para conocer algunos mecanismos ecológicos de diferenciación de nicho en una comunidad.

A diferencia de los estudios de impacto de la cosecha sobre la dinámica poblacional (Endress et al., 2004; Isaza et al., 2017), son escasos los trabajos que abordan el conocimiento de comunidades de especies de palmas y las estrategias que presentan para vivir en el

sotobosque. Es por esto que el objetivo de este estudio fue determinar y comparar las tasas vitales de supervivencia, crecimiento y fecundidad en una comunidad de palmas andinas de sotobosque. A partir de esta información estimamos la longevidad de los individuos. Esta información contribuirá con el conocimiento de las diferentes estrategias de adaptación a las condiciones de sotobosque en una comunidad de palmas. Así como en el desarrollo de planes de manejo acordes a las estrategias de vida de las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se llevó a cabo en el Parque Natural Chicaque (PN Chicaque), Cundinamarca, Colombia (4°37'9" N & 74°18'53.5" W). El área tiene una extensión de 300 ha, comprendido en un gradiente altitudinal desde los 2 000 a los 2 700 metros de altitud cubierto por bosques montanos de niebla andinos. La temperatura promedio del parque es de 17 °C en la zona baja y 12 °C en la zona alta. La humedad relativa se encuentra entre el 75 % al 86 % con una precipitación de 2 000 mm anuales, presentando una tendencia bimodal. El primer pico de lluvia se observa entre marzo y mayo, y el segundo entre octubre y noviembre (Rivera & Córdoba, 1998). Los suelos se caracterizan por ser de textura franco-arcillosa en la zona alta del parque, y arcillosos, franco-arenosos y pedregosos en el límite inferior (Rivera & Córdoba, 1998). Posee una vegetación característica de bosques secundarios mixtos, con múltiples estratos, uno arbustivo y herbáceo denso, compuesto principalmente por *Passiflora* sp., *Cavendishia* sp. y *Bocconia* sp., y uno arbóreo dominado por *Croton* sp., *Cecropia* sp., *Ficus* sp. y *Clusia* sp., además de tener una población conservada de *Quercus humboldtii* (Rivera & Córdoba, 1998).

Especies de estudio: Las especies de palmas *Chamaedorea linearis* (Ruiz & Pav) Mart., *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst., *Geonoma orbignyana* Mart. y *Geonoma undata* Klotzsch. son propias del sotobosque



de bosques montanos húmedos tropicales. En Colombia su distribución es principalmente andina (Galeano & Bernal, 2010). *Chamaedorea linearis* se distribuye entre 500 y 2 800 m, tiene un tallo solitario que alcanza 10 m de altura, es dioica, forma racimos infrafoliares, y frutos rojos esféricos o elipsoides de 1-2.5 cm de diámetro (Galeano & Bernal, 2010). *Chamaedorea pinnatifrons* se encuentra desde el nivel del mar hasta 2 500 m, frecuentemente sobre los 1 000 m, tiene un tallo solitario ocasionalmente postrado que alcanza 3 m de altura, es dioica, forma racimos infrafoliares y frutos naranjas de 1 cm de diámetro (Galeano & Bernal, 2010). *Geonoma orbignyana* se distribuye entre 900 y 2 900 m; tiene un tallo solitario ocasionalmente postrado que alcanza 7 m de altura y es raramente cespitosa, es monoica, sus inflorescencias son interfoliares y forma frutos negros y esféricos u ovoides de 0.7 cm de diámetro (Galeano & Bernal, 2010). *Geonoma undata* se encuentra entre 1 200 y 3 150 m; tiene un tallo solitario, es ocasionalmente cespitosa, alcanza 10 m de altura, es monoica, tiene racimos infrafoliares y forma frutos ovoides o elipsoides levemente quillados color negro de 0.6 cm de diámetro (Galeano & Bernal, 2010).

Datos demográficos: Los datos demográficos de las cuatro especies fueron recolectados de los individuos ubicados dentro de siete parcelas permanentes de 100 m² (0.07 ha en total), distanciadas por más de 250 m entre ellas, desde los 2 130 m a los 2 370 m de altitud, establecidas empleando los parámetros de: 1) presencia de, por lo menos, una especie de la comunidad, 2) ambiente representativo de crecimiento de las especies (Taherdoost, 2016). *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons* y *Geonoma undata* se encontraron en las siete parcelas establecidas, abarcando el gradiente altitudinal de las parcelas. A diferencia de estas, *Geonoma orbignyana* se encontró en sólo tres parcelas de las siete establecidas, desde 2 130 m a 2 250 m de altitud.

Fueron censados 345, 480, 138 y 482 individuos de *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G.*

orbignyana y *G. undata* respectivamente. Los individuos fueron marcados permanentemente, identificados, medidos y mapeados para su ubicación posterior. Para construir la estructura poblacional, los individuos se clasificaron como plántulas, juveniles, subadultos y adultos. Se consideraron como plántulas los individuos con hojas bifidas, juveniles a los individuos con hojas pinnadas, pero sin presencia de tallo aéreo, subadultos a los individuos con tallo sin evidencia de inicio de reproducción (con cicatrices de inflorescencias o racimos secos colgando debajo del individuo), y adultos a los individuos con estructuras reproductivas o marcas en el tallo de estructuras reproductivas (Bernal & Galeano, 2013). Los resultados de la densidad poblacional se extrapolaron a 0.1 ha, para facilitar la comparación de estos datos.

Determinación de las tasas vitales: Los datos para estimar las tasas vitales fueron recolectados durante un año en cuatro censos trimestrales desde abril-junio de 2018 a abril-junio de 2019. Esto con el fin de tener un monitoreo adecuado de las poblaciones, además de registrar los ritmos de fecundidad como la aparición de nuevas plántulas y la producción de racimos. Sin embargo, para construir los modelos de las tasas vitales, se usaron los datos del primer y último censo.

Se estimaron las tasas vitales de supervivencia, crecimiento y fecundidad. El tamaño de los individuos fue estimado como el número de pinnas en la hoja expandida más joven, la longitud foliar (únicamente para *Geonoma orbignyana*) y la altura del tallo (en subadultos y adultos), porque estas variables permiten inferir su tamaño y las tasas vitales (Bernal & Galeano, 2013).

Para estimar la supervivencia se registraron los individuos vivos en el censo final y su tamaño. Para estimar el crecimiento se registraron: 1) la producción de hojas nuevas, 2) el incremento en el número de pinnas al lado derecho de la lámina de la hoja más joven, la longitud de la lámina de la hoja más joven (únicamente para *Geonoma orbignyana*), 3) la altura del tallo, y 4) el número de anillos

cada 30 cm y 10 cm para *G. orbignyana*, para estimar el promedio de la longitud de los entrenudos en los intervalos de altura mencionados. Se obtuvo el promedio de los entrenudos a una altura determinada y se multiplicó por la producción foliar para calcular el incremento del tallo aéreo anual. Los parámetros de incremento número de pinnas e incremento de altura del tallo se usaron para estimar la edad de los individuos.

Se obtuvo un bajo número de individuos con tallo dentro de las parcelas en las cuatro especies. Por esto, en septiembre de 2019 se registraron fuera de las parcelas 88 individuos con tallo de *Chamaedorea linearis*, 78 de *C. pinnatifrons*, 68 de *Geonoma orbignyana* y 40 de *G. undata*. En estos individuos se registró el número de pinnas, la longitud de la lámina solo para *Geonoma orbignyana*, la altura del tallo y el número de anillos (como en el censo del 2018).

Para estimar la fecundidad, se registró si los individuos eran reproductivos, y el número de racimos y frutos que produjeron. En las mismas parcelas, se registró la germinación y el reclutamiento de nuevas plántulas, entendido como las plántulas que, emergen entre el primer y segundo censo y aquellas que sobreviven después de un año, respectivamente (Bernal & Galeano, 2013). El número de racimos y frutos se registraron durante 18 meses, desde abril-junio de 2018 hasta octubre-diciembre de 2019. Se realizó una subcategorización de los individuos adultos para determinar diferencias en el número de frutos y racimos. La categoría Adultos1 corresponde a adultos inferiores a 2, 1.5, 1 y 3.5 m en *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata*, respectivamente. La categoría Adultos 2 corresponde a individuos superiores a las alturas anteriores. El registro de la germinación y el reclutamiento de nuevas plántulas se inició a partir del segundo censo y se registró durante 15 meses, desde julio-septiembre de 2018 a octubre-diciembre de 2019. Para el reclutamiento, se contaron las plántulas nuevas y se registró su supervivencia y producción foliar después de un año. La proporción de individuos en fructificación se obtuvo como

la sumatoria de los racimos con fruto sobre el total de los adultos.

Análisis de datos: Para establecer la relación entre las tasas vitales y el tamaño de los individuos (número de pinnas, longitud foliar y altura del tallo), se parametrizaron modelos lineares generalizados simples. Se ajustaron modelos logísticos para analizar las variables binomiales (probabilidad de supervivencia, de formación de tallo y de inicio de reproducción) y discretas (incremento en el número de pinnas) (Zar, 1999). Se realizaron transformaciones logarítmicas y de raíz cuadrada en las variables cuando se presentó sobre dispersión (Apéndice 1). Las funciones de las regresiones y modelos fueron seleccionadas a partir del valor P, el criterio informativo Akaike (AIC) y el coeficiente de determinación (R^2) (Akaike, 1981; Zar, 1999). Empleamos estadística descriptiva para determinar la estructura poblacional, número y producción de hojas en categorías de crecimiento, supervivencia de plántulas germinadas, número de racimos formados e individuos germinados en cada censo. Se realizaron pruebas de normalidad Shapiro y homocedasticidad de los datos recopilados para medir las tasas vitales. Se empleó la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis y la prueba post-Hoc Mann-Whitney para identificar las diferencias en el tamaño, número y producción de hojas entre categorías de crecimiento (Zar, 1999). Se implementó la prueba t-Student y Mann-Whitney-Wilcoxon (Zar, 1999) para observar diferencias en las tasas vitales entre los sexos de *C. linearis* y *C. pinnatifrons*. El análisis estadístico se realizó en el software R con un nivel de significancia del 95 % (R Core Team, 2020), con los paquetes Rmisc 1.5 (Hope, 2013), dunn.test 1.3.5 (Dinno, 2017) y rsq 2.2 (Zhang, 2021).

RESULTADOS

Densidad y estructura poblacional: Se registraron un total de 597, 687, 453 y 690 individuos en 0.1 ha de *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata*, respectivamente.

Estos valores muestran que la densidad es variable entre especies, factor atribuido a la distribución agregada en sitios con características diferentes para cada especie. Por ejemplo, para *G. orbignyana*, la especie con la menor densidad, se observaron individuos densamente agregados en un solo sector de la reserva. Este sitio presentó condiciones de alta humedad, suelos drenados y baja formación de claros en el dosel. Mientras que *G. undata*, la especie con mayor densidad, se distribuyó en sitios con una alta heterogeneidad del suelo y condiciones de mayor intensidad lumínica. La densidad de los individuos de las cuatro especies en las áreas muestreadas fue de 2 427 individuos / 0.1 ha.

La estructura poblacional en las cuatro especies tuvo una forma de “J” invertida, con un alto número de individuos en las categorías de plántulas, que disminuyeron en las categorías sucesivas (Fig. 1). Comparado con las otras especies, *G. undata* tuvo una proporción mayor de subadultos respecto a los adultos, probablemente por un incremento en la permanencia de los individuos como subadultos a causa de una

lenta elongación del tallo durante esta etapa, como veremos más adelante (Fig. 1).

Supervivencia: Las plántulas fueron la etapa más vulnerable de *Chamaedorea linearis*, *Geonoma orbignyana* y *G. undata* con porcentajes de supervivencia de 56 %, 70 % y 62 %, respectivamente. La mortalidad de las plántulas estuvo relacionada principalmente a perturbaciones en el bosque, como caída de hojas sobre los individuos y plena exposición lumínica por disturbios en el dosel. En las siguientes categorías de crecimiento la supervivencia fue mayor (83 a 90 %) y las causas de mortalidad fueron el marchitamiento de los individuos por depredación y por perturbación humana. La supervivencia de *C. pinnatifrons* fue similar a lo largo del ciclo de vida, teniendo un porcentaje de supervivencia del 72 % en plántulas y de 73 % en las siguientes categorías. Por esto, el modelo aplicado indicó que la supervivencia de *C. pinnatifrons* no estuvo determinada por el tamaño de los individuos, contrario a lo encontrado en las otras tres especies (Fig. 2).

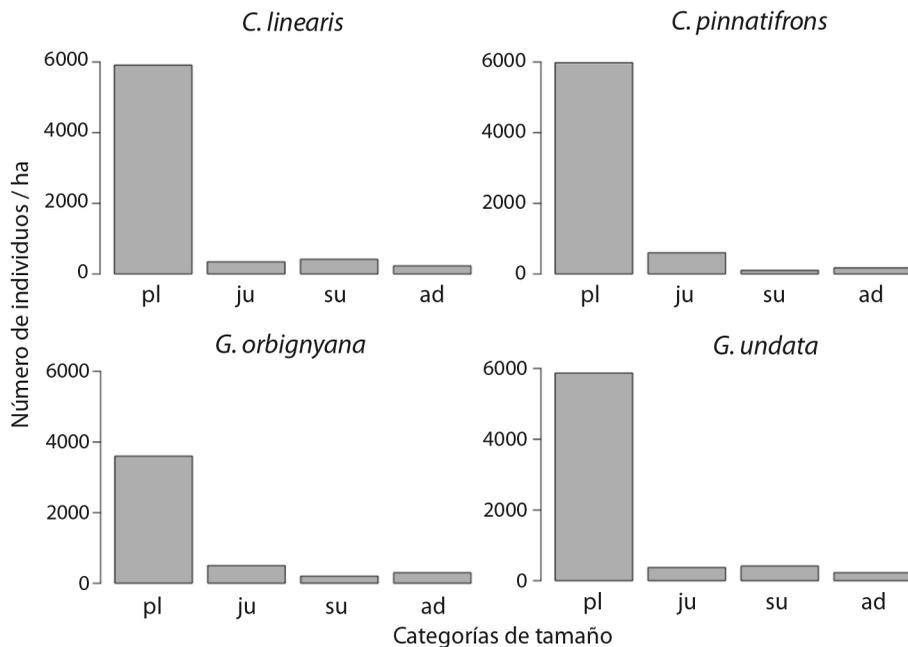


Fig. 1. Estructura poblacional de la comunidad de palmas en el PN Chicaque. Las letras en las categorías indican plántulas (pl), juveniles (ju), subadultos (su) y adultos (ad). / **Fig. 1.** Population structure of palm community in NP Chicaque. Letters indicate seedlings (pl), juveniles (ju), subadults (su) and adults (ad).

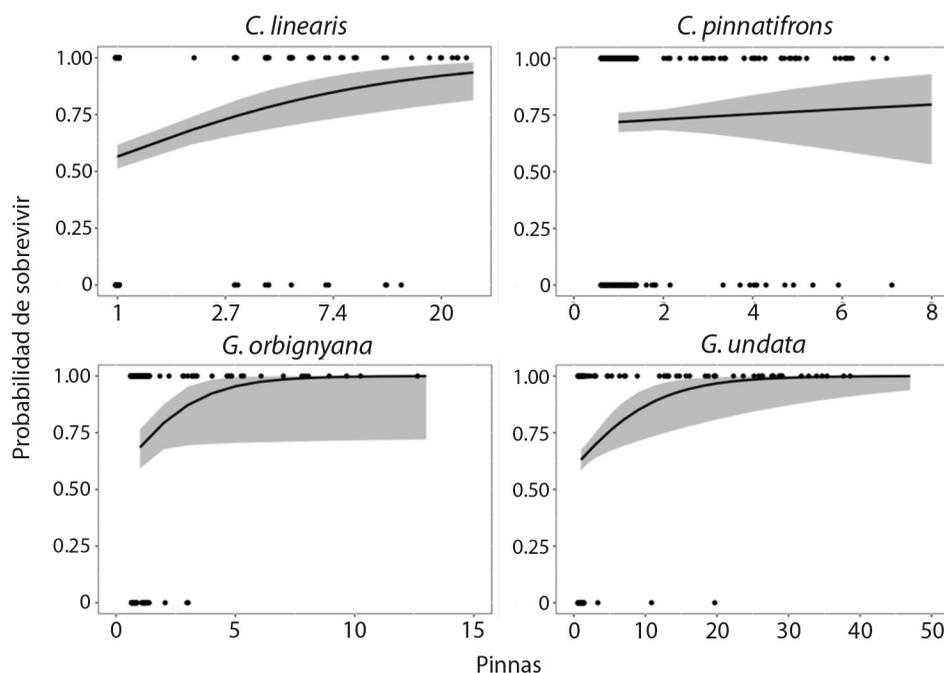


Fig. 2. Probabilidad de supervivencia de las especies de palmas en el PN Chicaque. Los puntos corresponden a los datos observados, la línea corresponde a la tendencia del modelo logístico ($P > 0.05$), el área sombreada corresponde a los intervalos de confianza del modelo. Los datos de pinnas de *C. linearis* fueron transformados a logaritmo y se presentaron los ejes de la gráfica en escala natural para facilitar su interpretación. / **Fig. 2.** Survival probability of palms species in NP Chicaque. Points are observed data, the line is the logistic model tendency ($P > 0.05$), shadow areas are the confidence intervals of the model. Pinnae of *C. linearis* were transformed to logarithm and the axis in the graph were represented in natural scale to ease of interpretation.

Crecimiento: Hubo un incremento de tamaño de los individuos sin tallo en la población, evaluado a través del número de pinnas, el cual incrementó desde el censo inicial al final para todas las especies. En promedio se produjeron 2.8 ± 1.6 pinnas \times año⁻¹ en *Chamaedorea linearis*, 1.6 ± 1.0 pinnas \times año⁻¹ en *C. pinnatifrons*, 2.2 ± 2.1 pinnas \times año⁻¹ en *Geonoma orbignyana* y 2.9 ± 2.6 pinnas \times año⁻¹ para *G. undata*. Sin embargo, este comportamiento es variable y las cuatro especies presentaron retrocesos del número de pinnas en algunos individuos, que pasaron de la etapa juvenil (hoja dividida) a plántula (hoja bifida) (Fig. 3). Al mismo tiempo, se observó que pocos individuos (< 10) pueden tener un rápido incremento de pinnas en las etapas tempranas de crecimiento. En algunos casos registramos individuos que en el censo inicial tenían una

(1) pinna y produjeron hasta 9 pinnas luego de un año (Fig. 3). Sin embargo, este crecimiento tiene un límite y a medida en que los individuos crecen, la velocidad del incremento en el número de pinnas se reduce, hasta alcanzar su máximo, que es aproximadamente 22, 7, 12 y 41 pinnas en *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata*, respectivamente (Fig. 3).

En *Chamaedorea*, el incremento de la elongación del tallo fue menor a medida que los individuos ganaban altura (Fig. 4). Por su parte, *G. orbignyana* no presentó diferencias en el incremento de la elongación con respecto a su altura inicial ($p > 0.05$). Mientras que, en *G. undata* la elongación del tallo fue mayor al incrementar la altura y fue más baja a menor altura, especialmente por debajo de 1 m altura (Fig. 4). Por otro lado, en promedio,

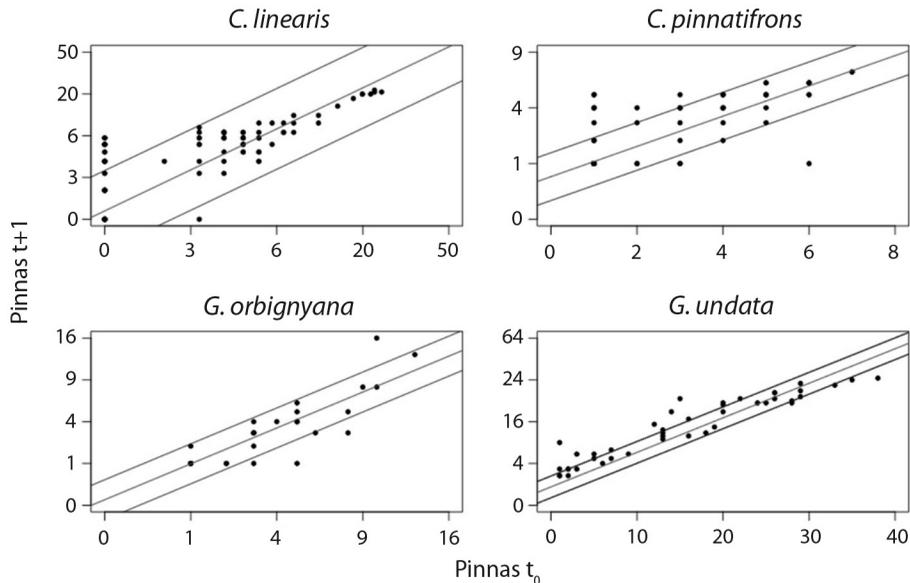


Fig. 3. Crecimiento de tamaño expresado como el incremento en el número de pinnas durante un año para las especies de palmas en el PN Chicaque. Los puntos corresponden a los datos observados, la línea central corresponde a la tendencia obtenida del modelo lineal ($P < 0.05$) y las líneas externas corresponden al intervalo de confianza. Se transformaron los datos de Pinnae $t+1$ y Pinnae t_0 a logaritmo en *C. linearis*; en *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata* la variable Pinnae $t+1$ se transformaron a raíz cuadrada. La variable Pinnae t_0 se transformó a raíz cuadrada en *G. orbignyana*. Los ejes transformados a logaritmo y raíz cuadrada se presentaron en escala natural para facilitar su interpretación. / **Fig. 3.** Size growth expressed as increment in number of pinnae over one year for each palm species in NP Chicaque. Points are observed data; the central line is the tendency of the model ($P < 0.05$) and the outer lines are the confidence interval. Data was transformed to logarithm and square root but axes was represented in to natural scale to ease of interpretation. Pinnae $t+1$ and Pinnae t_0 transformed to logarithm in *C. linearis*. Pinnae $t+1$ transformed to square root in *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* and *G. undata*. Pinnae t_0 transformed to root square in *G. orbignyana*.

la elongación del tallo presentó un incremento de $0.2 \pm 0.1 \text{ m} \times \text{año}^{-1}$ de su altura inicial en *C. linearis*, $0.1 \pm 0.08 \text{ m} \times \text{año}^{-1}$ en *C. pinnatifrons*, $0.03 \pm 0.01 \text{ m} \times \text{año}^{-1}$ en *G. orbignyana* y $0.07 \pm 0.03 \text{ m} \times \text{año}^{-1}$ en *G. undata*. De acuerdo a estas cifras se observa que las tasas de crecimiento del tallo para los individuos de *Geonoma* son mucho más bajas que las de los de *Chamaedorea*, aunque en todo caso hay una alta variabilidad del incremento de la elongación del tallo en las cuatro especies (Fig. 4).

Las especies *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons* y *Geonoma undata* inician la formación del tallo, que marca la transición de la categoría de juveniles a subadultos, cuando tienen aproximadamente 17, 5, y 20 pinnas en la hoja más joven, respectivamente (Fig. 5). En

G. orbignyana, la formación del tallo inicia cuando sus hojas alcanzan una longitud cercana a los 0.4 m (Fig. 5).

El número de hojas, su tamaño y la producción foliar, incrementan con la categoría de tamaño de los individuos en las cuatro especies. En el caso del número de hojas en la corona, los adultos de *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata* tuvieron mayor cantidad (Tabla 1). La excepción fue la especie *C. linearis*, pues son los subadultos quienes tienen, en promedio, el mayor número de hojas en la corona (Tabla 1). En las especies del género *Chamaedorea* el incremento del número de hojas totales desde juveniles hasta subadultos es gradual y son similares entre especies, contrario a lo que se presenta en las especies del género *Geonoma*

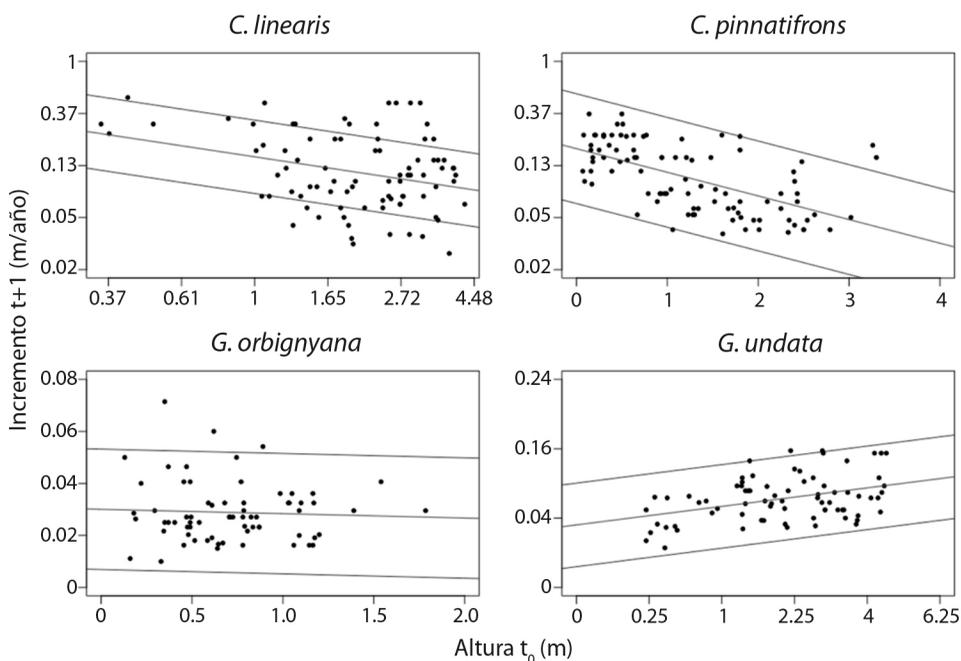


Fig. 4. Crecimiento de tamaño expresado como incremento de la altura del tallo durante un año en las especies de palmas en el PN Chicaque. Los puntos corresponden a los datos observados, la línea central corresponde a la tendencia obtenida del modelo lineal ($P < 0.05$) y las líneas externas corresponden al intervalo de confianza. Los ejes de los datos transformados a logaritmo y raíz cuadrada se presentaron en escala natural para facilitar su interpretación. Incremento $t+1$ y Altura t_0 transformado a logaritmo en *C. linearis*. Incremento $t+1$ transformado a logaritmo en *C. pinnatifrons*. Incremento $t+1$ y Altura t_0 transformado a raíz cuadrada en *G. undata*. / **Fig. 4.** Size growth expressed as increment in height over one year for palms species in NP Chicaque. Points are observed data; central line is the tendency of the model ($P < 0.05$) and outer lines are the confidence interval. Axis of data transformed to logarithm and square root were presented in natural scale to ease of interpretation. Increment $t+1$ and Height t_0 transformed to logarithm in *C. linearis*. Increment $t+1$ transformed to logarithm in *C. pinnatifrons*. Increment $t+1$ and Height t_0 transformed to square root in *G. undata*.

que prácticamente se duplica de una categoría a otra, produciendo así coronas más grandes y con más hojas (Tabla 1).

El tamaño de las hojas se basó en el número de pinnas en *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, y *G. undata*, y por la longitud de la lámina de la hoja más joven en *G. orbignyana*. Estas variables incrementan con la categoría de tamaño de los individuos (Tabla 1). En *Chamaedorea*, las hojas con mayor número de pinnas se encuentran en los individuos subadultos, aunque no son significativamente diferentes del número de pinnas en los adultos (Tabla 1). Mientras que, en las especies del género *Geonoma* las hojas de mayor tamaño se encuentran en los adultos.

Igualmente, en las cuatro especies, la producción foliar incrementó con el aumento en el tamaño de los individuos. La diferencia en la producción foliar entre categorías fue significativa. Esta tendencia fue clara en *Geonoma orbignyana*, en la que los individuos adultos tuvieron la mayor producción foliar en la población (Tabla 1). Mientras que en *C. linearis*, *C. pinnatifrons* y *G. undata* fueron los subadultos quienes tuvieron la mayor producción foliar (Tabla 1), una etapa en la que las especies de palmas exhiben un rápido crecimiento.

A pesar de que la mayor producción foliar ocurre en individuos subadultos y adultos en las cuatro especies, algunos pocos individuos (2.6 % del total), excepcionales, en estado de

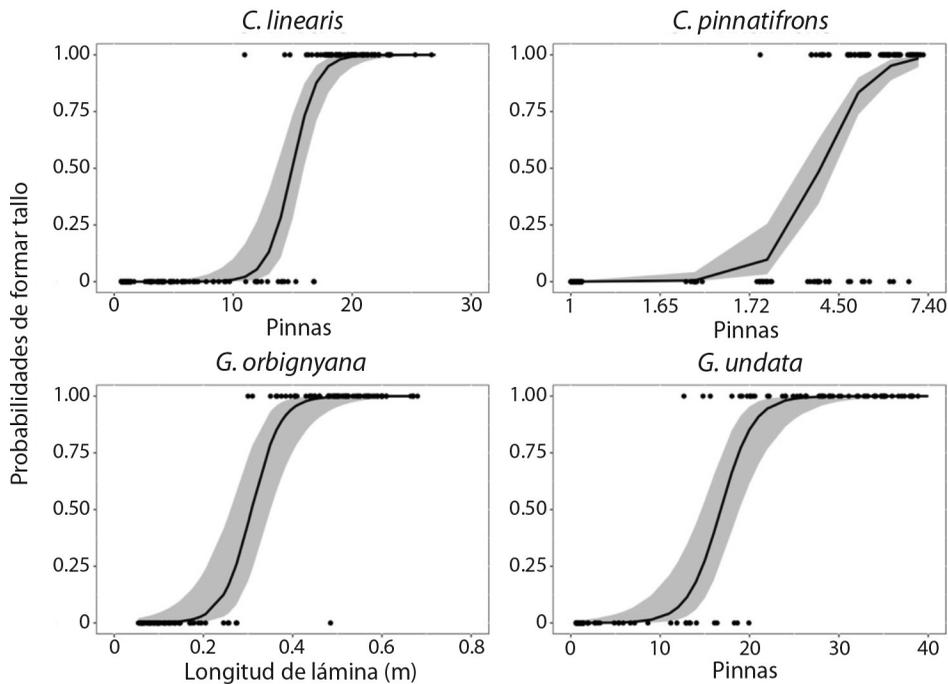


Fig. 5. Probabilidad de formar tallo aéreo respecto al tamaño inicial de los individuos de la comunidad de palmas en PN Chicaque. Los puntos corresponden a los datos observados, la línea corresponde a la tendencia del modelo logístico ($P < 0.05$), el área sombreada corresponde a los intervalos de confianza. Los datos de pinnas de *C. pinnatifrons* fueron transformados a logaritmo y en la gráfica se presentaron en escala natural para facilitar su interpretación. / **Fig. 5.** Probability of stem formation regarding the initial size of individual of the palm community in PN Chicaque. Points are observed data, the line is the logistic model tendency ($P > 0.05$), shadowed areas are the confidence intervals. Pinnae of *C. pinnatifrons* were transformed to logarithm and were presented in natural scale in the graph to ease of interpretation.

plántulas de *C. linearis*, *C. pinnatifrons* y *G. undata* alcanzaron una alta producción foliar, llegando a producir aproximadamente 5 hojas por año. A partir del número de hojas y la producción de hojas calculamos la longevidad promedio de las hojas. Las hojas de las plántulas y juveniles de las cuatro especies tuvieron una duración cercana a los 2 años. En la etapa de subadulto la relación cambia y se reduce la longevidad de las hojas en *Chamaedorea* a 1 año, mientras que en *Geonoma* esta osciló entre los 1.5 a 2 años. Por último, en la etapa de adultos en *Geonoma* se obtuvo una duración foliar de 2 a 3 años y en *Chamaedorea* su longevidad fue de casi la mitad con 1.5 a 2 años. De manera en el género *Geonoma* hay una retención de hojas prolongada que le permite formar coronas más numerosas y grandes.

Fecundidad: La probabilidad de reproducirse dada una altura determinada, fue variable en cada especie. Por ejemplo, en *C. linearis* y *C. pinnatifrons* la producción de racimos inicia cuando los individuos alcanzan una altura aproximada de 1.5 m, pero puede iniciar desde los 0.2 m para la primera especie. Por otro lado, los individuos de *C. pinnatifrons* pueden permanecer como no reproductivos incluso hasta alcanzar los 2.7 m (Fig. 6). Mientras que en *G. orbignyana* se alcanza a 1 m, pero se observaron individuos maduros a menor altura (Fig. 6). En *G. undata* la formación de racimos inicia cuando los individuos alcanzan una altura de 3 m aproximadamente (Fig. 6). No se encontró una relación entre el número de racimos, el número de frutos y la altura de los individuos (Tabla 2; Apéndice 1), es decir que

Tabla 1

Promedio de hojas, tamaño foliar y hojas producidas para las poblaciones de palmas. / **Table 1.** Average leaves, leaf size and leaves produced of populations of palms.

Especie	Número de hojas	Tamaño foliar ¹	Hojas producidas
<i>C. linearis</i>			
pl	2.06 ± 0.96 _a	1.00 ± 0 _a	1.09 ± 0.95 _a
ju	2.90 ± 1.08 _a	6.73 ± 3.94 _b	1.69 ± 0.71 _b
su	3.50 ± 1.85 _{bc}	19.75 ± 2.81 _c	3.33 ± 0.57 _c
ad	3.61 ± 0.98 _c	19.78 ± 2.28 _c	3.00 ± 1.58 _{bc}
<i>C. pinnatifrons</i>			
pl	2.04 ± 1.05 _a	1.00 ± 0 _a	1.23 ± 0.93 _a
ju	2.84 ± 1.13 _b	3.53 ± 1.24 _b	1.35 ± 0.72 _a
su	2.93 ± 1.12 _b	5.64 ± 0.88 _c	2.42 ± 0.78 _b
ad	3.29 ± 1.10 _b	5.46 ± 1.00 _c	1.58 ± 0.79 _{ab}
<i>G. orbignyana</i>			
pl	2.29 ± 1.11 _a	0.11 ± 0.04 _a	1.98 ± 0.87 _a
ju	2.50 ± 1.91 _a	0.21 ± 0.12 _b	2.2 ± 1.31 _{ab}
su	8.00 ± 1.87 _b	0.44 ± 0.09 _c	3.16 ± 1.47 _{ab}
ad	11.06 ± 3.15 _b	0.52 ± 0.08 _c	3.25 ± 1.03 _b
<i>G. undata</i>			
pl	2.56 ± 1.13 _a	1.00 ± 0 _a	1.36 ± 1.12 _a
ju	4.39 ± 2.25 _b	8.64 ± 6.03 _b	2.14 ± 1.26 _b
su	13.25 ± 2.66 _c	27.45 ± 7.35 _c	3.21 ± 1.74 _b
ad	13.91 ± 2.34 _c	37.06 ± 3.80 _d	2 ± 1.41 _{ab}

¹El tamaño foliar en *C. linearis*, *C. pinnatifrons* y *G. undata* corresponde al número de pinnas. En *G. orbignyana* corresponde a la longitud de la lámina (m). pl: plántulas; ju: juveniles; su: subadultos; ad: adultos. Las pruebas K-W fueron significativas en las cuatro especies (P < 0.05). Los subíndices en cada valor corresponden a la prueba post-hoc U de Mann-Whitney. /

¹Leaf size for *C. linearis*, *C. pinnatifrons* and *G. undata* is the number of pinnae. For *G. orbignyana*, is the leaf longitude (m). pl: seedlings; ju: juveniles; su: subadults; ad: adults. Tests K-W were significant for the four species (P < 0.05). Subscripts in each value are the post-hoc test Mann-Whitney U.

estas variables no cambiaron con el tamaño de los individuos.

Para las especies dioicas (*Chamaedorea*) la relación entre sexos fue de 1:1 (H:M). Sólo se encontraron 1 y 2 individuos adultos de *C. linearis* y *C. pinnatifrons* respectivamente, que

no fueron categorizados por su sexo, debido a la ausencia de estructuras reproductivas en buen estado que permitieran inferirlo. No se encontraron diferencias significativas en el número de hojas, producción foliar y número de pinnas de los dos sexos para las especies,

Tabla 2

Número de racimos y frutos dentro de la categoría adulta. / **Table 2.** Number of racemes and fruits on the adult category.

SubCategoría	<i>C. linearis</i>		<i>C. pinnatifrons</i>		<i>G. orbignyana</i>		<i>G. undata</i>	
	Racimos	Frutos	Racimos	Frutos	Racimos	Frutos	Racimos	Frutos
Adultos 1	1.5 ± 0.8	320 ± 216	1.2 ± 0.4	182 ± 113	2.2 ± 1.1	104 ± 101	1.7 ± 1	859 ± 503
Adultos 2	1.4 ± 0.6	233 ± 75.9	1.1 ± 0.3	120 ± 51	2.3 ± 1	98 ± 64.7	1.9 ± 0.9	1 565 ± 963

La prueba Mann-Whitney U para probar diferencias entre las categorías adultas no fue significativa en ningún caso (p > 0.05). Adultos1 individuos inferiores a 2, 1.5, 1 y 3.5 m en *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata* respectivamente. Adultos2 individuos con alturas mayores a los Adultos1. / Test Mann-Whitney U to test differences between adult categories were not significant in any case (p > 0.05). Adults1 individuals under 2, 1.5, 1 and 3.5 m in *C. linearis*, *C. pinnatifrons*, *G. orbignyana* y *G. undata* respectively. Adults2 individuals with heights bigger than in Adults1.

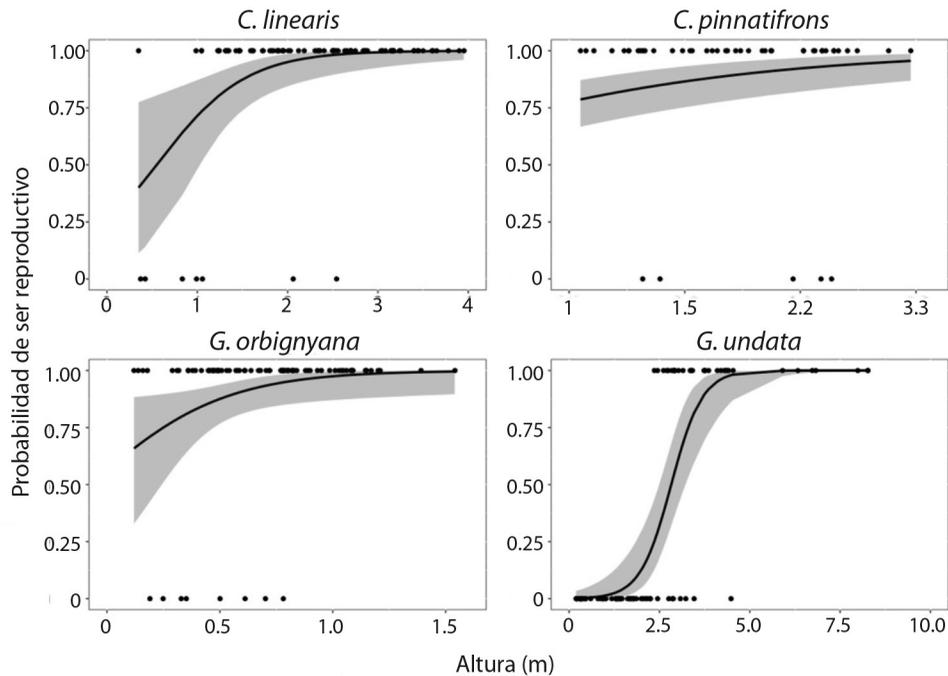


Fig. 6. Probabilidad de ser reproductivo con respecto a la altura inicial del tallo de los individuos en el PN Chicaque. Los puntos corresponden a los datos observados, la línea corresponde a la tendencia del modelo logístico ($P < 0.05$), el área sombreada corresponde a los intervalos de confianza del modelo. Los datos de altura de *C. pinnatifrons* fueron transformados a logarítmico, los ejes se presentaron a escala natural en la gráfica para facilitar su interpretación. / **Fig. 6.** Probability of being reproductive regarding the initial height of individuals in the community of Chicaque NP. Points are observed data, the line is the logistic model tendency ($P > 0.05$), shadowed areas are the confidence interval. The height of *C. pinnatifrons* was transformed to logarithmic scale but the axe was presented in natural scale in the graph to ease of interpretation.

excepto para el número de pinnas en *C. pinnatifrons*, que fue mayor en hembras (5.7 ± 0.7) que en machos (5.1 ± 0.9).

Los individuos de *Chamaedorea* presentaron una menor, pero continua producción de racimos. No hubo diferencias en la producción de racimos entre machos y hembras en las dos especies de *Chamaedorea*. Pero, si observamos diferencias entre el tiempo de desarrollo de las estructuras reproductivas para las dos especies. El tiempo de desarrollo desde la apertura de la bráctea que recubre la inflorescencia hasta tener frutos maduros en *C. linearis* es de 9 a 15 meses y 6 a 9 meses en *C. pinnatifrons*. Por otro lado, los abortos de racimos completos fueron de 38 % en *C. linearis* y de 40 % en *C. pinnatifrons*. Las *Geonomas* produjeron un mayor número de racimos que las *Chamaedoreas*. El tiempo de desarrollo de las estructuras

reproductivas, que va desde la apertura de la bráctea que recubre la inflorescencia hasta tener frutos maduros, es de 9 a 12 meses en *G. orbignyana* y 6 a 12 meses en *G. undata*. Los abortos de racimos fueron el 51 % en *G. orbignyana* y el 38 % en *G. undata*.

De julio a septiembre de 2018 se encontraron 146 plántulas germinadas de las cuatro especies. *Chamaedorea linearis* produjo 20, *C. pinnatifrons* 86, *Geonoma orbignyana* 17 y *G. undata* 23 (Fig. 7). Después de un año, la probabilidad de supervivencia de las plántulas de *G. undata* fue la más alta con el 0.65, y en cambio *C. linearis* tuvo la más baja con 0.35 (Fig. 7). Luego de producir 2 hojas, el porcentaje de supervivencia fue de 75 % en *C. linearis*, 45 % en *C. pinnatifrons*, 87 % en *G. orbignyana* y 81 % en *G. undata*. La tasa de producción foliar anual de las plántulas recién emergidas

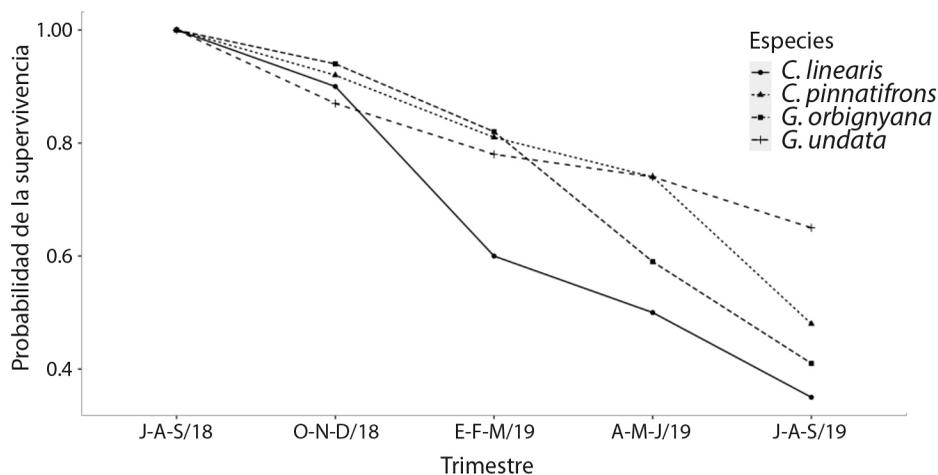


Fig. 7. Supervivencia de individuos reclutados en cada especie durante el tiempo del estudio. / **Fig. 7.** Survival of recruited individuals for each species during the study time.

fue de 1.9 ± 0.9 en *C. linearis*, 1.2 ± 1 en *C. pinnatifrons*, 1.8 ± 0.7 en *G. orbignyana* y 2 ± 0.8 en *G. undata*.

Estimación de edades: A partir de la medición de las tasas vitales pudimos estimar las edades de cada especie, las cuales fueron diferentes para cada una (Tabla 3). En *Chamaedorea*, los individuos crecen rápidamente y pasan la mayor parte de su vida como adultos, iniciando a reproducirse a los 14 y 26 años en *C. linearis* y *C. pinnatifrons*, respectivamente, con ciclos de vida de 37 a 62 años. En *Geonoma* ocurre lo contrario, las palmas pasan la mayor parte de su vida como no reproductivos, iniciando la floración a los 76 años aproximadamente, con longevidades que superan los 100 años de edad.

DISCUSIÓN

Las características demográficas encontradas en la comunidad de palmas, y que parecen ser propias de las condiciones limitantes del sotobosque, son: una alta supervivencia de las plántulas, bajas tasas de crecimiento en individuos sin tallo, baja producción de hojas con tamaño foliar reducido, pocas hojas totales y en consecuencia una alta longevidad de las hojas e inicio de la reproducción con un tallo aéreo de baja altura. Las especies que recogen la mayoría de estas características son *G. orbignyana* y *C. pinnatifrons*, por lo que podemos decir que las estrategias de crecimiento de estas las restringe a las condiciones del sotobosque. Por el contrario, *C. linearis* y *G. undata* parecen tener estrategias mixtas de crecimiento, pues sus hojas y coronas tienen un mayor tamaño, las tasas de

Tabla 3

Tiempo de duración en cada categoría de tamaño por especie (años). / **Table 3.** Duration of each size category by specie (years).

Categorías	<i>C. linearis</i>	<i>C. pinnatifrons</i>	<i>G. orbignyana</i>	<i>G. undata</i>
Plántulas	2.3	9	23.6	21.6
Juveniles	9.4	14.4	42	22.5
Subadultos	2.4	2.4	11.3	32.8
Adultos	23	35.7	40.8	43.8
Duración total	37.1	61.5	117.7	120.7



crecimiento del tallo cambian con la altura de los individuos, y la reproducción inicia a una altura considerable además de encontrarlas fácilmente en espacios abiertos. A nivel de los géneros en *Chamaedorea* se tiende a priorizar el crecimiento y la reproducción, observado en sus ciclos de vida cortos y mayor inversión del tiempo como adultos reproductivos. Por otro lado, en el género *Geonoma* parece ser más importante la permanencia y defensa de los individuos de la vegetación circundante.

Supervivencia: La supervivencia de *C. linearis*, *G. orbignyana* y *G. undata* tuvo un incremento a lo largo del crecimiento, es decir que los individuos más grandes tuvieron más probabilidad de sobrevivir, aunque esta no fue considerable. Mientras que en *C. pinnatifrons* la supervivencia no cambió con el tamaño. En general, las cuatro poblaciones tuvieron una alta supervivencia en los individuos más pequeños (plántulas y juveniles). En palmas se han registrado altas tasas de supervivencia de individuos una vez superan la etapa de plántula (Isaza et al., 2017; Ninazunta et al., 2016). No obstante, aquí encontramos que la supervivencia de las plántulas reclutadas (al cabo del primer año) fue mayor al 30 % en las cuatro especies. Este se encuentra en el límite inferior considerando que previamente, en condiciones de sotobosque, se ha reportado una supervivencia mayor en esta etapa como respuesta a la baja competencia entre plántulas (Ataroff & Schwarzkopf, 1992). Se ha propuesto que la mortalidad de los individuos más jóvenes ocurre por una marcada escasez de luz en el sotobosque, el ataque de herbívoros y patógenos, el daño físico por la caída de hojas y ramas de los árboles circundantes, y el pisoteo por la fauna (Ataroff & Schwarzkopf, 1992). Por otro lado, la supervivencia de los individuos reclutados incrementa considerablemente luego de producir la segunda hoja, como respuesta posiblemente a la independencia de la semilla y el inicio del crecimiento a partir de recursos propios (Ataroff & Schwarzkopf, 1992). Los patrones de supervivencia en las poblaciones generan una estructura poblacional de tipo

“J invertida”, indicando que las especies se encuentran en proceso de regeneración (Bernal & Galeano, 2013).

Crecimiento: El crecimiento fue estimado a partir de cuatro parámetros, tres basados en el aumento de hojas, su tamaño y producción y un cuarto basado en la elongación de los entrenudos del tallo aéreo. De estos parámetros, el cambio en el tamaño de hojas y la elongación del tallo fueron aquellos que permitieron identificar con mayor claridad los ritmos de crecimiento de las cuatro especies, a pesar que todos los parámetros mostraron un incremento progresivo entre las categorías de tamaño, en términos de tamaño inicial vs. tamaño final. En este sentido, se ha observado en otras poblaciones de palmas de sotobosque que las tasas de crecimiento de elongación de tallo, producción de hojas y tamaño de hojas incrementan notablemente cuando inicia la producción de un tallo aéreo (subadultos) posiblemente debido a un mejor acceso a la luz, dado por un aumento en la altura, (Rodríguez-Buriticá et al., 2005). En otras especies de sotobosque como *G. macrostachys*, *G. congesta* y *C. tepejilote* las etapas de juveniles tienen una menor tasa de crecimiento, pues se ha observado que esta etapa es susceptible a la baja iluminación en el sotobosque (Oyama, 1990).

Si bien existen tendencias generales del crecimiento entre las especies, encontramos diferencias en otros aspectos del crecimiento, tanto a nivel de géneros como entre las especies, que pueden explicarse por su arquitectura o sus requerimientos de nicho. Las diferencias entre los géneros se observan en el número de hojas y la elongación del tallo. Para el caso del número de hojas, las cantidades son mayores en las especies de *Geonoma* que en las de *Chamaedorea*, en los individuos con tallo. Esta diferencia puede deberse a la arquitectura de las plantas, pues en *Geonoma* encontramos tallos más robustos y peciolos más fuertes, que permiten sostener coronas más grandes y con más hojas (Chazdon, 1986a; Ninazunta et al., 2016).

El crecimiento del tallo también fue diferente entre los dos géneros. En *Chamaedorea*,

la elongación del entrenudo del tallo se reduce sucesivamente con cada hoja producida cuando inician la reproducción, comportamiento observado en otras especies del género (Souza et al., 2003). Al contrario, en *Geonoma* la elongación del entrenudo del tallo no cambia sustancialmente cuando inician la reproducción. Estos dos patrones son comunes en palmas de sotobosque y muestran dos estrategias de crecimiento en los individuos con tallo (Souza et al., 2003; Sylvester & Avalos, 2013). En *Geonoma*, la ausencia de una relación positiva entre el crecimiento y la elongación del entrenudo del tallo puede responder a factores diferentes en las dos especies. Las tasas de saturación fotosintéticas de *G. orbignyana* son bajas y es posible que se cumplan tempranamente en el ciclo de vida, lo que en consecuencia trae un inicio de la reproducción a baja altura (Rodríguez-Buriticá et al., 2005). En *G. undata*, el patrón de elongación del tallo observado puede responder a una estrategia de acumulación de biomasa (Sylvester & Avalos, 2013). En esta estrategia se priorizan, inicialmente, coronas más grandes y con más hojas (*G. undata* fue la especie con más hojas y de mayor tamaño), que longitud del tallo, haciendo una mayor inversión en órganos de captura de energía que puedan mantener los altos costos de formación y mantenimiento del tallo en un ambiente con limitaciones de luz (Sylvester & Avalos, 2013). Esto puede explicar que, en la etapa inicial de formación del tallo, la especie hace un balance energético entre aumentar su área foliar para crecer y reproducirse, e incrementar el tallo para acceder a mejores condiciones de luz (Sylvester & Avalos, 2013).

A nivel de las especies, observamos dos tipos de estrategias. Una en la que los individuos tienen tamaños reducidos en sus estructuras vegetativas y, la otra, en la que alcanzan mayores portes. En el primer grupo encontramos a *C. pinnatifrons* y *G. orbignyana* que son palmas que no superan los 7 metros de altura y tienen hojas pequeñas que no cambian mucho de tamaño (Galeano & Bernal, 2010). Estas características son propias de palmas de áreas más sombreadas en el sotobosque, las cuales

tienen tasas fotosintéticas y de saturación bajas (Chazdon, 1986a; Hogan, 1988). Así mismo, *G. orbignyana* y *C. pinnatifrons* comienzan a reproducirse a baja altura, esto puede indicar que los individuos jóvenes experimentan condiciones lumínicas adecuadas para comenzar su reproducción. El tamaño al cual se alcanza la madurez sexual determina el nivel de sombra que las especies pueden tolerar, y el tamaño de las hojas indican el costo en biomasa que debe ser compensado por las condiciones lumínicas (Chazdon, 1986a). Por el contrario *C. linearis* y *G. undata* pueden necesitar una mayor compensación por un incremento en los costos de la biomasa al incrementar su tamaño (Chazdon, 1986a), y que sus estrategias de crecimiento no necesariamente están restringidas al sotobosque, por lo que fue posible observar individuos adultos bajo condiciones de luz directa. Esto hace que *C. linearis* y *G. undata* sean palmas con alto potencial para aprovechar las perturbaciones del dosel. Es por esto que las características encontradas en estas poblaciones, pueden ser una evidencia del aprovechamiento de las condiciones lumínicas del sotobosque.

Fecundidad: No encontramos una relación entre la producción de racimos y el tamaño de los individuos en las cuatro especies. Este patrón contradice al encontrado en poblaciones diferentes de *G. orbignyana* y *C. pinnatifrons*, en las que se registró que el número de racimos aumenta con el tamaño, posiblemente debido al acceso a mejores condiciones lumínicas (Ataroff & Schwarzkopf, 1992; Rodríguez-Buriticá et al., 2005). Sin embargo, es posible que estas diferencias entre poblaciones se deban a cambios en las dinámicas del dosel y nubosidad entre los bosques. El PN Chicaque, es un bosque nublado tropical, en el que las condiciones lumínicas no presentan una alta fluctuación, y esta condición puede ocasionar diferencias mínimas en la producción de estructuras reproductivas, como se presenta en *Astrocaryum mexicanum* (Piñero & Sarukhán, 1982). Por otro lado, el tiempo de desarrollo de las estructuras reproductivas hasta tener frutos maduros tiene alta variación entre los individuos y las



especies estudiadas, con un tiempo mínimo de 6 a 15 meses. Esta alta variación puede generar que haya una oferta permanente de semillas de las cuatro especies. Es posible que los patrones fenológicos irregulares de las cuatro especies dependan de la estacionalidad local, haciendo que los patrones de fructificación puedan cambiar entre poblaciones.

En cuanto a los patrones de supervivencia de las plántulas germinadas se observan diferencias entre las especies que pueden derivarse de los recursos disponibles de las semillas. Es así como, las semillas de *C. linearis*, que son más grandes que las de otras tres especies (Galeano & Bernal, 2010), potencialmente pueden hacer uso de los recursos propios sin depender de los factores externos como los picos de precipitación o de radiación. Esto también se sustenta en los ritmos continuos de germinación encontrados en *C. linearis*, que ocurren entre 60 y 300 días, mientras que en *G. undata* el tiempo es más restringido, ocurriendo entre 70 y 200 días (Isaza, C. datos sin publicar).

Longevidad de los individuos: Las edades estimadas y el tiempo de inicio de la primera floración fueron diferentes entre géneros. Por un lado, las especies del género *Chamaedorea* tienen una mayor duración como adultos, etapa que inicia con la reproducción a los 13 años y alcanza edades hasta de 66 años, datos que coinciden con lo reportado para poblaciones de *C. pinnatifrons* en Venezuela (Ataroff & Schwarzkopf, 1994). En este bosque, las palmas del género *Geonoma* tienen una mayor duración en la etapa no reproductiva, que se extiende hasta el primer evento de reproducción, aproximadamente a los 81 años. Igualmente, se obtuvo que las *Geonomas* son plantas longevas, alcanzando edades de hasta 127 años como fue reportado antes para *G. orbignyana* (Rodríguez-Buriticá et al., 2005). Este trabajo es un primer aporte que demuestra las diferentes estrategias en la inversión de recursos y tiempo de las etapas en el ciclo de vida entre los géneros de la comunidad de palmas de sotobosque.

Estrategias de crecimiento y selección de nicho: Las tasas vitales encontradas nos permiten conocer las estrategias de crecimiento de la comunidad de palmas en un sotobosque, y nos da claves para entender la forma en la que ocurre la selección del nicho al coexistir. Por un lado, los individuos en *Chamaedorea* priorizan el crecimiento y la reproducción, al pasar la mayor parte de su vida como adultos, además, sus rápidas tasas de crecimiento les permite tener un rápido reemplazo de estructuras dañadas por las dinámicas del sotobosque, lo que vemos reflejado en una menor inversión en tejidos de soporte como coronas grandes o tallos robustos (Cooley et al., 2004). Por otro lado, los individuos en *Geonoma* priorizan la permanencia de los individuos; observado en los largos ciclos de vida, las bajas tasas de crecimiento y una mayor inversión en estructuras de soporte como los tallos y peciolos robustos (Cooley et al., 2004). Así es como evidenciamos las dos estrategias de las palmas de sotobosque para adaptarse a las condiciones lumínicas limitantes. Además, las diferencias en las tasas vitales abordadas entre los géneros y entre las especies pueden sugerir que, en estas poblaciones, ocurre exclusión competitiva en la selección de nicho, al tener diferentes rasgos para enfrentar limitaciones similares y coexistir (Andersen et al., 2012). Esto también nos permite agrupar a *C. pinnatifrons* y *G. orbignyana* como palmas estrictas de sotobosque, y a *C. linearis* y *G. undata* como palmas con mayor flexibilidad para ocupar otros hábitats, como bosques secundarios o expuestos a mayor radiación lumínica.

A través del estudio de las tasas vitales, en este trabajo, se presentan las estrategias de crecimiento de *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Geonoma orbignyana* y *G. undata* en las condiciones limitantes del sotobosque. Estos resultados pueden considerarse como un paso para conocer las estrategias de una comunidad de palmas a sus condiciones ambientales, y esperamos que puedan servir en el diseño de planes de conservación y uso basados en estas estrategias de crecimiento.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Parque Natural Chicaque, en especial a sus trabajadores y voluntarios que hicieron posible este estudio. Al producto derivado del proyecto INV-CIAS 2551 financiado por la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada - Vigencia 2018 por la financiación de este estudio. También al fondo de investigación IDEA WILD. Mucha gratitud a nuestros amigos en diferentes etapas de la investigación: Andrés Herrera Motta, Jennifer Ballesteros, Martha Mahecha, Ronald Marentes y Ginneth Zubieta.

APÉNDICE 1

Análisis de regresión para explicar las tasas vitales de *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Geonoma orbignyana* y *G. undata*. / The regression analysis to explain vital rates of *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Geonoma orbignyana* and *G. undata*.

		Intercepto	Variable de tamaño ¹	Transformación	R ²	AIC	n
Probabilidad de supervivencia (Supervivencia ~ variable de tamaño)	<i>C. linearis</i>	0.262*	0.730***	Natural	0.038	542.3	504
	<i>C. pinnatifrons</i>	0.875***	ns	Natural	-0.001	570.1	559
	<i>G. orbignyana</i>	ns	0.568*	Natural	0.041	151.6	204
	<i>G. undata</i>	0.380**	0.150**	Natural	0.058	575.5	523
Incremento de tamaño (pinnas ~ pinnas t+1)	<i>C. linearis</i>	0.199***	0.981***	Logarítmica	0.731	348.5	249
	<i>C. pinnatifrons</i>	0.765***	0.271***	Raíz cuadrada	0.693	-78.9	338
	<i>G. orbignyana</i>	0.131*	0.859***	Raíz cuadrada	0.837	-4.5	94
	<i>G. undata</i>	0.878***	0.165***	Raíz cuadrada	0.945	46.9	300
Probabilidad de formación de tallo (Presencia o ausencia de tallo ~ variable de tamaño)	<i>C. linearis</i>	-14.450***	0.966***	Natural	0.938	35.03	504
	<i>C. pinnatifrons</i>	-10.499***	7.526***	Logarítmica	0.819	100.1	559
	<i>G. orbignyana</i>	-9.570***	31.085***	Natural	0.945	23.2	146
	<i>G. undata</i>	-9.138***	0.545***	Natural	0.926	29.4	503
Producción foliar (Hojas producidas ~ variable de tamaño)	<i>C. linearis</i>	0.471**	0.030***	Natural	0.093	706.3	253
	<i>C. pinnatifrons</i>	0.359***	ns	Natural	0.017	949.2	348
	<i>G. orbignyana</i>	0.510***	1.451***	Natural	0.305	238	78
	<i>G. undata</i>	0.655***	0.016***	Natural	0.117	940.4	325
Incremento de tamaño (Incremento de altura (m) ~ altura (m))	<i>C. linearis</i>	-1.833***	-0.424**	Logarítmica	0.085	185.6	85
	<i>C. pinnatifrons</i>	-1.675***	-0.454***	Logarítmica	0.345	151.9	95
	<i>G. orbignyana</i>	0.030***	ns	Natural	-0.013	-409.5	68
Probabilidad de formar estructuras reproductivas (Presencia o ausencia de racimos ~ altura del tallo (m))	<i>C. linearis</i>	ns	2.036**	Natural	0.255	38.901	85
	<i>C. pinnatifrons</i>	-1.244***	1.544***	Logarítmica	0.326	84.860	89
	<i>G. orbignyana</i>	ns	3.400*	Natural	0.051	50.784	83
	<i>G. undata</i>	-6.602***	2.336***	Natural	0.641	48.776	83



		Intercepto	Variable de tamaño ¹	Transformación	R ²	AIC	n
Producción de estructuras reproductivas (Número de racimos ~altura (m))	<i>C. linearis</i>	1.631***	ns	Natural	-0.007	78.2	68
	<i>C. pinnatifrons</i>	1.126***	ns	Natural	-0.031	31.9	33
	<i>G. orbignyana</i>	2.005***	ns	Natural	2.E-04	192.1	64
	<i>G. undata</i>	2.006***	ns	Natural	-0.031	94.1	32
Producción de frutos (Número de frutos ~altura (m))	<i>C. linearis</i>	479.45***	ns	Natural	0.122	275.9	21
	<i>C. pinnatifrons</i>	209.89**	ns	Natural	0.008	144.4	12
	<i>G. orbignyana</i>	101.48**	ns	Natural	-0.025	492.2	41
	<i>G. undata</i>	ns	ns	Natural	0.007	280.9	17

¹La variable de tamaño corresponde a número de pinnas en *C. linearis*, *C. pinnatifrons* y *G. undata*, y longitud de la lámina en *G. orbignyana*.

Los niveles de significancia son *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; ns, no significativo.

Se muestran los coeficientes de las funciones, las transformaciones de los modelos, la variación explicada por R², el valor del criterio informativo Akaike (AIC) y el tamaño de la muestra (n). El tamaño se estimó a partir del número de pinnas y la longitud de la lámina (*G. orbignyana*) en todos los individuos; y la altura del tallo en subadultos y adultos de todas las especies. El incremento de tamaño de *G. orbignyana* se estimó a partir del número de pinnas debido a que no se tuvieron datos iniciales de la longitud de la lámina en los individuos de la especie.

¹The size variable corresponds to the pinnae in *C. linearis*, *C. pinnatifrons* and *G. undata*, and length of the blade in *G. orbignyana*.

The significant level of significance are *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001; n, not significant.

The coefficient in the functions are shown, the transformations in the models, the variation explained by R², the value of the Akaike informative criteria (AIC) and the size of the sample (n). The size was estimated from the number of pinnae and the length of the blade (*G. orbignyana*) in all individuals; and stem height in subadults and adults of all species. The increase in size of *G. orbignyana* was estimated from the number of pinnae because there were no initial data on the length of the lamina in individuals of the species.

REFERENCIAS

- Akaike, H. (1981). Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics*, 16, 3–14.
- Andersen, K., Endara, M. A., Turner, B., & Dalling, J. (2012). Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia*, 168(2), 519–531.
- Ataroff, M., & Schwarzkopf, T. (1992). Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia*, 92, 250–256.
- Ataroff, M., & Schwarzkopf, T. (1994). Vegetative growth in *Chamaedorea bartlingiana*. *Principes*, 38(1), 24–32.
- Baker, W. J., & Dransfield, J. (2016). Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 207–233.
- Balslev, H. (2011). Palm harvest impacts in north-western South America. *The Botanical Review*, 77(4), 370–380.
- Bellier, E., Kéry, M., & Schaub, M. (2018). Relationships between vital rates and ecological traits in an avian community. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1172–1181.
- Bernal, R., & Galeano, G. (Eds.). (2013). *Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas colombianas*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Chazdon, R. (1986a). Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes*, 30(3), 92–99.
- Chazdon, R. (1986b). Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology*, 74, 995–1012.
- Chazdon, R. L. (1992). Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, 92(4), 586–595.
- Cooley, A., Reich, A., & Rundel, P. (2004). Leaf support biomechanics of Neotropical understory herbs. *American Journal of Botany*, 91(4), 573–581.
- Dinno, A. (2017). dunn.test: Dunn's test of multiple comparisons using Rank Sums. R package version 1.3.5. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>

- Endress, B., Gorchov, D., & Noble, R. (2004). Non-timber forest product extraction: Effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications*, 14(4), 1139–1153.
- Galeano, G., & Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia. Guía de Campo*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Hogan, P. (1988). Photosynthesis in two neotropical palm species. *Functional Ecology*, 2(3), 371–377.
- Hope, R. (2013). *Rmisc: Rmisc: Ryan Miscellaneous*. R package version. 1.5. <https://CRAN.R-project.org/package=Rmisc>
- Isaza, C., Bernal, R., Galeano, R., & Martorell, C. (2017). Demography of *Euterpe precatoria* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon: application of integral projection models for their harvest. *Biotropica*, 49(5), 653–664.
- Kimura, M., & Simbolon, H. (2002). Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Mount Halimun, West Java. *Ecological Research*, 17(3), 323–338.
- Ninazunta, M., Queenborough, S., Hernández, C., & Valencia, R. (2016). Growth strategies of the arborescent palm *Iriartea deltoidea* in a western Amazonian forest. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 411–424.
- Oyama, K. (1990). Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology*, 78(3), 648–663.
- Piñero, D., & Sarukhan, J. (1982). Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum Mexicanum*. *The Journal of Ecology*, 70(2), 461.
- R Core Team. (2020). R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rivera, D., & Córdoba, C. (1998). *Guía Ecológica. Parque Natural Chicaque*. Jardín Botánico José Celestino Mutis.
- Rodríguez-Buriticá, S., Orjuela, M., & Galeano, G. (2005). Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: An understory palm used as foliage in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 211, 329–340.
- Souza, A. F., Martins, F. R., & Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: An ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, 81(2), 101–112.
- Svenning, J. C. (2001). Environmental Heterogeneity, Recruitment Limitation and the Mesoscale Distribution of Palms in a Tropical Montane Rain Forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology*, 17, 97–113.
- Sylvester, O., & Avalos, G. (2013). Influence of light conditions on the allometry and growth of the understory palm *Geonoma undata* subsp. *edulis* (Arecaceae) of neotropical cloud forests. *American Journal of Botany*, 100(12), 2357–2363.
- Taherdoost, H. (2016). Sampling methods in research methodology; How to choose a sampling technique for research. *International Journal of Academic Research in Management*, 5(2), 18–27.
- Zar, J. (1999). *Biostatistical analysis* (5^{ta} Ed.). Pearson Education.
- Zhang, D. (2021). *rsq: R-Squared and Related Measures*. R package version 2.2. <https://CRAN.R-project.org/package=rsq>