

PALMERAS E ISLAS: LA INSULARIDAD EN UNA DE LAS FAMILIAS MÁS DIVERSAS DEL REINO VEGETAL

CARLO MORICI

Resumen

En el primer bloque de este trabajo se revisa la biogeografía de las palmeras y se analiza el reparto de especies entre islas y continentes del mundo. Las islas albergan el 58% de las 2.343 especies de esta familia y contienen casos notables de especiación y relictualismo. Se analiza la distribución de los géneros monotípicos y se describen los casos de radiación más significativos del Índico, Pacífico y Caribe. Además, se presentan datos acerca de la dispersión a larga distancia, por zoocoria e hidrocoria, y se resumen los datos de recolonización de Krakatoa referidos a las palmeras. En el segundo bloque se revisa el síndrome insular y se brindan casos de ausencia de armadura, gigantismo y enanismo, pérdida de la capacidad de dispersión, abundancia de especies ventricosas, densidad poblacional extrema y especies viudas. Finalmente, se trata la conservación de palmeras en las islas y se relata una serie de casos de especies de palmeras exóticas que están invadiendo hábitats insulares.

Abstract

The first part of this work deals with biogeography of the palm family and analyzes its distribution on islands and continents. Islands host 58% of the existing 2,343 species of this family and contain remarkable cases of speciation and relictualism. The distribution of monotypic genera is analysed and the most significant cases of radiation are described. Furthermore, data of long distance dispersal through zoochory and hydrochory are presented and data of Krakatau recolonisation of palms are resumed. In the second section, the insular syndrome is revised in the palm family with cases of lack of armour, gigantism and dwarfism, loss of dispersal ability, abundance of ventricose species, extreme population density and widow species. Lastly, conservation of palms on islands is treated. Various cases of exotic palms invading insular habitats are described.

Introducción

Las palmeras pertenecen a una familia (Arecaceae o Palmae) extremadamente rica, antigua y ecológicamente diversa. Según Royal Botanic Gardens, Kew (2003), cuenta con 192 géneros y 2.343 especies. Hay representantes en casi todos los ecosistemas de clima cálido capaces de acoger la vida de vegetales arbustivos y arbóreos.

La diversidad morfológica puede ser ejemplificada recordando la espectacular variedad de tamaños entre las distintas especies. El grosor de los troncos varía entre pocos milímetros de ciertas *Chamaedorea* hasta más de un metro de diámetro en *Jubaea chilensis*. La altura de los adultos varía entre los 10-15 cm de *Syagrus lilliputiana* hasta los 50 m de *Ceroxylon quindiuense*. La diversidad ecológica es consecuente: hay palmeras especializadas xerófitas y reófitas, hay trepadoras y especies de troncos subterráneos o reptantes, hay especialistas de ecosistemas costeros, de campos de dunas y de bosques nublados. Existen incluso especies epilíticas y acuáticas, tanto de agua dulce como salada.

En este trabajo se estudia la familia desde el punto de vista de la ecología insular. La antigüedad de la familia es causa de su distribución pantropical y de su existencia en fragmentos continentales de aislamiento muy antiguo. Como se aprecia en la figura 1, la gran mayoría de las especies crece en la franja intertropical, pero unas pocas proceden de climas subtropicales y templado-cálidos. El areal de la familia se aleja de los trópicos siguiendo el mejor clima de las costas y de las islas. La población natural más septentrional, exterminada el siglo pasado, pertenecía a *Chamaerops humilis*, en las montañas costeras del Sur de Francia. En la Isla Pitt, 40 km al suroeste de la Isla Chatham, perteneciente a Nueva Zelanda, crece una forma local de *Rhopalostylis sapida* que constituye la población natural de palmeras más meridional del mundo, siendo cruzada esta isla por el paralelo 44° 18' Sur (Endt 1998). Por tener su origen en una latitud tan alta, ha atraído la atención de los coleccionistas de palmeras que viven en climas fríos y sus valiosas semillas están siendo comercializadas con el nombre informal de *Rhopalostylis* «Chatham».

La mayoría de los recuentos florísticos de este capítulo se basan en la lista de referencia nomenclatural y corológica más actual: «Provisional Checklist of Arecaceae» de Govaerts y Dransfield (Royal Botanic Gardens, Kew 2003). Por comodidad, se omitirán los nombres de los autores de las especies, cuyas referencias pueden encontrarse en la citada lista. Los análisis florísticos y la búsqueda de tendencias dentro de las Arecaceae para el presente trabajo, han sido llevados principalmente a nivel de género y especie. En estos últimos años el avance de las técnicas moleculares está causando grandes cambios en la taxonomía de gran nivel en la familia y a

la espera de que todas las subfamilias y tribus se revisen, sólo el nivel de género parece estar destinado a permanecer estable.

Distribución global en islas y continentes

En la tabla 1 se observa como un gran porcentaje de especies y géneros de palmas tiene su hábitat en las islas del mundo. Los continentes son más pobres, a pesar de tener superficies mucho mayores.

Tabla 1

Distribución de géneros y especies de palmeras en territorios insulares y continentales

Distribución	Géneros	Géneros (%)	Mono-típicos	Mono-típicos (%)	Especies	Especies (%)
Sólo en Islas	70	36	36	62	1.227	52
En Islas y Continentes	61	32	7	10	151	6
Sólo en Continentes	60	31	25	28	961	41
Total	191	100	68	100	2.339	100

Fuente: Royal Botanic Gardens, Kew 2003.

Hay que interpretar esos datos con cierta precaución, por las siguientes razones:

- 1) La *checklist* de la que se tomaron los datos se autotitula como provisional.
- 2) El conocimiento taxonómico de varios géneros es todavía impreciso.
- 3) Ciertos territorios carecen de revisiones florísticas completas o modernas. Entre ellos se encuentra la isla continental de Borneo que es probablemente la más rica en especies (282, según la citada lista).
- 4) Varias palmeras continentales pueden crecer ocasionalmente en alguna pequeña isla muy cercana al continente. Los datos de distribución de varias especies no son suficientemente precisos para catalogar estas

islas. En la región australásica, sobre todo, las costas continentales se fragmentan en un infinito número de islas que no están bien estudiadas.

5) El recuento incluye cualquier tipo de isla rodeada por mar, sin distinguir las por su origen geológico.

6) La mayor riqueza en especies del planeta se da en el archipiélago de la Sonda y en sus territorios cercanos. Este conjunto de islas, con pocas excepciones, es continental y su aislamiento es muy reciente.

7) El recuento no incluye Australia como isla. Sin embargo, su riqueza en especies es muy baja (55) y su inclusión no influiría significativamente sobre el recuento global.

¿Cómo se explica que haya tan pocas especies de palmeras en los continentes?

Muchas de las grandes masas continentales están casi desprovistas de palmeras debido a sus latitudes desfavorables para una familia principalmente intertropical. Obviamente la Antártida no posee palmeras. Además, las grandes masas continentales de Norteamérica y Eurasia, ubicadas demasiado lejos del ecuador están pobladas de palmas sólo en sus territorios más meridionales. La riqueza en especies de Europa es mínima (sólo hay dos en el Mediterráneo centro-oriental y una tercera, *Phoenix dactylifera*, de distribución antropogénica). África, que es el continente con mayor superficie ubicada entre los trópicos, es sumamente pobre en palmeras, teniendo tan sólo unas 50 especies. Las especies africanas además de ser pocas parecen poco especializadas evolutivamente (Uhl & Dransfield 1987). La única palmera africana presente en el bosque montano es *Phoenix reclinata* y esta misma especie está también ampliamente distribuida en sabanas y bosques de tierras bajas. La gran pobreza de la flora palmácea actual de África podría ser explicada por las extinciones debidas a los cambios climáticos sufridos por el continente a lo largo de su historia (Dransfield & Beentje 1995). Australia continental sufrió acontecimientos parecidos y la casi totalidad de las 55 especies que quedan en ella están restringidas a la región oriental, que ha conservado un clima más húmedo (Dowe, 1987).

En la tabla 2 se presentan datos florísticos para la mayoría de las islas del mundo con palmeras nativas. Los datos excluyen a *Cocos nucifera*, de distribución ubicua y antropogénica. Se observa que las islas/archipiélagos de Nueva Guinea, Borneo, Madagascar, Sumatra y Filipinas poseen más de 150 especies cada una. Cuba, con unas 70 especies, es más rica que África y que Australia. Las islas continentales tienen una gran riqueza

Tabla 2

Datos florísticos para la mayoría de las islas del mundo con palmeras nativas (*Cocos nucifera* excluido)

Isla o Archipiélago	Superficie (× 1000 km ²)	Altitud máxima (m)	Géneros nativos	Géneros endémicos	Géneros monotípicos endémicos	Especies nativas	Especies endémicas	Especies endémicas (%)	Ref.
Australia Continental	7618	2.228	19	6	5	55	44	80	1
Nueva Guinea	785	5.030	33	—	3	266	222	83	2
Borneo	743	4.101	26	1	1	282	205	73	Lista
Madagascar	587	2.876	15	8	5	175	170	98	2
Sumatra	425	3.805	24	0	0	157	53	34	Lista
Filipinas	300	2.954	—	—	1	157	109	69	3
Celebes	189	2.871	16	—	0	60	42	70	Lista
Java	130	3.676	18	0	0	46	13	28	Lista
Nueva Zelanda y Chatham	115	2.797	1	0	0	1	1	100	Lista
Cuba	106	1.974	14	1	1	70	54	84	4
Molucas	74,5	1.635	23	0	0	41	24	58	Lista
La Española	74	3.175	18	1	1	30	15	50	5
Islas Menores de la Sonda*	67,2	3.726	6	0	0	8	2	25	Lista
Sri Lanka	65	2.524	7	1	1	17	11	65	3
Bismarck	52	2.743	19	0	0	21	9	43	6
Taiwán	36	3.997	7	0	0	9	3	33	
Hainan (China)	34	1.829	13	0	0	29	2	6	Lista
Salomón	27,5	2.447	17	0	0	42	25	59	7
Sicilia e islas menores	25,7	3.323	1	0	0	1	0	0	Lista

Tabla 2 (continuación)Datos florísticos para la mayoría de las islas del mundo con palmeras nativas (*Cocos nucifera* excluido)

Isla o Archipiélago	Superficie (× 1000 km ²)	Altitud máxima (m)	Géneros nativos	Géneros endémicos	Géneros monotípicos endémicos	Especies nativas	Especies endémicas	Especies endémicas (%)	Ref.
Cerdeña	23,8	1.834	1	0	0	1	0	0	Lista
Fiji	18	1.324	14	1	1	30	22	73	7
Hawai (Archipiélago)	17	4.205	1	0	0	23	23	100	8
Nueva Caledonia	17	1.618	16	15	8	37	37	100	9
Vanuatu	12	1.879	12	1	1	17	13	76	1
Jamaica	11	2.256	7	0	0	10	7	70	Lista
Puerto Rico	9	1.338	10	0	0	10	0	0	Lista
Creta	8,3	2.456	1	0	0	1	0	0	Lista
Andamán y Nicobar	8	732	13	0	0	26	12	46	10
Canarias	7,5	3.718	1	1	1	1	1	100	Lista
Trinidad y Tobago	5,1	940	15	0	0	22	0	0	11
Baleares	5	1.445	1	0	0	1	0	0	Lista
Mascareñas	4,5	3.069	5	5	3	11	11	100	2
Cabo Verde	4	2.829	1	0	0	1	1	100	12
Samoa	3	1.857	6	1	1	14	12	86	Lista
Nansei-Shoto (Ryukyu)	2,25	—	5	1	1	5	1	20	Lista
Comores	1,9	2.361	3	0	0	5	4	80	Lista
Zanzíbar	1,65	119	—	0	0	—	—	—	Lista
Luisiada (Nueva Guinea)	1,6	—	—	0	0	12	—	—	Lista

Tabla 2 (continuación)

Datos florísticos para la mayoría de las islas del mundo con palmeras nativas (*Cocos nucifera* excluido)

Isla o Archipiélago	Superficie (¥ 1000 km ²)	Altitud máxima (m)	Géneros nativos	Géneros endémicos	Géneros monotípicos endémicos	Especies nativas	Especies endémicas	Especies endémicas (%)	Ref.
Marquesas	1,3	1.190	1	1	1	1	1	100	Lista
Margarita (Venezuela)	1	—	6	0	0	6	0	0	13
Pemba	1	95	—	0	0	—	1	—	
Dominica	0,754	1.447	8	0	0	9	0	0	14
Tonga	0,750	312	1	0	0	1	0	0	Lista
Bermuda	0,052	76	1	0	0	1	1	100	Lista
Seychelles	0,450	900	6	6	6	6	6	100	2
Guadalupe(BajaCalifornia)	0,330	1.400	1	0	0	1	1	100	Lista
Islas Caimán	0,262	43	3	0	0	3	1	33	Lista
Islas Cook	0,236	658	1	0	0	1	1	100	Lista
Juan Fernández	0,181	1.650	1	1	1	1	1	100	Lista
Pascua (Género Extinto)	0,165	538	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	100 (0)	Lista
Christmas	0,135	305	1	0	0	1	1	100	Lista
Bermuda	0,053	80	1	0	0	1	1	100	Lista
Lord Howe	0,016	875	3	3	2	4	4	100	Lista
Norfolk y Raúl (Kermadec)	0,063	516	1	0	0	1	1	100	Lista
Tuamotú	0,690	6	1	0	0	2	2	100	Lista

* En «islas menores de la Sonda» se incluyeron Bali, Flores, Timor, Sumba y Lombok.

Referencias: Lista= Royal Botanic Gardens 2003, 1 = Dowe com. pers., 2= Dransfield com. pers., 3 = Johnson, 1996, 4 = Verdecia com. pers., 5 = García com. pers., 6 = Essig 1995, 7 = Dowe & Caballion 1996, 8 = Chapin et al. Aceptado, 9 = Hodel & Pintaud 1998, 10 = Matheu & Abraham 1994, 11 = Comeau et al. 2003, 12 = Henderson et al. 2003, 13 = Hoyos 1985, 14 = Zona et al. 2003.

en géneros y un porcentaje de endemidad, de géneros y especies, muy bajo. Las islas oceánicas y los fragmentos continentales más antiguos tienen porcentajes de endemidad altísimos.

¿Cómo se explica tanta abundancia de especies de palmeras en islas?

El mayor centro de diversidad de la familia está ubicado en la región comprendida entre el Sureste de Asia y Australia, casi enteramente constituida por islas. El número de especies contenidas en la región (unas 700) es producto de la estabilidad climática, de la diversidad topográfica y de ser esta región la encrucijada biogeográfica entre los dos hemisferios y la línea de Wallace. El recuento realizado para este trabajo incluye todo el territorio insular de la región, a pesar de tener origen mayoritariamente continental y ser su aislamiento muy reciente.

Por otra parte, las palmeras abundan en fragmentos continentales y en archipiélagos volcánicos. Los fósiles más antiguos que pertenecen con seguridad a las areáceas son del Cretácico tardío (Uhl & Dransfield 1987) y es gracias a la antigüedad de la familia que los taxones o los linajes han podido persistir en muchos fragmentos continentales (e.g. Seychelles, India, Madagascar y Nueva Caledonia): las palmeras ya estaban presentes cuando éstos se desgajaron de Gondwana para convertirse en islas (Uhl & Dransfield 1987). Las palmeras alcanzaron los más remotos archipiélagos oceánicos gracias a la capacidad de ciertos géneros para dispersarse a larga distancia, principalmente gracias a las aves (ver más adelante). Las radiaciones «amplificaron» conspicuamente el número de especies, dando lugar a neoendemismos en varios grupos de islas alcanzados por la familia. El relictualismo domina hoy en las islas cercanas a aquellos continentes que sufrieron desertificación más o menos reciente (África, Australia): muchas especies se extinguieron en ellos y sobrevivieron en los climas más acogedores de los territorios insulares, convirtiéndose en endemismos relictivos (paleoendemismos).

Finalmente, existen especies de palmeras que viven en islas y además en continentes. Sus distribuciones insulares se localizan mayoritariamente en islas continentales. Muchas de ellas son especies de gran distribución y amplitud ecológica (e.g. *Phoenix reclinata* en África y Madagascar). Otras son especies de ecosistemas existentes a ambos lados del brazo de mar. Éstos, en caso de islas pequeñas son casi siempre costeros (e.g. *Pseudophoenix sargentii* en varias Antillas y península de Yucatán), pues en las islas pequeñas toda la superficie es «costera». Como es de esperar, las islas más grandes cercanas a la tierra firme son las más ricas en especies de distribución continental e insular y presentan una endemidad muy baja. Éste es el caso de Trinidad (5.128 km²), a 13 km de Venezuela, de Hai-

nan (34.300 km²) a 24 km de China y de Sri Lanka (65.610 km²) a 30 km de la India. Las islas del Mediterráneo oriental, a pesar de sus grandes superficies, poseen todas una sola especie no endémica: *Chamaerops humilis*, que además vive en las costas continentales de la misma región, donde también es la única especie nativa.

Dispersión y colonización de islas

La llegada de semillas de Arecaceae a las islas puede producirse por endozoocoria o por hidrocoria. Ciertas especies llamadas diplócoras pueden tener un doble síndrome de dispersión que integra las dos modalidades mencionadas. Uhl & Dransfield (1987) consideran que la familia es pobremente dispersada, tomando como evidencia la abundancia de especies relicticas endémicas de fragmentos continentales antiguos. Apoyan la idea de que varias ramas de la familia (e.g. *Borassae*) se hayan dispersado por el mundo junto con los fragmentos continentales en deriva. Pintaud (1999) revisa varios trabajos de Dransfield, Moore, Schell, Uhl y Zona sobre biogeografía histórica de palmeras buscando evidencias de dispersión a larga distancia acaecidas en el lejano pasado. Basándose en los desplazamientos tectónicos y los registros fósiles considera que dos géneros de distribución anfiatlántica deben su disyunción a unas migraciones transoceánicas: *Raphia* se desplazó de África a América y *Elaeis* de América a África. Encuentra también evidencias de un transporte a larga distancia en la distribución anfipacífica de las *Ceroxylae*, que poseen géneros en Australia, en los Andes y en la isla oceánica de Masatierra (Juan Fernández). Considera que *Pritchardia* pudo colonizar Polinesia y otras islas del Pacífico desde las costas de Norteamérica y que *Clinostigma* pudo llegar a Micronesia desde la costa opuesta. Pintaud precisa que los frutos de esos géneros no presentan disposiciones particulares para facilitar el transporte a larga distancia si se comparan con los géneros relacionados. Según estos estudios muchas otras especies de palmeras, incapaces de dispersarse a larga distancia, tuvieron que esperar a que se produjera un choque o un acercamiento entre placas para poder invadir nuevos territorios. Así pues se supone que la actual línea de Wallace en Malasia fue cruzada hace 15 Ma por los géneros de origen asiático *Daemonorops*, *Korthalsia* y *Pinnanga* que llegaron hasta Nueva Guinea; *Corypha* que llegó hasta Vanuatu y Australia; *Arenga* hasta Bismarck y Cabo York; y *Calamus* hasta Fiji y SE de Australia. El género *Cyrtostachys*, originario de Nueva Guinea, cruzó la línea y llegó a la península de Malasia. El actual istmo de Panamá en América Central fue cruzado hace 5 Ma por las siguientes «invasoras»: 1) Desde Sudamérica hasta América Central viajaron *Iriarteia deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Euterpe precatoria*, *Attalea butyracea*, *Acrocomia aculeata* y *Desmoncus orthacanthos*, y 2) Desde América Central hasta Sudamérica viajaron algunos miembros de *Geonomeae* y *Sabal mauritiiiformis*. Pintaud

añade que ciertos géneros no invadieron nuevos territorios a pesar de las colisiones (e.g. *Gronophyllum*, en Celebes).

Palmeras zoócoras

En las últimas dos décadas se ha publicado una gran cantidad de trabajos referidos a interacciones palmeras-animales relativas a la dispersión (Zona & Henderson 1989). Las especies de palmeras tienen un gran peso en las comunidades que habitan y suelen considerarse especies claves (Henderson 2002, Johnson 1996), por su tamaño, densidad y producción conspicua de hojarasca y de frutos que, por su pulpa alimenticia o por sus semillas ricas en almidón, son apetecidos y dispersados ó depredados por una inmensa variedad de vertebrados, que incluyen mamíferos, reptiles, aves y peces de agua dulce. Es de imaginar que las aves sean los vectores mejor capacitados para transportar semillas de palmeras a las islas. Pintaud (1999) revisa varios casos de dispersión ornitócora a larga distancia en palmeras del Pacífico y del Índico, desde sus supuestos lugares de origen hasta islas muy remotas. Entre otros, considera los géneros *Heterospatha*, *Rhopalostylis* y *Clinostigma*. Este último género salvó 1.000 km de mar entre Fiji y Samoa, o entre Truk y Ponapé y 3.500 km entre Carolinas y Bonín.

Palmeras hidrócoras

Pocas especies de arecáceas son capaces de dispersarse por mar, pero las más especializadas pueden recorrer viajes intercontinentales. En la familia existen al menos dos especialistas hidrócoras marinas: *Cocos nucifera*, de playas arenosas y *Nypa fruticans*, palmera-mangle de marismas y desembocaduras salitrosas de ríos. Ambas tienen frutos fibrosos flotantes que carecen de atractivo para animales dispersores y que les han posibilitado tener areales de distribución transoceánicos. Han convertido lo que para la mayoría de los seres vivos terrestres es un factor limitante (el mar) en un vector de dispersión. Bacon (2001) ha demostrado que semillas viables de *Nypa fruticans* han sido capaces de recorrer aproximadamente 7.500 km de océano. Viajaron desde la costa de Nigeria, donde la especie había sido introducida en época histórica, hasta la isla de Trinidad en el Caribe. Hasta ahora en Trinidad todas las semillas han muerto bajo el sol de las playas, sin poder formar una colonia, pues todavía no han llegado a un hábitat de marismas adecuado. La especie actual es la única existente en su género y en su subfamilia y es muy parecida a los primeros registros fósiles de *Nypa*, de hace unos 70 Ma. Dowe (1998) justifica esta estabilidad evolutiva por el hábitat único que ocupa. Por otra parte, el cocotero, hoy de distribución pantropical, es el árbol insular y la planta hidrócora por

autonomasia. Harries (2003) revisa la bibliografía relativa al género *Cocos* y considera que éste pudo haber evolucionado durante el cretácico «flotando entre islas volcánicas y atolones donde éstos bordeaban las placas continentales». La misma fuente indica que la forma doméstica del *Cocos*, llamada *Niu Vai*, ha resistido 110 días en flotación conservando su poder germinativo; los experimentos realizados indican que los cocos sobreviven largo tiempo mientras floten pero mueren si son sumergidos a la fuerza. Dowe & Caballion (1996) recopilan evidencias indirectas que indican que su origen está en Melanesia: éstas incluyen el hallazgo de polen fósil de más de 5.000 años de edad, la existencia de relaciones mutualistas con insectos y cangrejos endémicos y la presencia en esta región de la forma ancestral no domesticada, llamada *Niu Kafa*, que tiene semillas más pequeñas, mesocarpio fibroso más grueso y germina más tarde (y por lo tanto podría viajar más lejos). *Livistona chinensis* podría ser una tercera especialista hidrócora marina, pues no hay evidencias de zoocoria (Zona & Henderson 1989) y en cambio se ha documentado que semillas de *Livistona chinensis* var. *subglobosa* han germinado después de haber permanecido en agua de mar durante 60 días (Ehara *et al.* 2002). La especie está presente en varias islas volcánicas del Pacífico. Yoshida *et al.* (2000) han realizado estudios genéticos de RAPDs de ocho localidades japonesas de este mismo taxón para discutir el origen de las poblaciones. Los datos sugieren la posibilidad de que semillas o troncos vivos hayan sido transportados por las corrientes desde los campos meridionales de Iriomotejima hasta Aoshima. La especie tipo, *Livistona chinensis*, se ha asilvestrado en Hawai localmente y sólo se dispersa por gravedad y por hidrocoria a lo largo de los barrancos (HEAR 2003). Dowe (1987) plantea que el género *Metroxylon*, ampliamente distribuido por las islas del Pacífico, podría haberse dispersado por mar bajo forma de plantas adultas, pues los troncos vivos de *M. sagu* llegan frecuentemente flotando hasta la costa nordeste de Australia y las semillas, incapaces de sobrevivir en agua salada no son dispersadas ni por aves ni por murciélagos.

Las especies hidrócoras de agua dulce de los continentes no parecen ser capaces de superar viajes largos en agua salada. Un caso documentado es el de *Manicaria saccifera*, cuyas semillas llegan regularmente a algunas playas de la República Dominicana y de Florida, probablemente desde zonas pantanosas del Orinoco, recorriendo unos 1.400 km y más (Mejía *et al.* 1997). Sin embargo, las semillas no son viables (García, pers. com.). Esta especie se encuentra sólo en el continente y en la cercana isla de Trinidad. La falta de resistencia al viaje de muchas semillas flotadoras de arecáceas, como ejemplifica *Manicaria*, puede ser atribuida al corto periodo de viabilidad que poseen y al no encontrarse un hábitat adecuado en los cinturones costeros.

Palmeras diplócoras

Ciertas especies parecen tener síndrome de dispersión zoócoro e hidrócoro a la vez. *Pelagodoxa henryana*, endémica de Marquesas es cultivada o naturalizada en Vanuatu y Salomón. El fruto posee un grueso mesocarpio suberoso, hidrófobo y flotante y es capaz de germinar después de un viaje por mar (Corner 1969). Sin embargo es carnoso, amarillo y dulcemente aromático (Dowe & Caballion 1996), lo cual implica una vocación zoócora. Zona (2002) precisa que el género *Pseudophoenix*, presente en varias islas del Caribe y en la península de Yucatán, presenta en sus frutos características zoócoras, como aceites y coloración, e hidrócoras porque al secarse se forma una bolsa de aire entre semilla y endocarpio que le permite flotar. Zona (com. pers.) especifica que esta bolsa de aire es especialmente evidente en *P. lediniana* y *P. vinifera*, ambas especies de tierra adentro. La especie de distribución más amplia, *P. sargentii* está restringida a hábitats costeros: la única población no costera (a 30 km del mar), en Quintana Roo, es considerada relictica sobre una antigua línea de costa. En Belice y Florida sólo está presente en cayos, sin tocar las costas continentales. En tres pequeñas islas cercanas a las antillas mayores (Navassa, Gonâve, Sana) hay poblaciones que Zona (2002) considera politípicas y que contienen cierta diversidad local.

El «experimento» de Krakatoa

El único experimento natural de dispersión y colonización de palmeras en islas del que se poseen datos contrastados es el de la isla de Krakatoa, que fue «esterilizada» por una catástrofe volcánica en 1883. Desde entonces ha sido objeto de numerosas expediciones científicas periódicas, realizando detallados inventarios florísticos y estudios ecológicos. Gracias a estos esfuerzos conocemos qué palmeras crecen hoy en la isla y tenemos fechas de llegada más o menos exactas para todas ellas (Tabla 3).

Krakatoa está ubicada dentro del mayor centro de diversidad de las arecáceas y más precisamente entre Java y Sumatra, que poseen respectivamente 46 y 157 especies (ver Tabla 2). En los 120 años que han pasado desde la catástrofe, sólo ocho especies han establecido poblaciones en el nuevo territorio. Todas ellas tienen areales de distribución global muy amplios y son muy comunes en la región. La primera en llegar fue *Cocos nucifera*, que llegó a instalarse en la isla tras sólo 14 años. Esta especie, al igual que las siguientes dos que llegaron, es una palmera de gran tamaño, que puede crecer a pleno sol. Las especies que tardaron más en establecerse son las trepadoras o las multicaules de tamaño mediano, que necesitan el cobijo de una vegetación más desarrollada. Otras llegaron a la isla pero nunca lograron establecerse: desde 1932 se detectan semillas y plántulas

Tabla 3

Fecha de llegada de varias especies de palmeras presentes en Krakatoa

Años desde la		Especie	Características	Distribución global
Año	catástrofe			
1897	14	<i>Cocos nucifera</i>	Solitaria, grande	De Malasia central a SW Pacífico. Pantropical en cultivo y asilvestrado.
1920	37	<i>Oncosperma tigillarum</i>	Multicaule grande	Desde la península de Tailandia al oeste de Malasia
1929	46	<i>Corypha utan</i>	Solitaria grande	De NE India hasta N Australia
1979	96	<i>Calamus unifarius</i>	Trepadora	Nicobar y de Sumatra hasta Java
1979	96	<i>Calamus viminalis</i>	Trepadora	De NE India a Sur de China e Islas menores de la Sonda
1982	99	<i>Licuala spinosa</i>	Multicaule	De Hainan e Indo-China hasta Filipinas
1994	111	<i>Calamus polystachys</i>	Trepadora	Malasia occidental
1994	111	<i>Caryota mitis</i>	Multicaule	De SE China a Indochina y Malasia

Fuentes: Whittaker, com. pers. y, para «distribución global», Royal Botanic Gardens, Kew, 2003.

de *Nypa fruticans* en las playas de Anak Krakatoa, pero nunca se llegaron a establecer adultos por ser el hábitat inadecuado (Whittaker, com. pers.). En 1994 se encontró *Salacca* sp. cerca de un campamento de Rakata, quizás traída por el hombre, pero no sobrevivió.

Conocemos bien lo que hay hoy en Krakatoa, pero poquísimamente se sabe de la vegetación que existía antes de la esterilización. La única especie de palmera «registrada» antes de la catástrofe es una *Licuala*, probablemente *L. spinosa*, que aparece en un dibujo realizado en 1780 por el naturalista J. Webber y reproducido en un libro de Thornton (1996). Esta especie desapareció en 1883 y fue reencontrada en la isla 99 años más tarde, en 1982 (Whittaker, com. pers.). Hay evidencia de que al menos una de las especies hoy presentes en la isla (*Oncosperma tigillarum*) es dispersada dentro de Krakatoa por un ave: la «paloma imperial» *Ducula aena* (Partomihardjo et al., 1992; Thornton, 1996).

Endemismo y Disarmonía

Las islas suelen tener proporciones de endemismos más altos que las áreas continentales de superficie comparable, especialmente las islas oceánicas y los fragmentos continentales más antiguos. En la tabla 2 se expresan los datos de endemividad en géneros y especies para la mayoría de las islas del mundo. Muchos géneros de arecáceas tienen la gran mayo-

ría de sus especies o bien en islas o bien en continentes y a menudo observamos cierta discontinuidad en la riqueza en especies de cada género (o de cualquier otro rango taxonómico) entre un archipiélago y su continente más cercano. Esto es tradicionalmente interpretado como disarmonía y es debido a que los fenómenos de especiación y extinción dentro de cada género han seguido patrones distintos en las islas y el continente. Como se comentó anteriormente, las radiaciones «amplificaron» el número de especies en varios grupos de islas, dando lugar a neoendemismos, y la desertificación más o menos reciente de ciertos continentes hizo que el relictualismo acabara dominando en las islas cercanas a éstos, hoy ricas en paleoendemismos. A continuación se presentan los casos del Índico, del Caribe y del Pacífico.

El caso del Caribe

Las islas del Caribe tienen origen mixto. Las volcánicas son recientes y muchas de ellas sufren esterilizaciones periódicas por erupciones volcánicas. Las Antillas Mayores son fragmentos continentales y llevan varios millones de años de aislamiento. Las islas continentales cercanas a la costa continental son de muy reciente aislamiento y en varios casos llevan 10.000 años o menos de insularización (Comeau *et al.* 2003). En su conjunto, las islas caribeñas tienen una flora de areáceas muy rica, pero concentrada en las Antillas mayores donde están ubicados los centros de diversidad de *Coccothrinax*, *Thrinax*, *Roystonea*, *Pseudophoenix* y *Copernicia*, todos ellos fruto de especiaciones en las islas mayores (ver más adelante). De éstos, cuatro son géneros *plenamente antillanos* que apenas tocan las costas continentales y el quinto, *Copernicia*, posee sólo dos especies no antillanas en las sabanas de Sudamérica. La riquísima isla de Cuba cuenta con el 84% de endemidad. Su extraordinaria riqueza en especies y en endemismos se debe en gran parte a las radiaciones de *Copernicia* y *Coccothrinax*, causadas por la diversidad de suelos presentes en la isla y por la existencia de los más extensos complejos montañosos de las Antillas (ver más adelante).

Tres géneros son endémicos de las Antillas Mayores: *Calyptronoma*, de tres especies, y *Zombia* y *Gastrococos*, ambos monotípicos. Al menos dos especies pueden ser consideradas claramente relicticas: *Colpothrinax*, con una especie en sabanas de cuarzo de Cuba e Isla de Pinos y *Reinhardtia*, con una especie en bosque lluvioso submontano en La Española. En el arco de las pequeñas Antillas sólo hay un endemismo: *Syagrus amara*. Otras nativas de estas islas menores son endemismos compartidos con las Antillas Mayores. El arco de islas actuó probablemente como sistema de *stepping stones* para la dispersión de ciertas palmeras desde el continente sudamericano hacia las Antillas Mayores (e.g. *Aiphanes minima*) y viceversa (e.g. *Coccothrinax barbadensis*). Las islas continentales cercanas al

continente, no poseen especies endémicas y albergan muchas de especies de distribución continental. Trinidad y Margarita son las mayores y son relativamente ricas en especies (y tipos de ecosistemas). Las restantes islas, pequeñas y de poca elevación poseen una flora muy pobre.

En la tabla 4, vemos que las Antillas, aún teniendo muy cerca los riquísimos territorios de Centroamérica y Sudamérica septentrional, poseen en su flora muchos géneros total o mayoritariamente antillanos, con una representación mínima o nula de géneros de distribución continental.

Tabla 4
Distribución de géneros antillanos entre islas y tierra firme

Género	Total especies	Sólo en islas	En islas y continentes	Sólo en continentes
<i>Acrocomia</i>	2	—	1 (50%)	1 (50%)
<i>Aiphanes</i>	23	1 (4%)	1 (4%)	21 (91%)
<i>Attalea</i>	66	1 (2%)	—	65 (98%)
<i>Bactris</i>	75	3 (4%)	4 (5%)	68 (91%)
<i>Calyptrocoma</i>	3	3 (100%)	—	—
<i>Coccothrinax</i>	50	48 (96%)	2 (4%)	—
<i>Colpotherinax</i>	3	1 (33%)	—	2 (66%)
<i>Copernicia</i>	21	19 (90%)	—	2 (10%)
<i>Desmoncus</i>	7	—	2 (29%)	5 (71%)
<i>Euterpe</i>	7	4 (57%)	2 (29%)	1 (14%)
<i>Gastrococos</i>	1	1 (100%)	—	—
<i>Gaussia</i>	5	3 (60%)	—	2 (40%)
<i>Geonoma</i>	59	—	2 (3%)	57 (97%)
<i>Prestoea</i>	10	—	2 (20%)	8 (80%)
<i>Pseudophoenix</i>	4	3 (75%)	1 (25%)	—
<i>Reinhardtia</i>	6	1 (17%)	—	5 (83%)
<i>Roystonea</i>	10	7 (70%)	2 (20%)	1 (10%)
<i>Sabal</i>	16	4 (25%)	3 (19%)	9 (56%)
<i>Syagrus</i>	31	1 (3%)	—	30 (97%)
<i>Thrinax</i>	7	6 (86%)	1 (14%)	—
<i>Zombia</i>	1	1 (100%)	—	—

Basada en: Royal Botanic Gardens, Kew (2003). Se excluyen de esta tabla los géneros plenamente continentales que sólo tienen uno o dos representantes no endémicos en la isla de Trinidad, continental y muy cercana al continente: *Desmoncus*, *Manicaria*, *Mauritia*.

El caso del Índico

Los principales archipiélagos del Índico tienen un nivel de endemici-
dad en palmeras total o casi total y son dominados por el relictualismo y
la disarmonía. La gran isla de Madagascar cuenta con una endemici-
dad del 98%, pues de las 175 especies de palmeras silvestres de Madagascar,
tres son probablemente introducidas por el hombre (*Cocos nucifera*, *Raphia*
farinifera y *Elaeis guineensis*) y sólo dos de las nativas crecen de forma natu-
ral fuera de la isla (*Hyphaene coriacea* y *Phoenix reclinata*). De las 170 espe-
cies endémicas, 135 pertenecen al género *Dypsis* que es casi totalmente
endémico con sólo dos especies nativas de Comores (Dransfield & Beentje,
1995). Dransfield & Beentje (1995) consideran relicticos muchos géneros
endémicos de Madagascar y Comores, resaltando el contraste con la gran
pobreza de la flora palmácea actual de África que achacan a las extincio-
nes debidas a cambios climáticos. Creen que las palmeras malgaches, «ex-
cluyendo las pocas especies no endémicas, representan líneas evolutivas
que estaban presentes en la isla antes de que ésta se separara de África
en el Cretácico tardío y de la India en el Terciario temprano». Observan
que pueden verse hoy «en Madagascar los restos de la flora del Sur de
Gondwana que fue mucho más rica hace tiempo». Añaden que una línea
(Dypsidinae) experimentó una radiación espectacular en la mayoría de los
hábitats de la isla» (ver más adelante).

El fragmento gondwánico de Seychelles cuenta con 6 géneros monotí-
picos endémicos de palmeras y es por ello considerado un modelo de re-
lictualismo extremo. Las Mascareñas son un archipiélago joven de 8-1,5
Ma y sorprenden por su riqueza en palmeras, totalmente endémicas. Tres
géneros son monotípicos y los otros dos se han diversificado: *Hyophorbe*
posee cinco especies y *Latania* tres, una por cada isla. Sri Lanka cuenta con
un 65% de endemici-
dad y género monotípico endémico. La isla de Christ-
mas, al Sur de Java cuenta con una sola especie nativa y endémica: *Arenga*
listeri. Las demás islas del Índico, cercanas a las costas asiáticas, como
Andamán y Nicobar, son menos disarmónicas y no poseen géneros endé-
micos.

El caso del Pacífico Occidental

Pintaud (1999) analiza las floras de palmeras de los ricos archipiélagos
del Pacífico Occidental y encuentra un gradiente de endemici-
dad e insularización creciente que va desde Nueva Guinea-Bismarck hasta Nueva Ca-
ledonia y Samoa. Al incrementar el aislamiento disminuyen las relaciones
con la flora de Nueva Guinea, incrementa el endemismo (ver Tabla 2) y
aumenta la disarmonía por la presencia de radiaciones y de géneros mo-
notípicos. La endemici-
dad específica va desde el 43% en Bismarck, al 59%

en Salomón, al 76% en Vanuatu alcanzando el 100% en los archipiélagos más alejados. El nivel de endemismo en géneros es inexistente en Bismarck y Salomón por causa del débil aislamiento florístico de esos archipiélagos que poseen una flora de tipo continental atenuado que conserva lo esencial de la diversidad filética de Nueva Guinea con una diversidad específica menor. Bismarck es particularmente «armónico». En Salomón la insularidad empieza a cobrar fuerza debido a la aparición de la radiación, que ha tocado varios géneros. Ahí aparece un mínimo de disarmonía pues se «pierde» una subtribu y cuatro géneros. En Vanuatu, crece el efecto-filtro: desaparecen dos géneros más, hay una radiación en *Veitchia* y aparece el primer género endémico (*Carpoxyton*). Según Pintaud (1999), Fiji marca el fin de la influencia novoguineana a nivel de género. La endemidad se hace absoluta a nivel de especie, la radiación continúa (*Veitchia*, *Balaka*) y aparece un elemento del Pacífico oriental (*Pritchardia*). Nueva Caledonia y Samoa presentan el síndrome típico de las islas oceánicas más aisladas: disarmonía extrema, endemidad absoluta y diversificación intensa a partir de un pequeño número de fundadores. Pintaud también destaca que las relaciones fitogeográficas de las floras arecáceas del Pacífico Occidental reflejan las del conjunto de la flora vascular de esta región. Sin embargo, indica, las palmeras se distinguen por un nivel de endemismo claramente superior a la media. Dowe (1989) relaciona el relictualismo de muchas arecáceas del Pacífico sudoccidental, que tuvieron su origen en el continente australiano, con los cambios climáticos padecidos por este continente.

Islas con endemidad absoluta

Algunas de las grandes islas cuentan con gran endemidad en palmeras: Madagascar (98%), Cuba (84%), Nueva Guinea (83%) y Australia (80%) si la quisiéramos considerar isla, pero en ciertas islas/archipiélagos mucho más pequeños se alcanza un 100% de endemidad en palmeras. Desde el punto de vista biogeográfico suelen ser los territorios más alejados de los centros continentales de evolución y colonización, o bien por hallarse muy lejos de las costas continentales o bien por encontrarse cerca de costas desérticas desprovistas de palmeras (e.g. Canarias, Guadalupe). La mayoría de islas con endemidad absoluta en arecáceas está ubicada en el Pacífico. Las excepciones son:

- Dos archipiélagos en Macaronesia (Canarias y Cabo Verde), con una especie endémica en cada uno.
- Uno en el Atlántico occidental (Bermuda), con una única especie endémica.

- Dos en el Índico (Seychelles y Mascareñas), más ricos en especies endémicas.
- Uno en el Índico (Isla Christmas, unos 350 km al Sur de Java) con una única especie endémica.

En la tabla 5 se exponen los casos de islas con endemividad total, ordenadas según un criterio florístico. El caso de Cabo Verde es controvertido, pues la única especie presente, *Phoenix atlantica*, podría ser sinónimo de *P. dactylifera* o podría ser descubierta para Marruecos o Canarias, dejando de ser endémica (Henderson et al. 2003).

Tabla 5
Islas con endemividad total

Una subespecie endémica en un género y especie no endémicos	Una especie endémica en un género no endémico	Varias especies endémicas en un solo género no endémico	Una especie endémica en un género monotípico endémico	Varias especies en varios géneros, todos o casi todos endémicos
Norfolk (<i>Rhopalostylis baueri</i> var. <i>baueri</i>)	Canarias (<i>Phoenix canariensis</i>)	Nueva Zelanda e islas cercanas (<i>Rhopalostylis baueri</i> , <i>R. sapida</i>)	Juan Fernández (<i>Juania australis</i>)	Lord Howe
	Christmas (<i>Arenga listeri</i>)	Tuamotu (<i>Pritchardia vuykstekeana</i> , <i>P. pericularum</i>)	Pascua (<i>Paschalococos dispersa</i> , de extinción reciente)	Seychelles
	Cabo Verde (<i>Phoenix atlantica</i>)	Hawai (23 especies en el género <i>Pritchardia</i>)	Marquesas (<i>Pelagodoxa henryana</i>)	Mascareñas
	Mitiaro (Islas Cook) (<i>Pritchardia mitiarioana</i>)			Nueva Caledonia
	Bermuda (<i>Sabal bermudana</i>)			Madagascar (2% de especies no endémicas)
	Guadalupe (Méjico) (<i>Brahea edulis</i>)			

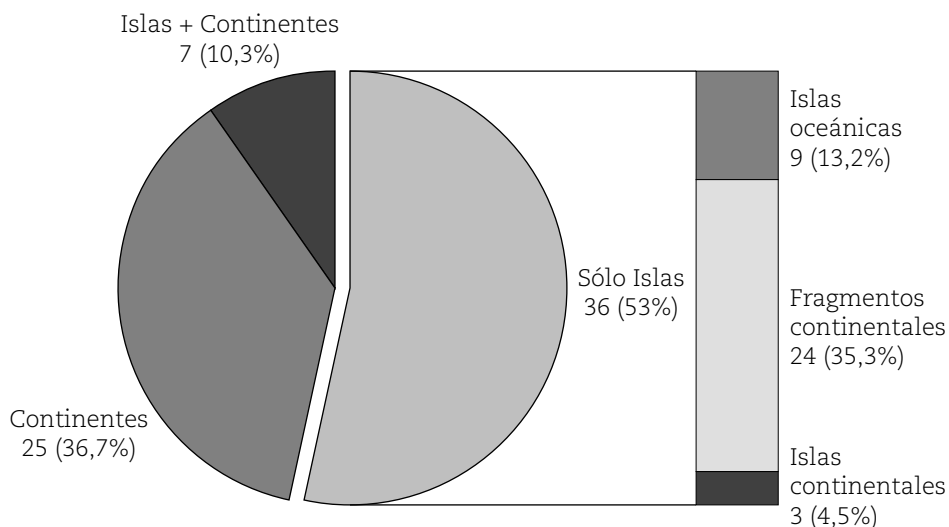
Los géneros monotípicos endémicos

Los géneros monotípicos, o monoespecíficos, son especialmente importantes desde el punto de vista de la evolución y de la conservación, pues una sola especie representa una «rama» entera de la familia. La mayoría de ellos tiene origen relíctico y representa los restos supervivientes de una línea evolutiva casi integralmente extinta. El 36% de los 191 géneros de *Arecaceae* es monotípico (68) y más de la mitad de ellos vive en islas. En la tabla 1 se observa el reparto de los géneros monotípicos endémicos en continentes e islas y, en la figura 2 se especifica en qué tipo de islas. Sólo tres viven en islas continentales: *Loxococcus* en Sri Lanka, *Adonidia* de Palawan (Filipinas) y *Eleiodoxa* en Borneo. Sólo siete viven a la vez en islas y continentes. Dos de ellos, *Cocos* y *Nypa*, por su clara especialización hidrócora marina, están presentes en todo tipo de territorios dentro de sus amplísimas distribuciones.

Los fragmentos continentales, en cambio, son especialmente ricos en géneros monotípicos (ver Figura 2 y Tabla 2). Nueva Caledonia, con 16 géneros nativos posee ocho monotípicos. Seychelles, posee 6 especies de palmeras nativas y todas ellas pertenecen a géneros monotípicos endémicos. Este archipiélago, además de las seis palmeras posee sólo otro género monotípico de plantas vasculares: *Medusagyne*, hoy ubicado en su propia familia monoespecífica y endémica *Medusagynaceae* (Mabberley 1990). Ma-

Figura 2

Reparto de los 68 géneros monotípicos endémicos en islas y continentes



dagascar y Australia siguen en la lista con cinco. La pequeñísima Lord Howe contiene dos. Podemos asumir que en las islas donde los géneros monotípicos protagonizan la flora local, el relictualismo ha jugado un papel más importante que la especiación en constituir la biota insular.

En varios casos estos géneros son «piezas» emblemáticas de la flora de una región. En Vanuatu, la palmera *Carpoxyton* constituye el único género monotípico endémico de la flora vascular de este archipiélago, que cuenta con 1.500-2.000 especies (Takhtajan 1986, Dowe & Caballion 1996, Pintaud 1999). La misteriosa palmera extinta de la isla de Pascua perteneció a un género monotípico descrito recientemente (Dransfield 1991): *Paschalococos disperta*. Esta especie, en un tiempo muy abundante según indican los registros fósiles de polen, decayó cuando los isleños deforestaron la isla. Se cree que sus troncos pudieron utilizarse para transportar los moai y que su extinción hizo que no se construyeran más estatuas. Todo lo que se conoce de ellas es su polen fósil y unos endocarpios de aproximadamente 840 años de edad, con signos de mordidas de una o más especies de ratas (Dransfield *et al.* 1984).

El número de géneros monotípicos parece destinado a oscilar y probablemente a disminuir. Algunos, como *Lemurophoenix* y *Beccariophoenix* de Madagascar, *Acantophoenix* de Mascareñas, y *Pelagodoxa* de Marquesas podrían dejar de ser monoespecíficos, pues estudios recientes podrían dar lugar a la descripción de nuevas especies. Otros, como los antillanos *Gastrococos* y *Zombia*, podrían desaparecer por sinonimizarse sus especies en *Acrocomia* y *Coccothrinax* respectivamente.

Los grandes géneros insulares y las radiaciones

Los géneros de palmeras de distribución total o mayoritariamente insular y que cuentan con un gran número de especies son casi siempre fruto de una radiación. Pocos autores se atreven a definir los procesos de radiación debido a lo equivoco del término.

Según Dowe (com. pers. 2003) hay evidencia de radiación en Australia en *Archontophoenix* (6 spp.), *Linospadix* (5 spp.) y *Livistona* (18 spp.). Zona (com. pers.) considera que *Balaka* (11 spp.), *Pritchardia* (27 spp.) y *Veitchia* (8 spp.) son excelentes ejemplos de especiación en islas volcánicas del Pacífico. Pintaud (1999) menciona los siguientes casos de radiación: *Heterospathe*, *Areca*, *Drymophloeus*, *Gulubia*, *Physokentia* y *Clinostigma*, en Salomón; *Veitchia* en Vanuatu; *Veitchia* y *Balaka* en Fiji; y *Bassellinia* en Nueva Caledonia. En el Caribe los casos más espectaculares son *Coccothrinax* (51 spp.), *Copernicia* (14 spp.) y *Thrinax* (7 spp.). En el Índico es sólo en Madagascar-Comores dónde encontramos grandes géneros, como *Dypsis* (138 spp.) y *Ravenea*

(17 spp.). Las grandes islas al sureste de Asia están dominadas por grandes radiaciones en géneros de palmeras trepadoras espinosas y dioicas (*Calamus*, *Korthalsia*, *Daemonorhops*) y otros géneros mayoritariamente insulares, como *Pinanga* (128 spp.) y *Licuala* (134 spp.), *Cyrtostachys* (11 spp.) y *Areca* (44 spp.) o puramente insulares como *Gronophyllum* (27) y *Calypotrocalyx* (27).

A continuación se detallan tres casos de radiación espectacular en islas en Madagascar (*Dypsis*), Antillas (*Coccothrinax*) y Polinesia (*Pritchardia*).

El género *Dypsis* es el mayor de los géneros insulares y constituye un ejemplo clásico de radiación en palmeras. Es extraordinariamente diverso, tal vez el más diverso de la familia (Dransfield & Beentje 1995). Cuenta con 138 especies, todas ellas de Madagascar, salvo tres (Royal Botanic Gardens, Kew 2003). Una de ellas es *Dypsis pambana*, endémica de Pemba, pequeña isla continental ubicada en la costa de Tanzania. Otras dos, *D. humblotiana* y *D. lanceolata*, son endémicas de las jóvenes islas volcánicas Comores. La configuración taxonómica actual nace de una revisión profunda (Dransfield & Beentje 1995) que unificó en *Dypsis* los siete géneros anteriormente existentes en la subtribu *Dypsidinae*. El género presenta un amplio abanico de adaptaciones y es importante mencionar la existencia de una especie trepadora (*Dypsis scandens*) de, al menos, una especie reófito en su estado juvenil (*D. crinita*), y de una especie de tronco ventricoso (*D. decipiens*) nativa del bosque de meseta a 1.400-2.000 m.

Por otra parte, *Pritchardia* es un género totalmente insular de 28 especies, presentes en Hawai, Fiji, Samoa, Islas Cook, Tonga e islas Tuamotu. Tiene afinidad con géneros norteamericanos y se cree que colonizó el Pacífico desde este continente. Según Chapin *et al.* (aceptado), existen 24 especies endémicas en el archipiélago hawaiano. Por estudios paleopalinológicos sabemos que un bosque dominado por *Pritchardia*, *Dodonea* y *Kanaloa* cubrió las tierras bajas de Oahu desde, al menos, el 1200 a. c. hasta el 1200 d. c. El bosque de *Pritchardia* decayó repentinamente después de esta fecha, cuando los polinesios habían ya colonizado las tierras bajas (Mueller-Dombois & Fosberg 1998). Las especies supervivientes en el archipiélago hawaiano crecen cada una en no más de una isla. La mayoría de ellas es nativa de los bosques húmedos de cierta altitud. Entre ellas está *P. waialealeana*, restringida al monte Waialeale de Kauai, considerado el lugar más lluvioso del planeta, con unos 15 m de pluviosidad anual. De muchas especies queda un número de individuos críticamente bajo, contenidos en una o dos poblaciones de areal muy reducido. Se cree que al menos una especie, de Laysan, haya llegado a la extinción (Mueller-Dombois & Fosberg, 1998) a principios del siglo XX, cuando la isla fue desertificada por una plaga de conejos.

El género antillano *Coccothrinax* fue creado por Sargent en 1899 y desde entonces han sido descritos 104 taxones, incluyendo subespecies, variedades y manipulaciones nomenclaturales. No hay revisión reciente del género y el número de especies hoy aceptadas varía entre 52 y 14 según los distintos autores. La mayoría de las especies son endemismos muy locales de las Antillas Mayores y constan de una sola población. La especiación del género fue promovida por la diversidad edáfica y topográfica de las Antillas Mayores. Los principales centros de diversidad corresponden a sus mayores sistemas montañosos. Todas las especies viven en islas. Los taxones-poblaciones abundan en ambientes «difíciles» considerables islas en las islas: desde las tierras bajas, en playas, rocallas y sabanas, hasta las cumbres. Algunos están restringidos a «islas» de suelos derivados de la serpentina, «tóxicos» por las concentraciones de metales. Están aislados entre sí por una matriz de ambientes «fáciles», de poca pendiente y de buen suelo, en la que sólo pocas especies se adentran aprovechando los parches de vegetación degradada. Verdecia (com. pers.) sugiere que el género adaptado a un ambiente seco, no puede atravesar las barreras constituidas por los grandes bosques mesófilos que ocupan (u ocuparon) los valles y ciertas montañas. Considera que evolucionó en el marco de un mosaico no solo geológico, sino de zonas secas-zonas húmedas, matorrales bajos micrófilos-bosques altos mesófilos, zonas donde la luz llega hasta el mismo suelo-zonas con cubierta total.

En la República Dominicana *C. scoparia* alcanza unos 1.900 m de altitud con bosques de coníferas y *C. montana* unos 1.600 m con bosques de frondosas. Hay muchos endemismos locales en suelos extremos, como los campos de «diente de perro» (rocas cársticas de coral fósil casi sin suelo) o los suelos derivados de la serpentina, a menudo cargados de metales pesados. La gran mayoría de las especies no está armada, pero en unas pocas, de sabanas y de rocallas, las extremidades de las fibras de la vaina son convertidas en grandes espinas, mientras que en el resto del género estas fibras son blandas e incapaces de herir. La talla va desde los pocos decímetros de *C. acaulis*, hasta los 30 m de *C. alexandri*. Al menos una especie es marcadamente ventricosa: *C. spissa*. *C. gracilis* es la especie más esbelta de todas las palmeras no trepadoras, pudiendo alcanzar los 20 m de altura con un tronco de unos 2,5 cm de diámetro (datos inéditos). Su *slenderness ratio*, definido por Henderson (2002), es entonces de 0,00125. Las semillas varían entre poco menos de 1 mm en *C. gracilis*, que son las más pequeñas y livianas de las arecáceas, hasta incluso 2 cm en *C. crinita*. La vocación insular del género queda clara observando los extremos de su distribución. Sólo dos especies están presentes en islas y continentes simultáneamente: *C. argentata* en Florida, cayos meridionales de Florida y Cuba (Zona com. pers.) y *C. readii* en península de Yucatán e isla de Cozumel (Orellana com. pers.). El extremo meridional de la distribución está representado en las islas de Trinidad y de Margarita por *C. barbadensis*, que

no llega a la tierra firme venezolana, aún estando las floras de estas islas sumamente relacionada con la existente en Venezuela.

El síndrome insular en las palmeras

El síndrome insular es un conjunto de tendencias evolutivas que «afecta» las floras y las faunas de muchas islas verdaderas del mundo y que son estudiadas en varios capítulos de este libro. Como es de esperar, la casi totalidad de estas tendencias en las areáceas, se exacerban en las islas oceánicas más alejadas o los fragmentos continentales más antiguos. Ahí encontramos varios casos de esas «tendencias»: ausencia de armadura, gigantismo, enanismo, pérdida de la capacidad de dispersión y posibles rupturas de relaciones con especies extintas. En las islas de aislamiento reciente, como es de esperar, no se han detectado casos que puedan representar estas tendencias evolutivas. Sin embargo, varias de las palmeras ventricosas mencionadas en el párrafo correspondiente viven en las Grandes Antillas.

La tendencia hacia la dioecia en contextos insulares, que parece ocurrir en otros grupos vegetales, no es evidente en las palmeras. Dowe (com. pers.) estudió recientemente la evolución de la dioecia en areáceas. Su conclusión es que los taxones insulares repiten los patrones sexuales de sus parientes más cercanos en los continentes.

Presencia y ausencia de armadura

La mayoría de los géneros de las Areaceae tienen o bien todas las especies armadas o bien ninguna. Muy pocos tienen ambas simultáneamente. Las espinas pueden aparecer en casi cualquier órgano. Pueden estar presentes sobre troncos, vainas, foliolos, ráquides, espatas y raquillas. Las más conspicuas y agresivas suelen ser las que están presentes en los márgenes del pecíolo (e.g. *Washingtonia*) o en las extremidades libres de las fibras de la vaina (e.g. *Trithrinax*). Otros tipos de espinas resultan de la modificación de ciertos órganos como es el caso de los foliolos espinescentes ó acantófilos (e.g. *Phoenix*) y de las raíces adventicias espinescentes (e.g. *Cryosophila*, en el tronco y *Zombia*, en el suelo). Los ecosistemas más ricos en especies armadas son los estacionales de tierras bajas, como las sabanas. Los más ricos en especies inermes son los bosques húmedos, sobre todo los de cierta altitud, y como se explicará a continuación, los de las islas más aisladas.

En aquellos archipiélagos del Océano Pacífico con un 100% de endemidad en Areaceae (ver tabla 2) casi ninguna especie de palmera posee espinas. Las pocas excepciones son *Calamus*, *Licuala*, *Metroxylon* (que en va-

rias especies posee espinas flexibles) y *Pritchardiopsis*, de Nueva Caledonia, que está armada sólo en su fase juvenil, los márgenes del pecíolo son conspicuamente dentados en los juveniles y se hacen casi lisos en los adultos (Hodel & Pintaud 1998).

En Seychelles, en cambio, donde cabría esperar una flora inerme, cinco de las seis especies de palmeras nativas y endémicas están armadas, lo que puede ser interpretado como respuesta a la depredación de las tortugas terrestres gigantes (*Geochelone gigantea*) que se extinguieron en época histórica y que hoy sólo sobreviven en el atolón de Aldabra. De las cinco especies armadas, sólo una conserva su armadura en la edad adulta (*Deckenia nobilis*). Las restantes cuatro, al igual que *Pritchardiopsis* de Nueva Caledonia, se hacen inermes o mucho menos espinosas al alcanzar la edad adulta. La única especie inerme es *Lodoicea maldivica* que posee juveniles extraordinariamente robustos (ver párrafo Cambios de tamaño, Gigantismo y Enanismo). Sin embargo, en el archipiélago de las Mascareñas, que también estuvo poblado por especies de *Geochelone* recientemente extintas, sólo dos de las 11 especies nativas y endémicas están armadas, por lo que este patrón no parece repetirse.

Cuba es un fragmento continental que en un pasado reciente poseía una fauna de gran tamaño más rica y abundante que la actual. El 33% las especies nativas de arecáceas está armado y el género espinoso *Copernicia* ha experimentado una fuerte especiación con unas 14 especies endémicas presentes. Una de las especies armadas, *Gastrococos crispa*, se hace mucho menos espinosa al alcanzar su fase adulta al igual que las especies mencionadas para Seychelles y Nueva Caledonia.

En Canarias, la única especie presente y endémica, *Phoenix canariensis*, está sumamente armada, siendo quizás la más «agresiva» de la familia. En la base de las hojas posee foliolos espinescentes muy robustos, de 15-35 cm, que forman un enredo de navajas que envuelve y protege el cogollo. La flora vascular de estas islas es relativamente inerme y tal armadura en una especie endémica invita a pensar que se trate de un paleoendemismo y que las espinas sean estructuras vestigiales «arrastradas» desde África o Europa, donde las glaciaciones y la desertización causaron la extinción de la paleoflora subtropical.

El mayor género exclusivamente insular que existe es totalmente inerme. Se trata, como hemos visto, de *Dypsis*, con 140 especies en Madagascar e islas cercanas. Lo mismo ocurre en la gran mayoría de géneros que han tenido especiaciones en islas verdaderas (ver más arriba).

En islas continentales un mayor porcentaje de las especies posee armadura. Destaca en las islas continentales de la Sonda, el género espi-

noso *Calamus* que está representado por unas 200 especies en esa región.

Las palmeras tienden a perder su capacidad defensiva en las islas verdaderas por la ausencia de depredadores. Allí donde se mantienen las armaduras puede deberse a la reciente extinción de depredadores insulares o al tratarse de paleoendemismos. Cinco especies insulares, de Cuba, Nueva Caledonia y Seychelles, son espinosas tan solo durante su etapa juvenil y parecen ser las únicas especies de la familia que «pierden» las espinas. La ausencia de espinas es la causa de que varias palmas insulares se encuentren amenazadas por la fauna introducida. En la isla de Antigua, la especie nativa inerte *Coccothrinax barbadensis* ha sido diezmada por el ganado, mientras que una especie exótica continental armada, *Phoenix reclinata*, ha invadido gran parte de la isla (Morici, 1997).

Gigantismo y Enanismo

Los cambios de tamaño en floras y faunas insulares son considerados tendencias evolutivas clásicas de los sistemas aislados (ver capítulo de Alcover, en este libro). Varias especies llegan a adquirir tamaños extremos en el cuerpo entero o en sus órganos y se convierten en casos de «gigantismo» o «enanismo».

En las islas se encuentran los eófilos (la primera hoja con lámina producida por una semilla al germinar), las flores, las semillas y los frutos más grandes y más pequeños de las arecáceas. En cambio, los tamaños de las plantas adultas no parecen ser extremos en condiciones insulares. Las palmeras adultas de tamaños extremos son todas continentales. El único caso posible de gigantismo en adultos es el de un endemismo dominicano de selva submontana (*Reinhardtia paiewonskiana*), que puede alcanzar los 12 m de altura. Las otras especies del mismo género, todas continentales, son pequeños elementos de sotobosque. Miden pocos decímetros salvo una de ellas, *R. elegans*, que alcanza los 2-6 m (Read et al. 1987).

Lodoicea maldivica, endémica de Seychelles, ha sido considerada por muchos autores un caso ejemplar de gigantismo insular en vegetales. Es una palmera dioica de gran tamaño, que produce la drupa y la semilla más grande del reino vegetal, conocida como «coco de mer» o doble coco. Sus semillas tienen un tamaño muy variable, de unos 30 cm y un peso que varía entre los 5 y los 23 kg. Se conocían desde antes de que se descubrieran las Seychelles, pues las semillas muertas llegan flotando en ocasiones hasta las costas de Sri Lanka, Maldivas, India y Java. Bruemmer (1998) relata que el coco-de-mer fue uno de los seis tesoros naturales más codiciados por los hombres de poder de la historia. Se decía que procedían

de una gran selva que crecía en el fondo del Océano Índico. Se conservaban enteras como elementos mágicos o como piezas de coleccionismo y se intercambiaban por palacios y por barcos cargados de materiales preciosos. Fragmentos de ellas, engarzados en oro, eran vendidos a los gobernantes de China por valores inconmensurables. Rodolfo II (1552-1612), monarca del Sacro Imperio Romano Germánico, ofreció la fortuna imperial de 4.000 florines de oro por una nuez y no pudo conseguirla. Bailey (1942), Ethelbert Blatter (1926) y Lionnet (1965) cuentan más detalles de la historia y las historias ligadas a *Lodoicea*. En 1609, los franceses divisaron la primera isla de Seychelles que fue por ello llamada Silouhette y en 1743 se describió formalmente la especie que producía las nueces «mágicas».

Sus parientes más cercanos en la subtribu Lataniinae producen frutos con estructura parecida pero de tamaño mucho menor. *Borassus*, que a la espera de una revisión moderna de la subfamilia es considerado el género más cercano, tiene frutos de aproximadamente 10 cm de diámetro. El gigantismo de la «nuez» conlleva gigantismo en las estructuras que le preceden y siguen: flor y eófilo. *Lodoicea* posee las flores femeninas de mayor volumen de la familia, de unos 10 cm de diámetro (Uhl & Dransfield 1987) pero *Aphandra natalia*, de Amazonia, produce las más largas: flores pistiladas de unos 25 cm (Barfod 1991). La lámina del eófilo que aparece de los coco-de-mer al germinar ronda el metro cuadrado de superficie. Las plántulas menos jóvenes poseen hojas con pecíolos de hasta 10 m, que elevan las láminas hacia la luz, compensando el crecimiento lento del tronco (Edwards et al. 2002). Recientemente se han publicado varias hipótesis para explicar qué presión evolutiva ha originado el gigantismo del coco-de-mer: Edwards et al. (2002) plantean dos hipótesis ligadas a un supuesto cambio climático y ecológico en Seychelles de un clima seco de sabana al actual más húmedo, de selva. En una de ellas la causa del gigantismo es la sombra y la necesidad de producir plántulas de tamaño mayor. En la otra es la competición entre plántulas: la falta de dispersores en el archipiélago llevó la especie a producir menor cantidad de semillas y de tamaño mayor, para evitar la competencia al pie de las madres. Henderson (2002) cree que no es preciso buscar una explicación selectiva y cree que el gigantismo – que considera generalizado en la subfamilia – está ligado a una disminución de la velocidad de crecimiento del tronco.

El fruto gigante de *Lodoicea* tarda 6 años en madurar (Henderson 2002). Ninguna otra especie vegetal se acerca a este dato. El fruto inmaduro es comestible para los humanos y lo sería probablemente para muchos depredadores continentales capaces de alcanzarlos. Esta lentitud en la maduración, junto con la falta de armaduras en las especies insulares, puede ser ciertamente parte del síndrome insular y es análoga a la pérdida de miedo a los depredadores alóctonos, que Alcover describe en su capítulo de este mismo libro. Según indican fuentes no académicas, otras especies

insulares son especialmente lentas en madurar sus frutos. Sin embargo, la escasez de datos contrastados no permite extraer ningún tipo de conclusión.

El segundo fruto más grande de las Arecáceas es el coco, de dispersión hidrócora marina, seguido por los del ya mencionado género *Borassus*, dispersados por elefantes, monos e hidrocoria fluvial. El extremo inferior de tamaño en flores lo hallamos en Madagascar. Las flores de algunas de las más pequeñas especies de *Dypsis* de tres estambres están entre las más pequeñas la familia. En concreto las de *D. pachyramea* y *D. remotiflora* apenas superan el milímetro (Dransfield & Beentje 1995). El extremo inferior de tamaño en semilla y eófilo pertenece a *Coccothrinax gracilis*, endémico de La Española, que es la especie de palmera no trepadora más esbelta (ver más arriba: radiación de *Coccothrinax*). Semillas secas viables procedentes de la localidad de Samaná miden aproximadamente 1 mm y tienen un peso medio de 17,25 mg. Los eófilos producidos por esas semillas al germinar promedian 1,8 mm de ancho por 62 mm de largo (datos inéditos). Eófilos de tamaño parecido pertenecen a otras especies relacionadas, de Cuba y de La Española, todas endémicas locales de rocallas cársticas y de semillas pequeñas.

Pérdida de la capacidad de dispersión

En Hawái, Nueva Caledonia y Seychelles hay casos de arecáceas que pudieron haber perdido su poder de dispersión debido a una evolución insular.

El género *Pritchardia* es un ejemplo clásico de pérdida de la capacidad de dispersión en plantas desde que lo expuso Carlquist (1980). Las semillas de las especies hawaianas del bosque húmedo de cierta altitud son mucho más grandes y pesadas que las que pertenecen a especies de las tierras bajas y de otros archipiélagos. Según Chapin (com. pers.) las especies hawaianas evolucionaron a partir de ancestros de frutos pequeños, carnosos y colorados, (probablemente *P. pacifica* o *P. thurstonii*) y progresaron hasta frutos grandes, fibrosos verde oscuro o morados, de 1 a 5 cm de diámetro.

Otro posible caso de pérdida de la capacidad de dispersión es el fruto de *Pritchardiopsis*, de Nueva Caledonia. Esta especie es considerada relicto de una antigua flora gondwánica (Dowe 1989). El fruto, difícilmente dispersable, es extraordinariamente grande para ser un miembro de las *Livistoninae* y pudo haber evolucionado posteriormente al aislamiento del género (Pintaud 1999), quizás adaptándose a ser dispersado por algún ave hoy extinta (Pintaud 2000; ver más adelante: Especies Viudas)

Lodoicea maldivica es definida por Mabberley (1997) como «un callejón evolutivo sin salida sobre un pequeño fragmento de Gondwana». La especie parece ser absolutamente incapaz de dispersarse y padece un aislamiento que a la larga podrá sólo llevarla a la extinción. Sólo las semillas muertas pueden flotar, mientras que las vivas se hunden. Eso explica por qué la especie a pesar de llamarse «maldivica» es endémica de Seychelles y nunca llegó a colonizar Maldivas ni las costas de la India. Algunos autores plantean la posibilidad de que *Lodoicea* se disperse a través de las plántulas en germinación y no por sus semillas. Según explica Tomlinson (1990), cuando *Lodoicea* germina produce un eje cotiledonar de hasta 4 m que une la plántula propiamente dicha a la semilla para alimentarla durante 3-4 años. Este eje o pecíolo cotiledonar tiene extensión horizontal y no vertical geotrópica como en *Borassus*. Tomlinson (1990) especula que este eje horizontal puede ayudar la dispersión. Edwards *et al.* (2002) retoman esta hipótesis y añaden que la «cuerda» puede llegar a medir 10 m pero en la mayoría de los casos no supera el metro.

Palmeras ventricosas

Ciertas palmeras son llamadas ventricosas por poseer un ensanchamiento en su tronco, comúnmente llamado «barriga». Puede estar ubicado o bien en la base del tronco formando una «botella» (e.g. *Hyophorbe lagenicaulis* y *Jubaea chilensis*), o más típicamente en su parte central, formando un «huso» (tronco fusiforme), como se aprecia en la foto 1. Tomlinson (1990) menciona que *Borassus aethiopicum* puede tener uno, dos e incluso tres vientres.

La gran mayoría de las especies con troncos abultados son insulares y originarias de las Antillas, Madagascar y Mascareñas (ver tabla 5). Beccari (1912), estudiando las palmeras cubanas, quedó fascinado por las especies ventricosas: «tan comunes entre las especies cubanas y tan escasas en el resto del mundo». Pocas especies son continentales: *Acrocomia* spp., *Borassus* spp., *Ceroxylon ventricosum*, *Gaussia gomez-pompae*, *Iriarteia deltoidea*, *Jubaea chilensis*.

Las especies ventricosas pertenecen a varias subfamilias distintas, lo cual indica que los troncos ventricosos ha surgido varias veces en la historia evolutiva de las palmeras. En el género *Borassus*, casi todas las especies poseen ensanchamientos, independientemente de que se encuentren en islas o continentes. A cambio, en el género *Colpothrinax*, sólo la especie cubana es ventricosa. Las otras dos especies, centroamericanas, tienen estípite cilíndrico. Al menos dos especies son fruto de radiaciones evolutivas en los géneros polimorfos *Dypsis* y *Coccothrinax*.

Foto 1

Tronco ventricoso fusiforme de *Gastrococos crispa*, Cuba



La mayoría de las ventricosas han sido cultivadas y en todas ellas el vientre aparece también en cultivo. La barriga de *Colpothrinax* es menos pronunciada en condiciones artificiales porque los extremos delgados del tronco son más robustos (Zona 2000), en cambio, *Coccothrinax spissa* puede producir una barriga mayor cuando es cultivado (Gottschalk com. pers.). La mayoría de las ventricosas crece en ecosistemas estacionales y podemos intuitivamente correlacionar la presencia de barriga a la estacionalidad pluviométrica del hábitat. En Cuba, en el Sur de Las Tunas, *Copernicia gigas* es el único elemento arbóreo capaz de soportar la alta salinidad, la pobreza de los suelos y las sequías estacionales de hasta 8 meses (Verdecia com. pers.). Algunas excepciones llamativas son: *Ravenea musicalis*, de Madagascar, que a pesar de tener un tronco ventricoso, vive con el pie permanentemente sumergido en ríos, e *Iriarteia deltoidea*, que posee una imponente barriga en márgenes de ríos en Amazonia, en uno de los ecosistemas menos estacionales y menos insulares que se puedan imaginar.

Existen otras especies que normalmente tienen troncos columnares, que pueden tener poblaciones con plantas de troncos ventricosos: *Oenocarpus bataua* (Balick 1988) y, como observé personalmente: *Pseudophoenix sargentii* (varias islas del Caribe y península de Yucatán), *Roystonea* spp. (Antillas Mayores) y *Syagrus romanzoffiana* (Argentina y Brasil). En estos ca-

Tabla 6
Especies ventricosas endémicas de islas

Madagascar	La Española	Cuba	Mascareñas
<i>Borassus madagascariensis</i> (sabana)	<i>Coccothrinax</i> cf. <i>fragrans</i> (sabana secundaria)	<i>Colpotherinax wrightii</i> (Cuba e Isla de Pinos, sabanas sobre cuarzo)	<i>Hyophorbe</i> <i>lagenicaulis</i> (Mauricio) (sabana costera)
<i>Borassus sambiranensis</i> (sabana)	<i>Coccothrinax spissa</i> (sabana secundaria)	<i>Copernicia baileyana</i> (sabana arcillosa)	<i>Hyophorbe verschaffeltii</i> (Rodrigues) (Matorrales sobre caliza)
<i>Dypsis decipiens</i> (Restos de bosque de meseta. Arroyos o rocallas)	<i>Pseudophoenix ekmanii</i> (Matorral caducifolio sobre carso)	<i>Copernicia curbeloi</i> (sabana arcillosa)	
<i>Ravenea krociana</i> (bosques húmedos)	<i>Pseudophoenix lediniana</i> (ligeramente ventricosa) (Bosque semicaducifolio)	<i>Copernicia gigas</i> (sabana arcillosa salinizada)	
<i>Ravenea musicalis</i> (acuática)	<i>Pseudophoenix vinifera</i> (Bosque semicaducifolio)	<i>Copernicia fallaensis</i> (sabana arcillosa)	
<i>Ravenea rivularis</i> (ligeramente ventricosa, pantanos y ríos)		<i>Gastrococos crispa</i> (sabana y bosques semicaducifolios)	
		<i>Gaussia princeps</i> (mogotes calizos)	
		<i>Gaussia spirituana</i> (mogotes calizos)	

Los se puede especular que el vientre sea una respuesta a un hábitat no óptimo. Muchas de estas especies en cultivo no desarrollan barriga si son debidamente regadas.

El contenido de los vientres ha sido estudiado sólo en una ocasión, sobre un individuo de la especie cubana *Gastrococos crispa* (Fisher *et al.* 1996). Se ha visto que la parte central del tronco (barriga) tiene una densidad seca 10 veces menor que en la base, y un contenido de agua dos veces mayor. Se han encontrado lípidos en la parte central y gran cantidad de almi-

dón en la parte por encima de la barriga. Los troncos de *Jubaea chilensis*, *Borassus* spp., *Pseudophoenix ekmanii*, *P. vinifera*, son o han sido aprovechados para la producción de bebidas dulces o fermentadas.

El significado ecológico de los ensanchamientos necesita ser estudiado. No se sabe qué ventajas brinda un tronco ventricoso con respecto a un tronco columnar grueso de igual volumen. Las palmeras de tronco grueso difieren de las plantas paquicaules clásicas por no existir areáceas caducifolias y por no tener crecimiento secundario. Las palmeras ventricosas no «engordan» con el paso del tiempo, sino que en un determinado momento de su vida construyen un tramo de tronco más grueso para después volver a estrecharse. Henderson (2002) considera que un crecimiento primario sostenido es responsable de los ensanchamientos. Hay evidencia de que algunas especies producen la primera floración justo después de terminar la construcción de la barriga. Se ha observado en *Gastrococos crispa* y *Copernicia baileyana* (obs. pers.), *Pseudophoenix vinifera* (Zona 2002), *Colpothrinax wrightii* (Zona 2000) y, según reporta Henderson (2002) en *Borassus aethiopum*, *Iriartea deltoidea* y *Roystonea borinquena*. Zona (2000) ironiza que *Colpothrinax* no engorda con la edad, como los seres humanos, sino en la adolescencia.

Islas dominadas por palmeras

Existen algunos casos de islas donde las palmas toman una relevancia ecológica especial, siendo claramente los elementos dominantes en la vegetación del lugar, con una densidad poblacional alta que parece ser estable. Ello podría ser debido al fenómeno de la compensación de densidades, propuesto por McArthur *et al.* (1976) para las faunas insulares, que está relacionado con la pobreza específica de muchas islas.

El pequeño islote de Aoshima está literalmente forrado de palmeras de la especie *Livistona chinensis* var. *subglobosa*. Posee sólo 4.400 m² y está ubicado en Japón al Sureste de Kyushu. De las 27 especies de vasculares nativas de la isla la palmera es la dominante y forma bosques monoespecíficos muy densos en varias zonas. El número de individuos con tronco emergente ha sido estimado en unos 5.000 (Ehara *et al.* 2002). Es fácil imaginar que la casi totalidad de la biomasa presente en la isla pertenece a estas palmeras y que todas las relaciones ecológicas serán fuertemente dependientes de esta especie.

En el archipiélago de Luisiadas, en Nueva Guinea, la pequeña isla llamada Sudest contiene un gran palmeral de *Livistona woodfordii*. La población, casi monoespecífica es más o menos continua a lo largo de 30-40 km de selva costera y mucho más densa y extensa que cualquier otra población de palmeras de Nueva Guinea (Dowe & Banka 2002).

Lord Howe, fragmento de Gondwana al Suroeste del Pacífico, posee cuatro especies de palmeras, todas endémicas. Una de éstas es la *Howea forsteriana*, conocida popularmente como «kentia» y vendida en todo el mundo como planta de interior. Es la especie vegetal dominante en Lord Howe, desde la costa hasta 360 m de altitud, donde forma bosques densos a veces monoespecíficos en los que Pickard (1983) estima 1.770 individuos por hectárea. Junto con *Howea belmoreana*, dominan el 16% de la superficie de la isla (Dowe 1989). Las otras dos especies nativas están restringidas a las crestas de montaña.

Por otra parte, hay otros casos en los que una palmera es la única especie de porte arbóreo presente en la isla. Existen infinitos atolones del Pacífico cubiertos de cocoteros, donde ninguna otra especie que no sea *Cocos nucifera* alcanza el porte arbóreo. En Lanzarote, una de las más áridas de las siete islas del archipiélago canario, *Phoenix canariensis*, es hoy en día el único árbol de la flora autóctona, toda de porte muy bajo. *Phoenix* y *Cocos* tienen gran capacidad para resistir a condiciones extremas de viento y salinidad y, como la mayoría de las arecáceas, no pueden ramificar para convertirse en arbustos abanderados o cupuliformes, como hacen en esas islas las demás especies potencialmente arbóreas.

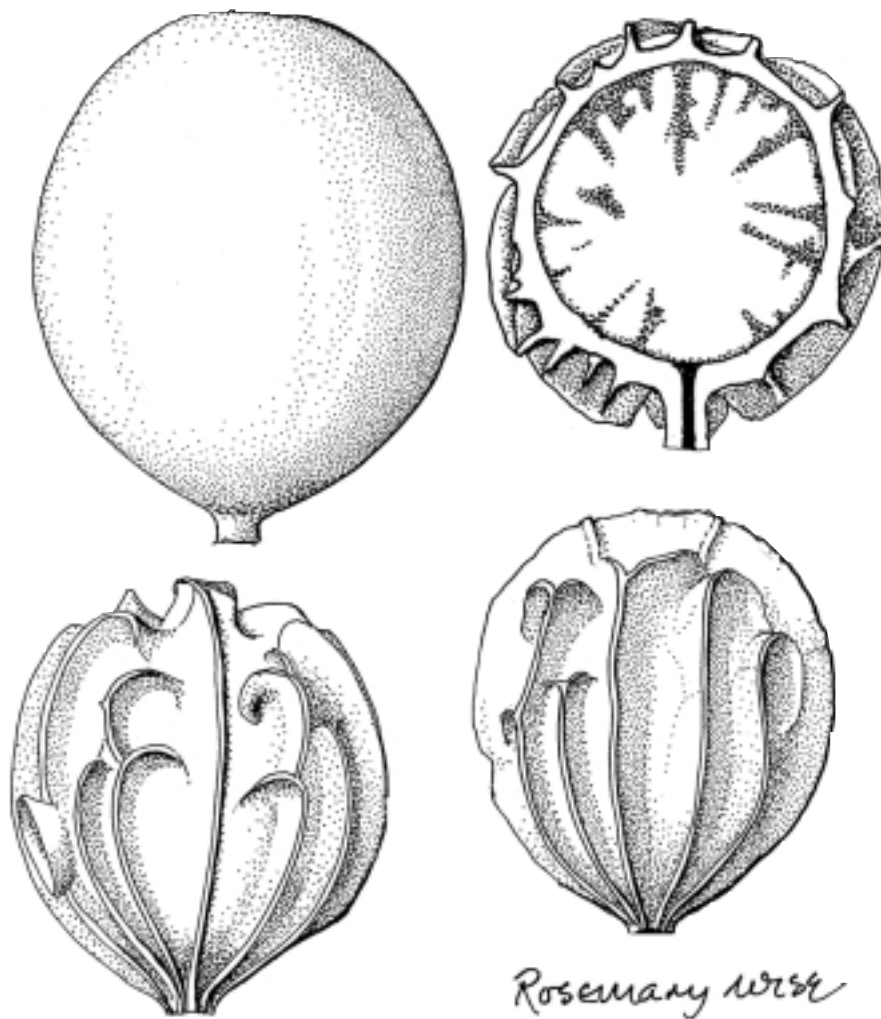
Especies viudas

Las extinciones recientes padecidas por varias faunas insulares pudieron haber afectado a la distribución y a la propia existencia de varias especies de palmas. Cuando una especie se extingue, local o globalmente, se rompen las interacciones ecológicas actuales y evolutivas. Las especies supervivientes que de alguna forma dependían de la extinta quedan viudas (ver capítulo de Olesen & Valido, en este libro). Los frutos de muchas palmeras contienen semillas protegidas por endocarpios muy resistentes. En varias especies éstos son muy ornamentados, ó esculpidos, con crestas o alas leñosas (figura 3). Tales estructuras han sido consideradas una adaptación para la endozoocoria pues las crestas ralentizarían el paso por el aparato digestivo del animal. La distribución de las palmeras de endocarpios muy esclerificados, según señalan Dransfield & Beentje (1995), coincide en parte con aquella de las aves avoladoras del orden Ratites (e.g. avestruz, casuarios) que tienen una distribución típicamente gondwánica.

Se ha considerado que algunas de las aves insulares de gran tamaño hoy extintas pudieron haber actuado de dispersores. Algunas palmeras de Madagascar pudieron haber sido dispersadas por el ave más grande jamás existida en época histórica, *Aepyornis maximus* (Dransfield & Beentje 1995, Dransfield com. pers. 2002). Éstas serían *Voanioala*, *Satranala* y *Bismarckia*, cuyas semillas de gran tamaño poseen un endocarpio de forma y grosor

Figura 3

Endocarpios esculpidos de *Satranala decussilvae*: una posible especie viuda de Madagascar. Medida aproximada 3,5 cm. Dibujo (modificado) de Rosemary Wise, publicado en Dransfield & Beentje 1995



adecuado para ser tragado por el ave (figura 3). *Bismarckia*, de endocarpios no esculpidos, hoy está siendo dispersada por el ganado introducido. En cambio las poblaciones de *Voanioala* están teniendo problemas de regeneración: el suelo alrededor de las madres puede estar cubierto por una «al-

fombra» de frutos en pudrición y viejos endocarpios, al igual que sucede en las poblaciones de *Lemurophoenix*, de endocarpios grandes no esculpidos.

Pintaud (2002) apoya la hipótesis anterior y sugiere que nueve especies de Nueva Caledonia que poseen endocarpios esculpidos pudieron haber sido dispersadas por el ave gigante *Sylviornis neocaledoniae* (Megapodidae). Hoy no están siendo dispersadas de ninguna manera que no sea la gravedad y al menos una de ellas (*Lavoixia*) tiene un bajísimo éxito de regeneración. Pintaud aclara que los endocarpios esculpidos no son raros entre las palmeras, pero en ningún lugar son tan comunes como en Nueva Caledonia.

Los estudios sobre polinización en palmeras son escasos y no hay evidencias de la extinción de polinizadores. Sin embargo, varias semillas de palmeras procedentes de poblaciones mermadas por problemas de conservación, presentan habitualmente un muy bajo éxito de germinación en vivero (Kyburz com. pers.), quizás por ser víctimas de la ausencia de algún polinizador extinto que las obliga a la autopolinización o de la endogamia debida al pequeño tamaño de la población superviviente.

Conservación en Islas

Las causas más frecuentes de amenaza para las palmas insulares son la destrucción del hábitat, causada por la expansión, a menudo explosiva, de las zonas agrícolas y urbanas y la introducción de fauna exótica, doméstica y no doméstica, que por herbivoría, depredación de semillas o alteración del hábitat tiene arrodillada a la mayoría de las especies de islas oceánicas.

A esto han de sumarse las características intrínsecas de las especies insulares que las hacen más susceptibles, como el pequeño tamaño de las poblaciones, el pequeño tamaño de areal (endemicidad) y la ausencia de armaduras. Como se ha descrito en el apartado anterior, varias de las especies de palmeras hoy amenazadas pueden ser víctimas de las extinciones recientes de sus polinizadores y/o dispersores.

Los datos dan simplemente ganas de llorar: de muchísimas especies insulares queda sólo una población mermada y de varias sobreviven menos de 10 individuos. Pocas han ya cruzado el límite de la extinción. El «action plan» para Arecaceae de la I.U.C.N. (Johnson 1996), de 116 páginas, dedica un amplio espacio a los dramáticos casos insulares.

Las arecáceas, universalmente apreciadas por su simétrica belleza y por caracterizar y dominar el paisaje, merecen ser escogidas como especie

bandera para representar varios ecosistemas frente al gran público, bien en los lugares de origen, bien a nivel internacional. La palmera extinta de la isla de Pascua, aniquilada por la sobreexplotación junto con los demás componentes de la vegetación arbórea de la isla, es a menudo utilizada como metáfora de la capacidad de la especie humana de destruir su entorno. Otras especies arbóreas de la isla perecieron junto con *Paschalococos*, pero la palmera es la más llorada por el gran público.

Invasiones de palmeras exóticas en islas

Generalmente las palmeras no tienden a convertirse en invasoras agresivas por ser la mayoría de ellas, especies arbóreas de crecimiento relativamente lento, que tardan muchos años en llegar a la edad reproductiva y por tener sus semillas una viabilidad muy limitada.

En el pasado, la introducción de palmeras se limitó a las especies de interés económico. Las más importantes se extendieron por el mundo por los viajes en barco de nativos y occidentales y llegaron a asilvestrarse en varias islas. El cocotero y la datilera, que por muchos autores son considerados frutales domesticados, invadieron respectivamente las playas del Caribe y los barrancos de la Macaronesia cálida. Otras, que no sufrieron procesos de domesticación conspicuos, se asilvestraron en varios archipiélagos del Índico y del Pacífico. Entre éstas destacan la palmera del aceite (*Elaeis guineensis*), el betel (*Areca catechu*), el sagú (*Metroxylon* spp.) y ciertas especies de *Borassus*. Se escaparon del cultivo del hombre occidental o del nativo y muchas de sus poblaciones de origen antrópico fueron confundidas por naturales en varios tratados. En el Caribe ninguna especie útil traída de América continental llegó a asilvestrarse. Los amerindios antillanos no cultivaban palmeras y no introdujeron ninguna de las existentes.

Sin embargo, en el siglo XX, y más en su segunda mitad, ha tenido lugar un histórico trasiego de especie para fines ornamentales, por mano de coleccionistas, viveristas y jardines botánicos. Muchas de estas especies están hoy tan solo comenzando su invasión y pueden ser detenidas a tiempo. Como sucede en otras familias, sólo unas pocas especies están demostrando un potencial invasor. En Hawai, donde quizás se hayan introducido más especies de palmeras que en ningún otro territorio del mundo, hay evidencia de que sólo 4 arecáceas se han asilvestrado (ver más abajo). Esta cifra supone tan solo un 0,6% de las casi 700 especies exóticas hoy cultivadas en el archipiélago y un 0,7 % de las 593 especies cultivadas hace 20 años, siendo 20 años un tiempo suficiente para que las especies lleguen a la madurez y puedan comenzar una invasión (estimación de especies en cultivo: Baker com. pers.). Varias de las especies que están cau-

sando problemas en islas (ver abajo) están invadiendo algunos ecosistemas continentales.

El control, en una etapa temprana de la invasión, es muy fácil. Hay que cortar los especímenes por debajo del ápice vegetativo. La gran mayoría de las especies es incapaz de ramificar y los individuos morirán. El banco de semillas agota su viabilidad en la mayoría de las especies en pocos meses. Una vez que las invasoras están establecidas y la primera generación ha llegado a la edad adulta, el control por la eliminación de plántulas es mucho más difícil, y aún más si algún dispersor ha logrado distribuir las semillas por lugares de difícil acceso. Además del riesgo estrictamente biológico de asilvestramiento de palmeras, hay que tomar en cuenta un importante impacto paisajístico: las palmeras emergentes tienden a protagonizar el paisaje, y una invasión de palmeras en un espacio a ellas ajeno es sin duda una gravísima contaminación visual. Esto, lejos de facilitar campañas de erradicación, las complica, pues mucha gente encuentra agradable a la vista dicha contaminación y la considera, erróneamente, un «enriquecimiento» del lugar. La población no concienciada llega incluso a la paradoja de defender a las invasoras adultas y ayudar a las jóvenes plántulas en su establecimiento, quitándole las «malas hierbas».

La introducción de palmeras exóticas en islas puede además causar dos problemas «indirectos»:

1) Transmisión de enfermedades típicas de la familia a las especies nativas, como por ejemplo la incurable «amarillez letal» (Lethal Yellowing Disease), causada por un micoplasma. Varias palmeras insulares (e.g. *Phoenix canariensis*, *Pritchardia* spp. y *Veitchia* spp.) son sumamente sensibles a la enfermedad, que no se ha registrado todavía en sus islas nativas. Al introducirse la enfermedad (sólo posible mediante la introducción de plantas infectadas) podría extenderse explosivamente por las poblaciones de palmeras exóticas asilvestradas hasta llegar a las ya depauperadas y amenazadas especies endémicas.

2) Hibridación con especies nativas. Es el caso de la introducción de *Phoenix dactylifera* en Canarias. Esta especie, importada hace varios siglos, ha formado poblaciones en algunas zonas puntuales del archipiélago, que podrían ser eliminadas en pocos meses de trabajo. Sin embargo, su polen anemófilo ha alcanzado y contaminado la mayoría de las poblaciones nativas de *Phoenix canariensis*, causando una introgresión genética hoy prácticamente irreversible. Casos análogos ocurren en otras islas periafricanas con otras especies endémicas de *Phoenix*. En Cabo Verde *P. atlantica* y en Creta y Turquía *P. teophrasti*, están amenazadas por la introgresión de *P. dactylifera* y de *P. canariensis*. Por otra parte, en el caso de archipiélagos ricos en especies relacionadas entre ellas e híbridógenas, el desplazamiento

de las especies nativas de una isla a otra o dentro de la misma isla para uso como ornamentales es causa de amenaza (Johnson 1996), como se aprecia en el archipiélago de Mascareñas, donde las distintas especies endémicas de *Hyophorbe* han sido desplazadas a otras islas causando hibridación.

Casos de especies asilvestradas en islas

A continuación resumo una serie de casos de palmeras que se han comportado como invasoras en islas. La mayoría de estas especies ha desarrollado potencial invasor también en áreas continentales de características similares.

En Antigua *Phoenix reclinata* (nativa de África y Madagascar) se ha adueñado de parte del centro de la isla, formando una población densa e impenetrable. La presencia de esta especie en la isla está reportada desde 1864. Mientras esta especie armada avanzaba, la especie nativa e inermes *Coccothrinax barbadensis* ha llegado cerca del límite de la extinción local por no resistir a la presión del ganado introducido (Morici, 1997).

El proyecto «Hawaiian Ecosystems at Risk» (HEAR, 2003) indica que las siguientes areáceas, introducidas para fines ornamentales, están hoy causando problemas en el archipiélago: *Washingtonia filifera* y *W. robusta* (norteamericanas) tienden a extenderse cerca de las zonas de plantación. En Maui, donde son comunes ornamentales de áreas urbanas, se ven dispersadas por aves y se han establecido en zonas costeras donde forman grupos densos. Expone también que *Livistona chinensis* (SE de Asia, continental e insular) se ha naturalizado en Oahu y Maui. Tiende a quedarse cerca de las zonas de plantación, pero aparece a lo largo de barrancos y lugares húmedos a menos de una milla de los lugares de plantación. No coloniza las zonas de mayor altitud. La misma especie está causando problemas en Florida (USA). *Archontophoenix alexandrae* se ha extendido agresivamente en la isla de Hawai por el bosque húmedo secundario de tierras bajas. Es muy densa a lo largo de carreteras, barrancos y arroyos. En Maui, *A. alexandrae* aparece esporádicamente naturalizada en puntos aislados (HEAR, 2003).

El proyecto «Pacific Island Ecosystems at Risk» (PIER, 2003) relata, para Micronesia, que en Guam, *Heterospatha elata* (Centro Malasia hasta NW Pacífico) sigue extendiéndose por barrancos y laderas. *Elaeis guineensis* (palmera del aceite, africana) se está extendiendo en Pohnpei, sobre todo en zonas áridas. También el PIER (2003) indica que para la Polinesia francesa se reporta *Licuala grandis* (de Salomón y Vanuatu) asilvestrada en parcelas aisladas, pero potencialmente invasora. Otras invasoras potenciales, se-

gún la misma fuente son: *Roystonea oleracea* (de Venezuela y Antillas Menores) en Wairiu y Wagatora (de Salomón) y *Caryota mitis* (de Indochina y Malasia) en Australia. *Pritchardia pacifica*, originaria de Fiji y Tonga, es considerada exótica y asilvestrada en las Islas Torres de Vanuatu en bosques costeros de poca altura, degradados, sobre roca caliza, arena y suelos encharcados (Dowe & Caballion, 1996).

En Canarias, además del mencionado problema de hibridación causado por las *Phoenix* no nativas, se está observando en los últimos años un asilvestramiento conspicuo de *Washingtonia* spp. en las zonas costeras de la vertiente sur de Tenerife. Las plantas germinan a varias docenas de metros de las madres, sobre todo en zonas alteradas, bordes de carretera y fondos de barranco. Invaden agresivamente los reductos de flora nativa cercanos a los cultivos y los campos de golf, donde aprovechan las sobras de los riegos.

En Madagascar tres especies *Cocos nucifera*, *Raphia farinifera* y *Elaeis guineensis* que hoy forman poblaciones en la isla, son consideradas «probablemente introducidas» (Dransfield y Beentje, 1995). En Mayotte (Comores), *Areca catechu* está naturalizada a lo largo de un arroyo (Ludwig 1999).

Las palmeras son elementos claves de la ecología, del paisaje y de la identidad de los territorios cálidos de nuestro planeta. Como hemos visto, muchas de ellas son fragilísimos endemismos insulares y son representados por pocos individuos supervivientes, quizás a pocos años de distancia de su extinción. Debemos conservar la diversidad de estas estrellas de las selvas por miles de razones o simplemente para poder seguir disfrutando su indiscutible belleza.

«Quizás Dios haya creado el desierto para que el hombre pueda sonreír viendo las palmeras.»

Paulo Coelho, «El Alquimista»

Agradecimientos

Se agradecen los siguientes colaboradores por las comunicaciones personales y la ayuda que han aportado para este documento: Ray Baker de Lyon Arboretum (Hawai, USA), Melanie Chapin de National Tropical Botanical Gardens (Hawai, USA), John L. Dowe de la Universidad James Cook (Australia), John Dransfield del Herbario de Kew Gardens (Reino Unido), Ricardo García del Jardín Botánico de Santo Domingo (República Dominicana), Adolph Gottschalk (República Dominicana), Rolf Kyburz del vivero KPalms (Australia), David H. Lorence de National Tropical Botanical Gar-

den de Kauai (USA), Roger Orellana del Jardín Botánico CICY (Mérida, Méjico), Raúl Verdecia Pérez del Jardín Botánico de Las Tunas (Cuba) y Scott Zona del Fairchild Tropical Garden (Miami, USA).

Referencias

- BACON, P.R. 2001. Germination of *Nypa fruticans* in Trinidad. *Palms* 45: 38-43.
- BARFOD, A. 1991. A monographic study of the subfamily Phytelephantoideae. *Opera Botanica*. 105: 1-73.
- BAILEY, L. H. 1942. Palms of the Seychelles Islands. *Gentes Herbarum* 6: 1-48.
- BECCARI, O. 1912. The Palms of Cuba. Pomona Coll. *J. Econ. Bot.*: 3 n° 1.
- BECCARI, O. 1913. Notes on Stem Thickening in Palms. Pomona Coll. *J. Econ. Bot.* vol. 3: 411-417.
- BRUEMMER F. 1998. Of Monstrous Moles And Unicorn Horns. International Wildlife May/June 1998. National Wildlife Federation. U.S.A. Publicado en internet: <http://www.nwf.org/internationalwildlife/1998/trade.html>
- CARLQUIST S. 1980. *Hawaii a Natural History*. Pacific Tropical Botanic Garden, Hawaii, U.S.A.
- CHAPIN, M. H., WOOD, K. R., PERLMAN, S. P., & MAUNDER, Conservation Status of the Hawaiian Endemic *Pritchardia* (Palmae). *Oryx*. En prensa.
- COMEAU, P. L., COMEAU, Y. S. & JOHNSON, W. 2003. *The Palm Book of Trinidad and Tobago*. Allen Press, Kansas.
- CORNER, E. J. H. 1969. *Pelagodoxa*. In: Moore, H.E. (ed.) A preliminary analysis of the palm flora of the Solomon Islands. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*. 255: 589-593.
- DOWE, J. L. (ed.) 1989. *Palms of the South West Pacific*. Publication Fund, Palms and Cycad Society of Australia, Australia.
- DOWE, J. L. & BANKA R. 2002. Palm Botany in the Louisiade Archipelago, Papua New Guinea. *Palms* 46:87-92
- DOWE, J. L. & CABALLION, P. 1996. A Taxonomic Account of Arecaceae in Vanuatu, with Descriptions of Three New Species. *Australian Systematic Botany*. 9: 1-60.
- DRANSFIELD J. 1991. In: Zizka G. (ed.) Flowering Plants of Eastern Island. *Palmarum Hortus Francofurtensis*. 3: 1-108.
- DRANSFIELD, J. & BEENTJE, H. 1995. *The Palms of Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew and The International Palm Society.
- DRANSFIELD J., FLENLEY J.R., KING S.M., HARKNESS D.D. & RAPU S. 1984. A recently extinct palm from Easter Island. *Nature*. 312: 750-752.
- EDWARDS, P.J., KOLLMANN J. & FLEISCHMANN C. 2002. Life history evolution in *Lodoicea maldivica* (Arecaceae). *Nord. J. Bot.* 22: 227-237.
- EHARA, H. DOWE, J. L., NAGATOMO, R. & KAWASAKI, A. 2002. *Livistona chinensis* var. *subglobosa* on Aoshima, Japan. *Palms* 46: 62-67.
- ENDT, D. 1998. The Chatham Islands: Home of the most Southern Naturally Occurring Palm in the World, *Rhopalostylis* «Chatham». *Principes*: 42: 145-147.
- ESSIG, F. B. 1995. A checklist and analysis of the palms of the Bismarck archipelago. *Principes* 39: 123-129.
- ETHELBERT BLATTER, S.I. 1926. *Palms of British India and Ceylon*. Oxford University Press.
- FISHER, J.B. BURCH, J. N. & NOBLICK, L. R. 1996. Stem Structure in the Cuban Belly Palm. *Principes* 40: 125-128.

- HARRIES, H. 2003. Coconut Time Line. Key knowledge on the coconut palm and where to find the information. Publicado en internet en: <http://www.geocities.com/harriesjh/> y descargado en Octubre 2003.
- HEAR, 2003. Hawaiian Ecosystems at Risk Project (HEAR). Publicado en internet en: <http://www.hear.org/>. Descargado en Septiembre 2003.
- HENDERSON, A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. New York Botanical Gardens Press. New York.
- HENDERSON, S., GOMES I., GOMES S. & BAKER W. 2003. *Phoenix* in the Cape Verde Islands. *Palms* 47: 5-14.
- HODEL, D.R. and J-C. PINTAUD 1998. *Palms of New Caledonia/Les Palmiers de Nouvelle-Caledonie*. Allen Press, Lawrence, Kansas, U.S.A.
- HOYOS, J. 1985. Flora de la isla de Margarita, Venezuela. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas.
- JOHNSON D. (ed.) and the IUCN/SSC Palm Specialist Group. 1996. *Palms: Their Conservation and Sustained Utilization. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 116+viii pp.
- LIONNET, J. F. G. 1965. The Vallée de Mai and the Coco-De-Mer Palm. *Principes* 9: 134-138.
- LUDWIG, N. 1999. Notes on the Palms of Mayotte, Comoro Islands, Indian Ocean. *Palms* 43: 149-151.
- MABBERLEY, D.J. 1997. *The Plant Book*. Cambridge University Press. Cambridge.
- MATHEU, S. P. & ABRAHAM, S. 1994. The Vanishing Palms of the Andaman and Nicobar Islands, India. *Principes* 38: 100-104.
- MCCARTHUR, R. H., DIAMOND J. M. & KARR. J. R. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.
- MEJÍA, M., GARCÍA R. & JIMÉNEZ, F. 1997. Nota sobre la flora de la Española. *Moscosa* 9: 69-83.
- MOORE H. E. 1973. The Major Groups of Palms and their Distribution. *Gentes Herbarum* 11: 27-141.
- MORICI, C. 1997. *Coccothrinax barbadensis* in Antigua. *Principes* 41: 84-86.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & FOSBERG, F.R. 1998. *Vegetation of the Tropical Pacific Islands*. Springer, New York.
- PARTOMIHARDJO, T. MIRMANTO, E., RISWAN S. & WHITTAKER U. J. 1992. Ecology and Distribution of Nibung (*Oncosperma tigillarum*) within the Krakatau Islands, Indonesia. *Principes*. 36: 7-17.
- PIER, 2003. Pacific Island Ecosystems at Risk. Publicado en internet en: <http://www.hear.org/pier/mreport.htm> Descargado en Septiembre 2003.
- PICKARD 1983. *Vegetation of the Lord Howe island*. Cunninghamia. Vol. 1 (2). Royal Botanic Gardens, Sydney.
- PINTAUD, J-C. 1999. Tesis: *Phylogénie, biogéographie et écologie des palmiers de Nouvelle-Caledonie*. Laboratoire d'Ecologie Terrestre. Université Paul Sabatier Toulouse III .
- READ, R. W. ZANONI, T. A. & MEJÍA M. 1987. *Reinhardtia paiwonskiana* (Palmae), a new species for the West Indies. *Brittonia* 39: 20-25.
- ROYAL BOTANIC GARDENS, KEW (2003). *Monocot Checklist*. Publicado en Internet; <http://www.rbgekew.org.uk/data/monocots> Descargado el 18 de Abril 2003.
- SAW, L.G., DRANSFIELD J. & KEITH-LUCAS D.M. 2003. Morphological diversity of the genus *Licuala* (Palmae). *Telopea* 10: 187-206.
- TAKHTAJAN, A. 1986. *Floristic Regions of the World*. University of California Press. San Francisco.

- THORNTON, I. W. B. 1996. *Krakatau: The destruction and reassembly of an island ecosystem*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- UHL, N. W. & DRANSFIELD, J. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press. Kansas.
- YOSHIDA, N., NOBE, R., OGAWA K. & MUROOKA Y. 2000. Origin of *Livistona chinensis* var. *subglobosa* (Arecaceae) on the «islet of the gods»: Aoshima, Japan. *Am. J. Bot.* 87:1066-1067.
- ZONA, S. & HENDERSON, A. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana* 11: 6-21. La base de datos de este trabajo, más actualizada, está disponible en internet en: <http://www.virtualherbarium.org/palms/psdispersal.html>
- ZONA, S. 1990. A Monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso* 12: 583-666.
- ZONA, S. 2000. La Palma Barrigona. *Palms*. 44: 85-87.
- ZONA, S. 2002. Revision of *Pseudophoenix*. *Palms*. 46: 19-38.
- ZONA, S., ARLINGTON, J. & MAIDMAN K. 2003. The Native Palms of Dominica. *Palms* 47: 151-157.