

Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva

The palms of South America: diversity, distribution and evolutionary history

Jean-Christophe Pintaud¹, Gloria Galeano², Henrik Balslev³, Rodrigo Bernal⁴, Finn Borchsenius⁵, Evandro Ferreira⁶, Jean-Jacques de Granville⁷, Kember Mejía⁸, Betty Millán⁹, Mónica Moraes¹⁰, Larry Noblick¹¹, Fred W. Stauffer¹² y Francis Kahn¹³

1 IRD, UMR DIA-PC/DYNADIV, Laboratoire Genetrop, 911 Avenue Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, France. Email: jean-christophe.pintaud@ird.fr

2 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. Email: gagaleanog@gmail.com

3 Department of Biology, Aarhus University, Ny Munkegade building 1540, 8000 Aarhus C., Denmark. Email: henrik.balslev@biology.au.dk

4 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia.

5 Department of Biology, Aarhus University, Ny Munkegade building 1540, 8000 Aarhus C., Denmark

6 Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Núcleo de Pesquisas do Acre, BR 364, Km4, Parque Zoológico da Universidade Federal do Acre, CEP 69.915-900, Rio Branco, Brasil.

7 Herbarium CAY, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), B.P. 165, 97323 Cayenne Cedex, France.

8 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), Av. José A. Quiñones km. 2,5, A.P. 784, Iquitos, Perú.

9 Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima – Perú. Avda. Arenales 1256 Jesús María, Lima 14, Perú.

10 Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia.

11 Montgomery Botanical Center, 11901 Old Cutler Road, Miami, Florida 33156, USA.

12 Conservatoire et Jardin Botanique de Genève, CP 60, CH 1292, Chambésy-GE, Suisse.

13 IRD, UMR-DIAPC, Casilla 18-1209, Lima, Perú.

Resumen

Este artículo presenta un inventario de la flora de palmeras autóctonas de Suramérica, conformada por 457 especies y 50 géneros. Se analiza la distribución de este grupo vegetal en siete entidades fitogeográficas y se discuten los principales factores que influyen sobre la evolución de las palmeras en América del Sur.

Palabras clave: América del Sur, palmeras (Arecaceae), fitogeografía, endemismo, flora.

Abstract

This article presents an inventory of South American palms including 457 species and 50 genera. The distribution of palms within seven phytogeographical entities is analyzed. Factors which influence the evolution of palms in South America are discussed.

Key words: South America, palms (Arecaceae), phytogeography, endemism, flora.

Trabajo presentado al Simposio Internacional "LAS PALMERAS EN EL MARCO DE LA INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO EN AMÉRICA DEL SUR", del 07 al 09 de Noviembre 2007, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

Publicado online: 29/11/2008

Introducción

Dentro del contexto global de la distribución de las palmeras, la cual puede ser caracterizada como termocosmopolita (entre 44°N y 44°S), el continente sudamericano aparece como uno de los mayores centros de riqueza y diversidad para esta familia de plantas. Cuatro de las cinco subfamilias de palmeras existen en América del Sur: Calamoideae, Coryphoideae, Ceroyloideae y Arecoideae. Tres tribus y subtribus son endémicas o sub-endémicas de América del Sur: Phytelpeae, Leopoldinieae y Mauritiinae (Dransfield et al., 2005), mientras algunos otros grupos Neotropicales presentan su mayor desarrollo en América del Sur (Iriarteae, Euterpeae, Manicariae, Bactridinae), o no existen en otras partes del hemisferio occidental (Ceroxyleae). Dieciocho géneros son endémicos de América del Sur y algunos otros se destacan por su diversificación a nivel específico: *Geonoma* (69 spp.), *Bactris* (61 spp.), *Attalea* (56 spp.), *Astrocaryum* (39 spp.), *Syagrus* (35 spp.). En total, el continente suramericano contiene 459 especies que representan 50 géneros (Tabla 1).

Los patrones de riqueza y diversidad de las palmeras en América del Sur pueden interpretarse en base a factores ecológicos actuales, en particular relacionados con el clima (Bjorholm et al., 2005), así como en relación a la historia del grupo (Bjorholm et al., 2006). Cuando las palmeras aparecieron, durante el Cretácico inferior (Bremer, 2000), América del Sur era todavía parte del super-continente austral Gondwana. Es probable que

elementos autóctonos gondwánicos permanezcan en la actualidad en América del Sur (Moore, 1973, Bjorholm et al., 2006). El papel de los antiguos eventos de vicarianza entre continentes ha sido muy enfatizado al momento del descubrimiento de la tectónica de las placas (Raven & Axelrod, 1972). Sin embargo, el efecto de estos eventos sumamente antiguos sobre la distribución actual de las palmeras parece cada vez menos importante, debido al crecimiento de argumentos a favor de migraciones posteriores a larga distancia, basados en particular en la teoría del reloj molecular (Trénel et al., 2007, Cuenca et al., 2008). La cuestión es particularmente crítica en cuanto a las relaciones entre África y América del Sur. La separación entre los dos continentes tuvo lugar hace 95 millones de años con la ruptura del último punto de contacto, entre el noreste de Brasil y África occidental. Sin embargo, los dos continentes permanecieron cercanos a este nivel hasta el fin del Paleoceno (55 MA), y las posibilidades de migraciones a través del Atlántico abierto se mantuvieron para numerosos grupos de organismos, tanto animales como vegetales (Pennington & Dick, 2004, Poux et al., 2006, Renner, 2004). Algunos grupos de palmeras presentan una distribución trans-Atlántica. En la subfamilia Calamoideae, mayormente Paleotropical, la tribu Lepidocaryeae incluye una subtribu Africana (Ancistrophyllinae), otra suramericana (Mauritiinae) y una compartida entre los dos continentes (Raphiinae). *Raphia taedigera* es claramente un elemento de origen Africano reciente, y su estado de planta indígena en América es aún debatido

Tabla 1. Sistemática de las palmeras de América del Sur según el sistema de Dransfield et al. 2005 (*género endémico; sp.¹número de especies suramericanas).

Clasificación supragenérica	Género	sp. ¹	Distribución
Arecaceae			Termocosmopolita
Calamoideae			Pantropical
Lepidocaryeae			Anfi-atlántico
Raphiinae	<i>Raphia</i>	1	Atlántico (origen africano)
Mauritiinae	<i>Lepidocaryum*</i>	1	Amazónico
	<i>Mauritia</i>	2	Amazónico
	<i>Mauritiella*</i>	3	Trans-andino
Coryphoideae			Termocosmopolita
Sabaleae	<i>Sabal</i>	1	Caribeño
Cryosophilae	<i>Chelyocarpus*</i>	4	Amazónico/Chocó
	<i>Cryosophila</i>	2	Centroamericano-Chocó
	<i>Itaya*</i>	1	Amazónico (oeste)
	<i>Trithrinax*</i>	3	Suramericano austral
	<i>Cocothrinax</i>	1	Caribeño
Trachycarpeae			Termocosmopolita
	<i>Copernicia</i>	3	Caribeño y suramericano
Ceroxyloideae			Pantropical (excepto Africa)
Ceroxyleae			Pantropical (excepto Africa)
	<i>Ceroxylon*</i>	11	Andino
Phytelephae			Trans-andino
	<i>Ammandra*</i>	1	Trans-andino
	<i>Aphandra*</i>	1	Oeste amazónico
	<i>Phytelephas</i>	5	Trans-andino
Arecoideae			Pantropical
Iriarteae			Centro-suramericano (NW)
	<i>Dictyocaryum*</i>	3	Andino-guyanés-amazónico
	<i>Iriartea</i>	1	Centro-suramericano (NW)
	<i>Iriartella*</i>	2	Amazónico
	<i>Socratea</i>	4	Neotropical
	<i>Wettinia</i>	20	Andino-subandino
Chamaedoreae			Neotropical+Mascarenas
	<i>Chamaedorea</i>	13	Centro y suramericano
	<i>Wendlandiella*</i>	1	Subandino oriental
Reinhardtiae			Centroamericano
	<i>Reinhardtia</i>	3	Centroamericano
Cocoseae			Pantropical
Attaleinae			Pantropical
	<i>Allagoptera*</i>	5	Suramericano austral
	<i>Attalea</i>	56	Neotropical
	<i>Butia*</i>	13	Suramericano austral
	<i>Cocos</i>	1	Pantropical, origen incierto
	<i>Jubaea*</i>	1	Andino austral
	<i>Lytocaryum*</i>	2	Mata Atlántica
	<i>Parajubaea*</i>	3	Andino
	<i>Syagrus</i>	35	Suramericano
Elaeidinae			Anfi-atlántico
	<i>Elaeis</i>	2	Anfi-atlántico
	<i>Barcella*</i>	1	Río Negro
Bactridinae			Neotropical
	<i>Acrocomia</i>	2	Neotropical
	<i>Aiphanes</i>	27	Andino-subandino
	<i>Astrocaryum</i>	39	Neotropical
	<i>Bactris</i>	61	Neotropical
	<i>Desmoncus</i>	6	Neotropical
Roystoneae			Caribeño
	<i>Roystonea</i>	1	Caribeño
Manicariaeae			Centro-suramericano (NW)
	<i>Manicaria</i>	1	Centro-suramericano (NW)
Euterpeae			Neotropical
	<i>Euterpe</i>	7	Neotropical
	<i>Hyospathe</i>	6	Neotropical
	<i>Oenocarpus</i>	9	Centro-suramericano (NW)
	<i>Prestoea</i>	10	Montañoso Neotropical
Geonomateae			Neotropical
	<i>Asterogyne</i>	5	Centro-suramericano (NW)
	<i>Geonoma</i>	69	Neotropical
	<i>Pholidostachys</i>	4	Centro-suramericano (NW)
	<i>Welfia</i>	1	Centro-suramericano (NW)
	<i>Calyptogyne</i>	2	Centroamericano-Chocó
Leopoldinieae			Río Negro
	<i>Leopoldinia*</i>	3	Río Negro

(Henderson et al., 1995). La presencia de las Mauritiinae en Suramérica es, en cambio, de gran antigüedad, y representa un elemento muy original, siendo el único grupo de Calamoideae con hojas palmadas (Baker et al., 2000 a, b). A excepción del enigmático *Cocos nucifera*, la tribu Cocoseae (Arecoideae) presenta un patrón similar de distribución transatlántica. La subtribu Elaeidinae es compartida entre África y América. Un género es endémico de América del Sur (*Barcella*) y el otro, *Elaeis*, presenta una especie africana (*E. guineensis*) y una especie americana (*E. oleifera*). Varios análisis moleculares mostraron una gran cercanía filogenética entre las dos especies (Barcelos et al., 1999; Billotte et al., 2001), lo que sugiere una migración trans-Atlántica reciente, cuyo sentido (de oeste a este o al revés), no está claro todavía. La subtribu Attaleinae es mayormente diversificada en América del Sur, pero hay un género relictual en África del Sur, *Jubaeopsis*, y dos en Madagascar (*Voanioala* y *Beccariophoenix*). Gunn (2004) planteó la hipótesis de un origen suramericano de la tribu Cocoseae y de una colonización temprana de la región Paleotropical via el corredor Antártico, aunque una probable dispersión en el sentido opuesto no puede ser descartada. Finalmente, en la tribu Chamaedoreae, existe una gran discontinuidad geográfica entre el género *Hyophorbe* endémico de las islas Mascarenas al este de Madagascar y el resto de la tribu, ampliamente distribuido en el Neotrópico (Cuenca & Asmussen, 2007). En este caso también, una dispersión a través del Atlántico durante el Eoceno tuvo lugar, pero como en los casos anteriores, el sentido (de oeste a este o en sentido contrario) no está definido (Cuenca et al., 2008).

La flora de palmeras de América del Sur tiene también algunas afinidades trans-Pacíficas. La tribu Ceroxyleae incluye, además del aislado *Ravenea* en Madagascar, un clado conformado por un género de Australia (*Oraniopsis*), uno de las islas Juan Fernández (*Juania*), y uno de los Andes (*Ceroxylon*). Esta distribución ha sido considerada como un caso de vicarianza gondwánica (Uhl & Dransfield, 1987). A pesar de las enormes distancias que separan estos géneros, un reciente estudio de filogenia molecular (Trénel et al., 2007), interpreta esta distribución como el resultado de migraciones a larga distancia de la época terciaria.

Las tribus Leopoldinieae y Euterpeae, cuyas relaciones siguen siendo oscuras (Asmussen et al., 2006), podrían tener también afinidades trans-Pacíficas, con las tribus Pelagodoxeae o Areceae (Norup et al., 2006).

Finalmente, la flora de palmeras de América del Sur se enriqueció de elementos provenientes del continente norteamericano, aún cuando no existía la conexión terrestre entre los dos continentes. El género *Copernicia*, único miembro de la tribu Trachycarpeae en América del Sur, es un ejemplo de estas migraciones tempranas desde el Caribe. La tribu Cryosophileae es otro ejemplo de dispersión antigua entre los dos continentes, pero su sentido (de norte a sur o al revés) no se puede definir con certeza todavía, aunque Bjorholm et al. (2006) sugieren un origen boreo-tropical de todos los Coryphoideae. En la tribu Chamaedoreae, hubo también migraciones entre los dos continentes durante el Terciario (Cuenca et al., 2008). El establecimiento de la conexión terrestre a nivel del istmo de Panamá hace tres millones de años facilitó considerablemente la entrada de géneros centroamericanos hacia la costa Pacífica (*Reinhardtia*, *Synechanthus*), la costa caribeña (*Sabal*), los valles interandinos (*Cryosophila*), los Andes y de ahí hacia la Amazonía

(*Chamaedorea pinnatifrons*). El arco de las Antillas Menores fue seguramente la vía de migración de *Cocotrinx barbadensis* y *Roystonea oleracea* hacia el continente suramericano y de *Geonoma undata* en el sentido opuesto.

La supervivencia y el desarrollo de todos estos linajes en América del Sur se deben a varios factores. La permanencia del bosque tropical húmedo, a pesar de fluctuaciones tanto durante el Terciario como el Cuaternario (Haffer, 1969; Wilf et al., 2003) aseguró el hábitat de una familia básicamente de bosque tropical húmedo. El levantamiento de los Andes introdujo una dinámica y diversidad ambiental muy favorable a la diversificación de las palmeras. Algunos linajes originarios de los Andes se difundieron hasta la costa Pacífica, América Central y la Amazonía occidental (*Aiphanes*, *Wettinia*). La orogénesis andina determinó varios casos de vicarianza de época terciaria entre las laderas occidental y oriental de la cordillera, en particular en las Phytelpeae (Trénel et al., 2007). Sin embargo, los Andes actuaron también como una barrera permeable, permitiendo esporádicas migraciones trans-andinas de taxones tropicales. Montúfar (2007) encontró una leve diferenciación genética entre las poblaciones de *Oenocarpus bataua* de los lados oriental y occidental de los Andes de Ecuador, lo que sugiere el mantenimiento de un flujo génico a través de los Andes Ecuatorianos hasta una época reciente. La distribución de *Bactris coloniata* (Henderson, 2000), sugiere una dispersión de esta especie del lado occidental hasta el lado oriental. Tales migraciones trans-andinas son aún más evidentes en el caso de taxones de mayor altitud como *Aiphanes*, *Wettinia*, *Dictyocaryum* y *Ceroxylon*. La problemática de estas migraciones ha sido revisada por Trénel et al., (2008), con referencia al caso de *Ceroxylon echinulatum* en Ecuador, cuya estructura genética puede explicarse mediante dos migraciones trans-andinas. Finalmente, el corredor caribeño (Haffer, 1970) podría explicar la presencia de taxones tropicales de ambos lados de los Andes y hasta América Central (*Iriarte deltoidea*, *Socratea exorrhiza*) sin necesidad de cruzar la cordillera.

El retiro muy progresivo del bosque tropical húmedo a favor de formaciones más secas desde el Eoceno en la parte sur del continente (Jaramillo et al., 2006), dió el tiempo para el desarrollo de una flora muy particular de palmeras de ambientes abiertos. Se destaca el proceso de miniaturización y diversificación de los taxones gramínoformes (en *Butia* y *Syagrus* principalmente pero también en *Acrocomia*, *Allagoptera*, *Attalea* y *Astrocaryum*).

El conocimiento científico de las palmeras suramericanas fue casi inexistente entre el descubrimiento del continente y la segunda mitad del siglo dieciocho. Jacquin (1763, 1781) hizo las primeras descripciones de palmeras suramericanas, basadas en sus propias exploraciones de la región caribeña. El botánico francés J. Aublet estudió la flora de la Guyana Francesa entre 1762 y 1764 y publicó uno de los primeros trabajos extensivos sobre una flora tropical, incluyendo las palmeras (Aublet, 1775). El matemático, médico y botánico español José Celestino Mutis (1732-1808) residió en Colombia desde 1760. Constituyó un herbario de más de 24000 especímenes, pero su Flora de Bogotá o de Nueva Granada, conteniendo más de 6000 ilustraciones, nunca fue publicada. Sin embargo, el contenido de este trabajo sirvió de base para otros botánicos como Linnaeus hijo, quien incluyó la descripción de *Attalea butyracea* de Mutis en su *Supplementum Plantarum* (1781), obra en la cual describió también *Mauritia flexuosa*. El botánico alemán Joseph Gaertner

(1732-1791) publicó la descripción de *Manicaria saccifera* en su obra *De fructibus et seminibus plantarum* (1788-1791), el primer estudio sistemático de carpología. Hipólito Ruiz fue encargado en 1777 por el gobierno español para estudiar la historia natural de Perú y Chile. Acompañado por el español J. Pavón y el francés J. Dombey, hicieron varias excursiones, alcanzando la Amazonía. En sus obras sobre la flora de Perú y Chile, Ruiz y Pavón (1794, 1798) describieron algunas palmeras muy interesantes y de difícil acceso como *Geonoma trigona* (Gentry, 1986a), así como los géneros *Iriarteia* y *Phytelephas*.

El siglo diecinueve empezó con la famosa exploración de América del Sur por parte de Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland (1799-1804). En base a los hallazgos de esta expedición, el género *Ceroxylon* fue establecido en un artículo de Candolle (1804) con la información proporcionada por Bonpland, mientras que las otras novedades fueron descritas posteriormente por Kunth en un artículo en conjunto con los dos exploradores (Humboldt et al., 1816). Pierre Poiteau continuó el estudio de las palmeras de Guyana Francesa durante su estadía entre 1819 y 1822 mientras que G.F.W. Meyer, en su flora de Essequibo (Guyana) establece el género *Astrocaryum* (Meyer, 1818).

Carl von Martius, el pionero innegable en el conocimiento de las palmeras suramericanas, llegó a Brasil en 1817. En su obra *Historia Naturalis Palmarum*, publicada de 1823 a 1853, Martius describió gran número de especies nuevas que él mismo recolectó entre 1817 y 1821, durante su exploración de la Amazonía en Brasil y Colombia, acompañado por el zoólogo Spix. Martius describió también palmeras colectadas por Alcide Dessalines D'Orbigny a la vuelta de su periplo por Brasil, Argentina, Chile y Bolivia (Martius, 1844). El conocimiento de las palmeras de la Amazonía occidental, de los Andes tropicales y otras partes del noroeste de América del Sur hasta América Central se extendió en la misma época gracias a las colecciones y trabajos de Poeppig (en *Historia Naturalis Palmarum*), Karsten (1857) y Oersted (1859).

El estudio de las palmeras de la región amazónica siguió con Alfred Russel Wallace (1853), quien publicó su libro *Palm trees of the Amazon and their uses*. Richard Spruce (1871) dividió la Amazonía en grandes regiones fitogeográficas con base en la distribución de las palmeras. Drude (1881, 1882) hizo una síntesis de los conocimientos taxonómicos de entonces en la *Flora Brasiliensis*, iniciada por Martius. Barbosa Rodrigues (1903) presentó un panorama bien ilustrado de las palmeras de la Amazonía brasileña. El botánico suizo Emil Hassler (1864-1937) recolectó intensivamente la flora de Paraguay, incluyendo a las palmeras.

Max Burret, el experto de las palmeras del herbario de Berlín, en la primera mitad del siglo veinte, describió numerosas especies suramericanas en varias publicaciones, incluyendo revisiones de algunos géneros. Burret estudió las colecciones de sus compatriotas y otros europeos que recolectaron intensivamente en América del Sur en esta época, quienes enviaban originales o duplicados de sus colecciones al herbario de Berlín, en particular Hopp, Huber, Huebner, Luetzelburg, Pickel, Schultze-Rhönhof, Tessmann, Ule, Weberbauer y también los norteamericanos Killip y Smith. El incendio del herbario de Berlín en 1943 prácticamente puso fin al monumental trabajo de Burret. Además, este evento perjudicó considerablemente toda la investigación posterior sobre las palmeras suramericanas debido a la pérdida

de numerosos tipos de las especies de Burret, cuyas descripciones generalmente carecen de ilustraciones.

Dugand (1940) hizo el listado de las palmeras de Colombia y describió también nuevas especies. Steyermark (1951), MacBride (1960) y Wessels Boer (1965) trataron las palmeras en la flora de Venezuela, Perú y Surinam, respectivamente. Henderson (1995) publicó un tratamiento florístico completo de las palmeras amazónicas y Henderson et al. (1995), el *Field Guide to the Palms of the Americas*. Otros trabajos también contribuyeron en la visión fitogeográfica moderna de las palmeras suramericanas, con las síntesis a nivel regional (Galeano & Bernal, 1987; Wessels Boer, 1988; Galeano, 1991, 1992; Kahn & Granville, 1992; Moraes et al., 1995, Granville, 1997; Henderson, 1997; Kahn, 1997; Borchsenius et al., 1998; Stauffer 2000; Moraes, 1999, 2004), las compilaciones de datos de herbarios por región (Henderson & Balick, 1987; Balslev & Moraes, 1989; Kahn & Moussa, 1994; Moussa et al., 1994) y también los análisis de estado de conservación (Bernal, 1989; Borchsenius & Skov, 1999; Llamozas et al., 2003; Galeano & Bernal, 2005; Bernal & Galeano, 2006; Millán, 2006) y los numerosos trabajos de sistemática, descripción de nuevas especies y revalidación de otras, los cuales sirvieron de base para establecer el listado general, sin poder mencionarlos todos.

Trabajos en curso sobre *Butia* y *Syagrus* en el Cono Sur (Noblick en prep.), sobre *Ceroxylon* y *Aiphanes* en los Andes (Galeano, Borchsenius, en prep.), sobre el género *Geonoma* (Henderson en prep.) añadirán varias especies al presente listado (Apéndice 1).

El panorama siguiente se refiere al desarrollo potencial de la vegetación natural, es decir lo que sería sin intervención humana. En la actualidad, muchas áreas de bosque o sabanas arbóreas son dominadas por pastizales, mosaicos de cultivos o monocultivos intensivos y hasta urbanizaciones.

1. La región amazónica

Géneros: 35; especies: 178 (0—500 m), 195 (0-1000 m); endemismo: 63%.

La región amazónica alberga el ecosistema – bosque tropical húmedo – más estable a escala geológica de América del Sur. A pesar de episodios de transgresión marina de gran amplitud, de cambio de drenaje consecutivo con el levantamiento de los Andes, o de fluctuaciones climáticas, especialmente durante el Pleistoceno, hay evidencias de la permanencia de un bosque húmedo de angiospermas, al menos en algunos sectores, desde la era secundaria (Hooghiemstra, 2002). Debido a esta “macroestabilidad”, y a las condiciones favorables al desarrollo de las plantas que ofrece el bosque tropical húmedo, la Amazonía siempre ha sido la cuna de innovación biológica y generadora de biodiversidad (Hooghiemstra 2002). No es una sorpresa entonces encontrar en la Amazonía 70% de los géneros de palmeras de América del Sur, siete de ellos siendo endémicos de la región, ni tampoco el observar importantes radiaciones a nivel específico, especialmente en los géneros *Bactris* (41 spp.), *Geonoma* (29 spp.), *Attalea* y *Astrocaryum* (28 spp. cada uno). El alto nivel de endemismo para toda la región (121 spp., 63% del total) es indicador de su significado como entidad biogeográfica bien individualizada.

La región amazónica baja (< 500 m de altitud), como es considerada por Henderson (1995), corresponde al área de de-

sarrollo relativamente continuo del bosque tropical húmedo y a las diversas otras formaciones vegetales asociadas en la cuenca del Río Amazonas y en las Guayanas. Esta región se extiende desde el pie-de-monte oriental de los Andes hasta el Atlántico, y presenta tanto al norte como al sur un patrón complejo y gradual de transición hacia formaciones vegetales más abiertas (sabanas, cerrados, bosque seco). La zona considerada, centrada alrededor de la línea equinoccial, abarca un área considerable de unos 6,5 millones de km². La familia de las palmeras, por esencia tropical e higrofila, es omnipresente en todos los ecosistemas amazónicos (Kahn & de Granville, 1992). No obstante, aunque la diversidad local de palmeras puede ser muy elevada en ciertos tipos de bosques, con más de 30 especies diferentes creciendo en un área de media hectárea (Kahn & Mejía, 1991), la diversidad total de la región es sorprendentemente baja considerando su tamaño y su diversidad a nivel de ecosistemas. Henderson (1995) reporta 151 especies para la región amazónica baja (0—500 m). En el presente estudio, este número asciende a 178 especies, debido a la descripción posterior de algunas especies, en particular dentro de los géneros *Attalea*, *Bactris* y *Geonoma* (Glassman, 1999; Henderson, 2000; Borchsenius et al., 2001; Henderson et al., 2008) y sobre todo, a un concepto de especies más estrecho. Este valor puede compararse con las 134 especies de palmeras de la flora del Ecuador, es decir 25% menos especies dentro de un territorio 24 veces más pequeño. Aumentando el área de la Amazonía hasta el contorno de los 1000 m, es decir incluyendo las laderas de los Andes orientales y de las montañas guyanesas, llegamos a 195 especies repartidas en 35 géneros. La delimitación de los 1000 metros corresponde más o menos al límite superior de los géneros tropicales como *Astrocaryum*, *Attalea*, *Oenocarpus*, *Mauritia*, *Mauritiella* o *Desmoncus*, y al límite inferior de los géneros de bosques andinos como *Ceroxylon* y *Dictyocaryum*. Por lo tanto, los cálculos florísticos sobre la diversidad amazónica presentados aquí son basados en el área correspondiente al gradiente 0—1000 m.

Algunos patrones biogeográficos son muy evidentes en esta región, a nivel de la distribución de las palmeras. En primer lugar, se destaca la riqueza de la parte occidental de la Amazonía. En esta zona situada al oeste de la longitud 65°W (Montúfar & Pintaud, 2006), se encuentran 130 especies (dos tercios del total), de las cuales 76 son endémicas, incluyendo cinco compartidas con altitudes superiores a 1000 m de los Andes orientales (*Wettinia maynensis* y las cuatro especies amazónicas de *Aiphanes*). Esta riqueza resulta por el aporte del elemento andino y más generalmente montañoso Neotropical, representado en particular por los géneros *Wettinia*, *Dictyocaryum*, *Aiphanes*, *Chamaedorea* y *Prestoea*, los cuales alcanzan las llanuras amazónicas adyacentes y cercanas a los Andes, así como algunas especies trans-andinas, las cuales se desarrollan en selva tropical baja en ambas laderas de los Andes (*Ammandra decasperma*, *Bactris coloniata*, *Geonoma pinnatifrons* subsp. *pinnatifrons*, *Pholidostachys synanthera*, *Syagrus sancona*). La Amazonía occidental se distingue también por un endemismo a nivel genérico (*Aphandra*, *Itaya*, *Wendlandiella*) y sobre todo, por un alto nivel de endemismo específico (58% de las especies reportadas en esta zona). Ciertos endemismos están restringidos a valles interandinos muy aislados de Perú (*Attalea cephalotus*, *A. weberbaueri*, *Astrocaryum perangustatum*, *A. carnosum* y una especie probablemente nueva de *Welfia*), o al arco de Iquitos (*Astrocaryum macrocalyx*, *Cheilocarpus repens*), lo cual indica la

importancia de la orogénesis andina en la especiación. El Arco de Fitzcarrald (Espurt et al., 2007) separa la flora de palmeras noroccidental (ej. *Astrocaryum chambira*) de la flora suroccidental (ej. *Astrocaryum gratum*). Además, varias radiaciones de especies (*Astrocaryum* spp., *Geonoma* spp., *Bactris* spp.) han sido probablemente favorecidas por la dinámica ambiental producida por la actividad tectónica (Räsänen et al., 1987; 1990). Ciertos autores enfatizan también el papel de posibles refugios de bosque tropical húmedo al pie de los Andes durante las glaciaciones del Pleistoceno, como factor de conservación de la biodiversidad y de especiación (Haffer, 1969; Hooghiemstra & van der Hammen, 1998).

Las otras partes de la región amazónica son comparativamente mucho menos diversas, pero se destacan por sus particularidades florísticas. Tal es el caso del escudo guyanés, un basamento geológico muy antiguo (Precámbrico), generando suelos pobres en nutrientes (Steege et al., 2006), cuyos afloramientos son relativamente continuos en la región guyanesa oriental, y a menudo más altos y fragmentados hacia el oeste. Dentro de las especies características de las Guayanas orientales, podemos mencionar *Syagrus stratincola*, la cual crece sobre los afloramientos graníticos, el sorprendente *Asterogyne guianensis*, único representante amazónico de este género y varias especies de *Astrocaryum* (*A. paramaca*, *A. rodriguesii*, *A. sciophilum*). Se destaca también una gran diversidad de especies del género *Bactris*, incluyendo las especies endémicas *Bactris aubletiana*, *B. pliniana*, *B. raphidacantha*. *Bactris* es el primer género en número de especies en Guyana Francesa y Suriname, y el segundo, después de *Geonoma*, en la Amazonía occidental. De las Guayanas occidentales podemos mencionar los endemismos *Bactris oligoclada*, *B. ptariana* y *B. turbinocarpa*. *Oenocarpus circumtextus* es endémico de un fragmento aislado de la formación geológica guyanesa en la Amazonía occidental. Además de su aislamiento geológico, la región Guyanesa está separada de la cuenca amazónica en su región central y oriental por un corredor seco ocupado por sabanas. Estos factores, más la posible existencia de refugios durante el Pleistoceno (Charles-Dominique et al., 2003) explican la presencia de un total de 16 especies de palmeras endémicas o sub-endémicas. Sin embargo, toda la región guyanesa comparte un gran número de especies con las regiones amazónicas colindantes: la Amazonía oriental (ej. *Astrocaryum vulgare*, *A. paramaca*, *A. rodriguesii*, *Attalea dahlgreniana*, *A. spectabilis*, *G. oldemanii*), la Amazonía central (ej. *Astrocaryum farinosum*, *Attalea attaleoides*, *Bactris acanthocarpoides*, *B. constantiae*, *Desmoncus phoenicocarpus*, *Oenocarpus bacaba*, *Syagrus inajai*) y la Amazonía occidental (*Euterpe catinga*).

Entre la bipolaridad geológica y florística de las regiones andino-oeste amazónicas y guyanesas, se destaca la región central de la Amazonía. Esta región presenta un endemismo propio (*Astrocaryum ferrugineum*, *A. sociale*, *Bactris balanophora*, *B. tefensis*, *Geonoma aspidiifolia*, *G. oligoclona*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus minor*) lo cual puede ser relacionado con particularidades geológicas locales, con la barrera del corredor seco al norte, y posiblemente con la presencia de refugios durante el Pleistoceno (Prance, 1973). Un aspecto muy particular de esta zona es la flora de riberas de aguas negras y sabanas sobre arena blanca (producto de la erosión del escudo guyanés) en la cuenca del Río Negro, incluyendo los géneros endémicos *Leopoldinia* y *Barcella*. Dos especies típicas de esos ambientes, *Mauritia carana* y *Mauritiella aculeata* son compartidas con formaciones

similares pero distantes y de origen distinto (formación Pebas) de la Amazonía occidental (Wesselingh et al., 2002). *Attalea feruginea* (*A. racemosa*) y *Astrocaryum acaule* son también elementos frecuentes de estos ambientes, aunque no restringido a ellos. La flora de bosque húmedo de *terra firme*, por su parte, presenta una prolongación natural desde la Amazonía occidental hacia la zona central, donde llegan especies como *Astrocaryum ulei*, *Euterpe precatoria*, *Bactris macroacantha*.

La Amazonía oriental se destaca por su flora de palmeras poco diversa y prácticamente desprovista de endemismos (*Astrocaryum giganteum*), debido a su carácter relativamente homogéneo y reciente de planicie de sedimentación y de inundación alrededor de la boca del río Amazonas, donde se desarrollan extensas poblaciones de *Euterpe oleracea* y se destaca en el estuario la presencia del elemento transatlántico *Raphia*. El río Amazonas divide además la región en dos bloques, norte y sur, creando una barrera que impide la migración, en particular, de las especies dispersadas por roedores y otros mamíferos. Henderson (1995) menciona el caso de *Oenocarpus bacaba* al norte y *O. distichus* al sur, los cuales llegan frente a frente de cada lado del Amazonas. Muchas especies de *Astrocaryum* presentan este patrón también.

Sin embargo, algunas especies escapan de estas grandes tendencias, como *Astrocaryum gynacanthum*, ampliamente distribuido en la región pero ausente de un gran sector noroeste, *Astrocaryum minus*, conocido de dos localidades muy alejadas, una en la Amazonía sur-occidental brasileña y la otra en Guyana Francesa, o *Manicaria saccifera*, con amplia distribución Neotropical pero esporádica en la Amazonía central y occidental.

Finalmente, quedan menos de 15 especies realmente panamazónicas, entre las cuales podemos mencionar *Attalea maripa*, *Bactris simplicifrons*, *Desmoncus polyacanthos*, *Geonoma maxima*, *Mauritia flexuosa* y *Mauritiella armata*. A esta lista hay que añadir unas 12 especies compartidas entre América Central y la Amazonía, algunas con amplia distribución Neotropical, como *Bactris maraja*, *Desmoncus orthacanthos*, *Geonoma deversa*, *Hyospathe elegans*, *Socratea exorrhiza*, y dos especies compartidas con la Mata Atlántica (*Bactris acanthocarpa* y *B. hirta*).

A pesar de que la Amazonía esté vista principalmente como un bosque húmedo, hay que recalcar la importancia de las vegetaciones abiertas incluidas. Hemos hablado de ciertas sabanas edáficas (arena blanca hidromórfica, afloramientos graníticos), en las cuales podemos incluir también las sabanas costeras de las Guayanas, las cuales se desarrollan bajo un clima húmedo (2000—2400 mm/año), con una corta estación seca. El suelo es arenoso y generalmente hidromórfico. *Bactris campestris* es un elemento común de estas sabanas, mientras que *Mauritia flexuosa* crece en las islas de bosque pantanoso y áreas inundables. Existen formaciones herbáceas de mayor desarrollo, con determinismo climático presente o pasado. Al sureste de Venezuela, al sur de las Guayanas y al norte de la Amazonía brasileña (sabanas del Río Branco) existe un conjunto de sabanas de tamaño variable, establecidas sobre el escudo Guayanés, sobre planicies de baja o media altitud, con tepuyes y montañas esparcidas, y corresponden a un corredor relativamente seco dentro de la región amazónica. Este corredor seco forma una barrera entre la región Amazónica en sentido estricto y la región guayanesa, limitando la distribución de varias especies de palmeras como *Lepidocaryum tenue* (al Sur). Los bosques de galería y de margen de sabanas presentan una flora de

palmeras amazónico-guayanesa (ej. *Bactris ptariana*, *Euterpe catinga* var. *catinga*). En límite de estas sabanas, los bosques densos y bajos de las laderas de los tepuyes permanecen casi inexplorados y podrían revelar algunas palmeras interesantes.

Otro aspecto singular de la región amazónica, en su región central y sur, es la presencia de sabanas incluidas con afinidades — tanto fisionómicas como florísticas — con los cerrados. La presencia de estas sabanas aparentemente relictuales ha sido interpretada como la evidencia de un mayor desarrollo de las formaciones abiertas en la Amazonía durante los episodios secos del Pleistoceno (Schnell, 1987). *Syagrus comosa* y *S. petraea* entran en el dominio amazónico a favor de tales inclusiones (Henderson, 1995).

En los límites de la región amazónica, tanto al norte, con los Llanos colombianos y venezolanos y con las sabanas interiores y costeras guayanesas, como al sur y al este con los Cerrados, se nota un abrupto decrecimiento de la diversidad de palmeras. Entre las especies típicas de la zona periférica, podemos mencionar *Attalea luetzelburgii*, *A. macrolepis*, *Bactris campestris*, *B. major* var. *major* (norte), varias especies con amplia distribución en la periferia sur-oeste, sur y sur-este (*Attalea eichleri*, *A. speciosa*, *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, *Oenocarpus distichus*) y otras restringidas a las márgenes occidentales (*Bactris glaucescens*, *B. major* var. *socialis*, *Geonoma occidentalis*) u orientales (*Syagrus vermicularis*). Sin embargo, algunas de estas especies penetran muy adentro de la Amazonía, como *Attalea phalerata* y *Astrocaryum chonta*.

De una manera general, la diversidad de palmeras, al igual que de otras plantas (Steege et al., 2006), sigue estrechamente el gradiente de precipitaciones en la región amazónica y su periferia, siendo las partes más húmedas las más ricas. No obstante, algunos géneros como *Attalea* (*sensu stricto*) y *Syagrus*, siguen una tendencia opuesta, siendo mucho más diversos en las formaciones periféricas secas que dentro de la misma Amazonía.

2. Las formaciones de la periferia noroeste de la Amazonía y de la costa caribeña

Géneros: 24; especies: 61 (0—1000 m); endemismo: 18%.

Esta región está conformada por la planicie caribeña de Colombia (Galeano, 1992), la región correspondiente a la Cordillera de la Costa de Venezuela (Stauffer, 1999) y los Llanos de Colombia y Venezuela, en la cuenca del río Orinoco (región Orinoquía; Galeano, 1992).

La región considerada es amplia y tiene fuertes afinidades con las regiones colindantes que son los Andes, la Amazonía, las islas caribeñas y Centroamérica. Eso explica el bajo endemismo. Los Llanos son incluidos aquí siguiendo Henderson (1995) que no les considera dentro de la Amazonía, al contrario de Galeano (1992). Siendo transicionales, estas sabanas tienen más afinidades amazónicas hacia el sur y más afinidades caribeñas hacia el norte. *Copernicia tectorum* es seguramente el endemismo más notorio de esta región.

Los bosques húmedos de la región caribeña

Principalmente localizados en los pie-de-monte de la terminación caribeña de los Andes y de las cordilleras costeras de Colombia (Sierra de Santa Marta) y de Venezuela (Cordillera de la Costa), presentan un endemismo elevado en los géneros *Asterogyne* (*A. ramosa*, *A. spicata*) y *Geonoma* (*G. paraguayensis*, *G. platybothros*, *G. simplicifrons*, *G. spinescens*), así como elemen-

tos caribeños y compartidos entre América central y el norte de América del Sur (*Prestoea longepetiolata*). La península de Parí en la costa oriental de Venezuela se destaca por su endemismo compartido con la isla vecina de Trinidad (*Attalea osmantha*, *Geonoma vaga*, *Prestoea pubigera*). Otras especies de *Attalea* del grupo *Scheelea* del norte de Venezuela y Colombia son todavía muy poco conocidas: *A. macrocarpa*, *A. maracaibensis*, *A. wesselsboeri* (Glassman, 1999).

Los bosques secos de la región caribeña

Estos bosques deciduos que se encuentran al norte de Colombia y Venezuela, reciben 800—1000 mm de lluvia al año y tienen una temporada seca de 5—6 meses. La flora de palmeras de estos bosques es pobre. Galeano (1992) reporta 13 especies en 10 géneros para la región de la planicie del Caribe de Colombia, entre ellos *Sabal mauritiformis*, único representante de este género caribeño en América del Sur. Wessels Boer (1988) menciona *Copernicia tectorum*, el cual puede ser abundante, *Acrocomia aculeata* y *Syagrus stenopetala* en estos bosques en Venezuela. Otro elemento típicamente caribeño es *Coccoloba barbadensis* en la costa venezolana.

Los Llanos

Se trata de inmensas sabanas de planicie desarrolladas sobre material sedimentario-aluvial originado a partir de los terrenos elevados circundantes y bajo la influencia de los cambios climáticos del cuaternario. Los Llanos se extienden desde el pie de la Cordillera Oriental de Colombia hasta el medio y bajo Orinoco en Venezuela. Los Llanos son limitados por el bosque amazónico al sur, a nivel del río Guaviare, y por bosques secos espinosos costeros al norte. Stauffer (2007) reporta la presencia de 21 géneros y 31 especies de palmeras en los Llanos venezolanos. Los bosques de galería de la región de los Llanos presentan una flora de palmeras amazónicas (*Mauritia flexuosa*, *Attalea butyracea*, *A. insignis*, *A. maripa*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Bactris acanthocarpa*, *Desmoncus* spp., *Euterpe precatoria*, *Geonoma deversa*, *Hyospathe elegans*, *Oenocarpus bataua*, *O. bacaba*, *Socratea exorrhiza*, entre otras) y caribeña (*Roystonea oleracea*). Tres especies de *Bactris* crecen en vegetación abierta: *B. campestris*, *B. guineensis* y *B. major*. Existen también formaciones de *Attalea*, como los 'corobales', extensas poblaciones de *Attalea macrolepis* en las sabanas del oeste de Bolívar y posiblemente del este de Vichada (Stauffer & Fariñas, 2006). Las sabanas con alternancia de inundación y sequía son dominadas por *Copernicia tectorum* en la parte norte de los Llanos.

3. Las formaciones mesófilas y xéricas de la periferia Sur y Sur-Este de la Amazonía y del Cono Sur

Géneros: 15; especies: 79; endemismo: 57% (excluido dominio de la Mata Atlántica, *sensu lato*, ver Sección 4)

Toda la parte de América del Sur que se encuentra al sur de la Amazonía y al este de los Andes forma un conjunto muy distinto. Eso se debe a la desaparición rápida de los elementos amazónicos ya que géneros ampliamente distribuidos como *Desmoncus*, *Oenocarpus*, *Mauritia* y *Mauritiella* apenas cruzan los 15°S mientras que *Euterpe* cuenta con una sola especie en esta latitud, *Bactris* y *Geonoma* con una especie también cada uno, fuera de la Mata Atlántica. Estas palmeras están reemplazadas por un elemento endémico austral, lo cual incluye cuatro géneros (*Allagoptera*, *Butia*, *Lytocaryum* y *Trithrinax*), que se

desarrolla hasta 35°S. *Butia* ocupa la mayor parte de la región, con varias formas biológicas, y las radiaciones adaptativas en este género y también en *Attalea*, *Syagrus*, *Allagoptera* y *Astrocaryum*, mayormente en vegetación mesófila y seca, explican el número relativamente elevado de especies de esta región considerando su clima algo desfavorable a las palmeras. La extensión y la antigüedad de las formaciones secas en el sur de América del Sur seguramente permitieron el desarrollo de una flora diversificada de palmeras, lo que ocurrió en forma muy limitada en las formaciones secas de pequeña extensión de la costa pacífica (*Jubaea chilensis*, *Aiphanes eggersii*) y de los Andes (*Parajubaea* spp.).

El bosque tropical húmedo de la franja costera atlántica y su prolongación hacia el interior (Mata Atlántica) representa por su lado un fenómeno biogeográfico con una flora de palmeras compuesta por 96% de especies endémicas de la región sur. Además, el 81% de las especies, incluyendo radiaciones en *Bactris* y *Geonoma* y un género endémico con dos especies (*Lytocaryum*), son propios del dominio de la Mata Atlántica. Por esta razón, esta entidad está tratada por separado (Sección 4).

En conjunto, las formaciones húmedas, mesófilas y xéricas al sur de la Amazonía y al este de los Andes contienen 123 especies (80% endémicas) perteneciendo a 16 géneros. Este conteo incluye las laderas andinas orientales al sur de la Amazonía hasta los 1000 m y la totalidad de las montañas del este de Brasil hasta el límite superior de las palmeras (1300—1800 m) en los campos rupestres y bosque atlántico montañoso.

Bosques de transición de la periferia amazónica

La transición entre la selva amazónica y las formaciones más secas del sur y sur-este se presenta en forma variable. La flora de palmeras amazónicas se extiende dentro del dominio de los Cerrados hasta aproximadamente 15—17°S, gracias a los bosques de galería, funcionando como refugios edáficos discontinuos, donde permanecen las especies con amplia distribución (*Mauritia flexuosa*, *Mauritiella armata*, *Oenocarpus distichus*, *Bactris major*, *D. orthacanthos*, *D. polyacanthos*), asociadas con especies de la periferia sur (*Attalea princeps*, *Astrocaryum chonta*, *A. gratum*, *A. huaimi*, *Bactris glaucescens*, *Geonoma brevispatha*) y especies de la Mata Atlántica hacia el Este (*Bactris setosa*, *Euterpe edulis*). En el Sur-Este de Madre de Dios (Perú), se observa un límite abrupto entre un bosque tropical con estación seca, caracterizado por especies de palmeras como *Attalea moorei*, *A. phalerata*, *Astrocaryum gratum*, *Bactris martiana*, *Chamaedorea angustisecta*, *Geonoma occidentalis*, *Phytelephas macrocarpa*, y la pampa de Heath, una sabana con *Astrocaryum huaimi*, *Mauritiella armata* y *Syagrus sancona*, que se prolonga en Bolivia. Los bosques semi-deciduos forman una franja en la periferia sur de la Amazonía (Askew et al., 1970). Estos bosques se caracterizan por un dosel relativamente bajo (15—18 m) y una pluviosidad de 1500—2000 mm/año, con una estación seca de 6—7 meses. Las palmeras más características de estos bosques son *Attalea eichleri*, *A. speciosa*, *Acrocomia aculeata*, *Bactris gasipaes* var. *chichagui* y *S. vermicularis* (Henderson 1995, Noblick 2004b, Silva & Clement 2005). En varias partes se observan extensas formaciones dominadas por *Attalea speciosa* (zona dos cocais en Maranhão, Sampaio 1933), de origen probablemente secundario (Aubreville, 1961; Anderson et al., 1991).

En total la flora de palmeras de bosque al sur de la Amazonía y al oeste de la Mata Atlántica es relativamente pobre con 25 especies.

Cerrados, catingas y pampas

El tipo de vegetación tropical abierta más desarrollado al sur de la región amazónica es el Cerrado. Típicamente, el Cerrado se presenta en forma de una sabana con una matriz dominada por cobertura herbácea principalmente compuesta por gramíneas mezclada con especies leñosas de tallo subterráneo, arbustos y árboles esparcidos con tronco tortuoso y corteza gruesa y suberificada. Los Cerrados están asociados a los suelos erosionados y pobres del Escudo Brasileño, en su mayoría por encima de los 500 m de altitud, bajo un clima con prolongada estación seca y precipitaciones de 700—1750 mm/año. La región de los Cerrados abarca la parte central de Brasil y áreas adyacentes de Paraguay y Bolivia. La flora de palmeras de los Cerrados esta prácticamente desprovista de especies con afinidad amazónica, con pocas de ellas creciendo en la región siendo mayormente limitadas a los bosques de galería y otros lugares húmedos (*Attalea phalerata*, *A. anisitsiana*, *Bactris glaucescens*, *Geonoma brevispatha*). En cambio, los géneros endémicos de la parte meridional de América del Sur son bien representados (*Allagoptera*, *Butia*, *Trithrinax*), así como *Acrocomia*, *Attalea* y *Syagrus*. Las especies con tallo subterráneo, frecuentemente con crecimiento de tipo 'saxofon' (germinación con geotropismo positivo), o con hábito diminuto y graminiforme, son numerosas en los géneros *Acrocomia* (*A. hassleri*), *Astrocaryum* (Kahn, 2008), *Attalea* (*A. exigua*, *A. geraensis*), *Butia* (Noblick 2004a, 2006) y *Syagrus* (*S. campylospatha*, *S. graminifolia*, *S. lilliputiana*, *S. petraea*, *S. werdermannii*). Según la reciente síntesis de Moraes (2007), la región del Cerrado en Bolivia comprende 11 especies de vegetación abierta, más 10 especies con afinidad amazónica restringidas a los bosques de galería, ribereños e inundables, y cuatro especies compartidas con los Andes adyacentes (*Attalea phalerata*, *Syagrus cardenasii*, *S. sancona* y *S. yungasensis*). En Brasil, Rizzini (1963) menciona 20 especies de cerrados herbáceos en seis géneros. Entre Brasil, Bolivia y Paraguay se registran en el presente listado 40 especies en este tipo de vegetación (26 endémicas).

La vegetación xérica de las sierras rocosas del centro-este de Brasil (campo rupestre) incluye especies de *Syagrus*, varias de aquellas endémicas, creciendo hasta 1200—1400 m de altitud (*S. duartei*, *S. glaucescens*, *S. harleyi*, *S. microphylla*, *S. pleioclada*).

Existen también bosques deciduos secos en el dominio de los Cerrados, en particular sobre los afloramientos calcáreos. *Attalea brasiliensis* es endémico de este tipo de bosque (Glassman, 1999).

En el noreste brasileño, se conoce como caatinga a la vegetación xérica, espinosa, característica de esta región. En la parte central, las precipitaciones son inferiores a 500 mm/año y el paisaje es particularmente árido (Sertão). Las palmeras del noreste son poco numerosas e incluyen a *Syagrus coronata*, muy abundante en toda la región, *S. vagans* en catingas arenosas áridas, *S. microphylla* en áreas rocosas, *Attalea vitrivir*, en bosque de galería y *Copernicia prunifera*, en zonas con alternancia de inundación en temporada de lluvias y largos períodos de sequía.

Al sur del continente, las palmeras llegan a latitudes extratropicales (25—35°S) y alcanzan el dominio de la pampa (*sensu* Cabrera & Willink, 1973). La pampa es una vegetación templada (entre 30° y 40°S) predominantemente herbácea, de transición entre la región Neotropical y la región Neoantártica, donde las

palmeras (*Butia* y *Trithrinax*) se encuentran en límite austral. La pampa se desarrolla desde el extremo sureste de Brasil hasta el noreste de Argentina y Uruguay. En el suroeste de Rio Grande do Sul (Brasil) y en la parte adyacente de Uruguay, existen las curiosas pampas dominadas por *Butia lallemantii*.

El Gran Chaco

Es una región extensa, sub-tropical (entre 18° y 29°S), limitada al oeste por los Andes, pasando a las pampas al sur y a los cerrados al este. El gran Chaco abarca el sur de Bolivia al este de los Andes, el noroeste de Paraguay, apenas alcanzando las zonas adyacentes de Mato Grosso (Brasil), y una gran parte del norte de Argentina (Chaco meridional). El clima presenta una prolongada estación seca y lluvias de verano, y se caracteriza por una gran amplitud térmica diaria en invierno con más de 45 °C a medio día y menos de 10 °C en la noche. La vegetación está compuesta principalmente de bosque seco espinoso, con cactáceas y bombacáceas, bosques de quebracho (*Schinopsis* y *Aspidosperma*), así como de sabanas aisladas, frecuentemente asociadas con dunas de arena. La palmera típica del bosque seco espinoso es *Trithrinax schizophylla*, pero se encuentra también *Acrocomia aculeata* (Moraes, 2007). Sobre los suelos más húmedos, inundados durante la temporada de lluvias, se desarrollan extensas poblaciones de *Copernicia alba*.

El Pantanal

Esta región muy característica es localizada al suroeste de Mato Grosso y en la parte adyacente del este de Bolivia. Es una región de lagos, pantanos, sabanas inundadas en temporada de lluvias, y franjas de bosques ribereños con *Bactris* y *Astrocaryum*. Las zonas marginales incluyen formaciones dominadas por *Copernicia alba* (en áreas periódicamente inundadas), *Acrocomia aculeata*, *Attalea eichleri* y *A. phalerata*.

4. La Mata Atlántica

Géneros: 10; especies: 35 (*sensu stricto*, 69% endémicas) ó 54 (*sensu lato*, 81% endémicas).

Se trata del bosque tropical y subtropical húmedo que se desarrolla bajo la influencia de las precipitaciones generadas por la humedad proveniente del Atlántico, desde la costa del noreste brasileño hasta el extremo noreste de Argentina y Uruguay, y hasta el este de Paraguay. Las precipitaciones en la costa pueden sobrepasar los 2000 mm/año y alcanzan los 4000 mm o más en las laderas orientales de las cordilleras costeras. Esta zona corresponde a la Mata Atlántica *sensu stricto*. Hacia el interior, fuera de la influencia directa de la humedad Atlántica, el dominio de la Mata Atlántica *sensu lato* comprende bosques semi-deciduos y deciduos, en el límite con el dominio de los Cerrados (Ledru et al., 2007). Los bosques con régimen estacional del dominio de la Mata Atlántica incluyen especies como *Attalea brejinhoensis*, *A. compta*, *A. pindobassu*, *A. seabrensis*, *Syagrus cearensis*, *S. coronata*, *S. oleracea*. El bosque dominado por *Araucaria angustifolia* es también parte de la Mata Atlántica *sensu lato* y posee algunas palmeras (*Butia eriospatha*, *Trithrinax brasiliensis*), y también las formaciones costeras de restinga (ver Sección 7). La flora de palmeras del bosque tropical húmedo Atlántico incluye elementos típicos de la región sur (*Lytocaryum*, *Allagoptera*, *Syagrus*, *Attalea*), pero también un importante contingente claramente vicariante con el bosque amazónico (del cual está separado por las formaciones secas de los Cerrados y Sertão). Pocas especies son compartidas entre ambos bosques (*Bactris acanthocarpa* y

B. hirta) pero las especies endémicas de los géneros *Astrocaryum* (*A. aculeatissimum*) y *Bactris* (11 spp.) tienen estrechas afinidades con especies amazónicas. El género *Geonoma*, con ocho especies endémicas, está mayormente compuesto por un grupo de especies afines de *G. brevspatha* (Henderson et al. 1995). El dominio de la Mata Atlántica *sensu lato* comprende 54 especies, siendo la franja de bosque tropical húmedo costero la más rica (35 especies). Más que el número de especies, es el nivel excepcional de endemismo (81%), que hace esta zona tan importante en términos de biodiversidad y de conservación.

5. La costa pacífica, el pie-de-monte andino occidental, la zona del istmo de Panamá y los valles interandinos de Colombia

Géneros: 31; especies: 105 (0—1000 m); endemismo: 38%

La región pacífica presenta una mezcla de influencias biogeográficas única en el continente suramericano. Los géneros más diversos en la región son *Geonoma* (20 spp.), *Bactris* (12 spp.), *Aiphanes* (11 spp.), *Chamaedorea* (8 spp.) y *Wettinia* (6 spp.). Cinco géneros se encuentran solo en la parte norte de la región: *Calypstrogyne* (2 spp.), *Cryosophila* (2 spp.) y *Reinhardtia* (3 spp.), géneros de filiación centroamericana, cuyas especies del Pacífico demarcan el límite Sur de su distribución, y *Elaeis* y *Raphia*, dos géneros compartidos con África. Algunas especies restringidas en Suramérica a la zona del istmo alcanzan el lado atlántico también, como *Chamaedorea pygmaea*, *Reinhardtia* spp. y *Calypstrogyne costatifrons*.

Cuarenta especies son exclusivas de la región del Pacífico; 11 de las 19 especies de *Geonoma* que crecen en la región son endémicas de ella, al igual que tres de las seis especies de *Attalea*. Es de destacar también en esta región, la diversificación de dos géneros predominantemente andinos *Aiphanes* y *Wettinia*, con cuatro y tres especies exclusivas de la región del Pacífico, respectivamente, así como la presencia de las tres únicas especies de *Astrocaryum* al oeste de los Andes: *A. malybo*, *A. standleyanum* y *A. triandrum*.

El número total de especies de palmeras de la región del Pacífico representa una alta diversidad, teniendo en cuenta el área limitada de la región. De hecho, Bjorholm et al. (2005, 2006), señalaron el área del Chocó como la de mayor expresión de la diversidad en palmeras en América, con 81 especies por cuadrícula de un grado de lado.

Pero esta región, se caracteriza no sólo por su alta riqueza en palmeras, sino también por la gran abundancia en individuos de palmeras por unidad de área, comparada con otras regiones del Neotrópico. Esta abundancia de palmeras le aporta a la región del Pacífico, una fisonomía característica (Gentry, 1986b, 1993; Borchsenius, 1997; Borchsenius et al., 1998; Galeano, 2001).

Los bosques secos y mesófilos de la periferia del desierto costero

La corriente fría de Humboldt determina la presencia del desierto costero de Perú-Chile, lo que tiene por consecuencia la ausencia total de palmeras de 4°S hasta 32°S, una situación sin equivalente en el resto del mundo. Al sur del desierto existe el aislado *Jubaea chilensis*, formando poblaciones importantes en el matorral seco del pie de los Andes, entre 32°S y 35°S. *Jubaea* es el único género de palmeras endémico de la costa Pacífica de América del Sur.

Al norte del desierto se desarrolla la flora tumbesiana, característica de los bosques estacionalmente secos del norte de Perú y Ecuador (Aguirre et al. 2006). El bosque decíduo dominado por malváceas (subfamilia Bombacoideae: *Ceiba trichistandra*, *Cavanillesia platanifolia*, *Eriotheca ruizii*) es la formación más seca donde se encuentran palmeras, recibe 1000 mm o menos de lluvia al año y soporta 6—7 meses de estación seca. Este bosque contiene sólo dos palmeras, *Aiphanes eggertii* y *Attalea colenda*, ambas endémicas de la costa Pacífica, la segunda restringida a los fondos de valles húmedos. En el norte de Tumbes (Perú), *Aiphanes eggertii* es un elemento dominante del sotobosque en la zona de transición entre el bosque decíduo y el bosque premontano, alrededor de 600 m de altitud. El bosque premontano mesófilo contiene una sola especie de palmeras, *Chamaedorea linearis* (Pintaud & Millán 2004). En el sur de Ecuador (Loja), el bosque premontano semi-decíduo se desarrolla alrededor de 800—1000 m de altitud y contiene *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, *Ceroxylon echinulatum* y *C. parvum*. El género *Ceroxylon* llega a su altitud más baja en este ecosistema, a favor de la alta nebulosidad que compensa los siete meses de estación seca. Un fenómeno similar explica la presencia de *Geonoma undata* a solo 500 m de altitud más al norte (Manabí) en las montañas costeras de Chindul. Los bosques mesófilos de baja altitud en Ecuador se extienden a lo largo de la costa, hasta en la parte norte (Esmeraldas), reciben menos de 2000 mm de lluvia al año, y soportan una estación seca de 4 a 6 meses. Solamente siete especies de palmeras crecen en estos bosques pero representan un conjunto de influencias biogeográficas muy particular: *Aiphanes eggertii* es un elemento xérico, única especie de palmeras perteneciendo a la flora endémica tumbesiana; *Attalea colenda* y *Phytelephas aequatorialis* son elementos mesófilos endémicos de la parte sur de la región pacífica, y el límite norte de su distribución corresponde a la transición entre el bosque estacionalmente húmedo y el bosque pluvial; *Astrocaryum standleyanum* es la única especie clinal de la franja pacífica, atravesando todo el gradiente climático desde el bosque perhúmedo hasta la margen del bosque seco; finalmente *Bactris coloniata*, *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, y *Syagrus sancona* son elementos trans-andinos caracterizados por una ecología 'errática', creciendo según los lugares en bosque muy húmedo (Andes orientales del Perú central, Amazonía occidental) o seco (sur de la región pacífica, periferia suroeste de la Amazonía, costa caribeña).

Los bosques del 'Chocó biogeográfico'

Se trata de los bosques húmedos de las tierras bajas al occidente de los Andes, desde las serranías que forman la frontera entre Colombia y Panamá hasta el noroccidente de Ecuador, en el Sur de Esmeraldas y Pichincha. En su conjunto, esta región, denominada 'Chocó biogeográfico' (Gentry 1982, Forero & Gentry 1989), constituye la región más lluviosa de América y una de las de mayor pluviosidad en el mundo, con precipitaciones que van hasta 12000 mm anuales en el centro de la región y disminuyen progresivamente hasta los 3000—4000 mm en sus extremos norte y sur, respectivamente (Eslava 1992, 1993).

El bosque pluvial del Chocó se caracteriza por la ausencia de estación seca, se encuentra principalmente en Colombia, alcanzando el extremo noroeste de Ecuador. El bosque pluvial es la formación más diversa de la costa Pacífica. Se nota la presencia de especies endémicas, con afinidades sea centroamericanas (*Calypstrogyne baudensis*, *Cryosophila macrocarpa*), andinas (*Aiphanes*

spp., *Wettinia* spp.) o amazónicas (*Chelyocarpus dianeurus*, *Mauritiella macroclada*).

Al sur del bosque pluvial se encuentran los bosques estacionalmente húmedos. Este tipo de bosque alto, siempre verde, presenta una gran extensión (32000 km²) en la costa pacífica y en el pie-de-monte andino occidental de Ecuador, y recibe 2000—4000 mm de precipitaciones al año con 2—4 meses de estación seca (Borchsenius et al. 1998). Estos bosques son menos diversos que los precedentes, tanto a nivel específico como genérico, con la ausencia de los cinco géneros restringidos a la parte norte, así como de *Ammandra*, *Asterogyne*, *Chelyocarpus*, *Manicaria* y *Mauritiella*, los cuales alcanzan la parte central o hasta el límite sur del bosque pluvial.

Se nota en cambio la presencia de elementos de tendencia mesófila (*Attalea colenda*, *Bactris gasipaes* var. *chichagui*, *Phytelphas aequatorialis*), más elementos andinos (*Chamaedorea linearis*, *Bactris setulosa*), elementos trans-andinos (*Iriarteia deltoidea*, *Euterpe precatória* var. *longevaginata*, *Prestoea ensiformis*, *Oenocarpus bataua*, *E. mapora*, *Pholidostachys synanthera*, *Socratea exorrhiza*), una parte de la flora del bosque pluvial del Chocó y de la flora centro-americana (*Astrocaryum standleyanum*, *Bactris coloradonis*, *Desmoncus cirrhiferus*, *Geonoma cuneata*, *Pholidostachys dactyloides*, *Synechanthus warszewiczianus*, *Welfia regia*, *Wettinia aequalis*) y unos endemismos locales (*Geonoma irena*, *G. tenuissima*). Este bosque llega en forma fragmentaria y empobrecida hasta 3°48'S en la provincia de El Oro, en proximidad inmediata del bosque seco, a favor de microclimas favorables.

Los valles interandinos de Colombia

También se incluye en este análisis como parte de la región del Pacífico, a las extensiones de ésta en los valles del Río Magdalena y el bajo Río Cauca, y el Río Sinú, en el centro y Norte de Colombia. Además de los componentes andino-pacífico y centro-americano compartidos con la costa pacífica, estos valles presentan más afinidades con la parte oriental de los Andes (*Attalea butyracea*) y un endemismo propio. En total se encuentran 40 especies por debajo de los 1000 m en los valles de Cauca y Magdalena.

La flora de palmeras del valle húmedo del Magdalena comparte 28 especies con el resto de la región del Pacífico, mientras que tres especies son endémicas de este valle: *Geonoma chlamydostachys*, *Astrocaryum triandrum* y *Attalea nucifera*. *Attalea cohune*, presente en el continente suramericano solo en un sector de este valle, representa una interesante disyunción entre esta región y el norte de Centroamérica, donde es abundante (Galeano & Bernal, 2002).

Ciertas especies endémicas o sub-endémicas de estos valles no entran en el cálculo por ser compartidos con la zona andina (Sección 6), como *Aiphanes parvifolia* y *A. simplex*, o son tratadas como endemismos andinos por crecer por encima de los 1000 m (*Attalea amygdalina*).

6. Los Andes, las cordilleras costeras caribeñas y las montañas guyanesas

Géneros: 24; especies: 135 (1000—3500 m); endemismo: 39% (especies restringidas a la zona 1000—3500 m).

Estas tres entidades, a pesar de incluir formaciones orogénicas muy diversas (cordilleras de cerca de 10 millones de años frente a las zonas de subducción de las placas pacíficas y de Nazca, con

volcanismo activo, antiguas cordilleras de Cutucú, Cóndor y Campanquiz en la Amazonía occidental, formaciones precámbricas del escudo Guayanés), tienen una indiscutible afinidad florística. La presencia en conjunto de *Dictyocaryum*, *Prestoea* y de taxones del complejo de *Geonoma undata*, une a este grupo de montañas.

El límite de 1000 m escogido ha sido justificado a propósito del dominio amazónico (Sección 1), pero es necesariamente algo arbitrario. Entre los géneros tropicales que se encuentran esporádicamente por encima de los 1000 m, podemos mencionar a *Attalea*, con tres especies que sobrepasan esta altitud, una de ellas (*A. amygdalina*) creciendo desde los 1000 m hacia arriba; en *Astrocaryum*, una sola especie sobrepasa los 1000 m y alcanza 1650 m (*A. faranae*); en *Oenocarpus*, una especie sobrepasa los 1000 m también (*O. bataua* hasta 1400 m). Los géneros *Desmoncus*, *Mauritia* y *Mauritiella* justo alcanzan el límite de los 1000 m. Entre los géneros característicos de las altitudes superiores, *Parajubaea* no desciende por debajo de los 1500 m, *Ceroxylon* está totalmente contenido por encima de los 1000 m a excepción de *Ceroxylon amazonicum* (800—1200 m) y de poblaciones marginales de *C. echinulatum* y *C. parvum* en el suroccidente de Ecuador alrededor de 800—900 m; *Dictyocaryum* está también por encima de los 1000 m, a excepción de tres poblaciones aisladas en el occidente amazónico y muy raramente de *D. lamarkianum* bajando los Andes hasta los 800 m. Sin embargo la noción de endemismo montañoso depende en gran medida del límite altitudinal escogido. Por ejemplo, *Prestoea simplicifolia*, la cual crece entre 950 y 1600 m no está considerada dentro de los endemismos andinos (1000—3500 m), porque es compartida con la región pacífica (0—1000 m). El valor de endemismo reportado de 39% es en consecuencia una subestimación de lo que se puede considerar realmente como el elemento montañoso, el cual podría subir hasta los 60% con la prolongación de rango altitudinal de varias especies en los pie-de-montes pacíficos, amazónicos y caribeños hasta los 400—800 m.

Los Andes

Aunque las palmeras que crecen en los Andes han sido tratadas separadamente en el estudio de cada país andino (Kahn & Moussa, 1994; Galeano & Bernal, 1987; Wessels Boer, 1988; Borchsenius et al., 1998; Stauffer, 1999; Moraes, 2004) y en la guía de palmas de América (Henderson et al., 1995), análisis más recientes de las palmeras de la región andina, en su conjunto, fueron realizados por Moraes et al. (1995) y Borchsenius & Moraes (2006).

Los Andes tropicales por encima de los 1000 m albergan al menos 121 especies de palmeras, agrupadas en 24 géneros. Los géneros más diversificados son *Aiphanes* (23 spp.), *Geonoma* (20 spp.), *Wettinia* (16 spp.) y *Ceroxylon* (11 spp.), que en conjunto, representan casi el 60% de las palmeras que crecen en la región andina. Exceptuando a *Geonoma*, que tiene una distribución geográfica y ecológica amplia en el Neotrópico, la diversificación de estos géneros ha estado determinada por los nuevos hábitats y las barreras establecidas con el levantamiento de los Andes. Los géneros *Aiphanes* y *Wettinia*, particularmente, aunque se han extendido hasta las tierras bajas, tanto en el Pacífico como en la Amazonía, con representación de endemismos notables en estas regiones, alcanzan su mayor diversidad en los Andes tropicales. Incluso géneros como *Iriarteia* y *Socratea*, considerados elementos

típicos de las tierras bajas amazónicas, probablemente tienen afinidades andinas (Malagón & Bernal, 2002). Estos autores encontraron que en las vertientes amazónicas de los Andes en Colombia, la abundancia de *Iriartea deltoidea* aumenta a medida que se asciende en los Andes, y se hace máxima hacia los 1300 m, donde la especie es reemplazada abruptamente por *Dictyocaryum lamarckianum*. Algo parecido sucede con *Socratea exhorrida*, que es reemplazada por *S. rostrata* hacia los 900 m. Es interesante también el caso de *Hyospathe*, con cuatro especies endémicas de los Andes, entre las seis que componen el género.

Solo hay dos géneros exclusivos y casi exclusivos de los Andes: *Parajubaea*, con tres especies restringidas a elevaciones por encima de 1500 m, y *Ceroxylon*, con 12 especies, y solo una o dos de ellas, descendiendo hasta elevaciones de 800 m. A nivel específico, sin embargo, la situación es contrastante, pues 50 especies (41% del total de palmas andinas) son exclusivas de esa región (por encima de los 1000 m). Al igual que se ha propuesto para otras familias como las Rubiaceae (Andersson, 1995), también en palmeras el bajo endemismo a nivel genérico y alto a nivel específico podría interpretarse como el resultado de radiaciones adaptativas en tiempos recientes en el área de los Andes.

Otras contribuciones importantes a la diversidad de palmeras en los Andes tropicales incluyen géneros y especies propias de las tierras bajas, que ascienden en los Andes a elevaciones ligeramente superiores a 1000 m; tal es el caso, entre otras, de *Bactris* (4 spp.), *Attalea* (3 spp., aunque una, *A. amygdalina*, es exclusivamente andina), *Euterpe* (3 spp., con una, *E. luminosa*, exclusivamente andina), *Pholidostachys* y *Phytelephas* (2 spp. cada uno), *Syagrus* (3 spp.)

El gradiente de riqueza en especies decrece a medida que se asciende en los Andes: el 75% de las especies de toda la región se encuentra en la franja altitudinal de 1000 a 1500 m, seguido por la franja de 1500—2000 m (60%, 73 spp.), 28 especies entre 2000—2500 m, y por encima de 3000 m de elevación se han registrado sólo cinco especies: *Geonoma megalospatha*, *G. orbignyana*, *G. undata*, *Parajubaea torallyi* y *Ceroxylon parvifrons*; esta última registrada hasta 3500 m en los Andes ecuatorianos (Borchsenius & Moraes, 2006), la más alta elevación registrada para una palmera en los Andes y en el mundo.

La mayor concentración de especies de palmeras andinas se encuentra al norte de la región, en los Andes de Colombia (21 géneros, 80 especies), situación que no es de extrañar, dada la mayor complejidad topográfica y prevalencia de ambientes húmedos de esta parte de los Andes, comparada con el resto de la región. En los Andes de Ecuador se encuentran 65 especies en 18 géneros, y en los peruanos 45 especies en 18 géneros. La riqueza de palmeras disminuye hacia los extremos de los Andes, con 27 especies en 11 géneros en Venezuela, y 21 especies en 12 géneros en Bolivia.

La distribución de los endemismos en la región (restringidos a la zona superior a 1000 m) sigue el mismo patrón de las palmeras andinas en general: 15 especies concentradas al norte, en los Andes colombianos, siete especies en los Andes ecuatorianos, seis especies en los Andes peruanos, cuatro especies en los Andes bolivianos (*Syagrus yungasensis*, *Parajubaea torallyi*, *P. sunkha* y una especie no descrita de *Ceroxylon*) y una en los Andes venezolanos (*Aiphanes stergiosii*).

Las antiguas cordilleras de Cutucú, Condor y Campanquiz,

en el sureste de Ecuador y norte de Perú, aunque geológicamente distintas de los Andes, presentan una flora de palmeras típicamente andino-amazónicas, con pocos endemismos (*Wettinia minima*).

En la distribución de las palmeras andinas, en su conjunto, se destaca la presencia de 11 especies (*Ceroxylon parvifrons*, *C. vogelianum*, *Chamaedorea linearis*, *C. pinnatifrons*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Euterpe precatoria*, *Geonoma euspatha*, *G. interrupta*, *G. orbignyana*, *G. undata* y *Prestoea acuminata*), de diferentes afinidades biogeográficas, pero que están presentes a todo lo largo de los Andes tropicales, desde Venezuela hasta Bolivia. Dentro de este grupo, se destacan *Chamaedorea pinnatifrons* y *C. linearis*, que se encuentran desde el nivel del mar, hasta 2700 y 2800 m, respectivamente, mostrando la más amplia plasticidad en palmeras tropicales, en términos altitudinales. *Bactris setulosa* aparentemente tiene una distribución similar aunque terminando en el Perú central, pero podría ser en realidad un conjunto de dos especies crípticas no emparentadas (Couvreur et al. 2007).

Las cordilleras costeras caribeñas

Estas pequeñas cordilleras aisladas en la costa Caribe de Colombia (Sierra Nevada de Santa Marta) y de Venezuela son geológicamente distintas pero aparecen a nivel florístico como una prolongación de los Andes, con los cuales comparten algunas especies típicas (*Bactris setulosa*, *Ceroxylon alpinum*, *C. ceriferum*, *Chamaedorea linearis*, *Dictyocaryum lamarckianum*, *Geonoma orbignyana*, *G. undata*, *Prestoea carderi* y *Wettinia praemorsa*), pero tienen su endemismo propio (*Asterogyne* spp., *Dictyocaryum fuscum*, *Geonoma* spp.)

Las montañas guyanesas

Estas montañas de arenisca son muy antiguas (Precámbrico) y siempre han estado aisladas de los focos de especiación de los elementos montañosos neotropicales (América Central y Andes), de tal modo que solo la dispersión a larga distancia puede proveer especies adaptadas a las altitudes superiores. De hecho, solo nueve especies de palmeras crecen por encima de los 1000 m en las montañas guyanesas, entre las cuales se destacan las endémicas *Dictyocaryum ptarianum* y *Prestoea tenuiramosa* (Stauffer, 2000). Poblaciones de *Dictyocaryum* de la Amazonía occidental baja han sido atribuidas a *D. ptarianum*, pero eso es cuestionable porque además de crecer en un ámbito totalmente diferente y geográficamente distante, estas poblaciones son cespitosas mientras que el típico *D. ptarianum* de las laderas y planicies superiores de los tepuyes es solitario. Los dos otros endemismos de las montañas guyanesas, *Geonoma appuniana* y *G. fusca* son probablemente mejor considerados como subespecies de *G. undata* y *G. aspidifolia*, respectivamente (A. Henderson, en prep.).

7. La vegetación costera

La vegetación costera es variada a lo largo de las costas pacíficas y atlánticas de América del Sur. En muchos lugares, las palmeras se han adaptado a las condiciones litorales. En las peñas erosionadas del litoral de Esmeraldas (Ecuador), existen poblaciones de *Aiphanes eggertii* a pocos metros del mar. Esta especie crece más al sur adentro de las tierras en bosque seco, mientras que está limitada a la franja seca del litoral en Esmeraldas, a poca distancia del bosque húmedo del Chocó. Al extremo norte de Esmeraldas y en Colombia, existen densas poblaciones de *Euterpe oleracea* en los bosques inundables de los estuarios,

muy alejadas de las formaciones dominadas por *Euterpe oleracea* de las costas de las Guyanas y de la boca del Amazonas.

En la costa caribeña, *Cocothrinax barbadensis* crece en lugares escarpados de las vertientes rocosas expuestas a los vientos marinos.

En el estuario del Río Amazonas, *Raphia taedigera* forma densas poblaciones en bosque pantanoso.

En la parte del litoral Atlántico brasileño que pertenece al dominio de la Mata Atlántica, existe la Restinga, bosque bajo o matorral establecido sobre antiguas dunas de arena. La flora de palmeras de restinga es muy particular e incluye *Allagoptera arenaria*, *A. brevicalyx*, *Attalea funifera*, *A. humilis*, *Bactris glassmanii*, *B. horridispatha*, *B. soeiroana*, *Butia capitata* var. *odorata*, *Syagrus coronata* y *S. schizophylla*. Algunas de estas especies crecen hasta en las dunas expuestas al mar.

Conclusión

A partir del panorama presentado, se puede concluir que el conocimiento sobre las palmeras de América del Sur aumentó mucho durante los últimos 25 años, en los aspectos de taxonomía, fitogeografía y ecología.

Muchos aspectos todavía merecen ser profundizados. Algunos géneros carecen de una revisión crítica: *Attalea* (especialmente en el grupo de *Scheelea*, ver Pintaud, este volumen), *Acrocomia*, *Manicaria*, *Desmoncus* y *Lepidocaryum*, el grupo de *Socratea* andino y caribeño, el grupo de *Astrocaryum* acaulescentes del Brasil central (ver Kahn 2008 en el presente volumen), entre otros. Nuevos inventarios de regiones poco recolectadas seguirán aportando información de nuevas especies y nuevos registros, mientras que la degradación cada vez más preocupante de los ambientes naturales seguirá alimentando las listas de especies amenazadas.

La transformación de los ecosistemas por las actividades humanas, el cambio climático, son nuevos retos para la investigación científica: ¿cuáles son los mecanismos de adaptabilidad de las palmeras a esas nuevas condiciones ecológicas? ¿Por qué algunas se vuelven plantas invasoras (*Attalea* spp.)? Los estudios actuales y futuros tienen que ser cada vez más integrativos y aprovechar nuevas herramientas como la genómica o la ecoinformática para responder a éstas y otras preguntas.

Literatura citada

Aguirre Z., R. Linares-Palomino & L.P. Kvist. 2006. Woody species and vegetation formations in seasonally dry forests of Ecuador and Peru. *Arnaldoa*, 13: 324-350.

Anderson A.B., P. May & M.J. Balick. 1991. *The subsidy from Nature*. Columbia University Press, New York.

Anderson L. 1995. Diversity and origins of Andean Rubiaceae. Pp. 441-450, en: Churchill, S., Balslev, H., Forero, E. & J.L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden Press, New York.

Askew G.P., D.J. Moffatt, R.F. Montgomery & P.L. Searl. 1970. Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of Northeastern Mato Grosso. *Geographical Journal*, 136: 371-376.

Asmussen C.B., J. Dransfield, V. Deickmann, A.S. Barfod, J.-C. Pintaud & W. J. Baker. 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): Evidence from Plastid DNA. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 15-38.

Aublet J. 1775. *Histoire des plantes de la Guiane française*. 4 vols.

Didot, Paris.

Aubreville A. 1961. *Etude écologique des principales formations végétales du Brésil, et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne*. Masson, Paris.

Baker W.J., T. A. Hedderson & J. Dransfield. 2000a. Molecular phylogenetics of subfamily Calamoideae (Palmae) based on nrDNA ITS and cpDNA rps16 intron sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14: 195-217.

Baker W.J., J. Dransfield & T. A. Hedderson. 2000b. Phylogeny, character evolution, and a new classification of the calamioid palms. *Systematic Botany*, 25: 297-322.

Balslev H. & M. Moraes. 1989. *Sinopsis de las palmeras de Bolivia*. AAU Reports 20: 1-107.

Barbosa Rodrigues J. 1903. *Sertum Palmarum Brasiliensium, ou relation des palmiers nouveaux du Brésil, découverts, décrits et dessinés d'après nature*. Imprimerie Monnom, Bruxelles, 2 vol., 1: 1-140, 91 pl.; 2: 1-114, 83 pl.

Barcelos E., G. Second, F. Kahn, P. Amblard, P. Lebrun & M. Seguin. 1999. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 83: 191-201.

Bernal R. 1989. Endangerment of Colombian palms. *Principes*, 33(3): 113-128.

Bernal R. & G. Galeano. 2006. Endangerment of Colombian Palms (Arecaceae): change over 18 years. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 151-163.

Billotte N., A.-M. Risterucci, E. Barcelos, J.-L. Noyer, P. Amblard & F.C. Baurens. 2001. Development, characterization, and across-taxa utility of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) microsatellite markers. *Genome*, 44: 413-425.

Bjorholm S., J.C. Svenning, W.J. Baker, F. Skov & H. Balslev. 2006. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World Palms. (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 113-125.

Bjorholm S., J.C. Svenning, F. Skov & H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 423-429.

Borchsenius F. 1997. *Plant communities of eastern Ecuador*. *Principes*, 41: 93-99.

Borchsenius F., H. Balslev & J.-C. Svenning, 2001. Two new species of *Geonoma* sect. *Taenianthera* (Arecaceae) from the western Amazon. *Nordic Journal of Botany*, 21: 341-347.

Borchsenius F., H. Borgtoft Pedersen & H. Balslev. 1998. *Manual of the palms of Ecuador*. AAU Report 37, Aarhus University Press, Aarhus, and Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Borchsenius F. & M. Moraes. 2006. Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae). Pp. 412-433, en: Moraes, M., Øllgaard, B., Borchsenius, F. & Balslev, H. (eds.), *Botánica Económica de Los Andes Centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

Borchsenius F. & F. Skov. 1999. Conservation status of palms (Arecaceae) in Ecuador. *Acta Botanica Venezuelica*, 22: 221-236.

Bremer K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. *PNAS*, 97: 4707-4711.

Cabrera A.L. & A. Willink. 1973. *Biogeografía de América latina*. Programa regional de desarrollo científico y técnico, Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, USA.

Candolle A. de. 1804. *Mémoire sur le Ceroxylon, nouveau genre de palmiers*. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomathique*, Paris 49: 239-240.

Charles-Dominique P., J. Chave, M.-A. Dubois, de J.-J. Granville, B. Riera & C. Vezzoli. 2003. Colonization front of the understory palm *Astrocaryum sciophilum* in a pristine rain forest of French Guiana. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 423-429.

- ography, 12: 237-248.
- Couvreur T.L.P., W.J. Hahn, J.-J. de Granville, J.-L. Pham, B. Ludeña & J.-C. Pintaud. 2007. Phylogenetic relationships of the cultivated Neotropical palm *Bactris gasipaes* (Arecaceae) with its wild relatives inferred from chloroplast and nuclear DNA polymorphisms. *Systematic Botany*, 32(3): 519-530
- Cuenca A. & C.B. Asmussen. 2007. Phylogeny of the Palm Tribe Chamaedoreae (Arecaceae) Based on Plastid DNA Sequences. *Systematic Botany*, 32: 250-263.
- Cuenca A., C.B. Asmussen-Lange & F. Borchsenius. 2008. A dated phylogeny of the palm tribe Chamaedoreae supports Eocene dispersal between Africa, North and South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 760-775.
- Dransfield J., N.W. Uhl, C.B. Asmussen, W.J. Baker, M.M. Harley & C.E. Lewis. 2005. A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bulletin*, 60: 559-569.
- Drude O. 1881-1882. *Palmae in Martius Flora Brasiliensis*, 3: 253-460, 461-583.
- Dugand A. 1940. *Palmas de Colombia. Clave diagnóstica de los géneros y nomina de las especies conocidas. Caldasia*, 1: 20-83.
- Eslava J. 1992. La precipitación en la región del Pacífico colombiano (Lloró: el sitio más lluvioso del mundo?). *Zenit*, 3: 7-33.
- Eslava J. 1993. *Climatología*. Pp. 136-147, en: P. Leyva (ed.). *Colombia Pacífico. Tomo I. Fondo FEN-COLOMBIA*, Bogotá.
- Espurt N., P. Baby, S. Brusset, M. Roddaz, W. Hermoza & et al. 2007. How does the Nazca Ridge subduction influence the modern Amazonian foreland basin? *Geology*, 35: 515-518.
- Forero E. y A. Gentry. 1989. Lista anotada de las plantas el Departamento del Chocó, Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 10. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Galeano G. 1991 - Las palmas de la región de Araracuara. *Tropenbos*, Bogotá.
- Galeano G. 1992. Patrones de distribución de la palmas de Colombia. *Bulletin de l'Institut français d'Études Andines*, 21: 599-607.
- Galeano G. 2001. Estructura, composición y riqueza del componente arbóreo de los bosques del Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. *Caldasia*, 23: 213-236.
- Galeano G. & R. Bernal, 1987. Las palmas del departamento de Antioquia. Región Occidental. Universidad Nacional de Colombia, Centro Editorial, Bogotá.
- Galeano G. & R. Bernal, 2002. New species and new records of Colombian palms. *Caldasia*, 24: 277-292.
- Galeano G. & R. Bernal. 2005. Palmas. Pp. 59-224, en: Calderón, E., G. Galeano & N. García (eds.), *Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen II: Palmas, frailejones y zamias*. Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.
- Gentry A. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. Pp. 112-136, in: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. New York.
- Gentry A. 1986a. Notes on Peruvian palms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73: 158-165.
- Gentry A. 1986b. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 15: 71-79.
- Gentry A. 1993. Riqueza y composición florística. Pp. 200-219, en: P. Leyva (ed.). *Colombia Pacífico. Tomo I. Fondo FEN-COLOMBIA*, Bogotá.
- Glassman S. 1999. A taxonomic treatment of the palm subtribe *Attaleinae*. *Illinois Biological Monographs* 59. University of Illinois Press, Urbana.
- Granville J.-J. de. 1997. Arecaceae. In: *Guide to the Vascular Plants of Central French Guiana: Part I. Pteridophytes, Gymnosperms, and Monocotyledons*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol. 76.
- Gunn B. 2004. The phylogeny of the Cocoeae (Arecaceae) with emphasis on *Cocos nucifera*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91: 505-522.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer J., 1970. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. *Am. Mus. Novitates*, 2294: 1-57.
- Henderson A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press.
- Henderson, A. 2000. *Bactris (Palmae)*. *Flora Neotropica Monograph* 79. New York: The New York Botanical Garden.
- Henderson A. & M.J. Balick. 1987. Notes of the palms of Amazônia Legal. *Principes* 31: 116-122.
- Henderson A., F. Borchsenius & H. Balslev. 2008. New species of *Geonoma* (Palmae) from Ecuador. *Brittonia* 60: 190-201.
- Henderson A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press.
- Hooghiemstra H. 2002. The dynamic rainforest ecosystem on geological, quaternary and human time scales. In Verweij P. (ed.), *Understanding and capturing the multiple values of tropical forests*. *Proceedings of the international seminar on valuation and innovative financing mechanisms in support of conservation and sustainable management of tropical forests*, pp. 7-19.
- Hooghiemstra H. & T. van der Hammen. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews*, 44: 147-183.
- Humboldt A. von, A. Bonpland & C. Kunth. 1816. *Nova Genera et Species Plantarum I. Librairie Grecque-Latine-Allemande*, Paris.
- Jacquin J. 1763. *Selectarum Stirpium Americanarum Historia*. Viena. (2da ed. 1781).
- Jaramillo C., M.J. Rueda & G. Mora 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311: 1893-1896.
- Kahn F. 1997. *The Palms of Eldorado*. Orstom, The International Palm Society, Ed. Champflour, Marly-le-Roi, 252 p.
- Kahn F. 2008. El género *Astrocaryum* (Arecaceae). *Rev. peru. biol.* 15(supl. 1): 031-048
- Kahn F. & J.-J. de Granville. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer Verlag, Berlin, 226 p.
- Kahn F. & K. Mejía. 1991. The palm communities of two terra firme forests in Peruvian Amazonia. *Principes*, 35: 22-26.
- Kahn F. & F. Moussa. 1994. *Las palmeras del Perú - Colecciones, Patrones de distribución geográfica, Ecología, Estatus de conservación, Nombres vernáculos, Utilizaciones*. IFEA, Lima, 180 p.
- Karsten H. 1857. *Plantae Columbianaes*. *Linnaea*, 28: 241-81, 387-412.
- Ledru M.-P., M.-L. Ferraz Salatino, G. Ceccantini, A. Salatino, F. Pinheiro & J.-C. Pintaud. 2007. Regional assessment of the impact of climatic change on the distribution of a tropical conifer in the lowlands of South America. *Diversity and Distributions*, 13: 761-771.
- MacBride J.F. 1960. *Flora of Peru. Palmae. Part 1, n°2*, Field Mus. Nat. Hist. Bot., 13 : 321-418.
- Malagón W. & R. Bernal. 2002. Distribución altitudinal de las palmas en la vertiente oriental de los Andes de Colombia. p. 209, en Rangel-Ch., J. O., J. Aguirre-C. & M. G. Andrade-C. (eds.), *Libro de Resúmenes Octavo Congreso Latinoamericano y Segundo Colombiano de Botánica*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Martius C.F.P. von, 1823-1853. *Historia Naturalis Palmarum*, 3

- Vol., Munich.
- Martius C.F.P. von, 1844. *Palmetum Orbignianum* in . A. d'Orbigny, Voyage dans l'Amérique méridionale, 7 (3): 1-140, Paris.
- Meyer G.F.W. 1818. *Primitiae florae essequiboensis*. H. Dieterich, Göttingen.
- Millán B. 2006. *Arecaceae endémicas del Perú*. en: León, B. et al. (ed.), *El Libro Rojo de las Plantas Endémicas del Perú*. Rev. Peru. Biol., Número especial 13 (2): 706-707.
- Montúfar R. & J.-C. Pintaud. 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among Western Amazonian terra firme palm communities. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 127-140.
- Montúfar R. 2007. Structure génétique, biochimique, morphologique et écologique de *Oenocarpus bataua* Mart. (Arecaceae): perspectives pour la valorisation durable d'une ressource forestière néotropicale. Thèse, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.
- Moore Jr. H.E. 1973. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. In: Meggers B.J., Ayensu E.S. and Duckworth W.D. eds. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Moraes M. 1999. Fitogeografía de palmeras en las tierras bajas de Bolivia. *Acta Botanica Venezuelica*, 22: 127-140.
- Moraes M. 2004. *Flora de palmeras de Bolivia*. Plural Editores, La Paz.
- Moraes M. 2007. Phytogeographical patterns of Bolivian palms. *Palms*, 51: 177-186.
- Moraes M., G. Galeano, R. Bernal, H. Balslev & A. Henderson. 1995. Tropical Andean palms. In: Churchill, S., Balslev, H., Forero, E. & J.L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden Press, New York, pp. 473-488.
- Moussa F., I.P.A. Miranda & F. Kahn 1994. *Palmeiras no herbário do INPA*. INPA, Manaus, 94 p.
- Noblick L. 2004a. Transfer of *Syagrus campicola* to *Butia*. *Palms*, 48: 42.
- Noblick L. 2004b. *Syagrus vermicularis*, a fascinating new palm from Northern Brazil. *Palms*, 48: 109-116.
- Noblick L.R. 2006. The grassy *Butia*: two new species and a new combination. *Palms* 50(4): 167-178.
- Norup M.V., J. Dransfield, M.W. Chasse, A.S. Barfod, E.S. Fernando & W.J. Baker. 2006. Homoplasious character combinations and generic delimitation: a case study from the Indo-Pacific arecoid palms (Arecaceae: Arecaceae). *American Journal of Botany*, 93: 1065-1080.
- Oersted A.S. 1859. *Palmae Centroamericanae*. *Naturhist. Foren. Vidensk. Meddelelser*.
- Pennington R.T. & C.W. Dick. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 359, 1611-1622.
- Pintaud J.-C. & B. Millán. 2004. Notes on *Chamaedorea* in Peru. *Palms*, 48: 167-174.
- Poux C., P. Chevret, D. Huchon, W.W. de Jong & E.J.P. Douzery. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Syst. Biol.*, 55: 228-244.
- Prance G.T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazônica* 3: 5-28.
- Räsänen M., J. Salo & R. Kalliola. 1987. Fluvial perturbation in the western Amazonian river basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science*, 238: 1398-1401.
- Räsänen M., J. Salo, H. Jungner & L. Romero-Pitman. 1990. Evolution of the western Amazon relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova* 2: 320-332.
- Raven P.H. & D.I. Axelrod. 1972. Plate tectonics and Australasian paleobiogeography. *Science*, 176: 1379-1386.
- Renner S.S., 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *Int. J. Plant Sci.*, 165 (4 Suppl.) S1-S11.
- Rizzini C.T. 1963. A flora do cerrado. Análise florística das savanas centrais. In: simposio sobre o cerrado. Univ. São Paulo, pp. 125-177
- Ruiz H. & J. Pavón. 1794. *Flora Peruviana Prodomus*. Madrid.
- Ruiz H. & J. Pavón. 1798. *Systema Vegetabilium Florae Peruviana et Chilensis*. Madrid.
- Sampaio A.J. de. 1933. A zona dos cocais e sua individualização na fitogeografia do Brasil. *Anais Acad. Brasil. Ciências*, 5: 61-65.
- Silva J.B.F. da & C.R. Clement. 2005. Wild pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth var. *chichagui*) in Southeastern Amazonia. *Acta bot. bras.*, 19: 281-284.
- Spruce R. 1871. *Palmae amazonicae, sive enumeratio palmarum in itinere suo per regiones americae aequatoriales lectarum*. *Jour. Linn. Soc.*, 11: 65-175.
- Stauffer F. 1999. Datos preliminares para la actualización de la flora de palmas (Arecaceae) de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica*, 22: 77-107.
- Stauffer F.W. 2007. Arecaceae. In: Stefano R., Aymard G. y Huber O. (eds.) *Flora vascular de los llanos de Venezuela*. FUDENA, Fundación Empresas Polar, FIBV, Caracas.
- Stauffer F.W. & J.G. Fariñas 2006. The identity of *Attalea macrolepis* (Burret) Wess. Boer (Arecaceae). *Candollea*, 61: 83-88.
- Schnell R. 1987. *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale*. 2 vol. Masson, Paris.
- Steege H., Pitman N., Phillips O., Chave j., Sabatier D., Duque A., J.-F. Molino, M-F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. Hildebrand & R. Vasquez. 2006. Continental-scales patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443: 444-447.
- Steyermark J.A. 1951. Botanical exploration in Venezuela. I. *Feldiana Bot.*, 28: 1-242.
- Trénel P., M.M. Hansen, S. Normand & F. Borchsenius 2008. Landscape genetics, historical isolation and cross-Andean gene flow in the wax palm *Ceroxylon echinulatum* (Arecaceae). *Molecular Ecology* (en prensa).
- Trénel P., M.H.G. Gustafsson, W.J. Baker, C.B. Asmussen-Lange, J. Dransfield & F. Borchsenius 2007. Mid-Tertiary dispersal, not Gondwanan vicariance explains distribution patterns in the wax palm subfamily (Ceroxyloideae: Arecaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 272-288.
- Uhl N.W. & J. Dransfield. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press, Lawrence, Kansas, USA.
- Wallace A.R. 1853. *Palm trees of the Amazon and their uses*. London, 129 p.
- Wesselingh F.P., M.E. Räsänen, G. Irion, H.B. Vonhof, R. Kaandorp, W. Renema, L. Romero Pittman & M. Gingras. 2002. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research* 1: 35-81.
- Wessels Boer J.G. 1965. *The indigenous palms of Suriname*. E.J. Brill, Leiden.
- Wessels Boer J.G. 1988. *Palmas indígenas de Venezuela*. *Pittieria*, 17: 1-332.
- Wilf P., N. Rubén Cúneo, K.R. Johnson, J.F. Hicks, Wing S.L. & J.D. Obradovich. 2003. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science*, 300: 122-125.

Apéndice 1. Lista de las palmeras de América del sur continental. CS = Argentina, Uruguay y Paraguay (Cono Sur); BR = Brasil; BC = Bolivia y Chile; PE = Perú; EC = Ecuador; CO = Colombia; VE = Venezuela; GU = Guyana, Suriname y Guyana Francesa. 1. La región amazónica, 2. Las formaciones de la periferia noroeste de la Amazonía y de la costa caribeña, 3. Las formaciones mesófilas y xéricas de la periferia Sur y Sur-Este de la Amazonía y del Cono Sur, 4. La Mata Atlántica, 5. La costa pacífica, el pie-de-monte andino occidental, la zona del istmo de Panamá y los valles interandinos de Colombia, 6. Los Andes, las cordilleras costeras caribeñas y las montañas guyanesas, 7. La vegetación costera. ?= población geográficamente aislada, tentativamente asignada a la especie correspondiente, o de presencia altamente probable pero no sustentada por una colección de herbario. *Cocos nucifera*, cuya distribución natural es incierta, no está incluido en el listado, tampoco *Attalea amyloacea*, *A. fairchildensis*, *A. leandroana* y *A. lauromuelleriana* descritos y conocidos solo en jardines botánicos.

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
1. <i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	1	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2. <i>Acrocomia hassleri</i> (Barb.Rodr.) W.J.Hahn	1	1									1				
3. <i>Aiphanes acaulis</i> Galeano & R.Bernal						1							1		
4. <i>Aiphanes bicornis</i> Cerón & R. Bernal					1	?						1			
5. <i>Aiphanes chiribogensis</i> Borchs. & Balslev					1								1	1	
6. <i>Aiphanes concinna</i> H.E. Moore						1								1	
7. <i>Aiphanes deltoidea</i> Burret		1		1		1			1					1	
8. <i>Aiphanes duquei</i> Burret						1								1	
9. <i>Aiphanes eggersii</i> Burret				1	1								1		1
10. <i>Aiphanes erinacea</i> (H.Karst.) H.Wendl.					1	1							1	1	
11. <i>Aiphanes gelatinosa</i> H.E.Moore					1	1							1	1	
12. <i>Aiphanes graminifolia</i> Galeano & R.Bernal						1								1	
13. <i>Aiphanes grandis</i> Borchs. & Balslev					1									1	
14. <i>Aiphanes hirsuta</i> Burret					1	1							1	1	
15. <i>Aiphanes horrida</i> (Jacq.) Burret		1	1	1		1	1		1	1			1	1	
16. <i>Aiphanes killipii</i> Burret						1								1	
17. <i>Aiphanes leiostachys</i> Burret						1							1	1	
18. <i>Aiphanes lindeniana</i> (H.Wendl.) H.Wendl.						1	1							1	
19. <i>Aiphanes linearis</i> Burret						1								1	
20. <i>Aiphanes macroloba</i> Burret					1	1							1	1	
21. <i>Aiphanes parvifolia</i> Burret						1							1	1	
22. <i>Aiphanes pilaris</i> R.Bernal						1								1	
23. <i>Aiphanes simplex</i> Burret						1							1	1	
24. <i>Aiphanes spicata</i> Borchs. & R.Bernal				1										1	
25. <i>Aiphanes stergiosii</i> S.M.Niño, Dorr & F.W.Stauffer							1							1	
26. <i>Aiphanes tricuspidata</i> Borchs, R.Bernal & M.Ruiz					1	1							1		
27. <i>Aiphanes ulei</i> (Dammer) Burret		1		1	1	1			1					1	
28. <i>Aiphanes verrucosa</i> Borchs. & Balslev					1									1	
29. <i>Aiphanes weberbaueri</i> Burret				1	1				1					1	
30. <i>Allagoptera arenaria</i> (Gomes) Kuntze		1											1		1
31. <i>Allagoptera brevicalyx</i> M.Moraes		1											1		1
32. <i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	1	1									1				
33. <i>Allagoptera caudescens</i> (Mart.) Kuntze		1										1			
34. <i>Allagoptera leucocalyx</i> (Drude) Kuntze	1	1	1								1				
35. <i>Ammandra decasperma</i> O.F. Cook					1	1			1				1		
36. <i>Aphandra natalia</i> (Balslev & A.J.Hend.) Barfod		1		1	1				1						
37. <i>Asterogyne guianensis</i> Granv. & A.J.Hend.								1	1						
38. <i>Asterogyne martiana</i> (H. Wendl.)H.Wendl.ex Hemsl.					1	1							1	1	
39. <i>Asterogyne ramosa</i> (H.E. Moore) Wess.Boer							1			1				1	
40. <i>Asterogyne spicata</i> (H.E. Moore) Wess.Boer							1			1				1	
41. <i>Asterogyne yaracuyense</i> A.J.Hend. & Steyerm.							1							1	
42. <i>Astrocaryum acaule</i> Mart.		1				1	1	1	1	1					
43. <i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret		1											1		
44. <i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey.		1	1				1	1	1						
45. <i>Astrocaryum arenarium</i> Barb.Rodr.		1											1		
46. <i>Astrocaryum campestre</i> Mart.		1	1										1		
47. <i>Astrocaryum carnosum</i> F.Kahn & B.Millán				1					1						
48. <i>Astrocaryum ciliatum</i> F.Kahn & B.Millán						1			1						
49. <i>Astrocaryum chambira</i> Burret		1		1	1	1	1		1	1					

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
50. <i>Astrocaryum chonta</i> Mart.		1	1	1					1		1				
51. <i>Astrocaryum cuatrecasatum</i> Dugand						1			1						
52. <i>Astrocaryum echinatum</i> Barb.Rodr.		1									1				
53. <i>Astrocaryum faranae</i> F.Kahn & E.Ferreira		1		1					1					1	
54. <i>Astrocaryum farinosum</i> Barb.Rodr.		1						1	1						
55. <i>Astrocaryum ferrugineum</i> F.Kahn & B.Millán		1				1			1						
56. <i>Astrocaryum giganteum</i> Barb.Rodr.		1							1						
57. <i>Astrocaryum gratum</i> F.Kahn & B.Millán			1	1					1		1				
58. <i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.		1	1	1		1	1	1	1	1					
59. <i>Astrocaryum huaimi</i> Mart.		1	1	1							1				
60. <i>Astrocaryum huicungo</i> Dammer ex Burret				1					1						
61. <i>Astrocaryum jauari</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1					
62. <i>Astrocaryum javarense</i> (Trail) Drude		1		1					1						
63. <i>Astrocaryum kewense</i> Barb.Rodr.		1									1				
64. <i>Astrocaryum macrocalyx</i> Burret				1		1			1						
65. <i>Astrocaryum malybo</i> H.Karst.						1				1			1		
66. <i>Astrocaryum minus</i> Trail		1						1	1						
67. <i>Astrocaryum murumuru</i> Mart.		1					1	1	1						
68. <i>Astrocaryum paramaca</i> Mart.		1						1	1						
69. <i>Astrocaryum perangustatum</i> F.Kahn & B.Millán				1					1						
70. <i>Astrocaryum pygmaeum</i> Drude		1									1				
71. <i>Astrocaryum rodriguesii</i> Trail		1						1	1						
72. <i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle		1						1	1						
73. <i>Astrocaryum scopatum</i> F.Kahn & B.Millán				1					1						
74. <i>Astrocaryum sociale</i> Barb.Rodr.		1							1						
75. <i>Astrocaryum standleyanum</i> L.H.Bailey					1	1								1	
76. <i>Astrocaryum triandrum</i> Galeano,R.Bernal & F.Kahn						1								1	
77. <i>Astrocaryum ulei</i> Burret		1	1						1						
78. <i>Astrocaryum urostachys</i> Burret				1	1	1			1						
79. <i>Astrocaryum vulgare</i> Mart.		1						1	1						
80. <i>Astrocaryum weddelii</i> Drude		1									1				
81. <i>Attalea allenii</i> H.E.Moore						1							1		
82. <i>Attalea amygdalina</i> Kunth						1								1	
83. <i>Attalea anisitsiana</i> (Barb.Rodr.) Zona	1	1									1				
84. <i>Attalea apoda</i> Burret		1									1				
85. <i>Attalea attaleoides</i> (Barb.Rodr.) Wess.Boer		1						1	1						
86. <i>Attalea barreirensis</i> Glassman		1									1				
87. <i>Attalea bassleriana</i> (Burret) Zona				1					1						
88. <i>Attalea brasiliensis</i> Glassman		1									1				
89. <i>Attalea brejinhoensis</i> (Glassman) Zona		1										1			
90. <i>Attalea burretiana</i> Bondar		1										1			
91. <i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L.f) Wess.Boer		1	1	1	1	1	1		1	1			1		
92. <i>Attalea camopiensis</i> (Glassman) Zona								1	1						
93. <i>Attalea cephalotus</i> Poepp. ex Mart.				1					1						
94. <i>Attalea cohune</i> Mart.						1								1	
95. <i>Attalea colenda</i> (O.F. Cook) Balslev & A.J.Hend					1	1								1	
96. <i>Attalea compta</i> Mart.		1										1			
97. <i>Attalea cuatrecasana</i> (Dugand)Hend.Galeano Bernal						1								1	
98. <i>Attalea dahlgreniana</i> (Bondar) Wess.Boer		1						1	1						
99. <i>Attalea degranvillei</i> (Glassman) Zona								1	1						
100. <i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret		1										1			
101. <i>Attalea eichleri</i> (Drude) A.J.Hend.		1	1						1		1				
102. <i>Attalea exigua</i> Drude		1									1				
103. <i>Attalea ferruginea</i> Burret		1		1		1	1		1	1					
104. <i>Attalea funifera</i> Mart.		1										1			1

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
105. <i>Attalea geraensis</i> Barb.Rodr.		1									1				
106. <i>Attalea guaranitica</i> Barb.Rodr.	1										1				
107. <i>Attalea guianensis</i> (Glassman) Zona								1	1						
108. <i>Attalea humilis</i> Mart. ex Spreng.		1										1			1
109. <i>Attalea insignis</i> (Mart.) Drude		1		1	1	1			1	1					
110. <i>Attalea kewensis</i> (Hook.f.) Zona				?					?						
111. <i>Attalea luetzelburgii</i> (Burret) Wess.Boer		1				1	1		1	1					
112. <i>Attalea macrocarpa</i> (H.Karst.) Wess.Boer							1				1				
113. <i>Attalea macrolepis</i> (Burret) Wess.Boer						?	1				1				
114. <i>Attalea maracaibensis</i> Mart.						1	1				1				
115. <i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1					
116. <i>Attalea maripensis</i> (Glassman) Zona								1	1						
117. <i>Attalea moorei</i> (Glassman) Zona				1					1						
118. <i>Attalea nucifera</i> H.Karst.						1								1	
119. <i>Attalea oleifera</i> Barb.Rodr.		1										1			
120. <i>Attalea osmantha</i> (Barb.Rodr.) Wess.Boer							1				1				
121. <i>Attalea peruviana</i> Zona				1					1						
122. <i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng.	1	1	1	1		1			1		1				1
123. <i>Attalea pindobassu</i> Bondar		1										1			
124. <i>Attalea plowmanii</i> (Glassman) Zona				1		1			1						
125. <i>Attalea polysticha</i> (Burret) Wess.Boer		1		1	1	1	1	1	1						
126. <i>Attalea princeps</i> Mart.			1								1				
127. <i>Attalea sagotii</i> (Trail ex Thurn) Wess.Boer		1						1	1						
128. <i>Attalea salazarii</i> (Glasman) Zona				1					1						
129. <i>Attalea seabrensis</i> Glassman		1										1			
130. <i>Attalea septuagenata</i> Dugand						1			1						
131. <i>Attalea speciosa</i> Mart.		1	1					1	1		1				
132. <i>Attalea spectabilis</i> Mart.		1						1	1						
133. <i>Attalea tessmannii</i> Burret		1		1					1						
134. <i>Attalea vitivivir</i> Zona		1									1				
135. <i>Attalea weberbaueri</i> (Burret) Zona				1					1						1
136. <i>Attalea wesselsboeri</i> (Glassman) Zona							1				1				
137. <i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1			1			
138. <i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb.Rodr.		1							1	1					
139. <i>Bactris aubletiana</i> Trail								1	1						
140. <i>Bactris bahiensis</i> Noblick ex A.J.Hend		1										1			
141. <i>Bactris balanophora</i> Spruce		1				1	1		1						
142. <i>Bactris barronis</i> L.H. Bailey						1								1	
143. <i>Bactris bidentula</i> Spruce		1		1		1	1		1						
144. <i>Bactris bifida</i> Mart.		1		1		1			1						
145. <i>Bactris brongniartii</i> Mart.		1	1	1		1	1	1	1	1				1	
146. <i>Bactris campestris</i> Poepp.		1				1	1	1	1	1					
147. <i>Bactris caryotifolia</i> Mart.		1										1			
148. <i>Bactris chaveziae</i> A.J. Hend		1	1	1					1						
149. <i>Bactris coloniata</i> L.H. Bailey				1	1	1			1					1	
150. <i>Bactris coloradonis</i> L.H. Bailey					1	1								1	
151. <i>Bactris concinna</i> Mart.		1	1	1	1	1			1						
152. <i>Bactris constanciae</i> Barb.Rodr.		1						1	1						
153. <i>Bactris corossilla</i> H.Karst.		1	1	1	1	1	1		1	1					1
154. <i>Bactris cuspidata</i> Mart.		1						1	1						
155. <i>Bactris elegans</i> Barb.Rodr.		1	1			1		1	1						
156. <i>Bactris faucium</i> Mart.			1						1						
157. <i>Bactris ferruginea</i> Burret		1										1			
158. <i>Bactris fissifrons</i> Mart.		1		1	1	1			1						

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
159. <i>Bactris gasipaes</i> Kunth		1	1	1	1	1	1		1	1	1		1	1	
160. <i>Bactris gastoniana</i> Barb.Rodr.		1						1	1						
161. <i>Bactris glandulosa</i> Oerst.						1							1		
162. <i>Bactris glassmanii</i> Med.Costa & Noblick ex A.J.Hend		1										1			1
163. <i>Bactris glaucescens</i> Drude	1	1	1								1	?			
164. <i>Bactris guineensis</i> (L.) H.E. Moore						1	1			1					
165. <i>Bactris halmoorei</i> A.J.Hend.		1		1					1						
166. <i>Bactris hatschbachii</i> Noblick ex A.J.Hend		1										1			
167. <i>Bactris hirta</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1			1			
168. <i>Bactris hondurensis</i> Standl.					1	1							1		
169. <i>Bactris horridispatha</i> Noblick ex A.J.Hend		1										1			1
170. <i>Bactris killipii</i> Burret		1		1		1			1						
171. <i>Bactris macroacantha</i> Mart.		1	1	1		1			1						
172. <i>Bactris major</i> Jacq.		1	1	1		1	1	1	1	1	1				
173. <i>Bactris maraja</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	
174. <i>Bactris martiana</i> A.J.Hend.		1		1	1	1			1						
175. <i>Bactris oligocarpa</i> Barb.Rodr.		1						1	1						
176. <i>Bactris oligoclada</i> Burret							1	1	1						
177. <i>Bactris pickelii</i> Burret		1										1			
178. <i>Bactris pilosa</i> H.Karst.					1	1	1			1			1		
179. <i>Bactris pliniana</i> Granv. & A.J.Hend.		1						1	1						
180. <i>Bactris ptariana</i> Steyerm.		?					1	1	1						1
181. <i>Bactris raphidacantha</i> Wess.Boer		1						1	1						
182. <i>Bactris riparia</i> Mart.		1	1	1	1	1			1						
183. <i>Bactris rostrata</i> Galeano & R.Bernal						1							1		
184. <i>Bactris schultesii</i> (L.H.Bailey) Glassman				1	1				1						
185. <i>Bactris setiflora</i> Burret					1				1						
186. <i>Bactris setosa</i> Mart.		1									1	1			
187. <i>Bactris setulosa</i> H.Karst.				1	1	1	1			1			1	1	
188. <i>Bactris simplicifrons</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1		
189. <i>Bactris soeiroana</i> Noblick ex A.J.Hend.		1										1			1
190. <i>Bactris sphaerocarpa</i> Trail		1		1		1			1						
191. <i>Bactris syagroides</i> Barb.Rodr.		1							1						
192. <i>Bactris tefensis</i> A.J.Hend.		1							1						
193. <i>Bactris timbuiensis</i> H.Q.B.Fern.		1										1			
194. <i>Bactris tomentosa</i> Mart.		1						1	1						
195. <i>Bactris turbinocarpa</i> Barb.Rodr.		1						1	1						
196. <i>Bactris vulgaris</i> Barb.Rodr.		1										1			
197. <i>Barcella odora</i> (Trail) Drude		1							1						
198. <i>Butia archeri</i> (Glassman) Glassman		1										1			
199. <i>Butia arenicola</i> (Barb.Rodr.) Burret		1										1			
200. <i>Butia campicola</i> (Barb.Rodr.) Noblick		1										1			
201. <i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.		1	1									1	1		1
202. <i>Butia eriospatha</i> (Mart. ex Drude) Becc.			1									1	1		
203. <i>Butia exospadix</i> Noblick		1	1									1			
204. <i>Butia lallemantii</i> Deble & Marchiori		1	1									1			
205. <i>Butia leptospatha</i> (Burret) Noblick		1	1									1			
206. <i>Butia marmorii</i> Noblick		1										1			
207. <i>Butia microspadix</i> Burret			1									1			
208. <i>Butia paraguayensis</i> (Barb.Rodr.) L.H.Bailey		1	1									1			
209. <i>Butia purpurascens</i> Glassman			1									1			
210. <i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc.		1	1									1			
211. <i>Calyptrogyna baudensis</i> A.J.Hend.						1							1		
212. <i>Calyptrogyna costatifrons</i> (L.H.Bailey) Nevers						1							1		
213. <i>Ceroxylon alpinum</i> Bonpl. ex DC.						1	1								1

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
214. <i>Ceroxylon amazonicum</i> Galeano					1				1						1
215. <i>Ceroxylon ceriferum</i> (H.Karst.) Pittier						1	1								1
216. <i>Ceroxylon echinulatum</i> Galeano				1	1								1	1	
217. <i>Ceroxylon parvifrons</i> (Engel) H.Wendl.			1	1	1	1	1								1
218. <i>Ceroxylon parvum</i> Galeano			1	1	1								1	1	
219. <i>Ceroxylon quindiuense</i> (H.Karst.) H.Wendl.				1		1									1
220. <i>Ceroxylon sasaimae</i> Galeano						1									1
221. <i>Ceroxylon ventricosum</i> Burret					1	1									1
222. <i>Ceroxylon vogelianum</i> (Engel) H.Wendl.			1	1	1	1	1								1
223. <i>Ceroxylon weberbaueri</i> Burret				1											1
224. <i>Chamaedorea allenii</i> L.H.Bailey						1							1	1	
225. <i>Chamaedorea angustisecta</i> Burret		1	1	1					1						
226. <i>Chamaedorea christinae</i> Hodel						1							1		
227. <i>Chamaedorea fragrans</i> Mart.				1					1						
228. <i>Chamaedorea linearis</i> (Ruiz & Pav.) Mart.			1	1	1	1	1			1			1	1	
229. <i>Chamaedorea pauciflora</i> Mart.		1	1	1	1	1			1						
230. <i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.		1	1	1	1	1	1		1	1			1	1	
231. <i>Chamaedorea pygmaea</i> H.Wendl.						1									1
232. <i>Chamaedorea ricardoii</i> R.Bernal, Galeano & Hodel						1							1		
233. <i>Chamaedorea sullivaniorum</i> Hodel & N.W.Uhl						1							1	1	
234. <i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm.						1							1	1	
235. <i>Chamaedorea warscewiczii</i> H.Wendl.					1	1							1	1	
236. <i>Chamaedorea woodsoniana</i>						1									1
237. <i>Chelyocarpus chuco</i> (Mart.) H.E.Moore		1	1						1						
238. <i>Chelyocarpus dianeurus</i> (Burret) H.E. Moore						1							1		
239. <i>Chelyocarpus repens</i> F.Kahn & K.Mejía				1		1			1						
240. <i>Chelyocarpus ulei</i> Dammer		1		1	1	1			1						
241. <i>Coccoloba barbadensis</i> (Lodd. ex Mart.) Becc.							1			1					1
242. <i>Copernicia alba</i> Morong ex Morong & Britton	1	1	1								1				
243. <i>Copernicia prunifera</i> (Mill.) H.E. Moore		1									1				
244. <i>Copernicia tectorum</i> (Kunth) Mart.						1	1			1					
245. <i>Cryosophila kalbreyeri</i> (Dammer ex Burret) Dahlgren						1				1			1	1	
246. <i>Cryosophila macrocarpa</i> R.Evans						1							1		
247. <i>Desmoncus cirrhiferus</i> A.H.Gentry & Zardini					1	1							1		
248. <i>Desmoncus giganteus</i> A.J.Hend.		1	1	1	1	1			1						
249. <i>Desmoncus mitis</i> Mart.		1	1	1	1	1	1		1						
250. <i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1		
251. <i>Desmoncus phoenicocarpus</i> Barb.Rodr.		1	1				1	1	1						
252. <i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				
253. <i>Dictyocaryum fuscum</i> (H.Karst.) H.Wendl.							1								1
254. <i>Dictyocaryum lamarckianum</i> (Mart.) H.Wendl.			1	1	1	1	1								1
255. <i>Dictyocaryum ptarianum</i> (Steyerm.) H.E.Moore		?		?		?	1	1	?						1
256. <i>Elaeis oleifera</i> (Kunth) Cortés		1		1	1	1		1	1	1			1		
257. <i>Euterpe catinga</i> Wallace		1		1	1	1	1	1	1						1
258. <i>Euterpe edulis</i> Mart.	1	1											1		
259. <i>Euterpe espiritosantensis</i> Fernandes		1											1		
260. <i>Euterpe longibractea</i> Barb.Rodr.		1					1	1	1						
261. <i>Euterpe luminosa</i> A.J.Hend., Galeano & Meza				1											1
262. <i>Euterpe oleracea</i> Mart.		1			1	1	1	1	1	1			1		1
263. <i>Euterpe precatória</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	
264. <i>Geonoma appuniana</i> Spruce		1					1	1							1
265. <i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce		1							1						
266. <i>Geonoma atrovirens</i> Borchs. & Balslev				1	1	1			1						
267. <i>Geonoma awensis</i> A.J.Hend., Borchs. & Balslev					1	1							1		
268. <i>Geonoma baculifera</i> (Poit.) Kunth		1				?	1	1	1						

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
269. <i>Geonoma blanchetiana</i> H.Wendl. ex Drude		1										1			
270. <i>Geonoma brevispatha</i> Barb.Rodr.	1	1									1				
271. <i>Geonoma brongniartii</i> Mart.		1	1	1	1	1			1						
272. <i>Geonoma calyptrogynoides</i> Burret					1	1							1		
273. <i>Geonoma camana</i> Trail		1		1	1	1			1						
274. <i>Geonoma chlamydostachys</i> Galeano						1							1		
275. <i>Geonoma chococola</i> Wess.Boer						1							1		
276. <i>Geonoma concinna</i> Burret						1							1	1	
277. <i>Geonoma cuneata</i> H.Wendl.					1	1	1						1	1	
278. <i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	
279. <i>Geonoma divisa</i> H.E.Moore						1							1		
280. <i>Geonoma ecuadorensis</i> A.J.Hend., Borchs. Balslev					1				1					1	
281. <i>Geonoma elegans</i> Mart.		1										1			
282. <i>Geonoma euspatha</i> Burret		1	1	1	1	1	1	1	1	1				1	
283. <i>Geonoma ferruginea</i> H.Wendl.						?							?		
284. <i>Geonoma frontinensis</i> Burret						1								1	
285. <i>Geonoma fusca</i> Wess.Boer								1						1	
286. <i>Geonoma gamiova</i> Barb.Rodr.		1										1			
287. <i>Geonoma gastoniana</i> Glaz. ex Drude		1										1			
288. <i>Geonoma hollinensis</i> A.J.Hend., Borchs. & Balslev					1									1	
289. <i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart.			1	1	1	1	1		1	1			1	1	
290. <i>Geonoma irena</i> Borchs.					1								1		
291. <i>Geonoma lanata</i> A.J.Hend., Borchs. & Balslev					1	1							1	1	
292. <i>Geonoma laxiflora</i> Mart.		1	1	1	1	1			1						
293. <i>Geonoma leptospadix</i> Trail		1	1	1	1	1	1	1	1				1		
294. <i>Geonoma linearis</i> Burret					1	1							1		
295. <i>Geonoma longepedunculata</i> Burret				1	1	1			1						
296. <i>Geonoma longevaginata</i> H.Wendl.						1							1		
297. <i>Geonoma macrostachys</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1					
298. <i>Geonoma maxima</i> (Poit.) Kunth		1	1	1	1	1	1	1	1				1	1	
299. <i>Geonoma megalospatha</i> Burret			1	1	1									1	
300. <i>Geonoma multisepta</i> (Burret) Burret					1	1			1						
301. <i>Geonoma occidentalis</i> A.J.Hend.		1	1	1					1		1				
302. <i>Geonoma oldemanii</i> Granv.		1						1	1						
303. <i>Geonoma oligoclona</i> Trail.		1				1	1		1						
304. <i>Geonoma orbignyana</i> Mart.			1	1	1	1	1							1	
305. <i>Geonoma paradoxa</i> Burret					1	1							1		
306. <i>Geonoma paraguayensis</i> H.Karst.							1			1				1	
307. <i>Geonoma pauciflora</i> Mart.		1										1			
308. <i>Geonoma pinnatifrons</i> Willd.					1	1	1		1	1			1	1	
309. <i>Geonoma platybothros</i> Burret						1				1				1	
310. <i>Geonoma poeppigiana</i> Mart.		1	1	1	1	1			1						
311. <i>Geonoma pohliana</i> Mart.		1										1			
312. <i>Geonoma procumbens</i> H.Wendl. ex Spruce						1							1		
313. <i>Geonoma pulcherrima</i> Burret					1				1						
314. <i>Geonoma pycnostachys</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1				1	1	
315. <i>Geonoma ramosissima</i> Burret						1							1		
316. <i>Geonoma rivalis</i> Kalbreyer & Burret						1							1		
317. <i>Geonoma rubescens</i> H.Wendl. ex Drude		1										1			
318. <i>Geonoma santanderensis</i> Galeano & R.Bernal						1								1	
319. <i>Geonoma schottiana</i> Mart.		1										1			
320. <i>Geonoma simplicifrons</i> Willd.							1			1				1	
321. <i>Geonoma skovii</i> A.J.Hend., Borchs. & Balslev					1									1	
322. <i>Geonoma spinescens</i> H.Wendl.						1	1			1				1	
323. <i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth								1	1						

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
324. <i>Geonoma supracostata</i> Svenning				1	1				1						
325. <i>Geonoma tenuissima</i> H.E.Moore					1								1		
326. <i>Geonoma triandra</i> (Burret) Wess.Boer					1	1							1		
327. <i>Geonoma triglochis</i> Burret			1	1	1	1			1						1
328. <i>Geonoma trigona</i> (Ruiz & Pav.) A.H.Gentry				1											1
329. <i>Geonoma umbraculiformis</i> Wess.Boer		1						1	1						
330. <i>Geonoma undata</i> Klotzsch		1	1	1	1	1	1	1		1			1	1	
331. <i>Geonoma vaga</i> Griseb. & H.Wendl.							1			1					
332. <i>Geonoma wilsonii</i> Galeano & R.Bernal						1									1
333. <i>Hyospathe elegans</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	
334. <i>Hyospathe frontinensis</i> A.J.Hend.						1									1
335. <i>Hyospathe macrorhachis</i> Burret				1	1										1
336. <i>Hyospathe peruviana</i> A.J.Hend.				1											1
337. <i>Hyospathe pittieri</i> Burret						1	1								1
338. <i>Hyospathe wendlandiana</i> Dammer ex Burret						1									1
339. <i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.		1	1	1	1	1	1		1	1			1	1	
340. <i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H.Wendl.		1				1	1	1	1						
341. <i>Iriartella stenocarpa</i> Burret		1	1	1		1			1						
342. <i>Itaya amicornum</i> H.E.Moore		1		1		1			1						
343. <i>Jubaea chilensis</i> (Molina) Baillon			1										1		
344. <i>Leopoldinia major</i> Wallace		1				1	1		1						
345. <i>Leopoldinia piassaba</i> Wallace		1				1	1		1						
346. <i>Leopoldinia pulchra</i> Mart.		1				1	1		1						
347. <i>Lepidocaryum tenue</i> Mart.		1		1		1	1	1	1						
348. <i>Lytocaryum hoehnei</i> (Burret) Tol.		1										1			
349. <i>Lytocaryum weddellianum</i> (H.Wendl.) Tol.		1										1			
350. <i>Manicaria saccifera</i> Gaertn.		1		1	1	1	1	1	1	1			1		
351. <i>Mauritia carana</i> Wallace		1		1		1	1		1						
352. <i>Mauritia flexuosa</i> L.f.		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				
353. <i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret		1		1		1	1		1						
354. <i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				
355. <i>Mauritiella macroclada</i> (Burret) Burret						1							1		
356. <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.		1				1	1	1	1						
357. <i>Oenocarpus balickii</i> F.Kahn		1	1	1		1	1		1						
358. <i>Oenocarpus bataua</i> Mart.		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	
359. <i>Oenocarpus circumtextus</i> Mart.						1			1						
360. <i>Oenocarpus distichus</i> Mart.		1	1						1		1				
361. <i>Oenocarpus makeru</i> R.Bernal, Galeano & A.J.Hend.						1			1						
362. <i>Oenocarpus mapora</i> H.Karst.		1	1	1	1	1		1	1	1			1		
363. <i>Oenocarpus minor</i> Mart.		1				1			1						
364. <i>Oenocarpus simplex</i> R.Bernal, Galeano & A.J.Hend.		1				1			1						
365. <i>Parajubaea cocoides</i> Burret					1	1									1
366. <i>Parajubaea sunkha</i> M.Moraes			1												1
367. <i>Parajubaea torallyi</i> (Mart.) Burret			1												1
368. <i>Pholidostachys dactyloides</i> H.E.Moore					1	1							1	1	
369. <i>Pholidostachys kalbreyeri</i> H.Wendl. ex Burret						1							1		
370. <i>Pholidostachys pulchra</i> H.Wendl. ex Burret						1							1		
371. <i>Pholidostachys synanthera</i> (Mart.) H.E.Moore		1		1	1	1			1				1	1	
372. <i>Phytelephas aequatorialis</i> Spruce					1								1	1	
373. <i>Phytelephas macrocarpa</i> Ruiz & Pav.		1	1	1		1			1						
374. <i>Phytelephas schottii</i> H.Wendl.						1							1	1	
375. <i>Phytelephas tenuicaulis</i> (Barfod) A.J.Hend.				1	1	1			1						
376. <i>Phytelephas tumacana</i> O.F. Cook					1	1							1		
377. <i>Prestoea acuminata</i> (Willd.) H.E.Moore			1	1	1	1	1								1
378. <i>Prestoea carderi</i> Hook.f.				1	1	1	1								1

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
379. <i>Prestoea decurrens</i> (H.Wendl. ex Burret) H.E.Moore					1	1							1	1	
380. <i>Prestoea ensiformis</i> (Ruiz & Pav.) H.E.Moore				1	1	1			1				1	1	
381. <i>Prestoea longepetiolata</i> (Oerst.) H.E.Moore						1	1			1					
382. <i>Prestoea pubens</i> H.E.Moore					1	1							1	1	
383. <i>Prestoea pubigera</i> (Griseb. & H.Wendl.) Hook.f.							1			1				1	
384. <i>Prestoea schultzeana</i> (Burret) H.E.Moore		1		1	1	1			1						
385. <i>Prestoea simplicifolia</i> Galeano						1							1	1	
386. <i>Prestoea tenuiramosa</i> (Dammer) H.E.Moore		1					1	1						1	
387. <i>Raphia taedigera</i> (Mart.) Mart.		1				1									1
388. <i>Reinhardtia gracilis</i> (H.Wendl.) Drude ex Dammer						1							1		
389. <i>Reinhardtia koschnyana</i> (H.Wendl. & Dammer) Burret						1							1		
390. <i>Reinhardtia simplex</i> (H.Wendl.) Drude ex Dammer						1							1		
391. <i>Roystonea oleracea</i> (Jacq.) O.F.Cook						1	1			1					
392. <i>Sabal mauritiformis</i> (H.Karst.) Griseb. ex H.Wendl.						1	1			1			1		
393. <i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl.		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1		
394. <i>Socratea hecatonandra</i> (Dugand) R.Bernal					1	1							1		
395. <i>Socratea rostrata</i> Burret				1	1	1								1	
396. <i>Socratea salazarii</i> H.E.Moore		1	1	1					1						
397. <i>Syagrus botryophora</i> (Mart.) Mart.		1										1			
398. <i>Syagrus campylospatha</i> (Barb.Rodr.) Becc.	1											1			
399. <i>Syagrus cardenasii</i> Glassman			1									1		1	
400. <i>Syagrus cearensis</i> Noblick		1										1			
401. <i>Syagrus cocoides</i> Mart.		1						1	1			1			
402. <i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Mart.		1	1									1			
403. <i>Syagrus coronata</i> (Mart.) Becc.		1										1			1
404. <i>Syagrus duartei</i> Glassman		1										1			
405. <i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.		1										1			
406. <i>Syagrus glaucescens</i> Glaz. ex Becc.		1										1			
407. <i>Syagrus graminifolia</i> (Drude) Becc.		1										1			
408. <i>Syagrus harleyi</i> Glassman		1										1			
409. <i>Syagrus inajai</i> (Spruce) Becc.		1						1	1						
410. <i>Syagrus lilliputiana</i> (Barb.Rodr.) Becc.	1	1										1			
411. <i>Syagrus loefgrenii</i> Glassman		1													
412. <i>Syagrus macrocarpa</i> Barb.Rodr.		1											1		
413. <i>Syagrus mendanhensis</i> Glassman		1										1			
414. <i>Syagrus microphylla</i> Burret		1										1			
415. <i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	1	1											1		
416. <i>Syagrus orinocensis</i> (Spruce) Burret						1	1		1	1					
417. <i>Syagrus petraea</i> (Mart.) Becc.	1	1	1									1			
418. <i>Syagrus picrophylla</i> Barb.Rodr.		1											1		
419. <i>Syagrus pleioclada</i> Burret		1										1			
420. <i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman		1											1		
421. <i>Syagrus romansoffiana</i> (Cham.) Glassman	1	1											1		
422. <i>Syagrus ruschiana</i> (Bondar) Glassman		1											1		
423. <i>Syagrus sancona</i> (Kunth) H.Karst.	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1	1	
424. <i>Syagrus schizophylla</i> (Mart.) Glassman		1										1			1
425. <i>Syagrus smithii</i> (H.E. Moore) Glassman		1		1	1	1			1						
426. <i>Syagrus stenopetala</i> Burret							1			1					
427. <i>Syagrus stratincola</i> Wess.Boer								1	1						
428. <i>Syagrus vagans</i> (Bondar) A.D.Hawkes		1										1			
429. <i>Syagrus vermicularis</i> Noblick		1										1			
430. <i>Syagrus werdermannii</i> Burret		1										1			
431. <i>Syagrus yungasensis</i> M.Moraes			1									1		1	
432. <i>Synechanthus warscewiczianus</i> H.Wendl.					1	1							1		

(continúa...)

Apéndice 1. (continuación)

Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7
433. <i>Trithrinax brasiliensis</i> Mart.	1	1									1	1			
434. <i>Trithrinax campestris</i> (Burmeister) Drude & Griseb.	1										1				
435. <i>Trithrinax schizophylla</i> Drude	1	1	1								1			1	
436. <i>Welfia regia</i> H.Wendl. ex André				?	1	1			?				1	1	
437. <i>Wendlandiella gracilis</i> Dammer		1	1	1					1						
438. <i>Wettinia aequalis</i> (O.F.Cook & Doyle) R. Bernal					1	1							1		
439. <i>Wettinia aequatorialis</i> R.Bernal				?	1										1
440. <i>Wettinia anomala</i> (Burret) R.Bernal					1	1									1
441. <i>Wettinia augusta</i> Po epp. & Endl.		1	1	1		1			1						1
442. <i>Wettinia castanea</i> H.E.Moore & J.Dransf.						1									1
443. <i>Wettinia disticha</i> (R.Bernal) R.Bernal						1									1
444. <i>Wettinia drudei</i> (O.F.Cook & Doyle) A.J.Hend.		1		1	1	1			1						
445. <i>Wettinia fascicularis</i> (Burret) H.E.Moore & J.Dransf.					1	1									1
446. <i>Wettinia hirsuta</i> Burret						1							1	1	
447. <i>Wettinia kalbreyeri</i> (Burret) R.Bernal					1	1							1	1	
448. <i>Wettinia lanata</i> R.Bernal						1									1
449. <i>Wettinia longipetala</i> A.H.Gentry				1	1				1						1
450. <i>Wettinia maynensis</i> Spruce				1	1	1			1						1
451. <i>Wettinia microcarpa</i> (Burret) R.Bernal						1									1
452. <i>Wettinia minima</i> R.Bernal				1	1										1
453. <i>Wettinia oxycarpa</i> Galeano & R.Bernal					1	1							1	1	
454. <i>Wettinia praemorsa</i> (Willd.) Wess.Boer						1	1			1					1
455. <i>Wettinia quinaria</i> (O.F.Cook & Doyle) Burret					1	1							1		
456. <i>Wettinia radiata</i> (O.F. Cook & Doyle) R.Bernal					1	1							1		
457. <i>Wettinia verruculosa</i> H.E.Moore					1	1									1
Género y especie	CS	BR	BC	PE	EC	CO	VE	GU	1	2	3	4	5	6	7