

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES COSTARRICENSES DEL
COMPLEJO DE *GEONOMA EDULIS* (ARECACEAE)

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en
Biología

RAMÓN ANTONIO RAMÍREZ ORTIZ

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2024

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mi madre, Benita Ortiz Familia, por ser mi fuente infinita de motivación. Además, la dedico al Dr. Michael Grayum, por sus notables contribuciones a la comprensión de la taxonomía de la familia Arecaceae, y de manera especial, al complejo de *Geonoma edulis*; y por la permanente e irrestricta asesoría que me ha ofrecido para la culminación de este trabajo. Finalmente, quiero dedicar este trabajo a los profesores Dr. Isidro Méndez Santos y M. Sc. Elí M. Bobadilla-Peñaló. El primero sembró en mí el amor por el estudio de las plantas; y el segundo, ha sabido cultivar esa semilla, motivándome a mejorar y ofreciéndome oportunidades para mi desarrollo profesional.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD, por sus siglas en inglés), por ofrecerme una beca completa para cursar la Maestría Académica en Biología en la Universidad de Costa Rica (UCR), incluido un estipendio para realizar esta investigación. Agradezco profunda e infinitamente a Mario Blanco, Rafael Acuña y Gerardo Avalos, miembros de mi Comité Asesor, por su permanente, desinteresado e invaluable apoyo, interés y mentoría en todas las formas (académica, económica, logística y emocional, entre otras) que les permitieron sus posibilidades, para que mi carrera y esta tesis pudieran desarrollarse exitosamente. A ellos les debo y dedico este proyecto.

Ofrezco mi sincera gratitud al Sistema de Estudios de Posgrado de la UCR y al Jardín Botánico de Missouri, por su apoyo económico para realizar una estancia de investigación en el herbario MO, que me permitió estudiar sus colecciones; al Dr. Michael Grayum, por el soporte y asesoría que me ofreció en dicha estancia de investigación, por su constante disposición e interés a atender todas las dudas y tópicos que le planteé, y por sus contribuciones al Manual de Plantas de Costa Rica relativas a esta tesis; y a los herbarios CIEE, CR, INB (especialmente a Alexander Ruiz, Alexander Rodríguez y Silvia Lobo), MO (especialmente a Barbara Alongi y Mary Merello) y USJ, y a su personal, por permitirme revisar sus colecciones y por su colaboración en el proceso de recolección de datos. Así mismo, agradezco al maestro Elí M. Bobadilla-Peñaló, por presentarme la oportunidad de beca del DAAD, por sus orientaciones y por su permanente disposición a colaborar.

Expreso la más ferviente gratitud a mi familia y mis amigos, por el soporte emocional y social que me ofrecieron durante el proceso investigativo. Además, por su contribución para que este proyecto fuera posible, agradezco a los maestros Diego Bogarín, Eduardo Chacón, Isler Chinchilla, Marco Retana y Alfredo Cascante; y a José Esteban Jiménez, Eduardo Aguirre, María Isabel Cordon, Natalia Agudelo, Nicolás Rengifo, Marisol Rodríguez, Viviana Molina y Hannia Ramírez. Finalmente, doy las gracias al personal del herbario US, por suministrarme las fotografías del tipo de *G. seleri*; a Leonardo Álvarez, por ofrecerme sus fotografías de *G. hoffmanniana*; y a tantos otros que, de alguna u otra forma, contribuyeron a la culminación de esta tesis.

“Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología”



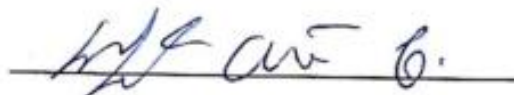
Dr. Federico Albertazzi Castro

Representante de la Decanatura del Sistema de Estudios de Posgrado



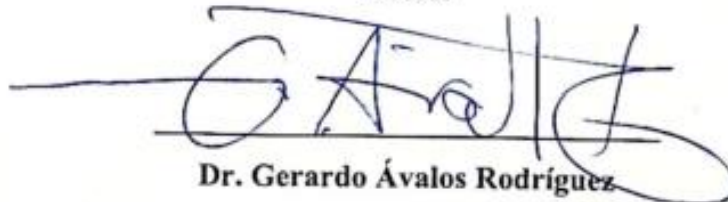
Dr. Mario A. Blanco Coto

Director de tesis



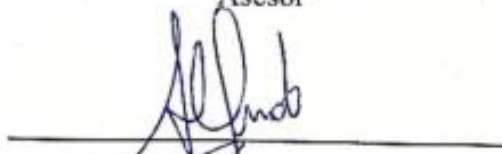
Dr. Rafael Acuña Castillo

Asesor



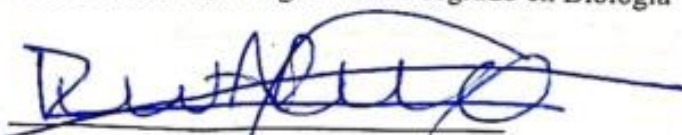
Dr. Gerardo Ávalos Rodríguez

Asesor



Dr. Alfredo Cascante Marín

Representante del Director del Programa de Posgrado en Biología



Ramón Antonio Ramírez Ortiz

Candidato

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	vii
LISTA DE TABLAS	viii
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE ILUSTRACIONES	ix
LISTA DE ABREVIATURAS	x
CAPÍTULO/ARTÍCULO ÚNICO	1
INTRODUCCIÓN	6
MORFOLOGÍA	8
Hábito de crecimiento y tallo.....	9
Hojas.....	10
Ornamentación externa.....	12
Inflorescencias.....	12
Flores.....	14
Frutos y semillas.....	15
Glosario de términos morfológicos.....	16
DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT	18
ECOLOGÍA E HISTORIA NATURAL	19
HISTORIA TAXONÓMICA Y NOMENCLATORIAL	21
SISTEMÁTICA	27
MATERIALES Y MÉTODOS	31
Estudio de especímenes de herbario.....	31
Giras de campo.....	32
Recolección de los datos.....	32
Análisis estadísticos.....	33

Fenología y distribución geográfica.....	34
Circunscripción y descripción de las especies	34
Aplicación correcta de nombres.....	35
Clave dicotómica y glosario de términos	35
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	36
Análisis morfométrico.....	36
Separación de <i>G. talamancana</i>	36
Variables con un nivel de traslape alto entre <i>G. edulis</i> y <i>G. hoffmanniana</i>	38
Variables con un nivel de traslape moderado entre <i>G. edulis</i> y <i>G. hoffmanniana</i>	39
Variables con un nivel de traslape nulo entre <i>G. edulis</i> y <i>G. hoffmanniana</i>	41
Posibilidad de hibridación.....	46
Variación intraespecífica. Morfotipos.....	47
Fenología.....	51
Distribución altitudinal.....	54
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	57
CONCLUSIONES.....	95
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	97
ANEXOS.....	104

RESUMEN

Con ca. 68 especies, *Geonoma* Willd. (subfamilia Arecoideae, Arecaceae) es el género más grande de la tribu Geonomateae y el tercer género más grande de palmeras neotropicales. Debido a su amplia variación morfológica, la taxonomía a nivel de especie de este género ha sido controversial, con una gran discrepancia histórica en el número de especies reconocidas. *Geonoma* se distribuye desde México hasta Bolivia, Paraguay y el sur de Brasil, además de las Antillas. En Costa Rica se reportan 15 especies según la sinopsis más reciente del género para el país. Es relativamente fácil distinguir las especies de *Geonoma* de tierras bajas de Costa Rica, pero existe un complejo de especies mayormente de tierras altas (1000–3100 msnm), que son muy variables y taxonómicamente difíciles. Como consecuencia, su taxonomía ha sido pobremente comprendida y su circunscripción ha sido controversial. Estas especies montañas corresponden al complejo conformado por *G. edulis* H. Wendl. ex Spruce, *G. hoffmanniana* H. Wendl. ex Spruce y *G. talamancana* Grayum. En este trabajo presento una revisión taxonómica del complejo de *G. edulis*, a partir de un análisis de variables morfométricas, obtenidas tanto de especímenes de herbario como de plantas vivas examinadas en campo. Con este proyecto, contribuyo a una mayor comprensión de la variación morfológica, geográfica y fenológica de *Geonoma* en Costa Rica y el Neotrópico, y arrojó luz sobre la identidad de las especies costarricenses del complejo *G. edulis*.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Variación histórica en la cantidad de especies aceptadas de <i>Geonoma</i>	14
Tabla 2. Tipos de hojas en el complejo de <i>G. edulis</i>	45
Tabla 3. Orden de ramificación de la inflorescencia en el complejo de <i>G. edulis</i>	53
Tabla 4. Posición de la inflorescencia en el complejo de <i>G. edulis</i>	52
Tabla 5. Promedios de los caracteres morfológicos en las especies del complejo de <i>G. edulis</i>	45
Tabla 6. Especímenes intermedios con relación a la distancia profilo-bráctea en el complejo de <i>G. edulis</i>	50
Tabla 7. Distribución de la antesis por sexo.....	59

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de <i>Geonoma</i>	26
Figura 2. Distribución altitudinal del complejo de <i>G. edulis</i>	63
Figura 3. Análisis de conglomerados de las especies del complejo de <i>G. edulis</i>	43
Figura 4. Variación en el número de raquillas en las especies del complejo de <i>G. edulis</i>	44
Figura 5. Variación en la longitud del pedúnculo en las especies del complejo de <i>G. edulis</i>	44
Figura 6. Variación morfológica entre <i>G. edulis</i> y <i>G. hoffmanniana</i>	46
Figura 7. Variación en el diámetro del pedúnculo entre <i>G. hoffmanniana</i> y <i>G. edulis</i>	48
Figura 8. Variación en la distancia profilo-bráctea entre <i>G. edulis</i> y <i>G. hoffmanniana</i>	49
Figura 9. Dendograma de clustering jerárquico sobre la distancia profilo-bráctea.....	52
Figura 10. Variación morfológica de los morfotipos de <i>G. hoffmanniana</i>	56
Figura 11. Variación morfológica de los morfotipos de <i>G. edulis</i>	58
Figura 12. Fenología de <i>G. edulis</i>	60
Figura 13. Fenología de <i>G. hoffmanniana</i>	61
Figura 14. Mapa de distribución de <i>G. edulis</i> en Costa Rica.....	74

Figura 15. Mapa de distribución de <i>G. hoffmanniana</i> en Costa Rica.....	87
Figura 16. Mapa de distribución de <i>G. talamancana</i> en Costa Rica.....	99

LISTA DE ILUSTRACIONES

Lámina 1. Holotipo de <i>G. edulis</i>	74
Lámina 2. <i>Geonoma edulis</i> : lámina foliar.....	75
Lámina 3. <i>Geonoma edulis</i> : entrenudos y vaina foliar.	76
Lámina 4. <i>Geonoma edulis</i> : flores estaminadas en antesis.....	76
Lámina 5. <i>Geonoma edulis</i> : inflorescencia interfoliar y fibras de la vaina.....	77
Lámina 6. <i>Geonoma edulis</i> : hábito de crecimiento.....	77
Lámina 7. <i>Geonoma edulis</i> : posición de la inflorescencia (infrafoliar).....	78
Lámina 8. <i>Geonoma edulis</i> : infrutescencias	78
Lámina 9. <i>Geonoma edulis</i> : inflorescencia inmadura.....	79
Lámina 10. <i>Geonoma edulis</i> : perfilo (a) y bráctea peduncular (b).....	79
Lámina 11. Holotipo de <i>G. hoffmanniana</i> , parte 1.....	86
Lámina 12. Holotipo de <i>G. hoffmanniana</i> , parte 2.....	87
Lámina 13. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : entrenudos.....	88
Lámina 14. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : hábito de crecimiento (tallo solitario, no acaulescente, erecto y baculiforme) y posición de las inflorescencias (interfoliar).....	89
Lámina 15. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : hábito “acaulescente”.....	90
Lámina 16. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : fragmento de inflorescencia en antesis estaminada.....	91
Lámina 17. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : frutos maduros.....	91
Lámina 18. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : flores estaminadas en antesis.....	92
Lámina 19. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : raquillas con frutos inmaduros.....	93
Lámina 20. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : inflorescencia en antesis carpelada.....	94
Lámina 21. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : agallas.....	95

Lámina 22. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : apículo.....	96
Lámina 23. <i>Geonoma hoffmanniana</i> : agallas.....	100
Lámina 24. Holotipo de <i>G. talamancana</i> , parte 1.....	101

LISTA DE ABREVIATURAS

ca. = aproximadamente, casi

cm = centímetros

CR = Herbario Nacional de Costa Rica

GE = *Geonoma edulis*

GEG = morfotipo de *G. edulis* de la Cordillera de Guanacaste

GET = morfotipo de *G. edulis* de la Cordillera de Talamanca

GH = *Geonoma hoffmanniana*

GH0 = morfotipo de *G. hoffmanniana* de inflorescencias espigadas

GH1 = morfotipo de *G. hoffmanniana* de inflorescencias con un orden de ramificación

GH2= morfotipo de *G. hoffmanniana* de inflorescencias con dos órdenes de ramificación

GPS = Sistema de Posicionamiento Global, siglas en inglés

GT = *Geonoma talamancana*

ICN = Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas, siglas en inglés

INB = Herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad

infls. = inflorescencias

m = metros

mm = milímetros

MO = Herbario del Jardín Botánico de Missouri

msnm = metros sobre el nivel del mar

PNBC = Parque Nacional Braulio Carrillo

sp. = especie

subsp. = subespecie

USJ = Herbario Luis Fournier Origgi

CAPÍTULO/ARTÍCULO ÚNICO

**Revisión taxonómica de las especies costarricenses del complejo de
Geonoma edulis (Arecaceae)**

REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES COSTARRICENSES DEL COMPLEJO DE *GEONOMA EDULIS* (ARECACEAE)

Ramón A. Ramírez-Ortiz

Programa de Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Herbario Erik Leonard Ekman (ELE), Universidad ISA, Santiago, República Dominicana.

Correspondencia: ramonantramirez0358@gmail.com

RESUMEN

Con ca. 68 especies, *Geonoma* Willd. (subfamilia Arecoideae) es el género más grande de la tribu Geonomateae y el tercer género más grande de palmeras neotropicales. Debido a su amplia variación morfológica, la taxonomía a nivel de especie de este género ha sido controversial, con una gran discrepancia histórica en el número de especies reconocidas. *Geonoma* se distribuye desde México hasta Bolivia, Paraguay y el sur de Brasil, además de las Antillas. En Costa Rica se reportan 15 especies según la sinopsis más reciente del género para el país. Es relativamente fácil distinguir las especies de *Geonoma* de tierras bajas de Costa Rica, pero existe un complejo de especies montañas que son muy variables y taxonómicamente difíciles. Como consecuencia, su taxonomía ha sido pobremente comprendida y su circunscripción ha sido controversial. Estas especies montañas corresponden al complejo conformado por *G. edulis* H. Wendl. ex Spruce, *G. hoffmanniana* H. Wendl. ex Spruce y *G. talamancana* Grayum. En este trabajo presento una revisión taxonómica de estas especies, a partir del análisis morfométrico de 18 variables morfológicas cuantitativas y 17 cualitativas. Examiné un total de 229 especímenes, provenientes tanto de herbario como de campo. Evalué el grado de similitud morfológica entre las especies, mediante un análisis de conglomerados (Distancia euclídeana, Single linkage), basado en los promedios de las variables cuantitativas. Mediante la comparación de los gráficos de cajas y bigotes de estas variables, analicé el nivel de traslape morfológico entre las especies, y lo clasifiqué como alto (50–100% de similitud), moderado (5–35%) o nulo (0–5%). Hallé un extensivo traslape entre las especies, en la mayoría de variables analizadas. *Geonoma talamancana* quedó separada de las demás especies, fundamentalmente, por la ausencia de bráctea peduncular, y por tener inflorescencias espigadas con pedúnculos más largos. *Geonoma edulis* quedó finalmente separada de *G. hoffmanniana* por presentar inflorescencia infrafoliar, no espigada, ramificada en 1–3 órdenes, con 25 (6–108+) raquillas; con el pedúnculo de 19.8 (8–37) cm de longitud y 10.6 (2.1–18.5) mm de

diámetro; y con la bráctea peduncular incluida en el perfilo y unida 3.1 (0.8–5.7+) cm por encima del mismo, presentándose ambos ensanchados en el centro y no ceñidos estrechamente al pedúnculo. *Geonoma hoffmanniana* fue finalmente distinguida de *G. edulis* por tener inflorescencia interfoliar, espigada o ramificada en 1–2 órdenes, con 5 (1–8+) raquillas; con el pedúnculo de 41.3 (21.5–62) cm de longitud y 4.9 (1.5–7.5) mm de diámetro; y con la bráctea peduncular exserta del perfilo y unida 13.4 (5.3–24.9) cm por encima del mismo, siendo ambos estrechos, ceñidos estrechamente al pedúnculo. El análisis de la variación intraespecífica me permitió caracterizar dos morfotipos a lo interno de *G. edulis* y tres a lo interno de *G. hoffmanniana*, que presentan diferencias en su distribución geográfica, el orden de ramificación de la inflorescencia, el número de raquillas y el tamaño general de los individuos y sus partes. Encontré que *G. edulis* y *G. hoffmanniana* presentan flores en antesis y frutos a lo largo de todo el año. *Geonoma talamancana* fue reportada con flores o frutos en febrero, marzo, abril, agosto y octubre. La antesis era carpelada en más de la mitad de los casos registrados, pero solamente alrededor del 20% de los ejemplares examinados tenía antesis estaminada. No hay información sobre polinización y dispersión de frutos en el complejo de *G. edulis*. Registré la presencia de agallas en 10 ejemplares de *G. hoffmanniana* y tres de *G. talamancana*. El rango altitudinal del complejo de *G. edulis* fue reportado desde 700 hasta 3100 msnm, presentando picos de abundancia en 1500–1800 msnm. Finalmente, en este trabajo apoyo y justifico el reconocimiento de *G. edulis* y de *G. hoffmanniana* como especies en vez de subespecies. Este proyecto contribuye a una mayor comprensión de la variación morfológica, geográfica y fenológica de *Geonoma* en Costa Rica y el Neotrópico, y arroja luz sobre la identidad de las especies costarricenses del complejo de *G. edulis*.

Palabras claves: complejo de *Geonoma undata*; especiación de plantas; Geonomateae; morfometría de plantas; sistemática de palmeras; taxonomía vegetal.

ABSTRACT

With ca. 68 species, *Geonoma* Willd. (subfamily Arecoideae) is the largest genus of the tribe Geonomeae and the third largest genus of Neotropical palms. Due to its wide morphological variation, the species-level taxonomy of this genus has been controversial, with a large historical discrepancy in the number of recognized species. *Geonoma* is distributed from Mexico to Bolivia, Paraguay and southern Brazil, in addition to the Antilles. In Costa Rica, 15 species are reported according to the most recent synopsis of the genus for the country. It is relatively simple to distinguish *Geonoma* species from the lowlands of Costa Rica, but there is a complex of montane species which are highly variable and taxonomically difficult. As a consequence, their taxonomy has been poorly understood and their circumscription has been controversial. These montane species correspond to the complex made up of *G. edulis* H. Wendl. ex Spruce, *G. hoffmanniana* H. Wendl. ex Spruce and *G. talamancana* Grayum. In this work I present a taxonomic revision of these species, based on the morphometric analysis of 18 quantitative and 17 qualitative morphological variables. I examined a total of 229 specimens, coming from both herbaria and the field. I evaluated the degree of morphological similarity between the species, using a cluster analysis (Euclidean distance, Single linkage), based on the averages of the quantitative variables. By comparing box and whisker plots of these variables, I analyzed the level of morphological overlap between species, classifying it as high (50–100% similarity), moderate (5–35%), or none (0–100% similarity). 5%). I found an extensive morphological overlap between the species in most of the variables analyzed. *Geonoma talamancana* was separated from the other species, fundamentally, by the absence of a peduncular bract, and by having spiked inflorescences with longer peduncles. *Geonoma edulis* was finally separated from *G. hoffmanniana* due to its infrafoliate, non-spike inflorescence, branched in 1–3 orders, with 25 (6–108+) rachillas; with the peduncle 19.8 (8–37) cm long and 10.6 (2.1–18.5) mm in diameter; and with the peduncular bract included in the prophyllum and attached 3.1 (0.8–5.7+) cm above it, both being widened in the center and not closely attached to the peduncle. *Geonoma hoffmanniana* was finally distinguished from *G. edulis* by having interfoliate inflorescence, spiked or branched in 1–2 orders, with 5 (1–8+) rachillas; with the peduncle 41.3 (21.5–62) cm long and 4.9 (1.5–7.5) mm in diameter; and with the peduncular bract exerted from the prophyllum and united 13.4 (5.3–24.9) cm above it, both being narrow, closely fitting to the peduncle. The analysis of intraspecific variation allowed me to characterize two morphotypes within *G. edulis* and three within *G. hoffmanniana*, which present differences in their geographical distribution, the order of

branching of the inflorescence, the number of rachillas and the general size of individuals and their parts. I found that *G. edulis* and *G. hoffmanniana* present flowers in anthesis and fruits throughout the year. *Geonoma talamancana* was reported with flowers or fruits in February, March, April, August and October. The anthesis was carpellate in more than half of the recorded cases, but only about 20% of the specimens examined had staminate anthesis. There is no information on pollination and fruit dispersal in the *G. edulis* complex. I recorded the presence of galls in 10 specimens of *G. hoffmanniana* and three of *G. talamancana*. The altitudinal range of the *G. edulis* complex was reported from 700 to 3100 masl, presenting peaks of abundance at 1500–1800 masl. Finally, in this work I support and justify the recognition of *G. edulis* and *G. hoffmanniana* as species instead of subspecies. This project contributes to improve the understanding of the morphological, geographical and phenological variation of *Geonoma* in Costa Rica and the Neotropics, and sheds light on the identity of the Costa Rican species of the *G. edulis* complex.

Keywords: *Geonoma undata* complex; Geonomateae; palms systematics; plants morphometry; plants speciation; plants taxonomy.

INTRODUCCIÓN

Geonoma es un género de palmas neotropicales de la subfamilia Arecoideae. En el Neotrópico, es el tercer género más grande de Arecaceae, solamente precedido por *Chamaedorea* Willd. y *Bactris* Jacq. ex Scop. (Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2011). Además, es el género tipo y el más rico en especies de la tribu Geonomateae (Roncal *et al.*, 2005). En general, la taxonomía de la tribu Geonomateae ha resultado ser controversial, por la presencia de especies cuyos límites son difíciles de establecer, especialmente en zonas tropicales de gran biodiversidad, en donde es común encontrar grupos geonomoides con una taxonomía pobremente entendida (e. g., Henderson *et al.*, 1995 –Amazonía–; Borchsenius *et al.*, 1998 –Ecuador–; Quero y Pérez–Farrera, 2010 –México–; Galeano y Bernal, 2010 –Colombia–; Moya y Méndez, 2020 –Antillas Mayores–; Lima *et al.*, 2022 –Maranhão, Brasil–).

Geonoma fue descrito por el botánico alemán Carl Willdenow en 1805. Desde entonces, su historia taxonómica ha sido muy controversial. Eso se colige de la variación que se ha registrado en la cantidad de especies reconocidas (Tabla 1).

Tabla 1. Variación histórica en la cantidad de especies aceptadas de *Geonoma*.

Referencia	Cantidad de especies
Willdenow (1805)	2
Burret (1930)	172
Burret (1940)	221
Wessels Boer (1968)	76
Uhl y Dransfield (1987)	75
Henderson <i>et al.</i> (1995)	51
Henderson (2011, 2022)	68 especies y 90 subespecies

La amplia discrepancia histórica en el número de especies reconocidas para *Geonoma*, probablemente se debe a la presencia de múltiples complejos de taxones relacionados que presentan un alto grado de variación en varios aspectos morfológicos (Roncal *et al.*, 2005; Henderson *et al.*, 1995). La delimitación de las especies de *Geonoma* es un desafío, ya que alrededor de 20% de estas se asumen como especies polimórficas o complejos de especies, puesto que la gran variación morfológica que exhiben no guarda una relación consistente con factores geográficos o ambientales (Henderson *et al.*, 1995; Henderson 2011; Olivares *et al.*,

2024). Probablemente, algunas especies de *Geonoma* son las más variables entre todas las palmas de América (Henderson *et al.*, 1995).

Geonoma se distribuye desde México hasta Bolivia, Paraguay y el sur de Brasil, además de las Antillas (Roncal *et al.*, 2010). En Costa Rica se reportan 15 especies de *Geonoma*, según la sinopsis más reciente del género para el país (Grayum, 2003). Resulta relativamente fácil advertir las diferencias entre las especies costarricenses de *Geonoma* de bajas elevaciones (0–1000 msnm). Sin embargo, existe un grupo particular de especies de elevaciones medias y altas (1000–3000 msnm) que son muy variables y taxonómicamente difíciles. Como consecuencia, su taxonomía ha sido pobremente comprendida, y su circunscripción ha sido controversial. Estas especies montanas corresponden al complejo integrado por *G. edulis*, *G. hoffmanniana* y *G. talamancana* (sensu Grayum, 2003).

Geonoma edulis es una especie conocida localmente como “súrtuba” en Costa Rica, que habita en los bosques nubosos, pluviales y húmedos de las Cordilleras Central, de Tilarán, de Guanacaste y de Talamanca; y *G. hoffmanniana* es una especie con un rango de distribución muy similar al de *G. edulis*. El principal carácter que se ha usado para diferenciar a *G. edulis* y *G. hoffmanniana* es la distancia desde la inserción del profilo en la inflorescencia, hasta la inserción de la bráctea peduncular (Grayum, 2003).

Para Grayum (2003), el nombre *G. edulis* se aplica a un conjunto sumamente variable de colecciones montanas de Costa Rica (1000–2500 msnm), caracterizadas por poseer inflorescencias infrafoliares con la bráctea peduncular insertada generalmente a menos de 5 cm de la inserción del profilo. Pero el autor señala que hay individuos identificados como *G. edulis*, que son “virtualmente indistinguibles de la simpátrica *G. hoffmanniana*”, debido a que presentan la bráctea peduncular unida más arriba de 5 cm (e. g., Grayum 7025; CR, MO). Además, existen especímenes (e. g., III INBio 6; CR, MO y Morales 5707; INB, MO) identificados como *G. edulis* que son indistinguibles de los ejemplares tipo de *G. polyneura* Burret y *G. ferruginea* H. Wendl. ex Spruce. Wessels Boer (1968) y Henderson *et al.* (1995) sinonimizaron a *G. edulis* bajo *G. interrupta* (Ruiz & Pav.) Mart. Luego, Henderson (2011) clasificó a *G. edulis* como subespecie, en un concepto abarcador de *G. undata* Klotzsch. No obstante, Grayum (2003) prefiere mantener a *G. edulis* con el rango de especie, alegando que todo el complejo requiere de una revisión taxonómica.

Grayum (2003) aplica el nombre de *G. hoffmanniana* a colecciones montanas de Costa Rica (1400–3000 msnm), que portan inflorescencias interfoliares con la bráctea peduncular inserta

muy arriba del profilo (6–18.5+ cm). Sin embargo, hay individuos atípicos (e. g., *Herrera 3427*; CR, MO) aparentemente de *G. edulis*, que han sido identificados como *G. hoffmanniana*, porque presentan la bráctea peduncular inserta inusualmente lejos del profilo (hasta 7.5 cm). Además, hay especímenes (e. g., *Grayum 3854*; CR, MO) tratados como *G. hoffmanniana*, con un profundo parecido a *G. jussieuana* Mart. Ante este escenario, Henderson *et al.* (1995) y Henderson (2011) clasificaron a *G. hoffmanniana* como subespecie de *G. orbignyana* Mart., aunque Grayum (2003) considera este veredicto como prematuro, y favorece mantener el estatus original de especie al taxón *G. hoffmanniana*. Además, Henderson (2011) mencionó la posibilidad de que existan híbridos entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana* (como *G. undata* subsp. *edulis* y *G. orbignyana* subsp. *hoffmanniana*, respectivamente) en Costa Rica y Panamá, pero no elaboró más al respecto.

Geonoma talamancana es una especie endémica de Costa Rica y Panamá, que habita en los bosques pluviales montanos (1200–2300 msnm) de las cordilleras Central y de Talamanca (Grayum, 2003). A diferencia de *G. edulis* y *G. hoffmanniana*, esta especie carece completamente de bráctea peduncular, pero este atributo no ha impedido que sus especímenes (e. g., *Grayum 11033*; CR, INB, MO) en ocasiones hayan sido identificados como *G. jussieuana*. Existe un espécimen (*Henderson 1803*; INB, MO) descrito con tallo cespitoso (una condición atípica entre las *Geonomas* costarricenses acaulescentes y de inflorescencia espigada), cuya determinación es controversial: Henderson (2011) lo asume como parte de *G. talamancana*, pero Grayum (2003) lo considera afín a *G. cuneata* H. Wendl. ex Spruce, o incluso una especie inédita. Henderson (2011) señala que la ramificación del tallo y la división de la lámina foliar son aspectos ampliamente variables en *G. talamancana*, y sospecha que existe discontinuidad geográfica en su distribución, pero no hay muchos especímenes para demostrar las diferencias.

Las referidas inconsistencias en el reconocimiento y circunscripción de las especies costarricenses del complejo de *G. edulis*, justifican la realización de este trabajo. Mi objetivo es presentar una revisión taxonómica de este complejo de especies, para subsanar las controversias en torno a sus límites. Aquí defino las entidades taxonómicas presentes en Costa Rica, empleando criterios de circunscripción más objetivos.

MORFOLOGÍA

Cuando Wessels Boer publicó su tratamiento taxonómico de “Las Palmas Geonomoides” (tribu Geonomateae) en 1968, llamó la atención sobre la relativamente poca información que había

sobre la anatomía y morfología de este grupo de palmeras en general. En su discusión, tomó como referencias parciales a sus propias “observaciones incidentales” (p. 9), y advirtió de la posibilidad de que sus consideraciones no fueran generalmente aplicables a todos los miembros de la tribu o géneros.

Posteriormente, Henderson *et al.* (1995), en su “Guía de campo de las palmas de Las Américas”, presentaron algunas consideraciones sobre la morfología de *Geonoma*, pero de forma escueta. Luego, en su obra “Genera Palmarum”, Dransfield *et al.* (2008) hacen una descripción técnica, pero sin una discusión profunda.

Después del trabajo de Wessels Boer (1968), pasaron más de cuatro décadas para que fuera publicado otro tratamiento taxonómico completo enfocado en *Geonoma*. En este sentido, Henderson (2011) publicó la más exhaustiva y completa revisión que existe sobre el género, y presentó una profunda discusión sobre la variación morfológica del mismo, no equiparable a ninguna otra de las ya citadas.

A continuación, discuto la variación morfológica de las estructuras vegetativas y reproductivas de *Geonoma*. Lo expuesto aquí es una síntesis elaborada con base en los planteamientos de los referidos autores (i.e., Wessels Boer, 1968; Henderson *et al.*, 1995; Dransfield *et al.*, 2008; Henderson, 2011).

Hábito de crecimiento y tallo

Los estípites de *Geonoma* pueden aparecer solitarios o agrupados. Henderson (2011) informa que hay consistentemente 16 especies con tallos solitarios y 10 con tallos agrupados, pero que todas las demás especies presentan unos y otros indistintamente.

Próximo a la corona de hojas, el tallo aparece envuelto por las finas vainas foliares, pero queda desnudo por debajo de ahí. Generalmente, los entrenudos son lisos y amarillentos, raramente verdes, pero, ocasionalmente aparecen cubiertos por escamas marrones. Las cicatrices de inserción de las hojas forman anillos a lo largo del tallo. Estos anillos pueden ser conspicuos o no, cercanos o no. En todo caso, los nudos son evidentes.

Frecuentemente, los representantes de *Geonoma* son referidos como palmas de sotobosque de pequeño a mediano tamaño; de tallos delgados, inermes, pleonánticos y con forma de bastón (baculiformes). Técnicamente, tales tallos corresponden al tipo descrito como arundináceo por Von Mohl (1831) o, lo que es lo mismo, son tallos esbeltos, densamente anillados, erectos, con entrenudos obcónicos, y con epidermis suave, persistente y lustrosa.

Aunque los tallos de *Geonoma* pueden ser muy cortos, erectos, subterráneos o postrados (Wessels Boer, 1968), Henderson (2011) los agrupa en dos categorías: 1) tallos baculiformes, de largos entrenudos con una longitud promedio de 2.3 cm; y 2) tallos no baculiformes, usualmente cortos y subterráneos, de cortos entrenudos con una longitud promedio de 0.6 cm.

Cabe resaltar que las especies descritas como acaulescentes (e. g., *Geonoma euspatha* Burret), en realidad, poseen tallos cortos, blandos y subterráneos con muy poca elongación entre los nudos. Las condiciones ambientales pueden incidir en que especies de tallos normalmente subterráneos desarrollen tallos aéreos, y viceversa.

Engel (1865) describió una especie de *Geonoma* (*G. ramosa* Engel) con tallo ramificado. Hubo controversias respecto a esto, pero Wessels Boer (1968) informa que, en Suriname, halló individuos de *G. baculifera* (Poit.) Kunth que producían capullos ocasionales de ramificación en los entrenudos y no en las axilas de las hojas, pero no elaboró más al respecto.

Hojas

De acuerdo con Wessels Boer (1968), en *Geonoma*, como en la mayoría de las palmas, las hojas se restringen a la porción terminal del tallo, agrupándose en una corona globosa o semiglobosa. No obstante, en especies muy pequeñas y delgadas [e. g., *G. stricta* (Poit.) Kunth], las hojas permanecen a lo largo de una gran parte del fuste. En algunas especies (e. g., *G. leptospadix* Trail), las hojas irradian casi horizontalmente arrojándose en forma de sombrilla.

La típica hoja de *Geonoma* consta de vaina, peciolo y lámina. La vaina es corta, tubular y abierta; envuelve el entrenudo y la base de las hojas juveniles; y se divide frente al peciolo, presentando márgenes glabros, fibrosos o variablemente tomentosos. El peciolo puede ser corto o largo; adaxialmente aplanado o levemente acanalado; y abaxialmente glabro o pubescente. Distalmente, el peciolo es estriado en sección transversal y, proximalmente, es semicircular.

Las hojas de *Geonoma* son simples y bífidas, aunque usualmente se disectan a la madurez, manteniendo siete folíolos en promedio por cada lado del raquis. Los folíolos son desigualmente anchos y, en efecto, las hojas son irregularmente pinnadas. Ocasionalmente, la lámina se disecta casi regularmente, presentando varios segmentos lineales de igual amplitud, con un único nervio principal, pero el hecho de que también tenga segmentos basales y apicales más amplios confirma su origen simple. De forma consistente, solamente 11 especies presentan

hojas enteras, y 29, hojas enteras y pinnadas indistintamente, a veces incluso en el mismo individuo. El resto exhibe hojas exclusivamente pinnadas a la madurez.

La cantidad de hojas que cada especie retiene a la madurez es usualmente constante, variando entre siete y 25. La tasa de producción de nuevas hojas por año se ha reportado en *G. orbignyana* (3.3 hojas; Rodríguez-Buriticá *et al.*, 2005) y en *G. edulis* (2.76 hojas; Sylvester y Avalos, 2013). En esta última, también se ha estimado que la longevidad promedio de las hojas individuales es de 3.04 años (Sylvester y Avalos, 2013).

Los representantes de *Geonoma* exhiben una profunda variación morfológica intraespecífica, que es más notoria en el tamaño y la forma de las hojas. A juicio de Henderson *et al.* (1995), probablemente, algunas especies de *Geonoma* están entre las más variables de todas las palmas de América. Esto, indudablemente, dificulta más la circunscripción e identificación de especies. Es común que a lo interno de una misma especie haya una serie completa de variación entre hojas enteras y regularmente pinnadas. Se ha sugerido que la variación en el tamaño foliar, en estadios de madurez reproductiva, pudo impulsar la radiación adaptativa del género en su hábitat de bosques lluviosos (Chazdon, 1991).

Por lo general, las hojas de los representantes de Geonomateae tienden a ser más fuertemente divididas en plantas adultas, y más enteras o menos divididas en plantas juveniles o menos desarrolladas. Se cree que esto varía dentro de los límites de cada especie. No obstante, hay taxones que conservan hojas enteras cuando adultos, y otros que se disectan incluso desde jóvenes.

En *Geonoma*, la lámina es delgada y su consistencia varía desde papirácea a ligeramente coriácea. Usualmente, el haz es glabro. El envés, en cambio, es glabro o tomentoso, o puede estar cubierto de escamas membranosas de hasta 1 cm, especialmente por encima de las nervaduras principales. La lámina es reduplicada, aunque Henderson (2011) sugiere que la plicatura laminar es más fuerte en taxones de altas elevaciones, concretamente, a una elevación promedio de 2063 msnm. Por lo general, la base de la lámina corre por el raquis en forma diagonal, pero ocasionalmente se curva contra él. El raquis es robusto.

La venación de las hojas de *Geonoma* es pinnada. A veces, las venas aparecen elevadas o más o menos prominentes, adaxial o abaxialmente, y ocasionalmente en ambas superficies. Especialmente por el envés, puede ser evidente que las venas corran en sección transversal

rectangular hacia el raquis, o en sección transversal triangular. Se ha hallado que el ángulo del cual emergen las venas es más agudo en hojas enteras que en divididas.

Frecuentemente, tanto la vaina como el peciolo exhiben un color marrón y una textura variablemente tomentosa. Pero, cuando están secos, el peciolo y el raquis presentan un color amarillento o verdoso, raramente marrón rojizo o anaranjado. La lámina de varias especies de *Geonoma* suele ser rojiza cuando juvenil, pero vale la pena recalcar que las hojas de *G. petiolata* H. E. Moore son manchadas incluso cuando maduras.

Ornamentación externa

Los representantes de Geonomateae no tienen espinas ni armaduras superficiales. Pero pueden aparecer cubiertos por un indumento de pelos filamentosos uniseriados, o raramente biseriados. En plantas juveniles, el indumento suele ser más denso en las brácteas, la vaina-peciolo, la cara abaxial de la hoja (especialmente en los nervios secundarios) y las inflorescencias en desarrollo.

El tamaño de los pelos y el color de las células que los forman han sido de utilidad taxonómica en varias especies. Cuando estos son cortos y la planta tiene un aspecto casposo, las estructuras son referidas como lepidotas. En cambio, son descritas como flocosas cuando el aspecto es lanoso y los pelos son muy largos. En adición, se ha referido la presencia de tricomas tanínicos, ramificados y dendriformes, derivados de células epidérmicas columnares, cubriendo los ejes de las inflorescencias de varios taxones de Geonomateae. No obstante, los tricomas simples, erectos y no ramificados, suelen ser más comunes en estos órganos.

Inflorescencias

En *Geonoma*, como en todas las palmas, las flores aparecen organizadas en inflorescencias y, por tanto, los frutos en infrutescencias (mismo órgano, pero en distintos estadios de maduración; Henderson, 2002). Las inflorescencias de *Geonoma* pueden ser tanto infrafoliares como interfoliares, pero esto no es consistente a lo interno de las especies. Inclusive, en algunos casos, en la antesis hay una condición y en la maduración de los frutos puede haber otra. De igual modo, pueden ser ramificadas (de dos a cuatro órdenes) o espigadas, pero siempre son solitarias. En 18 especies, todos los individuos presentan sistemáticamente inflorescencias no ramificadas, pero en otros taxones, hay individuos de ambos tipos. El pedúnculo varía en tamaño, desde muy corto a muy largo, pudiendo ser tomentoso o glabro.

En las inflorescencias no ramificadas, el profilo y la bráctea peduncular encierran estrechamente el pedúnculo, y son acanalados, tubulares, más o menos persistentes, estrechos, y externamente adornados con fibras no ramificadas y alargadas. Algunos taxones presentan un profilo corto, apiculado y asimétrico, marginalmente curvado alrededor del tallo. En general, la superficie del profilo puede ser plana, con un denso tomento marrón; o adornado con crestas semejantes, paralelas, cercanas e indivisas; o puede presentar crestas no semejantes y divisas. Por lo general, en el último de los casos, el profilo se fisura irregularmente entre las crestas, y presenta márgenes con proyecciones espinescentes. El profilo es bicarinado lateralmente, membranoso o coriáceo. Las brácteas pedunculares pueden ser vestigiales o ausentes, o puede haber una o dos bien desarrolladas. La longitud, la forma y la distancia de inserción de la bráctea peduncular (respecto del profilo) son caracteres taxonómicamente útiles.

Las raquillas son erectas o dobladas, y retorcidas en la yema. En algunos casos, son puntiagudas y presentan proyecciones fibrosas, cortas y transversales. Usualmente, tienen pelos. La cantidad de raquillas es variable, llegándose a reportar hasta 138 en *G. scoparia* Grayum & de Nevers.

Las raquillas se presentan adornadas con brácteas redondeadas, truncadas o distalmente divisas, y más o menos elevadas; lateralmente adnadas a las ramas; dispuestas en espiral, verticiladas, en filas o decusadas. Las brácteas pueden ser muy adpresas, con las raquillas más anchas que el pedúnculo, o más espaciadas, con las raquillas estrechas. Algunos taxones presentan raquillas filiformes.

Todos los representantes de *Geonoma* son monoicos. Presentan flores unisexuales organizadas en triadas de dos flores estaminadas laterales y una flor carpelada central, esta última, en posición adaxial a las estaminadas. Generalmente, las triadas se disponen en espiral, pero podrían ser alternas, tricusadas o decusadas.

Los fosos raquillares son estrechos y profundos, y tienen dos pequeños labios (superior e inferior, respectivamente), pilosos o glabros. Aparentemente, el labio proximal o inferior es una bractéola modificada externa que subtiende la tríada, pero el labio distal o superior –que podría no ser evidente–, es una proyección de la raquilla, nunca una bractéola. Hay una superposición de los márgenes laterales del labio inferior, con respecto al labio superior. Usualmente, previo a la antesis, el labio superior presenta una muesca o mella en su centro. A veces, ambos labios no se separan completamente, dando lugar a una cúpula elevada.

Hay tres (o más) bractéolas florales inconspicuas, membranosas e irregulares, que subtienden las flores dentro de los hoyos. La cavidad del foso puede ser variablemente peluda o glabra. En algunos taxones (e. g., *G. brongniartii* Mart.) las fosas son glabras, pero sus labios están distalmente cubiertos por pocos pelos largos.

Flores

La flor típica de *Geonoma* ejemplifica el modelo de flor de Arecaceae y las monocotiledóneas en general. Es una flor trómera: consta de tres sépalos, tres pétalos, seis estambres dispuestos en dos verticilos y tres carpelos distintivos.

Tanto las flores estaminadas como carpeladas poseen tres sépalos estrechos, alargados, apicalmente redondeados, libres, imbricados y frecuentemente con quilla. Los pétalos se presentan connados proximalmente, pero libres y valvados distalmente. Usualmente, las flores de *Geonoma* son caducas después de la antesis, aunque a veces, el perianto es persistente, sobre todo en las flores carpeladas.

Si bien hay consenso entre los diversos autores en que los pétalos de *Geonoma* son basalmente connados, hay discrepancia sobre el grado en que ocurre esta connación. Wessels Boer (1968, p. 33) sostiene que “hay 3 pétalos, connados en un tubo de aproximadamente 1/3 o más de su longitud”. Dransfield *et al.* (2008, p. 483) afirman que la connación petalina se da “por aproximadamente 2/3 de su longitud”, y para Henderson (2011, p. 26), esta ocurre “por aproximadamente la mitad de la longitud del tubo”. Aparentemente, hay cierto grado de connación basal también en los sépalos.

En lo que respecta a las flores estaminadas, lo más común es que tengan seis estambres con dehiscencia introrsa, pero raramente aparecen tres o más de seis. En todos los casos, los filamentos se fusionan basalmente formando un tubo, mientras permanecen libres distalmente. En la base de estas flores se presenta un pistilodio pequeño, 3-lobulado, que llega a ser bien desarrollado en algunas especies (e. g., *G. leptospadix*). Dos aspectos complejos de estas flores son: la forma de las anteras y su conexión con el filamento. Henderson (2011) resume las variaciones existentes en tres categorías:

- I. A veces el conectivo es bífido (poco o muy desarrollado). Las tecas presentan una separación obvia entre sí, divergiendo en la antesis. Normalmente, en plena antesis, las tecas ya separadas sufren una curvación.

- II. En otros casos, el conectivo no es bífido (poco o muy desarrollado) y hay una articulación que lo une al ápice del filamento. Las tecas son paralelas entre sí y su separación no es obvia. Antes de la antesis, anteras y conectivo se flexionan respecto al filamento.
- III. En última instancia, las tecas divergen, pero permanecen insertas directamente al ápice del filamento, sin que sea obvia la presencia de un conectivo. No hay curvatura de las tecas en la antesis.

Wessels Boer (1968, p. 36) señala que el grano de polen típico de *Geonoma* tiene “caracteres bastante confusos, con una exina sin ornamentación distintiva”, pero no elaboró más al respecto. Dransfield *et al.* (2008) describen el polen de *Geonoma* como elipsoide; aperturado por un surco distal (monosulcado), cuyo margen es ligeramente más delgado; con una superficie o exina rugulada y con microcanales y/o ornamentada con perforaciones; frecuentemente, con una ligera o evidente asimetría; y con una longitud para el eje más largo, comprendida entre 22–48 μm . Se ha reportado que el polen de *Geonoma* puede ser pegajoso (en tres taxones) o pulverulento (en un taxón) (Henderson, 2024).

Las flores carpeladas de *Geonoma* cuentan con seis estaminodios que forman un tubo alrededor del gineceo que, a veces, se haya adnado a la corola. El tubo estaminodial posee seis dientes o lóbulos truncados, crenulados o digitados apicalmente.

En *Geonoma* hay pseudomonomería carpelar, es decir, las flores son 3-carpeladas, pero dos de los carpelos son vestigiales en la antesis. El gineceo es, pues, unilocular, con un solo rudimento seminal, anátropo y siempre súpero (como en todas las palmas). En *Geonoma*, el estilo se inserta basal o lateralmente en el ovario. Este estilo se presenta alargado, y termina en tres estigmas lineales que se recurvan en la antesis, y se hayan exsertos por encima de la boca del tubo estaminodial.

Frutos y semillas

Generalmente, los frutos de *Geonoma* tienen forma desde globosa hasta elipsoide, con un ápice más o menos puntiagudo o cónico. Las bases pueden presentar un estípote asimétrico notorio. Usualmente, a la madurez son de color negro violáceo o negro, aunque en algunos taxones, hay frutos azules (e. g., *G. stricta*) rojizos (e. g., *G. aspidiifolia* Spruce), verdes o marrones.

El epicarpio es delgado y liso. El mesocarpio es delgado y también el endocarpio, pero este último puede tener consistencia desde crustácea hasta membranosa. Usualmente, la superficie

frutal es rugosa, debido a la existencia de numerosas fibras cortas, subepidérmicas y tangenciales que se extienden hasta el ápice. En algunos taxones, la superficie de los frutos (en la madurez) sufre profundas fisuras longitudinales que exponen el mesocarpio, densamente conformado por estratos de fibras radiales. A veces, tales fibras emergen superficialmente, dando a los frutos una apariencia espinosa.

En los frutos de *Geonoma*, hay una epidermis locular robustamente desarrollada que, a veces, es porosa. En 11 taxones, tal epidermis puede aparecer esculpida en diferentes grados y, a veces, presenta una cresta o proyección meridional. En algunos casos, existe un opérculo epidérmico basal que, a modo de tapa, cubre el embrión.

Las semillas de *Geonoma* son globosas y el endocarpio no se adhiere a ellas. Hay una semilla por cada fruto, con un endospermo homogéneo. El hilo es corto y basal, mientras el rafe rodea la semilla. El embrión es erecto y basal. La germinación es adyacente y las eófilas son bífidas. Se ha reportado que las semillas de *G. orbignyana* tardan entre tres y nueve meses para germinar (Rodríguez-Buriticá *et al.*, 2005).

Glosario de términos morfológicos

- 1) **Apículo:** —prolongación o proyección flagelada o filiforme de la vena media/raquis foliar. Lámina 22.
- 2) **Bráctea peduncular:** —bráctea vacía que surge después del profilo, en el eje principal de la inflorescencia o pedúnculo. Usualmente, es tan grande como el profilo. A veces se desarrollan brácteas pedunculares adicionales o vestigiales a lo largo del pedúnculo, más pequeñas que la principal. Láminas 7, 10, 16 y 20.
- 3) **Flor carpelada o pistilada:** —flor que, en sus carpelos, produce y porta el (los) primordio (s) seminal (es) y que, tras ser fecundada, se convierte en fruto. El estado en que sus estigmas están receptivos se denomina anthesis carpelada. Láminas 20 y 21.
- 4) **Flor estaminada:** —flor que, en sus estambres, produce y porta los granos de polen. El estado en que los granos de polen están en proceso de liberación se denomina anthesis estaminada. Láminas 4, 16 y 18.
- 5) **Foso raquilar o floral:** —cada una de las depresiones u hoyos de las raquillas que albergan las flores. Suelen ser bilabiados.
- 6) **Labio:** —cada uno de las dos proyecciones externas de los fosos florales. Cada foso presenta un labio proximal o inferior (una bractéola modificada externa que subtiende la tríada) y un labio distal o superior (una proyección de la raquilla), evidente o no.

- 7) **Perfil:** —primer par de hojas de una rama. Debido a que las inflorescencias se interpretan como ramas, los perfiles son las primeras brácteas de estas. En las monocotiledóneas suele existir un solo perfil, en posición dorsal, carente de nervio medio. Consta de dos quillas o venas laterales, por lo que se denomina bicarinado. Láminas 9, 10 y 20.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

Geonoma es un género neotropical (Figura 1). Los siguientes planteamientos sobre su distribución parten de los trabajos de Wessels Boer (1968) y Henderson (2011).

El rango de distribución de *Geonoma* va desde los 19°45' N –Haití– hasta los 29°46' S –Brasil–, 96°40' O –México– y 35°04' O –Brasil–. Los países con mayor diversidad de especies son: Colombia, con 32 especies, Ecuador con 29 y Brasil con 24. El centro de diversidad del género corresponde a las regiones montañosas y zonas aledañas de Suramérica (Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela) y Centroamérica (Costa Rica y Panamá). Estas regiones tienen en común que son extremadamente variables en términos ecológicos (especialmente los Andes) y que, además, su precipitación anual supera frecuentemente los 4000 mm/año.

Geonoma muestra el rango de elevación más amplio de todos los géneros de Arecaceae: 0–3370 msnm. El rango individual por especie usualmente es de 400 m, pero a veces puede ser de 1000 m o más. Wessels Boer (1968) creía que la diversidad de especies era más o menos homogénea entre 0–2700 msnm, pero Henderson (2011) halló que aproximadamente 54% de las especies ocurren a ≤ 500 msnm y 71% a ≤ 1000 msnm. A más de 2000 msnm (o +2700 según Wessels Boer, 1968), solo habitan algunas especies que se han especializado y que están cercanamente emparentadas (las del clado de *G. undata*).

La mayoría de especies habitan en los sombríos y densos sotobosques de los bosques tropicales lluviosos de tierras bajas. Hay taxones que se han especializado para ciertos hábitats, tales como reófitos [e. g., *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth], bosques de galerías (e. g., *G. schottiana* Mart.) y bosques de restinga (*G. pohliana* Mart.). Otras especies habitan en las extremas estepas andinas o pajonales enanos de altas elevaciones [e. g., *G. trigona* (Ruiz & Pav.) A. H. Gentry].

En general, no se ha encontrado ninguna especie de *Geonoma* en áreas con menos de 1000 mm/año de precipitación. La mayor concentración de especies ocurre en áreas con una media anual de precipitación de 2000–5000 mm/año. Probablemente, eso explique que en el centro Este de Brasil exista una extensa discontinuidad en la distribución del género, pues es una región con bajas precipitaciones, dominada por bosques secos y abiertos, o áreas sabanoides (Figura 1) (Wessels Boer, 1968).



Figura 1. Mapa de distribución de *Geonoma*. Obtenido de <https://www.gbif.org/species/2734029>, 15 de octubre de 2024; 12,634 registros.

ECOLOGÍA E HISTORIA NATURAL

En referencia a los miembros de Geonomateae en sentido general, Wessels Boer (1968) consideró que sus flores pequeñas y carentes de nectarios no parecían muy atractivas para insectos. En cambio, interpretó que la presencia de estambres elongados y exsertos, además de ramas estilares papilosas y recurvadas, eran indicadores de anemofilia. Aunque puede existir

polinización por viento en *Geonoma* (Henderson, 2002), hay una gran diversidad de insectos diurnos que pueden ser polinizadores efectivos. Los más comunes son abejas euglosinas, halíctidas, trigónidas y meliponinas; escarabajos derelominos; y moscas drosófilas, esferocéridas, múscidas y sírfidas (Henderson, 2002; Henderson, 2011; Tunaroza, 2015; Bacon *et al.*, 2021). La polinización ha sido estudiada en 22 taxones de *Geonoma*, y la cantidad promedio de especies distintas de insectos visitantes por cada taxón es de 16 (Henderson, 2024). No hay información sobre polinización en el complejo de *G. edulis*.

Las temporadas de floración son relativamente extensas en *Geonoma*, pero hay poca sincronía entre las especies (Henderson, 2002). Hay taxones que florecen a lo largo de todo el año; otros lo hacen de cuatro a nueve meses; mientras otros presentan picos de floración asociados a la estacionalidad (e. g., al final de la estación seca) (Rodríguez-Buriticá *et al.*, 2005; Henderson, 2024). En taxones simpátricos, la floración puede ser superpuesta, escalonada o con picos estacionales (Henderson, 2024). Todos los miembros de *Geonoma* son protandros y tienen flores blanquecinas (Henderson, 2002). La antesis de las flores carpeladas individuales puede durar de 24 a 48 horas, mientras que en las flores estaminadas nunca excede un día, cayendo de las raquillas luego de 1–12 horas (Henderson, 2024). La floración puede ser basípeta, acrópeta o aleatoria (Henderson, 2002; Henderson, 2024). Tanto en las flores estaminadas como carpeladas del género, hay una marcada tendencia a expeler variables aromas perfumados (e. g., olor a frutas, almendras, especias o ácido) pero a veces pueden ofrecer néctar o aceites (Henderson, 2024).

Se ha sugerido que las flores carpeladas de *G. macrostachys* Mart. imitan las flores estaminadas para atraer por engaño a los polinizadores, pero sin ofrecer recompensas (mimetismo Bakeriano) (Olesen y Balslev, 1990; Listabarth, 1999), pero algunos autores han advertido que hay poca evidencia de engaño Bakeriano en *Geonoma* (Borchsenius, 1997; Knudsen, 1999). Knudsen (1999) halló que la composición química era distinta en los aromas florales de ocho taxones simpátricos de *Geonoma*. El autor concluyó que tales olores desempeñan un rol en el mantenimiento del aislamiento reproductivo entre los taxones estudiados. Borchsenius (1997) halló que dos taxones simpátricos de *Geonoma* pueden prevenir el flujo de genes variando las recompensas que ofrecen a grupos específicos de polinizadores.

A pesar de los numerosos estudios sobre polinización en *Geonoma*, la dispersión de frutos en el género ha sido poco estudiada. Zona y Henderson (1989) enlistan seis especies de aves que intervienen en este proceso ecológico. Más escuetamente, Henderson (2002) sugiere que la

dispersión de frutos de *Geonoma* podría estar mediada por aves, pero no elaboró más al respecto. Se ha reportado que los pájaros guácharos (*Steatornis caripensis*) actúan como dispersores de semillas del complejo de *G. undata* en los Andes (Herzog y Kessler, 1997; Cárdenas *et al.*, 2021; Olivares *et al.*, 2024), pero nada se ha reportado al respecto sobre los miembros del complejo de *G. edulis*.

Por otro lado, *Geonoma* es uno de los dos géneros de Arecaceae a nivel mundial, en donde se ha reportado la presencia de moscas de las agallas. El reporte fue hecho por Gagné *et al.* (2018) y Ley-López *et al.* (2024), quienes estudiaron las agallas inducidas por *Contarinia geonomae* (Diptera, Cecidomyiidae) en las infrutescencias de dos subespecies de *G. cuneata* en Costa Rica. Simultáneamente con la producción de frutos, se halló que las agallas eran más notorias a lo largo de la última mitad del año. Las Láminas 22 y 23 muestran agallas presentes en especímenes de *G. hoffmanniana* y *G. talamancana*. Este constituye el primer reporte de agallas en las inflorescencias de las especies costarricenses del complejo de *G. edulis*.

HISTORIA TAXONÓMICA Y NOMENCLATORIAL

El género *Geonoma* fue descrito por el botánico alemán Carl Willdenow en 1805, con dos especies procedentes de Venezuela (*G. simplicifrons* Willd. y *G. pinnatifrons* Willd.), a las que, de acuerdo con el protólogo, delimitó y diagnosticó, fundamentalmente con base en el grado de división de la lámina foliar. Moore (1963) designó a *G. simplicifrons* como lectotipo del género. El nombre genérico viene de la expresión griega “geonomos”, que significa colono, tal vez en referencia al hábito agrupado presente en varias especies (Dransfield *et al.*, 2008), pero también podría aludir a lo común y abundante que son los miembros de *Geonoma* en sus hábitats (Henderson *et al.*, 1995). González y Grayum (2009, p. 29) afirman que “Alexandre Etienne (1815) piensa que el género tiene su origen en una palabra griega que significa “derramado”, y que Willdenow lo empleó aludiendo al hábito estolonífero de muchas de estas plantas, las cuales parecieran estar “derramadas” por la tierra”. De modo que, el significado etimológico de *Geonoma* se presta a controversias.

Más de seis décadas después de la descripción de *Geonoma*, en 1869, el naturalista inglés Richard Spruce describió tanto a *G. edulis* como a *G. hoffmanniana*, a partir de colecciones de Costa Rica realizadas por el naturalista alemán Hermann Wendland, quien propuso ambos nombres. Para 1998, Michael Grayum, un botánico estadounidense, describió a *G. talamancana* a partir de especímenes de herbario provenientes exclusivamente de Costa Rica, que previamente habían sido atribuidos a *G. jussieuana* o a *G. lehmannii* Dammer ex Burret.

Todos los miembros de Geonomateae se caracterizan por presentar flores arregladas en triadas, hundidas en fosos a lo largo de las raquillas. Pero históricamente, *Geonoma* se ha distinguido de los demás miembros de la tribu porque sus flores carpeladas tienen un ovario unilocular con el estilo insertado basalmente.

A lo largo de los años, *Geonoma* ha sido objeto de varias propuestas de divisiones infragenéricas. El primer intento que consta en la literatura es el de Spruce (1869), quien propuso las secciones *Eugeonoma* y *Astrandroeceum*, esta última para agrupar varias especies con el tubo estaminodial digitadamente lobulado. Para 1930, Burret le dio el rango de subgénero a *Astrandroeceum*, pero Wessels Boer (1968) lo desestimó considerándolo un “ensamblaje antinatural” (p. 51). Burret (1930) también describió dos géneros dentro de Geonomateae, que luego Wessels Boer (1968) sinonimizó bajo *Geonoma*: *Kalbrejera* y *Taenianthera*. Wessels Boer (1968) fragmentó el género en dos subgéneros:

1. *Kalbrejera*: con una especie, *G. triandra* (Burret) Wessels Boer, de flores estaminadas con tres estambres e inflorescencias con una única bráctea alargada; y
2. *Geonoma*: con 75 especies cuyas flores estaminadas poseen seis estambres, y cuyas inflorescencias, usualmente, constan de dos brácteas agrandadas. Dentro de este subgénero, el autor reconoció a *Taenianthera* como sección, con seis especies de hábito acaulescente y anteras erectas (en la anthesis) con relación al conectivo y al filamento.

Adicionalmente, basado en diversos patrones morfológicos y de distribución geográfica, Wessels Boer (1968) reconoció 17 grupos informales carentes de rango taxonómico y “no necesariamente separados por marcadas discontinuidades” (p. 51). Y es que, el autor no pudo reconocer taxones subgenéricos para las especies que no pertenecían a *Kalbrejera* o *Taenianthera*. Con respecto al trabajo de Wessels Boer (1968), que implicó el reconocimiento de 76 especies de *Geonoma*, Henderson (1995) afirma que “aunque supuso un gran avance en nuestra comprensión del género, persistió cierta confusión y sobredescripción”. De todos modos, fue el trabajo más importante y robusto que existió sobre el género, hasta la revisión taxonómica publicada por Henderson (2011).

A lo largo de los años se han usado distintos caracteres para separar especies dentro de *Geonoma*. Por ejemplo, Spruce (1869) empleó el número de venas primarias y el ángulo que forman con el raquis, mientras que Burret (1930) recurrió a las diferencias en la división de la lámina para delimitar y rechazar especies. No obstante, Wessels Boer (1968) considera que Burret (1930) abusó de su criterio y que propuso una clave de muy difícil manejo. Wessels

Boer (1968) también desestimó el criterio del número de venas por ser demasiado variable a lo interno de las especies, pero aprobó el uso del ángulo venas–raquis. Entre múltiples caracteres adicionales, también le confirió valor diagnóstico al grado de elevación o prominencia de las venas por debajo y por encima de la lámina.

En el trabajo de Wessels Boer (1968, p. 166), *G. hoffmanniana* fue reconocida como una especie distintiva restringida a los bosques húmedos costarricenses de altas elevaciones. En su clave dicotómica, la especie fue finalmente delimitada por el siguiente conjunto de caracteres “lámina cartácea; venas que emergen en aproximadamente 35° del raquis; inflorescencia con 3-6 raquillas; Costa Rica” (p. 93). En cambio, *G. edulis* fue tratada como un sinónimo heterotípico de *G. interrupta*, pues a juicio del autor “las plantas centroamericanas concuerdan bastante bien con el tipo de *G. interrupta* de Perú, por lo que son tratadas como conespecíficas” (149).

Posterior al trabajo de Wessels Boer (1968), Henderson *et al.* (1995) reconocieron 51 especies de *Geonoma*. Pero advirtieron que su tratamiento era tentativo, y que su concepto de especie, uno necesariamente amplio, pues su trabajo “no es un tratamiento taxonómico, sino una guía de campo para no especialistas” (p. 6). Así, tendieron a combinar especies cercanamente emparentadas (aparentemente) y de dudosa distinción. Entre los caracteres taxonómicamente útiles y novedosos empleados por los autores, se encuentran la longitud, la forma y el punto de inserción de la bráctea peduncular, caracteres estos, que luego serían usados por Grayum (2003) para el tratamiento de *G. hoffmanniana* y *G. edulis*.

Henderson *et al.* (1995) tratan a *G. hoffmanniana* como un sinónimo heterotípico de *G. orbignyana*, y a *G. edulis*, como sinónimo de *G. interrupta* var. *interrupta* (el autótonimo), coincidiendo parcialmente con Wessels Boer (1968). En referencia a *G. orbignyana*, los autores alegan que “es también una especie muy variable y que, en consecuencia, ha sido sobredescrita” (p. 231), pero para la sinonimización de *G. edulis* no ofrecen ninguna justificación.

De Nevers y Grayum (1998) llamaron la atención sobre la sinonimización de *G. edulis* por parte de Wessels Boer (1968) y Henderson *et al.* (1995). Luego de analizar cuidadosamente el holotipo, concluyeron que “claramente no representa a *G. interrupta*” (p. 102). Seguidamente, establecieron diferencias puntuales entre ambos taxones: “los fosos florales tienen un labio superior distintivo y son internamente glabros. Además, los frutos son globosos, en lugar de apiculados como en *G. interrupta*, y la inflorescencia es menos ramificada” (p. 102). De este

modo, los autores restablecieron el rango de especie distintiva para *G. edulis*, y sinonimizaron bajo ella a *G. seleri* Burret, un nombre cuyo tipo es de Guatemala.

En 2003 fue publicado el “Manual de Plantas de Costa Rica”, la obra cumbre de la flora costarricense. Grayum (2003) –autor de todo el tratamiento de Arecaceae para la obra– reconoció 15 especies de *Geonoma* para Costa Rica. Pero advirtió que “las spp. de tierras bajas son relativamente distintas (al menos dentro de CR), mientras que los taxones de zonas montañosas son difíciles y pobremente entendidos (véase especialmente *G. edulis*, *G. hoffmanniana* y *G. talamancana*)” (p. 263).

Grayum (2003) circunscribió a *G. edulis* incluyendo “una reunión sumamente variable de material montano” (p. 268) (véase introducción). De hecho, al aplicar el nombre *G. edulis*, el autor reconoció la existencia de dos morfotipos principales:

1. Las plantas de la Cordillera de Guanacaste (e. g., *III INBio 6*; CR, MO), que se distinguen por ser más pequeñas, y por tener relativamente inflorescencias más pequeñas, el raquis corto y pocas raquillas. Estos especímenes concuerdan mejor con el tipo de *G. polyneura* (propuesto como sinónimo), pero también pueden ser fácilmente confundibles con *G. ferruginea*.
2. Las plantas de la Cordillera de Talamanca (e. g., *Grayum 10377*; INB, MO), que parecen una especie diferente a la anterior, pero que calzan más con el holotipo del nombre. “Son muy altas, y tienen hojas e inflorescencias mucho más grandes, y raquillas extremadamente numerosas y más largas” (p. 268). El aspecto general de estas plantas es más parecido a las colecciones oriundas de donde es el tipo de *G. undata* en Venezuela, que al morfo 1.

De todos modos, Grayum (2003) mantuvo tentativamente el nombre de *G. edulis* para las variables colecciones costarricenses, pues todas estas tienen las raquillas pubescentes, mientras que *G. undata* tiene consistentemente las raquillas glabras. No obstante, abogó por una revisión taxonómica de todo el complejo.

Así mismo, Grayum (2003) señaló que “al igual que *G. edulis*, la otra sp. montana común de *Geonoma* en Costa Rica, *G. hoffmanniana* es sumamente variable y difícil taxonómicamente. El presente tratamiento debe considerarse como tentativo” (269). Bajo el nombre de *G. hoffmanniana*, el autor reconoció los siguientes morfotipos:

1. Las plantas del Volcán Barva y del norte de la Cordillera de Talamanca (e. g., *Grayum* 7124; MO), que se distinguen por tener el raquis de la inflorescencia más corto (0.9–10.7 cm) y (2) 3–7 raquillas. Estos especímenes concuerdan bien con el holotipo del nombre, que de hecho proviene de Volcán Barva.
2. Las plantas de la Cordillera de Tilarán y del Pacífico este de la Cordillera de Talamanca (e. g., *Grayum* 3854; CR, MO), que son algo más pequeñas que el morfo 1, y generalmente tienen inflorescencias espigadas (raramente 2 o 3 raquillas) con la bráctea peduncular muy reducida e inserta más arriba respecto al perfilo. Estos especímenes son muy similares a *G. jussieuana*.
3. Algunas plantas del Este de la Cordillera de Talamanca y de Chiriquí en Panamá (e. g., *Herrera* 3427; CR, MO), que son mucho más robustas que las plantas de los morfotipos 1 y 2, y presentan inflorescencias con el raquis más largo (12–30 cm) y más numerosas raquillas (12–17+). Este material se aproxima morfológicamente a *G. edulis*.

Grayum (2003) también mantuvo el nombre de *G. talamancana*, cuya taxonomía ha sido mucho menos controversial que la de *G. edulis* y *G. hoffmanniana*. Sin embargo, esta entidad ha sido confundida con *G. cuneata*, *G. jussieuana* y *G. lehmannii*, aunque *G. talamancana* difiere de todas estas por carecer consistentemente de brácteas pedunculares.

Casi una década después del tratamiento de Grayum (2003), Henderson (2011) publicó “Una revisión de *Geonoma* (Arecaceae)”, que es, por mucho, el tratamiento más robusto y actualizado de este importante género neotropical, pero no menos controversial que los anteriores. Basado en análisis filogenéticos de máxima parsimonia de 30 caracteres morfológicos cualitativos, el autor reconoció 68 especies. Luego, reconoció 90 subespecies dentro de 18 especies, partiendo del análisis de su distribución geográfica y de la variación presentada en un máximo de 14 rasgos cualitativos y 27 variables cuantitativas. Por razones prácticas y de espacio, no voy a enlistar en este trabajo el cúmulo de variables morfológicas que el autor empleó para delimitar especies y subespecies, pero pueden ser consultadas al final de su artículo (pp. 168–171).

En su trabajo, Henderson (2011) degradó a *G. edulis* al rango de una subespecie de *G. undata*, cuyo tipo es de Venezuela. Bajo el concepto de *G. undata*, el autor sumió nueve subespecies adicionales (incluida el autónimo) que, inicialmente, separó por la disyunción que presentan en su distribución geográfica a lo largo de Centroamérica, Suramérica y las Antillas Menores,

así como por su variación en dos rasgos morfológicos: plicatura de las hojas y disposición adaxial de las venas foliares.

El autor define a *G. undata* subsp. *edulis* como un subgrupo aislado dentro del rango de la especie, restringido a Centroamérica (México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y el oeste de Panamá). Adicionalmente, el autor halló que esta subespecie difiere significativamente (t-test, $P < 0.05$) de las demás subespecies en siete variables (altura de la planta, ancho de las pinnas basales, ancho de las pinnas apicales, ángulo de las pinnas apicales, ancho del pedúnculo, longitud de las raquillas y ancho de las raquillas). Siguiendo a de Nevers y Grayum (1998) y a Grayum (2003), Henderson (2011) sinonimizó a *G. seleri* y a *G. polyneura* bajo esta subespecie.

De igual manera, Henderson (2011) colocó a *G. hoffmanniana* como una subespecie de *G. orbignyana*, junto al autónimo, cuyo tipo proviene de Bolivia. La principal diferencia entre las dos subespecies radica en su distribución geográfica, que se hace discontinua en el Este de Panamá. Por tanto, los especímenes centroamericanos y los suramericanos están aislados. Adicionalmente, Henderson (2011) encontró que *G. orbignyana* subsp. *hoffmanniana* difiere significativamente (t-test, $P < 0.05$) de *G. orbignyana* subsp. *orbignyana* en 12 variables (ancho del raquis, número de foliolos, longitud de las pinnas basales, ancho de las pinnas basales, ángulo de las pinnas basales, longitud de las pinnas apicales, ancho de las pinnas apicales, ángulo de las pinnas apicales, longitud de la bráctea peduncular, distancia de inserción entre las brácteas, longitud del pedúnculo y número de raquillas). Siguiendo a Grayum (2003), Henderson (2011) reconoció a *G. molinae* Glassman como un sinónimo de esta subespecie. Además, el autor reportó que hay variación geográfica a lo interno del taxón, y halló una asociación favorable entre la elevación y cinco variables cuantitativas. Concretamente, cuando hay un incremento en la elevación, los tallos se vuelven más altos, las pinnas basales y apicales se alargan, y el raquis foliar y el pedúnculo se ensanchan.

En cuanto a *G. talamancana*, cabe resaltar que incluso en el trabajo de Henderson (2011) mantuvo su identidad y rango como especie, pues, aunque es muy similar a *G. lehmannii* subsp. *corrugata* Henderson, difiere fuertemente de esa por carecer de bráctea peduncular. Según su circunscripción, el autor halló que la ramificación del tallo y el grado de división de la lámina foliar son muy variables dentro del taxón. En adición, señaló que “hay discontinuidad geográfica pero muy pocos especímenes para probar las diferencias. Los ejemplares de la parte

occidental del rango ocurren en elevaciones más bajas (media de 1460 msnm versus 2054 msnm) y tienen menos pinnas” (p. 148).

SISTEMÁTICA

La familia Arecaceae o Palmae pertenece al orden Arecales, que históricamente ha sido un orden monotípico. Pero las más recientes propuestas de clasificación colocan dentro del orden también a Dasypogonaceae (The Angiosperm Phylogeny Group [APG IV], 2016), a partir de análisis filogenéticos de plastidios (Barrett *et al.*, 2019). No obstante, Givnish *et al.* (2018) advierten que estas dos familias deberían ser reconocidas como órdenes independientes, argumentando que no hay sinapomorfías claras que las unan; que son morfológicamente distintivas y diagnosticables; y que su divergencia fue más temprana que la de cualquier otro par de órdenes o familias de monocotiledóneas [>125 millones de años (Ma)]. En todo caso, Arecales es referido como el grupo hermano de Poales, Commelinales y Zingiberales, dentro del clado de las monocotiledóneas Commelínidas (Dransfield *et al.*, 2008; APG IV, 2016).

Las hipótesis biogeográficas más robustas sostienen que Arecaceae divergió en la antigua Laurasia, en el Cretácico Medio (Uhl y Dransfield, 1987; Couvreur *et al.*, 2011; Baker y Couvreur, 2013a). Desde allí, la familia emigró hacia África y Suramérica y, finalmente, fue configurando su distribución actual restringida a los trópicos y subtrópicos del planeta (Baker y Couvreur, 2013a). Arecaceae posee aproximadamente 2,600 especies agrupadas en 181 géneros (Baker y Dransfield, 2016). El Sudeste Asiático (con ca. 50 géneros y 1200 especies) y el Neotrópico (con ca. 65 géneros y 730 especies) son las regiones con mayor diversidad de palmeras a nivel mundial (Dransfield *et al.*, 2008). Los géneros más ricos en especies son *Calamus* L., *Licuala* Wurm., *Pinanga* Blume, *Dyopsis* Noronha ex Mart., *Chamaedorea* y *Bactris*.

Dentro de Arecaceae se reconocen cinco subfamilias, todas monofiléticas: Arecoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae, Nypoideae y Calamoideae (grupo hermano del resto; Dransfield *et al.*, 2008). Arecoideae es resuelta como hermana de Ceroxyloideae, y es la subfamilia más grande y morfológicamente más diversa de Palmae, agrupando el 60% de los géneros y el 54% de las especies (Barrett *et al.*, 2019). Así mismo, es la de mayor importancia económica mundial (Baker *et al.*, 2011). La evidencia más concluyente sugiere que los linajes de la corona de Arecoideae divergieron en Suramérica hace aproximadamente 74 Ma (Baker y Couvreur, 2013a).

A lo interno de Arecoideae se reconocen 14 tribus, cuya topología es controversial e incierta (Dransfield *et al.*, 2008; Baker *et al.*, 2009, 2011). Una de estas tribus es Geonomateae, cuya fecha de divergencia dentro de Arecoideae se estima en 30.7 Ma (Roncal *et al.*, 2010). Geonomateae es resuelta como hermana de Manicarieae (Asmussen y Chase, 2001), pero también de Euterpeae (Cuenca y Asmussen-Lange, 2007). En todo caso, es un grupo monofilético y distintivo, cuyos miembros poseen tres sinapomorfías morfológicas: tríadas florales inmersas en depresiones en las raquillas (1), flores carpeladas con estilos delgados y largos (2), y con pétalos basalmente connados (3) (Roncal *et al.*, 2005; Dransfield *et al.*, 2008).

Los géneros que actualmente se reconocen para Geonomateae son: *Asterogyne* H. Wendl. ex Hook., *Calyptrygyne* H. Wendl., *Calyptronoma* Griseb., *Pholidostachys* H. Wendl. ex Hook., *Welfia* H. Wendl. y *Geonoma*. *Geonoma* es resuelto tanto como hermano de *Asterogyne* (Roncal *et al.*, 2005; Baker *et al.*, 2009; Baker y Couvreur, 2013b), como de un clado formado por *Calyptronoma*–*Calyptrygyne* (Asmussen *et al.*, 2006), o de *Calyptrygyne* (Loiseau *et al.*, 2019).

Geonoma constituye un grupo natural que divergió del clado *Calyptronoma*–*Calyptrygyne* hace aproximadamente 18.5 Ma (Roncal *et al.*, 2010). Aunque la monofilia de *Geonoma* se encuentra fuertemente sustentada, las relaciones a lo interno del género aún permanecen sin elucidar del todo. No obstante, algunos estudios han ido esclareciéndolas (e. g., Roncal *et al.*, 2005; Henderson, 2011; Roncal *et al.*, 2010; Roncal *et al.*, 2011; Roncal *et al.*, 2012; Loiseau *et al.*, 2019; Olivares *et al.*, 2024).

Roncal *et al.* (2005) analizaron dos regiones de ADN nuclear de 20 especies de *Geonoma*. Sus resultados mostraron que los 17 grupos informales propuestos por Wessels Boer (1968) son insostenibles. Además, la sección *Taenianthera* (incrustada dentro del subgénero *Geonoma*) fue reportada como parafilética. Los autores no muestrearon al único representante del subgénero *Kalbrejera* (*G. triandra*), en efecto, su posición no pudo determinarse. De modo que, sugirieron estudios más profundos con datos morfo-moleculares, para definir los subgéneros de *Geonoma*.

El trabajo de Henderson (2011) es la más completa y exhaustiva revisión sistemática que se ha reportado sobre *Geonoma*. Pero este trabajo se basó exclusivamente en datos morfológicos provenientes de especímenes de herbario. Un gran aporte del autor fue sintetizar la información que se tenía disponible de cada taxón, para presentar un extenso tratamiento reportando historia taxonómica y nomenclatural, descripción, distribución, hábitat, variaciones infraespecíficas,

filogenia, claves de identificación e ilustraciones, entre otros aspectos. En el fondo, es una robusta propuesta taxonómica que ha delineado la taxonomía moderna del género, aunque algunas hipótesis recientes basadas en datos moleculares cuestionan la circunscripción de varias especies, taxones infraespecíficos y complejos de especies (e. g., Loiseau *et al.*, 2019; Olivares *et al.*, 2024).

Henderson (2011) resolvió a *Geonoma* como monofilético, con 68 especies y 90 subespecies. Esto incluyó 12 descripciones de especies y 33 de subespecies, nuevas para la ciencia. Los dos subgéneros propuestos por Wessels Boer (1968), *Kalbrejera* y *Geonoma*, fueron resueltos como no monofiléticos, al igual que las secciones, lo que concuerda con el estudio de Roncal *et al.* (2005). De especial interés para esta investigación es el clado de *G. undata*, uno de los grupos resueltos por Henderson (2011), que consta de cinco especies. De acuerdo con sus resultados, *G. undata* (donde él ubica a *G. edulis* como subespecie) está cercanamente emparentada con *G. orbignyana* (donde él ubica a *G. hoffmanniana* como subespecie) y, además, con *G. talamancana*, que son las tres entidades nominales objetos de la presente revisión taxonómica. Llama a la atención que *G. talamancana* es resuelta como hermana de *G. lehmannii*, un taxón que ocurre en Panamá y algunos países suramericanos, pero no en Costa Rica.

Las especies del clado de *G. undata* ocurren a altas elevaciones en los Andes y Centroamérica (1200–3150 msnm) (Henderson *et al.*, 1995), están cercanamente emparentadas, y se prestan a confusión sobre su identidad, por ser taxones “extremadamente complejos internamente” (Henderson, 2011, p. 86). Roncal *et al.* (2005) ya habían identificado un clado de tres especies de tierras altas, en el que aparece *G. undata* y *G. orbignyana*.

De su lado, Roncal *et al.* (2011) muestrearon 54 especies de Geonomateae, incluyendo 35 de *Geonoma*, para comprender las diferencias espaciales entre los patrones de riqueza y composición del género, mediante una filogenia molecular. En este estudio, *G. talamancana* no fue muestreada, pero *G. edulis* (como *G. undata* subsp. *edulis*) y *G. hoffmanniana* (*G. orbignyana*) sí, y aparecieron como grupos hermanos, anidados dentro de un clado de las montañas de los Andes y Centroamérica muy similar al clado de *G. undata*.

El estudio más reciente y robusto sobre las relaciones filogenéticas del clado de *G. undata* es el de Olivares *et al.* (2024), quienes parten de que no hay relación entre la estructura genética y la amplia variación morfológica a lo interno del grupo, para concluir que es un caso de especiación hiper-críptica. Olivares *et al.* (2024) demuestran que el complejo de *G. undata* está

compuesto por 11–14 clados morfológicamente indistintos y genéticamente no reconocibles, que no guardan correspondencia con las cinco especies actualmente reconocidas. En cambio, los autores señalan que podrían ser aproximadamente una docena especies las que integran el complejo. De modo que, los criterios o rasgos morfológicos y geográficos empleados por Henderson (2011) para la circunscripción de estos taxones deben ser reconsiderados, puesto que, probablemente, no son informativos taxonómica y filogenéticamente. En rigor, se necesita de una nueva y más robusta clasificación y delimitación taxonómica para los representantes de este grupo.

El octavo clado recuperado por Olivares *et al.* (2024) está formado por poblaciones de elevaciones medias (1000–1400 msnm) del norte de Costa Rica, que morfológicamente corresponden a *G. undata* subsp. *edulis* y *G. orbignyana* subsp. *hoffmanniana*. Estas dos entidades no fueron recuperadas como linajes independientes, sino entremezclados en la filogenia. Más aún, llama a la atención que estas poblaciones de elevaciones medias de *G. edulis* están muy cerca geográficamente de otra población del mismo taxón, pero localizada en el decimocuarto clado y presente en montañas más altas (>2500 msnm). Por tanto, estos resultados sugieren que en Costa Rica hay dos poblaciones sumidas bajo el nombre de *G. edulis* que, aparentemente, son significativamente divergentes o lejanamente emparentadas en términos filogenéticos.

Otro intento de esclarecer las relaciones evolutivas de *Geonoma* lo constituye el trabajo de Loiseau *et al.* (2019). La principal deficiencia del trabajo de Roncal *et al.* (2005) fue la pequeña muestra de especies que analizó. Aunque Henderson (2011) incluyó a todas las especies del género, lo que presentó fue un trabajo estrictamente basado en datos morfológicos provenientes de ejemplares de herbario. Loiseau *et al.* (2019) superaron por mucho estas deficiencias. Esencialmente, su trabajo provee la más completa y robusta hipótesis filogenética de Geonomateae, basada en datos moleculares.

En el trabajo de Loiseau *et al.* (2019) se muestreó el 85% de todas las especies de *Geonoma* (sensu Henderson, 2011). Dentro del género, se resolvieron 14 clados principales. La composición de muchos de estos grupos fue compatible con la obtenida por Henderson (2011), pero usualmente, con una o más especies adicionales o faltantes. La topología entre los clados de Henderson (2011) y los de Loiseau *et al.* (2019), sin embargo, es profundamente incongruente. El décimo clado recuperado por Loiseau *et al.* (2019) se corresponde en gran medida con el clado de *G. undata* de Henderson (2011). No obstante, las muestras asignadas a

G. orbignyana y *G. undata*, no fueron resueltas como linajes independientes en términos filogenéticos.

Llama a la atención que los resultados de Loiseau *et al.* (2019) validan los caracteres empleados por Henderson (2011) para la circunscripción de las especies de *Geonoma*. No obstante, generalmente, las divisiones de Henderson (2011) a nivel infraespecífico (subespecies, morfotipos, variedades), carecen de soporte molecular, por ser incongruentes con los grupos genéticos recuperados por Loiseau *et al.* (2019).

Por ejemplo, las muestras correspondientes a *G. undata* subsp. *edulis* y *G. orbignyana* subsp. *hoffmanniana* aparecen entremezcladas en la filogenia, sugiriendo esto, que tales entidades no son linajes consistentemente independientes entre sí y que, por tanto, bajo un esquema filogenético molecular, tienen más semejanzas que diferencias. Estos resultados son coherentes con los de Olivares *et al.* (2024). Sin embargo, de manera consistente, Roncal *et al.* (2011) y Roncal *et al.* (2012) ya habían resuelto una relación de grupos hermanos entre estos dos taxones, que aparecen como grupos independientes. Queda claro, en rigor, que existen controversias entre las hipótesis sobre las relaciones evolutivas de los representantes del complejo de *G. edulis*.

Con relación a *G. talamancana*, Loiseau *et al.* (2019) encontraron sus muestras anidadas dentro de uno de los principales clados geográficos del complejo de *G. undata*-*G. orbignyana*. Dado el traslape entre la morfología y el hábitat de altas elevaciones de *G. talamancana* con *G. undata* y *G. orbignyana*, los autores sugieren que la primera podría representar una población local de Costa Rica y Panamá, que diverge del complejo ampliamente distribuido en el Neotrópico, con nuevas características fenotípicas ya fijadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudio de especímenes de herbario

Examiné físicamente todos los especímenes provenientes de Costa Rica de las especies del complejo de *G. edulis*, disponibles en el Herbario Luis Fournier Origgí (USJ) de la Universidad de Costa Rica, Herbario Nacional de Costa Rica (CR), Herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INB), Herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO) y Herbario del Council on International Educational Exchange en San Luis, Monteverde (CIEE, no inscrito en Index Herbariorum). Además, examiné todos los ejemplares tipos de los binomios y sinónimos de dicho complejo, independientemente de su origen geográfico. A excepción de los ejemplares

tipos de *G. talamancana*, que pude estudiar físicamente en MO y CR, la consulta de todos los especímenes tipos fue virtual, mediante las fotografías disponibles en JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>) y Smithsonian Institution (<https://collections.nmnh.si.edu/search/botany/>) –véanse herbarios específicos en el tratamiento taxonómico—. Para estandarizar la cita de cualquier ejemplar, empleo tipografía itálica, solamente mencionando el apellido del recolector principal (excepto para los ejemplares tipos con más de un recolector), seguido del (los) herbario (s) entre paréntesis o separado por punto y coma o coma.

Giras de campo

Realicé ocho giras de campo a diversas localidades de Costa Rica, para estudiar en vivo las especies del complejo de *G. edulis*. Sin embargo, solo en tres sitios logré avistar poblaciones de las especies de estudio: Estación Biológica Cuericí (11 de marzo de 2024; provincia de San José, cantón de Pérez Zeledón, Jaular; *Ramírez-Ortiz 1*, USJ), Monteverde (30 de abril de 2024; carretera de San Gerardo, a lo largo de la divisoria continental; *Ramírez-Ortiz 4*, USJ) y Varablanca (9 de agosto de 2024; provincia y cantón de Heredia, carretera principal en la finca de Oscar Murillo; *Ramírez-Ortiz 7*, USJ). En ninguno de los casos pude avistar a *G. talamancana*.

En campo, estudié y documenté las características vegetativas y reproductivas del mayor número posible de plantas fértiles. Igualmente, registré aspectos relativos al hábitat y ecología, junto a coordenadas geográficas, elevación, fecha y lugar del avistamiento. También registré otras características observadas en campo pero que se pierden en el material seco. Usé estos datos para elaborar etiquetas de herbario, pues de cada población avistada colecté varios ejemplares que procesé y deposité en USJ.

Recolección de los datos

En principio, consideré medir 18 caracteres morfológicos cuantitativos y 17 cualitativos, siguiendo a Henderson (2011) con modificaciones. No obstante, después de realizar mediciones exploratorias, reduje el listado a 17 caracteres cuantitativos y 15 cualitativos. Todas las variables que empleé las presento en el anexo 1. Debido a que tenían muy pocas réplicas, excluí las siguientes variables de los análisis finales: longitud del tallo, diámetro del tallo, longitud del entrenudo y número de hojas por tallo. Dada la dificultad para establecer el punto exacto donde termina la vaina y comienza el peciolo en la hoja, decidí conjugarlos en una sola variable: longitud peciolo-vaina. Para estandarizar la toma de datos, elaboré un protocolo de

medición (véase anexo 2) que, por razones pragmáticas, sufrió ligeras modificaciones tras las mediciones exploratorias.

En total (sumando 209 colectas de herbario y 19 individuos de campo), logré tomar datos de 228 ejemplares, que se distribuyen tal como sigue: 117 de *G. hoffmanniana*, 99 de *G. edulis* y 12 de *G. talamancana*. Examiné varios ejemplares adicionales de CR e INB que no incluí en los análisis porque eran muy fragmentarios y poco informativos. Para cada especie reconocida, cito en el tratamiento taxonómico una selección de los especímenes examinados. Para *G. talamancana* cito todos los especímenes. Los ejemplares tipo no los cito dentro de los especímenes representativos, sino en el encabezado correspondiente a cada taxón.

Tanto de los especímenes de herbario como de los individuos en campo, medí y registré todos los caracteres que pude. De los especímenes de herbario, solo registré los caracteres que yo pude directamente medir siguiendo el referido protocolo, para evitar la introducción de errores en los análisis posteriores. Eso justifica que de ningún ejemplar de herbario haya registrado la altura del tallo, porque ignoro cómo fue estimada o medida por los colectores, aunque sí la consideré para las descripciones de las especies.

En el transcurso de la toma de datos, surgió un nuevo carácter que no contemplé en el protocolo inicial, pero que registré de igual manera, previendo la posibilidad de que tuviera algún valor diagnóstico. Este carácter fue la longitud del apículo. Observé el apículo (véase Lámina 22 y Glosario) en 13 ejemplares de *G. hoffmanniana* y 15 de *G. edulis*, tanto en herbario como en campo.

Análisis estadísticos

Realicé un análisis de conglomerados con los promedios de 12 variables cuantitativas (Figura 3, Tabla 5), para clasificar las especies del complejo de *G. edulis* en grupos con máxima homogeneidad interna y máxima heterogeneidad externa (Quinn y Keough, 2002; Zelterman, 2015). Emplee la matriz de similitud de Distancia euclideana, con el método Single linkage y el software R (versión 4.4.1). Seguidamente, para cada variable morfológica medí el nivel de traslape entre las especies, mediante la comparación de los gráficos de cajas y bigotes (Figuras 4, 5, 6, 7 y 8). Clasifiqué el nivel de traslape entre las especies como alto (50–100% de similitud), moderado (5–35%) o nulo (0–5%), excluyendo los valores atípicos.

Generé un dendrograma de clustering jerárquico solamente con la variable “distancia profilobráctea peduncular”, para visualizar las agrupaciones de los especímenes asignados a *G. edulis*

y *G. hoffmanniana* (Figura 9). Finalmente, para caracterizar la variación intraespecífica y verificar la presencia de potenciales morfotipos, realicé una serie de análisis de similitud morfológica a lo interno de las especies (Figuras 10 y 11).

Fenología y distribución geográfica

Registré la fecha de colecta, y la presencia/ausencia de flores en antesis, frutos y agallas en cada ejemplar de herbario y de campo. Cuando fue posible, clasifiqué la antesis como estaminada o carpelada. En total, logré obtener datos fenológicos de 187 ejemplares (86 de *G. edulis*, 91 de *G. hoffmanniana* y 10 de *G. talamancana*). Describí gráficamente las tendencias en las temporadas reproductivas de *G. edulis* y *G. hoffmanniana*, pero debido a la reducida cantidad de especímenes disponibles de *G. talamancana*, me limité a comentar su fenología en el tratamiento taxonómico (Figuras 12 y 13).

De igual manera, registré las coordenadas geográficas reportadas en las etiquetas de herbario y las complementé con los datos de GPS generados durante las giras (respaldados con los ejemplares testigos). Generé mapas de distribución de los taxones utilizando el software R (versión 4.4.1) (Figuras 14, 15 y 16).

Así mismo, para caracterizar la distribución altitudinal de las especies, registré los datos de elevación reportados en las etiquetas de herbario, y los combiné con los datos propios obtenidos en las giras de campo. En algunos especímenes en que la elevación no fue reportada, la registré a partir de las estimaciones de Google Earth (<https://earth.google.com/web/>), derivadas de las coordenadas geográficas. En otros especímenes en que no se informó coordenadas, procedí a estimarlas a partir de las notas de ubicación de las etiquetas y de las coordenadas de otro ejemplar del mismo lugar y especie. Generé un histograma para cada especie y para el complejo (Figura 2).

Circunscripción y descripción de las especies

Para la circunscripción de las especies, utilicé el concepto morfológico de especie, con un enfoque fenético-cuantitativo, reconociendo como especies a las agrupaciones de individuos que comparten características morfológicas con una variación continua (Sokal y Crovello, 1970). Interpreté las aparentes brechas o discontinuidades en la variación morfológica, especialmente cuando aparecieron consistentemente en varios caracteres, como criterios de separación o límites interespecíficos. Asumí los grupos resultantes como líneas evolutivas independientes, y los compararé con los especímenes tipos y protólogos. Complementé las

descripciones de los taxones resultantes con las que reporta Grayum (2003), Henderson (2011) y Henderson (2022).

Mis decisiones taxonómicas (hipótesis de especies propuestas) se basan, fundamentalmente, en caracteres morfológicos y en la resolución de los análisis estadísticos. Es posible que estas hipótesis, a futuro, se vean afectadas por análisis filogenéticos moleculares que provean un mayor nivel de resolución.

Aplicación correcta de nombres

Realicé una revisión de todos los nombres válidamente publicados –incluyendo los nombres considerados como sinónimos– que han sido atribuidos a las especies costarricenses del complejo de *G. edulis*. Procedí a la aplicación correcta de los nombres correspondientes, de acuerdo con las reglas estipuladas en el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas vigente (ICN, Turland *et al.*, 2018).

Clave dicotómica y glosario de términos

Una vez circunscritas las especies, asignados los nombres y completadas las descripciones, elaboré una clave dicotómica para la identificación de las especies, usando caracteres diagnósticos. Tomé como referencia las claves propuestas por Read *et al.* (2009), Grayum (2003), Henderson (2011) y Henderson (2022). Posteriormente, ordené y definí los términos morfológicos empleados (como aquí usados), partiendo de la terminología de Font Quer (2000) y Dransfield *et al.* (2008), para facilitar el uso y comprensión de las descripciones y la clave.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis morfométrico

Separación de G. talamancana

El análisis de conglomerados inicial, basado en los promedios de las variables morfológicas (Tabla 5), separó a las especies costarricenses del complejo de *G. edulis*. *Geonoma talamancana* es la especie que más diverge de las demás (Figura 3). La distancia entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana* es menor, sugiriendo que guardan más similitud morfológica entre sí que con *G. talamancana* (Figura 3).

De igual manera, *G. talamancana* quedó separada del resto del complejo por la combinación de los siguientes estados de caracteres: ausencia de bráctea peduncular (longitud promedio = 0; Tabla 5), inflorescencia consistentemente espigada (Figura 4, Tabla 3) y pedúnculos relativamente más largos (longitud promedio de 62.1 cm, contra 41.3 cm de *G. hoffmanniana* y 19.8 cm de *G. edulis*; Figura 5, Tabla 5). Adicionalmente, *G. talamancana* presentó hojas enteras y divididas simultáneamente, en cambio, las demás especies presentaron exclusivamente hojas divididas (Tabla 2). Estos resultados se corresponden con lo esperado, pues al momento de describirla, Grayum (1998) señaló estos caracteres (entre otros) como diagnósticos de la especie. En consecuencia, respaldan el análisis de conglomerados de la Figura 3. La clara separación de *G. talamancana* justificó su exclusión de los subsiguientes análisis de similitud.

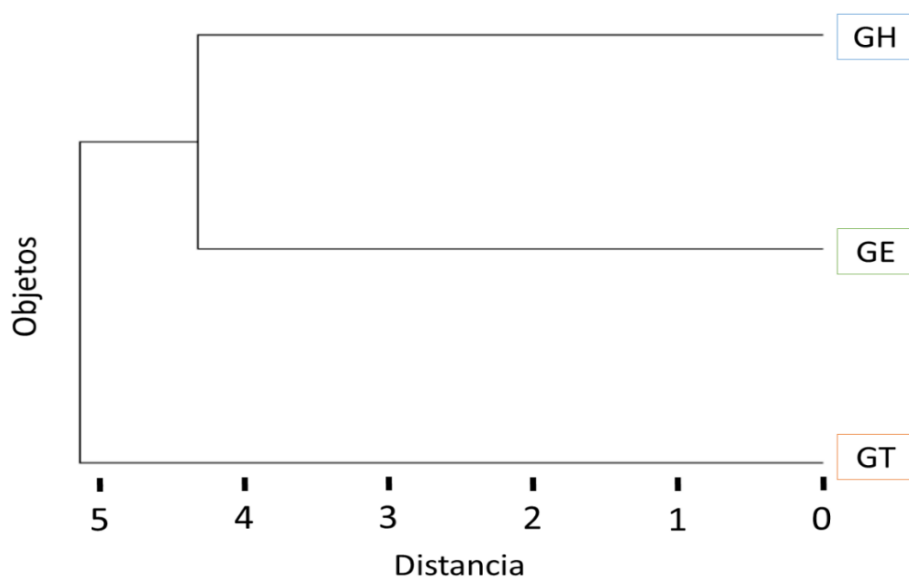


Figura 3. Análisis de conglomerados de las especies del complejo de *G. edulis*. El dendrograma está basado en los valores promedio de 12 variables morfológicas (Tabla 5) y muestra que *G. talamancana* (GT) es la que más diverge dentro del complejo, mientras *G. edulis* (GE) y *G. hoffmanniana* (GH) son las más similares morfológicamente. Matriz de similitud: Distancia euclidiana; método: Single linkage.

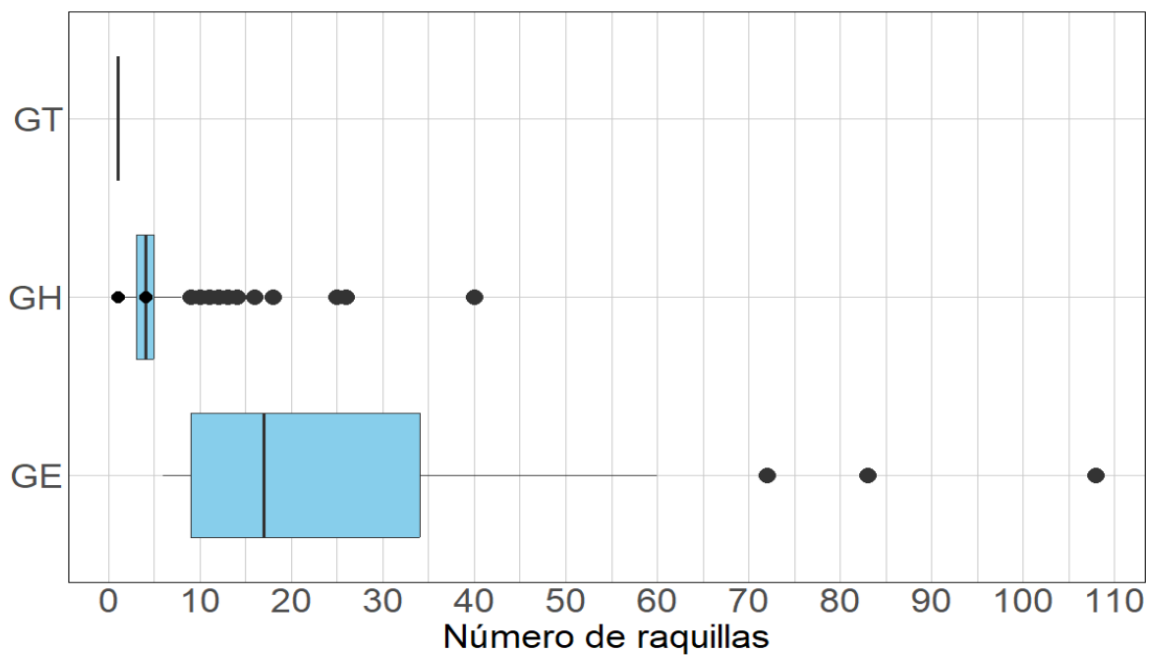


Figura 4. Variación en el número de raquillas en las especies del complejo de *G. edulis*. Todos los especímenes de *G. talamancana* (GT) constan de inflorescencias con 1 raquilla. La mayoría de ejemplares de *G. hoffmanniana* (GH) tienen 2–5 raquillas, y de *G. edulis* 9–33 raquillas. El nivel de traslape es moderado. El promedio, la desviación estándar y el tamaño muestral se indican en la Tabla 5.

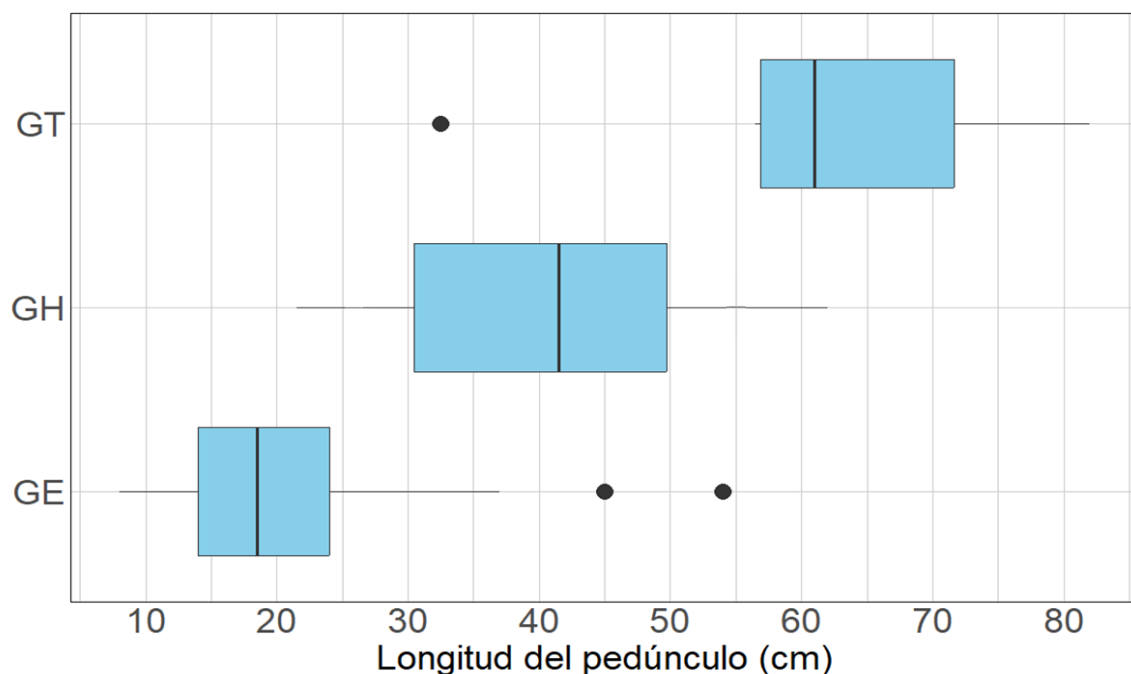


Figura 5. Variación en la longitud del pedúnculo en las especies del complejo de *G. edulis*. En la mayoría de ejemplares de *G. talamancana* (GT), el pedúnculo mide 56.5–72 cm de largo. *Geonoma hoffmanniana* (GH) tiene pedúnculos mayormente con 31–50 cm, y *G. edulis* (GE) con 14–23 cm. El nivel de traslape es moderado. El promedio, la desviación estándar y el tamaño muestral se indican en la Tabla 5.

Tabla 5. Promedios de los caracteres morfológicos en las especies del complejo de *G. edulis*. Se muestran los valores promedios (\pm desviación estándar DE, tamaño muestral N).

Variable	Especie		
	<i>G. edulis</i>	<i>G. hoffmanniana</i>	<i>G. talamancana</i>
1. Longitud del peciolo-vaina (cm)	62.9 (36.1, 28)	57.3 (18.8, 30)	47.1 (11.2, 7)
2. Longitud del raquis foliar (cm)	59.0 (26.0, 49)	43.2 (13.7, 80)	37.2 (12.5, 12)
3. Longitud de la bráctea peduncular (cm)	14.7 (4.5, 20)	27.5 (9.7, 65)	0.0 (0.0, 12)
4. Longitud del perfilo (cm)	17.7 (7.4, 26)	28.2 (6.5, 41)	31.1 (6.0, 5)
5. Distancia perfilo-bráctea peduncular (cm)	3.1 (1.5, 68)	13.4 (5.5, 49)	0.0 (0.0, 12)
6. Longitud del pedúnculo (cm)	20.0 (8.6, 65)	41.3 (11.1, 47)	62.1 (15.2, 8)
7. Diámetro del pedúnculo (mm)	8.3 (5.1, 75)	4.1 (2.1, 104)	2.2 (0.5, 11)
8. Número de raquillas	25.9 (22.6, 47)	5.2 (5.7, 106)	1.0 (0.0, 12)
9. Longitud de las raquillas (cm)	18.7 (7.3, 91)	17.6 (4.0, 108)	19.0 (5.1, 12)
10. Diámetro de las raquillas (mm)	3.3 (2.1, 91)	3.4 (1.1, 107)	3.8 (1.1, 12)
11. Longitud del fruto (mm)	8.1 (1.6, 41)	9.0 (1.3, 38)	8.1(NA, 1)
12. Diámetro del fruto (mm)	6.3 (1.1, 35)	6.6	4.7 (NA, 1)

Tabla 2. Tipos de hojas en el complejo de *G. edulis*.

Especie (tamaño muestral)	Proporción de especímenes por tipo de hoja	
	Entera	Dividida
<i>G. edulis</i> (99)	0%	100%
<i>G. hoffmanniana</i> (117)	0%	100%
<i>G. talamancana</i> (12)	50%	50%

Variables con un nivel de traslape alto entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana*

El nivel de traslape entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana* fue alto para los siguientes caracteres: longitud del peciolo-vaina (Figura 6F), longitud del raquis foliar (Figura 6H), longitud de la bráctea peduncular (Figura 6A), longitud del perfilo (Figura 6G), longitud de las raquillas (Figura 6E), diámetro de las raquillas (Figura 6C), longitud del fruto (Figura 6D) y diámetro del fruto (Figura 6B). Por ejemplo, nótese que todos los valores que pueda tomar la longitud del peciolo-vaina de *G. hoffmanniana*, están comprendidos completamente dentro del rango de variación de *G. edulis* para la misma variable. En última instancia, esto implica que ambas

especies presentan una variación continua para tales variables, por tanto, no ofrecen ninguna resolución.

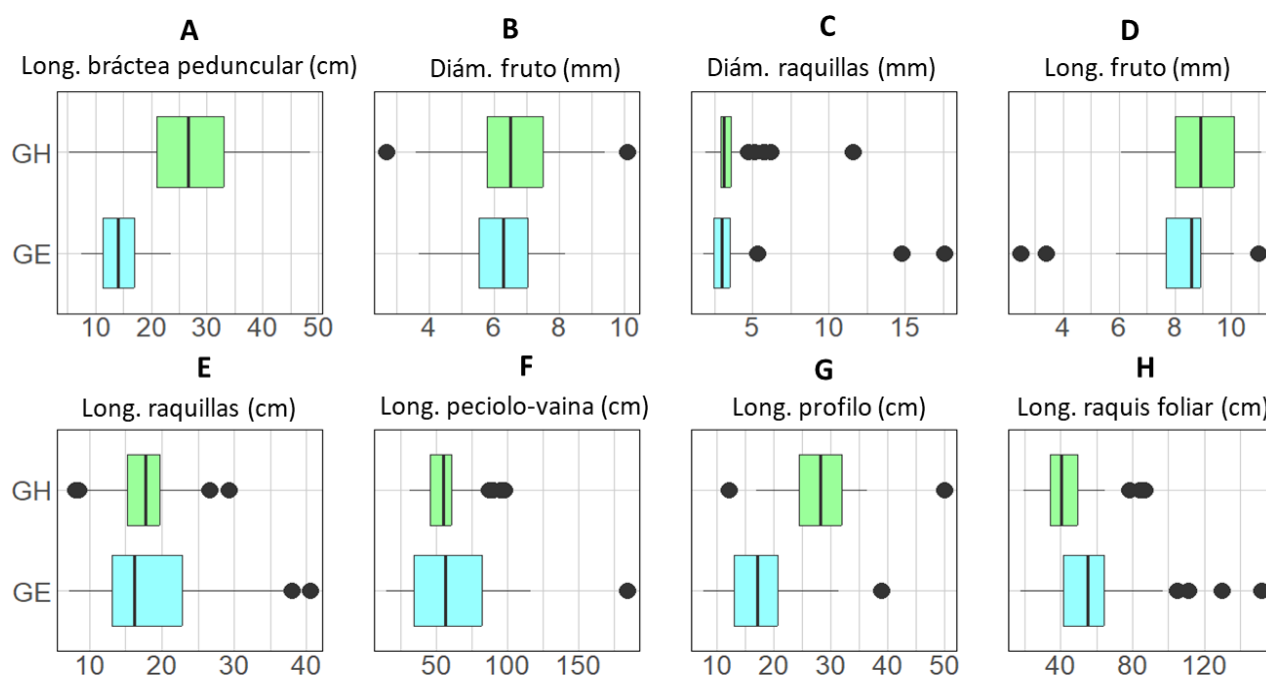


Figura 6. Variación morfológica entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana*. GE = *G. edulis*; GH = *G. hoffmanniana*. Las variables indicadas tienen un alto nivel de traslape. El promedio, la desviación estándar y el tamaño muestral de cada variable se indican en la Tabla 5.

Variables con un nivel de traslape moderado entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana*

Los caracteres con un nivel de traslape moderado entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana* son: número de raquillas (Figura 4), longitud del pedúnculo (Figura 5) y diámetro del pedúnculo (Figura 7). Voy a enfocar mi discusión en estos caracteres puesto que, conjuntamente con aquellos con un nivel nulo de traslape, son los que tienen, en mayor o menor medida, potencial de delimitación taxonómica para los fines de este trabajo.

a) Número de raquillas

En cuanto al número de raquillas por inflorescencia, *G. edulis* muestra una amplia variación (Figura 4). Registré un mínimo de seis raquillas (e. g., *Hammel 17443*; CR, USJ) y un máximo de 108 (e. g., *Ramírez-Ortiz 4*; USJ), pero es completamente factible que haya individuos que excedan este máximo. No obstante, la mayoría de ejemplares examinados presentaron 9–33 raquillas. La inflorescencia promedio de *G. edulis* tiene ca. 26 raquillas (Tabla 5), una cifra que se aproxima a la media de 21 obtenida por Henderson (2011).

Hay tres ejemplares de *G. edulis* que sobrepasan las 60 raquillas y, en consecuencia, son atípicos (Figura 4). Estos resultados, sin embargo, deben ser interpretados con cautela. En el 52.5% (N = 99) de ejemplares de *G. edulis* que revisé, la inflorescencia era fragmentaria (ya sea porque el colector decidió coleccionar solo una parte, o porque la distribuyó entre varios duplicados, entre otras posibles razones), lo que hizo inviable contabilizar la cantidad de raquillas que tenían. Pero en la mayoría de tales casos, se trataba de inflorescencias robustas, factiblemente con más de 50 raquillas. Esto me permite inferir que, si tales estructuras estuviesen completas, los valores aquí considerados como atípicos posiblemente no lo serían. Tal vez consciente de esto, Grayum (2003, p. 267) describe las inflorescencias de *G. edulis* con “ca. (5–)9–muy numerosas” raquillas. Henderson (2011) registra un máximo de 80 raquillas.

En *G. hoffmanniana* la cantidad de raquillas por inflorescencia varía en un rango mucho más estrecho que en *G. edulis*: 1–40, un intervalo mayor al reportado por Grayum (2003): 1–17+, al menos explícitamente (Figura 4). No obstante, la gran mayoría de ejemplares que examiné (ca. 86%, N = 91) tenían 1–8 raquillas. Los ejemplares que superan 8 raquillas aparecen como atípicos [e. g., *Davidse* 28955 (INB, MO) con 14 raquillas]. Contrario a lo ocurrido con *G. edulis*, solamente en 9.4% (N = 117) de los especímenes de *G. hoffmanniana* no fue posible determinar la cantidad de raquillas. Esto implica, que hay mucho menos incertidumbre a la hora de establecer el carácter atípico de los referidos especímenes. Encontré que una inflorescencia promedio de *G. hoffmanniana* tiene ca. 5 raquillas, una media igual a la reportada por Henderson (2011) (Tabla 5).

b) Longitud del pedúnculo

Los representantes de *G. hoffmanniana* tienen pedúnculos de 21.5–62 cm de longitud, aunque la mayoría de especímenes caen en un rango más reducido: 31–50 cm, siendo el promedio 41.3 cm (Figura 6, Tabla 5). *Geonoma edulis* tiene pedúnculos más pequeños que *G. hoffmanniana*, con la mayoría de especímenes con 14–23 cm, aunque el rango de variación general es de 8–37 cm. Un individuo promedio de *G. edulis* tiene un pedúnculo de 20 cm (Tabla 5).

c) Diámetro del pedúnculo

Mientras *G. hoffmanniana* presenta pedúnculos relativamente más largos que *G. edulis*, esta última los presenta más anchos que la primera. La mayoría de especímenes de *G. hoffmanniana* tienen pedúnculos de 2.5–5.5 mm de ancho, pero la variación es continua en el intervalo 1.5–9.3 mm. Hay dos valores atípicos: 10.1 mm (*Davidse* 26208; MO) y 11.1 mm (*Kappelle* 3675; CR). El diámetro del pedúnculo de la mayoría de individuos de *G. edulis* caen en el rango de

4.5–10.1 mm, aunque puede tomar valores continuos en 2.1–16.5 mm. Fuera de este rango hay varios valores atípicos, el máximo alcanza 27 mm (Aguilar 1092; INB). Los diámetros promedios son 8.3 mm en *G. edulis* y 4.1 mm en *G. hoffmanniana* (Tabla 5).

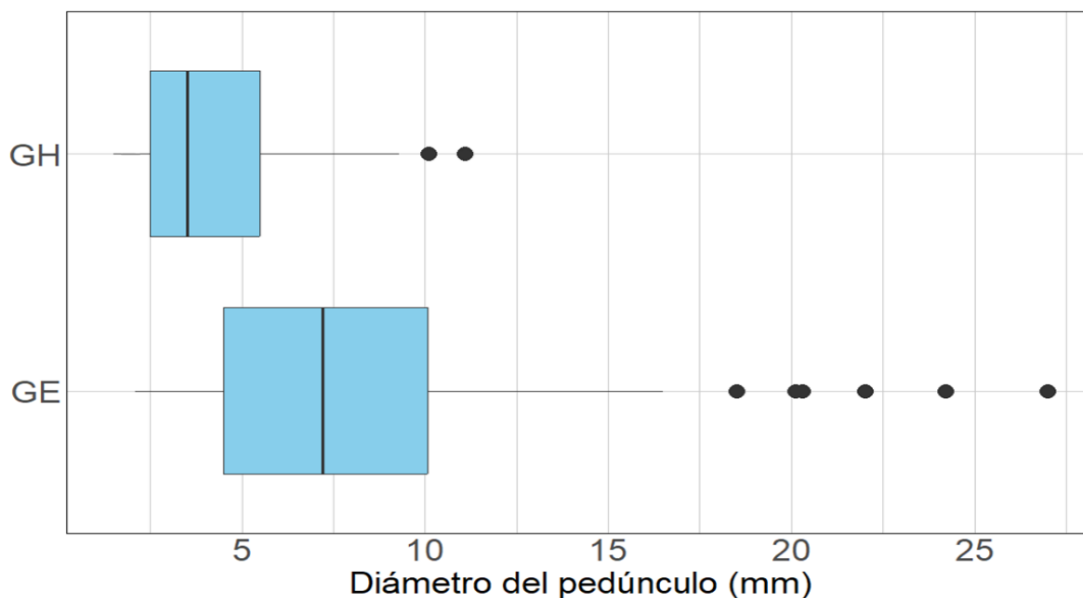


Figura 7. Variación en el diámetro del pedúnculo entre *G. hoffmanniana* y *G. edulis*. La mayoría de ejemplares de *G. edulis* (GE) tienen pedúnculos más anchos (4.2–10 mm) que la mayoría de *G. hoffmanniana* (GH) (2.5–5.5 mm). El nivel de traslape es moderado. El promedio, la desviación estándar y el tamaño muestral se indican en la Tabla 5.

Variables con un nivel de traslape nulo entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana*

El nivel de traslape fue nulo para las siguientes variables: distancia profilo-bráctea peduncular (Figura 5), posición de la inflorescencia (Tabla 4), orden de ramificación de la inflorescencia (Tabla 3) y número de raquillas por inflorescencia (Figura 4). A continuación, discuto las implicaciones de estos caracteres en este trabajo.

a) Distancia profilo-bráctea peduncular

A pesar del extensivo traslape morfológico existente entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana* (Figura 6), hay un carácter que logra separar los especímenes asignados a ambas especies: la distancia comprendida entre la inserción del profilo y la inserción de la bráctea peduncular (distancia profilo-bráctea, en lo adelante). De modo que, para este carácter, la variación morfológica entre estas dos entidades es discontinua. Grayum (2003) también empleó esta variable para delimitar ambos taxones, por tanto, estos resultados confirman su valor diagnóstico.

La gran mayoría de individuos de *G. edulis* presentan la bráctea peduncular inserta 2–3.6 cm por encima de la inserción del profilo, aunque este carácter puede tomar valores con una

variación continua dentro del siguiente rango: 0.8–5.7 cm, uno muy similar al propuesto por Grayum (2003): 1–5 cm (Figura 8). Sin embargo, hay varios ejemplares atípicos (Tabla 6).

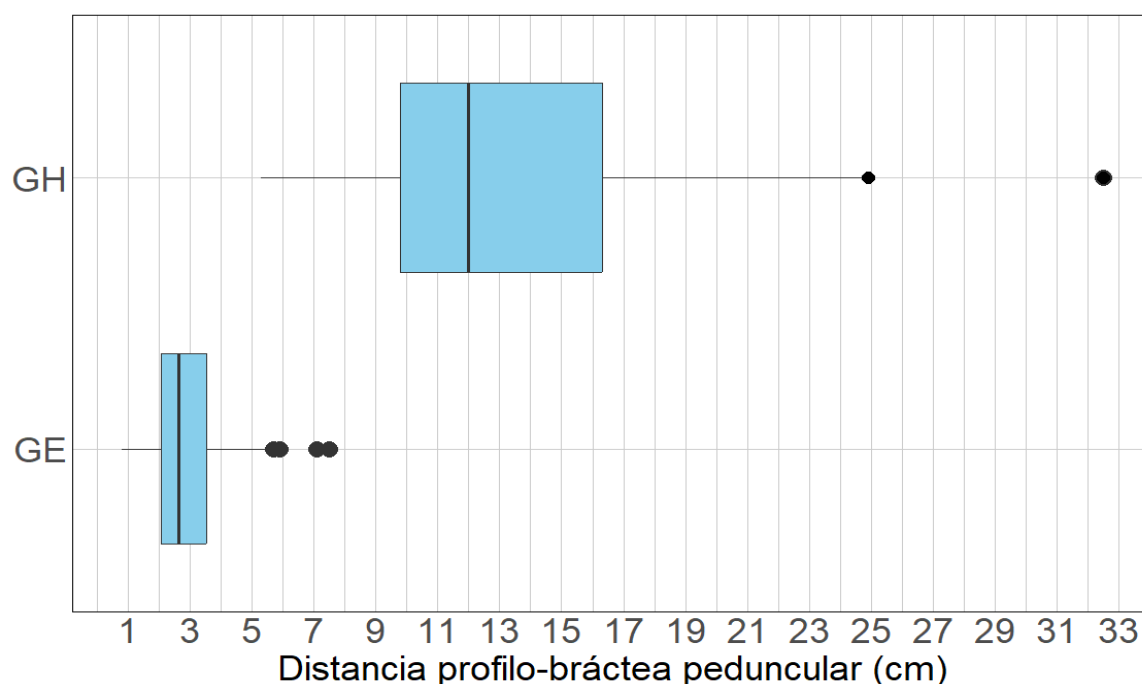


Figura 8. Variación en la distancia profilo-bráctea entre *G. edulis* y *G. hoffmanniana*. En la mayoría de ejemplares de *G. edulis* (GE), la distancia profilo-bráctea es menor (2–3.6 cm) que en la mayoría de especímenes de *G. hoffmanniana* (GH) (9.8–16.5 cm). No hay traslape entre las especies.

En el caso de *G. hoffmanniana*, la distancia profilo-bráctea puede variar continuamente desde 5.3 hasta 24.9 cm, pero la mayoría de especímenes ocurren en un intervalo más estrecho: 9.8–16.5 cm, mucho más arriba que en *G. edulis* (2–3.6 cm) (Figura 8). Grayum (2003) sugiere 6–18.5 cm. Hay un valor atípico correspondiente a *Haber 2396* (CR, MO), cuya distancia profilo-bráctea es de 32.5 cm. Para esta variable, este espécimen es el más divergente en todo el complejo, de acuerdo con el dendograma de clustering jerárquico (Figura 9). No obstante, Grayum (2003) señala que podría haber individuos de *G. hoffmanniana* con un valor de ≥ 34 cm para este carácter. Para *G. hoffmanniana*, la distancia profilo-bráctea promedio es de 13.4 cm, mientras que para *G. edulis* es 3.1 cm (Tabla 5).

Con relación a este carácter, el dendograma de clustering jerárquico (Figura 9) separa efectivamente los especímenes de *G. edulis* de los de *G. hoffmanniana*. Sin embargo, el dendograma muestra dos agrupaciones de ejemplares que adoptan valores intermedios entre ambos taxones: un grupo más próximo a *G. edulis* y otro más próximo a *G. hoffmanniana*. Estos especímenes se enlistan en la Tabla 6.

Tabla 6. Especímenes intermedios con relación a la distancia profilo-bráctea en el complejo de *G. edulis*. Se muestran valores exactos en cm. Estos especímenes se encierran en recuadros en la Figura 9.

Ejemplares	Distancia profilo-bráctea	Morfoespecie
Valores más próximos a <i>G. hoffmanniana</i> (cm)		
<i>Alfaro 3903</i> (INB, MO)	8	<i>G. hoffmanniana</i>
<i>Cascante 124</i> (CR)	7.8	<i>G. hoffmanniana</i>
<i>Grayum 12594</i> (INB, MO)	7.5	<i>G. edulis</i>
<i>Grayum 7025</i> (INB, MO)	7.5	<i>G. edulis</i>
<i>Morales 5707</i> (INB, MO)	7.1	<i>G. edulis</i>
<i>Herrera 3427</i> (CR, MO)	6.7	<i>G. hoffmanniana</i>
<i>Aguilar 5072</i> (INB, MO)	6.9	<i>G. hoffmanniana</i>
<i>Soto 283</i> (INB)	6.6	<i>G. hoffmanniana</i>
Valores más próximos a <i>G. edulis</i> (cm)		
<i>Ramírez-Ortiz 7</i> (USJ)	5.9	<i>G. edulis</i>
<i>Davidse 26207</i> (CR, MO)	5.7	<i>G. hoffmanniana</i>
<i>Rodríguez 2824</i> (INB, MO)	5.7	<i>G. edulis</i>
<i>Ivey 30</i> (CR)	6.6	<i>G. edulis</i>
<i>Rodríguez 6347</i> (INB)	5.5	<i>G. edulis</i>
<i>Acosta 2248</i> (INB)	5.5	<i>G. edulis</i>
<i>Donzo 10</i> (INB, MO)	5.3	<i>G. edulis</i>
<i>Boyle 7616</i> (INB)	5.3	<i>G. hoffmanniana</i>

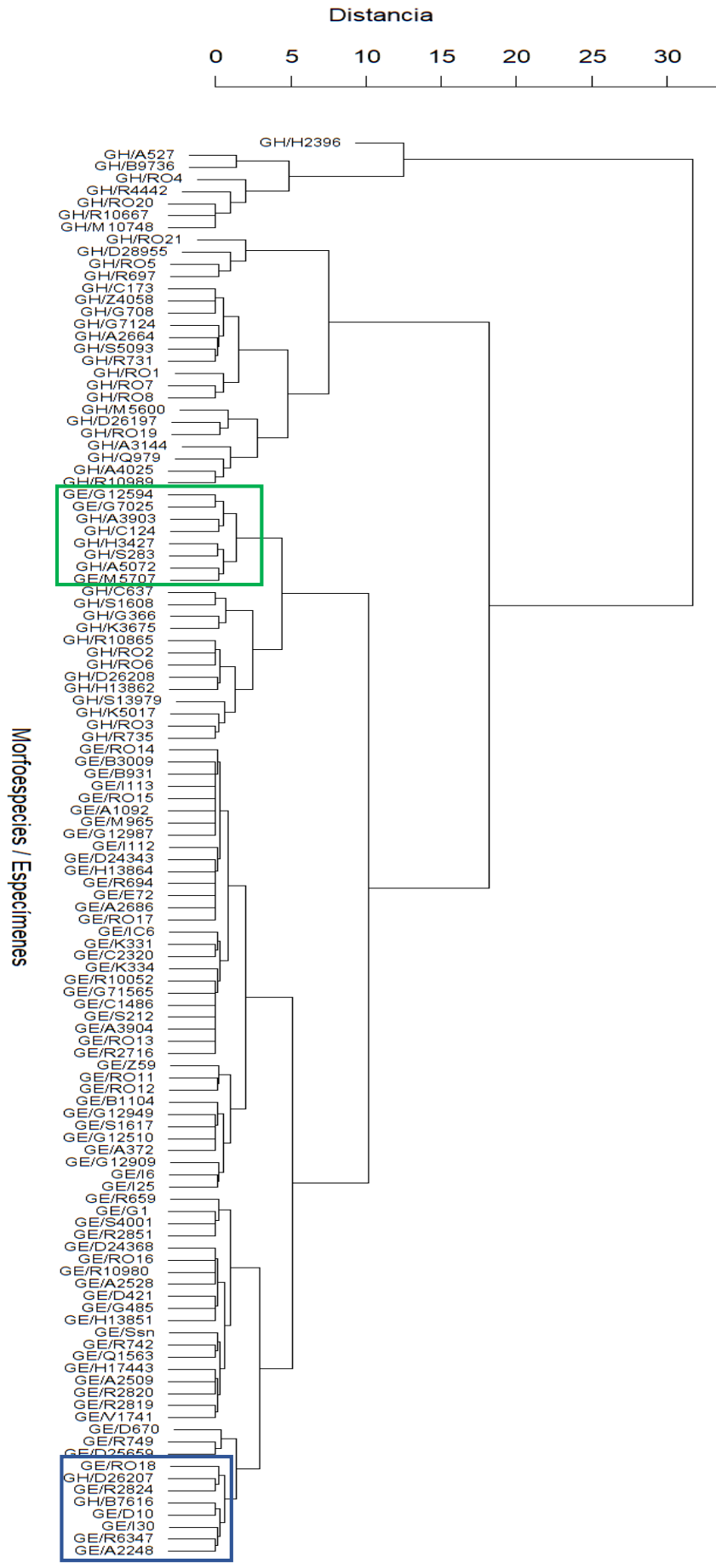


Figura 9. Dendograma de clustering jerárquico sobre la distancia profilo-bráctea. Los especímenes aparecen asignados a *G. edulis* (GE) o a *G. hoffmanniana* (GH). Los ejemplares de cada morfoespecie aparecen agrupados, sin mezclarse entre sí, a excepción de dos agrupaciones de individuos con valores intermedios: una más próxima a *G. hoffmanniana* (recuadro verde) y otra a *G. edulis* (recuadro azul). Matriz de similitud: Distancia euclídeana; método: Single linkage.

b) Posición de la inflorescencia

Todos los representantes de *G. hoffmanniana* presentaron inflorescencia interfoliar, a excepción de dos raros ejemplares reportados con una posición infrafoliar: *Ramírez 697* (INB) y *Rodríguez 10989* (INB) (Tabla 4). En cambio, *G. edulis* presentó consistentemente inflorescencia infrafoliar, a excepción de un ejemplar visto en campo (*Ramírez-Ortiz 6*; USJ) que constaba de una inflorescencia ligeramente interfoliar con frutos inmaduros (Lámina 5), pero que, seguramente, pasará a ser infrafoliar cuando sus frutos estén maduros (Henderson 2002, 2011).

Tabla 4. Posición de la inflorescencia en el complejo de *G. edulis*.

Especie (tamaño muestral)	Proporción de especímenes por posición	
	Infrafoliar	Interfoliar
<i>G. edulis</i> (99)	99%	1%
<i>G. hoffmanniana</i> (117)	1.7%	98.3%
<i>G. talamancana</i> (12)	0%	100%

c) Orden de ramificación de la inflorescencia

El 57% de los especímenes correspondientes a *G. edulis* presentaron inflorescencias ramificadas hasta dos órdenes, contra solo el 17% de ejemplares de *G. hoffmanniana* que expuso esta condición. En cambio, casi el 64% de los ejemplares de *G. hoffmanniana* presentaron inflorescencias con un solo orden de ramificación, mientras que, en *G. edulis*, este estado de carácter apareció en 11% de los casos. Aunque en *G. edulis* no hay inflorescencias espigadas, esto se registró en 19% de ejemplares de *G. hoffmanniana*. Finalmente, casi la tercera parte de especímenes de *G. edulis* presentó la inflorescencia ramificada hasta tres órdenes, una condición totalmente ausente en *G. hoffmanniana* (Tabla 3).

Tabla 3. Orden de ramificación de la inflorescencia en el complejo de *G. edulis*.

Especie (tamaño muestral)	Proporción de especímenes por orden de ramificación			
	Orden 0	Orden 1	Orden 2	Orden 3
<i>G. edulis</i> (98)	0 %	11.22%	57.14%	31.63%
<i>G. hoffmanniana</i> (116)	18.96%	63.79%	17.24%	0%
<i>G. talamancana</i> (12)	100%	0 %	0 %	0 %

Para *G. edulis* y *G. hoffmanniana*, encontré que el orden de ramificación de la inflorescencia presenta una distribución geográfica desigual de sus estados de caracteres posibles. Por ejemplo, todos los especímenes de *G. edulis* que alcanzaron tres órdenes de ramificación de la inflorescencia ocurren en las cordilleras Central, de Tilarán y de Talamanca, pero ninguno en la Cordillera de Guanacaste. En cambio, aunque la distribución de los especímenes con las inflorescencias de un solo orden de ramificación es más homogénea, la mayoría ocurre en la Cordillera de Guanacaste. Los especímenes con ramificación de segundo orden ocurren en todas las cordilleras.

En cuanto a *G. hoffmanniana*, la totalidad de ejemplares con inflorescencias espigadas se restringe a la Cordillera de Tilarán, a excepción de tres ejemplares provenientes de la Cordillera de Talamanca: *Herrera 3429* (CR, MO), *Gómez 19732* (CR, MO) y *Cascante 1890* (CR). En contraste, todos los especímenes con un solo orden de ramificación ocurren en las Cordilleras de Talamanca y (en menor medida) Central, pero hay dos excepciones que provienen de la Cordillera de Tilarán: *Bello 191* (CR, MO) y *Bello 193* (USJ). Finalmente, sin excepción, todos los ejemplares de *G. hoffmanniana* que alcanzan dos órdenes de ramificación, ocurren en las Cordilleras de Talamanca y Central.

Posibilidad de hibridación

De acuerdo con Henderson (2011), es posible que existan híbridos entre *G. [undata subsp.] edulis* y *G. [orbignyana subsp.] hoffmanniana* en Costa Rica y Panamá. Los resultados de este trabajo ofrecen un marco para delimitar estas dos entidades. He logrado asignar sin ambigüedad todos los especímenes examinados a una u otra especie. Sin embargo, la comprobación final de la naturaleza híbrida de algún espécimen requeriría trabajo adicional que va más allá de los objetivos de este trabajo. En palabras de Henderson (2011, p. 20) “es difícil demostrar hibridación o introgresión usando datos morfológicos provenientes de especímenes de herbario”.

Como ya ha sido visto, hay individuos con valores intermedios respecto a la distancia profilo-bráctea, pero esto no implica que deban ser asumidos como potenciales híbridos (Figura 6, Tabla 5). Por ejemplo, los ejemplares *Grayum 12594* (INB, MO), *Grayum 7025* (INB, MO) y *Morales 5707* (INB, MO) son, indudablemente, fieles representantes de *G. edulis*, no intermedios morfológicos. Además, dos de ellos provienen de la Cordillera de Guanacaste, precisamente la única cordillera de Costa Rica donde no se ha reportado la presencia de *G. hoffmanniana*, lo que hace inviable que hayan surgido por eventos de hibridación entre ambos taxones. Sin embargo, son los ejemplares de *G. edulis* más divergentes en cuanto a la distancia profilo-bráctea, alcanzando 7.5 cm (los dos primeros) y 7.1 cm (el último), traslapando así con los valores habituales que toma *G. hoffmanniana* para esta variable. Lo mismo ocurre con *Boyle 7616* (INB), que alcanza el inusual valor de 5.3 cm, pero es claramente un miembro de *G. hoffmanniana*.

Bajo esta perspectiva, cabe plantear las siguientes interrogantes: ¿Cómo interpretar los valores atípicos de estos especímenes? ¿Hay que asignarlos a una especie u otra solo porque exceden los límites habituales para un carácter determinado? De ninguna manera. Sencillamente, son individuos particulares que no se ajustan a los valores típicos que toma tal carácter en las poblaciones hasta ahora conocidas de ambos taxones (como aquí circunscritos). Y considerando que la evolución es un proceso continuo en la naturaleza, todo sistema de clasificación taxonómica presenta falencias e individuos que no se ajustan a los criterios de delimitación empleados para la mayoría de casos (Judd *et al.*, 2016). Después de todo, a menudo, la taxonomía implica enmarcar en “categorías” o sistemas discretos una variación morfológica que no necesariamente es discontinua entre todos los individuos de determinados taxones (Dr. Mario Blanco, com. pers.).

Variación intraespecífica. Morfotipos

Como reseñé en la introducción de este trabajo, la taxonomía de los miembros del complejo de *G. edulis* ha sido muy controversial o, lo que es lo mismo, ha sido comprendida bajo diferentes enfoques y perspectivas por los taxónomos que la han abordado. Esto ha originado distintos esquemas de circunscripción. Al margen de los diferentes conceptos de especies que han usado tales taxónomos, lo cierto es, que estas entidades exhiben una amplia variabilidad intraespecífica, y eso ha dificultado históricamente su taxonomía. Esto es propio de *Geonoma*, donde “algunas especies tienen relativamente poca variación, y otras son extremadamente variables” (Henderson, 2011, p. 15).

En aras de comprender esta variación en el complejo de *G. edulis*, seleccioné (arbitrariamente) caracteres y morfotipos geográficos que me permitieron construir agrupaciones intraespecíficas más o menos discretas. Luego, evalué el nivel de similitud morfológica entre estas agrupaciones.

Para *G. hoffmanniana*, formé tres grupos en base al orden de ramificación de la inflorescencia: el de las plantas con inflorescencia espigada (GH0), el de las plantas con un solo orden de ramificación (GH1) y el de las plantas con dos órdenes (GH2). En cambio, para *G. edulis* formé dos grupos que representan morfotipos geográficos distintos: el de las plantas (principalmente) de la Cordillera de Guanacaste (GEG), y el de las plantas (principalmente) de la Cordillera de Talamanca (GET). La reducida cantidad de especímenes (réplicas) hizo inviable un análisis similar para *G. talamancana*, pero discuto su variación intraespecífica en el tratamiento taxonómico. Además, en el tratamiento taxonómico también justifico por qué no reconozco los morfotipos caracterizados aquí a ningún nivel taxonómico.

En cuanto a la variación intraespecífica de *G. hoffmanniana*, hallé los siguientes morfotipos (Figura 10):

- a) Morfotipo GH0, definido por la siguiente combinación de caracteres: inflorescencias consistentemente espigadas; peciolo-vaina, raquis foliar, profilo, bráctea peduncular y raquillas más pequeños – y pedúnculos más estrechos– que GH1 y GH2; y bráctea inserta mucho más arriba del profilo que GH1 y GH2. Este morfotipo se restringe casi exclusivamente a la Cordillera de Tilarán (véase sección de “Orden de ramificación de la inflorescencia”). Grayum (2003) agrega que suelen ser plantas virtualmente acaulescentes, más pequeñas que GH1 y GH2, asemejándose a *G. jussieuana*. Especímenes representativos: *Haber 7316* (CR, MO), *Herrera 3429* (CR, MO) y *Grayum 3854* (CR, MO).
- b) Morfotipo GH1, definido por la siguiente combinación de caracteres: inflorescencias con un solo orden de ramificación y con 2–5 raquillas, a excepción de algunos individuos con no más de 13 raquillas; bráctea peduncular más grande que GH0 y GH2, inserta no muy arriba del profilo, incluso a veces traslapando con los bajos valores de *G. edulis*; y raquillas más anchas que GH0 y GH2. Estas plantas ocurren mayormente en la Cordillera de Talamanca y, en menor medida, en la Central (véase sección de “Orden de ramificación de la inflorescencia”). Grayum (2003) agrega que se distinguen por tener el raquis de la inflorescencia más corto, y que son las que más se ajustan al

holotipo de *G. hoffmanniana*. Especímenes representativos: *Moran 7198* (CR, USJ), *Blanco 632* (USJ) y *Grayum 7124* (MO).

- c) Morfotipo GH2: estas plantas se caracterizan por tener inflorescencias ramificadas hasta dos órdenes, con el pedúnculo mucho más ancho que GH0 y GH1, y con 9–26 (+30) raquillas. Además, tienen hojas más grandes en todas sus partes que GH0 y GH1. Ocurren mayormente en la Cordillera de Talamanca y, en menor medida, en la Central (véase sección de “Orden de ramificación de la inflorescencia”). Grayum (2003) señala que son las plantas más robustas de la especie, y que poseen el raquis de la inflorescencia muy largo (12–30 cm). Este material se aproxima morfológicamente a *G. edulis*, de manera tal que, a menudo, la distinción entre ambos taxones es difícil, lo que también confirma Grayum (2003). Especímenes representativos: *Kappelle 3675* (CR), *Aguilar 5072* (INB, MO) y *Alfaro 3903* (INB, MO).

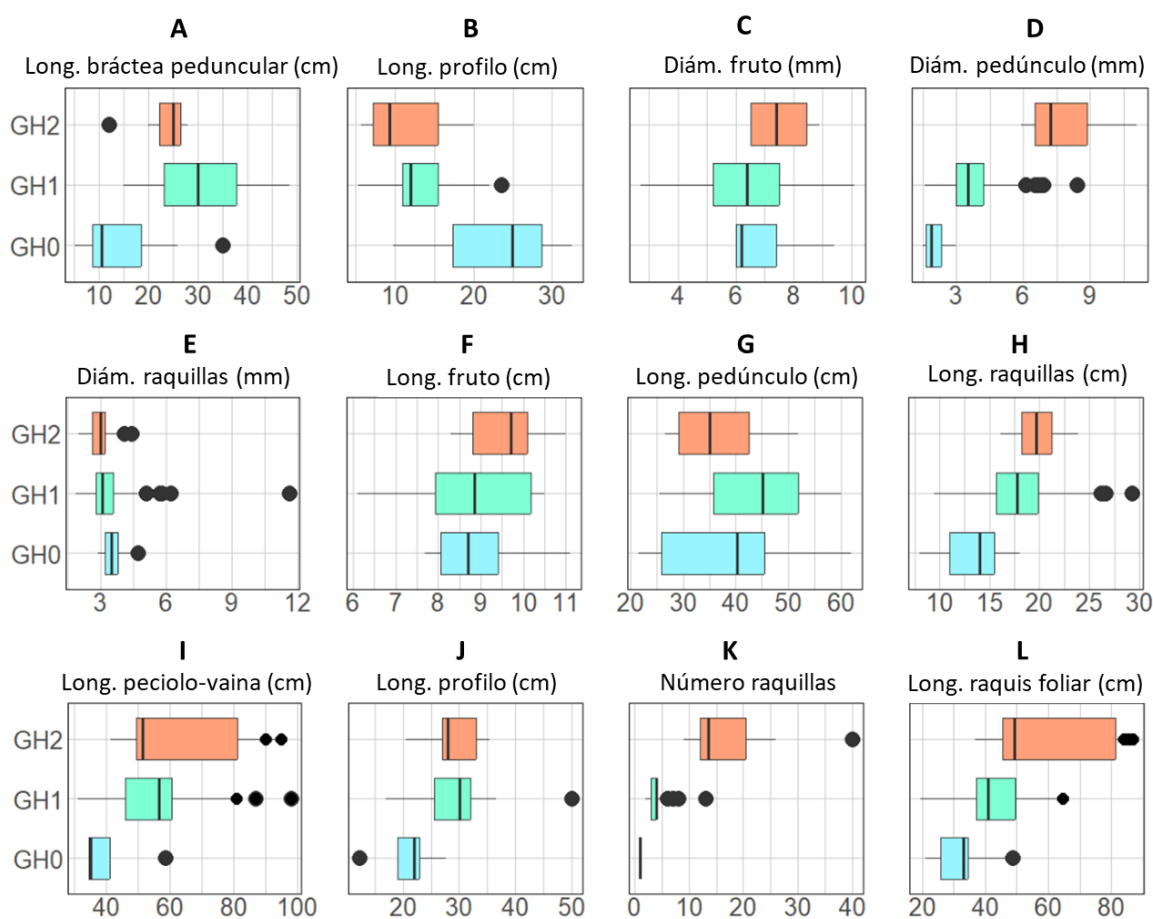


Figura 10. Variación morfológica de los morfotipos de *G. hoffmanniana*. Leyenda: GH0 = morfotipo de inflorescencias espigadas; GH1 = morfotipo de inflorescencias con un solo orden de ramificación; GH2 = morfotipo de inflorescencias con dos órdenes; Long. = longitud; Diám.: diámetro. El promedio, la desviación estándar y el tamaño muestral de cada variable se indican en la Tabla 5.

A lo interno de *G. edulis* encontré los siguientes morfotipos (Figura 11):

- a) Morfotipo GEG: se caracteriza por tener inflorescencias con un orden de ramificación (o a veces con dos) y 6–15 raquillas; peciolo-vaina, raquis foliar, bráctea peduncular y profilo más pequeños que GET. Usualmente, también presenta pedúnculos y raquillas más reducidos que GET. Estas plantas ocurren en la Cordillera de Guanacaste, a excepción de algunos ejemplares de la Cordillera de Tilarán (e. g., *Bello 4144*; INB y *Haber 5329*; MO) y de la Cordillera de Talamanca (e. g., *Acuña 372*; USJ, *Chavarría 105*; CR y *Soto 212*; INB). Grayum (2003) agrega que se distinguen por ser más pequeñas, y por tener relativamente inflorescencias más pequeñas y el raquis corto. Estos especímenes concuerdan mejor con los ejemplares tipos de *G. polyneura* y *G. seleri*. Especímenes representativos: *Grayum 12510* (CR, MO), *Alverson 2686* (CR, USJ) y *Vargas 1741* (CR, INB, MO).
- b) Morfotipo GET, definido por la siguiente combinación de caracteres: inflorescencias con 2–3 órdenes de ramificación, con 13–108+ raquillas; peciolo-vaina, raquis foliar, bráctea peduncular y profilo más grandes que GEG. Usualmente, también presenta pedúnculos y raquillas más grandes que GEG. Estas plantas ocurren mayormente en la Cordillera de Talamanca y, en menor medida, en las Cordilleras de Tilarán y Central, pero nunca en la de Guanacaste. Grayum (2003) añade que estas plantas parecen una especie diferente a GEG, y que son muy altas, y tienen hojas e inflorescencias mucho más grandes, y raquillas extremadamente numerosas y más largas. Concuerdan bien con el holotipo de *G. edulis*. Especímenes representativos: *Grayum 10377* (INB, MO), *Ramírez-Ortiz 4* (USJ) y *Alfaro 3904* (INB).

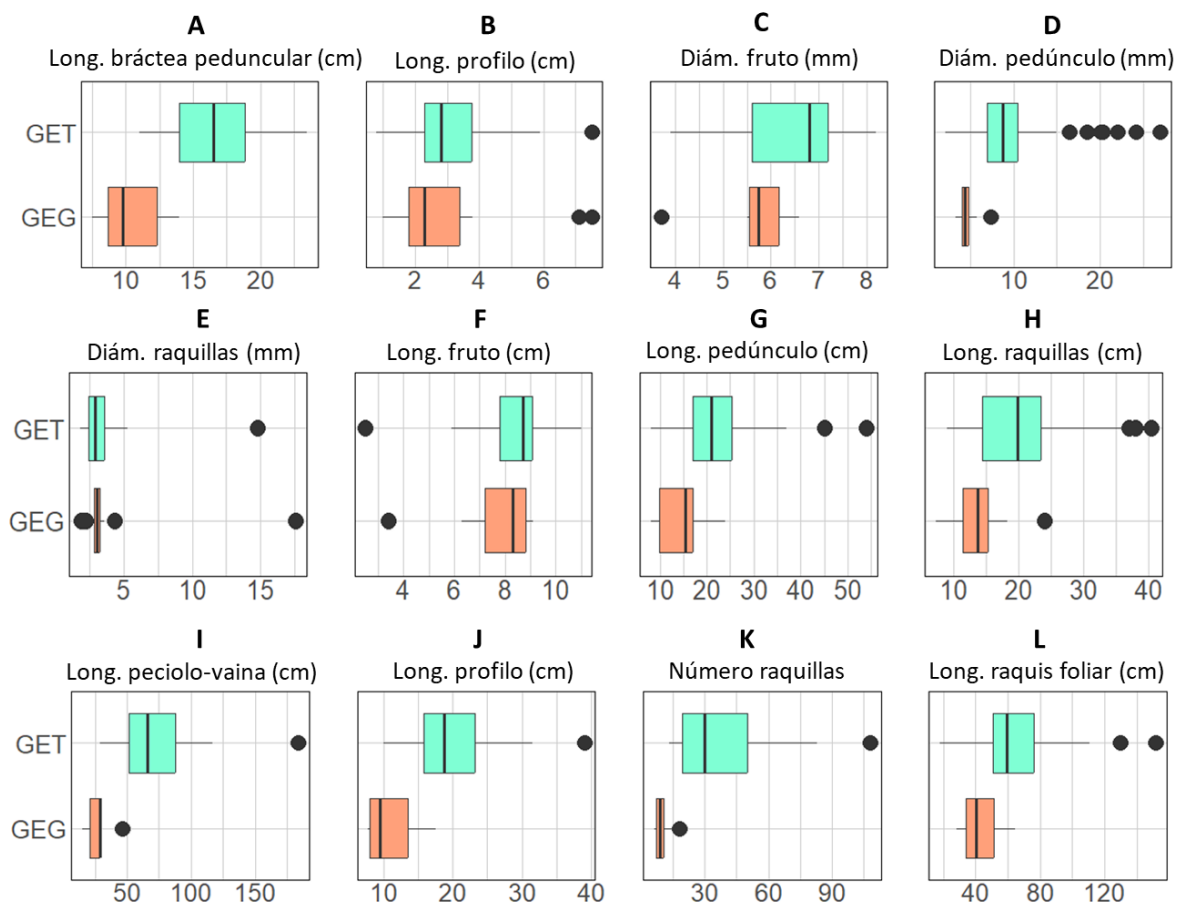


Figura 11. Variación morfológica de los morfotipos de *G. edulis*. Leyenda: GEG = morfotipo de la Cordillera de Guanacaste; GET = morfotipo de la Cordillera de Talamanca; Long. = longitud; Diám.: diámetro. El promedio, la desviación estándar y el tamaño muestral de cada variable se indican en la Tabla 5.

Fenología

Las temporadas de floración en *Geonoma* son relativamente extensas (Henderson, 2002). Encontré que tanto *G. edulis* como *G. hoffmanniana* presentan flores en antesis prácticamente durante todo el año (Figuras 12A y 13A). Todo apunta, por tanto, a que las temporadas de floración de estos dos taxones tienen una nula estacionalidad.

Geonoma edulis presentó un ligero pico de floración en marzo y otro en agosto, mientras que, *G. hoffmanniana* hizo lo propio solo en marzo. Ahora bien, estos aparentes picos de floración deben ser interpretados con reserva, ya que podrían reflejar una preferencia de los recolectores a coleccionar especímenes durante estos meses, y no una tendencia real de estos taxones a disponer más flores en antesis en marzo y agosto. Así mismo, la ausencia total de frutos y flores en antesis en *G. edulis* durante el mes de diciembre, podría obedecer a que ninguno de los especímenes que examiné fue colectado en ese mes, y no a que realmente ocurra así en la

naturaleza. Este contexto debe tenerse en cuenta a la hora de derivar inferencias a partir de especímenes de herbario.

Hallé que la antesis era carpelada en aproximadamente la mitad de los casos registrados para *G. edulis* y *G. hoffmanniana* (Tabla 7). En cambio, solamente en ca. 20% de los ejemplares examinados hubo registro de antesis estaminada. Esto es válido para ambos taxones.

Registré la presencia de agallas en 10 ejemplares de *G. hoffmanniana* y tres de *G. talamancana*. Ningún espécimen de *G. edulis* tenía agallas.

Por otro lado, al igual que ocurre con la floración, *G. edulis* y *G. hoffmanniana* fructifican durante todo el año (Figuras 12B y 13B). *Geonoma edulis* tiene un ligero pico de producción de frutos en junio, mientras *G. hoffmanniana* mantiene su pico en marzo, igual que el de floración. No hay ningún registro de la presencia de frutos en junio en *G. hoffmanniana*, lo cual, nuevamente, debe analizarse cuidadosamente, a la luz de las limitaciones inherentes a este estudio, basado mayormente en especímenes de herbario.

En síntesis, *G. edulis* y *G. hoffmanniana*, dos taxones aparentemente simpátricos, muestran un traslape en su fenología: ambos florecen y fructifican durante todo el año, y ambos distribuyen el tipo de antesis (estaminada o carpelada) en las mismas proporciones. Estudios previos dan cuenta de que los taxones simpátricos de *Geonoma* –entre otros mecanismos– tienden a presentar un traslape en la antesis (Borchsenius, 1997; Henderson, 2024).

Los resultados de este estudio concuerdan con los de Sylvester y Avalos (2013), quienes hallaron que *G. edulis* se reprodujo de manera continua y a bajas intensidades durante todo el año. Esto parece ser un patrón en plantas que crecen en ambientes sombríos y limitados en términos energéticos (Kitajima, 1994; Martén y Quesada, 2001). Además, Sylvester y Avalos (2013) hallaron muy poca variación espacio-temporal en la disponibilidad de luz, en el hábitat de sotobosque de *G. edulis*. En estas circunstancias, para garantizar su supervivencia en el tiempo, es probable que *G. edulis* destine una gran proporción de energía para sus reservas, en detrimento de la reproducción (Valladares y Niinemets, 2008; Sylvester y Avalos, 2013).

Tabla 7. Distribución de la antesis por sexo.

Especie (tamaño muestral)	Proporción de especímenes por tipo de antesis			
	Estaminada	Carpelada	Ambas	No reportada
<i>G. edulis</i> (86)	22.1%	53.4%	3.5%	20.9%
<i>G. hoffmanniana</i> (91)	19.8%	49.5%	4.4%	26.4%

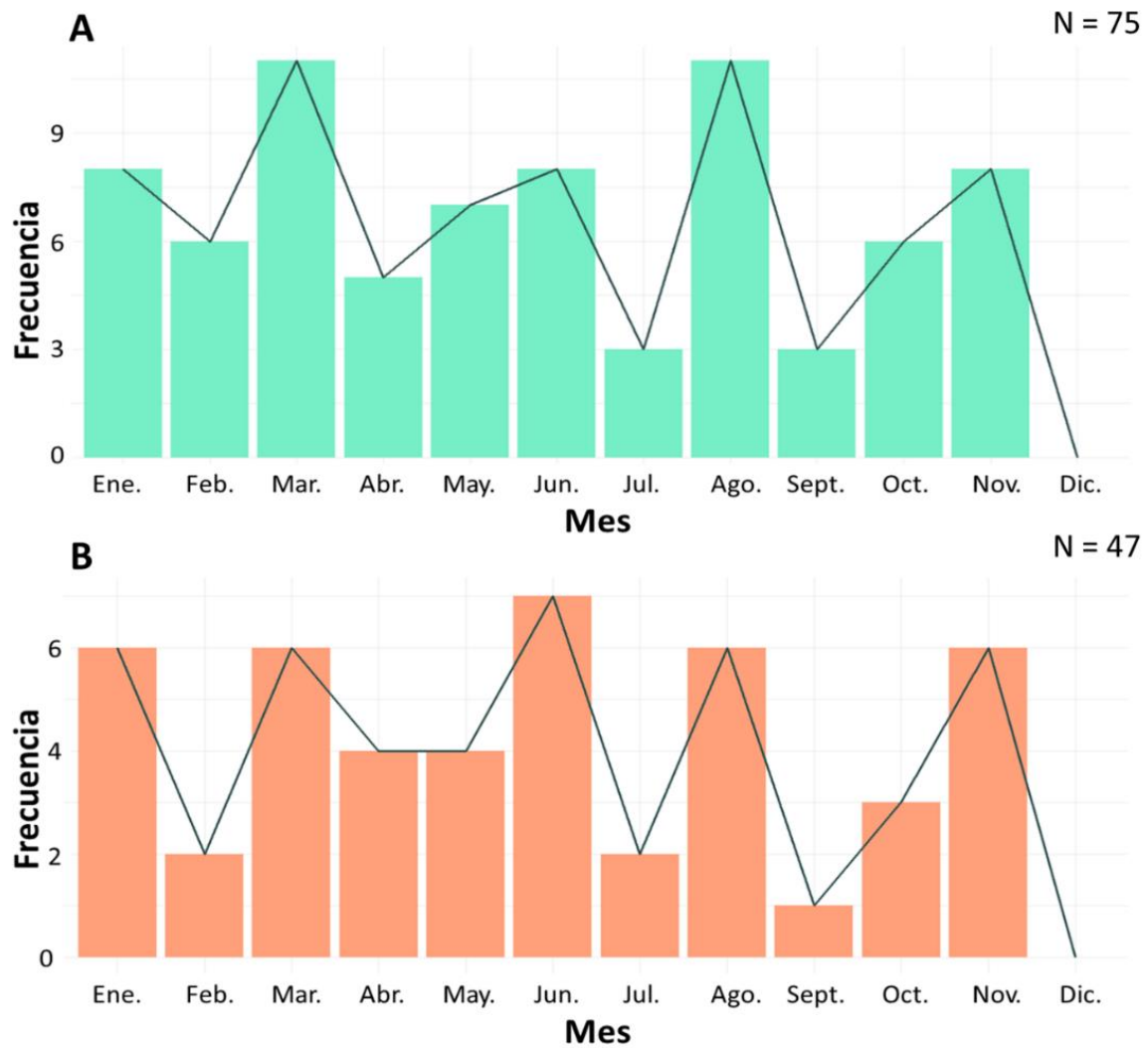


Figura 12. Fenología de *G. edulis*. Leyenda: A = temporada de floración; B = temporada de fructificación. Esta especie dispone de flores en antesis y frutos durante todo el año.

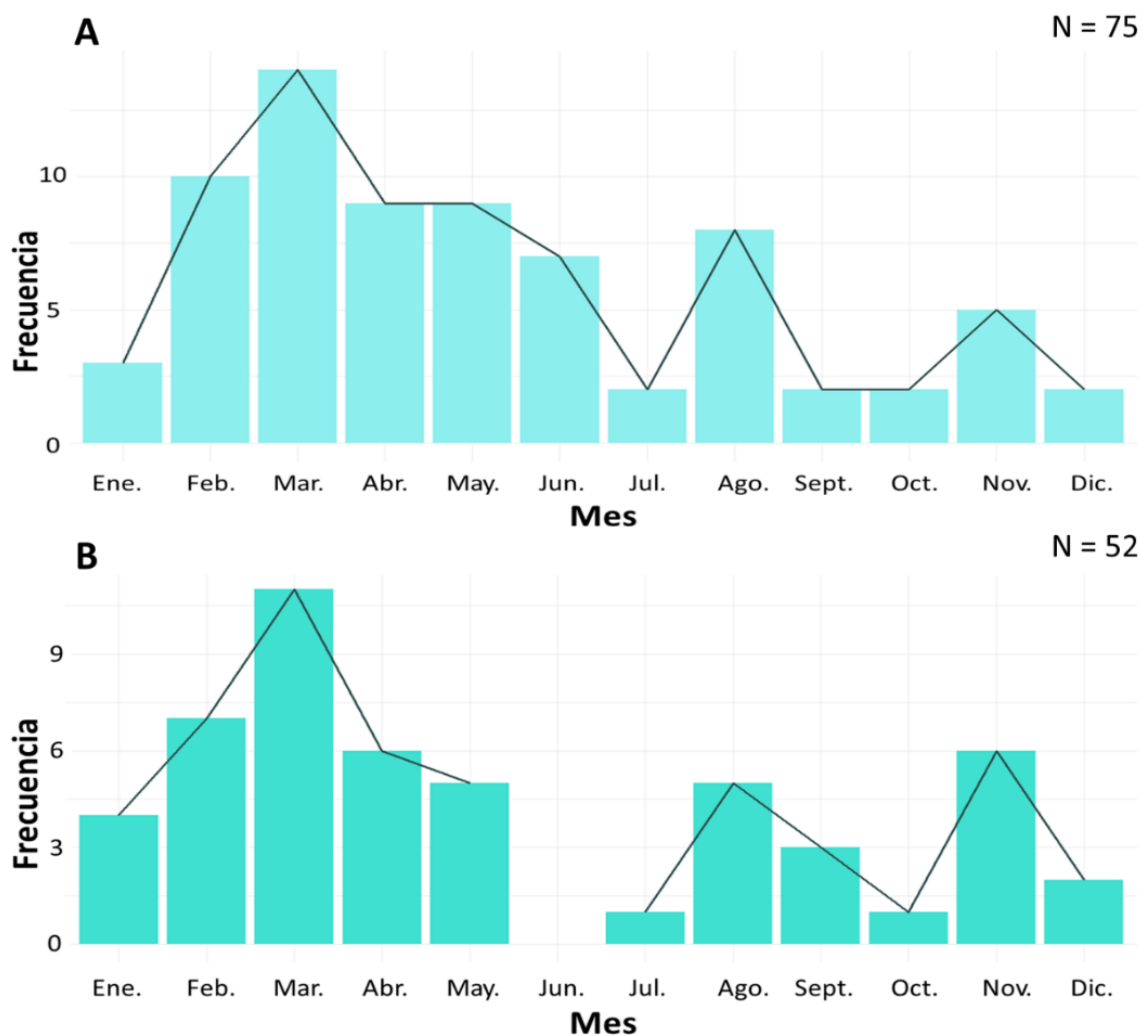


Figura 13. Fenología de *G. hoffmanniana*. Leyenda: A = temporada de floración; B = temporada de fructificación. Esta especie dispone de flores en antesis y frutos durante todo el año.

Distribución altitudinal

El rango altitudinal del complejo de *G. edulis* va desde 700 hasta 3100 msnm (Figura 2D). *Geonoma edulis* define el límite mínimo y *G. hoffmanniana* el máximo. En términos generales, los picos de abundancia del complejo ocurren en la banda de elevación comprendida entre 1500 y 1800 msnm. Este pico de abundancia se repite en cada una de las especies individuales, con ligeras variaciones.

Geonoma edulis ocurre desde 700 hasta 2600 msnm (Figura 2A). Este rango es muy similar al que se había informado previamente [Grayum, 2003: (700? –)1000–2500 msnm; Henderson, 2011: 850–2400 msnm]. Sin embargo, a menos de 1000 msnm solo ocurren dos ejemplares, provenientes de la Cordillera de Guanacaste: *Moraga 331* (MO), reportado a 700–1000 msnm,

y *Rivera 659* (CR, INB), informado a 820 msnm. Presenta su pico de abundancia en 1400–1800 msnm, y habita a una elevación media de 1600 msnm.

Todos los especímenes de *G. hoffmanniana* ocurren entre 1400 y 3100 msnm (Figura 2B). Este rango se corresponde con lo reportado por Grayum (2003) y Henderson (2011). Su pico de abundancia ocurre entre 1400 y 1600 msnm, y habita a una altitud media de 2000 msnm. *Aguilar 5072* (INB, MO) y *Ramírez 761* (INB) son los especímenes que alcanzan la máxima elevación. Conforme a este trabajo, *G. hoffmanniana* es la especie de Arecaceae que habita a una mayor altitud en Costa Rica, y muy probablemente en Centroamérica. Sin discusión, es una de las especies de palmeras que se encuentra a mayores elevaciones a nivel global (Dransfield *et al.*, 2008).

Geonoma talamancana ocurre mayormente entre 1200 y 1600 msnm, siendo la elevación promedio 1508 msnm (Figura 2C). El rango que represento aquí es muy fragmentario, debido a los pocos especímenes disponibles y a que fue la única especie del complejo que no pude avistar en campo. Hay dos especímenes excepcionales: *Gamboia 1055* (INB), que ocurre a ca. 2000 msnm, y *Davidse 29105* (CR, MO), que ha sido reportado a 2000–2500 msnm. Tanto Grayum (2003) [1200–1600(–2000+)] como Henderson (2011) (1250–2315 msnm) reportan un rango ligeramente menor. Probablemente, esfuerzos futuros de colecta arrojen más luz sobre el particular.

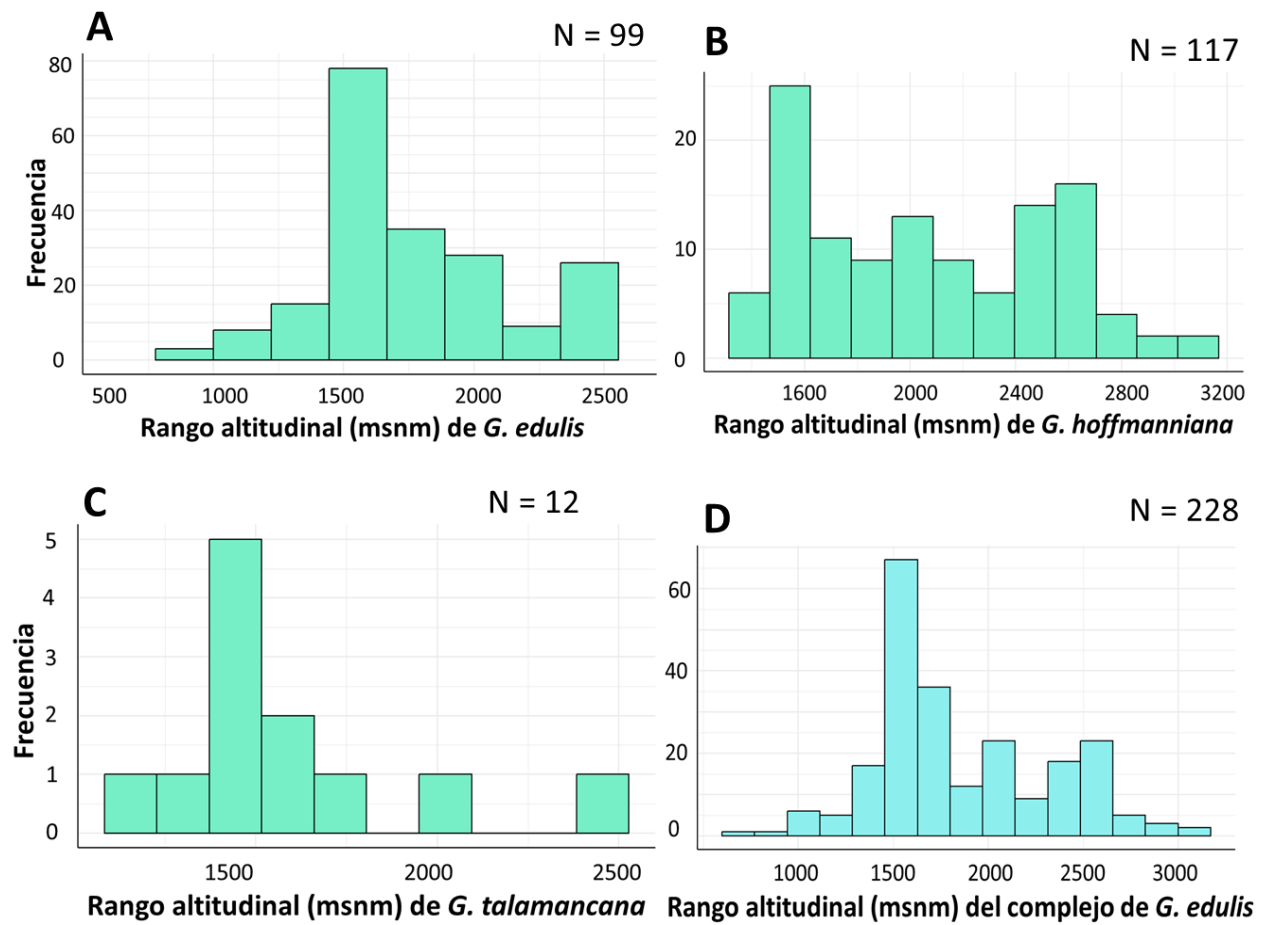


Figura 2. Distribución altitudinal del complejo de *G. edulis*. El complejo como un todo habita entre 700 y 3100 msnm. Los picos de abundancia ocurren a 1500–1800 msnm.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

GEONOMA Willd., Species Plantarum 4(1): 174 (1805).

LECTOTIPO: *Geonoma simplicifrons* Willd. (designado por Moore, 1963).

Vouay Aubl., Histoire des Plantes de la Guiane Française 2: 99 (1775). TIPO: no designado.

Gynestum Poit., Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle 9: 387 (1822). LECTOTIPO: *Geonoma maxima* (Poit.) Kunth (designado por Moore, 1963).

Roebelia Engel, Linnaea 33: 680–682 (1865). TIPO: *Roebelia solitaria* Engel.

Kalbrejera Burret, Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 63: 142 (1930). TIPO: *Kalbrejera triandra* Burret.

Taenianthera Burret, Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 63: 267 (1930). TIPO: *Taenianthera macrostachys* (Mart.) Burret.

Palmas monoicas, iteróparas, inermes y principalmente terrestres. **Tallos** subterráneos o aéreos; erectos o postrados; solitarios o agrupados; baculiformes (con los entrenudos más largos que anchos) o no baculiformes (con los entrenudos más anchos que largos). Nudos evidentes. Entrenudos espaciados y conspicuos, amarillentos y lisos; o cortos y congestionados, no escamosos, o cubiertos de escamas aisladas rojizas o parduzcas, o de escamas densas de color marrón. **Hojas** enteras y bífidas, regularmente pinnadas (pinnas con 1 vena principal central y 2 venas laterales) o irregularmente pinnadas; plicadas o no plicadas. Vaina foliar corta, tubular y abierta; con márgenes glabros, fibrosos o tomentosos. Pecíolo corto o largo; adaxialmente aplanado o levemente acanalado; abaxialmente glabro o pubescente; proximalmente semicircular; distalmente estriado en sección transversal. Pecíolo y raquis, cuando secos, de color verde, amarillento, marrón anaranjado o marrón rojizo. Bases foliares corriendo diagonalmente hacia el raquis o recurvadas contra él. Venas adaxialmente elevadas o no elevadas, rectangulares o triangulares en sección transversal. **Inflorescencias** solitarias; espigadas, o ramificadas en 2–4 órdenes. Pedúnculo largo o corto; glabro o pubescente. Perfil bicarinado, usualmente de color marrón; corto y asimétricamente apiculado, o largo y apiculado simétricamente. Superficie del perfilo glabra o tomentosa; sin crestas o con crestas. Crestas, cuando presentes, paralelas, estrechas o anchas, iguales o desiguales, indivisas o enteras. Márgenes del perfilo usualmente con proyecciones espinescentes irregulares. Bráctea peduncular bien desarrollada, o vestigial; similar o más pequeña que el perfilo; incluida o

exserta respecto a este. Brácteas secundarias pequeñas presentes o ausentes. Perfil y bráctea peduncular cubiertos con fibras alargadas no ramificadas; acanalados (y entonces tubulares, estrechos, alargados, envainando estrechamente el pedúnculo, más o menos persistentes) o no acanalados (y entonces aplanados, deciduos o persistentes). Raquillas sin proyecciones, o con proyecciones puntiagudas y fibrosas; de color marrón o marrón amarillento, cuando secas; filiformes o no filiformes. Fosos florales bilabiados; dispuestos en espiral, o más infrecuentemente alternos, decusados, tricusados o cuadracusados; espaciados o congestionados; internamente glabros o densamente pilosos. **Flores** con el perianto heteroclamídeo, trímero. Sépalos estrechos, alargados, apicalmente redondeados, libres, imbricados y usualmente quillados. Pétalos proximalmente connados y distalmente libres; emergentes y valvados, o no emergentes ni valvados. Flores estaminadas persistentes o caducas post-antesis; con (3) 6 (+6) estambres. Tecas insertadas directamente en el ápice del filamento; divergentes o no divergentes en la antesis. Conectivos bífidos, poco o bien desarrollados. Anteras (en la antesis) cortas o alargadas; curvadas, rizadas o rectas; paralelas o en espiral. Grano de polen elipsoide, monosulcado, marginalmente más delgado; pegajoso o no; polvoriento o no. Exina rugulada y con microcanales, u ornamentada con perforaciones; con 22–48 μm de largo para su eje más largo. Flores carpeladas tempranamente con 3 carpelos, pero monocarpeladas en la antesis. Tubo estaminodial apicalmente crenulado o lobulado. Lóbulos extendidos o no extendidos en la antesis. Gineceo unilocular, de una sola semilla. Estilo basalmente insertado, o a veces lateralmente; con 3 ramas estigmáticas recurvadas en la antesis. Flores no fertilizadas persistentes o deciduas post-antesis. **Frutos** drupáceos, con forma desde globosa hasta elipsoide; apicalmente puntiagudos o cónicos; generalmente de color negro violáceo o negro a la madurez, o a veces azules, rojizos, verdes o marrones. Superficie del fruto dividida o no dividida a la madurez; con fibras emergentes o sin fibras. Epidermis locular con opérculo o sin opérculo. Epicarpio delgado y liso. Mesocarpio y endocarpio delgados. Endocarpio crustáceo o membranoso. **Semillas** globosas, sin el endocarpio adherido. Endospermo homogéneo. Hilo corto y basal. Rafe rodeando la semilla, proveniente de un primordio seminal anátropo. Embrión erecto y basal. Germinación adyacente. Eófilas bífidas.

Clave para las especies costarricenses del complejo de *G. edulis*

- 1.** Hojas enteras o divididas; bráctea peduncular ausente*Geonoma talamancana*.
- 1'.** Hojas siempre divididas; bráctea peduncular presente
- 2.** Tallos subterráneos o aéreos; inflorescencia interfoliar, espigada o ramificada en 1–2 órdenes; pedúnculo de 41.3 (21.5–62) cm de longitud y 4.9 (1.5–7.5) mm de diámetro; bráctea peduncular y profilo estrechos, ceñidos estrechamente al pedúnculo; bráctea peduncular exserta del profilo y unida 13.4 (5.3–24.9) cm por encima del mismo; 5 (1–8+) raquillas*Geonoma hoffmanniana*.
- 2'.** Tallos aéreos; inflorescencia infrafoliar, no espigada, ramificada en 1–3 órdenes; pedúnculo de 19.8 (8–37) cm de longitud y 10.6 (2.1–18.5) mm de diámetro; bráctea peduncular y profilo ensanchados en el centro, no ceñidos estrechamente al pedúnculo; bráctea peduncular incluida en el profilo y unida 3.1 (0.8–5.7+) cm por encima del mismo; 25 (6–108+) raquillas*Geonoma edulis*.

1. *Geonoma edulis* H. Wendl. ex Spruce, Journal of the Linnean Society, Botany 11: 106 (1869). TIPO: *Wendland s. n.* (holotipo K –K000526463, fotografía!–); marzo de 1857; Costa Rica, Cartago, Turrialba (cultivado en los jardines de Herrenhausen, Alemania, 1862). ≡ *Geonoma undata* subsp. *edulis* (H. Wendl. ex Spruce) Henderson, Phytotaxa 17: 158 (2011). **Láminas 1–10.**

Geonoma seleri Burret, Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 63(3): 211 (1930). TIPO: *Seler 2757* (holotipo B, destruido); sin fecha; Guatemala, Huehuetenango, Yalambohoch. *Cook & Doyle 327* (neotipo US –fotografía!–, designado por de Nevers y Grayum, 1998); 24 de junio de 1904; Guatemala, Alta Vera Paz, entre Sepacuite y Panzas.

Geonoma polyneura Burret, Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 11(106): 500 (1932). TIPO: *Cook & Griggs 36* (holotipo US –fotografía!–; isotipos BH, F –fotografía!–); 19 de marzo de 1902; Guatemala, Alta Vera Paz. Próximo a la Finca Sepacuite.

Palmas terrestres de mediano tamaño. **Tallos** solitarios, usualmente baculiformes, erectos o postrados, de 4.5 (1–10+) m de altura y 2 (2–15+) cm de diámetro. Nudos usualmente espaciados y conspicuos. Entrenudos amarillentos y lisos. **Hojas** irregularmente pinnadas, plicadas, 10 (4–17) por tallo. Pecíolo-vaina de 62.9 (15–184+) cm de longitud, verde–amarillento o intensamente rojo sin secar, y verde–amarillento cuando seco. Base foliar corriendo diagonalmente hacia el raquis. Raquis foliar de 59 (17.9–152+) cm de largo, con (2–)9–39 foliolos por lado. Foliolos del medio de ca. 17.5–80+ cm de largo. Venas adaxialmente elevadas en sección transversal rectangular. Apículo, cuando presente, de 6 (0.8–11.7) cm de largo, flagelado y usualmente curvado. **Inflorescencias** infrafoliares, ramificadas en 1–3 órdenes, usualmente arqueadas. Profilo de 17.7 (7.8–39+) cm de largo, con la superficie rugosa y tomentosa. Bráctea peduncular bien desarrollada, incluida en el profilo, de 14.7 (7.5–23.5) cm de largo, inserta 3.1 (0.8–5.7+) cm. por encima de la inserción del profilo. Bráctea peduncular y profilo a menudo deciduos, levemente aplanados, ensanchados en el centro, no ceñidos estrechamente al pedúnculo. Pedúnculo levemente aplanado, de 19.8 (8–37+) cm de largo y 10.6 (2.1–18.5+) mm de diámetro. Raquillas no filiformes, 25 (6–108+) por

inflorescencia, de 18.6 (7.2–40.5) cm de largo y 3.3 (1.8–5.3+) mm de diámetro, de color marrón o marrón amarillento cuando secas, cubiertas de tricomas simples. Fosos florales generalmente dispuestos en espiral, no muy espaciados, internamente glabros. Labio proximal apiculado y lobulado antes de la antesis, desgarrándose en el centro post-antesis, con los márgenes superpuestos a los del labio distal. **Flores** estaminadas de 3–4 mm de largo, deciduas post-antesis, con 6 estambres blancos. Tecas divergentes en la antesis, insertadas casi directamente en el ápice del filamento. Conectivos bífidos. Anteras cortas, curvadas o enroscadas en la antesis. Flores carpeladas de 3.5–4.5 mm de largo, con el tubo estaminodial subtruncado–crenado y estigmas blancos. Flores no fertilizadas persistentes post-antesis. **Frutos** inmaduros verdes y maduros negros, de 8.1 (2.5–11) mm de largo y 6.3 (3.7–8.2+) mm de diámetro, ampliamente elipsoides–subglobosos, con un estípite basal asimétrico y prominente. Superficie del fruto no dividida en la madurez, rugosa, con numerosas y subepidérmicas fibras cortas tangenciales que convergen hasta el ápice.

Distribución y hábitat: —En Costa Rica, esta especie se encuentra en la vertiente caribeña de las Cordilleras de Tilarán y Central, y en ambas vertientes (caribeña y pacífica) de las Cordilleras de Guanacaste y de Talamanca (Figura 14); a (700–)1000–2600 msnm (Figura 2); en ecosistemas de bosque húmedo premontano, montano lluvioso, nuboso y de roble.

Fenología: —En Costa Rica, esta especie florece y fructifica durante todo el año (Figura 12). En ningún espécimen de esta especie registré la presencia de agallas.

Etimología: —El epíteto específico proviene del latín y significa “comestible”.

Nombres vernáculos: —En Costa Rica, es conocida comúnmente como “súrtuba”, un nombre que también es dado a *G. interrupta* (Avalos *et al.*, 2023).

Comentarios generales: —Se ha reportado que el palmito de *G. edulis* tiene un sabor muy amargo (Aguilar 1092, INB; de Nevers y Grayum, 1998), a pesar del significado de su nombre. En Costa Rica, se consume principalmente asado, debido a su sabor y a su riqueza nutritiva (Sylvester y Avalos, 2009; Sylvester *et al.*, 2012). Además, se emplea en el tratamiento de problemas digestivos, dolor muscular, fatiga y reumatismo (Sylvester y Avalos, 2009). Esta es la especie de Arecaceae (junto a *Euterpe precatoria* Mart.) con la mayor extracción ilegal en las áreas protegidas de Costa Rica (Avalos *et al.*, 2023). Sylvester y Avalos (2009) hallaron que su consumo está ligado mayormente a las festividades culturales de Semana Santa, pero hay una tendencia en aumento hacia el consumo descontrolado ajeno a estas tradiciones. Como

consecuencia, es una especie altamente amenazada, con la agravante de que no hay iniciativas para cultivarla fuera de las áreas de conservación. Junto a *G. interrupta*, esta es la única especie de *Geonoma* de la que se ha informado el consumo por el sabor amargo de su palmito (de Nevers y Grayum, 1998; Avalos *et al.*, 2023).

Aunque se ha reportado que las flores estaminadas de *Geonoma* son deciduas y caen de las raquillas 1–12 horas post-antesis (Henderson, 2024), yo registré su presencia en cuatro especímenes de *G. hoffmanniana* (e. g., Ramírez-Ortiz 2; USJ) y tres de *G. edulis* (e. g., Ramírez 742; INB), que simultáneamente portaban flores carpeladas en antesis o incluso frutos. Esto es curioso, considerando que todas las especies del género se consideran protandras.

Notas taxonómicas: —*Geonoma edulis* fue descrita en 1869. En la primera revisión taxonómica que se publicó sobre el género, Wessels Boer (1968) la puso en sinonimia bajo *G. interrupta*. Henderson *et al.* (1995) lo siguieron. De Nevers y Grayum (1998, p. 102) rechazaron esta propuesta de sinonimia y asumieron a *G. edulis* como una entidad que difiere claramente de *G. interrupta*: “los fosos florales tienen un labio superior distintivo y son internamente glabros. Además, los frutos son globosos, en lugar de apiculados como en *G. interrupta*, y la inflorescencia es menos ramificada”. En el tratamiento de Arecaceae para el Manual de Plantas de Costa Rica, Grayum (2003 en adelante) acepta a *G. edulis* como una especie distintiva. Sin embargo, en la revisión más reciente de *Geonoma*, Henderson (2011) la degradó a una subespecie de *G. undata* (junto a nueve subespecies adicionales), y la definió como un subgrupo aislado dentro del rango geográfico de la especie, restringido a Centroamérica (México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y el oeste de Panamá). El principal debate actual en torno a la identidad taxonómica de *G. edulis* se centra en el siguiente dilema: reconocerla como una especie distintiva –siguiendo a Grayum (2003 en adelante)– o, en cambio, como una subespecie de *G. undata* –siguiendo a Henderson (2011)–. Cuando Henderson (2011) circunscribió a *G. undata* subsp. *edulis*, halló diferencias significativas (t-test, $P < 0.05$) entre ella y las demás subespecies de *G. undata*, en siete variables: altura de la planta, ancho de las pinnas basales, ancho de las pinnas apicales, ángulo de las pinnas apicales, diámetro del pedúnculo, longitud de las raquillas y diámetro de las raquillas). Adicionalmente, Grayum (2003 en adelante) y Wessels Boer (1968) señalan que *G. undata* se caracteriza por tener las raquillas consistentemente glabras. En cambio, todos los especímenes asignados a *G. edulis* (o a *G. seleri* sensu Wessels Boer) se caracterizan uniformemente por presentar las raquillas pubescentes.

Partiendo de que *G. undata* subsp. *edulis* –como circunscrita por Henderson (2011)– presenta discontinuidad geográfica (lo que probablemente también implique aislamiento reproductivo) con relación a las demás subsp. de *G. undata* y, además, difiere consistentemente de estas en ocho caracteres morfológicos, conviene plantearse las siguientes interrogantes, a modo de reflexión: ¿Por qué no reconocer esta entidad como una especie distintiva? ¿Cuánta variación morfológica debe acumularse para que una subespecie sea ascendida al rango de especie?

En este trabajo sigo el concepto morfológico de especie propuesto por Sokal y Crovello (1970), que implica reconocer como especies a las agrupaciones de individuos que comparten características morfológicas con una variación continua. Del mismo modo, interpreto las brechas o discontinuidades en la variación morfológica, especialmente cuando aparecen consistentemente en varios caracteres, como criterios de separación o límites interespecíficos.

La aplicación de dicho concepto de especie me lleva al reconocimiento inequívoco de *G. edulis* como una especie. Es decir, no encuentro razón para reconocerla como una subespecie. Sostengo que la evidente discontinuidad que presenta en varios caracteres morfológicos con respecto a las demás subespecies de *G. undata*, además del aislamiento geográfico (y tal vez reproductivo), son suficientes para que ostente el rango de especie distintiva. Considerando que estas diferencias morfológicas son significativas estadísticamente, encuentro que el concepto de *G. undata* –sensu Henderson (2011)– se antoja anómalo, muy amplio y poco práctico. Y menos práctico resulta si consideramos la amplia variación intraespecífica presente a lo interno de *G. edulis* (véase la sección de “Variación intraespecífica. Morfotipos”).

Los hallazgos de Loiseau *et al.* (2019) y Olivares *et al.* (2024) constituyen insumos adicionales que basamentan mi reconocimiento de *G. edulis* como especie en vez de subespecie (véase apartado de “Sistemática”). Con base en sus resultados, Loiseau *et al.* (2019) validaron los caracteres empleados por Henderson (2011) para la circunscripción a nivel de especies. No obstante, dejaron claro que las propuestas del autor a nivel infraespecífico (subespecies, morfotipos y variedades) carecen de soporte molecular, por ser incongruentes con los grupos genéticos que ellos recuperaron.

En esa misma virtud, Olivares *et al.* (2024) concluyeron que, en vez de las cinco especies reconocidas por Henderson (2011) como miembros del clado de *G. undata* (*G. undata*, *G. orbignyana*, *G. trigona*, *G. talamancana* y *G. lehmannii*), podrían ser aproximadamente una docena de especies las que integran este complejo. Dicho de otro modo, el concepto de especie tan amplio empleado por Henderson (2011) para el reconocimiento de las especies del

complejo de *G. undata*, no tiene soporte molecular. De hecho, los autores señalaron explícitamente que “los criterios morfológicos y geográficos empleados por Henderson (2011) para delimitar las especies de este complejo, y probablemente otras del género, requieren una reevaluación completa” (p. 6). Luego reiteran que sus resultados “muestran que los rasgos morfológicos utilizados por Henderson (2011) probablemente no sean filogenética y taxonómicamente informativos, y que se necesita una nueva clasificación taxonómica” (p. 8).

De manera que, mi propuesta de segregación de *G. edulis* de *G. undata* (y de *G. hoffmanniana* de *G. orbignyana*) es consecuente con los planteamientos de Loiseau *et al.* (2019) y Olivares *et al.* (2024). Ahora bien, Judd *et al.* (2016, p. 39) sostienen que “aunque los taxones sean grupos reales que existen en la naturaleza como resultado de un proceso histórico de evolución, los rangos taxonómicos, por sí mismos, son solo construcciones mentales [...]. No hay criterios para asignar un rango determinado a un taxón”. Dicho de otro modo, la asignación de los rangos taxonómicos es arbitraria (Mishler y de Luna, 1997). Más aun “todos los conceptos de especies requieren de algún juicio subjetivo” (Coyne y Orr, 2004, p. 34). La circunscripción de *G. edulis* que realizo aquí no es la excepción, pero se enmarca en una tendencia muy generalizada en la actualidad: ignorar las subespecies o elevarlas al nivel de especie (Dr. Michael Grayum, com. pers.).

Una vez analizado el estatus de *G. edulis* con relación a *G. undata*, resulta necesario abordar su variación intraespecífica, pues bajo este nombre hay una “reunión sumamente variable de material” (Grayum, 2003, p. 268). En la sección de “Variación intraespecífica. Morfotipos”, caracterizo y comparo dos morfotipos principales sumidos bajo el nombre de *G. edulis*: las plantas de la Cordillera de Guanacaste (GEG) y las de la Cordillera de Talamanca (GET).

Como también subraya Grayum (2003 en adelante), el morfotipo GEG (Figura 11) se ajusta muy bien a los especímenes tipos de *G. seleri* y *G. polyneura*, dos nombres que fueron reconocidos como sinónimos por Wessels Boer (1968). Más adelante, de Nevers y Grayum (1998) propusieron a *G. seleri* (= *G. polyneura*) como sinónimo de *G. edulis*, y Henderson (2011) los siguió. Después de revisar cualitativamente fotografías de los tipos de *G. seleri* y *G. polyneura*, acepto ambos nombres como sinónimos de *G. edulis*.

Ahora bien, cuando Wessels Boer (1968) circunscribió a *G. seleri* advirtió que sus inflorescencias “muestran una considerable variación de tamaño” (p. 176): desde pequeñas, con pocas raquillas y un solo orden de ramificación, hasta grandes inflorescencias más ramificadas, además de individuos intermedios. Por ejemplo, el tipo de *G. seleri* (Cook & Doyle

327; US) consta de una inflorescencia con un solo orden de ramificación y 6–7 raquillas, mientras el tipo de *G. polyneura* (Cook & Griggs 36; US) consta de una dos veces ramificadas, con 15 raquillas. Seguidamente, el autor reconoció que “la variabilidad de las inflorescencias mencionada anteriormente, que es considerable, hace que sea extremadamente difícil circunscribir esta especie de una forma satisfactoria” (p. 176).

El morfotipo GET (Figura 11) se ajusta más al propio holotipo de *G. edulis*. La variación morfológica entre los morfotipos de *G. edulis*, sin embargo, no es discreta, dada la presencia de toda una serie de especímenes intermedios cuya asignación en uno u otro grupo no puede ser realizada sin ambigüedad o controversia. Por esa razón, no encuentro razón para reconocer estos morfotipos a ningún nivel taxonómico, sino como extremos de una variación continua, a saber, la variación intraespecífica de *G. edulis*. En esto coincido con Grayum (2003).

Individuos de esta especie, tanto en herbario como en el campo, podrían ser confundidos con *G. ferruginea*, *G. hoffmanniana* o *G. interrupta*. *Geonoma edulis* difiere de *G. ferruginea* por su hábito solitario versus agrupado de aquella, que también se encuentra, parcialmente, en más bajas elevaciones (250–1400 msnm). Se diferencia de *G. hoffmanniana* por los caracteres proporcionados en la clave, y de *G. interrupta*, porque esta última presenta fosos florales carentes de labio superior e internamente pubescentes (versus glabros en *G. edulis*). Además, *G. interrupta* ocurre a más bajas elevaciones (0–850+ msnm).

Ejemplares representativos examinados: —**COSTA RICA. Alajuela:** *Almeda* 5450 (CR); *Ivey* 25 (CR); *Dryer* 421 (CR); *Dryer* 670 (CR). **Cartago:** *Ramírez* 694 (INB). **Guanacaste:** *Alverson* 2686 (CR, USJ); *Boyle* 7651 (INB); *Vargas* 1741 (CR, INB, MO); *Stiles s. n.* (USJ); *Grayum* 12510 (INB, MO); *Grayum* 12594 (INB, MO); *Grayum* 12909 (INB, MO); *Grayum* 12987 (MO); *Soto* 1617 (CR, INB); *Grayum* 12949 (MO); *Espinoza* 72 (CR); *Boyle* 7242 (INB); *Moraga* 331 (MO); *III INBio* 6 (CR, MO); *Morales* 5707 (INB, MO); *Zumbado* 59 (MO); *Rivera* 659 (CR, INB); *Bello* 3009 (MO). **Heredia:** *Ramírez-Ortiz* 6 (USJ); *Ramírez-Ortiz* 7 (USJ); *Rivera* 284 (CR); *Grayum* 7025 (INB, MO). **Limón:** *Moraga* 965 (INB); *Aguilar* 1092 (INB); *Rodríguez* 10980 (INB); *Alfaro* 3819 (INB); *Davidse* 28640 (MO). **Puntarenas:** *Haber* 5329 (MO); *Burger* 4580 (CR); *Ivey* 6 (CR); *Zamora* 7764 (INB); *Croat* 26688 (MO); *Alfaro* 2528 (INB); *Ivey* 23 (CR); *Ivey* 30 (CR); *Davidse* 24368 (CR, MO); *Davidse* 24343 (MO); *Hammel* 13864 (CR, MO); *Donzo* 8 (CR, INB, MO); *Donzo* 10 (INB, MO); *Rodríguez* 10052 (INB); *González* 485 (INB); *González* 3626 (INB); *Rodríguez* 2851 (INB); *Rodríguez* 2820 (INB); *Rodríguez* 2824 (INB); *Ramírez-Ortiz* 4 (USJ); *Ramírez-Ortiz*

5 (USJ); *Alfaro* 2509 (INB). **San José:** *Acuña* 372 (USJ); *Cascante* 1486 (CR); *Soto* 212 (INB); *Alfaro* 3904 (INB); *Acosta* 488 (INB); *Ramírez* 742 (INB).



Lámina 1. Holotipo de *G. edulis*. Wendl. s. n. (K, K000526463; https://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps_group_by_genus_species+asc&Query=%28Geonoma+edulis%29).

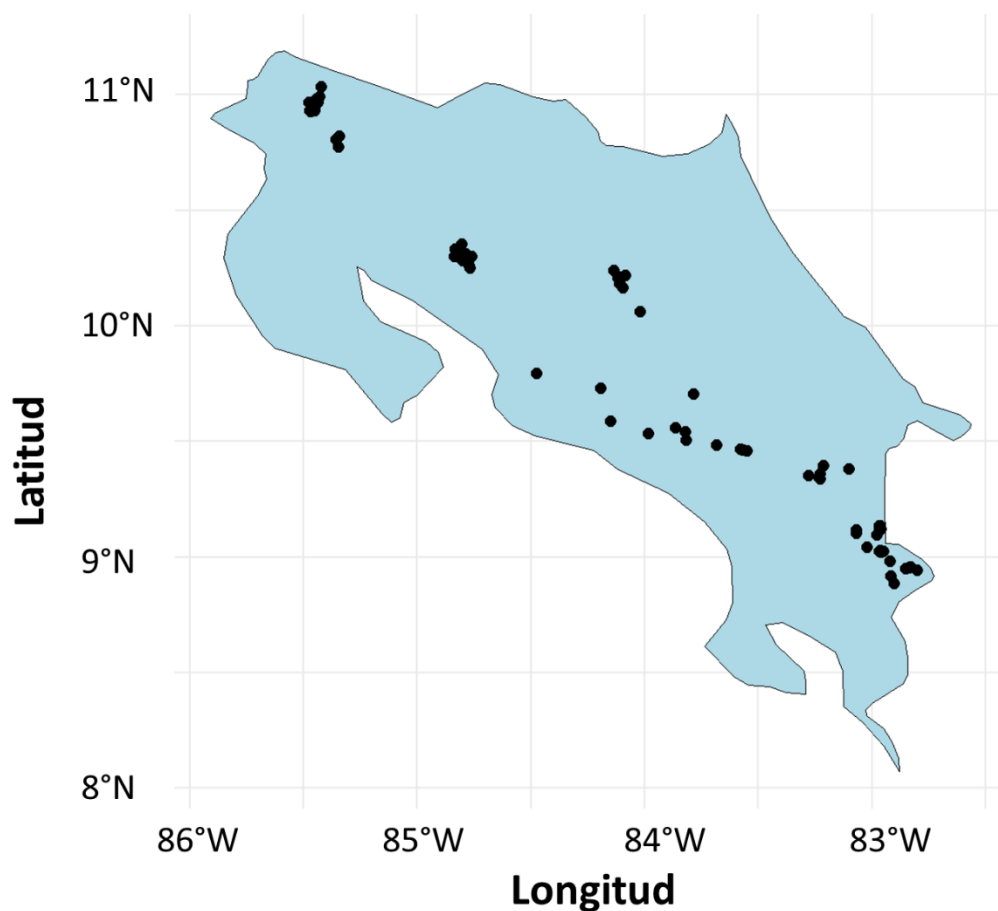


Figura 14. Mapa de distribución de *G. edulis* en Costa Rica. Esta especie ocurre en la vertiente caribeña de las Cordilleras de Tilarán y Central, y en ambas vertientes (caribeña y pacífica) de las Cordilleras de Guanacaste y de Talamanca. Total de especímenes registrados: 99.



Lámina 2. *Geonoma edulis*: lámina foliar. Nótese la división irregular del limbo, el número desigual de folíolos por lado del raquis y la variación en la anchura de estos (desde 5 cm el más pequeño hasta 62 cm el más grande). La longitud del raquis foliar de esta hoja es de 1.36 m. Morfotipo GET. Costa Rica, Heredia, próximo al Parque Nacional Braulio Carrillo (PNBC). Testigo: *Ramírez-Ortiz 6*, USJ; 10.239435, -84.132526; 1400 msnm; 9 de agosto, 2024.



Lámina 3. *Geonoma edulis*: entrenudos y vaina foliar. a) Entrenudos espaciados, amarillentos y lisos, y nudos conspicuos. b) Vaina foliar verde-amarillenta, con escamas marrones en su parte adaxial superior. Costa Rica, Heredia, próximo al PNBC. Testigo: *Ramírez-Ortiz 6*, USJ; 10.239435, -84.132526; 1400 msnm; 9 de agosto, 2024.



Lámina 4. *Geonoma edulis*: flores estaminadas en antesis. Nótese el color blanco de los estambres, el color rojo-rosa del perianto, las anteras insertadas en conectivos bífidos y la disposición en espiral-decusada de los fosos florales. Costa Rica, Heredia, próximo al PNBC. Testigo: *Ramírez-Ortiz 7*, USJ; 10.239435, -84.132526; 1400 msnm; 9 de agosto, 2024.



Lámina 5. *Geonoma edulis*: inflorescencia interfoliar y fibras de la vaina. a) Este es el único individuo de la especie que he registrado con esta condición. Sin embargo, la virtual caída de las hojas inferiores dejará finalmente la inflorescencia como infrafoliar. b) Fibras de la vaina foliar rodeando las hojas jóvenes y la yema apical. Costa Rica, Heredia, próximo al PNBC. Testigo: *Ramírez-Ortiz 6*, USJ; 10.239435, -84.132526; 1400 msnm; 9 de agosto, 2024.

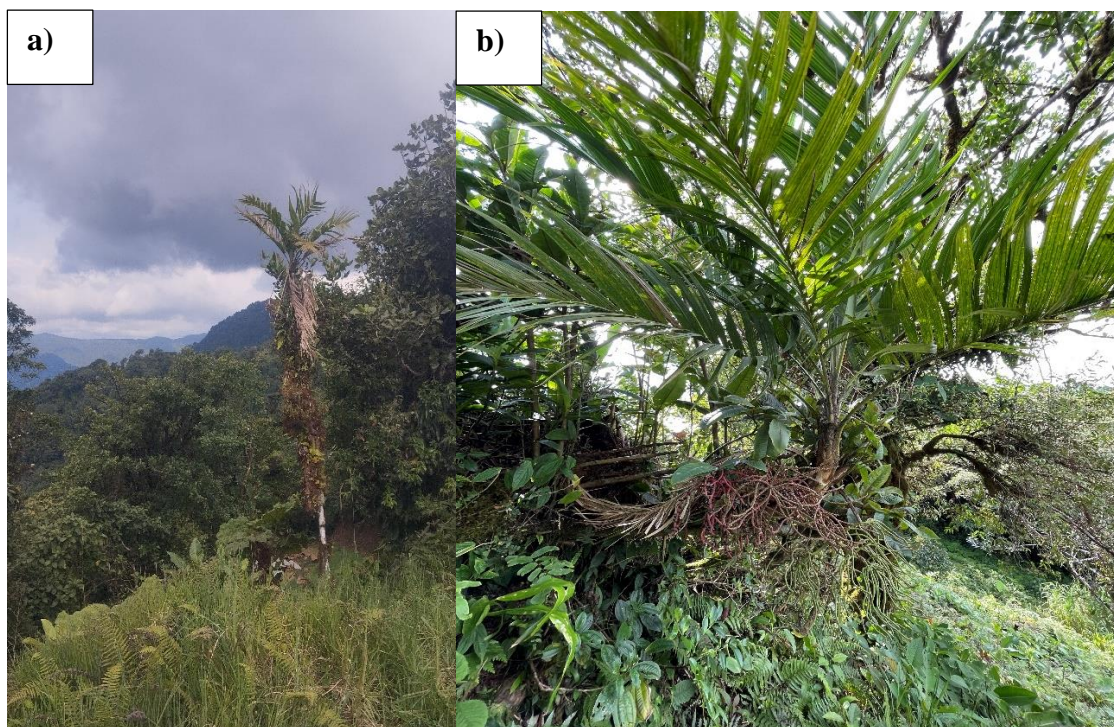


Lámina 6. *Geonoma edulis*: hábito de crecimiento. a) Tallo erecto. b) Tallo postrado, creciendo en un terreno empinado. Morfotipo GET. Costa Rica, Divisoria Continental, Monteverde. Testigos: *Ramírez-Ortiz 4* y *Ramírez-Ortiz 5*, USJ; 10.35308, -84.80183; 1580 msnm; 1 de mayo, 2024.



Lámina 7. *Geonoma edulis*: posición de la inflorescencia (infracoliar). Nótese la bráctea peduncular no envainando estrechamente el pedúnculo y ensanchada en el centro. Morfotipo GET. Costa Rica, Divisoria Continental, Monteverde. Testigos: *Ramírez-Ortiz 4* y *Ramírez-Ortiz 5*, USJ; 10.35308, -84.80183; 1580 msnm; 1 de mayo, 2024.



Lámina 8. *Geonoma edulis*: infrutescencias. Nótese el color negro-violeta de los frutos, y los colores verde y rojo de las raquillas. La imagen de la izquierda proviene de fragmentos de una inflorescencia de 108 raquillas, el mayor número que pude registrar. Morfotipo GET. Costa Rica, Divisoria Continental, Monteverde. Testigos: *Ramírez-Ortiz 4* y *Ramírez-Ortiz 5*, USJ; 10.35308, -84.80183; 1580 msnm; 1 de mayo, 2024.



Lámina 9. *Geonoma edulis*: inflorescencia inmadura. Nótese la disposición y curvatura de las raquillas, y el ensanchamiento del perfil, el cual incluye dentro, aunque no visible, a la bráctea peduncular. Costa Rica, Divisoria Continental, Monteverde. Testigos: *Ramírez-Ortiz 4* y *Ramírez-Ortiz 5*, USJ; 10.35308, -84.80183; 1580 msnm; 1 de mayo, 2024.



Lámina 10. *Geonoma edulis*: perfil (a) y bráctea peduncular (b). Nótese el ensanchamiento de ambas estructuras, sobre todo en su parte central. Costa Rica, Divisoria Continental, Monteverde. Testigos: *Ramírez-Ortiz 4* y *Ramírez-Ortiz 5*, USJ; 10.35308, -84.80183; 1580 msnm; 1 de mayo, 2024.

2. *Geonoma hoffmanniana* H. Wendl. ex Spruce, Journal of the Linnean Society, Botany 11: 106 (1869). TIPO: *Wendland s. n.* (holotipo K –K000526464 y K000526465, fotografía!–); 9 de mayo de 1857; Costa Rica, Heredia, Volcán de Barva (cultivado en los jardines de Herrenhausen, Alemania, 1862). ≡ *Geonoma orbignyana* subsp. *hoffmanniana* (H. Wendl. ex Spruce) Henderson, Phytotaxa 17: 113 (2011). **Láminas 11–22.**

Geonoma molinae Glassman, Fieldiana, Botany 31(1): 7 (1964). TIPO: *Williams, Molina & Williams 23507* (holotipo F –fotografía!–); 8 de junio de 1863; Nicaragua, Matagalpa, Santa María de Ostuma, entre Matagalpa y Jinotega, Cordillera Central de Nicaragua, bosque denso, 300–1500 m.

Palmas terrestres de pequeño a mediano tamaño. **Tallos** solitarios, baculiformes o no, erectos o postrados, de 1.5 (0.1–4+) m de largo y 1.2 (2.5–5+) cm de diámetro. Entrenudos espaciados, amarillentos y lisos, o congestionados, no escamosos. Nudos conspicuos o no evidentes. **Hojas** irregularmente pinnadas, plicadas, 10 (4–20) por tallo. Pecíolo-vaina de 57.3 (19.5–85.5+) cm de longitud, verde–amarillento en todo momento. Base foliar corriendo diagonalmente hacia el raquis. Raquis foliar de 43.2 (31.3–98+) cm de largo, con (1–)2–6(–10) foliolos por lado. Folíolos del medio de ca. (24–)28–62 cm de largo. Venas adaxialmente elevadas en sección transversal rectangular. Apículo, cuando presente, de 7.3 (2–17.2) cm de largo, flagelado y usualmente curvado. **Inflorescencias** interfoliares, espigadas o ramificadas en 1–2 órdenes, usualmente erectas. Perfil de 28.2 (12.2–50+) cm de largo, con la superficie rugosa y tomentosa. Bráctea peduncular bien desarrollada, usualmente exserta del perfil, de 27.5 (5.3–48.5) cm de largo, inserta 13.4 (5.3–24.9) cm por encima de la inserción del perfil. Bráctea peduncular y perfil usualmente persistentes, aplanados, estrechos, ceñidos estrechamente al pedúnculo. A veces hay 1–2 brácteas distales más pequeñas. Pedúnculo a menudo aplanado, de 41.3 (8–37+) cm de largo y 4.1 (2.1–18.5+) mm de diámetro. Raquillas no filiformes, 5 (1–8+) por inflorescencia, de 17.6 (8–29.3) cm de largo y 3.4 (1.9–11.6) mm de diámetro, de color marrón o marrón amarillento cuando secas, subglabras a moderada o densamente pubescentes con tricomas simples. Fosos florales generalmente dispuestos en espiral, pero a veces decusados o tricusados; no estrechamente espaciados, internamente glabros. Labio proximal apiculado y lobulado antes de la antesis, desgarrándose en el centro post-antesis, con los márgenes superpuestos a los del labio distal. **Flores** estaminadas de 3.5–5.5 mm de largo, deciduas post-antesis, con 6 estambres blancos. Tecas divergentes en la antesis, insertadas casi directamente en el ápice del filamento. Conectivos bífidos. Anteras cortas, curvadas o

enroscadas en la antesis. Flores carpeladas de 4–5 mm de largo, con el tubo estaminodial subtruncado–crenulado y estigmas blancos. Flores no fertilizadas persistentes post-antesis. **Frutos** inmaduros verdes y maduros negros, de 9 (6.1–11.1+) mm de largo y 6.6 (2.7–10.1+) mm de diámetro, ampliamente elipsoides–ovoides o subglobosos, con un estípite basal asimétrico y prominente. Superficie del fruto no dividida en la madurez, rugosa, con numerosas y subepidérmicas fibras cortas tangenciales que convergen hasta el ápice.

Distribución y hábitat: —En Costa Rica, esta especie se encuentra en la vertiente caribeña de las Cordilleras de Tilarán y Central, y en ambas vertientes (caribeña y pacífica) de la Cordillera de Talamanca (Figura 15); a 1400–3100 msnm (Figura 2); en ecosistemas de bosque montano lluvioso, nuboso y de roble.

Fenología: —En Costa Rica, esta especie florece y fructifica durante todo el año (Figura 13). Registré la presencia de agallas en 10 especímenes, que fueron colectados durante los meses: enero, febrero, marzo, junio, agosto y octubre (Lámina 20).

Etimología: —El epíteto específico proviene del apellido del médico alemán Karl Hoffmann (1823-1859), considerado el primer recolector de plantas residente en Costa Rica (Hammel *et al.*, 2003).

Comentarios generales: —Las flores estaminadas de *G. hoffmanniana* expelen un ligero olor a jugo de caña fermentado (obs. pers.; *Ramírez-Ortiz 1*; USJ). También se han reportado con un “olor dulce” (*Chazdon 185*; CR).

Aunque se ha informado que las flores estaminadas de *Geonoma* son deciduas y caen de las raquillas 1–12 horas post-antesis (Henderson, 2024), yo registré su presencia en cuatro especímenes de *G. hoffmanniana* (e. g., *Ramírez-Ortiz 2*; USJ) y tres de *G. edulis* (e. g., *Ramírez 742*; INB), que simultáneamente portaban flores carpeladas en antesis o incluso frutos. Esto es curioso, considerando que todas las especies del género se consideran protandras.

Existe el registro de un Curculionidae depredando flores de la especie (*Solano 2251*; INB, MO). Observé al menos una especie de mosca y una de mosquito (lámina 17) visitando raquillas mientras portaban flores estaminadas en antesis (*Ramírez-Ortiz 1*; USJ).

He registrado la rara presencia de una segunda bráctea peduncular más pequeña, en dos especímenes de esta especie. *Rodríguez 10865* (INB) presenta una de 9 cm de longitud, a 12

cm de distancia de la bráctea principal; y *Gamboa 366* (INB, MO) tiene una de 5 cm de longitud, 20 cm por encima de la bráctea principal.

La altura del tallo de esta especie, hasta donde se ha reportado, no excede a 4 m (Grayum, 2003; Henderson, 2011). Sin embargo, *Herrera 3429* (INB) registra un “tallo único de 10–15 m”. De ser así, esta es una de las dos especies de *Geonoma* que presenta los tallos más largos en Costa Rica, junto a *G. edulis*, en la cual se han reportado individuos con tallos que alcanzan hasta 10 m o más de largo (Grayum, 2003).

Notas taxonómicas: —*Geonoma hoffmanniana* fue descrita en 1869. En la primera revisión taxonómica que se publicó sobre el género, Wessels Boer (1968) la consideró como una especie distintiva restringida a Costa Rica. No obstante, Henderson *et al.* (1995) la trataron como un sinónimo heterotípico de *G. orbignyana*, sin rango alguno. En el tratamiento de Arecaceae para el Manual de Plantas de Costa Rica, Grayum (2003 en adelante) reconoce a *G. hoffmanniana* como una especie distintiva, alegando que es un nombre que, indudablemente, se aplica a las plantas de Costa Rica. Sin embargo, en la revisión más reciente de *Geonoma*, Henderson (2011) la degradó a una subespecie de *G. orbignyana* (junto al autónimo, donde sumió una larga lista de 13 nombres adicionales). El debate actual en torno a la identidad taxonómica de *G. hoffmanniana* se centra en el siguiente dilema: reconocerla como una especie distintiva –siguiendo a Grayum (2003 en adelante)– o, en cambio, como una subespecie de *G. orbignyana* –siguiendo a Henderson (2011)–.

Al momento de circunscribir a *G. orbignyana* subsp. *hoffmanniana*, Henderson (2011) encontró que esta difiere significativamente (t-test, $P < 0.05$) de *G. orbignyana* subsp. *orbignyana* en 12 variables (ancho del raquis, número de foliolos, longitud de las pinnas basales, ancho de las pinnas basales, ángulo de las pinnas basales, longitud de las pinnas apicales, ancho de las pinnas apicales, ángulo de las pinnas apicales, longitud de la bráctea peduncular, distancia de inserción entre las brácteas, longitud del pedúnculo y número de raquillas). Además, enfatizó que se encuentra geográficamente aislada de la otra subespecie, porque se restringe a Centroamérica.

Considerando que *G. orbignyana* subsp. *hoffmanniana* –como circunscrita por Henderson (2011)– presenta discontinuidad geográfica con relación a *G. orbignyana* subsp. *orbignyana*, de la que también difiere consistentemente en 12 caracteres morfológicos, conviene plantearse las siguientes interrogantes, a modo de reflexión: ¿Por qué no reconocer esta entidad como una

especie distintiva? ¿Cuánta variación morfológica debe acumularse para que una subespecie sea ascendida al rango de especie?

En este trabajo sigo el concepto morfológico de especie propuesto por Sokal y Crovello (1970), que implica reconocer como especies a las agrupaciones de individuos que comparten características morfológicas con una variación continua. Del mismo modo, interpreto las brechas o discontinuidades en la variación morfológica, especialmente cuando aparecen consistentemente en varios caracteres, como criterios de separación o límites interespecíficos.

La aplicación de dicho concepto de especie me lleva al reconocimiento inequívoco de *G. hoffmanniana* como una especie. Es decir, no encuentro razón para reconocerla como una subespecie. Sostengo que la evidente discontinuidad que presenta en varios caracteres morfológicos con relación a *G. orbignyana* subsp. *orbignyana*, además de la discontinuidad geográfica (que tal vez implique aislamiento reproductivo) es suficiente para que ostente el rango de especie distintiva. Considerando que estas diferencias morfológicas son significativas estadísticamente, considero que el concepto de *G. orbignyana* –sensu Henderson (2011)– es anómalo, algo amplio e impragmático. Y menos práctico resulta si consideramos la amplia variación intraespecífica presente a lo interno de *G. hoffmanniana* (véase la sección de “Variación intraespecífica. Morfotipos”).

Los hallazgos de Loiseau *et al.* (2019) y Olivares *et al.* (2024) representan argumentos adicionales que basamentan mi reconocimiento de *G. hoffmanniana* como especie en vez de subespecie (véase apartado de “Sistemática”). Con base en sus resultados, Loiseau *et al.* (2019) validaron los caracteres empleados por Henderson (2011) para la circunscripción a nivel de especies. No obstante, dejaron claro que las propuestas del autor a nivel infraespecífico (subespecies, morfotipos, variedades) carecen de soporte molecular, por ser incongruentes con los grupos genéticos que ellos recuperaron.

Así mismo, Olivares *et al.* (2024) concluyeron que, en vez de las cinco especies reconocidas por Henderson (2011) como miembros del clado de *G. undata* (*G. undata*, *G. orbignyana*, *G. trigona*, *G. talamancana* y *G. lehmannii*), podrían ser aproximadamente una docena de especies las que integran este complejo. Dicho de otro modo, el concepto de especie tan amplio empleado por Henderson (2011) para el reconocimiento de las especies del complejo de *G. undata*, no tiene soporte molecular. De hecho, los autores señalaron explícitamente que “los criterios morfológicos y geográficos empleados por Henderson (2011) para delimitar las especies de este complejo, y probablemente otras del género, requieren una reevaluación

completa” (p. 6). Luego reiteran que sus resultados “muestran que los rasgos morfológicos utilizados por Henderson (2011) probablemente no sean filogenética y taxonómicamente informativos, y que se necesita una nueva clasificación taxonómica” (p. 8).

Bajo esta perspectiva, mi propuesta de segregación de *G. hoffmanniana* de *G. orbignyana* (y de *G. edulis* de *G. undata*) se corresponde con los planteamientos de Loiseau *et al.* (2019) y Olivares *et al.* (2024). Ahora bien, Judd *et al.* (2016, p. 39) sostienen que “aunque los taxones sean grupos reales que existen en la naturaleza como resultado de un proceso histórico de evolución, los rangos taxonómicos, por sí mismos, son solo construcciones mentales [...]. No hay criterios para asignar un rango determinado a un taxón”. Dicho de otro modo, la asignación de los rangos taxonómicos es arbitraria (Mishler y de Luna, 1997). Más aún “todos los conceptos de especies requieren de algún juicio subjetivo” (Coyne y Orr, 2004, p. 34). La circunscripción de *G. hoffmanniana* que realizo aquí no es la excepción, pero se enmarca en una tendencia muy generalizada en la actualidad: ignorar las subespecies o elevarlas al nivel de especie (Dr. Michael Grayum, com. pers.).

Habiendo abordado el estatus de *G. hoffmanniana* con respecto a *G. orbignyana*, es preciso analizar su variación intraespecífica, pues “al igual que *G. edulis*, esta otra especie es sumamente variable” (Grayum, 2003, p. 269). En la sección de “Variación intraespecífica. Morfotipos”, caracterizo y comparo tres morfotipos principales sumidos bajo el nombre de *G. hoffmanniana*: las plantas con la inflorescencia espigada (GH0), las plantas con la inflorescencia de un solo orden de ramificación (GH1) y las plantas con hasta dos órdenes de ramificación (GH2).

Grayum (2003 en adelante) señala que el morfotipo GH0 (Figura 10) es muy parecido a *G. jussieuana*, pero que son especies distintas. Henderson (2011) puso a *G. jussieuana* en sinonimia bajo *G. orbignyana* subsp. *orbignyana*. Por vía de consecuencia, la distinción y el estatus entre *G. jussieuana* (= *G. orbignyana* subsp. *orbignyana*) y *G. hoffmanniana* ya fueron anteriormente discutidos. El morfotipo GH1 (Figura 18) se ajusta claramente al propio holotipo de *G. hoffmanniana*. Por último, el morfotipo GH2, aunque en apariencia externa se parece a *G. edulis* (especialmente al morfotipo GET, Figura 11), difiere de este en la posición de la inflorescencia, la distancia profilo-bráctea, la longitud del profilo, la longitud de la bráctea peduncular, la longitud del pedúnculo, el diámetro del pedúnculo, el número de raquillas, la longitud de las raquillas, el orden máximo de ramificación de la inflorescencia, la fisonomía de la bráctea peduncular y el profilo, y el tamaño de la planta.

El orden de ramificación de la inflorescencia y, consecuentemente el número de raquillas, son los principales caracteres que varían entre los tres morfotipos de *G. hoffmanniana*, pero estos caracteres suelen ser muy variables a lo interno de las especies de *Geonoma* (Wessels Boer, 1968; Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 2011). En Costa Rica, por ejemplo, *G. monospatha* de Nevers exhibe la misma variación. De manera que, estos morfotipos son tratados aquí como parte de la variación intraespecífica de *G. hoffmanniana*, siguiendo a Grayum (2003). Grayum (2003) sinonimizó a *G. molinae* bajo *G. hoffmanniana*, Henderson (2011) lo siguió y yo también estoy de acuerdo, pues revisé cualitativamente fotografías de los tipos de ambos nombres y no aprecié diferencias entre ellos que ameriten su separación.

Individuos de esta especie, tanto en herbario como en el campo, podrían ser confundidos con *G. brenesii* Grayum, *G. edulis* y *G. cuneata*. *Geonoma hoffmanniana* difiere de la primera por presentar la bráctea peduncular más grande, unida más arriba del perfilo y usualmente exserta del mismo (versus incluida). Además, *G. brenesii* tiene el tubo estaminodial profundamente crenado o subdigitadamente lobulado (versus subtruncado) y las raquillas pubescentes con pelos estrellados (versus subglabra o con pelos simples). De *G. edulis* difiere por los caracteres suministrados en la clave, y de *G. cuneata* (que además ocurre a menores altitudes: 0–1200 msnm) se distingue por tener la bráctea insertada mucho más arriba del perfilo.

Ejemplares representativos examinados: —COSTA RICA. Puntarenas: *Monro 5600* (INB, MO); *Herrera 3429* (INB); *Herrera 3427* (CR, MO); *Fletes 1* (INB, MO); *Rodríguez 11858* (CR, MO); *Solano 5093* (INB, MO); *Gamboa 708* (INB, MO); *Zamora 4058* (MO); *Solano 5067* (INB); *Alfaro 2182* (INB); *Gómez 21561* (CR); *Bello 191* (CR); *Bermúdez 193* (USJ); *Bello 1741* (CR); *Haber 2396* (CR, MO); *Ivey 261* (CR); *Hahn 6262* (INB). **Cartago:** *Blanco 632* (USJ); *Kappelle 5017* (CR); *Alfaro 3903* (INB, MO); *Acosta 527* (INB); *Gómez 19245* (MO); *Ramírez 697* (INB); *Ramírez 688* (INB); *Burger 6747* (CR); *Grayum 3723* (MO); *Rodríguez 4442* (INB); *Alfaro 2262* (INB); *Kriebel 4696* (INB); *Ramírez 731* (CR, INB); *Chavarría 637* (INB, MO); *Acosta 3144* (INB); *Hammel 19829* (MO); *Picado 358* (INB, MO); *Gamboa 386* (INB). **Heredia:** *Cascante 124* (CR); *Burger 6413* (CR); *Stevens 13979* (MO); *Corrales 8* (INB); *Rivera 184* (INB); *Chazdon 158* (CR); *Chazdon 173* (CR); *Chazdon 177* (CR); *Boyle 838* (CR); *Grayum 7124* (CR, MO); *Chazdon 185* (CR); *Santamaría 1608* (INB); *Ramírez-Ortiz 8* (USJ); *Ramírez-Ortiz 9* (USJ); *Ramírez-Ortiz 10* (USJ). **Alajuela:** *Rodríguez 6222* (INB); *Ivey 59* (CR); *Grayum 3854* (MO); *Haber 7316* (CR). **Limón:** *Rodríguez 10667* (INB, MO, USJ); *Soto 283* (INB); *Davidse 26207* (CR, MO); *Davidse 26208* (MO); *Burger*

10832 (CR); Davidse 28955 (CR, MO); Davidse 26197 (CR, MO); Davidse 26208 (MO); Rodríguez 10865 (INB); Santamaría 5674 (INB); Solano 3907 (CR, INB); Rodríguez 10989 (INB); Fernández 937 (INB); Monro 5529 (INB). **San José:** Boyle 7616 (INB); Aguilar 5072 (INB, MO); Ramírez 761 (INB); Cascante 1890 (CR); Cascante 1957 (CR).



Lámina 11. Holotipo de *G. hoffmanniana*, parte 1. *Wendland s. n.* (K, K000526464; https://plants.jstor.org/search?filter=name&so=ps_group_by_genus_species+asc&Query=%28Geonoma+hoffmanniana%29).

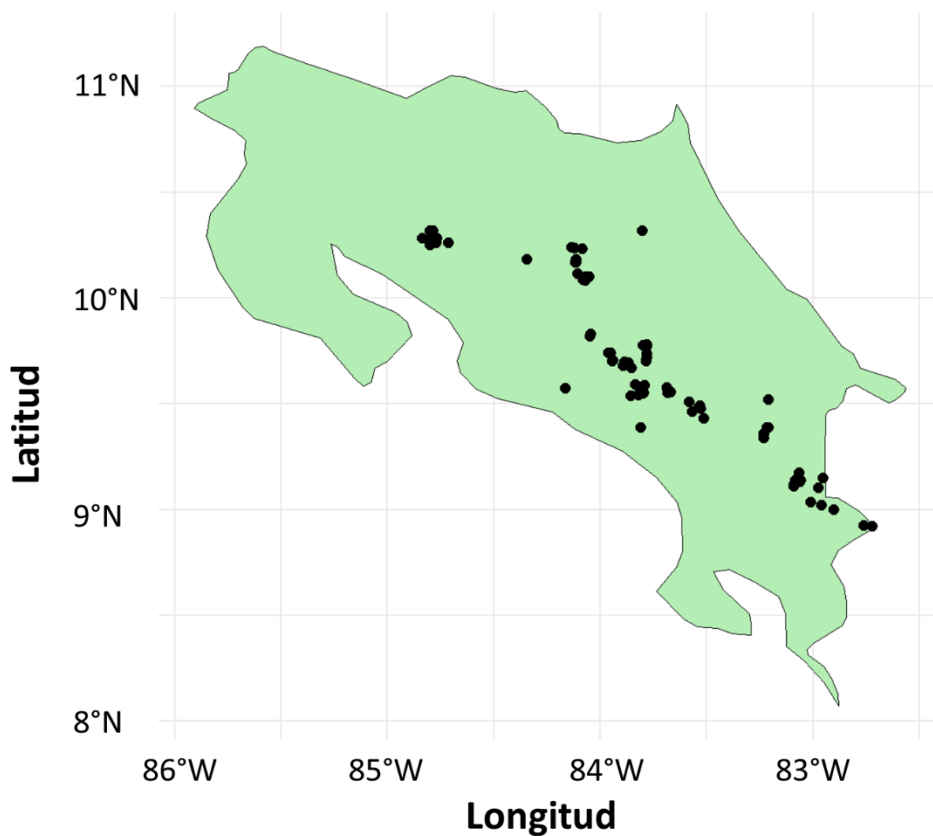


Figura 15. Mapa de distribución de *G. hoffmanniana* en Costa Rica. Esta especie ocurre en la vertiente caribeña de las Cordilleras de Tilarán y Central, y en ambas vertientes (caribeña y pacífica) de la Cordillera de Talamanca. Total de especímenes registrados: 117.

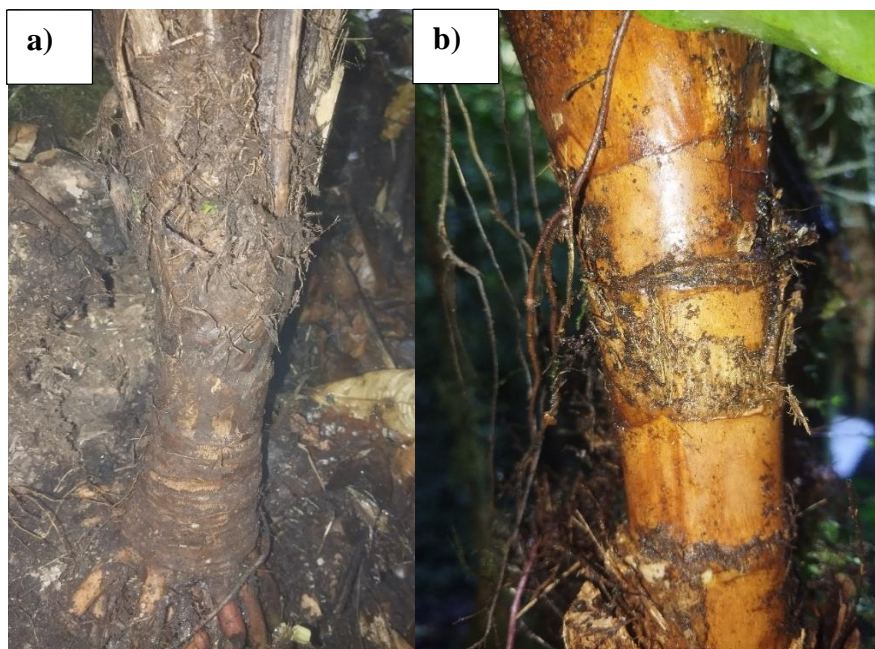


Lámina 13. *Geonoma hoffmanniana*: entrenudos. a): Entrenudos congestionados y nudos no evidentes, tallo subterráneo. b) Entrenudos espaciados, amarillentos y lisos, y nudos conspicuos, tallo aéreo. Costa Rica, San José, Estación Biológica Cuericí. Testigos: *Ramírez-Ortiz 1* y *Ramírez-Ortiz 3*, USJ; 9.55639, -83.66767; 2650 msnm; 11 de abril, 2024.



Lámina 14. *Geonoma hoffmanniana*: hábito de crecimiento (tallo solitario, no acaulescente, erecto y baculiforme) y posición de las inflorescencias (interfoliar). Nótese la variedad de estadios reproductivos en las inflorescencias de un mismo individuo: flores en anthesis, frutos inmaduros y frutos maduros. Morfotipo GH1. Costa Rica, Puntarenas, Parque Internacional La Amistad. Testigo: Álvarez 1587, CR; 9.139139, -83.066972; 2183 msnm; 25 de marzo, 2024. Créditos: Leonardo Álvarez.



Lámina 15. *Geonoma hoffmanniana*: hábito “acaulescente”. Nótese la inflorescencia surgiendo casi al nivel del suelo, con frutos inmaduros verdes. Costa Rica, San José, Estación Biológica Cuericí. Testigo: *Ramírez-Ortiz 1*, USJ; 9.55639, -83.66767; 2650 msnm; 11 de abril, 2024.



Lámina 16. *Geonoma hoffmanniana*: fragmento de inflorescencia en antesis estaminada. Nótese la bráctea peduncular envainando estrechamente el pedúnculo. Costa Rica, San José, Estación Biológica Cuericí. Testigo: *Ramírez-Ortiz 2*, USJ; 9.55639, -83.66767; 2650 msnm; 11 de abril, 2024.



Lámina 17. *Geonoma hoffmanniana*: frutos maduros. Nótese el color intensamente rojo de las raquillas, y el color negro-violeta lustroso de los frutos. Morfotipo GH1. Costa Rica, San José, Estación Biológica Cuericí. Testigo: *Ramírez-Ortiz 2*, USJ; 9.55639, -83.66767; 2650 msnm; 11 de abril, 2024.



Lámina 18. *Geonoma hoffmanniana*: flores estaminadas en antesis. Nótese la mosca visitando las flores, el color blanco de los estambres, el color rojo–amarillento del perianto, y las anteras insertadas en conectivos bífidos. Costa Rica, San José, Estación Biológica Cuericí. Testigos: *Ramírez-Ortiz 1* y *Ramírez-Ortiz 3*, USJ; 9.55639, -83.66767; 2650 msnm; 11 de abril, 2024.



Lámina 19. *Geonoma hoffmanniana*: raquillas con frutos inmaduros. Nótese el color rojo y la pubescencia de las raquillas, y las flores carpeladas no fertilizadas persistentes post-antesis. Costa Rica, Puntarenas, Parque Internacional La Amistad. Testigo: Álvarez 1587, CR; 9.139139, -83.066972; 2183 msnm; 25 de marzo, 2024). Créditos: Leonardo Álvarez.



Lámina 20. *Geonoma hoffmanniana*: inflorescencia en antesis carpelada. a) Inflorescencia completa. b) Perfilo removido para mostrar la inserción de la bráctea peduncular. Nótese la bráctea parcialmente exserta del perfilo; ambos son acanalados y no ensanchados; y envainan estrechamente el pedúnculo. c) y d) Fragmentos de raquillas. Nótese el color rosa del perianto, el color blanco del tubo estaminodial y las ramas estigmáticas recurvadas. Costa Rica, Heredia, próximo al PNBC. Testigos: *Ramírez-Ortiz 8* y *Ramírez-Ortiz 10*, USJ; 10.239435, -84.132526; 1400 msnm; 9 de agosto, 2024.



Lámina 21. *Geonoma hoffmanniana*: agallas. a) Infección leve en *Monro 5529* (INB). Nótese que algunas flores lograron desarrollar frutos. b) Infección leve en *Boyle 838* (CR). Nótese que hay algunas flores carpeladas en anthesis. c) y d) Infección total en *Santamaría 5674* (INB). Nótese la profusión de agallas en toda la inflorescencia.

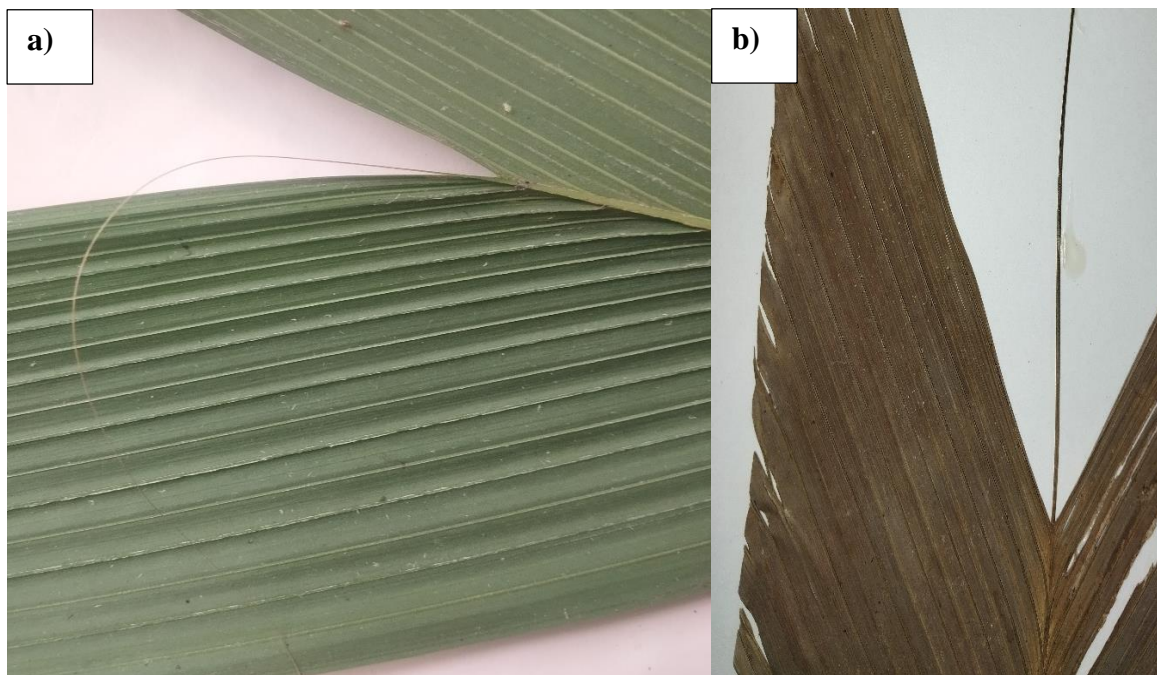


Lámina 22. *Geonoma hoffmanniana*: apículo. a) Foto de una planta en campo. b) Foto de un espécimen de herbario. Véase definición del apículo en el “Glosario de términos morfológicos”.

3. *Geonoma talamancana* Grayum, Phytologia 84(4): 324 (1998). TIPO: *Grayum 11033* (holotipo MO!, 3 partes; isotipos CR!, INB!, K, NY); 17 de agosto de 1995; Costa Rica, Limón, cantón de Limón, Cordillera de Talamanca, flanco N de la Fila de Matama, en cabeceras del Río Boyei, 9° 45' N, 83° 19' W, 1200-1300 m. **Láminas 23 y 24.**

Palmas terrestres de pequeño a mediano tamaño. **Tallos** solitarios, baculiformes o no, subterráneos o aéreos, de 1.1 (0–1.5) m de largo y 1.3 (1–2) cm de diámetro. Entrenudos espaciados, amarillentos y lisos, o congestionados, no escamosos. Nudos conspicuos o no evidentes. **Hojas** enteras o irregularmente pinnadas, plicadas, 9 (7–10) por tallo. Pecíolo-vaina de 47.1 (34–50) cm de longitud, verde–amarillento cuando seco. Hojas enteras oblanceoladas, bífidas en el ápice en ca. 2/5–3/5 de su longitud total, con 19–24(–40) venas primarias por lado. Hojas pinnadas con (1–)2–4 (–7) folíolos por lado. Folíolos del medio de 26–50 cm de largo. Base foliar corriendo diagonalmente hacia el raquis. Venas adaxialmente elevadas en sección transversal rectangular. **Inflorescencias** interfoliarias, espigadas. Perfilado acanalado, tubular, estrecho, alargado, envainando estrechamente el pedúnculo, más o menos persistente, y con fibras largas no ramificadas; de 31.1 (24.2–40) cm de largo. Bráctea peduncular ausente. Pedúnculo de 62.1 (32.5–82) cm de largo y 2.2 (1.7–2.7) mm de diámetro. Raquillas no filiformes, de 19 (12.5–25.5) cm de largo y 3.8 (2.1–5) mm de diámetro, de color marrón o marrón amarillento cuando secas, subglabras o cubiertas de cortos pelos adpresos, inconspicuos y marrones. Fosos florales dispuestos en espiral, internamente glabros. Labio proximal apiculado y lobulado antes de la antesis, desgarrándose en el centro post-antesis, con los márgenes superpuestos a los del labio distal. **Flores** estaminadas de 3.5–4 mm de largo, deciduas post-antesis, con 6 estambres. Tecas divergentes en la antesis, insertadas casi directamente en el ápice del filamento. Conectivos bífidos. Anteras cortas, curvadas o enroscadas en la antesis. Flores carpeladas de 3.5–4 mm de largo, con el tubo estaminodial subtruncado. Flores no fertilizadas persistentes post-antesis. **Frutos** negros, de 7.3(6.3–9) mm de largo y 5.2(4.5–8) mm de diámetro, ampliamente elipsoides–globosos, con un estípite basal asimétrico y prominente. Superficie del fruto no dividida en la madurez, rugosa, con numerosas y subepidérmicas fibras cortas tangenciales que convergen hasta el ápice.

Distribución y hábitat: —Esta especie se encuentra en ambas vertientes (caribeña y pacífica) de la Cordillera de Talamanca, y en la vertiente caribeña de la Cordillera Central (Figura 16); a 1200–2500 msnm (Figura 2); en ecosistema de bosque montano lluvioso.

Fenología: —Esta especie ha sido colectada o reportada con flores o frutos en febrero, marzo, abril, agosto y octubre. Registré la presencia de agallas en febrero, septiembre y octubre.

Etimología: —El epíteto específico proviene del nombre del lugar donde fue descubierta y donde usualmente ocurre: la Cordillera de Talamanca.

Comentarios generales: —Esta especie, conocida por mí solamente por 12 colectas, es muy rara. En principio, se creyó que era endémica de la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca, pero algunos ejemplares atribuidos a la especie ocurren fuera de esta área (e. g., *Soto 662*; INB y *Gamboa 1055*; INB). Además, ha sido reportada justo al otro lado de la frontera Costa Rica-Panamá (e. g., *Monro 4994*; INB, MO, BM, PMA). Henderson (2011) sospecha que existe discontinuidad geográfica en su distribución, pero la insuficiencia de especímenes impide demostrarlo. Es muy probable que futuros esfuerzos de colectas amplíen el rango de distribución de esta especie.

Hay un registro (*Solano 4818*; INB) de la presencia del escarabajo *Alumus ornatus* (Chrysomelidae) en plantas de *G. talamancana*. El colector sugiere que podrían estar asociadas al ciclo de vida del escarabajo.

Notas taxonómicas: —*Geonoma talamancana* fue descrita en 1998. Grayum (2003) y Henderson (2011) la reconocen como una especie distintiva. La combinación de inflorescencia consistentemente espigada, pedúnculo largo, ausencia de bráctea peduncular, hojas enteras y divididas (a veces en la misma planta) y tallo subterráneo o aéreo distinguen a esta especie de todas las demás del género, en su hábitat natural. De modo que, su identidad está fuera de discusión. A pesar de que hay muy pocos especímenes de esta especie, comentaré brevemente su variación intraespecífica, aunque reconozco que estas son observaciones tentativas y fragmentarias.

La división de la lámina foliar es un rasgo muy variable en la especie, siendo los extremos las hojas enteras de *Herrera 2785* (INB, MO) y las hojas profundamente divididas, casi sin limbo, de *Monro 4994* (INB, MO, BM, PMA). En este rango hay especímenes intermedios que presentan hojas menos divididas (e. g., *Cascante 608*; CR y *Gamboa 1055*; INB). Los especímenes con hojas divididas ocurren en todo el rango de distribución del taxón. Pero las plantas con hojas enteras provienen exclusivamente del Este de la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca (de donde es el holotipo). El número de foliolos por lado del raquis es también variable, y estos pueden ser anchos o estrechos. Las hojas enteras (e. g., *Herrera*

2785; INB, MO) suelen ser más ásperas, inflexibles y plicadas –y suelen tener las venas más prominentes– que las hojas divididas (e. g., *Gamboa 1055*; INB). La vaina foliar puede ser pequeña y con el margen entero (e. g., *Gamboa 1055*; INB) o conspicua, grande y marginalmente fibrosa (e. g., *Herrera 2785*; INB, MO). El color del raquis foliar y del peciolo-vaina es también variable.

Esta especie fue descrita con tallos solitarios (Grayum, 1998), pero hay un espécimen controversial reportado con tallos agrupados (*Henderson 1803*; INB, MO) que yo no he podido revisar físicamente. Henderson (2011) sostiene que es *G. talamancana*, pero Grayum (2003, p. 267) señala que “parece *G. cuneata* en aspecto general, pero fue descrita con tallo cespitoso, con renuevos basales. Esta es una condición única entre las spp. costarricenses sin tallo de *Geonoma* con infls. espigadas. Por demás, las infls. de este espécimen exponen un inusitado indumento raquilar. Posiblemente es una sp. inédita”. Si resulta ser que este espécimen carece de bráctea peduncular (lo que no he podido verificar), hay dos posibles implicaciones a futuro: asumirlo como parte de *G. talamancana*, ampliando su circunscripción y el conocimiento hasta ahora conocido de su variación morfológica, o interpretarlo como una nueva especie pendiente de describir. No podría ser tratado como *G. cuneata*, un taxón que consta consistentemente de bráctea peduncular (Grayum, 2003).

Los especímenes provenientes de donde es el holotipo del nombre (Este de la vertiente caribeña de la Cordillera de Talamanca) tienen las raquillas más largas y más anchas que los demás (\bar{x} = 21.8 cm versus 14.9 cm de longitud, N = 12; \bar{x} = 4.3 mm versus 3 mm de diámetro, N = 12). De igual manera, presentan el raquis foliar más largo (\bar{x} = 44.3 cm versus 27.4 cm de longitud, N = 12) y, por tanto, hojas más grandes. Sin embargo, estas observaciones se ven limitadas por el pequeño tamaño muestral, lo que impide describir tendencias sobre la variación intraespecífica de la especie.

Individuos de esta especie, tanto en herbario como en campo, podrían ser confundidos con *G. cuneata*, *G. lehmannii* y *G. jussieuana*. La distinción más inmediata de *G. talamancana* con respecto a todas estas es la ausencia de bráctea peduncular. Esta condición es altamente infrecuente en *Geonoma*, y de otro modo, conocida solamente en *G. monospatha* y *G. stricta*. *Geonoma monospatha* presenta tallos múltiples (versus solitarios en *G. talamancana*, como aquí circunscrita) e inflorescencias más pequeñas, con 2–3 raquillas, o más raramente espigadas (versus siempre espigadas). *Geonoma stricta* solo ocurre en Suramérica, por tanto, nunca traslapa geográficamente con *G. talamancana*.

Ejemplares examinados: —**COSTA RICA.** **Cartago:** *Blanco* 456 (USJ; paratipo); *Cascante* 608 (CR). **Heredia:** *Soto* 662 (INB). **Limón:** *Davidse* 29105 (CR, MO); *Solano* 4818 (INB); *Solano* 4766 (INB); *Herrera* 2789 (CR); *Herrera* 2785 (INB, MO; paratipo); *Rodríguez* 11488 (CR, MO). **Puntarenas:** *Gamboa* 1055 (INB). **PANAMÁ.** **Bocas del Toro:** *Monro* 4994 (INB, MO, BM, PMA).

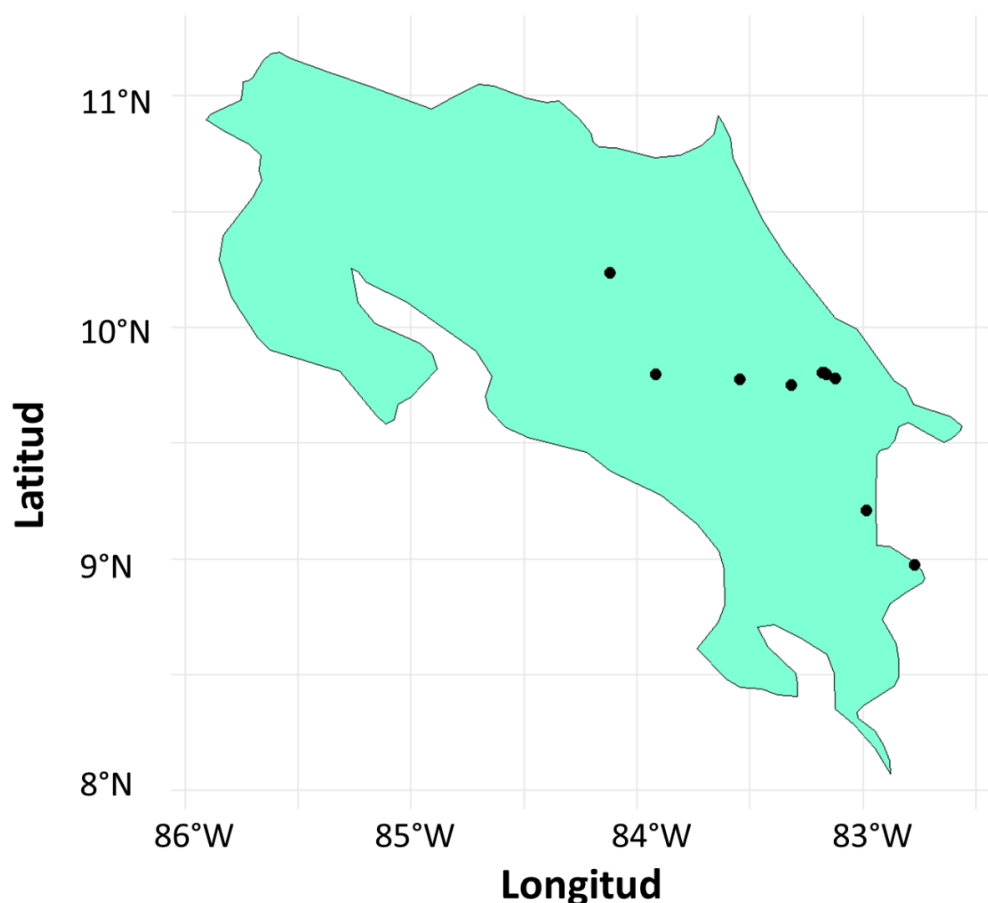


Figura 16. Mapa de distribución de *G. talamancana* en Costa Rica. Esta especie ocurre en ambas vertientes de la Cordillera de Talamanca, aunque existe un registro de la especie en la vertiente caribeña de la Cordillera Central. Total de especímenes registrados: 11.



Lámina 23. *Geonoma talamancana*: agallas. Infección leve en *Gamboa* 1055 (INB). Nótese que algunas flores lograron desarrollar frutos.



Lámina 24. Holotipo de *G. talamancana*, parte 1. Grayum 11033 (MO, MO-357809; <https://www.tropicos.org/specimen/101981597>).

CONCLUSIONES

Por ser el tercer género de palmas más rico en especies en el Neotrópico, *Geonoma* es un género emblemático. Pero también, históricamente ha sido un género de difícil tratamiento taxonómico, dada la amplia variabilidad morfológica intraespecífica que presenta. El principal objetivo de este trabajo fue presentar una revisión taxonómica del grupo de taxones que conforman el complejo de *G. edulis*, a nivel de Costa Rica. Implementé una metodología repetible, estandarizable y metódica, en aras de que la circunscripción presentada sea lo más objetiva posible, pero a la vez más práctica.

Al aplicar el concepto morfológico de especie de Sokal y Crovello (1970), reconocí a *G. edulis* como una especie, siguiendo a Grayum (2003) y contra Wessels Boer (1968), Henderson *et al.* (1995) y Henderson (2011). Hallé dos morfotipos geográficos sumidos bajo este nombre, tal como había sugerido Grayum (2003), pero dado que presentan una variación morfológica mayormente continua, no los reconocí a ningún nivel taxonómico.

De igual manera, reconocí bajo el rango de especie a *G. hoffmanniana*, en lo que concuerdo con Grayum (2003), pero no con Henderson *et al.* (1995) ni con Henderson (2011). Caractericé tres morfotipos bajo *G. hoffmanniana*, pero los mantengo aquí bajo una misma entidad, de una forma parcialmente tentativa. Puesto que, es posible que estudios futuros, con más material vivo disponible, permitan diferenciar al morfotipo GH0 como una entidad distintiva separada de GH1 y GH2. No propongo aquí a GH0, desde ya, como una variedad, subespecie o forma, por las mismas razones que esgrimí para no reconocer tampoco a *G. hoffmanniana* como una subespecie, *sensu* Henderson (2011): los rangos subespecíficos están quedando en desuso y se han vuelto poco prácticos.

Una de las principales controversias que quedó resuelta en este estudio, es la relativa a varios especímenes de *G. edulis* que habían sido identificados o confundidos con *G. hoffmanniana*, y viceversa, tomando en cuenta el traslape en los valores que presentan para la longitud profilobráctea. Con la clave propuesta, en base al análisis morfométrico, logré asignar (y en algunos casos reclasificar) inequívocamente todos los especímenes analizados a una u otra entidad. En este sentido, debo resaltar la valía de la fisonomía del profilo y la bráctea peduncular, como caracteres diferenciadores novedosos que no habían sido registrados previamente en la literatura. No descarto, en modo alguno, la posibilidad de hibridación entre estos taxones, y su comprobación puede ser materia de futuros estudios.

Geonoma talamancana, una entidad menos problemática que las demás, también quedó reconocida como una especie, en lo que concuerdo tanto con Grayum (2003) como con Henderson (2011). Empero, futuros estudios con una mayor disponibilidad de material de campo, podrían variar esta circunscripción.

Con relación a la historia natural, dos hallazgos novedosos e interesantes de este estudio fueron el de la fenología continua (eventos de floración y fructificación a lo largo de todo el año) de las especies simpátricas *G. edulis* y *G. hoffmanniana*, y el de la presencia de moscas de las agallas en ejemplares de *G. hoffmanniana* y *G. talamancana*. Este es el primer reporte de agallas en inflorescencias de este complejo de especies, el segundo a nivel del género *Geonoma* y el tercero a nivel de toda la familia Arecaceae. Las agallas que registré bien podrían ser de *Contarinia geonomae* (Diptera, Cecidomyiidae), de otra especie ya descrita, o bien de una especie inédita. En todo caso, esto es materia para futuros estudios.

Finalmente, conviene resaltar que, aunque me limité geográficamente a estudiar especímenes provenientes de Costa Rica, las conclusiones y propuestas de circunscripciones taxonómicas aquí presentadas son potencialmente extensibles a todo el rango de distribución de estos taxones. Y es que, en su estudio –más amplio geográficamente–, Henderson (2011) reconoció como una única entidad, morfológicamente consistente, las poblaciones de México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá correspondientes a *G. [undata subsp.] edulis*. Esto también aplica para las poblaciones de Nicaragua, Costa Rica y Panamá pertenecientes a *G. [orbignyana subsp.] hoffmanniana*; y de Costa Rica y Panamá sumidas bajo el nombre de *G. talamancana*. Por tanto, las implicaciones del presente trabajo no se limitan a Costa Rica.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, B. y Jiménez, F. (2009). Diversidad y distribución de palmas (Arecaceae) en tres fragmentos de bosque muy húmedo en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57 (Supl. 1), 83–92.
- Asmussen, C. B. y Chase, M. W. (2001). Coding and noncoding plastid DNA in palm systematics. *American Journal of Botany*, 88, 1103–1117.
- Asmussen, C. B., Dransfield, J., Deickmann, V., Barfod, A. S., Pintaud, J. C. y Baker W. J. (2006). A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 15–38.
- Bacon, C., Roncal, J., Andermann, T., Barnes, C., Balslev, H., Gutiérrez-Pinto, N., Morales, H., Núñez, L., Tunarozza, N. y Antonelli, A. (2021). Genomic and niche divergence in an Amazonian palm species complex. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 97(4), 498–512.
- Baker, W. J. y Couvreur, T. L. (2013a). Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. I. Historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 40, 274–285.
- Baker, W. J. y Couvreur, T. L. (2013b). Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. II. Diversification history and origin of regional assemblages. *Journal of Biogeography*, 40, 286–298.
- Baker, W. J. y Dransfield, J. (2016). Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 207–233.
- Baker, W. J., Norup, M. V., Clarkson, J. J., Couvreur, T. L., Dowe, J. L., Lewis, C. E., Pintaud, J. C., Savolainen, V., Wilmot, T. y Chase, M. W. (2011). Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of botany*, 108(8), 1417–1432.
- Baker, W. J., Savolainen V., Asmussen-Lange C. B., Chase, M. W., Dransfield, J., Forest, F., Harley, M. M., Uhl, N. W. y Wilkinson, M. (2009). Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of supertree and supermatrix approaches. *Systematic Biology*, 58, 240–256.

- Barrett, C. F., McKain, M. R., Sinn, B. T., Ge X. J., Zhang, Y., Antonelli, A. y Bacon, C. D. (2019). Ancient Polyploidy and Genome Evolution in Palms. *Genome Biology and Evolution*, 11(5), 1501–1511.
- Borchsenius F., Borgtoft-Pedersen, H. y Balslev, H. (1998). Manual of the palms of Ecuador. *Association of American Universities Report*, 37, 1–217.
- Borchsenius, F. (1997). Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 208, 187–196.
- Burret, M. (1930). Geonomeae americanae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 63, 123–270.
- Burret, M. (1940). Neue Arten aus Ecuador III. Palmae. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu BerlinDahlem*, 15, 23–38.
- Cárdenas, S., Echeverry-Galvis, M. A., Stevenson, P. R. (2021). Seed dispersal effectiveness by oilbirds (*Steatornis caripensis*) in the Southern Andes of Colombia. *Biotropica*, 53, 671–680.
- Chazdon, R. L. (1991). Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*: are species variations on a theme? *American Journal of Botany*, 78(5), 680–694.
- Couvreur, T. L., Forest, F. y Baker, W. J. (2011). Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology*, 9, 44.
- Cuenca, A. y Asmussen-Lange, C. B. (2007). Phylogeny of the palm tribe Chamaedoreae (Arecaceae) based on plastid DNA sequences. *Systematic Botany*, 32, 250–263.
- Dransfield, J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Baker, W. J., Harley, M.M. y Lewis, C. E. (2008). *Genera Palmarum: The evolution and classification of palms*. Richmond, UK: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Font Quer, P. (2000). *Diccionario de botánica. Ira. Ed.* Barcelona, España: Ediciones Península, 642 pp.
- Gagné R. J., Ley-López J. M. y Hanson, P. E. (2018). First new world record of a gall midge from palms: a new species of *Contarinia* (Diptera: Cecidomyiidae) from *Geonoma*

cuneata in Costa Rica. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 120(1), 51–61.

Galeano, G. y Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia – Guía de Campo*. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.

Givnish, T. J., Zuluaga, A., Spalink, D., Soto, M., Lam, V. K., Saarela, J. M., Sass, C., Iles, W. J., de Sousa, D. J., Leebens-Mack, J., Chris, J., Zomlefer, W. B., Gandolfo, M. A., Davis, J. I., Stevenson, D. W., de Pamphilis, C., Specht, C. D., Graham, S. W., Barrett, C. F. y Ané, C. (2018). Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots. *American journal of botany*, 105(11), 1888–1910.

González, J. y Grayum M. H. (2009). *Flora digital de La Selva. Arecaceae*. Costa Rica: Organización para Estudios Tropicales.

Grayum, M. H. (2003). Arecaceae. En Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C. y Zamora, N. (Eds.), *Manual de Plantas de Costa Rica: Vol. 2. Gimnospermas y Monocotiledóneas (Agavaceae-Musaceae)* (pp. 201-274). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 92.

Henderson, A. (2002). *Evolution and ecology of palms*. Bronx, New York: The New York Botanical Garden Press, 259 pp.

Henderson, A. (2011). A revision of *Geonoma* (Arecaceae). *Phytotaxa*, 17, 1–271.

Henderson, A. (2022). Arecaceae. En Ulloa Ulloa, C., Hernández, H. M., Barrie, F. R. y Knapp, S. (Eds.), *Flora Mesoamericana 7(1) (ined): Araceae a Typhaceae* (pp. 86-283). St. Louis, Missouri, EE. UU.: Missouri Botanical Garden. Publicado por primera vez en el sitio web de la Flora Mesoamericana el 28-enero-2022.

Henderson, A. (2024). Pollination Systems of Palms (Arecaceae). *Journal of Pollination Ecology*, 36, 144–248.

Henderson, A., Galeano, G. y Bernal, R. (1995). *Feld guide to the palms of the Americas*. New Jersey, EE. UU.: Princeton University Press, 352 pp.

Herzog, S. K. y Kessler, M. (1997). Dieta de una colonia de guácharos (*Steatornis caripensis*) en el Parque Nacional Carrasco, Cochabamba, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 30, 69–73.

- Judd, W., Campbell, C., Kellogg, E. A., Stevens, P. F., Donoghue, M. J. (2016). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. 4ta. Ed. Massachusetts, EE. UU.: Sinauer Associates, 696 pp.
- Knudsen, J. (1999). Floral scent differentiation among coflowering, sympatric species of *Geonoma* (Arecaceae). *Plant Species Biology*, 14(2), 137–142.
- Ley-López, J. M., Alvarado, C. M., Valerio, E. R., Wawrzyniak, M. K. y Chmielarz, P. (2024). Phenological patterns from two sympatric subspecies of the palm *Geonoma cuneata* (H. Wendl. ex Spruce) and their gall inductor *Contarinia geonomae* (Gagné). *Dendrobiology*, 91, 70–84.
- Lima, G., Ferreira, A. y Almeida, J. (2022). Taxonomy, distribution, and conservation status of *Geonoma* (Arecaceae, Arecoideae): new records for the Maranhão state, Brazil. *Caldasia*, 44(2), 248–259.
- Listabarth, C. (1999). The palms of the Surumoni área (Amazonas, Venezuela). I. Assemblage composition and survey of pollination strategies. *Acta Botánica Venezuelica*, 22, 141–151.
- Loiseau, O., Olivares, I., Paris, M., de La Harpe, M., Weigand, A., Koubínová, D., Rolland, J., Bacon, C. D., Balslev, H., Borchsenius, F., Cano, A., Couvreur, T. L., Delnatte, C., Fardin, F., Gayot, M., Mejía, F., Mota-Machado, T., Perret, M., Roncal, J., Sanín, M. J., Stauffer, F., Lexer, C., Kessler, M. y Salamin, N. (2019). Targeted capture of hundreds of nuclear genes unravels phylogenetic relationships of the diverse Neotropical palm tribe Geonomateae. *Frontiers in Plant Science*, 12(10), 864.
- Moore, H. (1963). The types and lectotypes of some palm genera. *Gentes Herbarum*, 9, 245–274.
- Moya, C. E. y Méndez, I. E. (2020). El género *Calypstrogyne* (Arecaceae) en Antillas Mayores. *Acta Botánica Cubana*, 219(1), 28–34.
- Olesen, J. y Balslev, H. (1990). Flower biology and pollinators of the Amazonian monoecious palm, *Geonoma macrostachys*: a case of Bakerian mimicry. *Principes*, 34, 181–190.
- Olivares, I., Tusso, S., Sanín, M. J., de La Harpe, M., Loiseau, O., Rolland, J., Salamin, N., Kessler, M., Shimizu, K. K. y Paris, M. (2024). Hyper-Cryptic radiation of a tropical montane plant lineage. *Molecular phylogenetics and evolution*, 190, 107954.

- Quero, H. y Pérez-Farrera, M. (2010). El género *Geonoma* (Arecaceae: Arecoideae) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(12), 231–237.
- Quinn, G. y Keough, M. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. New York, EE. UU.: Cambridge University Press, 557 pp.
- Read, R. W., Henderson, A., Ulloa, C. y Evans, R. J. (2009). *Flora de Nicaragua: Arecaceae*. Consultado en Trópicos, el 10-septiembre-2022. <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=40013674&projectId=7>
- Rodríguez-Buriticá, S., Orjuela, M. A. y Galeano, G. (2005). Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: An understory palm used as foliage in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 211(3), 329–340.
- Roncal, J., Blach-Overgaard, A., Borchsenius, F., Balslev, H. y Svenning, J. C. (2011). A dated phylogeny complements macroecological analysis to explain the diversity patterns in *Geonoma* (Arecaceae). *Biotropica*, 43, 324–334.
- Roncal, J., Borchsenius, F., Asmussen-Lange C. B. y Balslev, H. (2010). Divergence times in tribe Geonomateae (Arecaceae) coincide with tertiary geological events. En Seberg, O., Petersen, G. y Barfod, A. (Eds.), *Diversity, phylogeny, and evolution in the Monocotyledons* (pp. 245-265). Dinamarca: Prensa de la Universidad de Aarhus.
- Roncal, J., Francisco-Ortega, J., Asmussen, C. B. y Lewis, C. E. (2005). Molecular phylogenetics of tribe Geomeae (Arecaceae) using nuclear DNA sequences of phosphoribulokinase and RNA polymerase II. *Systematic Botany*, 30, 275–283.
- Roncal, J., Henderson, A., Borchsenius, F., Cardoso, S. R. y Balslev, H. (2012). Can phylogenetic signal, character displacement, or random phenotypic drift explain the morphological variation in the genus *Geonoma* (Arecaceae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106, 528–539.
- Sokal, R. y Crovello, T. J. (1970). The biological species concept: a critical evaluation. *The American Naturalist*, 104(936), 127–153.
- Spruce, R. (1869). Equatorial American Palms: *Geonoma* Willd. *The Journal of The Linnean Society*, 11, 65–184.

- Sylvester, O. y Avalos, G. (2013). Influence of light conditions on the allometry and growth of the understory palm *Geonoma undata subsp. edulis* (Arecaceae) of neotropical cloud forests. *American Journal of Botany*, 100(12), 2357–2363.
- Sylvester, O., Avalos, G. y Chávez, N. (2012). Notes on the Ethnobotany of Costa Rica's Palms. *Palms*, 56(4), 190–201.
- The Angiosperm Phylogeny Group [APG IV]. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Tunaroza, N. (2015). *Biología reproductiva y ecología de la polinización de dos especies de Geonoma Arecaceae en la Amazonía colombiana* [Tesis de Licenciatura]. Colombia: Universidad de La Salle, Escuela de Ciencias Básicas y Aplicadas.
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W. H., Li, D. Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. y Smith, G. F. (Eds.). (2018). Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (Shenzhen Código) adoptado por el XIX Congreso Botánico Internacional Shenzhen, China, julio de 2017. *Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books*.
- Uhl, N. W. y Dransfield, J. (1987). *Genera palmarum*. Allen Lawrence, Kansas: L. H Bailey Hortorium and The International Palm Society, 541 pp.
- Valladares, F. y Niinemets, U. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39, 237–257.
- Von Mohl, H. (1831). De structura palmarum. En von Martius, C. F., *Historia naturalis palmarum: Vol. 1. Palmas generatim tractat* (pp. 1–334). Alemania: Múnich.
- Wessels Boer, J. G. (1968). The Geonomoid palms. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde. Tweede Sectie*, 58, 1–202.
- Willdenow, C. (1805). *Species Plantarum. Vol. 4, part 1*. Berlin, Germany: G. C. Nauk, 629 pp.

Zelterman, D. (2015). *Applied multivariate statistics with R*. Basel, Switzerland: Springer International Publishing, 393 pp.

Zona, S. y Henderson, A. (1989). A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, 11, 6–21.

ANEXOS

Anexo 1. Listado de variables morfológicas registradas.

Morfoespecie	Latitud	Longitud	
Herbario y No.	Colector y No. de colecta		
Sitio de colecta	Fecha		
Caracteres cuantitativos	Mediciones		
1) Long. tallo (m)			
2) Diám. tallo (cm)			
3) Long. entrenudo (cm)			
4) No. hojas por tallo (n)			
5) Long. peciolo-vaina (cm)			
6) Long. raquis foliar (cm)			
7) Ord. ramif. inflo. (n)			
8) Long. bráct. pedúnc. (cm)			
9) Long. perfilo (cm)			
10) Dist. bráct. pedúnc.-prof. (cm)			
11) Long. pedúnc. (cm)			
12) Diám. pedúnc. (mm)			
13) No. raquillas inflo. (n)			
14) Long. raquilla (cm)			
15) Diám. raquilla (mm)			
16) Long. fruto (mm)			
17) Diám. fruto (mm)			
Caracteres cualitativos	Estados potenciales		
	1	2	3
1) Color y pubesc. entrenudos			
2) Fisonomía perfilo-bráctea ped.			
3) Superficie perfilo			
4) Superficie raquillas			
5) Pubescencia fosos florales			
6) Forma anteras antesis			
7) Forma fruto			
8) Superficie fruto madurez			
9) Superficie del fruto (cuando seco)			
10) Tallo			
11) Pétalos			
12) Bráctea peduncular			
13) Condición bráctea-perfilo			
14) Posición inflorescencia			
15) Hoja			

Anexo 2. Protocolo de toma de datos.

Variables cuantitativas
1) Longitud del tallo (medida desde la base del tronco hasta el punto de inserción de la primera hoja o inflorescencia)
2) Diámetro del tallo (medido 5 cm por debajo de la inserción de la primera hoja o inflorescencia)
3) Longitud del entrenudo (medida en el entrenudo colocado a una distancia de 5 cm por debajo de la inserción de la primera hoja o inflorescencia)
4) Número de hojas por tallo (considerando solo las hojas completamente desarrolladas)
5) Longitud del peciolo-vaina (medida en hojas completamente desarrolladas, desde la base de la vaina foliar hasta la base de la lámina o de la primera pinna)
6) Longitud del raquis foliar (medido en hojas completamente desarrolladas, desde la base de la lámina o de la primera pinna, hasta el ápice de la vena media, sin considerar el apículo)
7) Orden de ramificación de la inflorescencia (contado en inflorescencias completamente desarrolladas o en infrutescencias)
8) Longitud de la bráctea peduncular (medida en inflorescencias con el raquis-raquillas ya exsertas de la bráctea, o en infrutescencias, desde el punto de inserción en el pedúnculo (base) hasta el ápice de la bráctea peduncular)
9) Longitud del perfilo (medida en inflorescencias con el raquis-raquillas ya exsertas de la bráctea, o en infrutescencias, desde el punto de inserción en el pedúnculo (base) hasta el ápice de la bráctea peduncular)
10) Distancia entre la bráctea peduncular y el perfilo (medida como la distancia comprendida entre los puntos de inserción de ambas estructuras, en inflorescencias con el raquis-raquillas ya exsertas de las brácteas, o en infrutescencias)
11) Longitud del pedúnculo (medida en inflorescencias completamente desarrolladas o en infrutescencias, desde el punto de inserción en el tallo (base) hasta el punto de inserción de la primera rama de la inflorescencia o el punto de inserción de la primera flor si la inflorescencia es espigada)
12) Diámetro del pedúnculo (medido 5 cm por debajo de la inserción de la primera raquilla, flor o ramificación)
13) Número de raquillas (contado en una de las inflorescencias completamente desarrolladas o de las infrutescencias, escogida al azar en cada planta)
14) Longitud de las raquillas (se escogió al azar una de las inflorescencias completamente desarrolladas o infrutescencias de cada planta. Luego, se seleccionaron 3 raquillas al azar y se midieron sus longitudes, desde el punto de inserción en el raquis hasta el ápice de la raquilla. Se calculó el promedio de estas longitudes y ese fue el dato absoluto considerado en esta investigación. En espigas, solo se tomó una medida)
15) Diámetro de las raquillas (se escogió al azar una de las inflorescencias completamente desarrolladas o infrutescencias de cada planta. Luego, se seleccionaron 3 raquillas al azar y se midieron sus diámetros, justo a ½ de sus longitudes. Se calculó el promedio de estos diámetros y ese fue el dato absoluto considerado en esta investigación. En espigas, solo se tomó una medida)
16) Longitud del fruto (medido en frutos preferiblemente maduros. Se escogió al azar una de las infrutescencias de cada planta. Luego, se seleccionaron 3 frutos al azar y se midieron sus longitudes, desde su base hasta su ápice –distancia entre los extremos más distales–. Se calculó el promedio de estas longitudes y ese fue el dato absoluto considerado en esta investigación)
17) Diámetro del fruto (medido en frutos preferiblemente maduros. Se escogió al azar una de las infrutescencias de cada planta. Luego, se seleccionaron 3 frutos al azar y se midieron sus diámetros en sus partes más anchas. Se calculó el promedio de estos diámetros y ese fue el dato absoluto considerado en esta investigación)

Variables cualitativas	Estados potenciales
1) Color y pubescencia de los entrenudos	Amarillentos y lisos (1)/rojizos con escamas parduzcas (2)/marrones densamente escamosos (3)
2) Fisonomía del perfilo y la bráctea peduncular	Acanalados, estrechamente envainando el pedúnculo (1)/no acanalados, no envainando estrechamente el pedúnculo (2)
3) Superficie del perfilo	Plano con tomento denso y marrón/surcado con crestas juntas, iguales, paralelas, indivisas (1)/sin crestas (2)/con crestas separadas, densamente tomentosas, a veces divididas (3)
4) Superficie de las raquillas	Con salientes o crestas puntiagudas y fibrosas (1)/sin proyecciones (2)
5) Pubescencia de los fosos florales	Densamente pilosos (1)/glabros (2)
6) Forma de las anteras en la antesis	Enroscadas (1)/rizadas (2)/rectas y paralelas (3)
7) Forma del fruto	Ovoide y con ápice cónico (1)/no ovoide y sin ápice cónico (2)
8) Superficie del fruto en la madurez	No partida (1)/profundamente partida (2)
9) Superficie del fruto (cuando seco)	Rugosa con numerosas fibras cortas, subepidérmicas y tangenciales (1)/no rugosa (2)
10) Tallo	Solitario (1)/agrupado (2)
11) Pétalos	Emergentes, valvados por todas partes (1)/no emergentes, no valvados (2)
12) Bráctea peduncular	Ausente (1)/presente (2)
13) Condición de la bráctea en el perfilo	Incluida (1)/excluida o exserta(2)
14) Posición de la inflorescencia	Infrafoliar (1)/interfoliar (2)
15) Hoja	Entera (1)/ dividida(2)