

Breve revisión sobre la polinización de cícadas en el istmo de Panamá.

BRIEF REVIEW OF THE POLLINATION OF CYCADS IN THE ISTHMUS OF PANAMA.

Alberto S. Taylor Blake

Universidad de Panamá, Departamento de Botánica. asidneyb@gmail.com.

RESUMEN

Los dos géneros de insectos que polinizan las cícadas (todas del género *Zamia*) en Panamá son el gorgojo *Notorhopalotria* (Coleoptera: Belidae: Oxycoryninae: Oxycorynini) y el erotilidae (escarabajo) *Pharaxonotha*. (Coleoptera: Erotilidae) Hay cierta relación geográfica entre las poblaciones de los hospederos de cícadas y sus polinizadores. No se hallan gorgojos en las cícadas de islas de Panamá, pero sí los escarabajos, los cuales hallamos en todas las poblaciones de cícadas del Istmo. Por esta razón, pensamos que los escarabajos son los principales polinizadores de cícadas americanas y ocupan una posición basal o más antigua en la herbivoría polínica de cícadas. Algunos de los polinizadores de las zamias del Istmo también se hallan en especies comunes a Panamá, Costa Rica y Colombia. Según nuestros datos ecológicos y experimentales, ahora podemos reconocer algunos grupos y sus lugares geográficos, según las plantas hospederas: Grupo *Notorhopalotria montgomeryensis* del oeste vertiente pacífica (en *Zamia fairchildiana* y *Z.pseudomonticola* como hospederos), *N. taylori* de Chiriquí norte y zonas altas de Veraguas y Coclé (*Z.pseudoparasitica* como hospedero), y grupo *N.panamensis* de la zona canalera, Colón, Panamá este y Darién (*Z.stevensonii*, *Z.elegantissima*, *Z.dressleri* y *Z.obliqua* como hospederos). En cuanto a los polinizadores del género *Pharaxonotha*, encontramos a *P. confusa* como grupo atlántico noroeste hasta Colón y zona canalera como hospederos tenemos a *Z. obliqua*, tanto del Darién panameño como del Chocó Colombiano, a *Z.fairchildiana*, *Z. pseudomonticola*, *Z.elegantissima*, *Z. stevensonii*, *Z. dressleri* y *Z.nana*). Todavía no tenemos nombre para la *Pharaxonotha* de tierras altas de Chiriquí y Coclé (*Z. imperialis*, *Z. lindleyi*, *Z.hamannii*, *Z. skinneri*, *Z.nesophilay*), pero varios de estos géneros (*Z.lindleyi*, *Z. hamannii*, *Z.skinneri* y *Z.nesophila*) todas están en un mismo grupo con *Z. encephalartoides* y *Z. tolimenis* de Colombia. Si los polinizadores de *Z. neurophyllidia* en Panamá son los mismos que los de *Z.neurophyllidia* en Costa Rica, el polinizador sería el erotílido *Pharaxonotha clarkorum*. Todavía hay mucho que esclarecer en cuanto a la relación polinizador-hospedero cícada. ´porque todavía nos falta por determinar los polinizadores similares a *Pharaxonotha* que polinizan a *Z.cunaria*, *Z.ipetienis*, *Z.imperialis* y *Z. manicata*.

Palabras clave: cícadas, Cycadaceae, Zamiaceae, polinización.

INTRODUCCIÓN

El estudioso de las cícadas, por largo tiempo creía que, como gimnospermas, eran polinizadas por el viento (Chamberlain, 1919), sin embargo, con la excepción de algunos casos probados de polinización aérea en *Cycas* (Hamada et al, 2015; Marler & Lindström, 2015; Kono & Tobe, 2007) cuando la dehiscencia polínica se produce muy cerca de plantas con conos ovulados receptivos, todas las especies de cícadas investigadas demuestran polinización entomófila (Tang et al, 2018; Kono & Tobe, 2007; Norstog & Nicholls, 1997; 1990). En las especies del género *Zamia*, incluidas 16 de las 17 especies descritas en Panamá, cuatro géneros (*Rhopalotria*, *Notorhopalotria*, *Pharaxonotha* y uno desconocido) seis subgéneros y varias especies de coleópteros han sido indentificados, con la posibilidad de otros géneros aun no identificados (Tang et al, 2018). En las cícadas istmeñas, todas, hallamos el género *Pharaxonota* (Pakaluk, 1988) o un género similar (Terry et al, 2012; Taylor, 2012, Taylor et al, 2012; Taylor et al, 2008; Taylor et al, 2007), y en 7 de las 17 descritas también se halla, a la vez, un curculiónido de 3 especies (Tang et al, 2018; Taylor et al, 2012; Taylor et al, 2007). Así como sus hospederos de cícadas, los polinizadores se extienden entre las fronteras con Costa Rica y Colombia (Fig. 1). Así mismo, se ha encontrado entomofilia en otros géneros de cícadas: *Dioon* de México con los gorgojos de los géneros *Parallocorynus*, *Protocorynus* y *Rhopalotria* (O'Brien & Tang, 2015); *Ceratozamia* de México con escarabajos de *Pharaxonotha* por identificar (Pérez-Farrera, 2008); *Microcycas* de Cuba con escarabajos del género *Pharaxonotha* (Chávez R & Genaro J. 2005; Vovides et al, 1997); *Cycas* con *Carpophilus chalybeus* (Nitidulidae, Coleoptera) (Kobe M & Tobe H, 2007) en Japón con *C.revoluta* como hospedero de conveniencia; *C. ophiolitica* en Australia (Hall J.A & Walter G. H., 2018) con varias especies de coleópteros, tales como un curculiónido desconocido, *Hapalips* sp. (Erotylidae) y *Ulmoides* sp.(Tenebrionidae); *Stangeria* de Sudáfrica con coleópteros Nitidulidae como polinizadores efectivos (Proaches & Johnson, 2009); *Encephalartos frodirici-guilielmi* polinizado por un erotylidae desconocido, *Melacucujus encephalarti* (Cucujoidea), *Portheles hispidus* (Curculionidae) y un Erotilidae desconocido (Suinyuy et al, 2009); *Lepidozamia* de Australia con polinización por gorgojos del género *Tranes* (Hall et al, 2004); *Macrozamia* de Australia con polinización por gorgojo del género *Tranes* y *Cycadothrips* (Terry et al, 2005); *Bowenia* de Australia polinizado por gorgojos del género *Miltotranes* (Coleoptera: Curculionoidea) (Wilson, 2002).

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante aproximadamente 25 años, y con varias giras de reconocimiento del momento de dehiscencia de conos polínicos y receptividad de conos ovulados (Fig.2), erróneamente llamados conos masculinos y femeninos respectivamente en forma extensiva en la literatura de cicadales, se recolectaron coleópteros en todas las especies descritas del género *Zamia* en Panamá, excepto en *Z.neurophyllidia*, debido a la falta de conos polínicos en tres ocasiones de gira a la población respectiva. De acuerdo con la Fig.2 la mayoría de las especies de *Zamia* en Panamá liberan polen y son receptivos en épocas determinadas del año. La mayoría liberan polen entre octubre y diciembre, los meses de lluvias más intensas. Al principio, por desconocer de la técnica, se introducían en frascos con mezcla de alcohol etílico, formaldehído y ácido acético (solución FAA, muy usada en microtecnia vegetal) o se mantenían secos al aire. Para los ensayos de secuencia genómica, se tuvo que variar y buscar con mucha dificultad nuevas muestras, las cuales fueron puestas en alcohol etílico al 75-95%. Estas preparaciones sirvieron y sirven para los trabajos de filogenia con utilización de métodos tantos morfológicos como moleculares, que se realizan en laboratorios de universidades extranjeras con la infraestructura adecuada.

OBJETIVOS

Reconocer y determinar taxonómicamente los insectos que polinizan las zamias del Istmo de Panamá, para tener más información sobre la reproducción de las mismas bajo condiciones naturales.

Tener las bases para escribir proyectos de protección tanto de las especies de *Zamia* como de sus polinizadores dentro de las poblaciones naturales.



Fig. 1. POBLACIONES NATURALES INVESTIGADAS DE CÍCADAS (ZAMIAS) EN PANAMÁ

Especie	Mes de dehiscencia y receptividad de conos
<i>Zamia manicata</i>	abril
<i>Z. ipetiensis</i>	octubre-noviembre
<i>Z. cunaria</i>	octubre-noviembre
<i>Z. elegantissima</i>	noviembre-diciembre
<i>Z. stevensonii</i>	fines noviembre-inicio enero
<i>Z. dressleri</i>	octubre-noviembre
<i>Z. nana</i>	marzo-abril
<i>Z. pseudoparasitica</i>	fines de agosto-septiembre-octubre
<i>Z. imperialis</i>	octubre-noviembre
<i>Z. pseudomonticola</i>	diciembre-enero
<i>Z. lindleyi</i>	fines septiembre-octubre-inicios noviembre
<i>Z. obliqua</i>	enero-febrero
<i>Z. fairchildiana</i>	enero
<i>Z. hamannii</i>	septiembre-octubre-diciembre
<i>Z. nesophila</i>	septiembre-diciembre
<i>Z. skinneri</i>	diciembre
<i>Z. neurophyllidia</i>	septiembre-octubre probables

Fig. 2. Meses de dehiscencia de conos polínicos y receptividad de conos ovulados de *Zamia* en el Istmo de Panamá.

RESULTADOS

En forma abreviada presentamos los resultados sobre los polinizadores de las zamias del Istmo de Panamá, todas de los géneros *Notorhopalotria* (Coleoptera: Belidae: Oxycoryninae) según O'Brien y Tang (2015) o *Pharaxonotha* (Tang et al, 2018). El orden de presentación es solo para explicar la polinización dentro de un abanico geográfico de este a oeste y teniendo en cuenta que muchas especies de *Zamia* son polinizadas por las mismas especies de coleópteros (O'Brien & Tang, 2015), aunque en el caso de *Zamia obliqua* en Colombia se ha obtenido un gorgojo morfológicamente y molecularmente distinto a *Notorhopalotria panamensis*, el gorgojo copolinizador (con el langúrido *Pharaxonotha confusa*) de *Z. obliqua* del Darién panameño (Tang et al, 2018). Por esta razón, se sugiere (Tang et al, 2018) que la especie de *Z. obliqua* del Chocó colombiano es una especie distinta de la del Darién panameño. Sin embargo en un trabajo imolecular inédito de Michel Calonje (información personal) *Z. obliqua* del Darién es muy similar al del Chocó colombiano. La fig. 3 (A-C) nos muestra imágenes de los polinizadores de *Z. cunaria*, y *Z. ipetiensis*, todas de especies por describir del género *Pharaxonotha* (Coleoptera: Erotylidae: Pharaxonothinae) y la Fig.3 (D-E) nos muestra los polinizadores coleópteros de *Z. manicata*, morfológicamente similares al género *Pharaxonotha*, pero, según Tang (comunicación personal) quizá sea de un género diferente.

En la Fig. 4. Tenemos polinizadores de *N. panamensis* y *P. confusa* sacados de conos polínicos dehiscentes de *Z. elegantissima* (Fig. 4. A) y de conos polínicos dehiscentes de *Z. stevensonii* (Fig. 4 B-D). También larvas de *N. panamensis*, sacadas de conos polínicos de *Z. stevensonii*. Estos polinizadores y sus hospederos son de la provincia de Colón y Panamá, generalmente dentro de la zona canalera.

En la Fig. 5 hallamos los polinizadores *P. confusa* (Fig. 5A) y *N. panamensis* (Fig. 5B) de *Z. dressleri*, igualmente el mismo polinizador *P. confusa* de *Z. nana* (Fig. 5C). También hallamos los polinizadores de *Z. pseudoparasitica*, un erotílido *Pharaxonotha* todavía por describir y el gorgojo *N. taylori*. Estos polinizadores se consideran muy específicos a *Z. pseudoparasitica*.

En la Fig. 6 hallamos los polinizadores de *Z. pseudomonticola*, el erotílido *P. confusa* (Fig. 6A) y el gorgojo *N. montgomeryensis* (Fig. 6B). Así mismo, hallamos el polinizador, supuestamente el mismo, *Pharaxonotha* sp. de *Zamia lindleyi* y *Z. hamannii*.

Con los polinizadores *P. confusa* (Fig. 7C superior) y *N. montgomeryensis* (Fig. 7C inferior) de *Z. fairchildiana*, los mismos que polinizan a *Z. pseudomonticola* ya arriba tratado, solo nos falta presentar en la misma Fig. 7, los polinizadores *Pharaxonotha* todavía por describir de *Z. nesophila* (Fig. 7A) y de *Z. imperialis* (Fig. 7B). Según comunicación verbal y árboles moleculares (Tang et al, 2018), el polinizador de *Z. hamannii*, *Z. nesophila* y *Z. lindleyi*, con algunas diferencias se pueden considerar de la misma especie.

CONCLUSIÓN

Por el momento se han determinado por métodos morfológicos y moleculares con secuencia del gen 16Sr RNA seguidos de análisis cladístico, dos géneros de coleópteros, uno del gorgojo *Notorhopalotria* y el otro el erotílido *Pharaxonotha*. En muchas especies diferentes se encuentran los mismos polinizadores, pero todavía faltan por describir con secuencia molecular los polinizadores de *Zamia pseudoparasitica* que, en términos generales, es la única angiosperma obligatoriamente de hábito epífita.



Fig. 3. Polinizadores de zamias de Panamá oriental y provincia de Darién. A. *Pharaxonotha* sp. de *Zamia ipetiensis*
B-C. *Pharaxonotha* sp de *Z. cunaria*. D-E. Polinizador desconocido de *Z. manicata* semejante a una especie de *Pharaxonotha*.

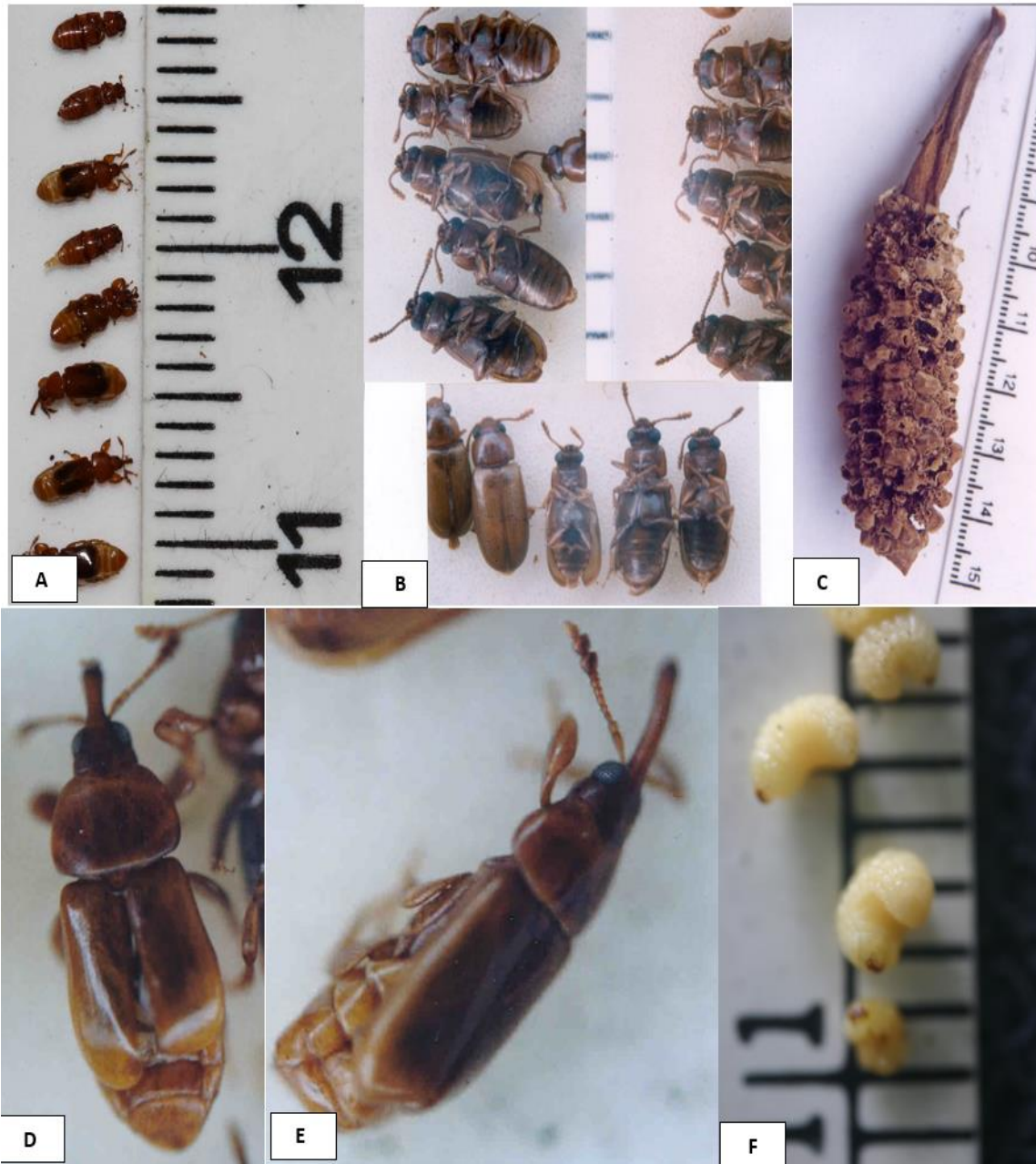


Fig. 4. Polinizadores de zamias de la provincia de Colón y área canalera de la provincia de Panamá: A. Gorgojos de *Notorhopalotria panamensis* y escarabajos de *Pharaxonotha confusa*, sacados de cono polínico de *Z.elegantissima* cerca de Portobelo, Colón B. *Pharaxonotha confusa* de cono polínico de *Z.stevensonii* del área canalera. C. Cono polínico viejo de *Z.stevensonii* con agujeros de salida y larvas de *N.panamensis* –D-E. Macho (izquierda) y hembra (derecha) del gorgojo de *N. panamensis* en conos polínicos de *Z.stevensonii* del área canalera. F. Larvas de *N.panamensis* sacadas de su cápsula de latencia en C.

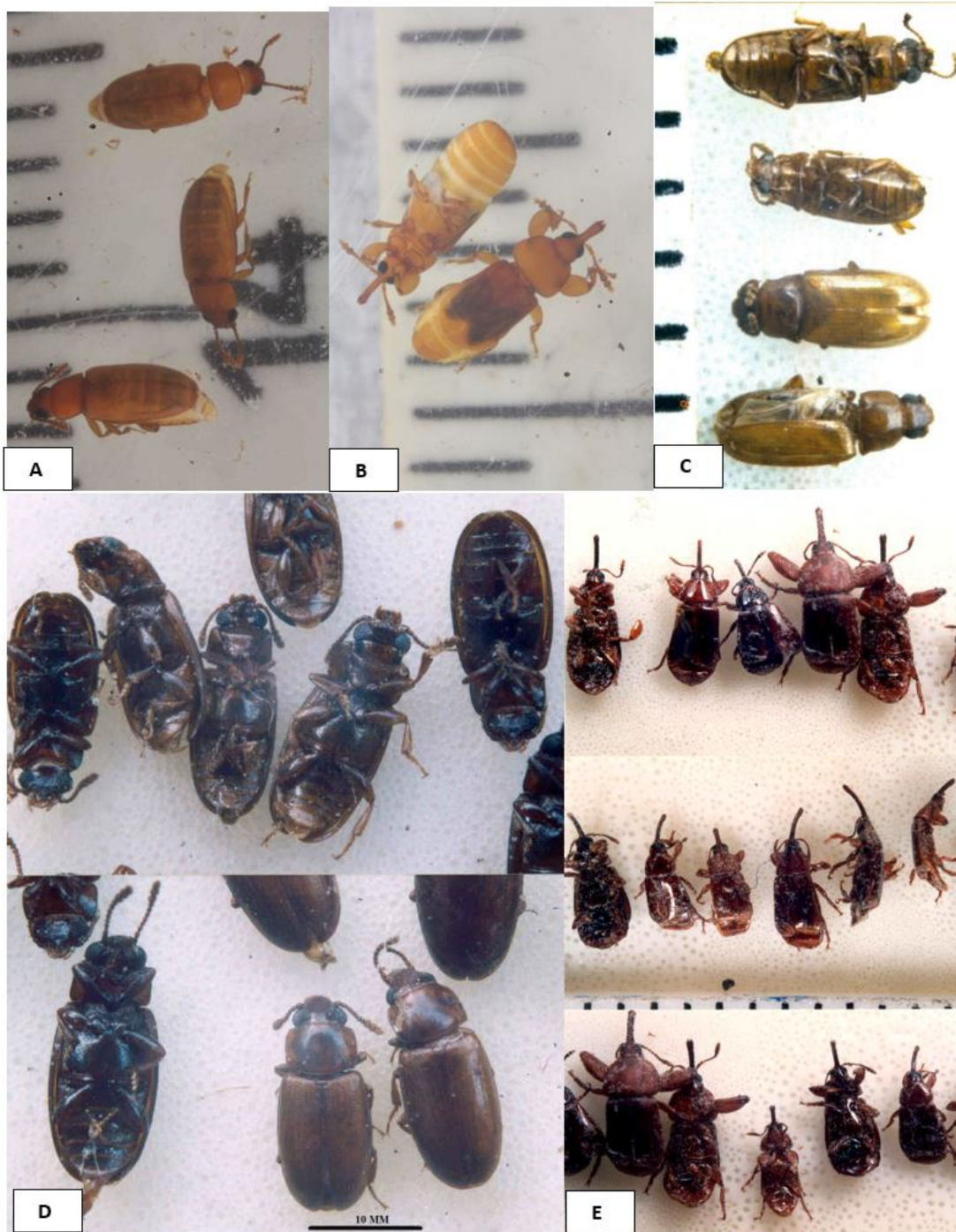


Fig. 5. Polinizadores de *Zamia* de Zona colón, Panamá central y Chiriquí. A. *Pharaxonotha confusa* de cono polínico de *Z.dressleri*. B. *N panamensis* de cono polínico de *Z.dressleri*. C. *Pharaxonotha* sp. de cono polínico de *Z.nana* D. *Pharaxonotha* sp. de cono polínico de *Z.pseudoparasitica*. E. Gorgojos de *N.taylori* de cono polínico de *Z. pseudoparasitica*



Fig. 6. Polinizadores de *Zamia* del noreste y oeste de Panamá. A. Escarabajos de *Pharaxonotha confusa* de cono polínico de *Z.pseudomonticola* en Chiriquí. B.Gorgojos *Notorhopalotria montgomeryensis* de cono polínico de *Z. pseudomonticola* C. *Pharaxonotha* sp. de cono polínico de *Z.lindleyi* de Fortuna, Chiriquí. D. Escarabajo *Pharaxonotha* sp. De cono polínico de *Z.hamannii*.



Fig. 7. Polinizadores de *Zamia* de Panamá central y oeste. A. Escarabajos de *Pharaaxonotha* sp. de cono polínico de *Z.nesophila* en Isla Colón, Bocas del Toro, Panamá. B. *Pharaaxonotha* sp. de cono polínico de *Z.imperialis* en Panamá Centro. C. Escarabajos de *P.confusa* (arriba) y gorgojos (abajo) de *N. montgomeryensis* en cono polínico de *Z.fairchildiana* en Chiriquí, Panamá.

AGRADECIMIENTOS.

Se agradece a las innumerables instituciones y personas que de una u otra manera, durante todos los años de investigación sobre las cícadas y su reproducción y conservación, han contribuido con esta presentación. Primeramente, a todas las autoridades de la Universidad de Panamá (rectores, vicerrectores de investigación y postgrado, decanos de la facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, directores del departamento de botánica), a los colegas Profesor Jorge Mendieta, director actual tanto del departamento de botánica como del jardín de cícadas de la Universidad de Panamá, a los colegas Gregory Holzman, Jody Haynes, Dennis W. Stevenson, William Tang, Irene Terry, Michael Calonje, Carlos Espinosa, Dora Quirós, Diomedes Quintero, Héctor Barrios, Roberto Cambra, Alonso Santos Murgas, Darío Luque, Gaspar Silvera, Maycol Madrid, Elcidio González, Eleonor Aizprúa, Gustavo Varela y a los familiares (cuñados) Armando Herrera y Jorge Herrera, así como el apoyo en todo momento de mi esposa Lic. Isabel D. Herrera.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Chamberlain C.J. 1919. The living cycads. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- Chávez R. & Genaro J. 2005. A new species of *Pharaxonotha* (Coleoptera: Erotylidae), probable pollinator of the endangered Cuban cycad, *Microcycas calocoma* (Zamiaceae) *Insecta Mundi*, Vol. 19, No. 3
- Hall J. A. & Walter G. H. 2018. Pollination of the Australian cycad *Cycas ophiolitica* (Cycadaceae): the limited role of wind pollination in a cycad with beetle pollinator mutualists, and its ecological significance. *Journal of Tropical Ecology*. 34 (2) 121-134.
- Hall J. A, Walter G. H, Bergstrom D.M, & Machin. P. 2004. Pollination ecology of the Australian cycad *Lepidozamia peroffskyana* (Zamiaceae), *Australian Journal of Botany*, **52**, 333–343
- Hamada T, Terry I, Roemer R & Marler T. 2015. Potential Drift of Pollen of *Cycas micronesica* on the Island of Guam: A Comparative Study. *Hortscience* 50(7):1106–1117. 2015
- KONO M & TOBE H. 2007. Is *Cycas revoluta* (Cycadaceae) wind- or insect-pollinated? *American Journal of Botany* 94(5): 847–855.
- Marler T & Lindström A. J. Carbohydrates, pollinators, and cycads. 2015. *Communicative & Integrative Biology* 8:2, e1017162
- Norstog K. J & Nicholls T. J. 1997. The biology of the cycads. Cornell University Press 363 p.
- _____. 1990. Studies of cycad reproduction at Fairchild Tropical Garden. In (Stevenson D. W., editor) *The biology, structure and systematics of the Cycadales*. The New York Botanical Garden 57: 63-81.
- _____, Stevenson D. W & Niklas K. J. 1986- The role of beetles in the pollination of *Zamia furfuracea* L. f. (Zamiaceae) *Biotropica* 18: 300-306.

- O'Brien C & Tang W. 2015. Revision of the New World cycad weevils of the subtribe Allocorynina, with description of two new genera and three new subgenera (Coleoptera: Belidae: Oxycoryninae). *Zootaxa* 3970 (1): 001–087
- Pakaluk J. 1988. Review of the New World species of *Pharaxonotha* Reitter (Coleoptera: Languridae). *Revista de Biología Tropical* 36 (2B): 447-451.
- Pérez Farrera M. A. 2008. Cycadales spp. in Chiapas, Mexico (*Ceratozamia mirandae*). NDF Workshop Case Studies wg 3 – Succulents and Cycads Case Study 2 *Ceratozamia mirandae* 12 p.
- Proches S & Johnson S. D. 2009. Beetle pollination of the fruit-scented cones of the South African cycad *Stangeria eriopus* *American Journal of Botany* 96(9): 1722–173
- Suinyuy T. N, Donaldson J. S & Johnson S. D. 2009. Insect pollination in the African cycad *Encephalartos friderici-guilielmi* Lehm. *South African Journal of Botany* 75: 682-688.
- Tang W, Xu G, O'Brien C. W, Calonje M, Franz N. M, Johnston A, Taylor A, Vovides A. P, Pérez-Farrera M. A, Salas-Morales S. H, Lazcano-Lara J. C, Skelley P, Lopez-Gallego C, Lindström A & Rich S. 2018. Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses of New World Cycad Beetles: What They Reveal about Cycad Evolution in the NewWorld, *Diversity* 2018, 10, 38
- Taylor, A.S. 2007. Studies of reproductive biology, ecology, and conservation of cycads in Panama. *The Cycad Newsletter* 30(4) December.
- _____, Haynes J, Holzman G & Mendieta.J. 2007. Variability of natural populations and conservation issues facing plicate-leaved *Zamia* species in central and western Panama. *Proceedings of the 7th International Conference on Cycad Biology*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Volume 97. Pp.556-77
- _____, Haynes J & Holzman.G. 2008. Taxonomical, nomenclatural and biogeographical revelations in the *Zamia skinneri* complex of Central America (Cycadales:Zamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2008, 158, 399-429.
- _____, Haynes J. L, Stevenson D.W, Mendieta J & Holzman G. 2012. Biogeographic Insights in Central American Cycad Biology In: *Global Advances in Biogeography*. L.Stevens (edit). Intech web. ISBN: 979-953-307-415-2. Pp 73-98.
- Terry, I, Tang W, Taylor A, Donaldson J .Singh R, Vovides A & Cibrián-Jaramillo A. 2012. An overview of cycad pollination studies, In: *Proceedings of the 8th International Conference on Cycad Biology*, Panamá, Panamá, January 2-8, 2008, *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Vol. 106, 352-394
- Terry I, Walter G.H, Donaldson J. S, Snow E, Forster P. I,& Machin P. J.. 2005. Pollination of Australian *Macrozamia* cycads (Zamiaceae): effectiveness and behavior of specialist vectors in a dependent mutualism. *American Journal of Botany* 92(6): 931–940

- Vovides A, Ogata N, Sosa v& Pena-García E. 1997. Pollination of endangered Cuban cycad *Microcycas calocoma* (Miq.) A.DC. Botanical Journal of the Linnean Society 125: 201-210. With 5 figures
- Wisson G. 2002 Insect Pollination in the Cycad Genus *Bowenia* Hook. ex Hook. f. (Stangeriaceae) *Blotroplca* 34(3): 438-441