

FLORA DE COLOMBIA

MONOGRAFÍA NO. 21

ORDEN CYCADALES

DENNIS WM. STEVENSON

Editores:

RODRIGO BERNAL

ENRIQUE FORERO

INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

BOGOTÁ, D.C., COLOMBIA

2001

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

FLORA DE COLOMBIA
MONOGRAFÍA No. 21
ORDEN CYCADALES
DENNIS WM. STEVENSON

© INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
BOGOTÁ D.C.
2001

Queda prohibida la reproducción

ISSN 0120-4351

Preparación editorial:
Universidad Nacional de Colombia
EDITORIAL UNIBIBLOS
unibiblo@dnic.unal.edu.co
Teléfono 316 5290

Esta publicación ha sido posible gracias al patrocinio del
Instituto Colombiano para el Fomento de la Ciencia y la Tecnología
"Francisco José de Caldas" COLCIENCIAS

La traducción de esta monografía fue financiada por la
Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología,
Banco de la República
Bogotá, Colombia

Impreso en Colombia-Printed in Colombia

MONOGRAFÍA NO. 21

ORDEN CYCADALES*

Por

DENNIS WM. STEVENSON**

*Traducción de Favio González, Profesor
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
**Director, Institute of Systematic Botany and Harding Laboratory,
The New York Botanical Garden, Bronx NY 10458-5126, E.U.A.

CONTENIDO

Resumen/Abstract	6
Introducción	7
I. Historia taxonómica	8
II. Morfología vegetativa	9
III. Morfología reproductiva	12
IV. Citología	13
V. Biología de la polinización	14
VI. Conservación	16
Tratamiento taxonómico	18
Clave para las familias del orden Cycadales en Colombia	18
Cycadaceae	19
<i>Cycas</i>	20
Clave para las especies colombianas de <i>Cycas</i>	20
Zamiaceae	22
Clave para los géneros colombianos de Zamiaceae	23
<i>Chigua</i>	23
Clave para las especies colombianas de <i>Chigua</i>	25
<i>Zamia</i>	28
Clave para las especies colombianas de <i>Zamia</i>	31
Especie dudosa	70
Agradecimientos	71
Literatura citada	72
Lista numérica de taxones	79
Lista de ejemplares examinados	80
Lista de nombres comunes	85
Índice de nombres científicos	86

RESUMEN

Se presenta el tratamiento sistemático de las especies pertenecientes al orden Cycadales que crecen en Colombia. En los capítulos introductorios se presentan la historia taxonómica, la morfología de los órganos vegetativos y reproductivos, la citología, la biología de la polinización y la conservación de estas plantas. Dentro del tratamiento sistemático, un total de 2 especies cultivadas de Cycadaceae y 18 especies nativas de Zamiaceae son descritas, comentadas e incluidas en claves para identificación y mapas de distribución. La mayoría de ellas son ilustradas. Dentro de las Zamiaceae se incluyen 2 géneros, *Chigua* con 2 especies, ambas endémicas de Colombia, y *Zamia* con 16 especies, 5 de ellas descritas por primera vez.

ABSTRACT

A systematic treatment of the species of order Cycadales that grow in Colombia is presented. Introductory chapters on taxonomic history, vegetative and reproductive morphology, cytology, pollination biology, and conservation are also presented. In the systematic treatment 2 cultivated species of Cycadaceae and 18 native species of Zamiaceae are described, commented, and keyed out. Maps of distribution are presented and most of the species are illustrated. Two genera of Zamiaceae are included, *Chigua* with 2 species, both endemic to Colombia, and *Zamia* with 16 species, 5 of which are here described for the first time.

INTRODUCCIÓN

La presente monografía contiene el tratamiento sistemático de las especies pertenecientes al orden Cycadales para la Flora de Colombia. El orden Cycadales, tradicionalmente considerado parte de las llamadas Gymnospermae¹, agrupa ca. de 250 especies y está representado en la flora nativa del país únicamente por dos géneros de la familia Zamiaceae, *Chigua* (Fig. 1) y *Zamia* (Figs. 3-6, 9-13). *Chigua* incluye dos especies, ambas endémicas de Colombia. *Zamia* tiene una distribución más amplia, pero sin duda alcanza su mayor diversidad en Colombia (Sabato 1990), con 16 especies, cinco de ellas descritas aquí como nuevas. Además, se incluyen dos especies de la familia paleotropical Cycadaceae, las cuales han sido introducidas como ornamentales.

La importancia del orden Cycadales radica en varios aspectos. Desde el punto de vista evolutivo, el orden se caracteriza por una larga historia fósil y por la presencia de caracteres morfológicos únicos dentro de las espermatófitas (plantas con semillas). El orden es uno de los taxa de espermatófitas vivientes más antiguo, y está estrechamente relacionado con algunos de los helechos con semilla que habitaron la tierra durante el Paleozoico tardío y el Mesozoico.

Desde el punto de vista sistemático, el orden Cycadales ha llamado la atención de muchos botánicos pero aún requiere más estudios de campo y de laboratorio, dirigidos a la búsqueda de nuevos caracteres, particularmente en especies tropicales. Algunas de estas especies sólo son conocidas a partir de una o unas pocas colecciones, y han sido observadas en campo en muy contadas ocasiones, por lo cual la información biológica es bastante limitada. La ocurrencia en el orden Cycadales de polinización por insectos, en particular coleópteros, es bastante atípica en plantas que, como éstas, no forman parte de las Angiospermae. A su vez, los procesos reproductivos en las especies tropicales son muy poco

1. El término Gymnospermae es empleado aquí por conveniencia, a pesar de que puede no indicar un grupo monofilético; por tal razón, su uso se ha evitado durante la presente monografía. Para una discusión detallada al respecto, véase por ejemplo Loconte & Stevenson (1990).

conocidos y necesitan ser estudiados en detalle. Lo anterior adquiere mayor importancia si se tiene en cuenta que estas plantas forman parte de las listas de especies en peligro de extinción contempladas en la convención CITES (World Conservation Monitoring Centre 1996). La explotación ilegal e indiscriminada de muchas de estas especies ha puesto en peligro su supervivencia, lo cual es más crítico en aquellas que poseen alto valor en el mercado de plantas exóticas y en las endémicas cuyas poblaciones se han visto bastante deterioradas. Finalmente, cabe mencionar la importancia de estas plantas como fuente de alimento en varios países del mundo, incluido Colombia (Patiño 1989), a pesar de que contienen compuestos extremadamente tóxicos (Sacks 1996).

I. Historia taxonómica

La historia taxonómica del orden Cycadales tiene como punto de partida el reconocimiento de dos linajes, el primero de ellos formado por el género *Cycas* L. y el segundo por el género *Zamia* L. y otros géneros ya conocidos a finales del siglo XVII. Estos dos grupos han sido reconocidos como distintas tribus, subfamilias o incluso familias, de acuerdo con diferentes autores. Con la descripción de *Bowenia* Hook. ex Hook. f., *Dioon* Lindley y *Stangeria* T. Moore, nuevos grupos genéricos fueron propuestos. Miquel (1861), por ejemplo, estableció cuatro tribus dentro de las Cycadaceae: Cycadeae (*Cycas*), Stangeriae (*Stangeria*), Encephalartae (*Encephalartos*, *Lepidozamia* y *Macrozamia*) y Zamiae (*Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia*). De Candolle (1868) dividió las Cycadaceae en tres tribus: Cycadeae (*Cycas*), Encephalartae (*Bowenia*, *Dioon*, *Encephalartos*, *Macrozamia* y *Stangeria*) y Zamiae (*Ceratozamia* y *Zamia*). Posteriormente, Hutchinson (1924) reconoció únicamente las tribus Cycadeae, monogénica, y Encephalartae, formada por todos los demás géneros. Schuster (1932) siguió un sistema similar, constituido por dos subfamilias, Cycadoideae (monogénica) y Zamioideae.

Más recientemente, Johnson (1959) propuso una nueva clasificación para el orden, en la cual reconoció tres familias, las Cycadaceae y las Stangeriaceae (am-

bas monogénicas), y las Zamiaceae. Las Zamiaceae, a su vez, fueron divididas en tres tribus, Encephalartee (*Encephalartos*, *Lepidozamia* y *Macrozamia*), Dioeae (*Dioon*) y Zamieae (*Bowenia*, *Ceratozamia*, *Microcycas* y *Zamia*). Un resumen más detallado de las subdivisiones en cada uno de estos sistemas de clasificación se encuentra en Stevenson (1990a) y Norstog & Nicholls (1997).

Basado en los estudios de Petriella & Crisci (1977) y de Crane (1988), Stevenson (1990a, 1992) mantuvo las tres familias en dos subórdenes diferentes: el suborden monotípico Cycadineae y el suborden Zamineae con las familias Stangeriaceae y Zamiaceae. En este esquema, *Bowenia* es transferido a las Stangeriaceae, y las Zamiaceae quedan integrada por dos subfamilias, Encephalartoideae, con los géneros *Dioon*, *Encephalartos*, *Lepidozamia* y *Macrozamia* y Zamioideae, con los géneros *Ceratozamia*, *Microcycas*, *Zamia* y *Chigua* (Stevenson 1990b). Esta clasificación es la que actualmente se sigue (véase por ejemplo Sabato 1990, Norstog & Nicholls 1997).

II. Morfología vegetativa

El hábito de las especies de Cycadales varía desde las que poseen tallos subterráneos cortos, como en *Zamia amazonum* (Fig. 3) y *Z. melanorrhachis* (Fig. 11), hasta otras que poseen tallos columnares altos que alcanzan varios metros, como en *Z. amplifolia*, *Z. encephalartoides* (Fig. 5), *Z. obliqua* y *Z. roezlii*. Los tallos pueden ser delgados (10-12 cm) y lisos, como en *Z. obliqua*, o gruesos (hasta de 25 cm) y con las bases foliares subpersistentes, como en *Z. roezlii*. En las especies que carecen de tallos aéreos, éstos permanecen subterráneos como resultado de la reducción del tallo y de la raíz primaria (Stevenson 1980a).

Los tallos ramificados son poco frecuentes en las plantas del orden Cycadales, debido a que por lo general no se forman yemas axilares. Ocurren tres tipos de ramificación vegetativa: ramificación dicotómica apical, yemas adventicias formadas a partir del callo de la base foliar, y yemas adventicias formadas a partir de meristemas laterales que se activan por daño mecánico (Stevenson 1988). Las

especies colombianas *Zamia obliqua* y *Z. encephalartoides* pueden presentar tallos ramificados, aunque esta condición es poco frecuente. El leño en las Cycadales por lo general consta principalmente de una médula parenquimática masiva y una corteza ancha derivada de un meristemo de engrosamiento primario (Stevenson 1980b), por lo cual son paquicaules. A diferencia de lo que sucede en algunos géneros tales como *Cycas*, en *Zamia* no ocurre crecimiento secundario polixílico, esto es, la formación de anillos concéntricos de tejido vascular secundario, en el cual cada anillo está compuesto de un cilindro de xilema rodeado externamente por un cilindro de floema (Stevenson 1990a).

La morfología y el desarrollo de las hojas son variables en *Zamia*. La única característica de las hojas correlacionada con el porte de la planta es la vernación foliar. En general, las especies con tallos subterráneos, como *Z. lecointei*, tienen vernación inflexa, a diferencia de las especies con tallos aéreos bien desarrollados como en *Z. obliqua*, en las cuales la vernación es erecta (Stevenson 1981). Todas las especies de *Zamia* producen una serie anual de hojas; a su vez, cada serie puede tener de 1-30 hojas o más. La producción de una sola hoja por año parece estar limitada a algunas de las especies con tallos subterráneos, tal como ocurre en *Z. wallisii*.

En general, los vástagos vegetativos en el orden Cycadales producen dos tipos de hojas, catafilos y nomofilos u hojas normales. Los nomofilos usualmente son pinnaticompuestos y carecen de folíolo terminal (Figs. 3-6, 9-11). La base foliar es ancha y en algunas especies se desarrollan estípulas bien sea en los catafilos, en los nomofilos, o en ambos. El pecíolo varía en longitud, desde muy corto en *Dioon* y *Encephalartos*, hasta alargado en *Zamia*.

Los folíolos son articulados con el raquis (Figs. 3-6, 9-13) y por lo general son sésiles, aunque en algunas especies de *Zamia*, como en *Z. manicata* (Fig. 10) y *Z. wallisii*, existe un peciólulo diferenciado. Además, *Z. manicata* posee un reborde semicircular a manera de glándula, único en el orden Cycadales, el cual está localizado en el lado abaxial de la unión entre el peciólulo y la lámina (Fig. 10), y cuya función y estructura se desconocen (Stevenson 1990a).

Los folíolos de mayor tamaño suelen encontrarse en la parte media de la hoja (Figs. 3, 5, 9, 13). La venación de los folíolos es abierta y dicótoma. En las Cycadaceae los folíolos poseen una sola vena primaria prominente y carecen de venas laterales, mientras que en la mayoría de las Zamiaceae éstos poseen venas laterales ramificadas dicotómicamente.

Los folíolos en especies como *Zamia encephalartoides* (Fig. 5) tienen margen entera, pero en otras especies la margen es dentada, serrada o serrulada por lo menos en la porción distal del folíolo, tal como ocurre en *Z. disodon* (Fig. 4), *Z. lecointei* (Fig. 9), *Z. manicata* (Fig. 10), *Z. melanorrhachis* (Fig. 11) y *Z. obliqua*. Con frecuencia los dientes marginales de los folíolos son diminutos y se forman únicamente en la porción distal, como en *Z. lecointei* (Fig. 9), o pueden estar bien desarrollados a lo largo de toda la margen, como en *Z. poeppigiana*. *Zamia disodon* (Fig. 4), endémica de Colombia, es la única especie de todo el orden Cycadales que presenta folíolos biserrados.

La consistencia de los folíolos varía desde extremadamente coriáceos, como en *Zamia encephalartoides*, hasta membranáceos, como en *Z. hymenophyllidia*. Muchas de las especies de *Zamia* tienen folíolos lisos y aplanados. No obstante, la haz de los folíolos en especies tales como *Z. roezlii* y *Z. wallisii* presenta surcos longitudinales profundos entre las venas. Este carácter, junto con el desarrollo foliar secuencial (*versus* simultánea) en estas especies, fue usado por Regel (1876) para segregaras en el género *Aulacophyllum*. Sin embargo, el desarrollo foliar no fue observado directamente por Regel y ahora se sabe que no ocurre desarrollo foliar secuencial en ninguna de las especies neotropicales de Zamiaceae. Además, la presencia de folíolos profundamente surcados no está correlacionada con otros caracteres, y no todas las especies de *Zamia* incluidas por Regel en *Aulacophyllum* tienen folíolos fuertemente surcados. Por tales razones, este último género no se reconoce actualmente como distinto de *Zamia*.

III. Morfología reproductiva

Todas las especies del orden Cycadales son dioicas. La alta variabilidad en los órganos vegetativos de *Zamia* contrasta con la baja variabilidad en la morfología de los estróbilos, los cuales difieren únicamente en tamaño, color y forma de las porciones apicales de los esporofilos. El color de los estróbilos varía desde negro en *Z. angustifolia*, hasta marrón rojizo en *Z. manicata* o amarillento en *Z. obliqua*. Por lo general, los estróbilos poliníferos y los ovulíferos son del mismo color en la misma especie. Sin embargo, hay excepciones; por ejemplo en *Z. encephalartoides*, los estróbilos poliníferos son amarillentos y los estróbilos ovulíferos son verdes cuando las semillas maduran. El tamaño de los estróbilos poliníferos maduros varía de 1-3 cm de largo en *Z. melanorrhachis* hasta 30 cm de largo en *Z. roezlii*. Los estróbilos ovulíferos maduros varían en longitud desde 2,5 cm en *Z. pygmaea*, especie endémica de Cuba, hasta más de 50 cm en *Z. poeppigiana*.

Los megasporofilos en las Cycadaceae son laminares, foliosos, y no están organizados en un estróbilo. Cada megasporofilo sostiene 2-10 óvulos marginales localizados en la porción proximal. Los microsporofilos son similares a los que se presentan en las Zamiaceae.

Tanto los megasporofilos como los microsporofilos en las Zamiaceae son peltados y se disponen en estróbilos (Figs. 5, 6, 10, 11). El ápice de cada esporofilo es expandido y hexagonal, con una cara central rodeada por 6 caras inclinadas (Figs. 3, 5, 6, 9-11, 13). En muchas especies, las seis caras que rodean la cara central están muy levemente inclinadas. En otras especies, tales como *Z. encephalartoides* (Fig. 5) y *Z. obliqua*, el ápice sobresale más debido a que las seis caras laterales están más inclinadas y son de mayor tamaño que la cara central, lo cual es más notorio en los microsporofilos (Figs. 5, 6, 10, 11).

Por lo general, los microsporangios en las especies del orden Cycadales se localizan en la superficie abaxial de los microsporofilos (Fig. 10). Sin embargo, por lo menos cinco especies de *Zamia*, incluidas *Z. encephalartoides* (Fig. 5), *Z. melanorrhachis* (Fig. 11) y *Z. obliqua*, también presentan microsporangios en la su-

perficie adaxial, en cuyo caso son pocos y están localizados en una o dos filas adyacentes a la porción apical estéril. El polen en las especies de *Zamia* en las que se ha estudiado su morfología, tiene escultura foveolada (Audran & Masure 1977, Dehgan & Dehgan 1988, Marshall *et al.* 1989).

IV. Citología

La citología de los géneros del orden Cycadales, a excepción de *Zamia*, es bastante uniforme (Moretti 1990a, b). Todas las especies norteamericanas y antillanas de *Zamia* estudiadas poseen $2n = 16$ (Norstog 1980, Moretti 1990a), a diferencia de las especies de Centro y Suramérica, donde el número diploide tanto inter como intraespecífico es muy variable (Norstog 1980, 1981, Moretti 1990a, b). Los números diploides varían dentro de la misma población (Norstog 1980, 1981, Moretti & Sabato 1984, Moretti 1990a, b, Moretti *et al.* 1991, 1993). Incluso, parece que plantas de algunas poblaciones de *Z. paucijuga* Wieland, como la de la isla María Cleofás (México), tienen un número diploide impar ($2n = 27$). Estas poblaciones no contienen plantas apomíticas y constan de plántulas de diferentes edades, lo cual indica que son poblaciones establecidas a través de reproducción sexual.

La variación intraespecífica, intra e interpoblacional, del número diploide de cromosomas se explica por la diferencia en el número de cromosomas metacéntricos con relación al número de cromosomas telocéntricos. Por ejemplo, en *Zamia paucijuga* hay una serie que consta de $2n = 23, 24, 25, 26, 27$ y 28 . Todos estos cariotipos tienen dos cromosomas submetacéntricos y dos cromosomas acrocéntricos y difieren únicamente en el número de cromosomas metacéntricos (M) y telocéntricos (T). El incremento en el número diploide está correlacionado con una disminución en un cromosoma metacéntrico y un incremento en dos cromosomas telocéntricos. Esto puede ser interpretado como una fusión robertsoniana de dos cromosomas telocéntricos que forman un cromosoma metacéntrico (Norstog 1980), o como una fisión robertsoniana de cada uno de los cromosomas metacéntricos para formar dos cromosomas telocéntricos (Moretti 1990a, b).

V. Biología de la polinización

La entomofilia en miembros del orden Cycadales fue demostrada claramente en la especie mexicana *Zamia furfuracea* (Norstog *et al.* 1986) y posteriormente en *Z. integrifolia* (Tang 1987a). En ambos casos la polinización es efectuada por coleópteros de los géneros *Rhopalotria* y *Pharaxonotha*. Diferentes especies de *Rhopalotria* están asociadas con estas dos especies de *Zamia*; *Rhopalotria mollis* poliniza a *Z. furfuracea* y *R. slossonii* poliniza a *Z. integrifolia*. Recientemente, Fawcett, Norstog & Stevenson (datos no publicados) también encontraron a *R. slossonii* asociado con *Z. integrifolia* en la isla New Providence, en las islas Bahamas. *Rhopalotria dimidata* aparece asociado a *Z. pygmaea* en Cuba, y especies no identificadas de *Rhopalotria* están asociadas con *Z. inermis* en México (Vovides, com. pers.), *Z. loddigesii* en México, *Z. fairchildiana* en Panamá, y *Z. muricata* Willd. en Venezuela (Fawcett, Norstog & Stevenson, datos no publicados). Coleópteros de ambos géneros han sido encontrados también en estróbilos poliníferos de *Ceratozamia* y *Dioon* (Vovides 1991).

Con respecto a los coleópteros del género *Pharaxonotha*, Tang (1987a) demostró que éstos también intervienen en la polinización de algunas especies de *Zamia*; por ejemplo en la polinización de *Zamia integrifolia* no solamente interviene *R. slossoniae* sino que también lo hace *Pharaxonotha zamiae*; Tang (1987a) demostró además que ambos insectos son específicos en la polinización de esta especie de *Zamia*. Recientes observaciones de campo en la población de *Z. encephalartoides* en Colombia han detectado la presencia de por lo menos una especie de *Pharaxonotha*, la cual parece ser un vector importante en la polinización *in situ* de esta especie (Hernández & González, en prep.).

Norstog & Fawcett (1989) y Fawcett & Norstog (1993) han demostrado que existe una simbiosis entre *Zamia* y *Rhopalotria*. Por ejemplo, los estadios larvales y la transformación a pupa de *R. mollis* ocurre durante el desarrollo del estróbilo polinífero de *Z. furfuracea*; algunas de las pupas pasan por un periodo de aparente reposo, y los adultos emergen cuando maduran los estróbilos poliníferos de la siguiente estación. Los curculiónidos adultos copulan y ponen sus huevos en los estróbilos poliníferos, y las larvas resultantes completan su ciclo dentro del estróbilo; algunas de éstas entran en

reposo. En las dos especies de *Zamia* estudiadas, los curculiónidos no interfieren con los escarabajos debido a que tienden a ocupar y utilizar diferentes regiones del estróbilo polínífero, y sus ciclos de vida no coinciden exactamente en el tiempo (Norstog & Fawcett 1989, Norstog *et al.* 1992, Fawcett & Norstog 1993, Fawcett *et al.* 1995).

Una de las observaciones más interesantes relacionadas con la entomofilia en *Zamia* tiene que ver con la ausencia de *Rhopalotria* al norte de la Florida, Estados Unidos, aunque existe evidencia de su presencia allí en el pasado. Por lo tanto, la polinización de *Zamia* en dicha área es efectuada únicamente por *Pharaxonotha*. Esta observación condujo a Fawcett & Norstog (1993) a concluir que la extinción de *Rhopalotria* al norte de la Florida puede haber tenido consecuencias importantes para la reproducción de las poblaciones locales de *Zamia*.

Tang (1987b, 1993) también demostró que tanto los estróbilos políníferos como los ovulíferos tienen un ciclo termogénico diario relacionado con la liberación del polen y con el tiempo de polinización, el cual puede estar asociado con la producción de olor semejante al liberado por algunas angiospermas (Pellmyr *et al.* 1991). Parece que estas sustancias volátiles atraen a los curculiónidos y desempeñan un papel importante en la terminación del reposo larvario.

Varias evidencias sugieren que la polinización por insectos se estableció antes de la evolución de las angiospermas, si se tiene en cuenta que existen fósiles asignables al orden Cycadales que datan del Permiano temprano (Gao & Thomas 1989) y que los curculiónidos, cuya historia fósil se remonta al Carbonífero, estuvieron asociados a Bennettitales del Mesozoico (Crepet 1979).

Se ha planteado que estos insectos polinizadores han coevolucionado con las plantas del orden Cycadales (Crowson 1991, Oberprieler 1995a, b), lo cual coincide con la presencia de compuestos altamente tóxicos en estas plantas (Sacks 1996), uno de los cuales [el ácido (2-amino-metilamino) propanoico, o BMAA] es un aminoácido no proteico con efectos neurotóxicos. El BMAA está presente en los tejidos de los cuales se alimentan las larvas de los coleópteros asociados a *Zamia*, y parece que es incorporado en las proteínas de estos insectos. Por lo tanto, éstos deben haber desarrollado una forma de asimilar y/o detoxificar el BMAA (Vovides *et al.* 1993, Stevenson *et al.* 1998). Finalmente, la especificidad en la asociación de diferentes

curculiónidos con diferentes especies de *Zamia* permite sugerir que al menos algunos de estos insectos pudieron haber coevolucionado con sus plantas hospederas.

VI. Conservación

Todas las especies del orden Cycadales son consideradas en peligro de extinción y por consiguiente han sido incluidas en los listados del CITES. En cuanto a las especies colombianas, las dos especies de *Chigua* se encuentran en el Apéndice I de CITES y las de *Zamia* en el Apéndice II.

Debido a la rareza de muchas especies de Cycadaceae y Zamiaceae y a su valor comercial en el mercado de plantas ornamentales, muchas especies han llegado a ser mucho más amenazadas ya que son extraídas de sus hábitats por comerciantes y colectores privados. Ésta es la razón por la cual no se incluyen datos precisos de colección en este trabajo, a fin de prevenir su explotación ilegal.

Otros dos factores que ponen en peligro las poblaciones de Cycadaceae y Zamiaceae son la destrucción de su hábitat y la extinción local de sus polinizadores. Una propuesta conducente a la viabilidad de las poblaciones y a la explotación racional es el establecimiento de viveros para propagar plantas a partir de semillas colectadas apropiadamente a partir de poblaciones silvestres.

Nota acerca de la colección de especímenes de Cycadales

Muchas poblaciones de Zamiaceae y Cycadaceae constan sólo de unos pocos individuos, por lo general menos de 10 plantas. Por tal razón, para efectos de conservación es muy importante evitar la colección de tallos. Una o unas pocas hojas y un estróbilo son suficientes para preparar especímenes de herbario. En la mayoría de los casos los especímenes pueden ser identificados únicamente a partir de las hojas y no siempre es necesario coleccionar los estróbilos; los tallos no son necesarios para tal fin. Cualquier daño en el ápice del tallo con frecuencia ocasiona la muerte de la planta, debido a que estas plantas rara vez

ramifican y no desarrollan yemas axilares. Las características del vástago -tales como el diámetro y la altura del tallo, o el tamaño y la forma de los catafilos- pueden consignarse en las notas de campo e incorporarse posteriormente en las respectivas etiquetas. Colecciones reiteradas de la misma población a fin de obtener especímenes de herbario pueden provocar un daño severo, aunque involuntario, de la población.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Cycadales

Orden *Cycadales* Dumortier, Anal. Fam. Pl. 65. 1829; de Candolle, Prodr. 16(2): 522-548. 1868; "Cycadariae"; Chamberlain, The living cycads. 1919; Schuster in Engler, Pflanzenr. 4 (99): 1-169. 1932; Stevenson, Mem. New York Bot. Gard. 57: 8-55. 1990; Norstog & Nicholls, The biology of the cycads, Cornell University Press. 1997.

Plantas dioicas con tallos subterráneos a arborescentes. Tallos (en las especies arborescentes) frecuentemente cubiertos por las bases persistentes de las hojas. Hojas pinnaticompuestas, agrupadas a manera de roseta en los extremos de los tallos, en números que varían de 1-100; pinnas 10-60 pares, opuestas o subopuestas, con nervadura dicotómica, densamente pubescentes cuando jóvenes, glabras al madurar.

Distribución. Las especies del orden *Cycadales* se encuentran en los trópicos y subtropicos de América, África, Asia y Australia. Se considera actualmente que el orden está conformado por tres familias, *Cycadaceae* (*Cycas*), *Stangeriaceae* (*Stangeria* y *Bowenia*) y *Zamiaceae* (*Ceratozamia*, *Chigua*, *Dioon*, *Encephalartos*, *Lepidozamia*, *Macrozamia*, *Microcycas* y *Zamia*). Mientras que las *Cycadaceae* y las *Stangeriaceae* están restringidas a los trópicos del Viejo Mundo, las *Zamiaceae* (la única presente en la flora nativa de Colombia) tienen una distribución tanto en el Nuevo como en el Viejo Mundo (véase la distribución detallada de los géneros bajo la descripción de la familia).

Clave para las familias del orden *Cycadales* en Colombia

1. Pinnas con una vena media prominente, sin venas laterales; ápice de los microsporofilos acuminado; megasporofilos foliosos, no organizados en un estróbilo, con 2-10 óvulos marginales localizados en la porción proximal; semillas aplanadas (platispérmicas).

Cycadaceae

1. Pinnas con o sin vena media, pero siempre con venas laterales dicotómicamente ramificadas y aparentemente paralelas; ápice de los microsporofilos agudo a peltado; megasporofilos peltados, organizados en un estróbilo, cada uno con 2 óvulos localizados por debajo de la porción apical; semillas no aplanadas (radiospérmicas).

Zamiaceae

Cycadaceae

Cycadaceae Persoon, Syn. Pl. 2: 630. 1807. "Cycadeae", nom. cons.; Chamberlain, The living cycads. 1919; Schuster in K. Kubitzki (ed.), The families and genera of vascular plants. Pteridophytes and gymnosperms 1: 370. 1990.

Género tipo. *Cycas* L.

Plantas dioicas, escasamente ramificadas, con tallos gruesos, arborescentes, columnares, paquicaulicos, 0,5 a 7,0 m, revestidos en la región superior con las bases foliares persistentes, a veces con bulbilos adventicios. Hojas pinnaticompuestas, 1-3 m de largo, dispuestas en una roseta terminal en número que varía de pocas a más de 50; pecíolo con 2 filas de agujones laterales las cuales corresponden a pinnas reducidas; pinnas en pares opuestos o subopuestos, cada una con una vena primaria simple, engrosada, conspicua y sin venas laterales. Estróbilos poliníferos terminales, conformados por numerosos microsporofilos densamente imbricados, los cuales son aplanados y acuminados en el ápice, y portan estructuras poliníferas en la superficie abaxial. Megasporofilos no organizados en un estróbilo determinado, y en su lugar se agrupan laxamente en disposición espiralada hacia el extremo terminal del vástago; los megasporofilos se desprenden separadamente al madurar, luego de lo cual el eje central de la planta eventualmente continúa creciendo vegetativamente; cada megasporofilo posee una porción pedicelada proximal la cual porta de 2-10 óvulos insertos en la margen, y una porción distal laminar que puede ser pinnatífida, pectinada o dentada. Semillas típicamente aplanadas cuando maduras, con perisperma formado por una sarcotesta marrón, roja o anaranjada, y una capa pétreo interna.

Distribución. El único género, *Cycas*, está formado por cerca de 65 especies confinadas a los trópicos del Viejo Mundo. Las dos especies incluidas en el presente trabajo a menudo son cultivadas como ornamentales en áreas tropicales y subtropicales del Nuevo Mundo y aparentemente pueden llegar a naturalizarse en hábitats intervenidos por el hombre.

1. *Cycas*

Cycas L., Sp. Pl. 2: 1188. 1753; Schuster in K. Kubitzki (ed.), The families and genera of vascular plants. Pteridophytes and gymnosperms 1: 371. 1990; Norstog & Nicholls, The biology of the cycads, pp. 7-9, Cornell University Press. 1997.

Especie tipo. *Cycas circinalis* L.

Etimología. El nombre *Cycas* deriva del gr. *Koikas*, el cual fue usado por Teofrasto para llamar a la palma egipcia *Hyphaene thebaica* (L.) Martius.

Los caracteres del género corresponden a los caracteres ya mencionados para la familia.

Clave para las especies colombianas de *Cycas*

1. Pinnas < 7 mm de ancho, con margen revoluta; porción estéril de los megasporofilos pinnatífida; microsporofilos abruptamente acuminados.

C. revoluta

1. Pinnas 9-14 mm de ancho, con margen plana o ligeramente revoluta; porción estéril de los megasporofilos serrada; microsporofilos largamente acuminados.

C. rumphii

1. *Cycas revoluta* Thunb., Verh. Holl. Maatsch. Weetensch. Haarlem 20: 424. 1782. Tipo. Japón. *Thunberg s.n.* (holótipo, UP).

Hojas 0,5-2,0 m de largo, pinnas 6-18 cm de largo, de menos de 7 mm de ancho, con margen revoluta. Estróbilos poliníferos 40-50 cm de largo, 8-12 cm de diámetro; microsporofilos abruptamente acuminados, con 200-450 microsporangios. Megasporofilos 40-200 formando una roseta y con (2-) 4 (-6) óvulos en cada uno, la porción estéril de cada megasporofilo pinnatífida. Semillas anaranjadas a rojas, la capa pétreo sin reborde y ocasionalmente con un acumen apical muy pequeño.

Distribución. Sur del Japón y oriente de la China. Introducido como ornamental a otras partes del mundo.

Ejemplar examinado. Bogotá: cultivado, *Lynch s.n.* (COL).

2. *Cycas rumphii* Miq., Bull. Sci. Phys. Nat. Néerl. 1839: 45. 1839. Lectótipo (designado aquí). Rumphius, Herb. Amboinensis I: 86. t. 23. 1749.

Hojas 1-3 m de largo, pinnas 10-30 cm de largo, 9-14 mm de ancho, con margen plana o levemente revoluta. Estróbilos poliníferos 60-70 cm de largo, 15-18 cm de diámetro; microsporofilos largamente acuminados, con 500-900 microsporangios. Megasporofilos 15-25, dispuestos en una roseta, con 6-8 óvulos cada uno, la porción estéril de cada megasporofilo serrada. Semillas amarillas a marrón, la capa pétreo con un ápice puntiagudo y dos rebordes laterales medios que se extienden hacia la base.

Distribución. Sur de la India, Malasia, Sri Lanka, Filipinas e Indonesia. Introducida como ornamental a otras partes del mundo.

Etimología. El epíteto específico alude a Georg Eberhard Rumpf, o Rumphius (1628-1702), quien describió e ilustró por primera vez esta especie bajo el nombre *Olus calappoides* (Rumphius 1749).

Ejemplar examinado. Meta: Villavicencio, área urbana, zona verde a lo largo de la Av. 40 (vía a Acacias), *González & Bello 3787 ♂* (COL).

En la descripción original de *Cycas*, Linneo incluyó únicamente a *C. circinalis* L. No existe un ejemplar de esta especie en el Herbario Linneano, aunque en el protólogo citó ocho trabajos anteriores, cuatro de los cuales contienen ilustraciones que pueden servir para lectotipificar a *C. circinalis*. En vista de los polimorfismos observados en dichas ilustraciones, diversos autores usaron varias de ellas para tipificar a *C. circinalis*. Sin embargo, la tipificación de esta especie, aclarada por Stevenson (en Jarvis *et al.* 1993) demuestra que muchos -si no todos- los especímenes cultivados que tradicionalmente han sido llamados *C. circinalis* corresponden a *C. rumphii*.

Zamiaceae

Zamiaceae Reichenbach, Handb. Nat. Pfl.-Syst. 139. 1837; Johnson & Wilson in K. Kubitzki (ed.), The families and genera of vascular plants. Pteridophytes and gymnosperms 1: 371-375. 1990; Stevenson, Brittonia 45: 1-16. 1993.

Género tipo. *Zamia* L.

Plantas dioicas de tallos subterráneos a arborescentes, cuando arborescentes lisos o recubiertos con las bases foliares persistentes. Raíces coraloides apogeotrópicas, con cianobacterias endofíticas fijadoras de nitrógeno. Hojas con estípulas pequeñas, compuestas, paripinnadas, formando una roseta de pocas (1-15) a muchas (30) al final del vástago; pecíolo y tercio proximal del raquis generalmente con aguijones numerosos, cortos; pinnas 4-120, en pares opuestos a subopuestos, articuladas con el raquis, densamente pubescentes cuando jóvenes, glabras cuando adultas, con venación dicótoma y con o sin vena media. Estróbilos uno a varios, usualmente desarrollados a partir del centro de la roseta de hojas; esporofilos peltados. Estróbilos poliníferos formados por numerosos microsporofilos agudos a peltados en el ápice, los cuales poseen esporangios localizados en la superficie abaxial, rara vez en la superficie adaxial; microsporangios numerosos, en grupos de 2-5, dehiscentes por medio de aperturas longitudinales; polen monosulcado, proximalmente con escultura foveolada. Estróbilos ovulíferos con numerosos megasporofilos pedicelados, cada uno con dos óvulos. Semillas maduras radiales, con perisperma formado por una sarcotesta de color rojo, ana-

ranjado o blanco-amarillento, y de una capa pétrea interna; megagametofito amiláceo; embrión con dos cotiledones y un suspensor enrollado.

Distribución. Familia de 8 géneros y aproximadamente 180 especies, distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de África, Australia y América, incluyendo las Antillas. En el neotrópico se conocen cerca de 80 especies en cinco géneros (Osborne *et al.* 1998). El género monotípico *Microcycas* es endémico de Cuba; *Ceratozamia*, con 12 especies, está distribuido principalmente en México, con una especie en Belice y dos especies en Guatemala; *Dioon*, con 10 especies, se encuentra principalmente en México, aunque hay una especie endémica en Honduras y Nicaragua; *Chigua* es un género de dos especies endémicas de Colombia; y *Zamia*, con aproximadamente 56 especies, alcanza una distribución más amplia que va desde Georgia (Estados Unidos) hasta Bolivia; en Colombia se encuentran 16 especies, cinco de las cuales son endémicas en el país.

Clave para los géneros colombianos de Zamiaceae

1. Venación de los folíolos con una vena media prominente y venas dicotómicas laterales.

Chigua

1. Venación de los folíolos estrictamente dicotómica.

Zamia

2. Chigua

Chigua D. Stev., Mem. New York Bot. Gard. 57: 170, fig. 1. 1990; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 180-181. 1990; Norstog & Nicholls, The biology of the cycads, pp. 19-20. Cornell University Press. 1997.

Especie tipo. *Chigua restrepoi* D. Stev.

Etimología. El nombre genérico *Chigua* alude al nombre común de las Zamiaceae en la costa del Pacífico en Colombia.

Tallo hipógeo, elipsoide, hasta de 10 cm de diámetro. Catafilos pubescentes, triangulares, con estípulas. Hojas 2-5, paripinnadas, glabras, con estípulas; pecíolo subterete, con numerosos agujones cortos; raquis semiterete, con agujones cortos en la región proximal, inerme en la región distal. Folíolos proximales alternos, folíolos medios subopuestos, folíolos distales opuestos, papiráceos, sésiles y articulados con el raquis, con una vena media prominente, venas laterales dicotómicamente ramificadas, dispuestas a lo largo de la lámina, base cuneada, ápice caudado, margen con dientes bien definidos, glabros. Estróbilos políniferos cilíndricos, cubiertos con pubescencia marrón-rojiza, pedúnculo glabro; microsporofilos subpeltados, con el ápice hexagonal estéril. Estróbilos ovulíferos cilíndricos, cubiertos con pubescencia marrón rojiza, pedúnculo glabro; megasporofilos peltados, con pedicelo basal angosto, el ápice estéril hexagonal con una protuberancia conspicua en cada ángulo del hexágono. Semillas ovoides, rojas cuando maduras.

Distribución. *Chigua* fue colectada por primera vez por Francis Pennell en 1918, y recolectada en 1986 por Rodrigo Bernal. Hasta ahora se conocen dos especies, ambas del noroccidente de Colombia. Estas especies crecen en bosque pluvial primario entre 100 y 200 m de altitud. Se desconoce el número y el tamaño de las poblaciones de *Chigua*. El hábitat de éstas se encuentra amenazado por destrucción de los bosques para ganadería, minería y explotación de petróleo.

La presencia de vena media en los folíolos ocurre en *Chigua*, *Cycas* y *Stangeria*. Sin embargo, la anatomía y los patrones de ramificación de la vena media son diferentes en *Chigua* (Stevenson *et al.* 1996). Los estudios biogeográficos y filogenéticos presentados por Stevenson (1990a, 1990b, 1992) muestran que *Chigua* está muy cercanamente relacionado a *Zamia*; de hecho es posible que un estudio filogenético de las especies de Zamiaceae del Nuevo Mundo muestre que las especies de *Chigua* resulten incluidas dentro de *Zamia*. Esta predicción es congruente con la evidencia fitoquímica que indica que los dos géneros tienen la misma composición y distribución de monosacáridos en el mucílago,

mientras que los demás géneros del orden Cycadales tienen patrones distintivos en la estructura de dichos monosacáridos (Stevenson & Siniscalco-Gigliano 1989).

Clave para las especies colombianas de *Chigua*

1. Folíolos medios lineares a linear-lanceolados.

C. bernalii

1. Folíolos medios lanceolados.

C. restrepoi

1. ***Chigua bernalii*** D. Stev., Mem. New York Bot. Gard. 57: 170. Fig. 1I. 1990. Tipo. Colombia. 150 m, *Bernal et al. 1189* (holótipo, COL; isótipo, FTG).

Figs. 1, 2

Pecíolo 1,0-1,4 m de largo; raquis 60-160 cm de largo. Folíolos 30-50 a cada lado del raquis, lineares a linear-lanceolados, 30-35 cm de largo, 1,0-1,5 cm de ancho, margen undulada. Estróbilos desconocidos.

Distribución. Endémica. Crece en bosques pluviales primarios.

Etimología. El epíteto específico está dedicado a Rodrigo Bernal quien descubrió y colectó la especie por primera vez.

2. ***Chigua restrepoi*** D. Stev., Mem. New York Bot. Gard. 57: 170, fig. 1A-H, 1990. Tipo. Colombia. *D. Stevenson 693* (holótipo, HUA; isótipos, FTG, NY).

Figs. 1, 2

Pecíolo 60-80 cm de largo; raquis 0,6-1,0 m de largo. Folíolos 20-30 a cada lado del raquis, lanceolados, 15-25 cm de largo, 3-5 cm de ancho. Estróbilos poliníferos 5 cm de largo, 2 cm de diámetro, pedúnculo 10 cm de largo, 1 cm de diámetro. Estróbilos ovulíferos 15 cm de largo, 5 cm de diámetro, pedúnculo

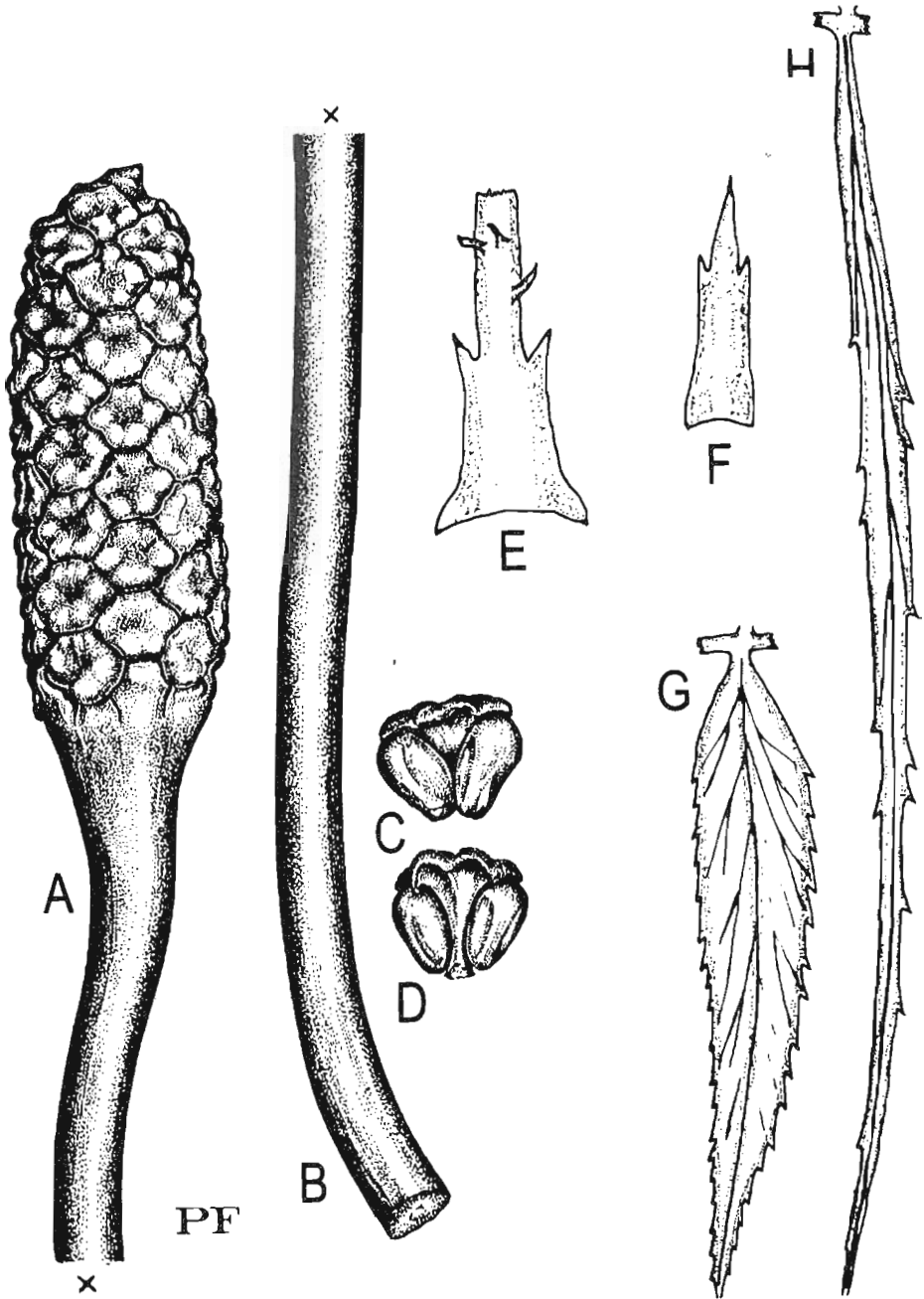


Figura 1. *Chigua*. A-G. *C. restrepoi*. A. Estróbilo ovulífero. B. Pedúnculo. C. Cara abaxial de un megasporofilo. D. Cara adaxial de un megasporofilo. E. Base foliar con estípulas. F. Catáfilo. G. Foliolo. H. Foliolo de *C. bernallii*.

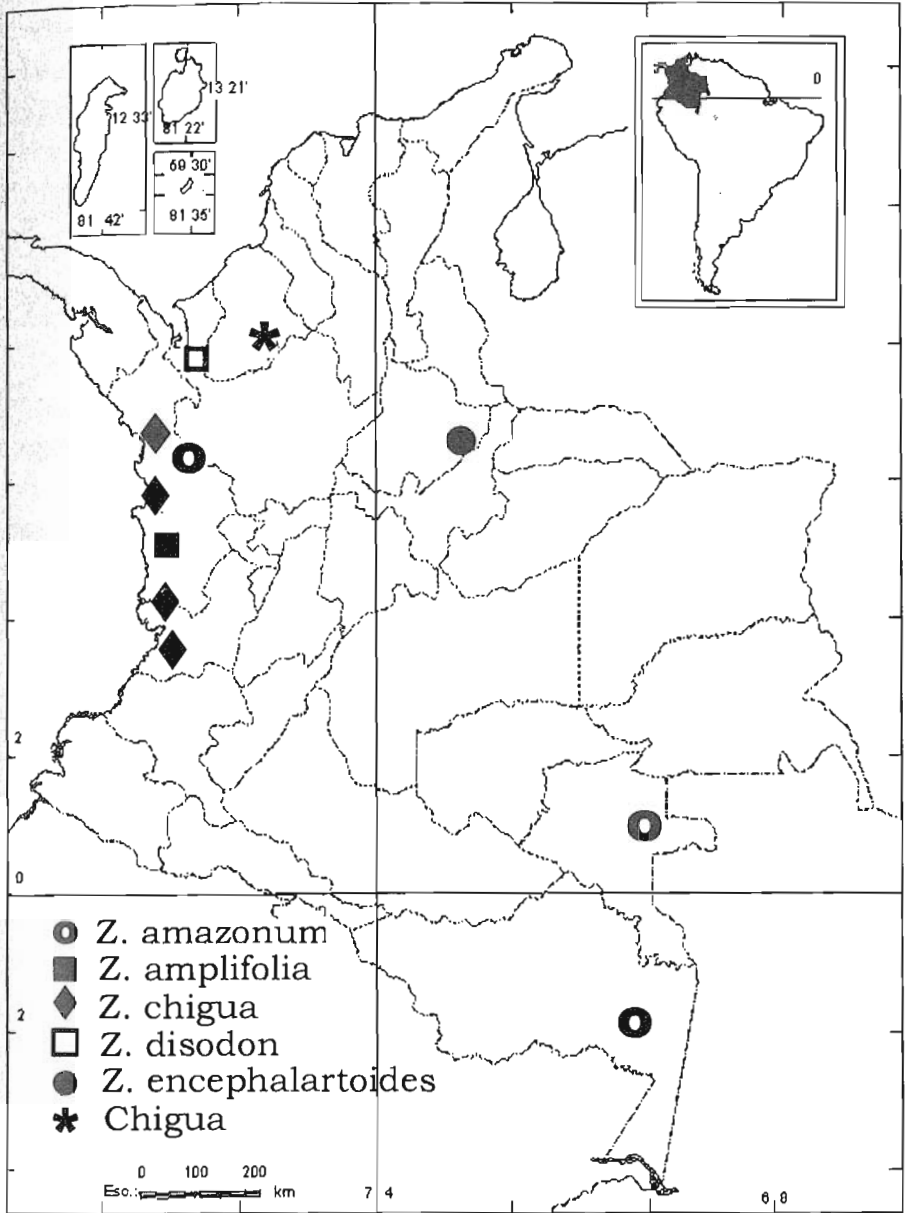


Figura 2. Mapa de distribución de *Chigua* spp. y de 5 especies de *Zamia*.

glabro, 30 cm de largo, 1,5 cm de diámetro. Semillas con una capa interna pétrea. Número cromosómico $2n = 18$ (Caputo *et al.* 1996).

Distribución. Endémica. Bosques pluviales primarios.

Etimología. El nombre de la especie está dedicado al padre Sergio Restrepo, quien localizó la especie y acompañó a Knut Norstog y Dennis Stevenson durante la fase de campo para estudiar esta planta *in situ*. El padre Restrepo fue asesinado en junio de 1989 (véase página VII en Stevenson 1990c).

Ejemplares examinados. Colombia. 120 m, Bernal *et al.* 1138 (COL, FTG); Idárraga *et al.* 40 (JAUM); 90-120 m, Pennell 4608 (NY); Turner 3 (FTG).

3. *Zamia*

Zamia L., Sp. Pl. ed. 2: 1659. 1763, nom. cons.; Gómez, Phytologia 50: 401-404. 1982; Díaz-Piedrahíta, Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada 3(1): 21. 1985; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 175-180. 1990; Norstog & Nicholls, The biology of the cycads, pp. 17-19. Cornell University Press. 1997.

Especie tipo. *Zamia pumila* L.

Palma-Filix Adanson, Fam. Pl. 2: 21, 587. 1763.

Aulacophyllum Regel, Gartenflora 25: 140. 1876.

Etimología. El nombre *Zamia* se deriva del nombre que Plinio usó para los conos de *Abies* (Pinaceae).

Plantas con tallos subterráneos y tuberosos, o con tallos desarrollados formando troncos hasta de 5 m de largo y 3-25 cm de diámetro, generalmente ramificados dicotómicamente, surcados a lisos, con o sin bases foliares persis-

tentes. Catafilos presentes, alternando con las bases foliares, de 1-6 cm de largo, envolventes cuando jóvenes, con un par de estípulas inconspicuas. Hojas por lo general pocas (de 1-15), paripinnadas, con estípulas; pecíolo inerme o con agujones esparcidos; raquis inerme o con agujones esparcidos en el tercio o los dos tercios proximales, terminando en una espina aguda, con 2-60 pares de folíolos opuestos o subopuestos. Folíolos lineares, oblongos o anchamente ovados, 8-45 cm de largo, 1-15 cm de ancho, con venación estrictamente dicotómica, sésiles o con peciólulo, excepcionalmente (en *Z. manicata*) con un reborde semicircular glanduliforme en la base, redondeados a largamente acuminados en el ápice, margen entera o por lo general serrada en la mitad superior. Estróbilos poliníferos pedunculados, densamente pubescentes, blanco-amarillentos a marrón-rojizos, de 1-30 por individuo, desarrollados en el centro de la roseta de hojas, cilíndricos pero gradualmente angostados hacia el ápice agudo, 1-30 cm de largo y 0,5-8 cm de diámetro; microsporofilos ligeramente peltados, (0,2-) 0,5-1 (-1,5) cm de largo, con 8-64 microsporangios abaxiales (a veces algunos adaxiales) reunidos en grupos de 2-4; polen con exina foveolada. Estróbilos ovulíferos pedunculados, densamente pubescentes a glabros, verdes a marrón rojizos, por lo general solitarios pero a veces en grupos de a tres, desarrollados a partir del centro de la roseta de hojas, cilíndricos o ligeramente ovoides, 6-55 cm de largo, 3-20 cm de diámetro, con el ápice obtuso o ligeramente agudo; megasporofilos dispuestos en 5-21 ortósticos verticales, los ápices expuestos engrosados, truncados, hexagonales, con 6 caras laterales rodeando una faceta central por lo general algo cóncava, cada uno con dos óvulos laterales. Semillas ovoides, 1-4 cm de largo, con una sarcotesta blanco-amarillenta, anaranjada o roja, y una capa interna pétreo. Números cromosómicos $2n = 16, 18-28$.

Distribución. *Zamia* es un género con cerca de 56 especies principalmente concentradas en el neotrópico, aunque algunas especies son nativas de zonas subtropicales del hemisferio norte, como en Georgia, Estados Unidos (Stevenson 1991). Muchas especies son endémicas de áreas restringidas, pero otras son ampliamente distribuidas. Las especies de *Zamia* crecen por lo general en bosques primarios no perturbados, a elevaciones que van desde el nivel del mar (como *Z. roezlii*) hasta los 2.700 m (como *Z. montana*).

Zamia es el género del orden Cycadales con la mayor diversidad morfológica, cariológica y ecológica. Muchas de sus especies crecen en suelos secos. Las especies que crecen en zonas húmedas por lo general se encuentran en lugares bien drenados o en pendientes rocosas. Sin embargo, hay excepciones tales como *Z. pseudoparasitica*, una especie epífita que crece en Panamá, y *Z. roezlii*, especie tolerante al agua salada que crece en los manglares del Pacífico colombiano. Es posible también encontrar algunas especies en los bosques húmedos amazónicos, aunque éstas crecen usualmente hacia las laderas de formaciones rocosas bajas en donde las plantas pueden crecer relativamente mejor que en el sotobosque húmedo. Por lo general, las especies que toleran hábitats húmedos, tales como *Z. obliqua*, tienen troncos bien desarrollados.

Todas las especies tienen raíces coraloides apogeotrópicas, las cuales contienen cianobacterias (algas verde-azules) fijadoras de nitrógeno (Stevenson 1990a). El mayor desarrollo de estas raíces coraloides parece ocurrir en la especie epífita *Z. pseudoparasitica*, en la cual los fascículos de raíces son hemisféricos y pueden alcanzar hasta 25 cm de diámetro. Debido a que las cianobacterias crecen mejor en condiciones alcalinas y a que estas plantas aparentemente necesitan de estas bacterias como una fuente de nitrógeno, las Zamiaceae crecen mejor y muestran una mayor diversidad de especies en suelos alcalinos o neutros. Las poblaciones de *Zamia* que crecen en tierras bajas con condiciones ácidas en el neotrópico generalmente están formadas por unos pocos individuos alejados entre sí que producen estróbilos con poca frecuencia. Las poblaciones mejor establecidas de dichas especies parecen estar restringidas a suelos más secos en zonas montañosas y pendientes de hasta de 1.500 m de altura.

Algunas especies de *Zamia* en Colombia tienen su límite norte de distribución en Panamá; por ejemplo, *Z. manicata* y *Z. obliqua* se extienden desde el Chocó en Colombia hasta el Darién en Panamá (Stevenson 1993). *Z. chigua* se distribuye desde el Chocó en Colombia y aparece una población disyunta en el área de Chiriquí, en Panamá (Stevenson 1993). Seis de las 16 especies de *Zamia* de Colombia son endémicas; éstas son: *Z. amplifolia*, *Z. disodon*, *Z. encephalartoides*, *Z. melanorrhachis*, *Z. montana* y *Z. wallisii*.

Clave para las especies colombianas de *Zamia*

1 Folíolos fuertemente surcados entre las venas por la haz, dando la apariencia de plegados.

2 Folíolos dentados al menos en el tercio distal, con peciólulo; tallo subterráneo.

Z. wallisii

2' Folíolos enteros, sésiles; plantas arborescentes.

3 Folíolos lineares, basalmente falcados.

Z. roezlii

3' Folíolos elípticos u obovados.

4 Folíolos angostamente obovados, con margen esparcidamente serrulada en el tercio distal. Antioquia.

Z. montana

4' Folíolos elípticos, con margen entera. Valle.

Z. amplifolia

1' Folíolos lisos a levemente estriados, pero no surcados por la haz ni aparentemente plegados.

5 Folíolos con peciólulo y un reborde glanduliforme semicircular en la base de la lámina.

Z. manicata

5' Folíolos sésiles, sin reborde glanduliforme.

6 Folíolos enteros o con unos pocos dientes diminutos hacia el ápice.

7 Pecíolo inerme; folíolos fuertemente coriáceos, con margen revoluta.

Z. encephalartooides

7' Pecíolo con agujones; folíolos membranáceos, cartáceos o papiráceos, rara vez (en *Z. lecointei*) coriáceos, la margen no revoluta.

8 Pecíolo con agujones esparcidos y no ramificados; raquis sin agujones.

9 Folíolos membranosos. Hojas 30-70 cm de largo, con 4-10 pares de folíolos de 12-15 cm de largo; pecíolo hasta de 35 cm de largo.

Z. hymenophyllidia

9' Folíolos papiráceos a coriáceos. Hojas de 1-2 m de largo, con 20-40 pares de folíolos de 30-40 cm de largo; pecíolo hasta de 1(-2) cm de largo.

Z. lecointei

8' Pecíolo y raquis con aguijones densamente distribuidos y por lo general ramificados.

10 Folíolos imbricados, lanceolados, 40-80 pares; pecíolo glabro.

Z. chigua

10' Folíolos no imbricados, oblongo-lanceolados, 10-30 pares; pecíolo ferruginoso.

Z. amazonum

6' Folíolos con dientes conspicuos.

11 Folíolos elípticos a oblongo-elípticos.

12 Folíolos membranosos, biserrados.

Z. disodon

12' Folíolos papiráceos, finamente serrulados.

13 Hojas con 10-20 pares de folíolos elípticos, falcados y con la base oblicua; plantas arborescentes.

Z. obliqua

13' Hojas con 3-6 pares de folíolos oblongo-elípticos y con la base simétrica; tallos subterráneos.

Z. ulei

11 Folíolos oblongo-lanceolados a linear-lanceolados.

14 Folíolos largamente linear-lanceolados, falcados hacia la base, dientes marginales aculeados y en ángulo más o menos recto; plantas arborescentes.

Z. poeppigiana

14' Folíolos oblongo-lanceolados, cuneados basalmente, dientes marginales serrados y en ángulo más o menos agudo; tallos subterráneos.

15 Hojas con 4-10 pares de folíolos falcados hacia el ápice; pecíolo de color púrpura oscuro a negro, con aguijones diminutos.

Z. melanorrhachis

15' Hojas con 15-35 pares de folíolos simétricos; pecíolo verde, con aguijones conspicuos.

Z. muricata

1. **Zamia amazonum** D. Stev., sp. nov. Tipo. Brasil. Amazonas, confluence of río Tauri and río Içana, *D. Stevenson 886* (holótipo, INPA; isotipos, COL, MO, NY, U).

Figs. 2, 3

Zamia ulei aemulans, differt folius longioribus ad 2,5 m longis, foliolus lanceolatus, strobilis femineis parvibus.

Plantas con tallo subterráneo de 3-8 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice linear-lanceolado, 3-8 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 2-6, ovadas a elípticas, 0,5-2,5 m de largo; pecíolo 0,5-1,0 m de largo, con aguijones pequeños, rígidos, ramificados, usualmente con indumento ferrugíneo en la parte proximal; raquis 0,5-1,0 m de largo, con 10-30 pares de folíolos subopuestos, no imbricados, con aguijones en el tercio proximal. Folíolos cartáceos a papiráceos, lanceolados, 15-20 cm de largo, 2-4 cm de ancho, no surcados, sésiles, con ápice acuminado y margen denticulada en la mitad superior. Estróbilos políníferos 2-6, cilíndricos, 6-10 cm de largo, 1-2 cm de diámetro, color marrón, pedúnculo 8-15 cm de largo. Estróbilos ovulíferos usualmente solitarios, 10-15 cm de largo, 3-5 cm de diámetro, color marrón-rojizo, pedúnculo 5-8 cm de largo. Semillas ovoideas, 1 cm de largo, 0,5 cm de diámetro, con sarcotesta roja.

Distribución. *Zamia amazonum* está ampliamente distribuida en la amazonía de Colombia, Venezuela, Brasil y Perú. Especie relativamente común en los lugares donde crece.

Etimología. El epíteto específico se refiere a la localidad típica de la especie, el departamento del Amazonas, en Colombia.

Ejemplares examinados. Amazonas: *Bernal et al. 2035* (COL, NY); *Bernal et al. 2076* (COL, NY); 500 m, *Cortés 493* (COL); *Galeano et al. 2076* (COL, NY); *Sastre 3483* (COL). Vaupés: *Bernal et al. 1218* (COL).

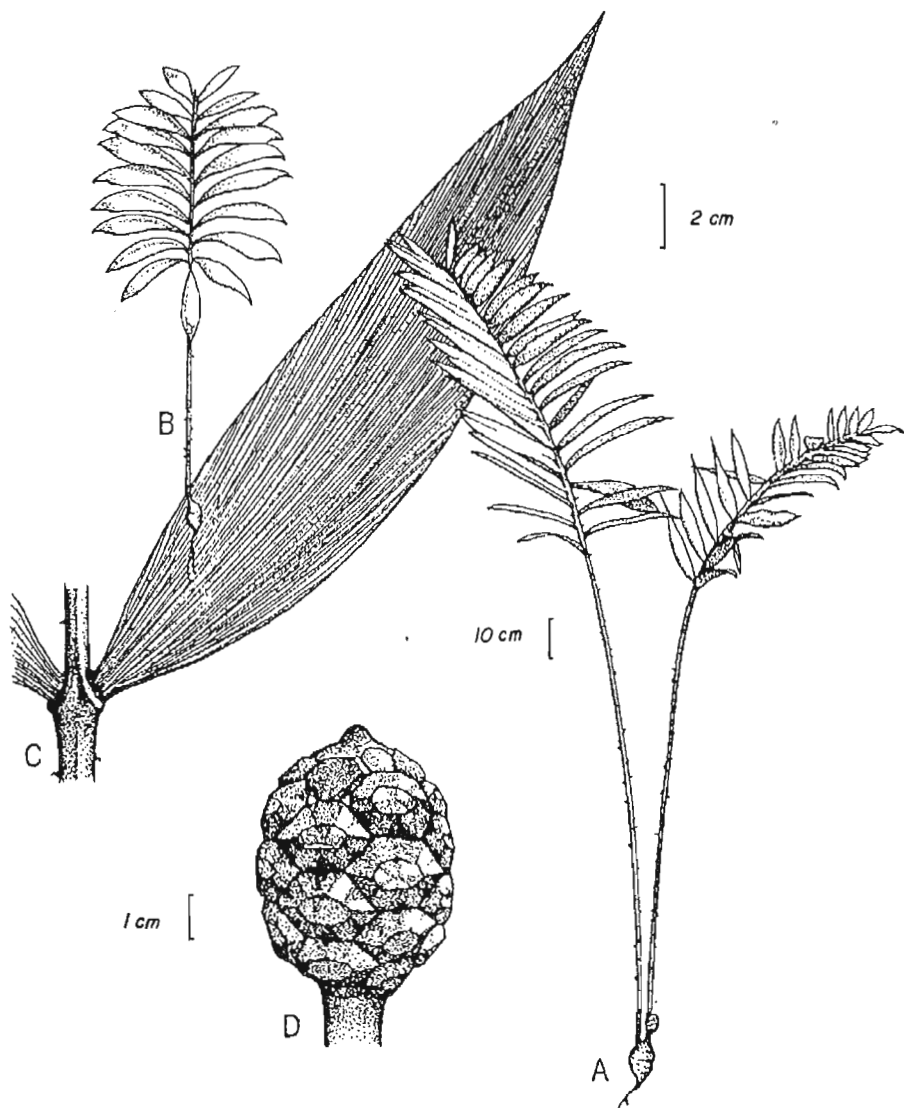


Figura 3. *Zamia amazonum*. A. Hábito. B. Hoja. C. Detalle de un foliolo articulado al raquis. D. Estróbilo ovulífero.

Ejemplares adicionales examinados. **BRASIL. Amazonas:** Castano, *Albuquerque et al.* 853 (INPA, NY); Curicuriari, *Madison et al.* 563 (INPA); *Poole* 1954 (INPA); *Prance et al. s.n.* (INPA, NY); Manaus-Caracarai Rd., *Berg et al.* P18144 (INPA, NY); río Curuquete, *Prance et al.* 14539 (INPA, NY); río Içana, *Fróes* 22708 (INPA); río Juruá-Mirim, *Maas et al.* P12944 (INPA, NY, U); río Negro, São Marcelino, *Stevenson et al.* 800 (INPA, NY, U); Cucui, *Stevenson et al.* 845 (INPA, NY, U), São Gabriel, *Stevenson et al.* 1052 (INPA, NY, U); Serra da Pedra, *Stevenson et al.* 1080 (INPA, NY, U); río Vaupés, *Stevenson et al.* 1000 (INPA, NY, U). **PERÚ. Loreto:** Iquitos, *Tryon & Tryon* 5185 (F). **VENEZUELA. Amazonas:** Maroa, *Stevenson et al.* 1144 (NY, U, VEN).

Zamia amazonum es algo variable y se asemeja a *Z. lecointei* y a *Z. muricata*, de las cuales se diferencia fácilmente por el raquis densamente tomentoso (cuando joven), acompañado de aguijones, los cuales suelen ser ramificados, y por los estróbilos ovulíferos de 15 cm de largo o menos, incluido el pedúnculo.

Tres colecciones provenientes del Chocó (*Bernal et al.* 1090, COL; *Juncosa* 1721, JAUM, MO, NY; y *Santa et al.* 1149, HUA), podrían también corresponder a esta especie, aunque se apartan un poco del material típico. Se precisa un estudio más detallado a fin de confirmar si las poblaciones del Chocó pertenecen a la misma especie o son una especie diferente.

2. *Zamia amplifolia* Masters, Gard. Chron. 10: 810. 1878; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 177. 1990. Tipo. Colombia. Valle, *Kiem & Norstog* 30 (neótipo, FTG, designado por Stevenson & Sabato 1986:135).

Fig. 2

Plantas arborescentes con tallo hasta de 2,5 cm de alto. Catafilos con base triangular y ápice lanceolado, 2-3 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 3-6, 1-2 m de largo; pecíolo 0,5-1,0 m de largo, con aguijones esparcida a densamente distribuidos; raquis con 6-10 pares de folíolos, ocasionalmente con algunos aguijones en el tercio proximal. Folíolos sésiles, elípticos, 30-50 cm de largo y 12-15 cm de ancho (los folíolos medios), surcados entre las venas por la haz y

con apariencia plegada, base cuneada, ápice acuminado y margen entera. Estróbilos poliníferos de color amarillento a marrón claro, angostamente cilíndricos, 8-12 cm de largo, 1-2 cm de diámetro. Estróbilos ovulíferos marrón, cortamente pedunculados, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 20-40 (-50) cm de largo, 8-12 cm de diámetro. Semillas rojas, ovoides, 1,5-2,5 cm de diámetro. Número cromosómico $2n = 18$ (Norstog 1980).

Distribución. Endémica; se conoce a partir del ejemplar tipo y de otras tres colecciones en zonas aledañas a la localidad típica.

Conservación. Las pocas colecciones efectuadas permiten sugerir que es una especie muy rara (ha sido colectada muy pocas veces en los últimos 120 años y sólo en estado vegetativo). Las pocas poblaciones conocidas están amenazadas por destrucción del hábitat natural para dar paso a plantaciones de café. Esta especie está en la Categoría **R, II, V** de la Lista Roja de Plantas en Peligro de la IUCN (1997).

Etimología. El epíteto específico se refiere en primera instancia a las dimensiones de las hojas, aunque en realidad hace alusión al tamaño de los folíolos.

Ejemplar examinado. Valle del Cauca: *Bernal 1460* (COL); 30-50 m, *Daly et al. 5971* (HUA, NY); *Wallis 83* (LE).

Zamia amplifolia es la única especie de *Zamia* con folíolos profundamente surcados y que a la vez poseen margen entera. Norstog & Nicholls (1997) mencionan la similitud entre *Z. wallisii* y *Z. dressleri*, una especie descrita del centro de Panamá (Stevenson 1993). Sin embargo, la falta de material reproductivo de *Z. amplifolia* impide confirmar esta relación, aunque es interesante resaltar que otras especies del Chocó biogeográfico, tales como *Z. chigua* y *Z. obliqua* tienen poblaciones disjuntas en el centro y el sur de Panamá.

La tipificación de *Zamia amplifolia* se hizo con base en un neótipo, ya que no se ha podido detectar el material tipo original de esta especie.

3. *Zamia chigua* Seemann, Bot. Voy. Herald 6: 201, t. 43, 1854; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 177. 1990. Tipo. Tabla 43 in Seemann, Bot. Voy. Herald 6: 1854 (lectótipo seleccionado por Stevenson & Sabato, 1986: 135).

Fig. 2

Zamia lindleyana H. Wendl., Index Palm.: 53. 1854, nomen nudum.

Aulacophyllum ortgiesii Regel, Gartenflora 25: 141-143. 1876. Tipo. Colombia. Wallis 76 (holótipo, LE).

Plantas arborescentes con tallo hasta de 2 m de alto y 15 cm de diámetro, con superficie estriada. Catafilos con base triangular y ápice lanceolado, 3-6 cm de largo, 2-3 cm de ancho. Hojas 3-15, 0,5-3,0 m de largo; pecíolo hasta de 1 m de largo, glabro, con agujijones muy densamente distribuidos y por lo general ramificados; raquis con 40-80 pares de folíolos imbricados (en menor número en plantas juveniles), con agujijones densamente distribuidos en la mitad proximal. Folíolos sésiles, lanceolados y subfalcados, 10-30 cm de largo, 1,0-1,5 cm de ancho (los folíolos medios), no surcados, cartáceos a membranáceos, margen entera. Estróbilos poliníferos amarillentos, cilíndricos, 10-20 cm de largo, 2-3 cm de diámetro. Estróbilos ovulíferos de color marrón claro, angostamente ovoides a cilíndricos, 20-30 cm de largo, 8-12 cm de diámetro. Semillas ovoides, rojas. Número cromosómico $2n = 16$ (Norstog 1981).

Distribución. *Zamia chigua* ha sido colectada en bosques pluviales de tierras bajas en el Chocó y el Valle; se conoce una población disyunta en la región del Chiriquí en Panamá, la cual crece entre 600-1.200 m de altura. Se espera encontrar esta especie en las estribaciones del cerro Pirre y de la cordillera de Juradó en Panamá y en zonas aledañas en Colombia.

Conservación. *Zamia chigua* es relativamente común en Panamá y en el Chocó, Colombia. La única amenaza parece ser la destrucción de su hábitat natural. Las poblaciones conocidas producen semillas con frecuencia, aunque no se tienen datos acerca de su biología reproductiva. Se encuentra en la categoría R, II, V de la Lista Roja de Plantas Amenazadas de la IUCN (1997).

Etimología. El epíteto específico alude al nombre común de las zamias en el Chocó, en Colombia.

Ejemplares examinados. Chocó: *Bernal et al. 1082* (COL, FTG, NY); 30 m, *Cuatrecasas & del Llano 24114* (US); 45 m, *Forero & Jaramillo 2514* (COL, MO); *Forero et al. 5399* (COL, MO); 130-150 m, *Juncosa 1509* (MO, NY); 200-275 m, *Killip 35260* (US); *Kress & Echeverry 89-2570* (SEL, US); *Plowman 12027* (F, NY); *Santa et al. 1148, 1151* (HUA, NY). Valle del Cauca: *Balick et al. 1633* (COL, JAUM, NY); *Bernal 1461* (COL, MO, NY); *Bussel s.n.* (FTG); *Croat 61328* (MO, NY); *Daly et al. 5974* (HUA, NY); *Galeano 457* (COL, MO, NY); 50 m, *Gentry 35573* (COL, MO, NY); *Maas 2013* (U).

Zamia chigua es la especie de *Zamia* en Colombia que más apariencia tiene de un helecho, debido a sus hojas largas, con numerosos folíolos delgados e imbricados. En horticultura se conoce como “zamia helecho”. También se puede reconocer fácilmente por la gran cantidad de pares de folíolos (hasta 80 por hoja), membranosos, enteros e imbricados, y por la presencia de numerosos agujones en el raquis y el pecíolo, rígidos y generalmente ramificados. El tronco es bastante pesado, debido a la gran cantidad de parénquima retenedor de agua, y en general tiene una apariencia estriada, especialmente en las plantas más grandes. Ha existido confusión en cuanto a la identidad de *Zamia chigua* (Norstog 1986, Sabato 1990), debido a la ausencia de tipificación en varias especies de *Zamia* y a que varias especies de *Zamia* en Colombia se conocen localmente como “chigua”. Por ejemplo, *Z. roezlii* ha sido confundida con *Z. chigua*; como consecuencia de esta confusión, los números cromosómicos atribuidos a *Z. chigua* por Norstog (1980, 1981) corresponden en realidad a plantas de *Z. roezlii* (Norstog 1986).

4. *Zamia disodon* D. Stev. & Sabato, sp. nov. Tipo. Colombia. Antioquia: *Restrepo et al. s.n.* (holótipo, COL; isótipo, NY).

Figs. 2, 4

A congeneribus foliolis nonnullis apicem versus biserratis diversa.

Tallo subterráneo, tuberoso, 5-8 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice linear-lanceolado, 3-6 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 2-4, erectas o

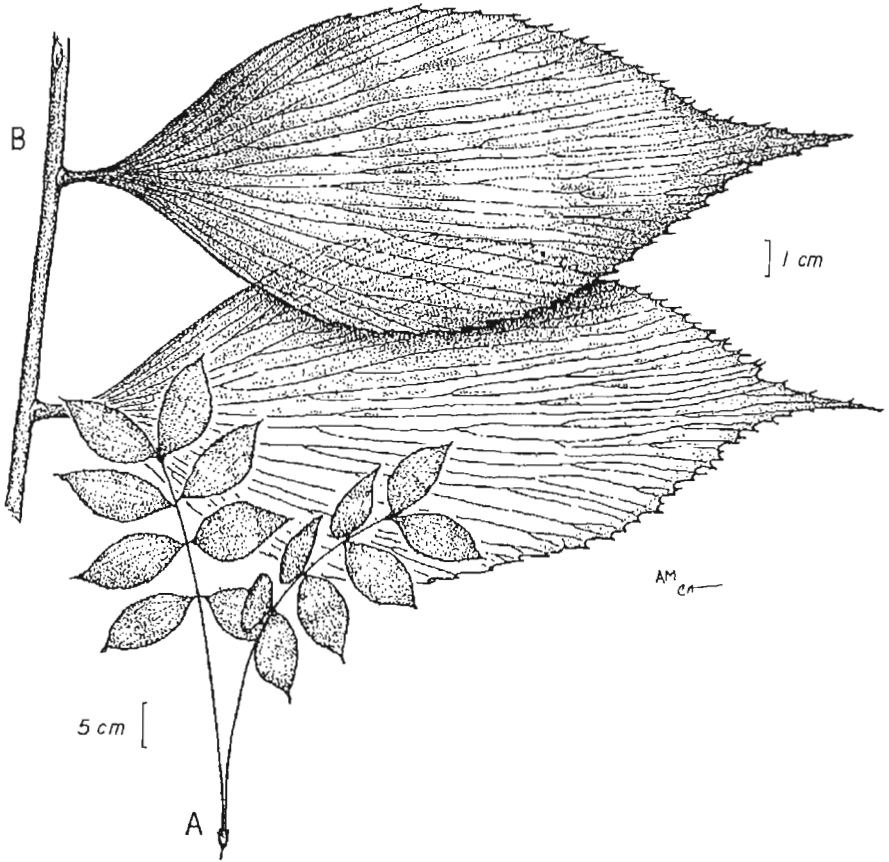


Figura 4. *Zamia disodon*. A. Hábito. B. Detalle de dos folíolos.

ligeramente recurvadas, oblongas, ca. 50 cm de largo; pecíolo terete, hasta 25 cm de largo, esparcidamente armado con aguijones cortos; raquis terete, usualmente inerme, hasta 25 cm de largo, con 3-5 pares de folíolos. Folíolos membranáceos, elípticos, 12-20 cm de largo, 6-10 cm de ancho (los folíolos medios), no surcados, sésiles, subfalcados, ápice agudo, margen conspicuamente serrada y siempre con algunos dientes doblemente serrados cerca del ápice. Estróbilos desconocidos.

Distribución. Endémica. Conocida solamente de la localidad típica y de otra localidad cercana a ésta. Es probable que crezca en zonas aledañas de Panamá. Prospera en suelos arcillosos, en bosques pluviales primarios y secundarios, entre 400-800 m de elevación.

Conservación. El bajo número de colecciones de *Zamia disodon* hace pensar que se trata de una especie muy rara. Los estróbilos son aún desconocidos, lo cual podría indicar que su tasa reproductiva es mínima. De acuerdo con Rodrigo Bernal (com. pers.), el hábitat de la especie se encuentra extremadamente amenazado. Es necesario más trabajo de campo para conocer aspectos de la biología reproductiva y el estado de conservación actual de esta especie, la cual aún no ha sido incluida en la Lista Roja de Plantas en Peligro de la IUCN.

Etimología. El epíteto específico alude a los dientes biserrados que caracterizan a esta especie.

Ejemplar examinado. Antioquia: 200 m, *Haught 4782* (COL).

Zamia disodon es la única especie del orden Cycadales con dientes biserrados en la margen de los folíolos. Además, junto con *Z. hymenophyllidia* son las únicas especies con folíolos membranáceos; se distingue de *Z. hymenophyllidia* en que esta última tiene dientes diminutos en la margen de los folíolos. *Z. disodon* es similar en muchos aspectos a *Z. obliqua*, de la cual difiere por los folíolos membranáceos y biserrados.

5. *Zamia encephalartoides* D. Stev., sp. nov. Tipo. Colombia. Santander, 760 m, *González 3581* (holótipo, COL; isótipos, NY, U).

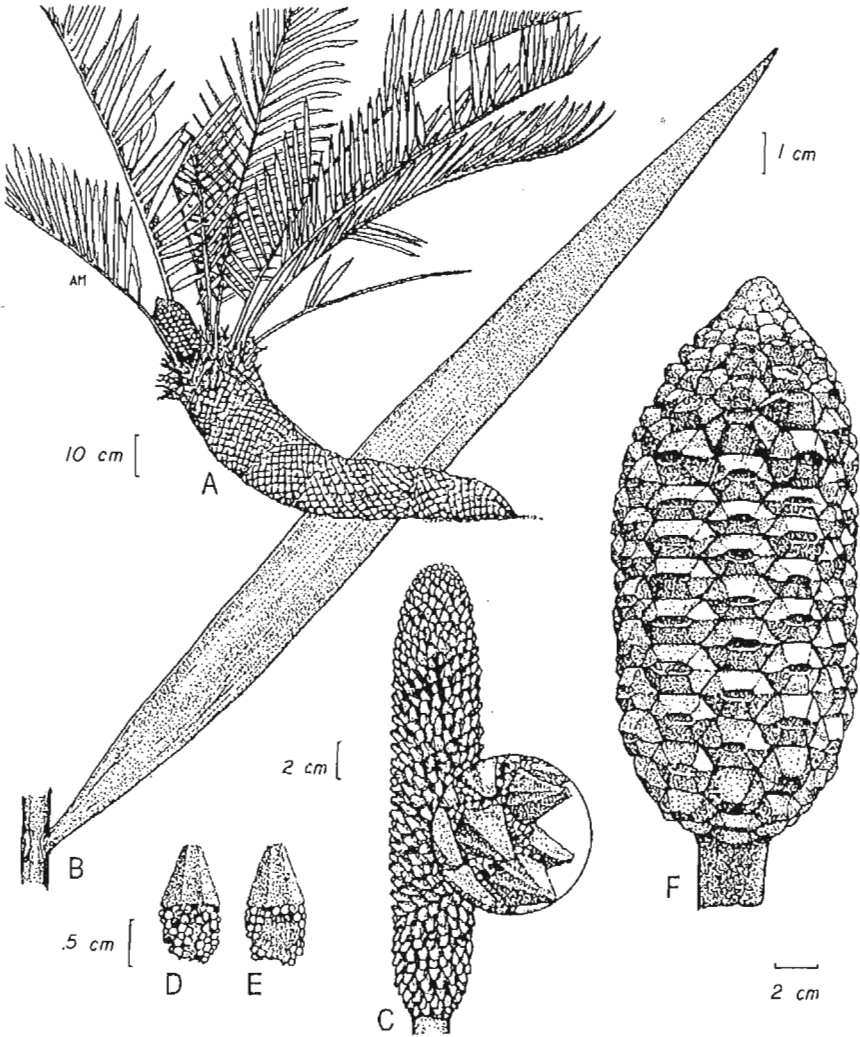


Figura 5. *Zamia encephalartoides*. A. Hábito. B. Foliolo. C. Estróbilo polímifero. D, E. Detalles del microsporófilo. F. Estróbilo ovulífero.

Zamia inermis aemulans, sed habitu arborescenti usque 2 m, strobilis foemineis viridibus, seminibus albis necnon microsporophyllis pyramidalibus diversa.

Plantas arborescentes con tallo hasta de 2 m de alto y 25 cm de diámetro. Catafilos con base cuneada y ápice acuminado, hasta de 5 cm de largo y 2 cm de ancho. Hojas 10-15, 0,5-1 m de largo; pecíolo inerme, 15-25 cm de largo; raquis inerme, con 20-40 pares de folíolos. Folíolos imbricados, sésiles, lanceolados, 20-35 cm de largo, 1-3 cm de ancho (los folíolos medios), fuertemente coriáceos, no surcados, base cuneada, ápice agudo y margen entera y fuertemente revoluta. Estróbilos políniferos de color amarillento a marrón claro, angostamente cilíndricos, 20-30 cm de largo, 3-5 cm de diámetro, pedúnculo 5-8 cm de largo. Microsporofilos con el ápice estéril formado por seis caras fuertemente inclinadas las cuales rodean una faceta terminal algo cóncava, microsporangios presentes tanto en la superficie adaxial como en la superficie abaxial de la región fértil; estróbilos ovulíferos marrón claro cuando jóvenes, verde oscuro al madurar, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 25-40 cm de largo, 10-15 cm de diámetro. Semillas blancas a blanco-amarillentas, 3-4 cm de largo, 1,5-2 cm de diámetro.

Distribución. Endémica. Crece en bosques y matorrales secos, en zonas rocosas muy expuestas y pendientes.

Etimología. El epíteto específico alude a la gran similitud morfológica de las hojas y del estróbilo con el género africano *Encephalartos*.

Conservación. Se conocen varias poblaciones de individuos adultos (algunos en estado reproductivo) y de plántulas. La principal amenaza para esta especie parece ser la inestabilidad del terreno, el daño mecánico de los troncos por pastoreo, y la recolección indiscriminada de los estróbilos con semillas, por lo cual debe ser incluida en la lista de especies en peligro de la IUCN.

Ejemplares examinados. Santander: *Albesiano et al.* 70 (COL); *Cadena et al.* 3000 (COL, NY); 500 m, *Barkley & Molina* 18-S-273 (COL, US); 760 m, *González* 3580 (COL, NY); *Henderson & Bernal* 170 (COL, FTG, NY); ca. 600 m, *Hernández* 01 (COL); *C. Saravia* 864 (COL).

Nombre común. “Cacao indio”.

Zamia encephalartoides se reconoce fácilmente por los folíolos coriáceos, enteros y con base revoluta, los estróbilos ovulíferos verde oscuros al madurar, y las semillas blancas a blanco-amarillentas, cuya sarcotesta no se fracciona a diferencia de otras especies de *Zamia*. Esta especie se asemeja en algo a *Z. inermis*, aunque su porte es mucho mayor.

Esta especie fue ilustrada por primera vez durante la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (Díaz-Piedrahíta 1985, Sabato 1990). Dos de las ilustraciones publicadas en dicha obra (números 18 y 19), una a color y otra en blanco y negro, constan de un estróbilo ovulífero y algunos detalles de la semilla y del embrión con su respectivo suspensor, siendo la primera ilustración conocida de embriones en Zamiaceae. Las láminas fueron provisionalmente identificadas como *Zamia* cf. *muricata*. Desde entonces, la especie ilustrada fue un enigma; sin embargo, las ilustraciones representan con extraordinaria precisión las características del estróbilo ovulífero y de las semillas, y el color blanco-amarillento distintivo de las semillas de esta especie, lo cual permite asignar dichas ilustraciones con toda certeza a *Z. encephalartoides*.

6. *Zamia hymenophyllidia* D. Stev., sp. nov. Tipo. Colombia. Amazonas, 200 m, *Cárdenas et al.* 10089 (holótipo, COAH; isotipo, NY).

Figs. 6, 7

Zamia melanorrhachis aemulans, sed foliolis ellipticis membraceis que diversa.

Plantas con tallo subterráneo, tuberoso, 2-4 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice linear-lanceolado, membranáceos, 2-3 cm de largo, 0,5-1 cm de ancho. Hojas 2-5, erectas, oblongas, 30-70 cm de largo; pecíolo terete, hasta de 35 cm de largo, armado con aguijones muy pequeños; raquis terete, usualmente inerme, hasta de 20-35 cm de largo, 4-10 pares de folíolos. Folíolos membranáceos, elípticos a elíptico-lanceolados, 12-15 cm de largo, 1-2 cm de ancho, base cuneada a oblicua, ápice largamente acuminado, margen entera o rara vez con unos pocos dientes apicales diminutos. Estróbilos poliníferos pardos, ovoides, 1-3 cm de largo, 0,1-0,3

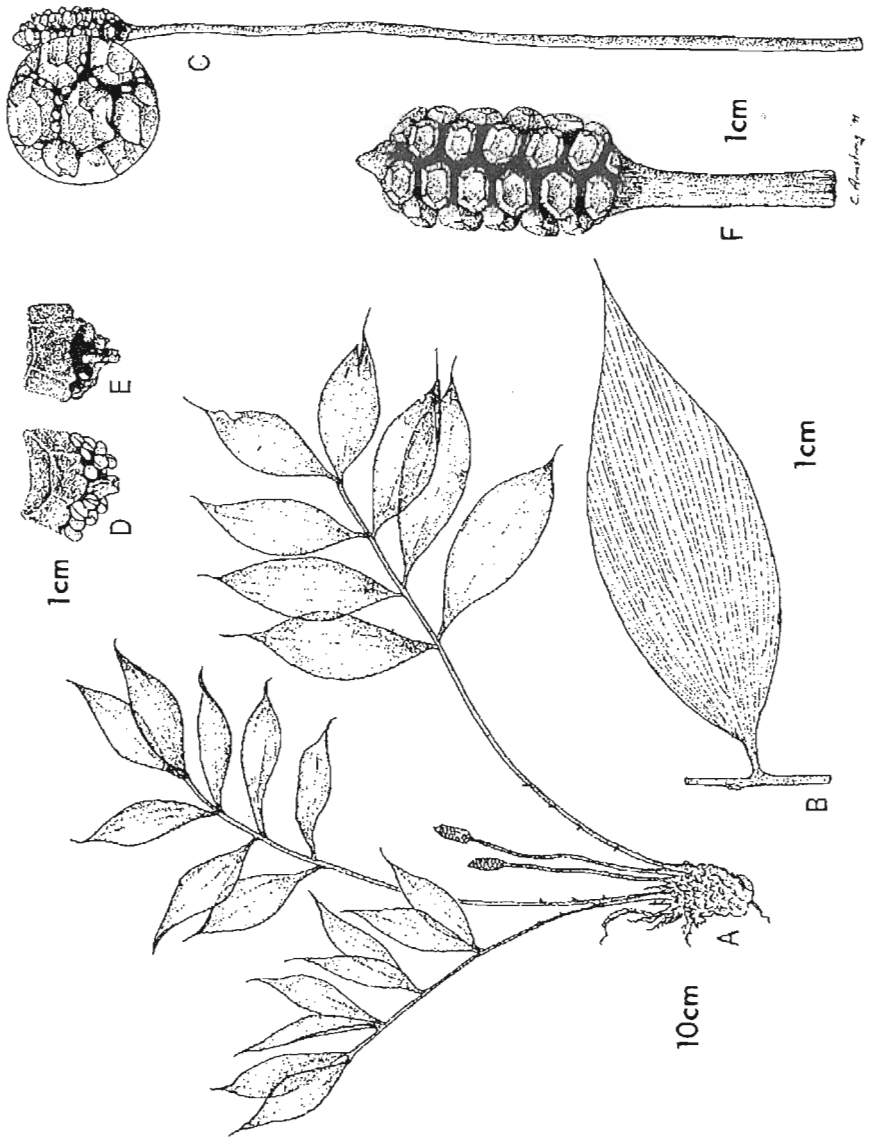


Figura 6. *Zamia hymenophyllidia*. A. Hábito. B. Foliolo. C. Estróbilo polinífero. D, E. Detalles del microsporofilo. F. Estróbilo ovulífero.

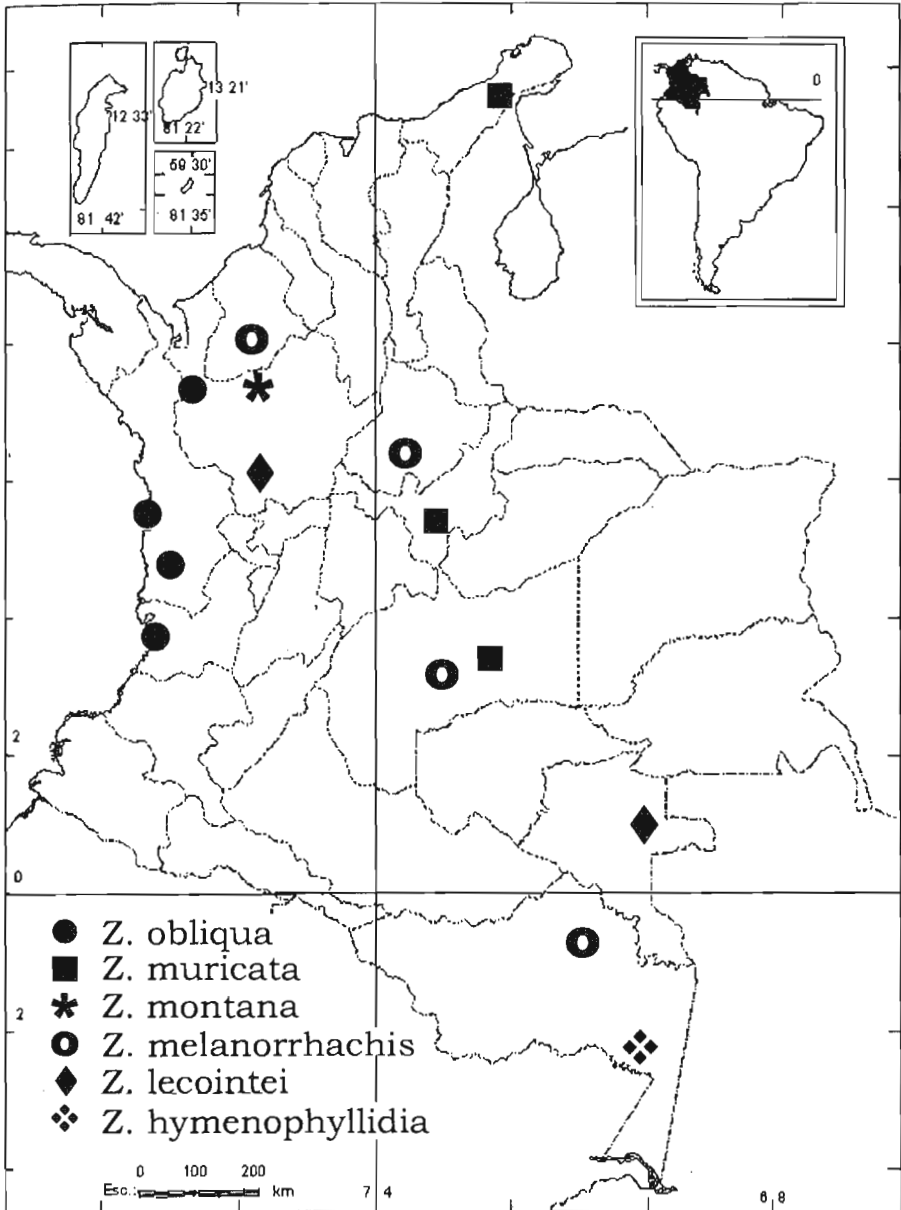


Figura 7. Mapa de distribución de 6 especies de *Zamia*.

cm de diámetro; pedúnculo 10-15 cm de largo. Microsporofilos con esporangios principalmente en la cara abaxial, pero con unos pocos (1-3) en la cara adaxial. Estróbilos ovulíferos pardo-rojizos oscuros, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, hasta de 5 cm de largo, 3-4 cm de diámetro; pedúnculo hasta de 15 cm de largo, 0,5 cm de diámetro. Semillas rojo-anaranjadas, 1-1,2 cm de largo, 0,5-0,8 cm de diámetro.

Distribución. Se conocen unas pocas poblaciones en el suroriente de la Amazonía colombiana y áreas adyacentes en Perú.

Etimología. El epíteto específico alude a los folíolos extremadamente membranáceos, casi translúcidos.

Conservación. *Zamia hymenophyllidia* fue descubierta recientemente, por lo cual aún no está incluida en la Lista Roja de Plantas en Peligro de la IUCN. En los últimos años se han encontrado tres pequeñas poblaciones, las cuales están produciendo semillas y plántulas. No se conocen detalles adicionales acerca de la biología y la distribución de la especie, aunque la escasez de colecciones sugiere que es rara.

Ejemplares examinados. Amazonas: *Cárdenas et al.* 8473, 8477 (COAH); 100 m, *Gentry & Villa-Lopera* 60827 (MO); 250 m, *López* 5268 (COAH); 250 m, *López* 5275 (COAH).

Ejemplares adicionales examinados. PERÚ. Loreto: Maynas, *Balick et al.* 1035 (NY); *Plowman et al.* 6773, 7065, 7255, 7256 (F, GH).

Zamia hymenophyllidia es muy similar a *Z. melanorrhachis*. Ambas especies poseen, como carácter único en el orden Cycadales, pedúnculos extremadamente largos, hasta de 30 cm de largo y 1-3 mm de diámetro, los cuales terminan en estróbilos poliníferos muy pequeños (1-3 cm de largo y 1-3 mm de diámetro). Los folíolos de *Z. hymenophyllidia* son membranáceos, elípticos y largamente acuminados, a diferencia de los folíolos papiráceos, lanceolados y generalmente agudos de *Z. melanorrhachis*. Además, la margen de los folíolos de *Z. hymenophyllidia* generalmente es entera; en caso de que presente dientes, éstos son inconspicuos y están localizados en

el ápice de cada folíolo mientras que en *Z. melanorrhachis* los folíolos tienen dientes marginales bien desarrollados. En vivo, las plantas de esta última tienen el pecíolo y el raquis púrpura oscuro a negro, lo cual no ocurre en *Z. hymenophyllidia*.

7. *Zamia lecointei* Ducke, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 1: 9-10, t. 1. 1915. Tipo. Brasil. Pará, río Erepecurú, *Ducke 15027* (holótipo, MG; isótipo, G).

Figs. 7, 8

Z. obidensis Ducke, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 3: 20. 1922. Tipo. Brasil. Pará, Rio Branco de Obidós, *Ducke s.n.* (*Museu Goeldi No. 17015*) (holótipo, MG; isótipo, F).

Z. ulei U. Dammer subsp. *lecointei* (Ducke) Ducke, Arq. Inst. Biol. Veg. Jard. Bot. Rio de Janeiro 2(1): 27-28. 1935.

Z. jirijirimensis R. E. Schultes, *Mutisia* 15: 2-5. 1953. Tipo. Colombia. Amazonas, río Apaporis, *Schultes 12101* (holótipo, GH; isótipo, COL).

Plantas con tallo subterráneo, tuberoso, 5-8 (-10) cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice linear-lanceolado, 3-6 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 2-4, erectas o ligeramente curvadas, oblongas, 1-2,5 m de largo; pecíolo terete, hasta de 1 (-2) m de largo, esparcidamente armado con agujijones rígidos, simples; raquis terete, usualmente inerte, hasta de 1 m de largo, con 20-40 pares de folíolos. Folíolos papiráceos a coriáceos, no surcados, linear-lanceolados, subfalcados, 30-40 cm de largo, 1-2 (-4) cm de ancho (los folíolos medios), sésiles, con ápice largamente acuminado y margen entera o rara vez con 3-6 dientes inconspicuos cerca del ápice. Estróbilos políniferos 2-6, cilíndricos, amarillentos a marrón claro, 6-10 cm de largo, 1-2 cm de diámetro, pedúnculo 10-20 cm de largo. Estróbilos ovulíferos usualmente solitarios, color marrón, 10-15 cm de largo, 3-5 cm de diámetro, pedúnculo 5-8 cm de largo. Semillas ovoides, 3 cm de largo, 2 cm de diámetro, con sarcotesta rojiza. Número cromosómico $2n = 16$ (Caputo *et al.* 1996).

Distribución. Esta especie se encuentra en los estados de Amazonas y Bolívar (Venezuela), en el centro y sur de Colombia y en el noroccidente de Brasil.

Por lo general crece en suelos arenosos y bien drenados, a altitudes que oscilan entre 100 y 300 m, y en lugares abiertos o en sotobosques de vegetación secundaria. Los folíolos de las plantas que crecen en lugares abiertos pueden ser más angostos, coriáceos y con margen casi entera; si crecen en sotobosque, las plantas poseen folíolos más anchos, membranosos, y con margen conspicuamente serrada, en especial en el tercio distal.

Etimología. El epíteto específico está dedicado a Paul LeCointe, quien vivió en Obidós, Brasil, y acompañó a Adolf Ducke cuando la especie fue descubierta.

Conservación. La producción de semillas parece ser alta y el hábitat de la especie no se considera en peligro inmediato de destrucción. Las colecciones en Colombia indican que es común localmente y que existe una buena cantidad de plántulas. La especie no está incluida en la lista de plantas en peligro de la IUCN (1997).

Ejemplares examinados. Amazonas: Bernal *et al.* 1237, 1239, 1240, 1241 (COL, NY); ca. 300 m, Galeano *et al.* 1174 (COL); Galeano *et al.* 1187, 1976 (COL, NY); 250 m, Schultes & Cabrera 12465 (GH, US); 250 m, Schultes & Cabrera 13511 (GH); Schultes & Cabrera 14640 (COL, GH); 900 ft, Schultes & Cabrera 14956 (GH, NY, US); Schultes & Cabrera 17660 (GH, NY); Schultes & Cabrera 17663 (COL, GH); Urrego *et al.* 623, 662 (NY). Antioquia: Callejas *et al.* 5250 (HUA, NY).

Ejemplares adicionales examinados. VENEZUELA: Amazonas, Badillo 1402 (VEN); Davidse & Huber 15288 (MO, VEN); Stevenson *et al.* 1142, 1143 (NY, PORT, U, VEN); Steyermark *et al.* 102542, 102563, 102568 (MO); Williams 13802 (F, NY, VEN); Wurdack & Adderley 43468, 43526 (NY, VEN). BRASIL: Amazonas, Ducke 914, 915, 17889 (MG).

Zamia lecointei es muy similar a *Z. muricata*, aunque prefieren hábitats diferentes. *Z. lecointei* crece en hábitats secos, abiertos, de suelos arenosos, mientras que *Z. muricata* crece como planta de sotobosque en condiciones mésicas y suelos húmedos y arcillosos. Lo anterior parece estar asociado con el hecho de que *Z. lecointei* tiene folíolos subcoriáceos a coriáceos, linear-lanceolados, subfalcados,

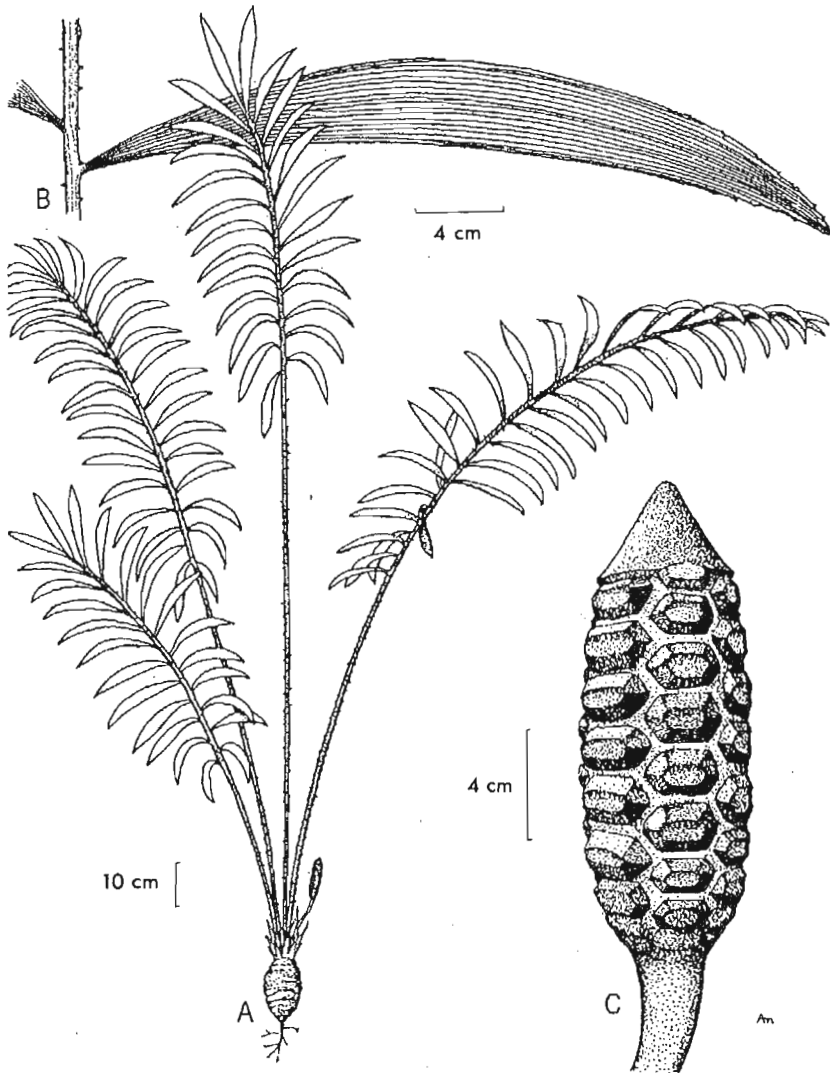


Figura 8. *Zamia lecontei*. A. Hábito. B. Foliolo. C. Estróbilo ovulífero.

enteros o con unos pocos (1-3) dientes apicales inconspicuos, mientras que *Z. muricata* tiene folíolos cartáceos a papiráceos, oblongo-lanceolados a lanceolados, inequiláteros y con la margen claramente denticulada en la mitad inferior. Algunas plantas de esta especie que crecen en suelos extremadamente secos y arenosos fueron descritas como *Z. jirijirimensis*.

En la descripción original de *Zamia lecointei*, Ducke (1915) mencionó una probable nueva especie de *Zamia*, la cual fue descrita como *Z. cupatiensis* en 1922. El tipo, la descripción y la ilustración (Ducke 1915: t. 1) de *Z. lecointei* muestran los folíolos linear-lanceolados. Por su parte, la descripción y la fotografía de *Z. cupatiensis* (Ducke 1922, t. 2) coinciden con la fotografía y los isótipos de su concepto de *Z. ulei*, por lo cual la primera es subordinada a la sinonimia de la segunda.

En la misma publicación, Ducke (1915) presentó su concepto de *Zamia ulei*, el cual llama la atención por la poca semejanza con el tipo y la descripción de la verdadera *Z. ulei* (Dammer 1907), especie que posee folíolos ovado-lanceolados. Ducke consideraba que *Z. ulei* tenía folíolos linear-lanceolados, y por tal razón subordinó, en 1935, a *Z. lecointei* como una subespecie, *Z. ulei* subsp. *lecointei*. El origen de este problema fue discutido por Schuster (1932) y dio como resultado que Schultes (1953) redescubriera *Z. lecointei* como *Z. jirijirimensis*. Sin embargo, los ejemplares tipo de estos dos nombres son idénticos, por lo que *Z. jirijirimensis* es considerada un sinónimo de *Z. lecointei*.

A la vez, Ducke (1922) describió también *Zamia obidensis* como una especie intermedia entre lo que consideraba *Z. lecointei* y *Z. cupatiensis*. Sin embargo, *Z. obidensis* es sólo una forma juvenil y ombrófila de *Z. lecointei*.

8. *Zamia manicata* Linden ex Regel, Acta Horti Petrop. 4(4): 310. 1876; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 176. 1990. Tipo. Tabla 926, Fig. E en Gartenflora 27: 1878 (neótipo designado por Stevenson & Sabato, 1986: 139).

Figs. 9, 10

Z. madida R.E. Schultes, Bot. Mus. Leaflet. 18(4): 114-115, t. 18. 1958. Tipo. Colombia. Antioquia, 150 ft, Schultes & Cabrera 18694 (holótipo, GH).

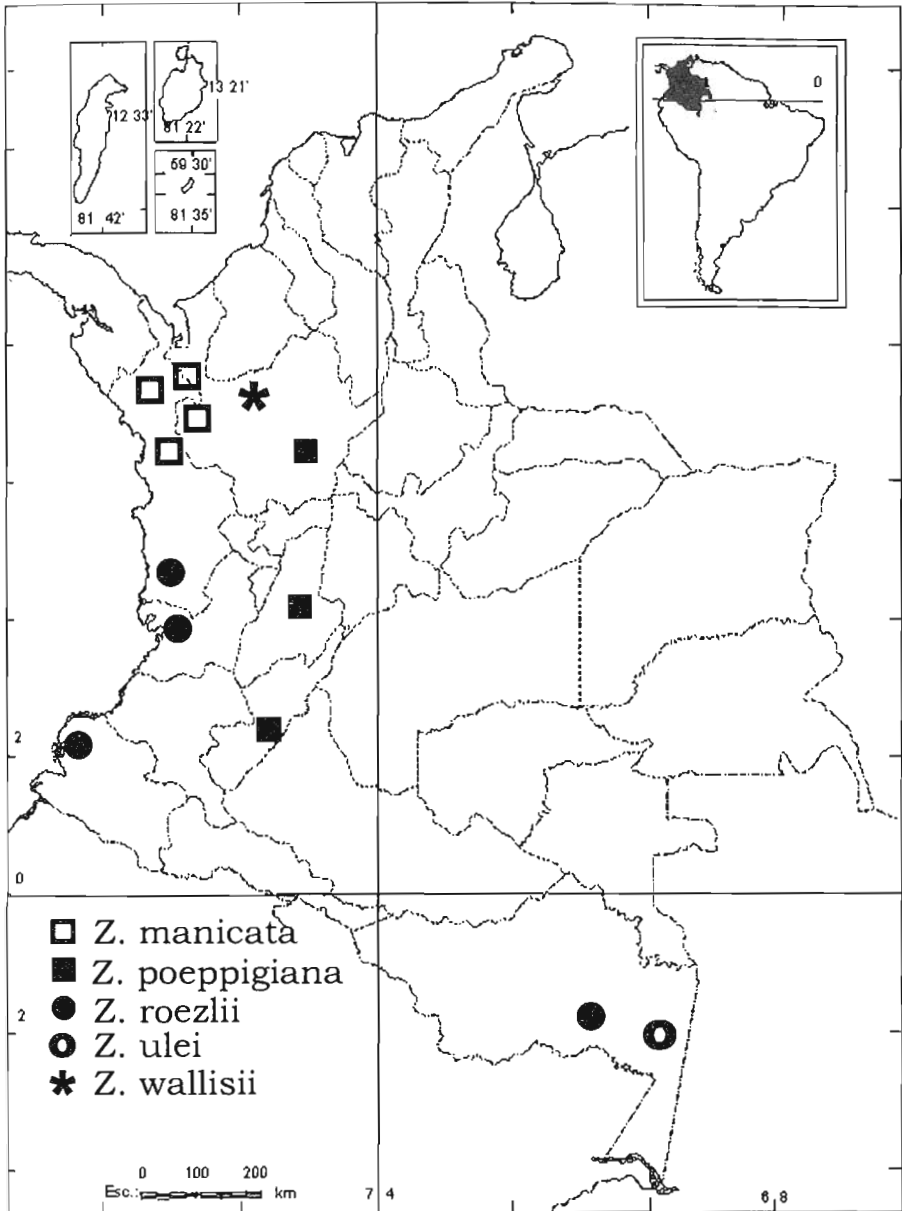


Figura 9. Mapa de distribución de 5 especies de *Zamia*.

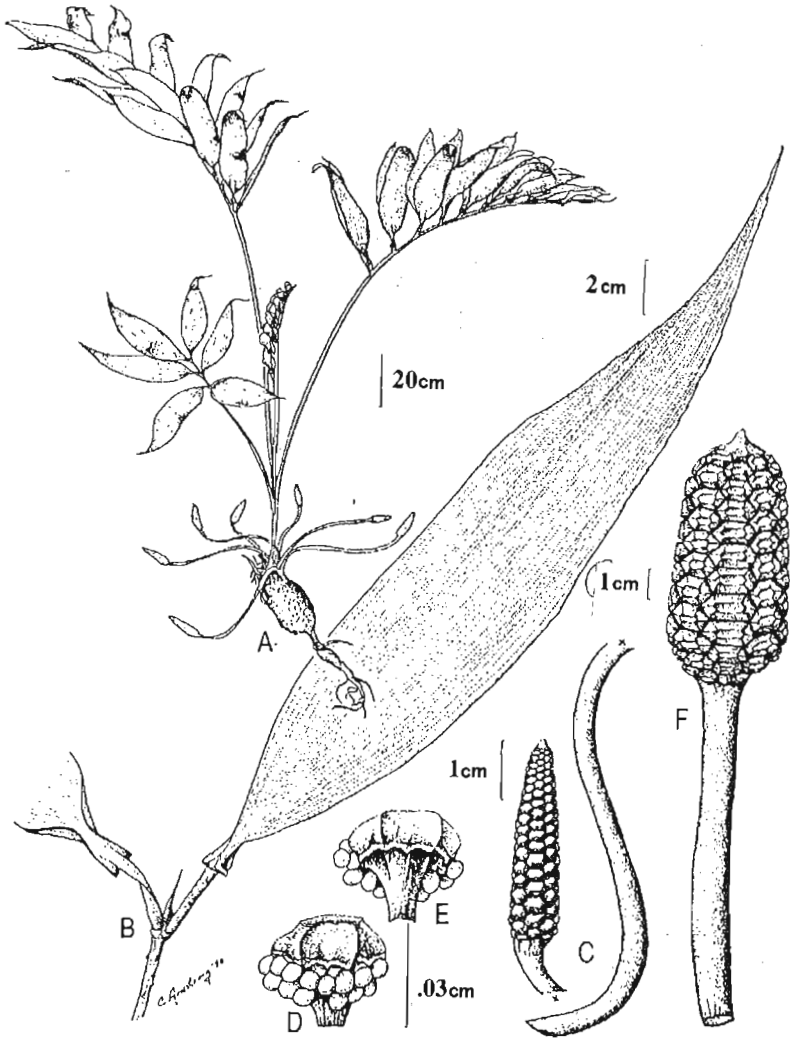


Figura 10. *Zamia manicata*. A. Hábito. B. Foliolo. C. Estróbilo polínífero. D, E. Detalles del microsporofilo. F. Estróbilo ovulífero.

Tallo subterráneo, globoso a subcilíndrico, 5-10 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice largamente acuminado, 3-8 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 3-10 por individuo, 0,5-2,0 m de largo; pecíolo 0,2-1,0 m de largo, con agujijones esparcida a densamente distribuidos; raquis por lo general con agujijones en el tercio proximal, con 10-30 pares de folíolos. Folíolos oblongos a largamente elípticos, con peciólulo, lámina 15-35 cm de largo, 3-7 cm de ancho (los folíolos medios), no surcada, base cuneada y con un reborde semicircular glanduliforme en la parte abaxial, ápice agudo a acuminado, margen serrada en el tercio distal. Estróbilos poliníferos amarillentos, cilíndricos, 4-6 cm de largo, 1,0-1,5 cm de diámetro, pedúnculo 15-30 cm de largo. Estróbilos ovulíferos vinotinto a marrón-rojizos, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 10-15 cm de largo, 4-7 cm de diámetro. Semillas rojas, 1,0-1,5 cm de largo, 5-8 mm de diámetro. Número cromosómico $2n = 18$ (Caputo *et al.* 1996).

Distribución. *Zamia manicata* ha sido colectada en bosques pluviales primarios y secundarios entre 100 y 1.000 m de altitud, en el occidente de Antioquia y norte de Chocó en Colombia, y en la zona del Darién en Panamá.

Etimología. El epíteto específico hace referencia al reborde semicircular glanduliforme en la base de cada folíolo.

Conservación. *Zamia manicata* es localmente abundante y a veces se encuentra aún en plantaciones de café, bordes de pastizales y vegetación secundaria, en donde también produce semillas. Sin embargo, puede llegar a estar amenazada por alteraciones continuas del hábitat. Esta especie se encuentra en la lista de especies en peligro de la IUCN (1997) en la categoría **R, II, V** para Colombia y **R, II, R** para Panamá.

Ejemplares examinados. Antioquia: Bernal *et al.* 447 (COL); 150 m, Bernal *et al.* 601 (COL); Betancur *et al.* 5999 (COL, NY); Callejas *et al.* 5665, 5772 (HUA, MO, NY); 100 m, Forero 614 (COL); 50 m, Haught 4820 (COL, US); 150 m, Hodge 7041 (US); Santa & Brand 835 (COL, HUA); 150 ft, Schultes & Cabrera 18640 (GH); 150 ft, Schultes & Cabrera 18679 (GH). Chocó: 250 m, Forero & Jaramillo 1577 (COL, MO); 300 m, Gentry & Aguirre 15190 (COL, MO); 230-260 m, León 572 (MO, COL); Zuluaga 1033 (COL).

La presencia de peciólulo y de un reborde semicircular en la base de la lámina de cada folíolo es conocida dentro del orden Cycadales únicamente en *Zamia manicata* (Stevenson 1990a). Sin embargo, estas estructuras no se forman en las plántulas, o se forman de manera rudimentaria en plantas jóvenes; se desarrollan completamente sólo en las hojas de individuos adultos. Estas estructuras no suelen formarse en las primeras hojas producidas luego de que plantas adultas son trasplantadas.

Schuster (1932) confundió *Zamia manicata* con *Z. obliqua* y subordinó la primera a la sinonimia de la segunda. La descripción presentada por Schuster (1932) es una mezcla de los caracteres de estas dos especies, consistente en una planta con troncos y estróbilos de *Z. obliqua* y hojas de *Z. manicata*. Esta confusión continuó a pesar de que Braun (1875) ya había descrito a *Z. obliqua* con folíolos sésiles, elípticos u ovado-elípticos y tallos hasta de 2,5 m, sin mencionar la presencia de peciólulos ni del reborde semicircular, caracteres típicos de *Z. manicata*. Además, Schuster (1932) describió los peciolos como inermes; *Z. manicata* tiene, sin embargo, numerosos agujones en el peciolo. Debido a esta confusión, Schultes (1958) redescubrió *Zamia manicata* como *Z. madida*.

Por otra parte, la descripción de *Zamia obliqua* presentada por Gómez (1982a, 1982b) corresponde en realidad a *Z. manicata*. Por lo tanto, la subordinación que Gómez (1982b) hizo de *Z. manicata* y de *Z. madida* como sinónimos de *Z. obliqua* no es correcta.

Además de la presencia de peciólulo y del reborde semicircular en los folíolos de *Zamia manicata*, existen otros caracteres diferenciales entre esta especie y *Z. obliqua*. La primera (Fig. 10) presenta tallos subterráneos, folíolos oblongos o largamente elípticos hasta de 35 cm de largo, estróbilos políniferos con un pedúnculo largo (hasta de 15-30 cm), microsporofilos con microsporangios solamente en la superficie abaxial y estróbilos ovulíferos vinotinto o púrpura. En contraste, *Z. obliqua* (Fig. 13) tiene tallos aéreos hasta de 5 m de largo, folíolos elípticos a obovados hasta de 10 cm de largo, estróbilos políniferos con pedúnculos cortos (2-5 cm), microsporofilos con microsporangios tanto en la superficie adaxial como en la abaxial, y estróbilos ovulíferos de color marrón claro.

9. *Zamia melanorrhachis* D. Stev., sp. nov. Tipo. Colombia. Córdoba, *Stevenson et al.* 695 (holótipo, COL; isótipos, HUA, NY, U).

Figs. 7, 11

Rhachide atropurpurea strobilisque masculinis fere ad 3 cm usque longis, sed pedunculis 50 cm usque longis provisa.

Plantas con tallo subterráneo, tuberoso, de 5-8 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice linear-lanceolado, 2-5 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 2-5, erectas, oblongas, hasta de 50 cm de largo; pecíolo terete, hasta de 25 cm de largo, púrpura oscuro a negruzco, armado con aguijones muy cortos; raquis terete, usualmente armado con aguijones muy cortos en la mitad proximal, hasta de 20-30 cm de largo, con 4-10 pares de folíolos. Folíolos oblongo-lanceolados, 12-15 cm de largo, 1-2 cm de ancho, papiráceos, no surcados, sésiles, base cuneada, ápice agudo y margen serrada en los dos tercios distales. Estróbilos poliníferos de color amarillento a marrón claro, ovoides, 1-3 cm de largo, 0,5-1,0 cm de diámetro, pedúnculo 30-50 cm de largo; microsporangios presentes tanto en la cara adaxial como en la abaxial de los microsporofilos, aunque en menor número (de 1-3) en la cara adaxial. Estróbilos ovulíferos de color rojo-marrón, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 5-8 cm de largo, 3-4 cm de diámetro. Semillas rojas, 1,0-1,5 cm de largo, 5-8 mm de diámetro.

Distribución. Conocida únicamente de Colombia, donde se distribuye desde el noroccidente del país hasta los departamentos del Meta y Amazonas.

Etimología. El epíteto específico alude al color marrón oscuro o púrpura oscuro del raquis foliar.

Conservación. *Zamia melanorrhachis* se conoce únicamente de cuatro localidades alopátricas, aunque esto puede deberse a falta de colecciones en otras áreas. De hecho, colecciones recientes indican que es más común de lo que anteriormente se pensaba. Además, esta especie crece bien cuando se cultiva.

Ejemplares examinados. Amazonas: *Cabrera 3351* (COL); 200-300 m, *Londoño et al. 510* (JAUM). Córdoba: *López & González 63, 64, 65* (HUA); 30-60 m, *Roldán et al. 1478* (COL, HUA, NY); 30-60 m, *Roldán et al. 1491*

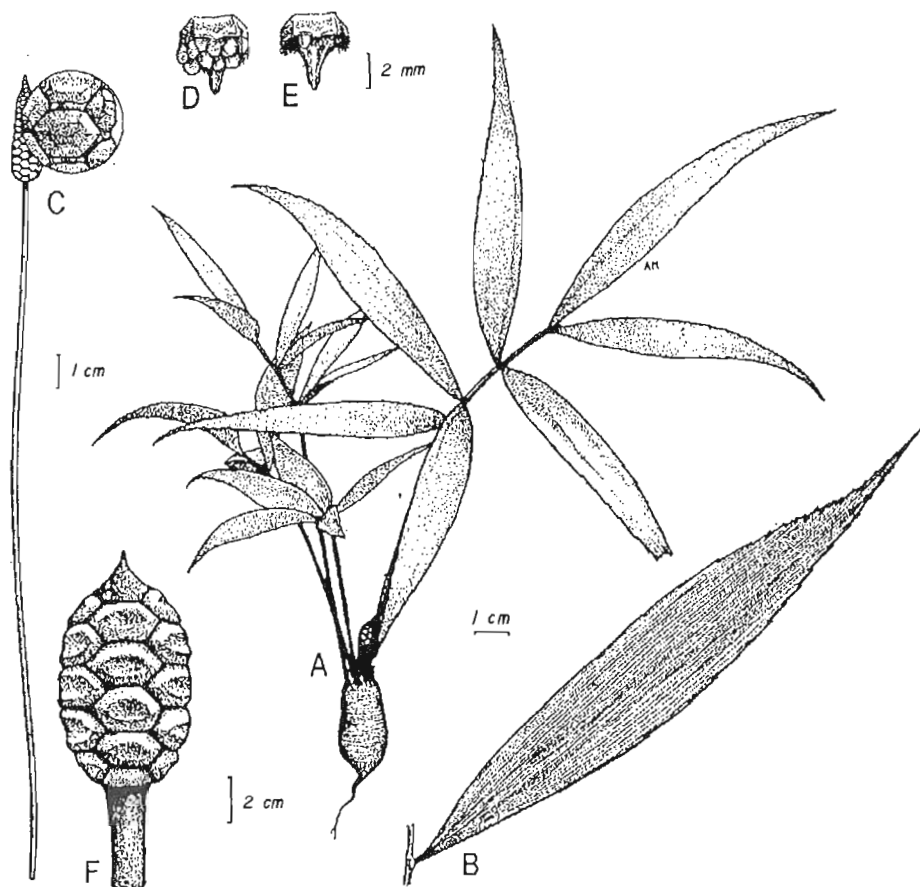


Figura 11. *Zamia melanorrhachis*. A. Hábito. B. Foliolo. C. Estróbilo polinífero. D, E. Detalles del microspofilo. F. Estróbilo ovulífero.

(COL, HUA, NY); 120 m, *Roldán et al. 1523* (COL, HUA, NY). **Meta:** 300-400 m, *Marulanda 769* (HUA, MO); 360-490 m, *Callejas & Marulanda 5911* (HUA, MO). **Santander:** 100-500 m, *Haught 1447* (BM, FTG, GH, NY, P, US); 100-500 m, *Haught 1578* (BM, COL, F, GH, P, US); 100-500 m, *Haught 2101* (BM, COL, F, GH, P, US).

Nombres comunes. “Corocito, (Mui) ibaracú”.

Usos. De acuerdo con el ejemplar *Londoño et al. 510*, los tubérculos son comestibles.

Como se discutió anteriormente, *Zamia melanorrhachis* es similar a *Z. hymenophyllidia*. Además, el pecíolo y el raquis de *Z. melanorrhachis* son de color púrpura oscuro a negro, una característica no presente en *Z. hymenophyllidia*.

10. ***Zamia montana*** A. Braun, Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 376-377. 1875; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 178. 1990. Tipo. Colombia. Antioquia, 1.750 m, *Zarucchi et al. 5724* (neótipo, NY, aquí designado; isoneótipos, COL, MO).

Figs. 7, 12

Aulacophyllum montanum (A. Braun) Regel, Gartenflora 25: 141. 1876.

Plantas con tallos arborescentes de 0,5-1,5 m de alto, 10-20 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice largamente acuminado, 3-5 cm de largo, 2-3 cm de ancho. Hojas 2-5, 1-2 m de largo; pecíolo con unos pocos aguijones, 30-70 cm de largo; raquis con 8-12 pares de folíolos. Folíolos sésiles, angostamente obovados, 18-30 cm de largo, 3-7 cm de ancho (los folíolos medios), surcados entre las venas, base cuneada, ápice acuminado y margen esparcidamente serrulada en el tercio distal. Estróbilos poliníferos color marrón claro, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 6-8 cm de largo, 1,5-2,0 cm de diámetro, pedúnculo 2-4 cm de largo. Estróbilos ovulíferos color marrón, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 20-30 cm de largo, 8-10 cm de diámetro. Semillas rojas, 1,0-1,5 cm de largo, 0,5-0,8 cm de diámetro.

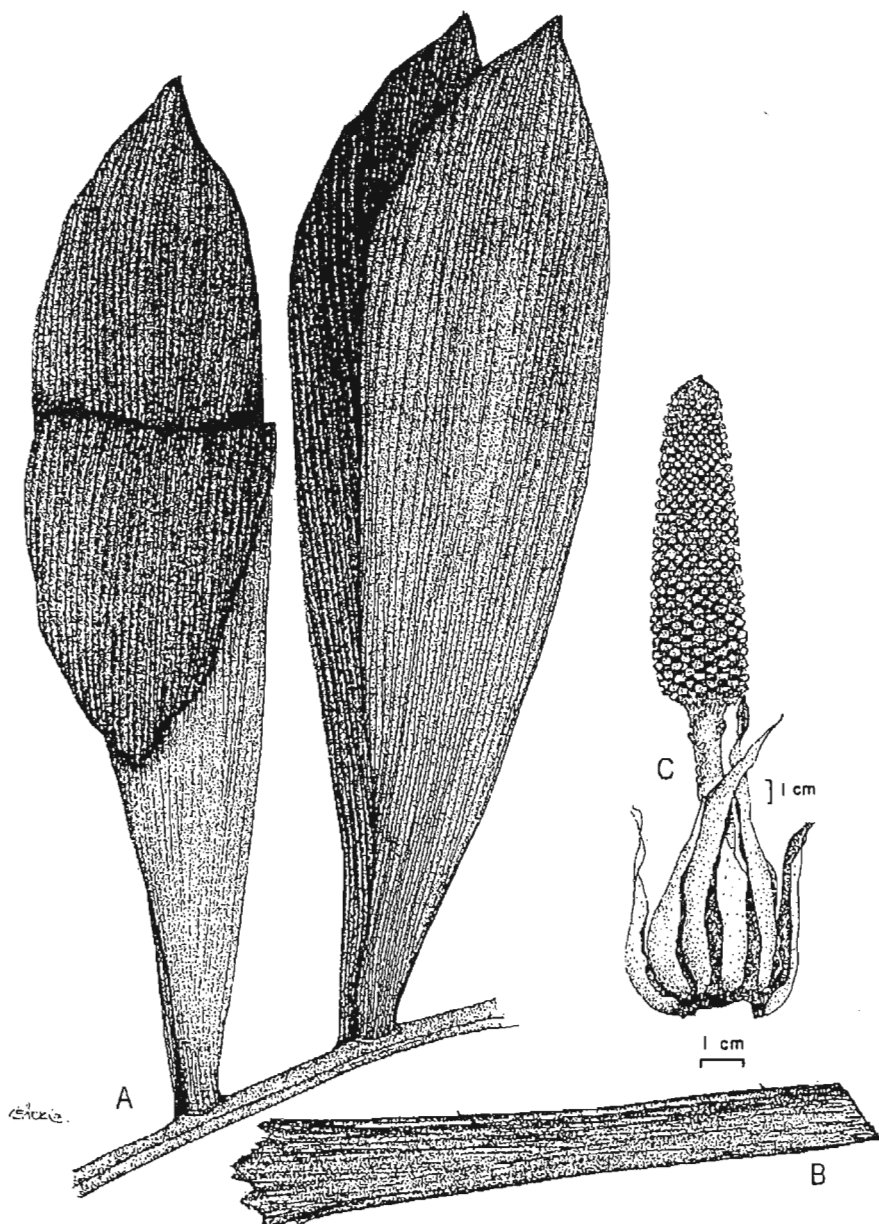


Figura 12. *Zamia montana*. A. Detalle de dos pares de folíolos. B. Detalle del peciolo. C. Estróbilo polinífero.

Distribución. *Zamia montana* es endémica de bosques húmedos premontanos de Antioquia, entre 1.800-2.700 m de altitud; conocida únicamente de unas pocas colecciones en la localidad típica. De las especies neotropicales, *Z. montana* es la que alcanza las mayores elevaciones.

Etimología. El epíteto específico alude al hábitat premontano donde crece esta especie.

Conservación. *Zamia montana* es bastante rara y no es conocida en cultivo. Su hábitat está extremadamente amenazado por la explotación maderera local y por la implementación de campos de cultivo de maíz y lulo (J. Betancur, com. pers.). Esta especie ha sido incluida en la categoría V, II, V de la lista roja de la IUCN (1997).

Ejemplares examinados. Antioquia: *Sánchez et al. 1185* (COL, HUA); *Kalbreyer 1928* (K).

Zamia montana es fácilmente identificable por los folíolos largamente obovados, con surcos profundos que corren entre las venas en la superficie superior.

Zamia montana fue descrita en 1875 por Alexander Braun, con base en material recolectado por Gustav Wallis en Colombia. Posteriormente, la especie fue recolectada en 1888 por Kalbreyer y desde entonces no había sido encontrada hasta su redescubrimiento en los años ochenta.

11. *Zamia muricata* Willd., Sp. Pl. 4(2): 847-848, 1806. Tipo. Venezuela. Guarico: “prope Porto Cabello”, *Humboldt & Bonpland s.n.* (holótipo, B-W, No. 18536; isótipo, U).

Fig. 7

Z. muricata Willd. var. *angustifolia* Miq., Monogr. Cycad. p. 66. 1842. Tipo. ex Horto Spaarnberg. *Miquel s.n.* (holótipo, U).

Z. muricata Willd. var. *obtusifolia* Miq., Tijdschr. Nat. Gesch. Physiol. 10(1): 71-72. 1843. Tipo. Tab. VII, Fig. a, in *Linnaea* 19(4): 1847 (neótipo designado por Stevenson & Sabato, 1986:149).

Z. latifolia Lodd. ex Miq., Tijdschr wis-en Natuurk. Wet. 2(4): 298. 1849, nom. nov. Basónimo: *Z. muricata* var. *obtusifolia* Miq., Tijdschr. Nat. Gesch. Physiol. 10(1): 71-72. 1843.

Z. gutierrezii C. Wright in Sauvalle, Anal. Acad. Cienc. Med. Fis. & Nat. Haban. (reimp. 2) 5: 54. 1868. Tipo. Cuba. Pinar del Río, cult. Hort. Blain, Rangel (holónimo, HAC; isótipos, F, NY).

Z. media Jacq. var. *gutierrezii* (Sauvalle) J. Schust., Pflanzenr. 4(1):154. 1932.

Plantas con tallo semihipógeo a ligeramente epígeo, hasta de 15 cm de alto, 3-8 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice linear-lanceolado, 3-8 cm de largo, 1-2 cm de ancho. Hojas 2-6 por individuo, 1-2 m de largo, ovadas a elípticas; pecíolo 0,5-1,0 m de largo, por lo general canaliculado por el lado adaxial, armado con aguijones cortos, de 1-2 mm de largo, localizados en el lado abaxial; raquis 0,5-1,0 m de largo, a veces armado con aguijones en el tercio proximal con 15-35 pares de folíolos subopuestos. Folíolos oblongo-lanceolados a lanceolados, 15-20 cm de largo, 2-4 cm de ancho, cartáceos a papiráceos, no surcados, sésiles, inequiláteros, constrictos en la base y articulados con el raquis por medio de un anillo de tejido calloso, ápice largamente acuminado, margen denticulada en la mitad distal. Estróbilos políníferos 2-6, cilíndricos, amarillentos a marrón claro, 6-10 cm de largo, 1-2 cm de diámetro, pedúnculo 10-20 cm de largo. Estróbilos ovulíferos usualmente solitarios, color marrón, 10-15 cm de largo, 3-5 cm de diámetro, pedúnculo 5-8 cm de largo. Semillas ovoides, 3 cm de largo, 2 cm de diámetro, con sarcotesta roja. Número cromosómico $2n = 24$ (Norstog 1980).

Distribución. Esta especie se encuentra en la península de la Guajira y el centro de Colombia. Su distribución se extiende a la costa de Venezuela. Prospera en sotobosques, desde el nivel del mar hasta los 300 m, usualmente en bosques primarios o secundarios bien establecidos, en suelos rocosos o arcillosos.

Etimología. El epíteto específico se refiere a los dientes agudos y pequeños presentes en la margen de los folíolos.

Conservación. Parece ser que las poblaciones de *Zamia muricata* a lo largo del litoral Caribe de Venezuela se han mantenido estables tanto en hábitats poco

alterados, como en sitios con vegetación intervenida. Su estado de conservación en Colombia es poco conocido, debido al bajo número de localidades que se conocen para la especie y a lo difícil del acceso a ellas. En la lista de la IUCN (1997) de plantas en peligro de extinción, esta especie se encuentra en la Categoría R, II, I para Colombia y R, II, R para Venezuela.

Ejemplares examinados. Boyacá: 300 m, *Haught* 2601 (COL, US). La Guajira: *Allen* 3355 (MO, US); *Cuadros* 4770 (JBGP); 1800 ft, *Saravia & Saravia* 3584 (COL, US); *Sudgen* 62 (COL); 600-700 m, *Sudgen* 211 (COL); 600-700 m, *Sudgen* 238 (COL). Santander: 100-700 m, *Haught* 1622, (COL, F, US); 100-700 m, *Haught* 1682 (F, US); *Haught* 1717 (F, US).

Miquel (1843) describió *Zamia muricata* var. *obtusifolia*, aunque poco después (1849) elevó esta variedad a la categoría de especie, bajo el nombre *Z. latifolia*. Aunque Miquel (1849) no empleó el epíteto *obtusifolia* para este nuevo epíteto específico, cita el nombre de la variedad explícitamente en la sinonimia de *Z. latifolia*, con lo cual el nombre de la variedad constituye el basónimo de *Z. latifolia*.

Zamia muricata es muy similar a *Z. lecointei*, tal como se discutió en los comentarios de esta última.

Hasta mediados del siglo XX, gran parte del material de *Zamia muricata* conocido provenía de unas pocas plantas cultivadas e introducidas en Europa o en países como Cuba. Debido a que el origen de plantas cultivadas es por lo general dudoso, la confusión resultante condujo a varias descripciones innecesarias. En el caso de *Z. muricata*, el material introducido a Cuba fue descrito por C. Wright (in Sauvalle 1868) como *Z. gutierrezii* Schuster (1932), probablemente sin estudiar el material tipo, redujo a *Z. gutierrezii* como una variedad de *Z. media* debido a que creía que el material provenía de Cuba. Eckenwalder (1980) aclaró que el material tipo no provenía del Caribe y subordinó a *Z. gutierrezii* a la sinonimia de *Z. furfuracea*. Sin embargo, el material tipo de *Z. gutierrezii* no tiene folíolos coriáceos ni obovados, y carece de los pelos persistentes típicos de *Z. furfuracea*; por el contrario, dicho material tipo concuerda bastante bien con el tipo de *Z. muricata*.

12. *Zamia obliqua* A. Braun, Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 376. 1875; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 177-178. 1990. Tipo. Colombia. *Seemann 1569* (neótipo, BM, designado por Stevenson & Sabato, 1986: 140; isoneotipo K).

Figs. 7, 13

Z. obliqua Regel ex Ducos, Ill. Hort. 24: 140, pl. 289. 1877. Tipo. Ill. Hort. 24: 140, pl. 1877 (lectótipo designado por Stevenson & Sabato, 1986; 140), *nom. illegit.*

Plantas arborescentes con tallo de 0,5-5,0 m de alto, 5-12 cm de diámetro. Catafilos con base triangular y ápice largamente acuminado, 3-5 cm de largo, 2-3 cm de ancho. Hojas 5-20, de 1,0-2,5 m de largo; pecíolo 30-70 cm de largo, con numerosos agujones cortos; raquis con agujones en el tercio proximal, con 10-20 pares de folíolos. Folíolos elípticos a obovados, 5-10 cm de largo, 3-6 cm de ancho (los folíolos medios), papiráceos, no surcados, sésiles, base oblicua, cuneada, ápice acuminado y margen serrulada en el tercio distal. Estróbilos poliníferos amarillentos a marrón claro, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 4-6 cm de largo, 1,0-1,5 cm de diámetro, pedúnculo 2-4 cm de largo. Microsporofilos con el ápice estéril compuesto de 6 caras fuertemente inclinadas, las cuales rodean la faceta central cóncava; microsporangios presentes tanto en la superficie adaxial como en la abaxial de la región fértil del microsporofilo. Estróbilos ovulíferos de color amarillento a marrón claro, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 15-25 cm de largo, 5-8 cm de diámetro. Semillas ovoides, 1,0-1,5 cm de largo, 0,5-0,8 cm de diámetro, rojas. Número cromosómico $2n = 18$ (Norstog 1980).

Distribución. *Zamia obliqua* crece en bosques pluviales primarios y secundarios, desde cerca del nivel del mar hasta 500 m de altitud, desde el sur de Panamá hasta el departamento del Valle, en Colombia. La especie crece en sotobosques.

Etimología. El epíteto específico se refiere a la base oblicua de los folíolos.

Conservación. Se conocía poco acerca del estado de conservación de las poblaciones de *Zamia obliqua* cuando la lista de especies en peligro de extinción

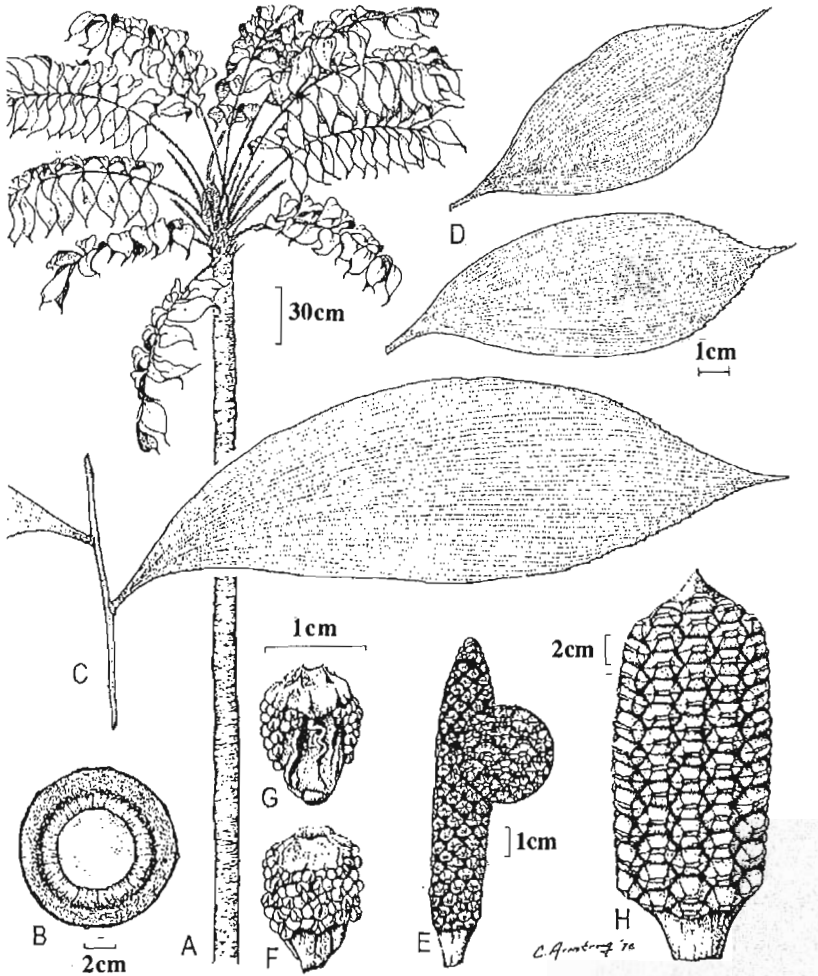


Figura 13. *Zamia obliqua*. A. Hábito. B. Corte transversal del tallo. C. Detalle del foliolo articulado al raquis. D. Variación de los foliolos. E. Estróbilo polínifero. F, G. Detalles del microsporofilo. H. Estróbilo ovulífero.

de la IUCN fue recopilada. Recientes estudios indican, sin embargo, que la especie está en peligro extremo de extinción en Panamá como resultado de la destrucción de su hábitat. Se conoce poco acerca del tamaño y la biología reproductiva de las poblaciones de *Z. obliqua* en Colombia; se sabe que los estróbilos seminíferos se forman únicamente en los individuos más grandes. Esta especie produce bastantes semillas, pero es vulnerable debido a que las plantas deben alcanzar una altura de más de 1 m antes de producir estróbilos, por lo cual la destrucción del hábitat de esta especie la hace bastante vulnerable. La especie se encuentra en la Lista Roja de Plantas en Peligro de la IUCN (1997) bajo las categorías I, II, R para Colombia y I, II, V para Panamá.

Ejemplares examinados. Chocó: *Bernal et al.* 744 (COL); *Bernal et al.* 749, 757 (COL, MO); 5-50 m, *Betancur et al.* 6048 (COL, NY); *Fonnegra et al.* 2790 (COL, HUA); *Fonnegra et al.* 2905 (COL, HUA, NY); 20 m, *Forero & Jaramillo* 4510 (COL); *Forero et al.* 9530 (COL, MO); 220 m, *Gentry & Rentería* 24097 (COL, MO, NY); *Kiem & Norstog* 36 (FTG); 120-180 m, *Killip* 35162 (US); *La Rotta* 699 (COL). Valle: 10 m, *Cuatrecasas & Patiño* 27459 (COL, US).

Nombre común. “Maizito” (Chocó).

Zamia obliqua es una de las especies más vistosas del neotrópico, por su tronco recto, delgado, liso, y grisáceo, el cual puede llegar a medir 5 m de altura y tener cerca de 20 hojas. *Z. obliqua* ha sido confundida con *Z. manicata*, tal como se discutió en los comentarios de esta última. Esta confusión proviene de los errores en las descripciones de Schuster, pero en realidad no existe una cercana afinidad entre estas dos especies. Las plantas jóvenes y acaulescentes de *Z. obliqua* se asemejan más a *Z. ulei*, aunque es posible reconocerlas debido a que la base de los folíolos en *Z. obliqua* siempre es oblicua, mientras que en *Z. ulei* es simétrica. Además del tronco delgado, esta especie se puede distinguir por los folíolos simétricos, elípticos a ligeramente obovados, de color verde brillante, y con margen diminutamente serrada.

13. *Zamia poeppigiana* Mart. & Eichler, Fl. Bras. 4(1): 414-416, T. 109, 1863. Tipo. Perú. Maynas Alto, Tocache River, 1830, *Poeppig s.n.* (lectótipo, F, *ex Herb.*

Musei Palat. Vindob., designado por Stevenson & Sabato, 1986:141; isolectótipo, GH, ex *Herb. Musei Palat. Vindob.*).

Fig. 9

Zamia lindenii Regel ex André, Ill. hortic. 22: 23. Planche 195. 1875. Tipo. Ill. Hort. 23: Pl. 195, 1875 (lectótipo designado por Stevenson & Sabato, 1986: 140).

Aulacophyllum lindenii (Regel ex André) Regel, Gartenflora 25: 141. 1876.

Zamia baraquiniana Regel, Acta Horti Petrop. 4(4): 308-309. 1876. Tipo. Ex Horto Petropolitano, *Regel s.n.* (holótipo, LE; isotipo, K).

Zamia wielandii Schuster, Pflanzenr. 99: 149. 1932. *nom. illegit.* (Nombre superfluo para *Z. baraquiniana* Regel).

Plantas arborescentes con tallo hasta de 3 m de alto y 25 cm de diámetro. Catafilos con base cuneada y ápice acuminado, hasta de 4 cm de largo y 2 cm de ancho. Hojas 10-15, de 1-3 m de largo; pecíolo 30-70 cm de largo, con numerosos aguijones cortos; raquis con aguijones en el tercio proximal, con 20-40 pares de folíolos. Folíolos linear-lanceolados, 15-40 cm de largo, 2-4 cm de ancho (los folíolos medios), no surcados, sésiles, con base falcada, ápice acuminado a agudo y margen fuertemente serrada en el tercio distal, los dientes en ángulo de ca. 90° y separados 0,5-1,0 cm entre sí. Estróbilos poliníferos de color amarillento a marrón claro, angostamente cilíndricos, 20-30 cm de largo, 3-5 cm de diámetro, pedúnculo 5-8 cm de largo. Microsporofilos con el ápice estéril compuesto de 6 caras fuertemente inclinadas, las cuales rodean una faceta central cóncava. Estróbilos ovulíferos de color marrón, cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 25-40 cm de largo, 10-15 cm de diámetro. Semillas rojas, oblongas, aplanadas, 1,0-1,5 cm de largo, 0,5-0,8 cm de diámetro. Número cromosómico $2n = 16$ (Norstog 1980).

Distribución. Especie conocida del centro, suroccidente y sur de Colombia, las altiplanicies costeras y la vertiente occidental de los Andes en Ecuador, y suelos ricos en humus en Acre, Brasil, y zonas aledañas en Perú.

Etimología. El epíteto específico honra a Eduard Poeppig, quien colectó esta especie por primera vez en Perú.

Conservación. *Zamia poeppigiana* es una especie ampliamente distribuida, pero su distribución es discontinua. Las poblaciones locales producen semillas y plántulas con regularidad. A diferencia de *Z. obliqua*, *Z. poeppigiana* produce estróbilos con semilla aun cuando los troncos no son arborescentes, lo cual disminuye los riesgos derivados de la destrucción local de su hábitat.

Ejemplares examinados. **Antioquia:** 200 m, *Cogollo & Bernal 11669, 11670, 11671, 11672* (JAUM). **Huila:** *Fosberg 19304* (P, US); 3.600 pies, *Little 9273* (COL, P, US). **Meta:** 450 m, *Philipson 2368* (BM). **Tolima:** *von Eggers 14034* (K); 6.600 pies, *Little 8758* (COL, US); *Woronow 6992* (LE).

Zamia poeppigiana se reconoce fácilmente por los folíolos lineares, falcados, con dientes regularmente esparcidos a lo largo de la margen, y en ángulo recto con respecto a ésta.

14. *Zamia roezlii* Linden, Cat. Pl. Exot. 90: pl. 10. 1873; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 177. 1990. Tipo. Ill. Hort. 20: T. 133 & 134. 1873 (neótipo designado por Stevenson & Sabato, 1986: 141).

Fig. 9

Aulacophyllum roezlii (Linden) Regel, Gartenflora 25: 141. 1876.

Plantas arborescentes con tallo hasta de 7 m de alto. Hojas 5-10, de 1-3 m de largo; pecíolo 0,5-1,0 m de largo, con aguijones esparcida a densamente distribuidos; raquis con 10-20 pares de folíolos, ocasionalmente con unos pocos aguijones en el tercio proximal. Folíolos sésiles, linear-lanceolados, 30-50 cm de largo, 12-15 cm de ancho, profundamente surcados entre las venas por la haz y de apariencia plegada, con base cuneada y falcada, ápice agudo y margen entera. Estróbilos poliníferos de color amarillento a marrón claro, cilíndricos a angostamente cilíndricos, 20-30 cm de largo, 4-6 cm de diámetro. Estróbilos ovulíferos marrón, cortamente pedunculados, cilíndricos a ovoide-cilíndricos,

30-60 cm de largo, 10-20 cm de diámetro. Semillas rojas, ovoides, 1,5-2,5 cm de diámetro. Números cromosómicos $2n = 22, 24, 25, 26$ (Norstog 1981).

Distribución. Especie distribuida a lo largo de la costa Pacífica colombiana y la amazonía colombiana, y el norte de la costa Pacífica ecuatoriana.

Etimología. El epíteto específico honra a Benedict Roezl, colector de plantas que viajó por México, Centro y Suramérica durante la segunda mitad del siglo XIX y quien colectó esta especie por primera vez.

Conservación. *Zamia roezlii* es localmente abundante y produce estróbilos ovulíferos bastante grandes, por lo cual hay una buena producción de semillas y plántulas. Sin embargo, dichos estróbilos son producidos por individuos arborescentes por lo cual la destrucción de hábitat hace altamente vulnerables a las poblaciones por la dificultad de que los individuos maduros se establezcan en áreas perturbadas.

Ejemplares examinados. Amazonas: 200 m, *Peñuela et al.* 983 (COL). Chocó: *Fuchs et al.* 21902 (COL); *Fuchs et al.* 22107 (COL); *Killip & Cuatrecasas* 39129 (COL, F). Nariño: al nivel del mar, *Alston* 8485 (BM); *Bernal & Galeano* 892 (COL, NY); *Bernal & Corredor* 1457, 1459 (COL, NY). Valle del Cauca: *Bussel s.n.* (FTG); *Fr. Gaspar Soret L. s.n.* (COL); al nivel del mar, *Gentry & Juncosa* 40710 (MO, NY, US), 53395, 53397 (COL, MO, US); *Kiem & Norstog s.n.* (FTG); *Kiem & Norstog* 31 (FTG); *Kiem & Norstog* 38 (FTG); al nivel del mar, *Killip & Cuatrecasas* 38967 (COL, US, F); 50-100 m, *Killip & García* 33337, 33410 (BM, COL, F, P, US).

Zamia roezlii es la más grande de las zamias de Suramérica; es fácilmente reconocible por las dimensiones considerables del tronco, las hojas y los estróbilos, además de los folíolos falcados, lineares y enteros. Esta especie parece formar parte de un complejo de especies centradas en la provincia biogeográfica del Chocó, formado por *Z. dressleri*, *Z. neurophyllidia* y *Z. skinneri*, de Panamá, *Z. wallisii*, del norte de Antioquia (Colombia) y *Z. amplifolia* y *Z. roezlii*, de Colombia y Ecuador. Todas estas especies poseen folíolos de apariencia plegada, lo cual, junto con la producción foliar secuencial, en lugar de

simultánea, llevó a Regel a segregar estas especies en el género *Aulacophyllum*. Sin embargo, no han sido detectadas sinapomorfias que confirmen que *Aulacophyllum* sea un género diferente de *Zamia* (Sabato 1990). Además, la distinción entre desarrollo foliar secuencial y simultáneo en *Zamia* no es suficientemente clara.

15. *Zamia ulei* U. Dammer, Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 47: 117-118. 1907. Tipo. Brasil. "Cachoeira oberer Rio Juruá", *Ule 5523* (lectótipo, HBG, designado por Stevenson & Sabato, 1986: 142; isolectótipos, F (fragmento), G, K, L, MG).

Fig. 9

Zamia cupatiensis Ducke, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 3: 20, t. 1. 1922. Tipo. *Ducke s.n.*, Arch. Jardim Bot. Rio de Janeiro 3: 20, t. 1. 1922 (lectótipo designado por Stevenson & Sabato, 1986: 136).

Plantas con tallo subterráneo y tuberoso, angostándose en el ápice, 4-6 cm de diámetro. Hojas 2-4 por individuo, de 1,0-1,5 m de largo, anchamente ovadas; pecíolo hasta de 1 m de largo, terete, generalmente armado con numerosos agujones; raquis hasta de 50 cm de largo, con 3-6 pares de folíolos subopuestos, generalmente armado con agujones en el tercio proximal. Folíolos oblongo-elípticos a elíptico-ovados, a veces ligeramente falcados, 12-20 cm de largo, 6-10 cm de ancho (los folíolos medios), no surcados, papiráceos a subcoriáceos, sésiles, con base obtusa, constricta, y margen con 12-15 dientes a cada lado en la mitad distal. Estróbilos poliníferos usualmente 2-5, de color marrón claro, cilíndricos, 6-10 cm de largo, 1-2 cm de diámetro, pedúnculo 6-8 cm de largo. Estróbilos ovulíferos usualmente solitarios, marrón, cilíndricos, 18-20 cm de largo, 4-6 cm de diámetro, pedúnculo 8-10 cm de largo. Semillas rojas ovoides a oblongas, 15 mm de largo, 8 mm de diámetro. Número cromosómico $2n = 26$ (Caputo *et al.* 1996).

Distribución. *Zamia ulei* ha sido colectada en Colombia sólo en los departamentos de Amazonas y Guainía. Se encuentra, además, en el oriente de Perú y el occidente de Brasil, con una población disyunta al norte del río Amazonas, en el estado de Pará.

Etimología. El epíteto específico honra a Ernst Heinrich Georg Ule, quien colectó plantas en el Amazonas durante la segunda mitad del siglo XIX, y quien colectó la especie por primera vez.

Conservación. *Zamia ulei* es relativamente común en poblaciones esporádicas a lo largo de su areal de distribución. La producción de semillas y el establecimiento de plántulas parecen ser altos.

Ejemplares examinados. Amazonas: *Pipoly 15233* (MO, NY); *Plowman 11799, 11800* (F, NY); *Schultes & Black 8366* (F). Guainía: *Córdoba et al. 354* (COL).

Zamia ulei es similar a *Z. obliqua*, de la cual difiere en los folíolos simétricos, no oblicuos como en esta última. Además, las plantas adultas de *Z. obliqua* son arborescentes, mientras que las de *Z. ulei* son acaulescentes.

16. *Zamia wallisii* A. Braun, Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 376. 1875; Sabato, Mem. New York Bot. Gard. 57: 175-176. 1990. Tipo. Colombia. Antioquia, *Stevenson et al. 582* (neótipo, NY, designado por Stevenson & Sabato, 1986: 143; isoneótipos, FTG, HUA, JAUM, NAP, NY).

Fig. 9

Aulacophyllum wallisii (A. Braun) Regel, Gartenflora 25: 143-144. 1876.

Tallos subterráneos, 3-5 cm de diámetro. Catafilos ovados, 1-2 cm de largo, 2-3 cm de ancho. Hojas usualmente solitarias, a veces 2-3, de 0,5-1,5 m de largo; pecíolo 0,3-1,0 m de largo, con agujijones esparcidos a densamente distribuidos; raquis con 2-5 pares de folíolos, a veces con unos pocos agujijones en el tercio proximal. Folíolos con peciólulo, elípticos, 30-50 cm de largo, 12-15 cm de ancho (los folíolos medios), profundamente surcados entre las venas por la haz y aparentemente plegados, con base cuneada, ápice acuminado y margen dentada al menos en el tercio superior. Estróbilos políniferos de color amarillento a marrón claro, cilíndricos a angostamente cilíndricos, 5-8 cm de largo, 1-2 cm de diámetro. Estróbilos ovulíferos desconocidos. Número cromosómico $2n = 16$ (Caputo *et al.* 1996).

Distribución. Endémica; ha sido colectada únicamente en la localidad típica.

Etimología. El epíteto específico honra a Gustav Wallis, colector de plantas durante la segunda mitad del siglo XIX, y quien colectó la especie por primera vez.

Conservación. *Zamia wallisii*, junto con *Z. montana*, son sin duda las especies de *Zamia* más amenazadas en Colombia. Estas especies se conocen únicamente a partir de una población cada una, y los estróbilos seminíferos de *Z. wallisii* son desconocidos. La presencia de plántulas en la única población conocida de *Z. wallisii* indica que ocurre reproducción, pero que aparentemente es poco frecuente. De acuerdo con Rodrigo Bernal (com. pers.), la destrucción del hábitat en el área donde crece esta especie es extrema.

Ejemplares examinados. Antioquia: Bernal *et al.* 735, 1255 (COL); Kalbreyer 1927 (K).

Zamia wallisii fue descrita en 1875 por Alexander Braun a partir de material colectado por Gustav Wallis en Colombia. La especie fue recolectada en 1888 por Kalbreyer. Ambas colecciones se perdieron y por lo tanto la existencia de la especie estaba en duda hasta su redescubrimiento en los años ochenta. *Zamia wallisii* es fácilmente reconocible por los folíolos elípticos, bastante grandes (hasta de 30 cm de ancho), con surcos longitudinales muy profundos entre las venas por la haz, y por los peciólulos bien formados.

Especie dudosa

Zamia lindleyi Warsz. ex A. Dietrich, Allg. Gartenzeitung 19: 146, Fig. s.n. (1851). La identidad de esta especie, descrita con base en la ilustración que acompaña al protólogo, es dudosa, aunque tiene algunas semejanzas con *Z. chigua*. Sin embargo, el autor propone mantenerla como *species dubia*.

AGRADECIMIENTOS

Parte de este trabajo fue financiada por la National Science Foundation (Proyectos # BSR-8607049 y # BSR-8796279). El autor agradece especialmente a Amy Melson y Cynthia Armstrong por las excelentes ilustraciones que acompañan a esta monografía. La traducción de esta obra fue financiada por la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología, del Banco de la República, por lo cual se agradece especialmente la colaboración del Dr. Guillermo Galán-Correa, Director de Fundaciones del Banco de la República.

LITERATURA CITADA

AUDRAN, J. & E. MASURE. 1977. Contribution à la connaissance de la composition des sporodermes chez les Cycadales (Prespermaphytes). Etude en microscopie électronique à transmission (M.E.T.) et à balayage. *Palaeontographica* 162:115-158.

BRAUN, A. 1875. Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen. *Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin* 1875: 376-377.

CANDOLLE, A. DE. 1868. Cycadaceae. *Prodromus systematis naturalis* 16(2): 522-548.

CAPUTO, P., S. COZZOLINO, L. GAUDIO, A. MORETTI & D. STEVENSON. 1996. Karyology and phylogeny of some mesoamerican species of *Zamia* (Zamiaceae). *Amer. J. Bot.* 83 (11): 1513-1520.

CHAMBERLAIN, C. J. 1919. *The Living Cycads*. University of Chicago Press, Chicago.

CRANE, P. 1988. Major clades and relationships in "higher" gymnosperms. Págs. 218-272 en: C. Beck (ed.). *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York.

CREPET, W. 1979. Insect pollination: A paleontological perspective. *Bioscience* 29: 102-108.

CROWSON, R. H. 1991. The relations of Coleoptera to Cycadales. Págs. 13-28 en: M. Zunino, X. Beltes & M. Blas (eds.). *Advances in Coleopterology*. AEC, Barcelona.

DAMMER, U. 1907. Cycadaceae. *Verh. Bot. Ver. Brandenburg* 47: 117-118.

DEHGAN, B. & N. DEHGAN. 1988. Comparative pollen morphology and taxonomic affinities in the Cycadales. *Amer. J. Bot.* 75: 1501-1516.

DÍAZ-PIEDRAHÍTA, S. 1985. Cicadáceas. *Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada* 3(1): 23-25, t. 18-20.

DUCKE, A. 1915. Plantes nouvelles ou peu connues de la région Amazonienne, *Arquivos Jardim Botânico Rio de Janeiro* 1: 19-20.

————— 1922. Plantes nouvelles ou peu connues de la région Amazonienne, Arquivos Jardim Botânico Rio de Janeiro 3: 19-20.

————— 1935. Plantes nouvelles ou peu connues de la région Amazonienne, Arquivos de Instituto de Biologia Vegetal Rio de Janeiro (8a. sér.) 2: 27-28.

ECKENWALDER, J. E. 1980. Taxonomy of the West Indian cycad *Zamia pumila* L. J. Arnold Arbor. 61: 701-722.

FAWCETT, P. & K. NORSTOG. 1993. *Zamia pumila* in South Florida: a preliminary report on its pollinators *R. slosoni*, a snout weevil and *P. zamiae*, a clavicorn beetle. Págs. 109-120 en: D. Stevenson & K. Norstog (eds.). Proceedings of the Second International Conference on Cycad Biology. Palm and Cycad Societies of Australia, Milton, Queensland.

—————, K. NORSTOG & A. VOVIDES. 1995. Pollination of two species of *Zamia* in south Florida and its implication for evolution of cycad strobili. Págs. 111-121 en: D. Pant (ed.). Proceedings of the International Conference on Global Environment and Diversification of Plants through Geological Time. South Asian Publishers, Allahabad, India.

GAO ZHIFENG & B. THOMAS. 1989. A review of cycad megasporophylls with new evidence of *Crossozamia* Pomel and its associated leaves from the Lower Permian of Taiyuan, China. Rev. Paleobot. Palynol. 60: 205-223.

GOMEZ, L. D. 1982a. Plantae Mesoamericanae Novae. II. Phytologia 50: 401-404.

————— 1982b. Plantae Mesoamericanae Novae. IV. Phytologia 51: 473.

HERNÁNDEZ, E. J. & F. GONZÁLEZ (en prep.). Mecanismos de polinización de *Zamia encephalartoides* D. Stev. Universidad Nacional de Colombia.

HUTCHINSON, J. 1924. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. III. The genera of gymnosperms. Bull. Misc. Inf. (Kew) 1924: 49-66.

IUCN. 1997. Red List of Threatened Plants. K. S. Walters & H. J. Gillet (eds). Gland, Suiza.

JARVIS, C., F. BARRIE, D. ALLAN & J. REVEAL. 1993. A list of Linnean generic names and their types. *Regnum Veg.* 127.

JOHNSON, L. 1959. The families of cycads and the Zamiaceae of Australia. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 84: 64-117.

LOCONTE, H. & D. W. STEVENSON. 1990. Cladistics of the Spermatophyta. *Brittonia* 42: 197-211.

MARSHALL, J., N. GROBBELAAR, J. COETZEE & R. OSBORNE. 1989. Pollen morphology of the Cycadales with special reference to the *Encephalartos* species. *Pollen & Spores* 31: 229-249.

MIQUEL, F. 1861. *Prodromus systematis cycadearum*. C. G. v. D. Post, Jr. Amsterdam, Utrecht.

MORETTI, A. 1990a. Karyotypic data on North and Central American Zamiaceae (Cycadales) and their phylogenetic implications. *Amer. J. Bot.* 77: 1016-1029.

————— 1990b. Cytotaxonomy of the cycads. *Mem. New York Bot. Gard.* 57: 114-122.

—————, P. CAPUTO, S. COZZOLINO & L. GAUDIO. 1993. Karyotypes of New World cycads. Págs. 109-120 en: D. Stevenson & K. Norstog (eds.). *Proceedings of the Second International Conference on Cycad Biology*. Palm and Cycad Societies of Australia, Milton, Queensland.

—————, P. CAPUTO, L. GAUDI & D. STEVENSON. 1991. Intraspecific chromosome variation in *Zamia* (Zamiaceae, Cycadales). *Caryologia* 44: 1-10.

————— & S. SABATO. 1984. Karyotype evolution by centromeric fission in *Zamia* (Cycadales). *Pl. Syst. Evol.* 146: 215-223.

NORSTOG, K. 1980. Chromosome numbers in *Zamia* (Cycadales). *Caryologia* 33: 419-428.

————— 1981. Karyotypes of *Zamia chigua* (Cycadales). *Caryologia* 34: 255-260.

————— 1986. *Zamia chigua*, a case of mistaken identity? Fairchild Trop. Gard. Bull. 41: 6-13.

————— & P. FAWCETT. 1989. Insect-cycad symbiosis and its relation to the pollination of *Zamia furfuracea* (Zamiaceae) by *Rhopalotria mollis* (Curculionidae). Amer. J. Bot. 76: 1380-1394.

—————, P. FAWCETT & A. VOVIDES. 1992. Beetle pollination of two species of *Zamia*: evolutionary and ecological considerations. Palaeobotanist 41: 149-158.

————— & T. NICHOLLS. 1997. The Biology of the Cycads. Cornell University Press, Ithaca, NY.

—————, D. STEVENSON & K. NIKLAS. 1986. The role of beetles in the pollination of *Zamia furfuracea* L. fil. (Zamiaceae). Biotropica 18: 300-306.

OBERPRIELER, R. 1995a. The weevils (Coleoptera: Curculionoidea) associated with cycads. 1. Classification, relationships, and biology. Págs. 295-334 en: P. Vorster (ed.). Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. Cycad Society of South Africa, Stellenbosch.

————— 1995b. The weevils (Coleoptera: Curculionoidea) associated with cycads. 2. Host specificity and implications for cycad taxonomy. Págs. 335-378 en: P. Vorster (ed.). Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. Cycad Society of South Africa, Stellenbosch.

OSBORNE, R., D. STEVENSON & K. HILL. 1998. The world list of cycads. Págs. 224-239 en: Chia-Jui Chen (ed.). Proceedings of the Fourth International Conference on Cycad Biology. International Academic Publishers, Beijing.

PATIÑO, V. M. 1989. Notas preliminares sobre el uso de las Zamiaaceae por los pueblos primitivos y aculturados del intertrópico americano. Perez-Arbelaezia 2: 429-442.

PELLMYR, O., W. TANG, I. GROTH, G. BERGSTROM & L. B. THIEN. 1991. Cycad cone and angiosperm floral volatiles: inferences for the evolution of insect pollination. Biochem. Syst. Ecol. 19: 623-627.

- PETRIELLA, B. & J. CRISCI. 1977. Estudios numéricos en Cycadales. 2. Cycadales actuales: simulación de árboles evolutivos. *Obra Mus. La Plata* 3: 151-159.
- REGEL, E. 1876. Die Cycadeen, deren Gattungen und Arten. *Gartenflora* 25: 140-144.
- RUMPHIUS, G. 1749. *Herbarium Amboinense* I: 86. t. 23.
- SABATO, S. 1990. West indian and south american cycads. *Mem. New York Bot. Gard.* 57: 173-185.
- SACKS, O. 1996. *The Island of the Colorblind*. Macmillan, London.
- SAUVALLE, F. A. 1868. *Flora Cubana*. *Anal. Acad. Cienc. Nat. Habana*, 5: 54.
- SCHULTES, R. 1953. Notes on *Zamia* in the Colombian Amazonia. *Mutisia* 15: 1-6.
- 1958. *Plantae Austro-Americanae* X. Cycadaceae. *Bot. Mus. Leafl.* 18: 114-115.
- SCHUSTER, J. 1932. Cycadaceae. En: A. Engler (ed.). *Das Pflanzenreich* IV. 1 (Heft 99): 1-168.
- STEVENSON, D. 1980a. Observations on root and stem contraction in cycads (Cycadales) with special reference to *Zamia pumila* L. *Bot. J. Linn. Soc.* 81: 275-281.
- 1980b. Radial growth in the Cycadales. *Amer. J. Bot.* 465-475.
- 1981. Observations on ptyxis, phenology, and trichomes in the Cycadales and their systematic implications. *Amer. J. Bot.* 68: 1104-1114.
- 1988. Strobilar ontogeny in the Cycadales. Pág. 205-244 en: P. LEINS, S. TUCKER & P. ENDRESS (eds). *Aspects of Floral Development*. J. Cramer, Berlin.
- 1990a. Morphology and systematics of the Cycadales. *Mem. New York Bot. Gard.* 57: 8-55.

- 1990b. *Chigua* a new genus in the Zamiaceae with comments on its biogeographic significance. Mem. New York Bot. Gard. 57: 169-172.
- 1990c. Introduction. Mem. New York Bot. Gard. 57: vi-vii.
- 1991. The Zamiaceae in the Southeastern United States. J. Arnold Arbor., Suppl. Series 1: 367-384.
- 1992. A formal classification of the extant cycads. Brittonia 44: 220-223.
- 1993. The Zamiaceae in Panama with comments on phytogeography and species relationships. Brittonia 45: 1-16.
- , K. NORSTOG & P. FAWCETT. 1998. Pollination biology of cycads. Págs. 277-294 en: P. Rudall & S. Owens (eds.). International Conference on Plant Reproductive Biology. Royal Botanic Gardens, Kew.
- , K. NORSTOG & D. MOLSEN. 1996. Midribs of cycad pinnae. Brittonia 48: 67-74.
- & S. SABATO. 1986. Typification of names in *Zamia* L. and *Aulacophyllum* Regel (Zamiaceae). Taxon 35: 134-143.
- & G. SINISCALCO GIGLIANO. 1989. The systematic value of the monosaccharide composition and distribution pattern of cycad mucilages. Biochem. Syst. Ecol. 17: 185-190.
- TANG, W. 1987a. Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). Amer. J. Bot. 74: 90-99.
- 1987b. Heat production in cycad cones. Bot. Gaz. 148:165-174.
- 1993. Heat and odour production in cycad cones and their role in insect pollination. Págs. 140-147 en: D. Stevenson & K. Norstog (eds.). Proceedings of the Second International Conference on Cycad Biology. Palm and Cycad Societies of Australia, Milton, Queensland.

VOVIDES, A. 1991. Insect symbionts of some Mexican cycads. *Biotropica* 23: 102-104.

—————, K. NORSTOG, P. FAWCETT, M. DUNCAN, R. NASH & D. MOLSEN. 1993. Histological changes during maturation in male and female cones of *Zamia furfuracea* L. fil. (Zamiaceae, Cycadales) and their significance in relation to pollination biology. *Bot. J. Linn. Soc.* 111: 241-252.

WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE. 1996. Checklist of CITES species. Cites Secretariat and World Conservation Monitoring Centre, Geneva, Switzerland & Cambridge, U. K. 400 pp.).

LISTA NUMÉRICA DE TAXONES

- 1-1 *Cycas revoluta*
- 1-2 *C. rumphii*
- 2-1 *Chigua bernalii*
- 2-2 *C. restrepoi*
- 3-1 *Zamia amazonum*
- 3-2 *Z. amplifolia*
- 3-3 *Z. chigua*
- 3-4 *Z. disodon*
- 3-5 *Z. encephalartoides*
- 3-6 *Z. hymenophyllidia*
- 3-7 *Z. lecointei*
- 3-8 *Z. manicata*
- 3-9 *Z. melanorrhachis*
- 3-10 *Z. montana*
- 3-11 *Z. muricata*
- 3-12 *Z. obliqua*
- 3-13 *Z. poeppigiana*
- 3-14 *Z. roezlii*
- 3-15 *Z. ulei*
- 3-16 *Z. wallisii*

LISTA DE EJEMPLARES EXAMINADOS

Albesiano, S. 70 (3-5).

Allen, P. H. 3355 (3-11).

Alston, A. 8485 (3-14).

Badillo, J. 1402 (3-7).

Balick, M. 1035 (3-6), 1633 (3-3).

Barkley, F. A. 18-S-273 (3-5).

Berg, C. P-18144 (3-1).

Bernal, R. 447 (3-8), 601 (3-8), 735 (3-16), 744 (3-12), 749 (3-12), 757 (3-12), 892 (3-14), 1082 (3-3), 1138 (2-2), 1189 (2-1), 1218 (3-1), 1237 (3-7), 1239 (3-7), 1240 (3-7), 1241 (3-7), 1255 (3-16), 1457 (3-14), 1459 (3-14), 1460 (3-2), 1461 (3-3), 2035 (3-1), 2076 (3-1).

Betancur, J. 5999 (3-8), 6048 (3-12).

Bussel, L. s.n. (3-3), s.n. (3-14).

Cabrera, I. 3351 (3-9).

Cadena, A. 3000 (3-5).

Callejas, R. 5250 (3-7), 5665 (3-8), 5772 (3-8), 5911 (3-9).

Cárdenas, D. 8473 (3-6), 8477 (3-6), 10089 (3-6).

Castaño, B. 853 (3-1).

Cogollo, A. 11669 (3-13), 11670 (3-13), 11671 (3-13), 11672 (3-13).

Córdoba, M. P. 354 (3-15).

Cortés, R. 493 (3-1).

Croat, T. 61328 (3-3).

Cuadros, H. 4770 (3-11).

Cuatrecasas, J. 459 (3-12), 24114 (3-3), 27459 (3-12).

Daly, D. 5971 (3-2), 5974 (3-3).

Davidse, G. 15288 (3-7).

Ducke, A. s.n. (3-7), s.n. (3-15), 914 (3-7), 915 (3-7), 15027 (3-7), 17889 (3-7).

Eggers, H. von. 14034 (3-13).

Fonnegra, R. 2790 (3-12), 2905 (3-12).

Forero, E. 1577 (3-8), 2514 (3-3), 4510 (3-12), 5399 (3-3), 9530 (3-12).

Forero, L. E. 614 (3-8).

Fosberg, F. R. 19304 (3-13).

Froes, R. 22708 (3-1).

Fuchs, H. P. 21902 (3-14), 22107 (3-14).

Galeano, G. 457 (3-3), 1174 (3-7), 1187 (3-7), 1976 (3-7), 2076 (3-1).

Gentry, A. 35573 (3-3), 15190 (3-8), 24097 (3-12), 40710 (3-14), 53395 (3-14),
53397 (3-14), 60827 (3-6).

González, F. 3580 (3-5), 3581 (3-5), 3787 (1-2).

Haight, O. 1447 (3-9), 1578 (3-9), 1622 (3-11), 1682 (3-11), 1717 (3-11), 2101
(3-9), 2601 (3-11), 4782 (3-4), 4820 (3-8).

Henderson, A. (3-5).

Hernández, J. 01 (3-5).

Hodge, W. A. 7041 (3-8).

Humboldt, A. von, s.n. (3-11).

Idarraga, A. 40 (2-2).

Juncosa, A. 1509 (3-3).

Kalbreyer, W. 1927 (3-16), 1928 (3-10).

Kiem, S. s.n. (3-14), 30 (3-2), 31 (3-14), 36 (3-12), 38 (3-14).

Killip, E. P. 33337 (3-14), 33410 (3-14), 35162 (3-12), 35260 (3-3), 38967 (3-14);
39129 (3-14).

Kress, J. W. 89-2570 (3-3).

La Rotta, C. 699 (3-12).

León, H. 572 (3-8).

Little, E. L. 8758 (3-13), 9273 (3-13).

Londoño, C. 510 (3-9).

López, M. C. 63 (3-9), 64 (3-9), 65 (3-9).

López, R. 5268 (3-6), 5275 (3-6).

Lynch, J. D. s.n. (1-1).

Maas, P. J. M. 2013 (3-3), T-12944 (3-1).

Madison, P. 563 (3-1).

Marulanda, O. 769 (3-9).

Pennell, F. 4608 (2-2).

Peñuela, C. 983 (3-14).

Philipson, W. 2368 (3-13).

Pipoly, J. 15233 (3-15).

Poeppig, K. s.n. (3-13).

Plowman, T. 6773 (3-6), 7065 (3-6), 7255 (3-6), 7256 (3-6), 11799 (3-15), 11800 (3-15), 12027 (3-3).

Pool, J. 1954 (3-1).

Prance, G.T. s.n. (3-1), 14539 (3-1).

Regel, s.n. (3-13).

Restrepo, D. s.n. (3-4).

Roldán, F. J. 1478 (3-9), 1491 (3-9), 1523 (3-9).

Sánchez, D. 1185 (3-10).

Santa, J. 835 (3-8), 1148 (3-3), 1151 (3-3).

Saravia, C. 864 (3-5), 3584 (3-11).

Sastre, C. 3483 (3-1).

Schultes, R. E. 8366 (3-15), 12101 (3-7), 12465 (3-7), 13511 (3-7), 14640 (3-7), 14956 (3-7), 17660 (3-7), 17663 (3-7), 18640 (3-8), 18679 (3-8), 18694 (3-8).

Seemann, B. 1569 (3-12).

Soret L., P. Fr. Gaspar s.n. (3-14).

Stevenson, D. W. 582 (3-16), 693 (2-2), 695 (3-9), 800 (3-1), 845 (3-1), 886 (3-1),
1000 (3-1), 1052 (3-1), 1080 (3-1), 1142 (3-7), 1143 (3-7), 1144 (3-1).

Steyermark, J. 102542 (3-7), 102563 (3-7), 102568 (3-7).

Sudgen, A. M. 62 (3-11), 211 (3-11), 238 (3-11).

Turner, I. 3 (2-2).

Tryon, R. 5185 (3-1).

Ule, E. 5523 (3-15).

Urrego, L. 623 (3-7), 662 (3-7).

Wallis, G. 76 (3-3), 83 (3-2).

Williams, L. 13802 (3-7).

Woronow, G. 6992 (3-13).

Wurdack, J. 43468 (3-7), 43526 (3-7).

Zarucchi, J. 5724 (3-10).

Zuluaga, S. 1033 (3-8).

LISTA DE NOMBRES COMUNES

Cacao indio	<i>Zamia encephalartoides</i>	Santander
Corocito	<i>Zamia melanorrhachis</i>	Córdoba
Chigua	<i>Zamia</i> spp.	Varios departamentos
Maizito	<i>Zamia obliqua</i>	Chocó
(Mui)ibaracú.	<i>Zamia melanorrhachis</i>	Amazonas

ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS

Los taxones nuevos se escriben en negrita y los sinónimos en bastardilla; los números de páginas en negrita se refieren a las descripciones y en bastardilla a las claves.

Abies	28
Angiospermae	7
<i>Aulacophyllum</i>	11, 28, 68
<i>lindenii</i>	65
<i>montanum</i>	57
<i>ortgiesii</i>	37
<i>roezlii</i>	66
<i>wallisii</i>	69
Bennettitales	15
Bowenia	8, 9, 18
Ceratozamia	8, 9, 14, 18, 23
Chigua	6, 7, 9, 16, 18, 23, 24, 25
<i>bernalii</i>	25, 26
<i>restrepoi</i>	23, 25, 26
spp.	27
Curculionidae	14, 15, 16
Cycadaceae	6, 7, 8, 11, 12, 16, 18, 19
Cycadales	6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 25, 30, 40

Cycadeae	8, 19
Cycadineae	9
Cycadarieae	18
Cycadoideae	8
Cycas	8, 10, 18, 19, 20, 22, 24
circinalis	20, 22
revoluta	20, 21
rumphii	20, 21, 22
Dioeae	9
Dioon	8, 9, 10, 14, 18, 23
Encephalarteae	8, 9
Encephalartoideae	9
Encephalartos	8, 9, 10, 18, 42
Gymnospermae	7
Hyphaene thebaica	20
Lepidozamia	8, 9, 18
Macrozamia	8, 9, 18
Microcycas	9, 18, 23
Olus calappoides	21
Palma-Filix	28
Pharaxonotha	14, 15
zamia	14

Pinaceae	28
Rhopalotria	14, 15
<i>bicolor</i>	
<i>dimidata</i>	14
<i>mollis</i>	14
<i>slossonii</i>	14
Spermatophyta	7
Stangeria	8, 24
Stangeriaceae	8, 9, 18
Stangeriae	8, 18
Zamia	6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 22, 23, 24, 28, 29, 30, 36, 38, 43, 50, 68
amazonum	9, 27, 32, 33, 34, 34, 35
<i>amplifolia</i>	9, 27, 30, 31, 35, 36, 67
<i>angustifolia</i>	12
<i>baraquiniana</i>	65
<i>chigua</i>	27, 30, 32, 36, 37, 38, 70
<i>cupatiensis</i>	50, 68
disodon	11, 27, 30, 32, 38, 39, 40
<i>dressleri</i>	36, 67
encephalartoides	9, 10, 11, 12, 14, 27, 30, 31, 40, 41, 43
<i>fairchildiana</i>	14

<i>furfuracea</i>	14, 61
<i>gutierrezi</i>	60, 61
<i>hymenophyllidia</i>	11, 31, 40, 43, 44, 45, 46, 47, 57
<i>inermis</i>	14, 43
<i>integrifolia</i>	14
<i>jirijirimensis</i>	47, 50
<i>latifolia</i>	60, 61
<i>lecointei</i>	10, 11, 32, 35, 45, 47, 48, 49, 50, 61
<i>lindenii</i>	65
<i>lindleyana</i>	37
<i>lindleyi</i>	70
<i>loddigesii</i>	14
<i>madida</i>	50, 54
<i>manicata</i>	10, 11, 12, 30, 31, 50, 51, 52, 53, 54, 64
<i>media</i> var. <i>gutierrezi</i>	60, 61
<i>melanorrhachis</i>	9, 11, 12, 30, 32, 45, 46, 47, 55, 56, 57
<i>montana</i>	29, 30, 31, 45, 57, 58, 59, 70
<i>muricata</i>	14, 33, 35, 43, 45, 48, 50, 59, 60, 61
<i>muricata</i> var. <i>angustifolia</i>	59
<i>muricata</i> var. <i>obtusifolia</i>	59, 60, 61
<i>neurophyllidia</i>	67
<i>obidensis</i>	47, 50

<i>obliqua</i> A. Braun	9, 10, 11, 12, 30, 32, 36, 40, 45, 54, 62, 63, 64, 66, 69
<i>obliqua</i> Regel ex Ducos	62
<i>paucijuga</i>	13
<i>poeppigiana</i>	11, 12, 32, 51, 64, 66
<i>pseudoparasitica</i>	30
<i>pumila</i>	28
<i>pygmaea</i>	12, 14
<i>roezlii</i>	9, 11, 12, 29, 30, 31, 38, 51, 66, 67
<i>skinneri</i>	67
<i>ulei</i>	32, 50, 51, 64, 68, 69
<i>ulei</i> subsp. <i>lecointei</i>	47, 50
<i>wallisii</i>	10, 11, 30, 31, 36, 51, 67, 69, 70
<i>wielandii</i>	65
Zamiaceae	6, 7, 9, 11, 12, 16, 18, 19, 22, 23, 30, 43
Zamia	8
Zamieae	9
Zamineae	9
Zamioideae	8, 9

DENNIS W. STEVENSON



Dennis W. Stevenson nació en Dayton, Ohio, Estados Unidos, el 13 de agosto de 1942. Realizó estudios de Biología y Botánica en la Ohio State University, donde obtuvo el grado de M. Sc. en 1971. Estudió luego en la Universidad de California, Davis, que le confirió el título de Ph. D. en 1975.

Fue investigador asociado del Fairchild Tropical Garden y de la Universidad de Harvard durante los años 1975-1976 y 1977-1978. Fue también becario post-doctoral en los Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra, entre 1976 y 1977. En la actualidad es profesor adjunto de las siguientes universidades: City University of New York, Columbia University, New York University, Cornell University y Yale University, en los Estados Unidos, y de la Universidad de Nápoles, en Italia.

Recientemente, y luego de más de 20 años de trabajo como curador e investigador en el New York Botanical Garden, fue nombrado Director del Instituto de Botánica Sistemática de dicha institución, donde además dirige el Laboratorio Harding de investigación.

Ha escrito más de 150 artículos científicos y ha participado en la edición de 10 libros. Sus publicaciones cubren un amplio espectro de disciplinas y de grupos taxonómicos que incluyen sistemática, morfología, anatomía, química y conservación de Cycadales, filogenia y anatomía de helechos y plantas afines, filogenia

de espermatófitos, morfología, anatomía, desarrollo floral, embriología y filogenia de diversos grupos de plantas con flores con énfasis en monocotiledóneas y angiospermas primitivas, y paleobotánica.

Ha sido miembro de los comités editoriales de varias revistas y libros, entre los cuales cabe mencionar *Botanical Review*, *Brittonia*, *Cladistics* y *Anatomy of the Dicotyledons*. Además, es consultor de la UICN y miembro de la Botanical Society of America, Sociedad Lineana de Londres, American Fern Society, Torrey Botanical Club, Sociedad Surafricana de Cycadales y Willi Hennig Society.

Ha realizado trabajo de campo en diversos países del Caribe, Centro y Suramérica, así como en África del Sur, China y Australia, entre otros. Ha participado igualmente en numerosas conferencias, simposios y seminarios internacionales.

Durante su carrera ha recibido numerosos premios y menciones académicas, especialmente en los Estados Unidos y en Inglaterra, a lo cual se agrega un sinnúmero de proyectos de investigación financiados por varias instituciones internacionales.