

ARTÍCULO 1: Revisión taxonómica y morfológica y distribución geográfica de *Zamia*
(Zamiaceae) en Costa Rica

Revisión taxonómica y morfológica y distribución geográfica de *Zamia* (Zamiaceae) en Costa Rica

Rafael Acuña Castillo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. rafael.asurbanipal@gmail.com

Abstract: *Zamia* is the third largest genus of Cycadales and the only one with native representatives in Costa Rica. All Costa Rican species inhabit rainforest undergrowth in low and mid elevation forests (up to 1100 m on the Caribbean slope and to 1600 m on the Pacific slope). Even though there have been recent revisions of the genus in other Neotropical countries, an appropriate taxonomic treatment for Costa Rican species was lacking, until Merello (2004) wrote one for the *Manual de Plantas de Costa Rica*. However the reality in the field and the herbaria is more complex than the one depicted by her. The main goal of this revision is to correct and update the information regarding the taxonomy of *Zamia* in Costa Rica. Living plants were observed in their natural habitats at 12 locations in Costa Rica. In addition, all preserved specimens from the three main herbaria of Costa Rica were examined. Vegetative characteristics such as stem color and size, leaf length, rachis length, petiole length, leaflet width and length, leaflet insertion angle, number of sporophyll rows per cone, color, length and width of the mature cone and peduncle were registered and measured. From these qualitative and quantitative data the author recognizes five species of *Zamia* previously recorded from Costa Rica as well as a species that is still undescribed. The species known from Costa Rica are: *Zamia acuminata* Oerst. ex Dyer, *Z. fairchildiana* L.D. Gómez, *Z. gomeziana* sp. ined., *Z. neurophyllidia* D.W. Stev, *Z. obliqua* A. Braun and *Z. pseudomonticola* L.D. Gómez. The species differ in both vegetative (mostly leaflet) as well as reproductive (strobili) characters. The new species *Z. gomeziana* differs from *Z. fairchildiana*, the species which is considered most similar morphologically, in leaflet apex and size as well as in the lack of a large conic sterile megastrobilus apex. The distribution of each species is described and every known location is mapped for all species. This revision summarizes the current knowledge on the biology and habitat of all the species considered; however the ecological and demographic data are still very incomplete for most species native to Costa Rica.

Key words: *Zamia*, Cycadales, Costa Rica, taxonomy, geographic distribution, plant morphology, habitat, revision.

Cycadales Pers. ex Bercht. & J. Presl es un orden de plantas antiguo (Taylor & Taylor 1993) con menos de 320 especies vivientes (Jones 2002). Morfológicamente es un grupo conservador y con poca variación anatómica, especialmente al compararlo con las angiospermas (Norstog & Nicholls 1998). En la actualidad el orden se halla en zonas tropicales y subtropicales de ambos hemisferios, extendiéndose hacia zonas templadas sólo en Australia y Sudáfrica. Stevenson (1992) propuso un modelo de clasificación que divide al orden en tres familias, que es el más aceptado en la actualidad.

Zamia L. es el tercer género más importante en Cycadales según el número de especies descritas y el segundo respecto a la amplitud de su distribución; además, es el único género de Cycadales nativo de Costa Rica (Jones 2002). En este país *Zamia* habita en bosques que van de húmedos a lluviosos de las regiones norte y caribe, desde el nivel del mar hasta 1300 m aproximadamente, y en el Pacífico central y sur desde el nivel del mar hasta 1600 m de altitud (Merello 2004). Se han realizado revisiones recientes del género en Panamá (Stevenson 1993), Colombia (Stevenson 2001a), Nicaragua (Stevenson 2001b), Costa Rica (Merello 2004) y Ecuador, Perú y Bolivia (Stevenson 2004). Sin embargo, el tratamiento para Costa Rica por Merello (2004) simplifica demasiado la situación, ya que no se ajusta a lo que se observa en el campo ni en los herbarios (D.W. Stevenson, M.A. Calonje, com. pers. 2008). Esta fue una de las principales motivaciones para reevaluar el género en Costa Rica.

Como la mayoría de taxónomos, los especialistas en Cycadales no han llegado a un consenso acerca del empleo de un concepto de especie único para el orden (Walters *et al.* 2004). En términos generales, el concepto biológico de especie es uno de los más acogidos. Éste se basa principalmente en los mecanismos de aislamiento reproductivo y en la incapacidad de los híbridos interespecíficos para producir descendencia fértil. Aún así, muchos estudiosos de las Cycadales (cicadólogos) consideran que este concepto no es apropiado en el estudio de estas plantas, ya que muchas especies bien establecidas y reconocidas pueden tener descendencia fértil con otras especies del mismo género (Walters *et al.* 2004). En este caso la fertilidad interespecífica se considera como un carácter más, que no tiene la importancia que alcanza en otros grupos de organismos. El concepto fenético de especie es otra valoración de uso frecuente,

que no goza de amplio apoyo entre los cicadólogos. Éste establece que las poblaciones que pertenecen a una sola especie muestran una similitud mayor entre sí que con las poblaciones de cualquier otra especie. Sin embargo, esto no siempre se cumple. Walters *et al.* (2004) indican que el concepto “morfogeográfico” de especie es el más empleado entre los cicadólogos modernos. Éste no sólo reconoce la importancia de la morfología, sino también la del aislamiento geográfico, ya que las brechas espaciales entre poblaciones han influenciado las decisiones de los cicadólogos desde el siglo XIX. Las poblaciones aisladas se ven como unidades con identidades separadas, con una historia evolutiva particular, afectada por las condiciones únicas de cada región. Se debe recordar, no obstante, que las especies difieren en distintos grados unas de otras y las características que cambian entre especies no siempre son las mismas, mientras que la plasticidad de ciertos caracteres puede afectar la interpretación y los límites entre especies (Walters *et al.* 2004).

Los objetivos de esta revisión son ofrecer una revisión extensiva de la taxonomía de las especies de *Zamia* nativas de Costa Rica, generar información precisa sobre distribución geográfica de las especies de *Zamia*, repasar los aspectos más relevantes y el estado del conocimiento actual de la biología de *Zamia* en este país.

Materiales y métodos

LOCALIDADES DE RECOLECTA Y HERBARIOS: Se realizaron 12 giras de campo a diversas localidades de Costa Rica, para estudiar poblaciones de *Zamia* en estado silvestre (Fig. 1). Las localidades visitadas se eligieron intentando cubrir de manera general el ámbito de distribución del género en diferentes zonas de vida y ámbitos altitudinales a lo largo de ambas vertientes de Costa Rica (Cuadro 1). También se revisaron y estudiaron todos los especímenes de *Zamia* en el Herbario Nacional de Costa Rica (CR), el Herbario Luis A. Fournier (USJ) de la Universidad de Costa Rica y el Herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INB). Se anotó detalladamente la localidad de procedencia de cada espécimen en estos herbarios y de las plantas observadas en estado silvestre. Cada espécimen se asignó a alguna de las regiones

botánicas descritas por Zamora *et al.* (2004), con la única diferencia de que la cordillera de Talamanca se dividió en dos vertientes.

Se estudiaron las características vegetativas y reproductivas del mayor número posible de plantas adultas de *Zamia* en las doce localidades visitadas, además de algunas plantas cultivadas en el Jardín Botánico Robert & Catherine Wilson (Jardín Wilson de ahora en adelante, 8°47'07"N, 82°57'32"W, 1200 m) y en el Jardín Botánico José María Orozco del campus Rodrigo Facio de la Universidad de Costa Rica (Jardín Orozco de ahora en adelante, 9°56'13"N, 84°02'59"W, 1170 m).

CARACTERES MORFOLÓGICOS: Se analizaron el tipo de tallo, la forma de las hojas, el pecíolo, el raquis y los folíolos (características del borde, la textura y la venación de los folíolos; también se tomó en cuenta el número de folíolos por hoja). El borde de los folíolos se dividió en cuatro áreas: base, borde superior, ápice y borde inferior (Fig. 2). Se buscaron aguijones en el pecíolo y el raquis de la hoja. De las plantas más accesibles entre las analizadas se obtuvieron mediciones cuantitativas de varias características, incluidas la longitud y el diámetro del tallo. Para cada planta se eligieron al azar de tres a cuatro hojas maduras (es decir, ya totalmente expandidas y con las características definitivas), para obtener la longitud total (desde la base del pecíolo hasta el extremo del raquis), longitud del pecíolo (desde la base hasta la base del primer par de folíolos) y longitud del raquis (desde la base del primer par de folíolos hasta la base del último par de folíolos). A partir de las medidas de longitud del raquis y del pecíolo se obtuvo la proporción raquis/pecíolo de cada hoja medida. A partir de cada hoja se escogieron cuatro folíolos (un folíolo de la parte basal, dos de zona media y uno de la región distal) para medir longitud, anchura y ángulo de inserción horizontal. Se obtuvo la proporción longitud/anchura de cada folíolo. Aunque se consideró la coloración de hojas jóvenes en expansión, éstas no se midieron. En plantas fértiles se midió la longitud del pedúnculo que sostiene al estróbilo y se determinó forma, color, diámetro y longitud de los estróbilos masculinos y femeninos. También se consideró tamaño, forma y tipo de esporofilos en cada caso, al igual que el número de hileras verticales y horizontales en cada estróbilo. Lamentablemente, en ejemplares de herbario no es posible observar todas las características

anotadas anteriormente, ya que a menudo constan sólo de partes de hojas y las etiquetas no tienen información morfológica suficiente. Las características morfológicas observadas se compararon con las descripciones originales de las especies de *Zamia* que habitan en Costa Rica, Panamá y Nicaragua, con el fin de asignar cada espécimen a la especie correspondiente. También se revisaron las descripciones de especies de otros países de América Central y del Sur.

Resultados y discusión

Zamiaceae Horan.

Plantas dioicas, tallos desde subterráneos de menos de 10 cm de longitud hasta emergentes de ca. 20 m de altura. Tallos cubiertos por las bases persistentes de las hojas (excepto en *Ceratozamia* Brongn., *Zamia* y algunas especies de tallo subterráneo pertenecientes a otros géneros). Hojas pinnadas (o bipinnadas en *Bowenia* Hook. ex Hook.f.), 1-100+ por planta madura. Foliolos 2-100 pares por hoja madura, con venación dicotómica, sin vena central conspicua (excepto *Chigua* D.W. Stev.). Hojas jóvenes pubescentes, maduras generalmente glabras. Hojas jóvenes con los foliolos planos e imbricados. Estróbilos 1-10+ por planta, con pedúnculos basales de distintas longitudes. Microestróbilos con microesporofilos numerosos, planos a peltados, éstos con los microesporangios en grupos de 2-5 en la superficie abaxial, abriéndose por hendiduras longitudinales. Megaestróbilos compuestos por megasporofilos peltados y pediculados, con dos primordios seminales unidos sobre el pedículo del esporofilo. Semillas cuando maduras con una capa externa carnosa (sarcotesta) de colores vistosos (roja, amarilla, blanca o anaranjada) y una capa interna más resistente (esclerotesta).

Familia con 9 géneros y más de 200 especies descritas, distribuida en las regiones tropicales y subtropicales de América, África y Australia y las zonas templadas del sur de África y Australia. Un género y seis especies en Costa Rica.

***Zamia* L.**

Plantas dioicas, tallos desde subterráneos de menos de 10 cm de longitud hasta emergentes de 8 m de longitud. Catafilos numerosos, triangulares, con estípulas vestigiales. Hojas 1-30+ por planta madura, 50-300 cm de longitud, sin foliolo terminal, con estípulas vestigiales. Foliolos articulados al raquis, 2-80 pares por hoja, desde lineares (2 mm de ancho) hasta ampliamente ovados (25 cm de ancho), con el borde de entero a fuertemente aserrado, sin vena principal. Hojas jóvenes pubescentes, con tricomas ramificados, hojas maduras glabras. Estróbilos pedunculados, cilíndricos, con esporofilos peltados, tomentosos, de coloración variable. Microestróbilos generalmente más delgados y alargados que los megaestróbilos. Megaestróbilos gruesos. Semillas rojas o rosadas, rara vez amarillas (*Zamia pseudoparasitica* J. Yates) o blancas (*Z. sandovalii* C. Nelson). En la actualidad se reconocen 62 especies vivientes de *Zamia*, que habitan desde el oeste de México y el sureste de Estados Unidos hasta Bolivia y la Amazonia brasileña. Seis de estas especies se encuentran en Costa Rica, entre 0 y 1600 m de altitud, pero principalmente en bosques húmedos y muy húmedos de tierras bajas.

CLAVE DE LAS ESPECIES DE *ZAMIA* DE COSTA RICA

1. Foliolos fuertemente plicados y dentados en los bordes distales *Z. neurophyllidia*
- 1'. Foliolos con superficie lisa a ligeramente ondulada, borde entero o denticulado 2
2. Foliolos con la base fuertemente constreñida formando un peciólulo. Denticulaciones en los bordes inferior y superior del foliolo *Z. obliqua*
- 2'. Foliolos sin peciólulo definido. Denticulaciones ausentes o restringidas al borde inferior de los foliolos (muy raras veces dispersas en el borde superior) 3
3. Foliolos con el ápice largo, caudado-acuminado. Microestróbilos con 7 hileras verticales de esporofilos. Megaestróbilos con 5 hileras horizontales de esporofilos
..... *Z. acuminata*
- 3'. Foliolos con el ápice agudo o acuminado. Microestróbilos con 10 ó más hileras verticales de esporofilos. Megaestróbilos con 7 o más hileras horizontales de esporofilos 4

4. Foliolos medios con los bordes muy rectos. Ápice de más del 25% de la longitud de los foliolos medios. Megaestróbilos con el ápice estéril, cónico e inconspicuo
 *Z. gomeziana, ined.*
- 4'. Foliolos medios con los bordes inferiores curvados. Ápice de menos del 20% de la longitud de los foliolos medios. Megaestróbilos con el ápice estéril, cónico y conspicuo 5
5. Foliolos medios con el borde inferior cerca del ápice denticulado. Pedúnculo de los megaestróbilos de más de 5 cm de longitud. Megaesporofilos grisáceos *Z. fairchildiana*
- 5'. Foliolos medios con el borde inferior entero o con una muesca. Pedúnculos de los megaestróbilos de menos de 5 cm de longitud. Megaesporofilos verdosos
 *Z. pseudomonticola*

A continuación se incluyen descripciones detalladas de las especies de *Zamia* de Costa Rica, con una sinopsis del conocimiento actual de estos taxa.

Zamia acuminata Oerst. ex Dyer in Hemsl., Biol. Cent.-Amer., Bot. 3: 194. 1884.

Holotipo: Nicaragua, *ad flumen* San Juan. Oersted s.n. (C)

Fig. 3.

Plantas maduras con tallos relativamente pequeños, globosos a cilíndricos, desde subterráneos hasta 30 cm de alto y 5 cm de diámetro, con la peridermis blanquecina, rugosa. Catafilos que subtienden las hojas relativamente cortos, de menos de 1 cm de longitud y 1,5 cm de ancho en la base. Número de hojas fotosintéticas por planta menor a 8. Hojas 50-130 cm de longitud. Pecíolo y raquis con agujones. Base del pecíolo expandida, redondeada en la región inferior, aplanada en la superior. Pecíolo recto o débilmente arqueado, 20-75 cm de longitud. Raquis recto o débilmente arqueado, 30-90 cm de longitud, 0,6-1,4 veces más largo que el pecíolo. Foliolos (8-)9-14(-16) pares por hoja. Foliolos medios 18-30 x 2,5-5 cm, 4-8(-10) veces más largos que anchos, lanceolados a falcado-lanceolados, superficie lisa y brillante, con el

borde entero, insertados al raquis en ángulos de 40°-90°. Borde superior convexo en la base y recto a cóncavo cerca del ápice. Borde inferior convexo en la base y recto a convexo cerca del ápice. Ápice caudado-acuminado, muy largo (más de 25% de la longitud total del foliolo). Pedúnculo de los estróbilos masculinos cilíndrico. Estróbilo masculino cilíndrico-cónico, con 21 hileras horizontales y 7 hileras verticales de esporofilos. Microestróbilos maduros desconocidos. Pedúnculo del estróbilo femenino de 7 cm de longitud y menos de 1 cm de diámetro. Estróbilo femenino cilíndrico, con 5 hileras horizontales y 6 hileras verticales de esporofilos. Ápice estéril, agudo, conspicuo (más de 1,5 cm de longitud). Megaesporofilos femeninos maduros desconocidos, café oscuro cuando jóvenes (material de herbario). Tamaño del estróbilo maduro desconocido.

Etimología: El epíteto *acuminata* se refiere a los foliolos con un ápice largo y delgado.

Distribución y hábitat: El nombre *Zamia acuminata* se ha empleado para plantas provenientes del Río San Juan, Nicaragua, la vertiente pacífica central (San José y Puntarenas, especialmente entre las cuencas de los ríos Tárcoles y Parrita) de Costa Rica y el centro occidente (Panamá y Veraguas) de Panamá. Sin embargo, es probable que este nombre involucre en realidad dos especies (ver adelante). En Costa Rica, esta especie se encuentra en bosques tropicales húmedos a muy húmedos y bosques premontanos húmedos a lluviosos, en elevaciones entre 100 y 1200 m, frecuentemente en ambientes con suelos rocosos y pendientes fuertes. Se han recolectado ejemplares atribuibles a *Z. acuminata* en las regiones botánicas de Puriscal-Los Santos, Turrubares, Tárcoles-Térraba, en el área de Conservación Pacífico Central, donde puede ser localmente común (Fig. 4). Algunas localidades donde se puede encontrar incluyen la Zona Protectora El Rodeo, el Parque Nacional La Cangreja y las estribaciones de los cerros de Turrubares, donde aún existe bosque natural. Esta especie crece no sólo en bosques primarios, sino también en bosques de crecimiento secundario avanzado; por ejemplo, en las fincas aledañas al Parque Nacional La Cangreja [*R. Acuña C. 160 y 161* (USJ)].

Historia natural y ecología: No se han publicado trabajos sobre la historia natural o la ecología de *Z. acuminata*. Se conocen las condiciones climáticas generales de las localidades y zonas de vida en que esta especie ha sido recolectada. Se desconoce cómo desarrolla su ciclo de vida y cuáles especies animales se alimentan de estas plantas. Se han observado estróbilos en marzo, octubre y noviembre, pero no existe información acerca de posibles polinizadores o dispersores de semillas; tampoco existen datos acerca de germinación.

Notas adicionales: La situación taxonómica de *Zamia acuminata* en Costa Rica es controversial. Según Oersted, la localidad tipo es “*ad flumen S. Juan Nicaragua*” (junto al río San Juan, Nicaragua). Así aparece en la etiqueta del holotipo (Universidad de Copenhague 2008) y en la descripción de la especie en *Biologia Centrali-Americana* (Dyer 1884). Si la localidad de recolecta es correcta, se espera que esta especie haya sido recolectada en las cercanías del río San Juan, en la zona norte de Costa Rica (que corresponde a las regiones botánicas de las llanuras de San Carlos y Tortuguero-Santa Clara). Sin embargo, todos los ejemplares costarricenses de *Zamia* estudiados, exceptuando los de Tortuguero, fueron recolectados a más de 30 km del río San Juan. Además, ningún ejemplar de *Zamia* recolectado en la vertiente caribe de Costa Rica se puede asignar a *Z. acuminata*. Posiblemente basándose en esta información, Merello (2004) menciona que, aunque la especie se encuentra en Nicaragua (registro de Oersted) y en Panamá (Stevenson 1993), aún no se ha recolectado en Costa Rica. Esto no es correcto, ya que se estudiaron al menos 21 ejemplares preservados y 32 vivos con hojas muy similares al holotipo de *Z. acuminata*, que se ajustan con gran precisión a la descripción original de Dyer (1884). Lamentablemente, el holotipo está conformado únicamente por material estéril: una hoja aparentemente madura. El holotipo no provee descripciones de otras estructuras, como catafilos o tallos, lo que dificulta la interpretación del concepto de *Z. acuminata* propuesto en el protólogo. Según la literatura, el único ejemplar de esta especie que se ha recolectado en Nicaragua es el holotipo, lo cual aún resulta confuso. Es posible que la localidad indicada en el protólogo sea incorrecta; sin embargo, no se dispone de evidencias para probarlo.

La identidad de las poblaciones panameñas, que se han incluido tradicionalmente en este taxon (Stevenson 1993), es confusa. Como indica Schutzman (2004), estas poblaciones no coinciden morfológicamente con el holotipo ni con la descripción de *Zamia acuminata*. Esto lo pude comprobar cuando visité Panamá y observé plantas que habían sido identificadas como *Z. acuminata*. Esto sugiere que se podría tratar de otra especie aún no descrita. Algunas de las diferencias más notables se pueden observar en los foliolos, ya que éstos son más simétricos que los del holotipo y de las plantas costarricenses. Además, los estróbilos femeninos de las plantas panameñas no poseen el ápice agudo y estéril de las plantas costarricenses, poseyendo aquéllas el ápice plano. Cabe destacar, igualmente, que las poblaciones más cercanas de ambos países están separadas entre sí por cerca de 400 km, una distancia considerable. En el área intermedia no se han recolectado plantas similares a las panameñas o a las costarricenses.

Según esta evidencia, *Zamia acuminata*, como fue definida por Dyer, es una especie endémica de la región del pacífico central húmedo de Costa Rica. Pese al acceso relativamente fácil a algunas poblaciones de esta especie, el material preservado, principalmente de estructuras reproductivas, es muy pobre si lo comparamos con el de otras especies nativas de *Zamia*.

Ejemplares representativos examinados: COSTA RICA. PUNTARENAS: *W. Burger* 12238 (CR), *M. Grayum* 8574 (INB). SAN JOSÉ: *J. Morales* 763, 2054, 3920 (INB), *J. Gómez-Laurito* 1564 (USJ), *M. Calonje* 4001 (megaest. CR, USJ), *M. Chavarría* 124 (INB), *O. Valverde* 697 (CR), *A. Cascante* 1036 (CR), *Q. Jiménez* 2307 (INB), *M. Grayum* 6099, 8606 (CR, INB), *B. Hammel* 20028 (microest. INB), *A. Gentry* 79295 (CR), *R. Acuña C. & C.O. Morales* 144, 145, 146, 147 (USJ), *R. Acuña C.* 160, 161 (USJ).

Zamia fairchildiana L.D. Gómez, Phytologia 50: 401. 1982. Holotipo: Costa Rica, Puntarenas, Golfito, Jiménez, Río Claro, cerca de Sirena, 50 m. *L.D. Gómez* 7948 (CR, desaparecido). Lectotipo (designado por Acuña & Gómez 2009): Costa Rica, Puntarenas, Osa, Sierpe, Isla Violín, 10 m, *J. Gómez-Laurito & M. Bermúdez* 2665 (USJ).

Fig. 5.

Plantas maduras con tallos semi-emergentes a emergentes, cilíndricos, hasta 250 cm de alto y 20 cm de diámetro. Peridermis de color blanquecino-amarillenta a café, rugosa. Los

catafilos que subtienden las hojas triangulares, más o menos equiláteros, de 1,5 cm de longitud y 2 cm de ancho en la base. Número de hojas fotosintéticas por planta 5-15. Hojas (80-)120-205 cm de longitud. Pecíolo y raquis armados de aguijones. Base del pecíolo aplanada en la parte superior, bordes angulosos. Pecíolo recto a arqueado, 35-100 cm de longitud. Raquis generalmente arqueado, 45-150 cm de longitud, 0,85-3,5 veces más largo que el pecíolo. Foliolos 10-27 pares por hoja. Foliolos medios 20-40 x 2-5,5 cm, (3,5-)5-8(-10) veces más largos que anchos, falcado-lanceolados a falcados, fuertemente asimétricos, sigmoides, superficie lisa y brillante, borde entero excepto en el lado inferior cerca del ápice, donde finamente dentado (raras veces también dentado en el borde superior), insertados en el raquis en ángulos de (40°) 45°-90°. Borde superior de cada foliolo generalmente convexo junto al raquis y cóncavo distalmente a éste, borde inferior convexo, más aún cerca del ápice. Ápice relativamente corto (menos de 20% de longitud total del foliolo), agudo y algo curvado hacia el extremo distal de la hoja, decreciendo en grosor de manera gradual hacia el extremo. Catafilos triangulares en la base de los pedúnculos de los estróbilos femeninos y masculinos hasta 6 cm de longitud y hasta 2 cm de ancho. Pedúnculo de los estróbilos masculinos más o menos cilíndrico, 2-7 cm de longitud, con pubescencia corta y densa, café a café grisácea. Microestróbilos casi cilíndricos o un poco más anchos en la base, 10-29 x 2-2,8 cm, con 20-36 hileras horizontales y 10-18 hileras verticales de microesporofilos, con el ápice estéril, corto (ca. < 0,5 cm), cónico o redondeado. Microesporofilos cafés, con pubescencia muy corta y dispersa, bordes angulosos y superficie externa entre plana y un poco convexa, longitud máxima de 0,8 cm y mínima de 0,5 cm. Pedúnculo del estróbilo femenino corto, cilíndrico o con costillas redondeadas, 5-7 cm x 2 cm de diámetro, pubescencia corta y abundante, café. Estróbilo femenino generalmente solitario, con forma de barril, 10-20 x 2,3-7 cm, con 7-9 hileras horizontales y 6-8 hileras verticales de megasporofilos, con pubescencia rojiza, corta y dispersa. Ápice estéril, cónico, conspicuo (más de 1 cm de longitud). Megasporofilos grisáceos, hexagonales, con diámetros entre 2 y 4,7 cm, superficie externa plana o con abultamientos redondeados en los ángulos. Semillas anaranjadas a rosadas.

Etimología: *Zamia fairchildiana* fue dedicada a David Fairchild, fundador del Jardín Tropical Fairchild, en Florida, EE.UU.

Distribución y hábitat: Esta especie se restringe a las partes bajas de la vertiente pacífica sur de Costa Rica (Puntarenas, al sur de la cuenca del río Térraba) y al extremo occidental de Panamá (Punta Burica, Chiriquí). *Zamia fairchildiana* crece en bosques tropicales y premontanos, húmedos, muy húmedos y lluviosos, desde 0 hasta 1000 m. Esta especie se desarrolla tanto en terrenos casi planos como en pendientes pronunciadas, en suelos que varían desde calcáreos hasta arcillosos. Sin embargo, en el Parque Nacional Piedras Blancas y en el Refugio de Vida Silvestre Golfito es más abundante en los suelos con mayor pendiente que en los planos. Ejemplares de esta especie se han recolectado en las regiones botánicas de península de Osa-Golfito, fila Costeña Norte, valle del Diquís, valle del General y las partes bajas de la fila Costeña Sur (Fig. 6). Algunas localidades en que se puede observar *Z. fairchildiana* en estado silvestre incluyen el Parque Nacional Corcovado, el Parque Nacional Piedras Blancas, el Refugio de Vida Silvestre Golfito y la Reserva Forestal Golfo Dulce. Aunque Merello (2004) cita un espécimen en la fila de Matama (El Progreso, Limón, 9°47'N, 83°08'W: G. Herrera & A. Chacón 2865, CR), éste no se puede asignar a *Z. fairchildiana* por sus diferencias, tanto en ámbito de distribución como en morfología (ver adelante *Z. gomeziana*). Igual que las demás especies de *Zamia* nativas de Costa Rica, *Z. fairchildiana* crece principalmente en el sotobosque de bosques primarios, aunque también puede encontrarse en bosques secundarios avanzados, por ejemplo en el Refugio de Vida Silvestre Golfito.

Historia natural y ecología: *Zamia fairchildiana* y *Z. neurophyllidia* son las especies de *Zamia* nativas de Costa Rica que mejor se han estudiado. López-Gallego y O'Neil (2010) estudiaron la variación genética entre y dentro de las poblaciones de esta especie en Rincón de Osa, tanto en ambientes fragmentados y degradados como en bosque primario. Las investigadoras observaron que las diferencias en el hábitat debidas a la intervención humana pueden alterar la historia de vida de las poblaciones, especialmente debido a que el crecimiento

y la inversión de recursos en reproducción están fuertemente determinados por la disponibilidad de luz (López-Gallego & O'Neil 2010). Los resultados obtenidos por estas investigadoras sugieren que las poblaciones de zonas abiertas son más homogéneas genéticamente que las de ambientes no degradados.

Esta especie, igual que otras de *Zamia*, es atacada por las fases larvales de las mariposas licénidas *Eumaeus*. Jones (2002) indica que *E. goddarti* ataca las hojas jóvenes y maduras y ocasionalmente también los estróbilos y los tallos de *Z. fairchildiana*, tanto en Costa Rica como en Panamá. Se han observado coleópteros crisomélidos (*Aulascoscelis*) y erotílidos (*Nomotus*) alimentándose de hojas jóvenes de esta especie. Además, he visto minadores de hojas, aún no identificados, en plantas silvestres.

Los estróbilos se producen principalmente durante la estación lluviosa. Aunque la mayoría de plantas no lo hacen todos los años (obs. pers.), rara vez algunas los producen cada año, consecutivamente, durante un período. En los estróbilos se han observado coleópteros erotílidos cubiertos de polen, que probablemente estén involucrados en la polinización, ya que se ha visto a estos insectos entrar y salir de estróbilos maduros.

Como en la mayoría de las especies del género, los mecanismos de dispersión de las semillas no han sido bien investigados. En sitios de pendientes fuertes la gravedad favorece que las semillas sean dispersadas pendiente abajo (C.O. Morales, com. pers. 2008 y obs. pers.), aunque algunas aves (Gómez 1993) y roedores también podrían estar involucrados. La producción de estróbilos podría ser dependiente de la luz y, por tanto, como ocurre con *Z. neurophyllidia*, no restringida a una estación específica (Clark & Clark 1987). López-Gallego & O'Neil (2010) consideran que los eventos reproductivos están sincronizados, aunque en cada estación reproductiva sólo unos pocos individuos producen estróbilos.

Notas adicionales: La pérdida del holotipo de *Zamia fairchildiana* (L.D. Gómez 7948, CR) ha llevado a la designación de un lectotipo (Acuña & Gómez 2009). El nombre *Z. fairchildiana* no siempre se ha empleado de manera consistente en herbarios de diversas partes del mundo. Es frecuente que ejemplares pertenecientes a otras especies del género sean

etiquetadas como *Z. fairchildiana*. Hasta hace pocos años (e incluso en la actualidad) varios especialistas han considerado el nombre *Zamia pseudomonticola* L.D. Gómez como sinónimo de *Z. fairchildiana*. Diferenciar ambas especies utilizando estructuras estériles es difícil, ya que existe traslape considerable en la morfología de varios caracteres. No obstante, estudios llevados a cabo por M.A. Calonje (com. pers. 2008) y Ríos & Taylor (inéd. 2008) en estructuras reproductivas indican que existen diferencias importantes en los estróbilos (ver adelante *Z. pseudomonticola*), que podrían aclarar la relación entre ambas especies. Debido a sus similitudes morfológicas y su distribución geográfica, ambas especies podrían estar cercanamente emparentadas. Por un evento de vicarianza, la especie ancestral pudo haber originado las dos especies actuales. Aunque se ha sugerido que *Z. fairchildiana* y *Z. pseudomonticola* podrían hibridar, no se espera que sea un fenómeno común, debido a que *Z. fairchildiana* se encuentra principalmente en zonas bajas (a menos de 1000 m), mientras que *Z. pseudomonticola* es de elevaciones superiores (a más de 1000 m, principalmente) y esto ocurre tanto en Costa Rica como en Panamá (Gómez 1982). La zona en la que podría ocurrir mayor hibridación, según las características morfológicas de algunos ejemplares, sería un ámbito de elevaciones entre 800 y 1200 m, en la fila Costeña Sur. Para confirmar esto sería necesario emplear pruebas genéticas; por ejemplo, análisis de secuencias estándar representativas, tales como el gen ITS2 (Caputo *et al.* 2004).

Durante más de 20 años *Zamia fairchildiana* fue confundida con *Z. elegantissima* Schutzman, Vovides & R.S. Adams, endémica del centro de Panamá. Taylor (2007) indica que en Panamá *Z. fairchildiana* se encuentra únicamente en el oeste de la provincia de Chiriquí. Sin embargo, durante el período 1982-1998 el nombre *Z. fairchildiana* se empleó también para *Z. elegantissima*, descrita en 1998. Esta especie posee foliolos más simétricos, con denticulaciones más evidentes y numerosas en los bordes superior e inferior y megaestróbilos con esporofilos proporcionalmente más anchos que en *Z. fairchildiana* (Jones 2002).

Ejemplares representativos examinados: COSTA RICA. PUNTARENAS: *G. Fonseca* 49 (CR), 50 (INB), *A. Azofeifa* 54 (INB), *C.O. Morales* 59 (megaest. INB), *R. Acuña C.* 131 (megaest.), 132 (USJ), *W. Huber & A. Weissenhofer* 565 (CR), *C.O. Morales et al.* 712 (microest. USJ), *A. Chacón* 939 (megaest.), 1000 (CR), *M. Blanco* 1163 (CR), *L. Acosta* 1388 (INB), *D. Solano* 2041 (INB), *J. Morales* 2081 (microest. INB), *R. Aguilar* 2534 (microest. CR, INB), *J. Gómez-Laurito & Bermúdez* 2665 (USJ), *R. Liesner* 2860 (CR), *R. Aguilar* 2874 (microest. CR), *R. Soto* 3008 (CR), *E. Araúz* 3357 (CR), *M. Calonje* 4051 (USJ), *M. Grayum* 9168 (microest. CR, INB), 9541

(microest. CR, INB), 10576 (microest. CR, INB), *B. Hammel* 22568 (INB), *B. Hammel* 15221 (CR), *S. Martén* 782 (microest. CR), *G. de Nevers* 7749 (CR), *R. White s.n.* (CR), *A. Gentry* 78755 (megaest. INB).

Zamia neurophyllidia D.W. Stev., *Brittonia* 45: 10. 1993. Holotipo: Panamá, Bocas del Toro, Changuinola, *M.D. Correa A. et al.* 3078 (PMA) Fig. 7.

Plantas maduras con tallo subterráneo o emergente, cilíndrico, hasta 150 cm de alto y 10 cm de diámetro. Peridermis de blanquecina a café, rugosa. Los catafilos que subtienden a las hojas triangulares, más largos que anchos o equiláteros, de 3 cm de longitud y 2 cm de ancho en la base. Número de hojas fotosintéticas por planta 3-18, 74-200 cm de longitud. Pecíolo y raquis con aguijones. Base del pecíolo aplanada en la parte superior, bordes angulosos. Pecíolo recto a arqueado, 25-95 cm de longitud. Raquis recto a arqueado, 28-150 cm de longitud, 0,6-3 veces más largo que el pecíolo. Foliolos 4-15 pares por hoja. Foliolos medios 17-40 x 5-10 cm, 3-6 veces más largos que anchos, simétricos, ampliamente lanceolados a ampliamente elípticos, superficie fuertemente plicada, brillante, las venas hundidas en el haz y levantadas en el envés. Borde de los foliolos entero cerca del punto de inserción al raquis y fuertemente aserrado cerca del ápice, insertados en el raquis en ángulos de 45°-80°(-85°). Bordes superior e inferior de cada foliolo débil a fuertemente convexos cerca del raquis y rectos cerca del ápice. Ápice agudo, recto y fuertemente aserrado. Catafilos triangulares en la base de los pedúnculos de ambos estróbilos hasta 5 cm de longitud y 1,5 cm de ancho. Pedúnculo de los estróbilos masculinos más o menos cilíndrico, a veces torcido, 4-12 cm de longitud, con pubescencia corta y densa, café ladrillo. Microestróbilos un poco más anchos en la base, 10-15 x 1,5-2,5 cm, con un ápice cónico estéril, con 20-44 hileras horizontales y 8-20 hileras verticales de microesporofilos. Microesporofilos café ladrillo, con pubescencia muy corta y dispersa, bordes redondeados y superficie externa entre plana y un poco convexa, longitud máxima de 0,8 cm y mínima de 0,5 cm. Pedúnculo del estróbilo femenino cilíndrico, 8-17 cm x 2-2,5 cm de diámetro, pubescencia corta y abundante, café ladrillo. Estróbilo femenino solitario o en pares, con forma de barril, 10-20 x 3-8 cm, con pubescencia café rojiza, corta, con 7-13 hileras horizontales y 7-11 hileras verticales de megaesporofilos. Ápice estéril, cónico, agudo. Megaesporofilos color café rojizo a

amarillento, hexagonales, entre 1 y 3,5 cm de diámetro, superficie externa plana o con abultamientos redondeados. Semillas anaranjadas a rojas.

Etimología: El epíteto *neurophyllidia* se refiere a la venación fuertemente marcada de los foliolos.

Distribución y hábitat: *Zamia neurophyllidia* se encuentra en la vertiente caribe de Nicaragua (Zelaya y Río San Juan, principalmente), el norte y este de Costa Rica (Guanacaste, Alajuela, Heredia, Cartago y Limón) y el noroeste de Panamá (Bocas del Toro). Ocasionalmente se cultiva como ornamental fuera de su ámbito de distribución natural. En estado silvestre se encuentra en sotobosques de bosques húmedos a lluviosos, de tropicales a premontanos, entre 0 y 1100 m (raras veces a mayores elevaciones). Aunque es más común en bosques primarios, ocasionalmente se observa en bosques secundarios y alterados con remanentes del sotobosque natural, por ejemplo en Baltimore de Matina y en La Perla de Guácimo, Limón. Se encuentra tanto en sitios con pendientes medias (menos de 45°) y bajas como en terrenos planos, pero no crece en sitios en los que por las condiciones topográficas el suelo permanece anegado. Esta es la especie de *Zamia* más abundante y con la distribución más amplia en Costa Rica; se encuentra en las regiones botánicas de cordillera de Guanacaste, cordillera de Tilarán, cordillera Central, cordillera de Talamanca, baja Talamanca, llanuras de Tortuguero/Santa Clara y llanuras de San Carlos (Fig. 8). Esta especie es localmente frecuente en el Refugio de Vida Silvestre Gandoca-Manzanillo, en el Parque Internacional La Amistad y reservas aledañas como el Parque Nacional Barbilla, en las partes elevadas del Parque Nacional Tortuguero (como el cerro Tortuguero), en la Estación Biológica La Selva, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, en la vertiente caribe del Parque Nacional Guanacaste y en otras zonas, incluyendo algunas áreas no protegidas, donde aún persista al menos parte del bosque natural. Se ha recolectado a 800 y a 1000 m en la vertiente pacífica de Tilarán, Guanacaste [10°23'N, 84°51'W: *W. Haber 7817* (CR); 10°22'50"N, 84°54'20"W: *G. Rodríguez 337* (INB)].

Historia natural y ecología: Debido en gran parte a los estudios llevados a cabo en la Estación Biológica La Selva durante la década de 1980-1990 (Clark & Clark 1987, Clark & Clark 1988, 1991, Clark *et al.* 1992), *Zamia neurophyllidia* es una de las especies más conocidas de las Cycadales neotropicales. Los estudios se realizaron a lo largo de varios años, lo que fue necesario debido a la relativa lentitud del ciclo de vida de esta especie. *Zamia neurophyllidia* posee hojas que pueden permanecer funcionales por varios años. Se sospecha que el deterioro en el balance de carbono y la pérdida de funcionalidad, debida a la colonización de epifilos (en cuatro años pueden llegar a cubrir la totalidad de la lámina, Clark & Clark 1987), son las principales limitantes de esta longevidad. Ésta también es limitada, secundariamente, por daño mecánico y herbívoros. Así como sucede con otras plantas del sotobosque, la luz es uno de los recursos más limitantes para esta especie. Las plantas tienden a producir más hojas durante la etapa previa a la producción de estróbilos, con el fin de acumular recursos, mientras que posterior al evento reproductivo ocurre una disminución del número de hojas que se desarrollan, más notable en plantas femeninas. Esto muestra que existen interacciones marcadas entre la producción de hojas y de estructuras reproductivas y que la reproducción es costosa en términos de recursos y energía, especialmente para las plantas femeninas. Las plantas más grandes y las que se encuentran en ambientes más iluminados muestran una mayor producción de estróbilos y hojas; plantas en bosque primario sólo se reprodujeron dos veces en seis años, mientras que las plantas en bosque secundario, más iluminado, lo hicieron tres veces en el mismo período (Clark & Clark 1988).

Entre los herbívoros que atacan a *Z. neurophyllidia*, Clark y Clark (1991) observaron las fases larvales de *Eumaeus minyas* (Lycaenidae), un minador no determinado y algunos coleópteros de la familia Erotylidae. *Eumaeus minyas* es el herbívoro más importante, con infestaciones que pueden llegar a defoliar o incluso matar a las plantas debido al daño de los meristemas (como observé en Baltimore de Matina en una plantación vieja de *Z. neurophyllidia*). Las mariposas adultas colocan grupos de hasta 80 huevos en las hojas más jóvenes. Las larvas son gregarias y se alimentan tanto de las hojas como de los estróbilos y del

tallo; sin embargo, en los primeros ínstares sólo pueden comer hojas jóvenes. Clark y Clark (1991) sugieren que la producción de varias hojas al mismo tiempo puede reducir las posibilidades de defoliación completa al saturar a las larvas con alimento potencial. Jones (2002) menciona que la actividad de estos herbívoros no siempre es nociva, ya que al alimentarse de los estróbilos las larvas pueden favorecer su desintegración y el consiguiente desprendimiento de las semillas. *Camptocarpus longicollis*, *Nomotus aenescens* y *Dasydactylus* sp. son los tres erotílicos que Clark y Clark (1991) registran en *Z. neurophyllidia* en La Selva. Estos coleópteros se alimentan de hojas y esporofilos, pero no provocan en las plantas daños tan severos como las larvas de *E. minyas*.

Los polinizadores son coleópteros (Clark & Clark 1987) y he observado erotílicos, posiblemente del género *Pharaxonota*, cubiertos de polen, saliendo de los estróbilos masculinos. Los roedores, las aves y la gravedad podrían facilitar la dispersión de semillas, aunque es común ver plántulas creciendo a la sombra de sus madres. Los estróbilos se producen en distintas épocas del año, dependiendo de la localidad y la disponibilidad de luz que las plantas hayan tenido previo al desarrollo de las estructuras reproductivas, pero los estróbilos femeninos pueden permanecer adheridos a la planta por más de un año. Las plántulas poseen una sola hoja con cuatro folíolos.

Notas adicionales: Las poblaciones costarricenses de esta especie, claramente diferenciables de todas las demás especies nativas de este país por la superficie fuertemente plicada de los folíolos, fueron originalmente llamadas *Zamia skinneri* Warsz. ex Dietr., una especie descrita a mediados del siglo XIX a partir de notas y dibujos de material proveniente de Panamá (“Veragua”), recolectado por J. Warszewicz. Sin embargo, la imposibilidad de hallar el material en el que se basa el protólogo llevó a la designación de un lectotipo (Allg. Gartenzeit. 19: 145-146, *cum icone s.n.* 1851) por parte de Stevenson & Sabato (1986). En la actualidad, es usual que las poblaciones costarricenses se incluyan en *Z. neurophyllidia*, una especie descrita por Stevenson (1993), cuyo holotipo (*M.D. Correa A. et al.* 3078) proviene del oeste de Bocas del Toro, Panamá, en el área de Changuinola, cerca de la frontera con Costa Rica. Stevenson

(1993) indica que *Z. neurophyllidia* tiene tallos, foliolos y semillas más pequeños que los ejemplares típicos de *Z. skinneri*. Según ese autor, estas características se conservan en las plantas después de muchos años en cultivo. No obstante, las plantas silvestres que he estudiado, así como los ejemplares de herbario observados, muestran que el tamaño de tallos y foliolos es muy variable, incluso en plantas de una sola población, por lo que esta diferencia no es un carácter útil para diferenciar a ambas especies, si realmente son dos taxa diferentes. También se ha observado que el tamaño y la forma de los foliolos varían en plantas que son trasladadas a ambientes con diferente luminosidad y humedad relativa (C.O. Morales, com. pers. 2007). Tras la descripción de *Z. neurophyllidia*, varios autores, como Caputo *et al.* (1996), Norstog & Nicholls (1998), Jones (2002) y Caputo *et al.* (2004) indican que *Z. skinneri* posee mayor número de cromosomas ($2n = 22$) que *Z. neurophyllidia* ($2n = 18$). Sin embargo, estos datos han sido puestos en duda por Taylor *et al.* (2008).

Taylor *et al.* (2008) han reevaluado lo que los autores denominan el complejo de *Zamia skinneri*: plantas con foliolos plicados de la vertiente caribe al oeste de Panamá. Este estudio llevó a la reevaluación de *Z. skinneri* y *Z. neurophyllidia* y a la descripción de las especies *Z. hamannii*, *Z. imperialis* y *Z. nesophila* (las tres descritas por A.S. Taylor, J.L. Haynes & Holzman), cuyas principales diferencias respecto a las especies descritas anteriormente son hábitat, distribución, color de las hojas jóvenes y diferencias químicas. Taylor *et al.* (2008) también revisan la historia taxonómica del complejo y las controversias respecto al empleo del nombre *Z. skinneri* después de la descripción de *Z. neurophyllidia*. Basados en las notas de Warszewicz referentes a las características de las plantas y a la localidad de recolecta (probablemente Chiriquí Grande, aunque la localidad exacta es aún un misterio), Taylor *et al.* (2008) llegan a la conclusión de que *Z. skinneri* es una especie limitada geográficamente al centro de Bocas del Toro en territorio panameño. Estos autores señalan que M.A. Calonje ha visto plantas con características de *Z. skinneri* en Talamanca, Limón, Costa Rica; sin embargo, he observado plantas vivas y material de herbario de la misma región y no encuentro características que las diferencien de otras poblaciones de *Zamia* con foliolos plicados de Costa Rica. La variación de los caracteres vegetativos es tan grande (incluso dentro de una sola

población) en las poblaciones silvestres que he observado en Talamanca y otras regiones, que si hubiera varias especies de foliolos plicados en Costa Rica, como sugieren Schutzman (2004) y Taylor *et al.* (2008), éstas difícilmente se podrían diferenciar empleando caracteres morfológicos.

Según Taylor *et al.* (2008), las diferencias más importantes entre *Zamia neurophyllidia* y *Z. skinneri* son que la primera tiene tallos generalmente más delgados, foliolos usualmente más pequeños, pedúnculos de los megaestróbilos más largos y delgados y megaestróbilos con menos hileras horizontales de esporofilos que la segunda. No obstante, la variación morfológica entre las plantas es grande (como se indicó arriba) y hay varias razones que han llevado a confusiones durante las últimas décadas. El crecimiento en ambientes afectados por la intervención humana tiende a ser menor, lo que hace que las plantas en zonas alteradas sean más pequeñas que las de ambientes prístinos. En la reevaluación de *Z. neurophyllidia*, esos autores destacan que las hojas, el pedúnculo y el estróbilo del holotipo son más grandes que lo que Stevenson (1993) indica en el protólogo. Además, al considerar las supuestas diferencias cromosómicas entre esta especie y *Z. skinneri* (ver arriba), Taylor *et al.* (2008) señalan que éstas no tienen validez, ya que tanto el material del que se obtuvo el cariotipo que se atribuía a *Z. skinneri* como el de *Z. neurophyllidia*, provenían de Costa Rica, donde no se han recolectado o visto ejemplares con las características típicas de *Z. skinneri*. Esta diferencia cariotípica podría indicar que hay más de una especie de *Zamia* con hojas plicadas en Costa Rica (las cuales como he indicado arriba, no se podrían diferenciar entre sí con base en caracteres vegetativos) o que podría tratarse de una sola especie con polimorfismo cariotípico, como en los casos de *Z. paucijuga* Wieland de México y *Z. roezlii* Linden de Colombia y Ecuador (Moretti 1990).

Zamia neurophyllidia es la especie nativa de Costa Rica más comúnmente cultivada como ornamental, tanto en éste como en otros países. En la finca Bougainvillea, en Baltimore, Matina, Limón, se intentó aprovechar la producción de semillas de plantas cultivadas en pequeñas plantaciones, cuya finalidad era la obtención de plantas ornamentales, sin necesidad de extraer ejemplares del bosque. Lamentablemente esta iniciativa no tuvo mucho éxito, ya que las plantas tardaron muchos años en reproducirse (R. Ocampo, com. pers. 2008). En Talamanca

se utiliza el mucílago de esta especie para el tratamiento de mordeduras de serpientes [etiqueta del ejemplar *R. Alfaro 23* (CR)]; en Panamá se usa como goma y especies relacionadas se emplean incluso para hacer infusiones y tés (Taylor *et al.* 2008).

Ejemplares representativos examinados: COSTA RICA. ALAJUELA: *I. Chacón 44* (CR), *G. Herrera 1170* (microest. CR), *G. Rivera 1590* (microest. INB), *C.O. Morales 1748* (USJ), *J. Gómez-Laurito 9731* (CR, USJ), *R. Holmes s.n.* (USJ), *R. Read 74104* (CR), *A. Cascante 339* (microest. CR), *G. de Nevers 7793* (CR). CARTAGO: *M. Lent 9731* (CR), *P. Döbbeler 997* (USJ), *E. Mora 1747* (megaest. CR, INB), *M. Birdsey s.n.* (microest. USJ). GUANACASTE: *C. Moraga 36* (INB), *G. Rodríguez 377* (INB), *B. Hammel 17492* (megaest. CR), *W. Haber 7817* (megaest. CR). HEREDIA: *G. Carballo 59* (INB), *R. Acuña C. 142, 143* (USJ), *J. Morales 3210* (megaest. INB), *M. Calonje et al. 6023* (megaest. USJ), *6031* (megaest. CR), *R. Moran 7405* (USJ). LIMÓN: *R. Alfaro 23* (CR), *A. Estrada 550* (CR), *L. Poveda 1142* (USJ), *M. Grayum 4392* (megaest. CR), *M. Calonje et al. 6031* (USJ), *L. Acosta 103* (INB), *R. Robles 1274, 1487, 1548* (megaest. CR, INB), *W. Burger 6959, 8068* (CR), *B. Hammel 14300* (microest. CR), *B. Hammel 20386* (INB), *R. Ocampo s.n.* (CR), *W. Stevens 23771, 24338* (CR), *G. Davidse 31276* (CR), *R. Acuña C. 148, 149, 150, 151* (microest. USJ), *154, 155, 156, 157, 158* (USJ).

Zamia obliqua A. Braun, Monatsber. Konigl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 376.

1875. Holotipo: Colombia, *in der warmen Region*; A. Braun s.n. (B, destruido). Neotipo (designado por Stevenson & Sabato, 1986): Colombia, Cabo Corrientes, Territorio de Darién; *Seemann 1569* (BM). Fig. 9.

Plantas maduras con tallos cilíndricos, emergentes, de hasta 5 m de alto y 10 cm de diámetro. Peridermis gris a blanquecina, más lisa que la de otras especies del género. Catafilos que subtienden las hojas triangulares, más largos que anchos. Número de hojas fotosintéticas por planta 5-20. Hojas 100-250 cm de longitud. Pecíolo y raquis inermes o con aguijones dispersos. Base del pecíolo aplanada en la parte superior, bordes angulosos. Pecíolo recto o levemente arqueado, 30-70 cm de longitud. Raquis arqueado, 30-180 cm de longitud. Foliolos 6-20 pares por hoja. Foliolos medios 5-17 x 3-6 cm, 1-3 veces más largos que anchos, elípticos a obovados, simétricos, con la base fuertemente constreñida formando un peciólulo, superficie lustrosa, lisa a ondulada, textura más suave que la de los foliolos de otras especies nativas, insertados en el raquis en ángulos de 60°-80°. Ambos bordes enteros en la mitad basal y finamente aserrados en la mitad distal, fuertemente convexos cerca del raquis y rectos a ligeramente cóncavos cerca del ápice. Ápice agudo, recto, aserrado. Catafilos triangulares en la base de los pedúnculos de los estróbilos masculinos y femeninos, más alargados (3-5 cm) que

los que subtienden las hojas. Pedúnculo de los estróbilos masculinos más o menos cilíndrico, 2-4 cm de longitud, café, con pubescencia corta y densa. Microestróbilos pequeños, casi cilíndricos o un poco más anchos en la base, 4-6 x 1-1,5 cm, con el ápice estéril, cónico, corto. Microesporofilos de 1 cm de longitud, blanco-amarillentos a café, con pubescencia muy corta, café, bordes angulosos, superficie externa entre plana y un poco convexa. Pedúnculo del estróbilo femenino corto, cilíndrico, 3-4 cm x 2 cm. Estróbilo femenino generalmente solitario, con forma de barril ancho, 12-25 x 5-8 cm, con pubescencia café rojiza, corta y dispersa, con 5-9 hileras horizontales y 6-8 hileras verticales de megasporofilos. Ápice estéril, cónico, agudo. Megasporofilos de ca. 3 cm de diámetro, cafés, hexagonales, superficie externa plana y angulosa. Semillas rojas.

La descripción anterior se basa en varias fuentes, principalmente Stevenson (1993), Jones (2002) y Merello (2004), debido a que el material recolectado en Costa Rica consiste únicamente de dos hojas de una sola planta.

Etimología: El epíteto *obliqua* aparentemente se refiere a que los foliolos se insertan oblicuamente al raquis.

Distribución y hábitat: *Zamia obliqua* se encuentra en Costa Rica (un ejemplar recolectado en bahía Chal, Mogos de Osa, Puntarenas), Panamá [poblaciones disyuntas conocidas en la comarca Ngöbe-Buglé, Panamá, Colón y Darién (en esta última provincia es más abundante)] y Colombia (Chocó, Antioquia y Valle del Cauca). En Costa Rica se ha recolectado en bosque muy húmedo tropical, cerca del nivel del mar (Fig. 10); en Panamá y Colombia alcanza 500 m de altitud.

Historia natural y ecología: Recientemente A. Taylor y sus estudiantes de la Universidad de Panamá han llevado a cabo varios estudios de esta especie en Panamá. Caballero & Taylor (2008, inéd.) compararon cuatro poblaciones. Las plantas muestran variaciones

morfológicas notables, tanto en una sola población como al comparar poblaciones. Hasta 2009 se habían llevado a cabo estudios de morfometría, polinización, germinación y maduración de semillas en algunas de esas poblaciones.

Notas adicionales: En Costa Rica sólo se conoce un ejemplar estéril y de tallo subterráneo (*R. Aguilar et al. 2970*). El espécimen consta de dos hojas incompletas, pero algunas características diagnósticas de esta especie se observan claramente, como la forma elíptica, el borde finamente aserrado y el peciólulo no glandular de los foliolos. Se espera que se encuentre en otras localidades de la región de Golfo Dulce, o bien en punta Burica, aunque en Panamá (Taylor 2007) algunas poblaciones aisladas de esta especie están separadas por cientos de kilómetros. Debido a su rareza en Costa Rica, es una especie prioritaria en términos de conservación. El holotipo de esta especie (Braun s.n., B) se perdió durante la Segunda Guerra Mundial, por lo que Stevenson & Sabato (1986) designaron un neotipo.

Ejemplar representativo examinado: COSTA RICA. PUNTARENAS: *R. Aguilar et al. 2970* (CR, INB).

Zamia pseudomonticola L.D. Gómez, *Phytologia* 50: 402. 1982. Holotipo: Costa Rica, Puntarenas, Coto Brus, Sabalito, Sitio Cotón, base del cerro Pando. 1300 m. *L.D. Gómez 18118* (CR). Fig.11.

Plantas maduras con tallos semi-emergentes a emergentes, cilíndricos, hasta 200 cm de alto y 20 cm de diámetro. Peridermis de color café, rugosa. Los catafilos que subtienden las hojas, triangulares, más o menos equiláteros, de 1,5-2 cm de longitud y 2-2,5 cm de ancho en la base. Número de hojas fotosintéticas por planta 6-18. Hojas 80-250 cm de longitud. Pecíolo y raquis inermes o con aguijones. Base del pecíolo aplanada en la parte superior, bordes redondeados. Pecíolo recto o levemente arqueado, 29-95 cm de longitud. Raquis arqueado, 51-150 cm de longitud, 0,85-2,5 veces más largo que el pecíolo. Folíolos 10-40 pares por hoja. Folíolos medios 16-33 x 3-6 cm, 4-7 veces más largos que anchos, asimétricamente lanceolados

a falcado-lanceolados, insertados en el raquis en ángulos de 45°-105°, superficie lisa y brillante, borde entero (excepto en algunos foliolos, en que puede haber una muesca profunda). Borde superior de cada foliolo generalmente convexo cerca del raquis y recto o ligeramente cóncavo distalmente, borde inferior convexo, más convexo cerca del ápice. Ápice corto (menos de 20% de la longitud total del foliolo), agudo y delgado, recto o algo curvo. Catafilos triangulares en la base de los pedúnculos de los estróbilos femenino y masculino hasta 8 cm de longitud y 3 cm de ancho. Pedúnculo de los estróbilos masculinos más o menos cilíndrico, 8-10 cm de longitud, con pubescencia corta y densa, café. Microestróbilos casi cilíndricos o un poco más anchos en la base, 9,5-14 x 2,7-4,7 cm, con un ápice estéril, cónico, corto (menos de 0,5 cm), con 15-30 hileras horizontales y 15-20 hileras verticales de microesporofilos. Microesporofilos café-verdosos, con pubescencia muy corta y dispersa, bordes angulosos y superficie externa entre plana y un poco convexa, longitud máxima de 0,8 cm y mínima de 0,5 cm. Pedúnculo del estróbilo femenino corto, cilíndrico o con costillas redondeadas, 4-5 cm de longitud y 2,5-4 cm de diámetro, pubescencia corta y abundante, café. Estróbilo femenino solitario, con forma de barril, 10-35 x 8-11 cm, con pubescencia café rojiza, corta y dispersa, el ápice estéril, cónico, largo (a veces más de 3 cm), 7-13 hileras horizontales y 6-11 hileras verticales de megaesporofilos. Megaesporofilos verdosos, hexagonales, con diámetros entre 2 y 5 cm, superficie externa plana o con abultamientos redondeados. Semillas anaranjadas a rosadas.

Etimología: El epíteto *pseudomonticola* se refiere a la similitud entre esta especie y *Zamia monticola* Chamberlain, endémica de Guatemala.

Distribución y hábitat: *Zamia pseudomonticola* es endémica en las cordilleras del sur de Costa Rica (vertiente pacífica de la cordillera de Talamanca en San José y Puntarenas y fila Costeña Sur en Puntarenas) y el oeste de Panamá (Chiriquí). En Costa Rica se encuentra en el sotobosque de bosques muy húmedos a pluviales del premontano y montano bajo, entre 800 y 1600 m. Se ha recolectado en las regiones botánicas de fila Costeña Sur y la vertiente pacífica de la cordillera de Talamanca (Fig. 12). Como es de esperar según la distribución, esta especie

se puede encontrar en localidades con pendientes moderadas a pronunciadas y es localmente común en la Reserva Biológica Las Cruces y en las faldas del cerro Pando. También se encuentra, aunque menos abundante, hacia el norte a lo largo de la vertiente pacífica de la cordillera de Talamanca, por lo menos hasta las faldas del cerro Chirripó.

Historia natural y ecología: Esta especie fue estudiada por L.D. Gómez y colaboradores (inéd.) en la Estación Biológica Las Cruces entre 1985 y 1995. Lamentablemente la confusión entre *Zamia fairchildiana* y *Z. pseudomonticola* hace difícil separar la literatura dedicada a una u otra especie. Considero probable que mucha de la información ecológica sobre *Z. fairchildiana* en los trabajos inéditos de L.D. Gómez en realidad se refiera a *Z. pseudomonticola*.

En algunas localidades, como Las Cruces, *Z. pseudomonticola* acumula gran cantidad de materia orgánica vegetal y otros detritos en la base de las hojas, de manera similar a algunas palmas con hojas en configuración de roseta, como *Asterogyne martiana* (Chazdon 1986). Esta acumulación favorece el desarrollo de hongos saprófitos en los ápices de los tallos y en los pecíolos de las hojas. Como sucede con otras especies de *Zamia*, las hojas de *Z. pseudomonticola* son el alimento de las larvas de *Eumaeus*. En ocasiones, éstas pueden llegar a defoliar completamente una planta y a dañar los meristemas y las estructuras reproductivas (obs. pers.).

L.D. Gómez (datos inéditos) realizó un experimento de polinización en la Reserva Biológica Las Cruces. En algunos estróbilos se permitió la entrada y la salida de insectos, mientras que en otros se impidió la llegada de insectos. Gómez cuantificó una producción de semillas similar en ambos tratamientos. Esto indica que el viento podría ser un mecanismo de polinización muy importante para esta especie. No obstante, Gómez también observó que la presencia de erotílidos y curculionoides es común en los estróbilos. Esos coleópteros podrían dispersar granos de polen mientras buscan alimento en diferentes estróbilos. No obstante, en la actualidad, los cicadólogos consideran a los coleópteros como los principales polinizadores de Cycadales. De manera similar a otras especies del género, el ciclo reproductivo de *Zamia*

pseudomonticola no es estrictamente estacional y depende principalmente de la disponibilidad de luz en el sotobosque.

En otro estudio llevado a cabo en el Jardín Wilson, Gómez (1993) indica que aves de las especies *Ramphocelus costaricensis* (Thraupidae), *Saltator striatipectus* (Cardinalidae) y *Turdus grayi* (Turdidae) estarían involucradas en la dispersión de semillas a cortas distancias de la planta (pocas decenas de metros), aunque en ocasiones las aves podrían dispersar algunas semillas a mayores distancias. Las plántulas exhiben una sola hoja con cuatro folíolos, el pecíolo inerme o con pocos aguijones pequeños y dispersos (obs. pers.).

Notas adicionales: Como se mencionó anteriormente, la validez de *Zamia pseudomonticola* se ha puesto en duda varias veces desde que se describió; un ejemplo de ello es la revisión del género por Merello (2004) en el Manual de Plantas de Costa Rica. Al contrario, algunas autoridades del grupo coinciden en que es una especie válida (L.D. Gómez, com. pers. 2006, Stevenson 2007). En la actualidad se están llevando a cabo estudios adicionales para demostrar que ambas taxa son válidas. M.A. Calonje (com. pers. 2008) y Ríos & Taylor (inéd. 2008) han empleado principalmente características de las estructuras reproductivas, ya que las estructuras vegetativas son muy similares en ambas especies.

Uno de los principales motivos de confusión entre *Zamia fairchildiana* y *Z. pseudomonticola* es que en el protólogo de la última, Gómez (1982) menciona que los pecíolos son inermes. Esto es correcto en algunos especímenes, incluido el holotipo [*Gómez 18118* (CR)]; sin embargo, tanto en ejemplares silvestres como en plantas cultivadas se observa que esta característica es muy variable (incluso en la localidad tipo, M.A. Calonje, com. pers. 2008). Algunas plantas cultivadas, que no tenían aguijones en las primeras hojas, años después llegan a desarrollarlos en los pecíolos de hojas nuevas (obs. pers.).

Otra circunstancia que aumenta la confusión es la posibilidad de que ocurra hibridación con *Z. fairchildiana* en los piedemontes de la fila Costeña Sur (Gómez, com. pers. 2006); algunos ejemplares estériles de esta zona no pueden ser asignados con seguridad a una u otra especie.

Pese a estas confusiones, existen diferencias evidentes entre ambos taxa. *Zamia fairchildiana* posee foliolos finamente aserrados en el borde inferior, antes del ápice, no así *Z. pseudomonticola*. Además, el ápice de los foliolos en *Z. fairchildiana* disminuye en grosor de manera más gradual que en *Z. pseudomonticola*. Los estróbilos masculinos maduros de *Z. fairchildiana* son en general más largos (por lo común más de 20 cm) que los de *Z. pseudomonticola* (menos de 14 cm). El pedúnculo que sostiene el megaestróbilo maduro mide 5 cm o más en *Z. fairchildiana*; en *Z. pseudomonticola* mide menos de 5 cm de longitud. Los estróbilos femeninos de *Z. fairchildiana* tienen esporofilos grisáceos, mientras que en *Z. pseudomonticola* son verdosos. Evidencia anatómica foliar (Ríos & Taylor 2008, inéd. y datos personales inéditos) indica que los tricomas y paquetes de fibras son diferentes en ambas especies.

Aunque *Z. pseudomonticola* fue considerada como endémica de Costa Rica, recientemente esta especie fue recolectada en el oeste de Chiriquí, Panamá, cerca de la frontera con Costa Rica (Taylor 2007).

Ejemplares representativos examinados: COSTA RICA. PUNTARENAS: *R. Acuña C. 133, 134, 135* (microest. USJ), *M. Calonje 4004* (microest. CR, USJ), *M. Grayum 8125* (INB), *J. Gómez-Laurito et al. 11894* (CR), *L.D. Gómez 18118, 18121* (CR), *E. Alfaro 31* (megaest. INB), *G. Davidse 28501* (megaest. CR), *I. Chacón 362* (CR).

Una especie nueva en Costa Rica

Zamia gomeziana R. Acuña, *sp. nova ined.* Holotipo: Costa Rica, provincia, cantón y distrito de Limón, El Progreso, cabeceras del río Aguas Zarcas, fila de Matama, 1350 m, *G. Herrera & A. Chacón 2865* (CR, INB). Fig. 13.

Tallo emergente, cilíndrico, 100-200 cm de altura. Peridermis desconocida. Catafilos que subtienden las hojas desconocidos. Número de hojas fotosintéticas por planta no determinado. Hojas 105-175 cm de longitud. Pecíolo y raquis con aguijones grandes y dispersos. Base del pecíolo fuertemente expandida, aplanada en la parte superior. Pecíolo poco

arqueado, 30-80 cm de longitud. Raquis recto a arqueado, 70-100 cm de longitud, 1,5-2,2 veces más largo que el pecíolo. Foliolos 13-24 pares por hoja, insertados en el raquis en ángulos de 50°-70°. Foliolos medios casi rectos, 35 x 3,5 cm en promedio, 10 veces más largos que anchos, asimétricos, estrechamente falcados a lanceolados, superficie lisa. Borde de los foliolos entero. Borde superior convexo en la base, recto distalmente, borde inferior casi recto en toda su longitud. Ápice agudo, recto, muy largo (más del 25% de la longitud del foliolo). Catafilos en la base de los pedúnculos de los estróbilos masculinos y femeninos desconocidos. Microestróbilos desconocidos. Pedúnculo del estróbilo femenino de 11 cm de largo, cilíndrico, pubescencia corta y abundante, café. Megaestróbilo con forma de barril y ápice cónico agudo, corto e inconspicuo (menos de 0,5 cm de longitud), 20 x 8 cm (cuando seco, muy posiblemente más voluminoso cuando fresco), con pubescencia café, corta, con 7 hileras horizontales y 8 hileras verticales de megaesporofilos. Megaesporofilos café oscuro, hexagonales, con diámetros entre 2,3 y 3,5 cm, superficie externa plana o con abultamientos redondeados. Semillas rosadas.

Etimología: Esta especie se dedica a la memoria del ilustre botánico costarricense Luis Diego Gómez Pignataro (1944-2009).

Especies similares: Esta especie se asemeja morfológicamente a *Zamia fairchildiana*; sin embargo, posee varias diferencias. En la especie nueva los foliolos son casi totalmente rectos, tienen el borde entero y el ápice mucho más largo y delgado (más del 25% de la longitud del foliolo), mientras que en *Z. fairchildiana* los foliolos son curvados o sigmoides, con pequeñas denticulaciones en el borde inferior, cerca del ápice, y éste es más corto (menos del 20% de la longitud de la hoja). También existen diferencias en los megaestróbilos, ya que en este nuevo taxon éstos son más grandes, con el ápice cónico, estéril, más corto que en *Z. fairchildiana*.

Zamia pseudomonticola es otra especie similar a *Z. gomeziana*. Sin embargo, los foliolos de *Z. pseudomonticola* son menos de siete veces más largos que anchos, tienen el borde inferior convexo y el ápice más corto (menos del 20% de la longitud del foliolo). Además, en *Z.*

pseudomonticola los estróbilos son verdosos y poseen pedúnculos más cortos, de menos de 5 cm de longitud.

Zamia chigua Seem., que no se ha recolectado en Costa Rica, también se parece a *Z. gomeziana* superficialmente, pero aquella posee pecíolos y raquis más gruesos; además, el raquis tiene un surco en cada lado, a nivel del sitio de inserción de los folíolos. Los folíolos son incurvados y se traslapan ampliamente debido a la distancia corta entre uno y otro. En *Zamia chigua* los pedúnculos rara vez miden más de 3 cm de longitud.

Esta especie inédita de *Zamia* se conoce a partir de un espécimen (*G. Herrera & A. Chacón 2865*), que fue identificado como *Zamia fairchildiana* tanto en CR como en INB y considerado como inusual debido a la localidad de recolecta (Merello 2004). Sin embargo, ambas especies difieren por las características morfológicas anotadas anteriormente y por su ámbito de distribución, ya que *Z. gomeziana* habita, hasta donde se conoce, solamente en bosques lluviosos premontanos de la vertiente caribe de la cordillera de Talamanca (Fig. 14). No he observado plantas silvestres, por lo que es necesario visitar la región de la localidad tipo. Esta especie ha permanecido desapercibida para los cicadólogos, debido al acceso difícil a las regiones en que se podría encontrar. Aunque el holotipo consiste de dos hojas completas y dos megaestróbilos, sería conveniente recolectar catafilos y microestróbilos. Hay que destacar que debido a sus similitudes, es probable que este taxon esté cercanamente emparentado con *Z. fairchildiana* y *Z. pseudomonticola*. Al considerar la historia climática y geológica de la cordillera de Talamanca, es muy probable que las poblaciones de esta nueva especie lleven miles de años aisladas de sus parientes más cercanos en la vertiente del Pacífico húmedo de Costa Rica y Panamá. No se ha registrado *Zamia* en elevaciones mayores a 1600 m en Costa Rica ni en Panamá (la divisoria de aguas en la cordillera de Talamanca se halla sobre 2000 m); es razonable pensar, según los datos paleoclimáticos y palinológicos, que el límite altitudinal de la distribución de *Zamia* en el Neotrópico se encontraba a menores elevaciones durante la mayor parte del Cuaternario, ya que las temperaturas en los períodos glaciales fueron más bajas que en la actualidad (Colinvaux *et al.* 1996, Kerr 1996, Piperno & Jones 2003, Rull *et al.* 2005)

Ejemplar representativo examinado: COSTA RICA. LIMÓN: *G. Herrera & A. Chacón* 2865 (megaest. CR, INB).

Literatura citada

- Acuña, R. & Gómez, L.D. 2009. Selección de un lectotipo para *Zamia fairchildiana* L.D. Gómez (Zamiaceae). *Brenesia* 71-72: 65-66.
- Brusca, R.C. & Iverson E.W. 1985. A guide to the marine isopod crustacea of Pacific Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33: Supl. 1. 77 p.
- Caputo, P., Cozzolino, S., Gaudio, L., Moretti, A. & Stevenson, D.W. 1996. Karyology and phylogeny of some Mesoamerican species of *Zamia* (Zamiaceae). *Amer. J. Bot.* 83: 1513-1520.
- Caputo, P., Cozzolino, S., De Luca, P., Moretti, A. & Stevenson, D.W. 2004. Molecular phylogeny of *Zamia*. *In:* Walters, T. & Osborne, R. (eds), *Cycad Classification: Concepts and Recommendations*. CABI Publishing, Oxford. p. 149-158.
- Chazdon, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *J. Ecol.* 74: 995-1012.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1987. Temporal and environmental patterns of reproduction in *Zamia skinneri*, a tropical rainforest cycad. *J. Ecol.* 75:135-149.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1988. Leaf production and the cost of reproduction in the neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri*. *J. Ecol.* 76: 1153-1163.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1991. Herbivores, herbivory and plant phenology: patterns and consequences in a tropical rain forest cycad. *In:* Price, P., Lewinsohn, T., Fernandes, W. & Benson, W. (eds.). *Plant-Animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, New York. p. 209-225.
- Clark, D.B., Clark, D.A. & Grayum, M. 1992. Leaf demography of a neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri* (Zamiaceae). *Amer. J. Ecol.* 79: 28-33.

- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Moreno, J.E., Miller, M.C. & Bush, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.
- Gómez, L.D. 1982. *Plantae Mesoamericanae Novae II*. *Phytologia* 50: 401-404.
- Gómez, L.D. 1993. Birds as short-range seed dispersers of *Zamia fairchildiana* in SW Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 41: 905-906.
- Hill, K., Nguyen, H. & Loc, P. 2004. The genus *Cycas* (Cycadaceae) in Vietnam. *Bot. Rev.* 70: 134-193
- Jones, D.L. 2002. *Cycads of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 456 p.
- Kerr, R.A. 1996. Ice-age rain forest found moist, cooler. *Science* 274: 35-36.
- López-Gallego, C. & O'Neil, P. 2010. Life-history variation following habitat degradation associated with differing fine-scale spatial genetic structure in a rainforest cycad. *Popul. Ecol.* 52: 191-201
- Merello, M. 2004. *Zamiaceae*. *In*: Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. & Zamora, N. (eds.). *Manual de Plantas de Costa Rica*. Vol. II. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 92: 14-16.
- Moretti, A. 1990. Cytotaxonomy of Cycads. *Mem. New York Bot. Gard.* 57: 114-122
- Norstog, K & Nicholls, J.T. 1998. *The Biology of the Cycads*. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, New York. 363 p.
- Piperno, D.R. & Jones, J.G. 2003. Paleoecological and archeological implications of a late Pleistocene/early Holocene record of vegetation and climate from the pacific coastal plain of Panama. *Quatern. Res.* 59: 79-87.
- Rull, V., Abbot, M.B., Polissar, P.J., Wolfe, A.P., Bezada, M. & Bradley, R.S. 2005. 15,000 yr pollen record of vegetation change in the high altitude tropical Andes at Laguna Verde Alta, Venezuela. *Quatern. Res.* 64: 308-317.
- Schutzman, B. 2004. Systematics of Mesoamerican *Zamia* (Zamiaceae). *In*: Walters, T & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 159-172.

- Stevenson, D.W. 1992. A formal classification of the extant cycads. *Brittonia* 44: 220-223.
- Stevenson, D.W. 1993. The Zamiaceae in Panama with comments on phytogeography and species relationships. *Brittonia* 45: 1-16.
- Stevenson, D.W. 2001a. Orden Cycadales. *In*: Bernal, R. & Forero, E. (eds.). *Flora de Colombia* 21: 1-92.
- Stevenson, D.W. 2001b. Zamiaceae. *In*: Stevens, W.D., Ulloa, C., Pool, C. & Montiel, O.M. (eds.). *Flora de Nicaragua. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 85: 6-7.
- Stevenson, D.W. 2004. Zamiaceae of Bolivia, Ecuador and Peru. *In*: Walters, T & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 173-194.
- Stevenson, D.W & Sabato, S. 1986. Typification of names in *Zamia* L. and *Aulacophyllum* Regel (Zamiaceae). *Taxon* 35: 134-144.
- Taylor, A. 2007. Studies of reproductive biology, ecology and conservation of cycads in Panama. *Cycad Newsletter* 30: 30-33.
- Taylor, A., Haynes, J. & Holzman, G. 2008. Taxonomical, nomenclatural and biogeographical revelations in the *Zamia skinneri* complex of Central America (Cycadales: Zamiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 158: 399-429.
- Taylor, T.N. & Taylor, E.N. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 982 p.
- Walters, T., Osborne, R. & Decker, D. 2004. 'We Hold these Truths...'. *In*: Walters, T & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 1-11.
- Zamora, N., Hammel, B.E., & Grayum, M.H. 2004. Vegetación/vegetation. *In*: Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. & Zamora, N. (eds.). *Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. I. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 97: 91-216.

Direcciones de Internet consultadas:

Dyer, T. 1884. *Zamia acuminata*. In: Hemsley, W.B. Biol. Cent.-Amer. Bot. 3: 194. 1-8

diciembre 2008 - <http://www.sil.si.edu>

Universidad de Copenhage. 2008. Museum Botanicum Havinense. The type database. 1-8

diciembre 2008 - <http://130.225.211.158/typedatabase/FMpro>

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Noviembre 2009-abril 2010 - <http://www.tropicos.org>



Fig. 1. Localidades en las que se realizaron observaciones de *Zamia* en estado silvestre.

1: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, 2: Reserva Biológica La Tirimbina, 3: Quebrada González, Parque Nacional Braulio Carrillo, 4: La Perla de Guácimo, 5: Baltimore de Matina, 6: Bribri de Talamanca, 7: Parque Nacional Carara. 8: Mercedes Sur de Puriscal, 9: Mastatal, Parque Nacional La Cangreja, 10: La Leona, Parque Nacional Corcovado, 11: Refugio de Vida Silvestre Golfito, 12: Reserva Biológica Las Cruces.

Cuadro 1. Sitios silvestres de recolecta de especímenes de *Zamia*, Costa Rica.

Localidades de recolecta y elevaciones aproximadas de recolecta	Cantón	Provincia	Zona de vida dominante
Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, 850-1000 m	San Ramón	Alajuela	Premontano lluvioso Tropical muy húmedo
Reserva Biológica La Tirimbina, 100-150 m	Sarapiquí	Heredia	Tropical muy húmedo
Quebrada González, 500-700 m	Pococí	Limón	Tropical muy húmedo
La Perla, 200-300 m	Guácimo	Limón	Tropical muy húmedo
Baltimore, 70-100 m	Matina	Limón	Tropical muy húmedo
Bribri, 80-120 m	Talamanca	Limón	Tropical húmedo
Parque Nacional Carara, 50-100 m	Aguirre	Puntarenas	Tropical húmedo
La Leona, 20-100 m	Golfito	Puntarenas	Tropical muy húmedo
Refugio de Vida Silvestre Golfito, 150-200 m	Golfito	Puntarenas	Tropical muy húmedo
Reserva Biológica Las Cruces, 1100-1300 m	Coto Brus	Puntarenas	Premontano lluvioso Premontano muy húmedo
Mercedes Sur, 600-800 m	Puriscal	San José	Premontano muy húmedo
Mastatal 250-400 m	Puriscal	San José	Premontano muy húmedo

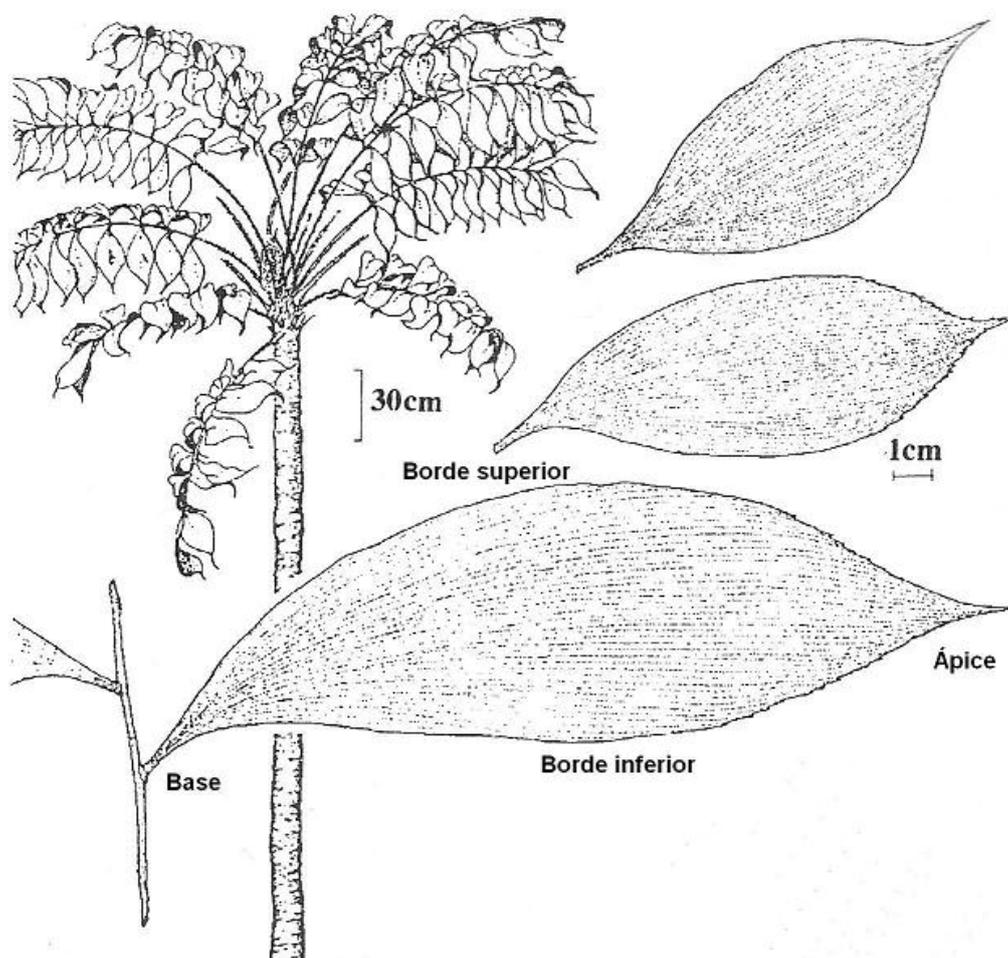


Fig. 2. Ubicación de las áreas del borde de los folíolos que se mencionan en el texto.

Modificado a partir de Stevenson (2001a).



Fig. 3. Algunas características de *Zamia acuminata*: A. Vista general de una planta, Mercedes Sur de Puriscal. B. Tallo y base de los pecíolos. C. Hoja y folíolos. D. Megaestróbilos inmaduro, preservado (*Calonje 4001*, CR).

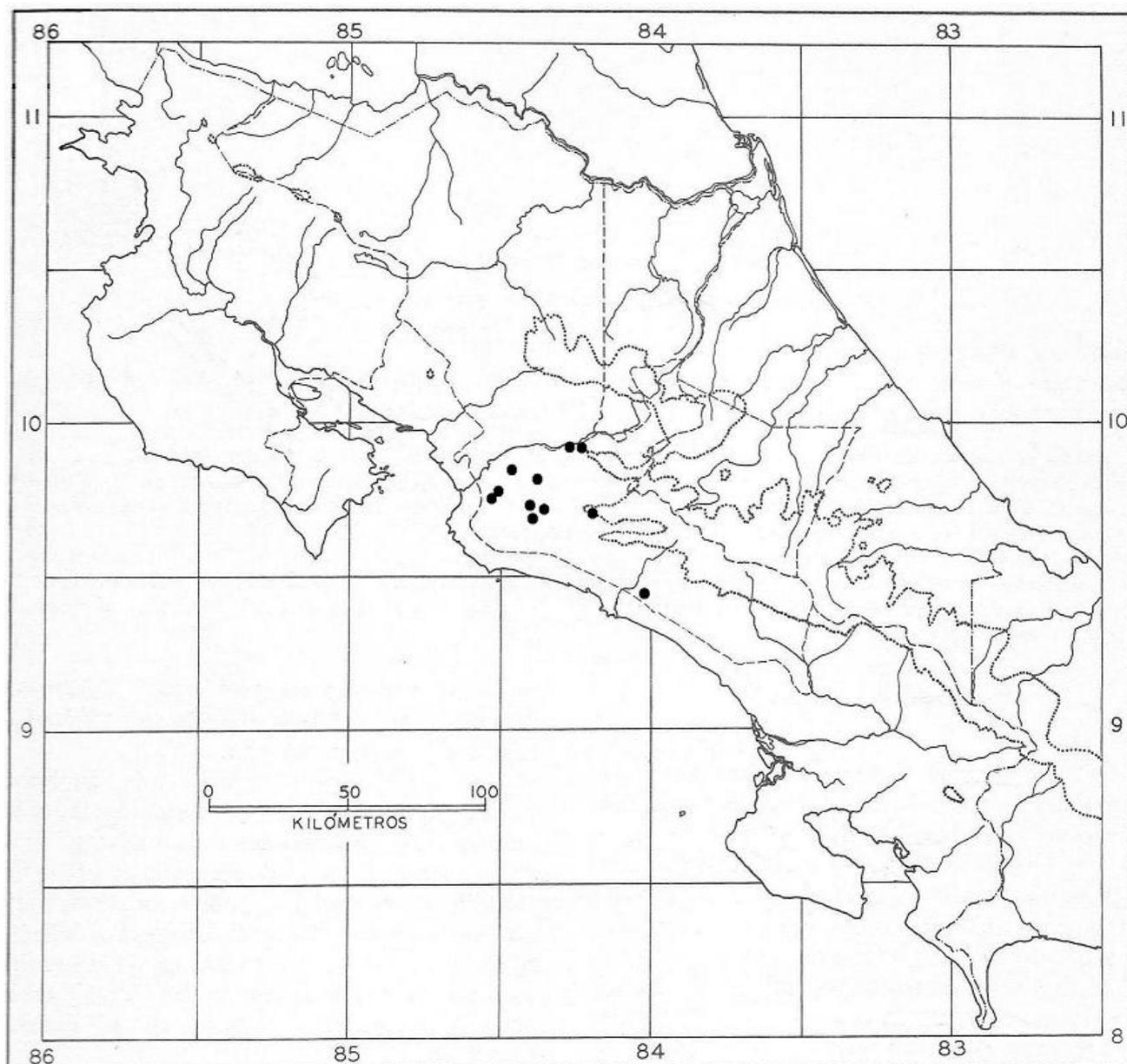


Fig. 4. Distribución conocida de *Zamia acuminata* en Costa Rica, basada en registros de herbario y en plantas vivas. Simbología: -.-.-: Límite internacional, ----: límite provincial,: curva de nivel a 1500 metros (esta simbología es igual en todos los mapas de distribución de esta revisión). Este y los demás mapas de distribución modificados a partir de Brusca & Iverson (1985).



Fig. 5. Algunas características de *Zamia fairchildiana*: A. Vista general de una planta en cultivo, Golfito. B. Tallo y base de los pecíolos. C. Hoja y foliolos. D. Megaestróbilos (fotografía cortesía de Michael Calonje).

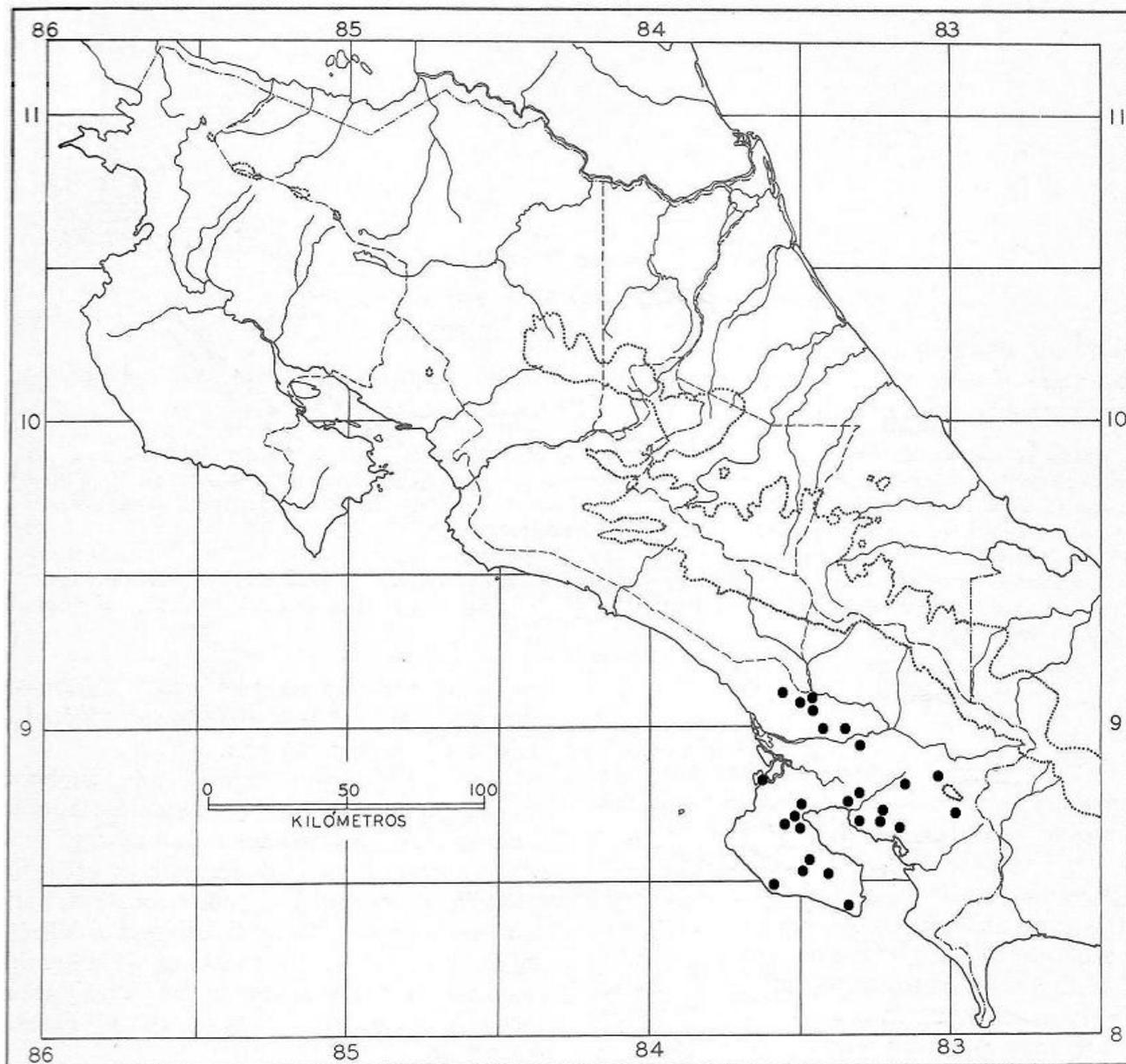


Fig. 6. Distribución conocida de *Zamia fairchildiana* en Costa Rica, basada en registros de herbario y en plantas vivas.



Fig. 7. Algunas características de *Zamia neurophyllidia*: A. Vista general de una planta en estado silvestre, Reserva Biológica La Tirimbina. B. Tallo y base de los pecíolos. C. Hoja y foliolos. D. Megaestróbilos, preservado (*E. Mora 1747*, CR).

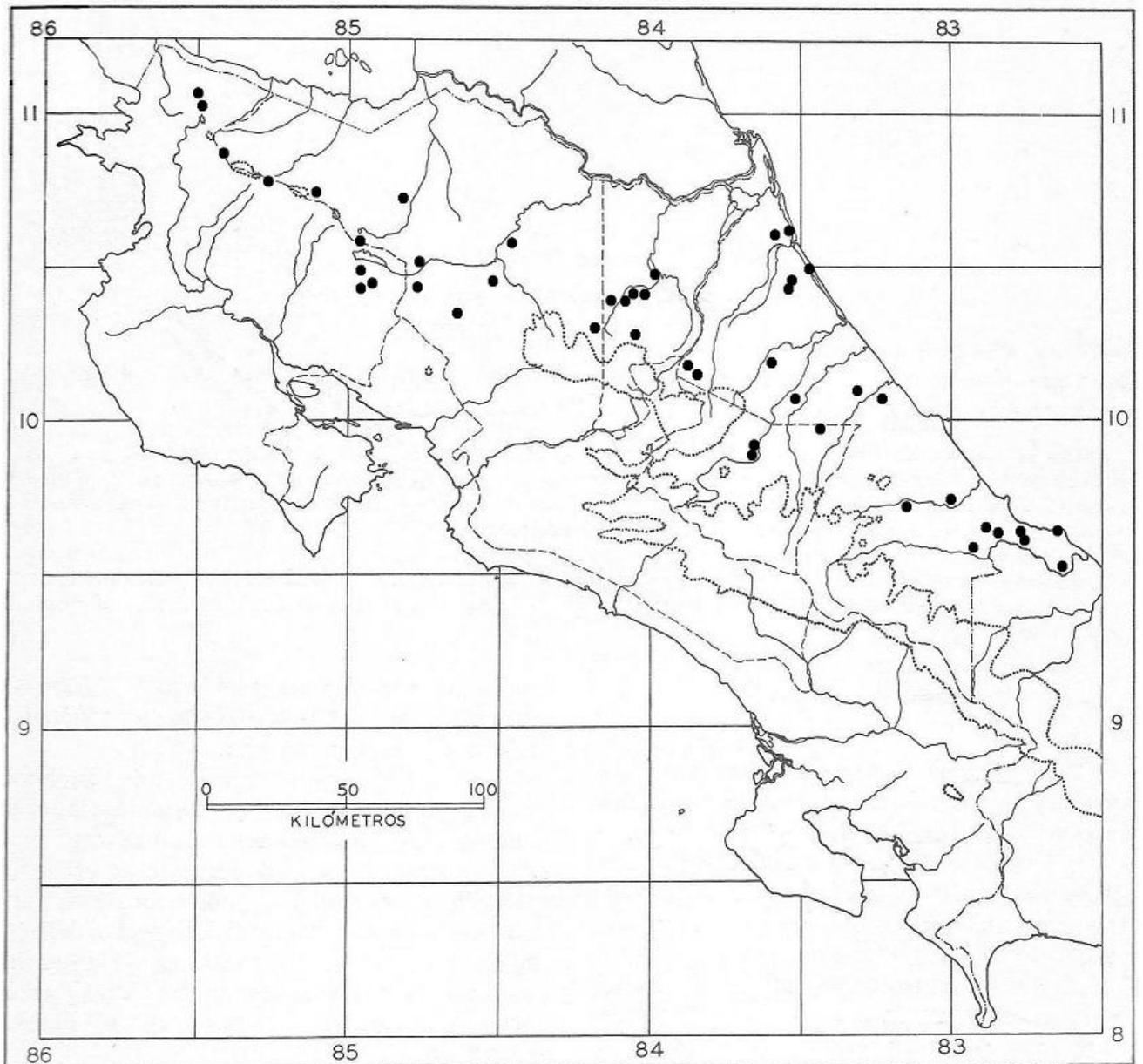


Fig. 8. Distribución conocida de *Zamia neurophyllidia* en Costa Rica, basada en registros de herbario y en plantas vivas.



Fig. 9. Algunas características de *Zamia obliqua*: A. Vista general de una planta cultivada, Ciudad de Panamá, Panamá. B. Hoja preservada (R. Aguilar *et al.* 2010, CR). C. Detalle de un foliolo del espécimen anterior. D. Megaestróbil, Panamá (fotografía cortesía del Dr. Alberto Taylor).

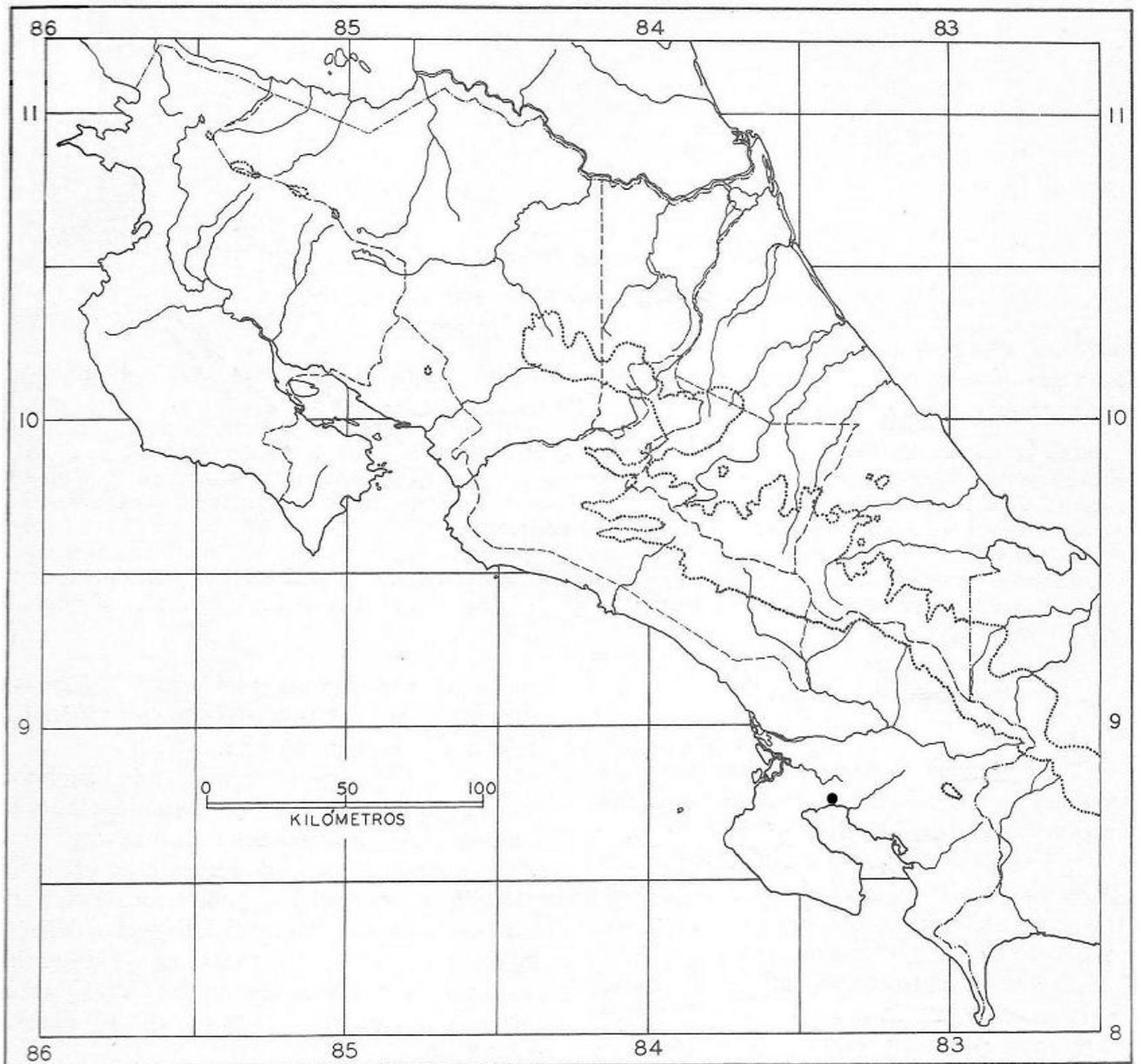


Fig. 10. Distribución conocida de *Zamia obliqua* en Costa Rica, basada en registros de herbario.



Fig. 11. Algunas características de *Zamia pseudomonticola*: A. Vista general de una planta en estado silvestre, Reserva Biológica Las Cruces. B. Tallo y base de los pecíolos. C. Hoja y foliolos. D. Megaestróbilos en una planta cultivada, Jardín Botánico Wilson.

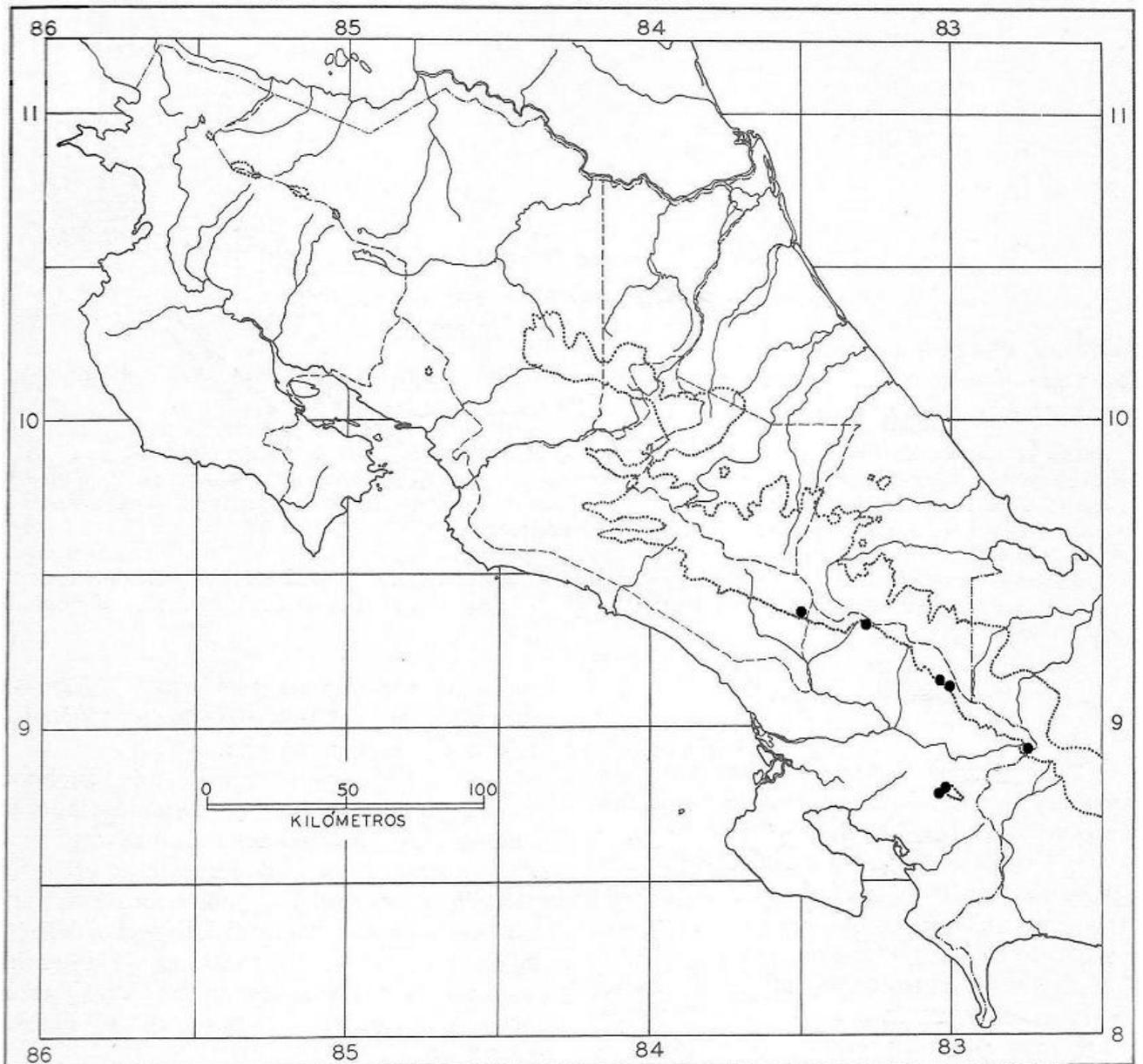


Fig. 12. Distribución conocida de *Zamia pseudomonticola* en Costa Rica, basada en registros de herbario y en plantas vivas.



Fig. 13. Algunas características de *Zamia gomeziana*: A. Vista de la porción terminal de la lámina. B. Detalle del pecíolo. C. Detalle de los foliolos medios. D. Megaestróbilos. Todas las fotografías provienen del holotipo (G. Herrera & A. Chacón 2865, CR).

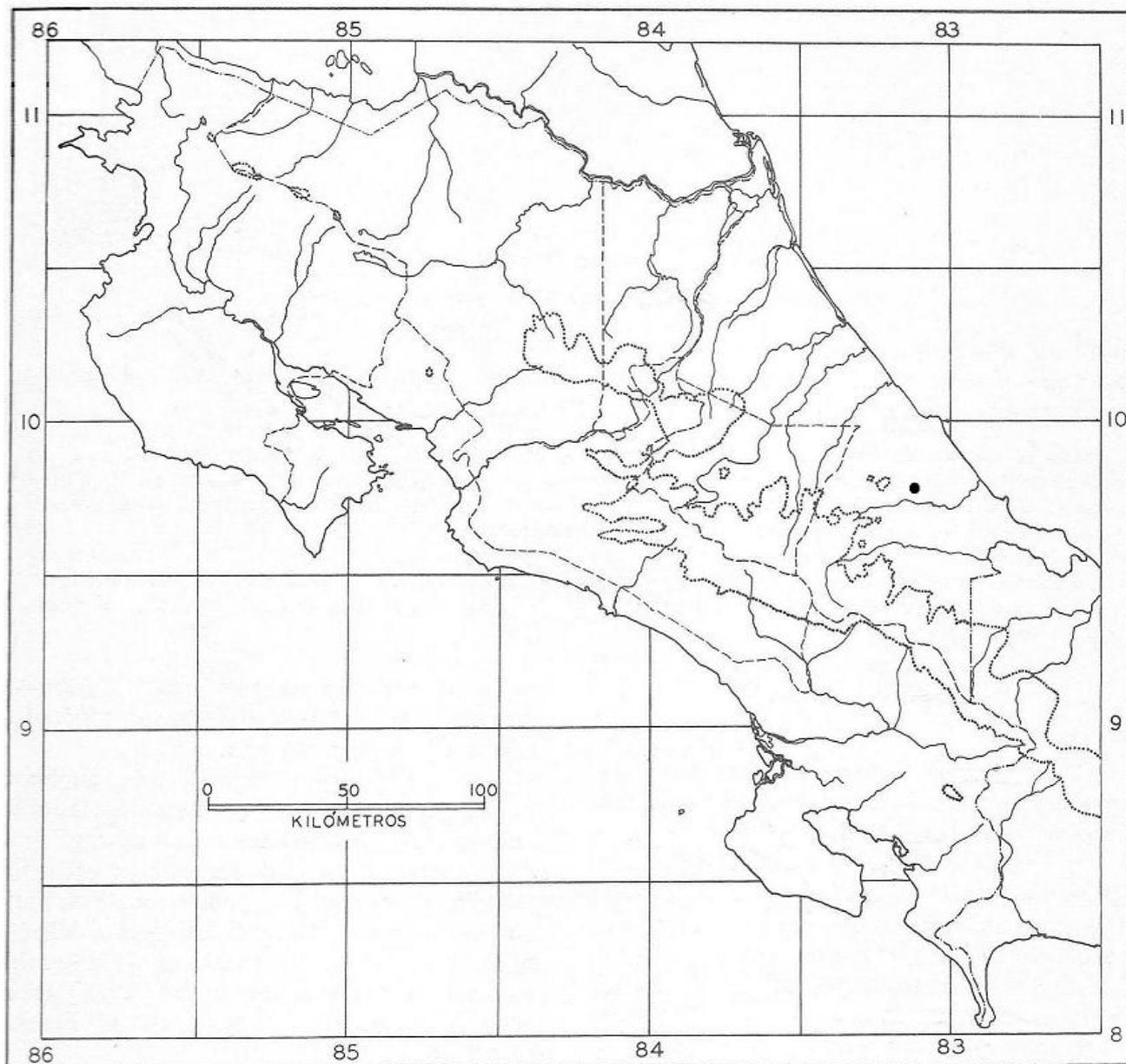


Fig. 14. Distribución conocida de *Zamia gomeziana* en Costa Rica, basada en registros de herbario.

ARTÍCULO 2: Análisis morfométrico foliar de cuatro especies de *Zamia* (Zamiaceae) nativas de Costa Rica y su aplicación taxonómica

Análisis morfométrico foliar de cuatro especies de *Zamia* (Zamiaceae) nativas de Costa Rica y su aplicación taxonómica

Rafael Acuña Castillo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. rafael.asurbanipal@gmail.com

Abstract: One of the goals of taxonomy is to provide knowledge that adjusts as closely as possible to the evolutionary reality of the taxa studied. If applied correctly, this knowledge results in a better understanding of the world around us and the consequent increase in the efficiency of the use of biotic resources. Taxonomists have used a plethora of techniques to increase the accuracy of taxonomy: morphological, morphometric, numeric, phenetic and molecular analyses are employed in alternative and often complementary ways. Cycadales as a group has been subject of many taxonomic studies. However there are still many problems to be solved. Unfortunately, in recent years some taxonomists have relied almost exclusively on molecular studies, which may overlook important evidence to establish relationships amongst taxa, provided by more traditional morphological analyses. Morphometry has been used in different groups, including Cycadales, to solve taxonomic problems. In this paper a morphometric analysis was applied to four species of *Zamia* native to Costa Rica: *Z. acuminata*, *Z. fairchildiana*, *Z. neurophyllidia* and *Z. pseudomonticola*, to back up a revision of this genus in Costa Rica. The measurements considered here for 180 plants belonging to these species include a series of foliar traits, such as leaf length, petiole length, rachis length, number of leaflets per leaf, leaflet length, leaflet width and leaflet insertion angle. A principal components analysis was run to describe the correlation structure of the morphological characters and to obtain the two most important principal components (which summarized over 67% of the variation, the first reflecting the size of the leaf while the second, the width of the leaflets), and a multiple analysis of variance was applied to measure the extent of species differences. Results demonstrate that the four species differ significantly for both principal components (Hotelling-Lawley $T_{6, 234} = 53,899$; $P < 0,001$) and that the species diverged mostly in the direction of the first principal component, with *Zamia fairchildiana* being the most different species, while *Z. acuminata* and *Z. neurophyllidia* being the most similar to each other. The differences between the species are discussed and related to the foliar architecture, habitat and possible relationships between the species and the geologic history of Costa Rica. The taxonomic importance of traits not covered in the current analysis (such as qualitative and strobili traits) is also considered.

Key words: *Zamia*, Costa Rica, morphometry, MANOVA, PCA, foliar traits.

La delimitación clara de los taxa en cualquier grupo de organismos es uno de los objetivos fundamentales de la taxonomía. Un enfoque taxonómico que refleje mejor el conocimiento que tenemos acerca de la diversidad de los organismos se puede traducir en una mayor eficiencia en el uso de los recursos bióticos y en su conservación (Walters *et al.* 2004). Para lograr una correcta interpretación de los taxa conocidos, se debe manejar una gran cantidad de información. Algunos han considerado que la taxonomía es parcial y afectada por el enfoque limitado y las opiniones subjetivas de los propios taxónomos (de la Sota 1973). Se han empleado diversas metodologías para hacer de la taxonomía una disciplina más objetiva, pero los resultados obtenidos con el uso de esas técnicas son muy dispares. Uno de los procedimientos más empleados en la actualidad consiste en el empleo de técnicas moleculares, generalmente centrándose en una o pocas secuencias de ciertos genes; sin embargo, existen otras metodologías que van desde análisis puramente cualitativos hasta comparaciones fenéticas y taxonomía numérica (de la Sota 1973). La morfometría continúa siendo una técnica empleada con frecuencia por los taxónomos en diversos grupos de organismos y las Cycadales no son la excepción (Lindström 2004, Pérez-Farrera *et al.* 2004).

En el orden Cycadales, solamente el género *Zamia* es nativo de Costa Rica. Se trata de un grupo taxonómico problemático. Varios nombres de especies de *Zamia* han sido considerados controversiales, dudosos o inválidos (Stevenson & Sabato 1986, Jones 2002). Por ejemplo, en Costa Rica ha existido confusión entre *Zamia fairchildiana* L.D. Gómez y *Z. pseudomonticola* L.D. Gómez. Además, la identidad taxonómica de *Z. acuminata* Oerst. *ex* Dyer ha sido mal interpretada durante mucho tiempo.

Los estudios que consideren tanto la genética como la morfología de las especies son necesarios si se quiere lograr una buena comprensión de *Zamia* en su totalidad. No obstante, en años recientes muchos investigadores han dejado de lado los análisis morfológicos tradicionales a favor de estudios puramente genéticos que no consideran una gran cantidad de información valiosa, que puede deducirse a partir de estructuras anatómicas de las plantas. Caputo *et al.* (2004) han publicado recientemente la filogenia molecular más completa del género, pero ésta no incluye a todas las especies vivientes. De las especies nativas de Costa Rica, en ese estudio

únicamente se incluyen *Zamia neurophyllidia* D.W. Stev. y *Z. obliqua* A. Braun. Es necesario contar con una base taxonómica clara para un grupo que es vulnerable al impacto de las actividades antropógenas destructivas, que pone en peligro a muchas especies. Por esta razón, se llevó a cabo una revisión de las especies de *Zamia* nativas de Costa Rica; para esto se estudiaron tanto plantas en su ambiente natural como material preservado en herbarios. Esta revisión permitió reconocer seis especies de *Zamia* nativas de Costa Rica: *Zamia acuminata*, *Z. fairchildiana*, *Z. gomeziana* R. Acuña (*sp. nova ined.*), *Z. neurophyllidia*, *Z. obliqua* y *Z. pseudomonticola*. La información obtenida a partir de la revisión permitió realizar un análisis morfométrico, empleando características foliares de las cuatro especies más abundantes. El objetivo de este análisis es apoyar la revisión taxonómica mencionada anteriormente, mediante el estudio de algunos aspectos de la morfometría foliar de las especies de *Zamia* más frecuentes en Costa Rica.

Material y métodos

OBTENCIÓN DE DATOS: Se obtuvieron datos de 180 plantas de *Zamia* pertenecientes a cuatro especies (al menos 25 plantas de cada especie): *Zamia acuminata*, *Z. fairchildiana*, *Z. neurophyllidia* y *Z. pseudomonticola*, provenientes de distintas localidades de Costa Rica. Las localidades se visitaron en diferentes épocas del año entre 2007 y 2009 y representan una amplia gama de ambientes que cubren de manera general el espectro de la distribución geográfica y ecológica de *Zamia* en Costa Rica (Cuadro 1). Estas localidades se encuentran en las zonas de vida de bosque tropical y premontano en las vertientes atlántica y pacífica.

Los datos obtenidos de cada planta incluyen: a) la longitud de la hoja (medida desde la inserción del pecíolo al tallo hasta la base del par de folíolos distal), b) el número de folíolos por hoja, c) la longitud del pecíolo (desde la inserción del pecíolo al tallo hasta la base del folíolo más basal), d) la longitud del raquis (desde la base del folíolo más basal a la base del par de folíolos más distal), e) la longitud de los folíolos (desde su base hasta su ápice, en línea recta), f)

la anchura de los foliolos (medida en línea recta en la región de máxima amplitud de cada foliolo) y g) el ángulo de inserción horizontal de los foliolos (medido respecto al eje pecíolo-raquis; un foliolo con su ápice apuntado hacia la base del pecíolo tendrá un ángulo de 180° y uno apuntando en dirección opuesta, 0°). Estos datos fueron medidos utilizando una cinta métrica; el ángulo de inserción horizontal se midió con un transportador.

ANÁLISIS MORFOLÓGICO: Las variables se promediaron por planta y se analizaron con el programa de análisis estadístico JMP 8.0.1 (SAS Institute 2009). A cada variable se le realizó la prueba de Shapiro-Wilk para determinar si la distribución de los datos en cada caso era normal o no. En caso de que la distribución difiriera significativamente de la normal, los datos se ajustaron mediante la transformación de Box-Cox. Las únicas variables que se ajustaron a la distribución normal fueron el promedio de la longitud del pecíolo y el promedio del ángulo de inserción horizontal de los foliolos. Fue necesario realizar la transformación de Box-Cox al resto de las variables para ajustarlas a la distribución normal.

Las variables ya ajustadas se estandarizaron respecto a la desviación estándar, para eliminar las diferencias de escala y así reconocer cuáles de esas variables tenían mayor influencia en las diferencias entre los grupos (especies). Posteriormente se realizó un análisis de componentes principales (PCA) correlacionando las variables estudiadas. A partir de los dos componentes más importantes se obtuvo un gráfico de dispersión, que permitió observar la variación de cada especie. Estos dos componentes se orientan en la dirección de la máxima variación del hipervolumen multidimensional, que es definido por las variables originales, que representan los ejes más importantes de ese hipervolumen (Quinn & Keough 2002). Cada componente es la combinación lineal de las variables con la mayor varianza y es ortogonal e independiente de los demás. El orden de los componentes se define por la importancia decreciente de sus varianzas. El PCA tiene la ventaja de que simplifica el estudio de los datos al considerar la mayor parte de la variación, con poca pérdida de información respecto a las variables originales (Quinn & Keough 2002). Los datos de cada uno de esos dos componentes se agruparon por especie, para obtener el gráfico de dispersión, con un componente en cada eje, con el fin de visualizar las diferencias entre las especies. Para comprobar si ambos componentes

se ajustan a la distribución normal se realizó la prueba de Shapiro-Wilk. Se utilizó la prueba de Bartlett para comprobar si las varianzas difieren para cada característica entre las especies. Los componentes ya ajustados (y, por tanto, que ya cumplían con los supuestos de un análisis de varianza) se sometieron a un análisis de varianza múltiple (MANOVA) de respuesta-identidad, para saber si existen diferencias significativas entre las especies (Quinn & Keough 2002). El modelo empleado en la MANOVA es $SP = CP1 * CP2$, donde SP es la especie, que es producto de la multiplicación del componente principal 1 (CP1) por el componente principal 2 (CP2), ya que se supone que las especies tienen diferentes morfometrías entre sí.

Resultados

Entre las especies analizadas, *Zamia fairchildiana* tiene las hojas con el mayor número de foliolos y *Z. neurophyllidia* con el menor número. La especie que posee el raquis más largo respecto al pecíolo es *Z. fairchildiana*. Las plantas con los foliolos proporcionalmente más anchos pertenecen a *Z. neurophyllidia*. La longitud de los pecíolos no difiere significativamente entre especies y el ángulo de inserción horizontal de los foliolos es similar en todas las especies estudiadas, excepto en *Z. pseudomonticola* (Cuadro 2).

El análisis de componentes principales muestra que los dos componentes más importantes explican el 67,66% de la variación observada. El componente más importante se explica mayormente por el tamaño de la hoja (las variables a, b y d, respectivamente: longitud de la hoja, longitud del raquis y número de foliolos). Estas tres variables se correlacionan fuertemente entre sí, ya que una hoja más larga tiene un raquis de mayor longitud, en el que se pueden insertar más foliolos. El segundo componente está influido principalmente por la anchura de los foliolos (Cuadro 3) e indica que la anchura de los foliolos es independiente del tamaño de la hoja. El gráfico de dispersión muestra que las especies que se traslapan más ampliamente son *Zamia acuminata* y *Z. pseudomonticola*, seguidas por *Z. fairchildiana* y *Z. pseudomonticola*. En este caso se incluyen los datos de *Z. gomeziana* y *Z. obliqua* sólo con fines comparativos (Fig. 1). La prueba de Shapiro-Wilk indica que tanto el primer componente ($W=$

0,990; $P= 0,551$) como el segundo ($W= 0,990$; $P= 0,497$) se ajustan a la distribución normal. La prueba de Bartlett revela que las varianzas del primer componente principal ($F= 2,112$; g.l.= 3; $P = 0,096$) y del segundo componente principal ($F= 0,5164$; g.l.= 3; $P= 0,671$) son homogéneas entre especies. Los resultados de la MANOVA indican que existen diferencias significativas entre las especies en ambos componentes (T Hotelling-Lawley $_{6, 234} = 53,899$; $P<0,001$). Sin embargo, estas diferencias no son uniformes. La especie que diverge más del resto, respecto a las características analizadas, es *Zamia fairchildiana* (Fig. 2.); en cambio, *Z. acuminata* y *Z. neurophyllidia* no manifiestan diferencias significativas entre sí. No obstante, estas dos especies se diferencian fácilmente entre sí, debido a la textura de los foliolos y a características de las estructuras reproductivas (que no fueron consideradas en este análisis).

Discusión

Los promedios del número de pares de foliolos por hoja, la longitud del raquis y la proporción de la longitud por la anchura de los foliolos difieren entre las especies, mientras que los promedios de la longitud del pecíolo y del ángulo de inserción horizontal de los foliolos son muy similares entre las especies analizadas. Todas las especies que se estudiaron habitan en ambientes lumínicamente similares, ya que se trata de sotobosques de bosques húmedos y muchas de las características foliares de las plantas dependen de las condiciones lumínicas del hábitat, aunque estas características difieren en distintos grados unas de otras (Esau 1977). La eficiencia fotosintética debe maximizarse en ambientes de sotobosque bajo dosel denso; en estas condiciones las características relacionadas con el área foliar son sumamente importantes, ya que pueden llegar a alterar esa eficiencia (Álvarez-Clare & Ávalos 2007). Las Cycadales representan un grupo muy conservador desde el punto de vista estructural, tanto en la actualidad como en el pasado geológico (Jones 2002). Han colonizado ecosistemas con diversos grados de luminosidad, que van desde sabanas y semidesiertos hasta sotobosques de bosques tropicales,

aunque no se ha relacionado la morfometría de las especies con el ambiente en que éstas habitan (Norstog & Nicholls 1998).

Zamia es el género con mayor diversidad morfológica y ecológica del orden (Stevenson 2001). Esta variación, como ocurre con otros grupos de plantas, pudo surgir en respuesta a los cambios morfológicos y ecológicos del hábitat (Valladares & Niinemets 2007), debidos a los cambios climáticos y geográficos en la región neotropical durante el Cenozoico, ya que desde el Paleógeno *Zamia* tenía una distribución muy amplia en Norte y Sudamérica (Jones 2002). En Costa Rica todas las especies habitan en sotobosques de bosques húmedos; este ambiente es restrictivo lumínicamente y las presiones selectivas sobre la estructura y fisiología de las hojas son fuertes, debido a que estos órganos deben ser muy eficientes en luminosidades bajas, provocadas por la sombra de otras plantas y por las hojas de la misma planta (Valladares & Niinemets 2007). Estas fuertes presiones selectivas podrían reducir el ámbito de variación de algunas características medidas en este estudio (Ridley 2004); por ejemplo, el ángulo de inserción horizontal de los foliolos y la longitud del pecíolo, para disminuir el autosombreo, lo que explicaría en parte por qué estas características varían poco, aun entre especies diferentes. Otros grupos de plantas con arquitecturas similares, que habitan los mismos ambientes, como las palmas, muestran eficiencias de intercepción lumínica elevadas, cercanas incluso al 90% (Álvarez-Clare & Ávalos 2007). La arquitectura tiene efecto en la eficiencia lumínica de las plantas, por lo que las especies y hasta los géneros diferentes tienen arquitecturas similares para lograr mayor eficiencia (Chazdon 1985). Aunque no se han realizado estudios sobre eficiencia de intercepción lumínica en especies de *Zamia* de sotobosque, se espera que tal eficiencia sea similar a la de las palmas, debido a su hábitat y morfología externa, por lo que ambos grupos de plantas podrían estar afectados por presiones selectivas similares (Norstog & Nicholls 1998).

Características con variaciones mayores entre las especies y, por tanto, de mayor potencial para su uso en taxonomía, podrían ser resultado de presiones selectivas menores o indicar que existen varias vías alternativas para llegar a la misma solución (Ridley 2004). Por ejemplo, una hoja con menos foliolos pero éstos más anchos puede tener un área efectiva similar a la de una hoja con más foliolos, pero más estrechos; esto se observa en otros grupos de

plantas, desde palmas a leguminosas, en los que a mayor número de foliolos, menor tamaño tienen éstos. En estas circunstancias no conviene tener un gran número de foliolos que, además, sean muy anchos, debido a que las láminas se traslaparían, lo que haría menos eficiente la captación de energía solar (Esau 1977). Las diferencias en las características con mayores ámbitos de variación entre las especies fueron más pronunciadas entre *Zamia fairchildiana* y las demás especies, como mostró la prueba de MANOVA. Esa especie tiene más foliolos y el raquis más largo (estas variables forman parte del primer componente principal). El raquis más largo y el mayor número de foliolos se consideran características primitivas en el género (Jones 2002).

La MANOVA también aporta datos interesantes respecto a otras diferencias entre las especies. A simple vista, incluso para botánicos experimentados, *Zamia fairchildiana* y *Z. pseudomonticola* son dos especies muy similares vegetativamente, aunque morfométricamente tienen diferencias significativas que habían sido pasadas por alto por otros investigadores (Norstog & Nicholls 1998, Jones 2002). Estas diferencias en las proporciones foliares se suman a las observadas en los estróbilos femeninos y en detalles de la forma de los foliolos. Al manifestarse en caracteres vegetativos, se pueden medir en cualquier planta madura, aun en estado estéril. En el otro extremo del espectro se encuentran *Zamia acuminata* y *Z. neurophyllidia*; aunque se pueden diferenciar fácilmente a simple vista resultaron muy similares según las características empleadas en el análisis realizado en este trabajo. Aún así, ambas especies muestran diferencias notables y conspicuas, como la forma de los foliolos y el color, la forma y el tamaño de los estróbilos y sus pedúnculos (Stevenson 1993). Este tipo de resultados refleja la importancia de no conformarse con una sola metodología para resolver problemas taxonómicos en Cycadales; toda información puede ser valiosa para resolver tales problemas (Walters *et al.* 2004).

El aspecto similar entre *Zamia acuminata*, *Z. fairchildiana* y *Z. pseudomonticola* ha sido una de las principales razones por las que un gran número de ejemplares en los herbarios visitados están mal identificados también en el campo existen ejemplares difíciles de asignar a una especie u otra si se emplean únicamente características vegetativas para diferenciarlos

(Jones 2002, Merello 2004). Sin embargo, el análisis empleado en el presente estudio demuestra que estas especies se pueden diferenciar empleando mediciones sencillas de algunas estructuras foliares. Eventos que podrían ser responsables de la divergencia de esas tres especies de *Zamia* incluyen la formación de la Fila Costeña y la elevación de las estribaciones de la cordillera de Talamanca durante el Pleistoceno (Denyer y Kussmaul 2000), así como la fluctuación en las temperaturas y precipitaciones, durante los períodos glaciales e interglaciales del Cuaternario (Haffer 1969, Colinvaux *et al.* 1996). Estos eventos son relativamente recientes en la escala de tiempo geológico; además, la proximidad de la distribución geográfica de esas tres especies sugiere un ancestro común relativamente reciente, tal como sucede con otros géneros de Cycadales: por ej., *Ceratozamia* (Vovides *et al.* 2004), *Cycas* (Hill 1996, 2004) y *Encephalartos* (Vorster 2004), en los que las especies afines de un grupo comparten la misma área general, pero se distribuyen alopátricamente en esa área. Los cambios en el hábitat y el aislamiento entre las poblaciones, aun en períodos de tiempo relativamente cortos, de pocas decenas de miles de años, pudieron provocar las diferencias observadas en la morfometría de las especies estudiadas, como ha ocurrido con *Ceratozamia* en el sur de México, donde especies de un mismo grupo o complejo, separadas geográficamente solamente por algunas decenas de kilómetros, muestran diferencias notables en la arquitectura de las hojas (Pérez-Farrera *et al.* 2004).

Zamia neurophyllidia es una especie restringida a la vertiente caribe, mientras que las demás especies se encuentran en las regiones húmedas de la vertiente pacífica del centro y sur de Costa Rica y en el suroeste de Panamá. La elevación de la cordillera de Talamanca, hace 3,5 millones de años, antecede al Cuaternario (Denyer & Kussmaul 2000); todavía en la actualidad sigue siendo la principal barrera en la dispersión de especies entre ambas vertientes. Durante la mayor parte del Cuaternario, como indican el registro fósil y el palinológico, las condiciones más frescas y secas en el Neotrópico también afectaron a Costa Rica (Alvarado 1994). Durante los períodos más secos las especies de bosques húmedos pudieron haber permanecido aisladas en refugios relativamente pequeños (Haffer 1969). Se ha sugerido que en Costa Rica existieron dos refugios húmedos principales durante los períodos más secos: uno en el noreste de la vertiente del Caribe y otro en la zona del Golfo Dulce y la Península de Osa (Stiles & Skutch

1989). Esto se ajusta a los modelos de especiación propuestos para la mayoría de especies de Cycadales, que sugieren que la alopatría y el aislamiento geográfico son las principales razones de divergencia evolutiva entre las poblaciones (Walters *et al.* 2004). Aunque no existe registro fósil de *Zamia* en Costa Rica, esta hipótesis se ajusta a los patrones de distribución actual de las especies. Es probable que la forma ancestral de las tres especies de la vertiente del Pacífico se refugiara en el Golfo Dulce u otras regiones muy húmedas de la vertiente pacífica, mientras que *Z. neurophyllidia* o su ancestro, lo hiciera en el noreste de la vertiente caribeña durante los períodos secos. La similitud morfométrica de esta especie con *Z. acuminata* puede ser producto de convergencia evolutiva (ambas especies son las que desarrollan menos foliolos entre las cuatro especies estudiadas). No obstante, las diferencias cualitativas entre estas especies (la forma y textura de los foliolos, así como las diferencias en los estróbilos), no consideradas en este análisis morfométrico, son muy evidentes; por eso no pueden ser ignoradas y, por el contrario, son de gran importancia taxonómica (Caputo *et al.* 2004).

Para este estudio no fue posible obtener suficientes datos de estructuras reproductivas, debido a su rareza en condiciones naturales, pero sería recomendable que investigadores futuros consideraran ese tipo de información, debido a su importancia taxonómica. En trabajos sobre ecología y hábitat de estas especies se podrían considerar otras variables, como el área foliar efectiva, debido a la importancia que tiene en plantas de sotobosque. Aunque *Zamia* exhibe una arquitectura similar a la de muchas palmas, también tiene particularidades raramente vistas o ausentes en palmas, como su lento crecimiento, que pueden tener implicaciones ecológicas muy importantes en su hábitat (Norstog & Nicholls 1998). Los datos morfométricos pueden complementarse con información sobre filogenia, biogeografía y ecología, ya que, como señalan Walters *et al.* (2004), en última instancia la taxonomía debe ser una ciencia integradora.

Literatura citada

- Alvarado, G.E. 1994. Historia natural antigua: los intercambios biológicos interamericanos. Editorial Tecnológica. Cartago, Costa Rica. 233 p.
- Álvarez-Clare, S. & Avalos, G. 2007. Light interception efficiency of the understory palm *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* under deep shade conditions. *Ecotropica* 13: 1-8.
- Caputo, P., Cozzolino, S., Gaudio, L., Moretti A. & Stevenson, D.W. 1996. Karyology and phylogeny of some Mesoamerican species of *Zamia* (Zamiaceae). *Amer. J. Bot.* 83: 1513-1520.
- Caputo, P., Cozzolino, S., De Luca, P., Moretti, A. & Stevenson, D.W. 2004. Molecular phylogeny of *Zamia*. *In: Walters, T. & Osborne, R. (eds). Cycad Classification: Concepts and Recommendations.* CABI Publishing, Oxford. p. 149-158.
- Chazdon, R.L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *Amer. J. Bot.* 72: 1493-1502.
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Moreno, J.E., Miller, M.C. & Bush, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.
- De la Sota, E.R. 1973. La taxonomía y la revolución de las ciencias biológicas. 2ª. ed. Panamerican Union. Washington D.C. 86p.
- Denyer, P. & Kussmaul, S. (eds.). 2000. Geología de Costa Rica. Editorial Tecnológica. Cartago, Costa Rica. 513 p.
- Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2ª. ed. John Wiley and Sons. New York. 550 p.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Hill, K.D. 1996. A taxonomic revision of the genus *Cycas* (Cycadaceae) in Australia. *Telopea* 7: 1-64.
- Hill, K.D. 2004. Character evolution, species recognition and classification concepts in the Cycadaceae. *In: Walters, T. & Osborne, R. (eds.). Cycad classification: concepts and recommendations.* CABI publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 23-44.
- Jones, D.L. 2002. *Cycads of the World.* Smithsonian Institution Press. Washington D.C. 456 p.

- Lindström, A. 2004. Morphological characters useful in determining species boundaries in *Cycas* (Cycadaceae). *In*: Walters, T. & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 45-55.
- Merello, M. 2004. *Zamiaceae*. *In*: Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. & Zamora, N. (eds.). *Manual de Plantas de Costa Rica. Vol. II. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 92: 14-16.
- Norstog, K. & Nicholls, J.T. 1998. *The Biology of the Cycads*. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, New York. 363 p.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., Hernández-Sandoval, L., González, D. & Martínez, M. 2004. A morphometric analysis of the *Ceratozamia norstogii* complex (*Zamiaceae*). *In*: Walters, T & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 127-136.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge. 520 p.
- Ridley, M. 2004. *Evolution*. 3^a. ed. Blackwell Science. Malden, Massachusetts. 792 p.
- SAS Institute. 2009. JMP 8.0.1. Cary, Carolina del Norte.
- Stevenson, D.W. 1993. The *Zamiaceae* in Panama with comments on phytogeography and species relationships. *Brittonia* 45: 1-16.
- Stevenson, D.W. 2001. Orden *Cycadales*. *In*: Bernal, R. & Forero, E. (eds.). *Flora de Colombia* 21: 1-92.
- Stevenson, D.W & Sabato, S. 1986. Typification of names in *Zamia* L. and *Aulacophyllum* Regel (*Zamiaceae*). *Taxon* 35: 134-144.
- Stiles, F.G. & Skutch, A.F. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, New York. 656 p.
- Valladares, F & Niinemets, U. 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance. *In*: Pugnaire, F.I. & Valladares, F. (eds.). *Functional plant ecology*. CRC Press, Boca Ratón, Florida. p. 101-149.

- Vorster, P. 2004. Classification concepts in *Encephalartos* (Zamiaceae). *In*: Walters, T. & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI Publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 69-83.
- Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M.A., González D. & Avendaño, S. 2004. Relationships and phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). *In*: Walters, T & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI Publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 109-125.
- Walters, T., Osborne, R. & Decker, D. 2004. 'We Hold these Truths....'. *In*: Walters, T. & Osborne, R. (eds.). *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI Publishing. Wallingford, Reino Unido. p. 1-11.

Cuadro 1. Sitios silvestres de recolecta de especímenes de *Zamia*, Costa Rica.

Localidades de recolecta y elevaciones aproximadas de recolecta	Cantón	Provincia	Zona de vida dominante
Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, 850-1000 m	San Ramón	Alajuela	Premontano lluvioso Tropical muy húmedo
Reserva Biológica La Tirimbina, 100-150 m	Sarapiquí	Heredia	Tropical muy húmedo
Quebrada González, 500-700 m	Pococí	Limón	Tropical muy húmedo
La Perla, 200-300 m	Guácimo	Limón	Tropical muy húmedo
Baltimore, 70-100 m	Matina	Limón	Tropical muy húmedo
Bribri, 80-120 m	Talamanca	Limón	Tropical húmedo
Parque Nacional Carara, 50-100 m	Aguirre	Puntarenas	Tropical húmedo
La Leona, 20-100 m	Golfito	Puntarenas	Tropical muy húmedo
Refugio de Vida Silvestre Golfito, 150-200 m	Golfito	Puntarenas	Tropical muy húmedo
Reserva Biológica Las Cruces, 1100-1300 m	San Vito	Puntarenas	Premontano lluvioso Premontano muy húmedo
Mercedes Sur, 600-800 m	Puriscal	San José	Premontano muy húmedo
Mastatal 250-400 m	Puriscal	San José	Premontano muy húmedo

Cuadro 2. Valores promedio de las variables medidas por especie (con la respectiva desviación estándar entre paréntesis). Diversas localidades y fechas. *Zamia gomeziana* y *Z. obliqua* tienen un solo dato en cada variable ya que provienen de un solo ejemplar de herbario.

Especie	<i>Z. acuminata</i>	<i>Z. fairchildiana</i>	<i>Z. gomeziana</i>	<i>Z. neurophyllidia</i>	<i>Z. obliqua</i>	<i>Z. pseudomonticola</i>
Longitud de la hoja	102,75 (±23,52)	155,53 (±33,87)	105,70	131,29 (±135,50)	100,00	130,27 (±25,55)
Número de pares de foliolos	12,34 (±2,57)	20,78 (±5,92)	13,00	8,19 (±2,25)	7,00	15,94 (±4,29)
Longitud del pecíolo	52,82 (±16,14)	58,70 (±15,64)	34,50	57,05 (±13,69)	65,20	54,28 (±12,88)
Longitud del raquis	51,31 (±14,99)	96,84 (±21,52)	71,20	57,34 (±24,91)	34,80	75,56 (±18,69)
Proporción raquis : pecíolo	1,03 (±0,49)	1,80 (±0,63)	2,06	1,02 (±0,47)	0,53	1,46 (±0,44)
Longitud de foliolos medios	23,12 (±3,15)	26,91 (±3,90)	35,10	25,61 (±3,76)	17,25	21,98 (±2,88)
Anchura de foliolos medios	3,82 (±0,74)	3,89 (±0,81)	3,60	7,83 (±4,05)	5,05	4,22 (±0,73)
Proporción longitud: anchura de foliolos	6,25 (±1,32)	7,15 (±1,60)	9,86	3,51 (±0,56)	3,42	5,36 (±1,13)
Ángulo de inserción horizontal foliolos	66,58 (±11,08)	64,03 (±10,26)	65,00	65,70 (±10,18)	65,00	75,14 (±14,64)

Cuadro 3. Coeficientes de los eigenvectores del análisis de componentes principales para siete variables morfológicas analizadas en cuatro especies de *Zamia* nativas de Costa Rica. En negrita aparecen las variables que explican la mayor variación en cada componente.

Variable	Componente principal 1	Componente principal 2
% de variación acumulado	42,493%	67,664%
Longitud de hoja	0,54671	0,18113
Número de pares de foliolos	0,48677	-0,38429
Longitud del pecíolo	0,23824	0,47964
Longitud del raquis	0,54784	-0,02489
Longitud de foliolos medios	0,23318	0,43662
Anchura de foliolos medios	-0,20248	0,62209
Ángulo de inserción horizontal foliolos	-0,10911	-0,10586

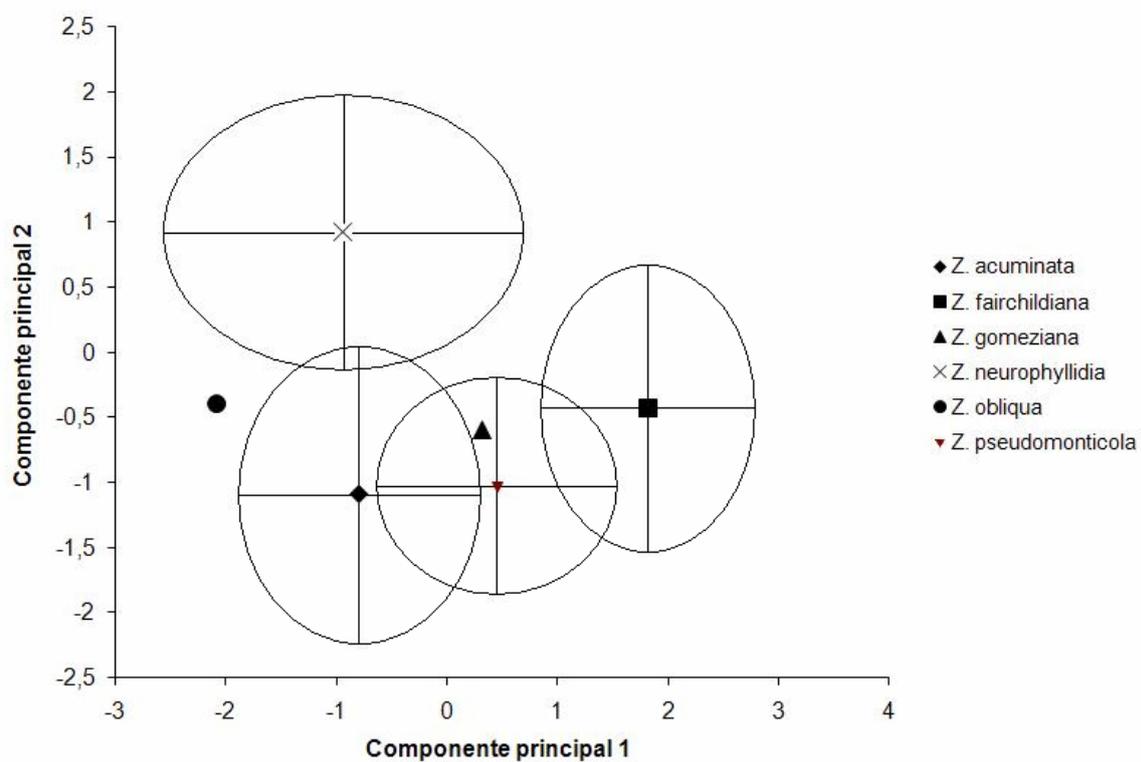


Fig.1. Dispersión de los promedios del componente principal 1 contra el componente principal 2, por especie. Las barras de error son las desviaciones estándar. Las líneas curvas representan el intervalo de confianza de 95%.

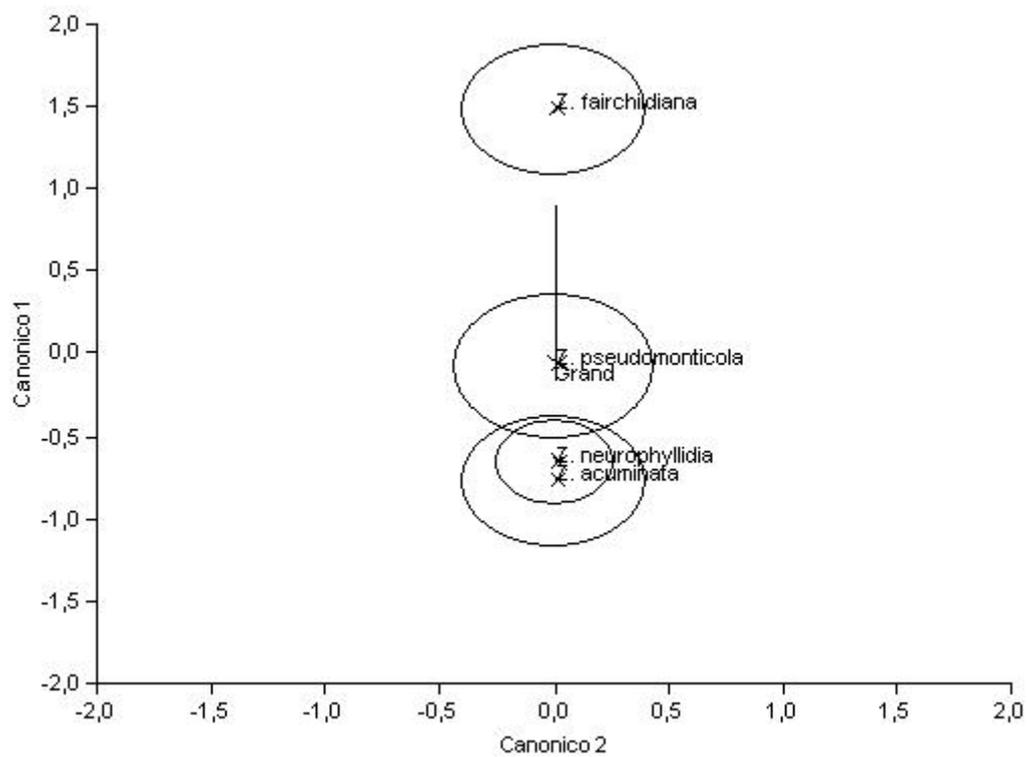


Fig. 2. Centroides canónicos de la prueba MANOVA. Las líneas curvas delimitan el área del intervalo del 95% de confianza. La línea recta representa el eje de los componentes principales.