

HERBIVORÍA EN UNA GIMNOSPERMA ENDÉMICA DE COLOMBIA, *ZAMIA ENCEPHALARTOIDES* (ZAMIACEAE) POR PARTE DE *EUMAEUS* (LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE)

por

Favio González¹

Resumen

González, F.: Herbivoría en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae) por parte de *Eumaeus* (Lepidoptera: Lycaenidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **28** (107): 233-243, 2004. ISSN: 0370-3908.

Zamia encephalartoides (Zamiaceae), endémica de un enclave andino seco en Colombia, es conocida a partir de pocas poblaciones en áreas intervenidas y geológicamente inestables, por lo cual está en riesgo de extinción. Se documenta por primera vez en Colombia la herbivoría de la mariposa *Eumaeus* cf. *minijas* Huebn. (Lycaenidae) en esta planta. Hay alta frecuencia de juveniles en hojas y conos tanto poliníferos como ovulíferos; la mariposa emplea hojas, esporofilos y semillas como sitios de oviposición, como alimento en los estados larvarios y como sustrato para las crisálidas. Las posturas constan de numerosos huevos. Las orugas son aposemáticas, gregarias y se alimentan exclusivamente de esta planta, por lo cual deben haber desarrollado tolerancia y mecanismos de asimilación de los compuestos tóxicos de *Zamia*. En cámara de cría, el ciclo de huevo a emergencia del imago duró ca. 50 días. El alto número de hojas producidas por estación hace poco probable que ocurra daño significativo o riesgo inminente por efecto de herbivoría en *Z. encephalartoides*. No se observó daño extremo a la planta por herbivoría, excepto en tres conos ovulíferos. No obstante, el reducido número de poblaciones y de individuos de esta planta puede disminuir aún más debido a factores relacionados con el sistema de polinización y con la sobreexplotación no técnica e indiscriminada de sus semillas. Por su parte, existe riesgo para la mariposa debido al uso de insecticidas en el área y al deterioro del hábitat local.

Palabras clave: Cycadales, *Eumaeus*, herbivoría, Lepidoptera, Lycaenidae, *Zamia encephalartoides*, Zamiaceae.

¹ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A.A. 7495, Bogotá, fagonzalezg@unal.edu.co

Abstract

Zamia encephalartoides (Zamiaceae), a threatened, endemic species from a dry, andean location of Colombia, is known from a few populations located in disturbed, geologically unstable slopes. The first report of herbivory by the butterfly *Eumaeus* cf. *minijas* Huebn. (Lycaenidae) on this plant is here documented. A high frequency of juvenile stages on leaves and male and female cones was detected; the butterfly uses leaves, sporophylls and seeds of this plant for laying their eggs, for food of their caterpillars and for mechanical support for their pupae. Eggs are laid in groups. Caterpillars are aposematic and gregarious and feed exclusively on this plant, which indicates that they have acquired tolerance and mechanisms to sequester the toxic metabolites present in *Zamia*. Under artificial conditions, life cycle from egg to imago emergence spans 50 days. It is unlikely that damage due to herbivory severely affects survival of *Z. encephalartoides*, as this plant produces many leaves on each growing season. Strong damage was not observed, except in three female cones. Factors affecting the pollination system and the over-exploitation of seeds can further decrease the low number of populations and individuals of this plant. As for the butterfly, survival is threatened due to the continuous use of insecticides and habitat destruction in the area.

Key words: Cycadales, *Eumaeus*, herbivory, Lepidoptera, Lycaenidae, *Zamia encephalartoides*, Zamiaceae.

Introducción

Existen plantas cuya historia es muy antigua y, por lo tanto, representan relictos evolutivos comparables a los dinosaurios. Hace unos 65 millones de años, los dinosaurios desaparecieron del planeta, al igual que gran parte de la flora dominante. No obstante, gimnospermas del orden Cycadales, el único no extinto de la clase Cycadopsida, han sobrevivido por lo menos desde ese entonces, por lo cual son consideradas “fósiles vivientes”. Las primeras evidencias fósiles de Cycadales datan del Carbonífero, específicamente del Pensilvaniano superior (Stewart & Rothwell, 1993; Taylor & Taylor, 1993; Norstog & Nicholls, 1997). Las Cycadales están actualmente distribuidas en los trópicos y subtropicos de América, África, Asia y Australia, y parecen ser el grupo más basal de gimnospermas actuales y, por ende, de espermatófitas.

El orden Cycadales consta de tres familias: Cycadaceae, con el único género *Cycas*, ampliamente distribuido en S Japón, Archipiélago Malayo, SE Asia, Filipinas, Indonesia, Nueva Guinea, N Australia, India, Sri Lanka, Madagascar y posiblemente la costa oriental de África; Stangeriaceae, con los géneros *Bowenia*, de N. Australia, y *Stangeria*, de Sur África; y Zamiaceae, con los géneros *Ceratozamia*, de México, Guatemala y Belice, *Chigua*, de NW Colombia, *Dioon*, de México y Honduras, *Encephalartos*, de África, *Lepidozamia*, de Australia, *Macrozamia*, de Australia, *Microcycas*, de W Cuba, y *Zamia*, ampliamente distribuido en América, desde S Estados Unidos hasta Brasil, Bolivia y N Chile (Norstog & Nicholls, 1997).

Las Zamiaceae constan de aproximadamente 180 especies. En nuestro país se encuentran por lo menos 18, siete de ellas endémicas. Aunque en la flora nativa de Colombia solo está representada dicha familia, se han introducido al país por lo menos dos especies ornamentales de Cycadaceae. Las Zamiaceae se distinguen de las Cycadaceae por los foliolos carentes de vena central (aunque en *Chigua* se forma una vena aparentemente central por anastomosis de venas laterales) pero con venas laterales, el ápice de los microsporofilos agudo o peltado, y la formación de conos femeninos por agrupación de numerosos megasporofilos y semillas; en Cycadaceae los foliolos presentan una vena media prominente, carecen de venas laterales, el ápice de los microsporofilos es acuminado, y los óvulos se originan en la margen de megasporofilos laminares que no forman conos femeninos.

Las Zamiaceae son dioicas, y sus individuos varían en tamaño, según la especie, desde plantas acaules hasta árboles de varios metros de altura. En *Zamia* se produce una serie anual de hojas, la cual puede contener de 1-30 o más hojas, según la especie (cf. p. ej. Clark *et al.*, 1992; Robertse & Claassen, 1995); en algunas especies, en particular aquellas con tallo subterráneo, el crecimiento es muy lento y producen una sola hoja por año. El follaje de estas plantas está formado por una roseta de hojas, dispuestas hacia los extremos del tronco, el cual puede ser único o dividido. Las estructuras reproductivas (tanto los microsporangios como los megasporangios) se organizan en conos o estróbilos, algunos de los cuales pueden alcanzar hasta 80 cm largo y 15 kg de peso. Las semillas son numerosas, rojas, anaranjadas o blanco-amarillentas (Figs. 1, 3D).

La importancia de las Zamiaceae radica en varios aspectos. Desde el punto de vista evolutivo, se caracterizan por una larga historia y por caracteres genotípicos y fenotípicos distintivos dentro de las plantas con semilla, como p. ej. la vernación circinada y los gametos masculinos móviles. Desde el punto de vista biológico y ecológico, en su mayoría son plantas cuyas estrategias reproductivas son poco conocidas; muchas Zamiaceae, incluidas las dos especies de *Chigua* y varias de las especies colombianas de *Zamia*, son conocidas únicamente a partir de una o unas pocas colecciones, y han sido observadas en campo en muy contadas ocasiones, por lo cual la información es bastante escasa. Desde el punto de vista de la botánica económica, es de mencionar la importancia de estas plantas como fuente de alimento en varios países del mundo, a pesar de que poseen compuestos extremadamente tóxicos (Sacks, 1996). En la región del Pacífico colombiano, las semillas de algunas especies de *Zamia* (comúnmente conocidas como "chigua") son usadas en alimentación humana.

Muchas especies de Zamiaceae están amenazadas o en peligro extremo de extinción, lo cual ha llevado a su inclusión en las listas de la convención CITES (Norstog & Nicholls, 1997; Osborne *et al.*, 1999; Stevenson, 2001; World Conservation Monitoring Centre, 1996). No pocas especies de *Zamia* han sido sometidas a explotación ilegal e indiscriminada por parte de comerciantes y colectores privados, lo cual ha puesto en peligro la supervivencia de muchas de ellas, especialmente de las endémicas y de las que poseen mayor valor en el mercado internacional de plantas exóticas; a esto se suma el bajo número de individuos y a la distribución reducida de muchas de éstas. Otros factores que ponen en peligro a las especies de Zamiaceae son la destrucción del hábitat donde crecen y la extinción local de sus posibles insectos polinizadores. La entomofilia es por lo general asociada a plantas con flores (Crepet, 1979), pero las Zamiaceae son excepcionales en este sentido, ya que aunque carecen de flores, la polinización parece ocurrir por acción de coleópteros (Fawcett & Norstog, 1993; Norstog *et al.*, 1986; Norstog & Nicholls, 1997; Tang, 1987a, b, 1993). Este factor es crítico en plantas dioicas, tales como las Zamiaceae, debido a que el polen debe desplazarse del individuo polínifero al ovulífero, que con frecuencia se hallan separados por distancias considerables. Se ha planteado que estos insectos polinizadores han coevolucionado con la especificidad en la relación de ciertos coleópteros con plantas del orden Cycadales (Crowson, 1991; Oberprieler, 1995a, b) y con la tolerancia que han desarrollado estos insectos a los com-

puestos tóxicos de estas plantas (Sacks, 1996; Schneider *et al.*, 1999).

Colombia es el país en el cual las Zamiaceae alcanzan su mayor diversificación morfológica (Sabato, 1990). Dos géneros de esta familia son nativos de la flora de Colombia: *Chigua*, con dos especies, es endémico de nuestro país. *Zamia*, el género del orden Cycadales con la mayor diversidad morfológica, cariológica y ecológica (Sabato, 1990; Norstog & Nicholls, 1997), consta de cerca de 55 especies principalmente concentradas en el Neotrópico. Se distribuyen desde los 30° N y 18° S en Georgia y La Florida (Estados Unidos), México, Centro América, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Norstog, 1990). Las especies de *Zamia* crecen por lo general en bosques primarios no perturbados, a elevaciones que van desde el nivel del mar hasta los 2700 m; muchas son endémicas y crecen en áreas restringidas. En Colombia se conocen 17 especies de *Zamia*, ocho de las cuales son endémicas: *Z. amplifolia* Masters, *Z. disodon* D. Stev. & Sábato, *Z. encephalartoides* D. Stev., *Z. hymenophyllidia* D. Stev., *Z. melanorrhachis* D. Stev., *Z. montana* A. Br., *Z. wallisii* A. Br. y *Z. oligodonta* Calderón-Sáenz & D.W. Stevenson (Calderón-Sáenz & D.W. Stevenson, 2003).

Los enclaves subxerofíticos interandinos en Colombia han sido poco estudiados en cuanto a los componentes bióticos y ecológicos. Se cree que las condiciones secas en estos enclaves han limitado o reducido la biodiversidad. Esta aproximación, bastante cuestionable, ignora la presencia de elementos endémicos importantes en la historia de la vegetación de tales áreas. La especie estudiada en este trabajo, *Zamia encephalartoides*, es propia de uno de dichos enclaves, y es una de las pocas plantas que pueden crecer en las condiciones secas y cálidas predominantes en esta región; por su gran porte (hasta de 2 m alto) y abundante follaje, esta especie aporta una considerable cantidad de cobertura vegetal y de biomasa. No obstante, corre alto riesgo de extinción, ya que es endémica, el número de poblaciones y de individuos es bajo, se extraen sus semillas indiscriminadamente, y crece en una zona bastante restringida, frágil y expuesta a una influencia antrópica continua por la expansión de cultivos y cría de ganado.

Este trabajo presenta los resultados obtenidos del estudio de *Zamia encephalartoides* y la herbivoría en ésta por parte de la mariposa *Eumaeus* cf. *minijas* Huebn. El presente trabajo es el primer registro documentado de dicha relación en Colombia, y pretende evaluar la herbivoría en relación a la conservación de esta especie de *Zamia* endémica de Colombia.

Materiales y métodos

Inicialmente, se censaron las poblaciones de *Zamia encephalartoides* existentes. En un periodo de dos años, se efectuaron cinco etapas de muestreo a fin de establecer la fenología de la planta y las observaciones pertinentes. El ciclo del vida del lepidóptero hallado fue realizado en parte *in situ* (oviposición, eclosión, primeros estados larvarios, localización de las crisálidas y comportamiento y dieta del adulto); el resto del ciclo larvario fue seguido en condiciones cámara de cría en la Universidad Nacional de Colombia. La identificación preliminar del género fue efectuada con base en **Norstog & Nicholls** (1997) y la identificación de la especie como *Eumaeus* cf. *minijas* fue efectuada por G. Lamas (Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú). Los ejemplares testigo del presente estudio son: *Z. encephalartoides* ♂ (*F. González et al.* 3580, 4002); *Z. encephalartoides* ♀ (*J. L. Fernández-Alonso et al.* 19536; *F. González* 3581); *Eumaeus* cf. *minijas* (*F. González*, Z-001, Z-002, Z-003, Z-004 y Z-005). Estas colecciones se depositaron en la Universidad Nacional de Colombia y en el Instituto Alexander von Humboldt.

Resultados y discusión

***Zamia encephalartoides* (Figs. 1-3).** Planta arborescente con troncos hasta de 2 m alto y 25 cm diám. y ápices de crecimiento protegidos por una serie de catafilos de base cuneada y ápice acuminado, hasta de 5 cm de largo y 2 cm de ancho. Las hojas son compuestas (Figs. 2 A, B, 3 C) hasta de 1 m largo; el pecíolo es inerte (Figs. 2 A, C, D, 3 A) y llega a medir de 15-25 cm de largo; el raquis es inerte y sostiene de 20-40 pares de foliolos (Fig. 2 A, B); los foliolos son imbricados, sésiles, lanceolados, cada uno hasta de 20-35 cm de largo y 1-3 cm de ancho, con base cuneada, ápice agudo y margen entera y revoluta, fuertemente coriáceos y no surcados (Figs. 2 A, B, 3 H). Los conos poliníferos son cilíndricos, 20-30 cm de largo, 3-5 cm de diámetro, con un pedúnculo 5-8 cm de largo, blanco-amarillentos cuando jóvenes (Fig. 2 D) y amarillo dorado a marrón claro al madurar (Fig. 2 A); los microsporofilos poseen una región basal interna fértil, alrededor de la cual se forman numerosos microsporangios, y una región distal expuesta, estéril, formada por seis caras fuertemente inclinadas, las cuales rodean un área central ligeramente cóncava. Los conos ovulíferos son cilíndricos a ovoide-cilíndricos, 25-40 cm de largo, 10-15 cm de diámetro, de color marrón claro cuando jóvenes (Fig. 2 B), verde oscuro al madurar (Fig. 1); los macrosporofilos son numerosos, peltados, y cada uno sostiene dos semillas. Las semillas son blancas

a blanco-amarillentas (Fig. 1) y llegan a medir de 3-4 cm de largo y 1.5-2 cm de diámetro.

La especie es endémica del área de estudio y crece en matorrales secos, en zonas rocosas muy expuestas y pendientes. Durante el presente estudio fueron localizadas tres poblaciones, la más grande de las cuales consta de ca. 50 individuos adultos (algunos en estado reproductivo) y de plántulas; además, se detectaron cerca de 15 individuos aislados creciendo en áreas pendientes de difícil acceso. La especie forma parte del estrato arbustivo en comunidades vegetales donde también se encuentran especies de *Ayenia*, *Borreria*, *Condylidium*, *Cordia*, *Crotalaria*, *Croton*, *Euphorbia*, *Galinsoga*, *Jatropha*, *Lantana*, *Lippia*, *Opuntia*, *Piper*, *Simsia* y *Turnera*, en los estratos herbáceo y arbustivo; y especies de *Bursera*, *Cavanillesia*, *Cecropia*, *Gyrocarpus*, *Maclura*, *Ochroma*, *Pithecellobium*, *Prosopis*, *Randia*, *Stenocereus*, *Tephrosia*, *Thevetia* y *Zanthoxylum*, como elementos arbóreos de porte mediano a pequeño. Dos de las pocas epífitas crecen sobre *Zamia encephalartoides*: un musgo del género *Fabronia* (Fabroniaceae), que cubre gran parte de la superficie de los troncos de esta *Zamia*; y la orquídea *Brassavola nodosa* (L.) Lindley.

Zamia encephalartoides fue ilustrada por primera vez durante la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada, aunque su *status* taxonómico fue un enigma hasta hace unos pocos años (**Stevenson**, 2001). Dos de las iconografías en dicha obra, la número 18, a color (reproducida aquí en la Fig. 1), y la número 19, monocroma, representan un cono ovulífero y algunos detalles de la semilla y del embrión con su respectivo suspensor, siendo la primera ilustración conocida de embriones en Zamiaceae. Al momento de la publicación (**Díaz-Piedrahita**, 1985) las láminas fueron provisionalmente identificadas como *Z. cf. muricata* Willd. No obstante, las ilustraciones detallan con extraordinaria precisión las características del cono ovulífero y de las semillas, y el color blanco-amarillento distintivo de las semillas de esta especie, lo cual permiten asignar dichas ilustraciones con toda certeza a *Z. encephalartoides*.

Fenología. Durante el presente trabajo se pudo establecer que un individuo adulto de *Zamia encephalartoides* puede desarrollar hasta 16 troncos. Esta característica no es común en las Zamiaceae y suele presentarse únicamente en especies arborescentes o arbustivas (**Stevenson**, 2001). A la vez, cada tronco puede formar su propia serie anual de aprox. 26-34 hojas y por lo menos un cono, lo cual sin duda, es una ventaja crucial para la supervivencia y propagación de esta planta. Con las observaciones de campo disponibles, se estima que las hojas pueden



Figura 1. *Zamia encephalartoides*. Iconografía de la Flora de la Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (Díaz-Piedrahita, 1985; reproducida con permiso).

permanecer funcionales por cerca de dos años o más, luego de lo cual los foliolos se desprenden mediante una zona de abscisión basal. Los conos poliníferos jóvenes son crasos y con poco tejido mecánico (Fig. 2 D) y se tornan escariosos al madurar (Fig. 2 A); la dehiscencia de los microsporangios es acrópeta y coincide con una fuerte emisión de olor y una separación de las hileras de los microsporofilos que expone el polen; este proceso dura 48-72 horas. Durante el presente trabajo la maduración de los conos poliníferos ocurrió una vez al año, hacia el segundo semestre del año (octubre-noviembre de 1996, agosto de 1999, octubre-noviembre de 2000 y noviembre de 2001). Los conos ovulíferos se producen y desarrollan a lo largo del año, pero su desarrollo es muy lento en comparación con los poliníferos; cuando jóvenes no emiten ningún olor particular, pero cuando los óvulos están receptivos, el cono abre por entre dos de las ca. 16 hileras de esporofilos a la vez, dejando expuestos los óvulos de dichas hileras por cierto tiempo, y simultáneamente hay emisión de olor; un cono ovulífero puede permanecer meses en etapa de desarrollo, al final de la cual puede producir aproximadamente 340-380 óvulos; por lo tanto,

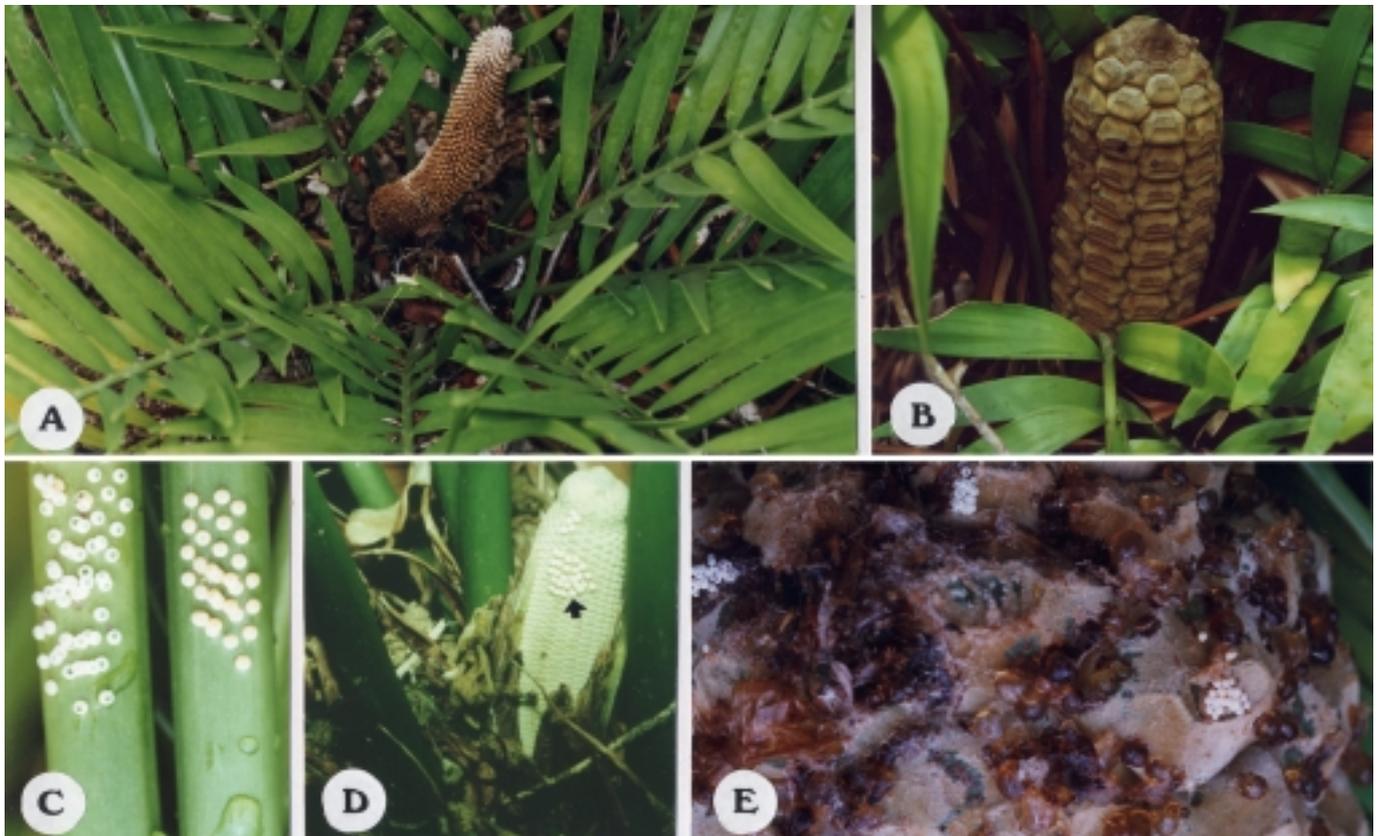


Figura 2. *Zamia encephalartoides*. **A.** Individuo ♂. **B.** Individuo ♀. **C.** Postura de *Eumaeus* cf. *minijas* en el peciolo de *Z. encephalartoides*. **D.** Postura de *E. cf. minijas* en un estróbilo polinífero joven. **E.** Postura de *E. cf. minijas* en un estróbilo ovulífero.

la disponibilidad de óvulos y semillas es más prolongada que la de polen, ya que dura gran parte del año. El desarrollo y crecimiento de las semillas hace que los esporofilos se separen y desprendan junto con las semillas; éstas se dispersan de manera pasiva, por lo cual comienzan a germinar usualmente cerca del cono madre.

Lepidóptero asociado a *Zamia encephalartoides* (Figs. 2-4). La especie asociada a *Zamia encephalartoides* pertenece a la familia Lycaenidae, subfamilia Theclinae, género *Eumaeus* y puede corresponder a *E. minijas* Hübner. Se observaron posturas en el peciolo (Figs. 2 C, 3 A) y el raquis (Fig. 3 B), así como en los conos poliníferos (Fig. 2 D) y ovulíferos (Fig. 2 E). Las posturas son gregarias y constan de 18-57 huevos, por lo cual se puede deducir que una sola hembra puede colocar este mismo número de huevos. Los huevos son semiesféricos, de color blanco-cremoso de ca. 0.6-0.8 mm de diámetro, con superficie densamente gemada (Fig. 3 A, B). Los huevos eclosionan de 5 a 9 días luego de la postura. Las orugas emergen a través de una apertura distal en el huevo (Figs. 2 C, E, 3 A, B). En primer estado, es amarillenta, mide ca. 1-1.5 mm largo y está recubierta de setas largas (hasta de 1 mm largo) densamente distribuidas (Fig. 3 B). Las orugas son gregarias desde sus primeros estados y consumen preferentemente los foliolos y el raquis de las hojas jóvenes (Fig. 3 C); sin embargo, también se observó que consumen la sarcotesta (Fig. 3 D) y los micro- y macroesporofilos jóvenes. A partir del final del primer estado, en el cual logran 4-5 mm, las orugas son de color rojo brillante con 7 líneas amarillas, una en la parte dorsal de cada segmento (Fig. 3 C, D) y presentan algunas setas negruzcas, las cuales llegan a medir hasta 1 mm largo. En último estado las orugas alcanzan una longitud de 2.3-3 cm. El período larvario en cámara de cría duró aproximadamente en total de 40-50 días, aunque pudo verse afectado por las condiciones artificiales, ya que en otras especies de *Eumaeus* dura únicamente 18 días (Bagget, 1982; Landolt, 1984; Rawson, 1961). Se detectó canibalismo en condiciones de cámara de cría, lo cual está reportado en literatura en campo en La Florida (Bagget, 1982; Landolt, 1984); este factor puede ser importante para la reducción del número viable de orugas. Al final del período larvario, las orugas se agrupan, cesan de alimentarse y de moverse, se adhieren al sustrato, se cubren parcialmente con seda e inician un período de pre-crisálida de 5-7 días (Fig. 3 E, F), luego del cual cambian a crisálida, en cuyo estado duran de 24-28 días. Las crisálidas son pardas o anaranjado-parduscas, con puntos negruzcos pequeños, y también poseen setas (Fig. 3 G, H). Las crisálidas se fijan al sustrato por la parte posterior (cremáster; Fig. 3 G, H). Las crisálidas son estriduladas, esto es, producen un sonido por frotación de

algunos de sus segmentos. Antes de la emergencia del imago, la cubierta de la crisálida se oscurece y se ensancha levemente. Los imagos emergieron al final de la tarde, lo cual contrasta con los reportes de *Eumaeus atala* en La Florida (Bagget, 1982; Landolt, 1984), cuyos imagos emergen durante las primeras horas del día. En cámara de cría los imagos sobrevivieron hasta 5 días.

Los imagos de *Eumaeus* cf. *minijas* son de tamaño medio; el macho es más pequeño que la hembra (Fig. 4). La cabeza y el tórax son negros. La envergadura alar llega a 5-5.6 cm en la hembra (Fig. 4 A, B) y 4.2-4.5 cm en el macho (Fig. 4 C, D). El patrón de coloración del macho y de la hembra de *Eumaeus* cf. *minijas* es similar. La superficie superior de las alas anteriores es negra en su mayor parte, con dos áreas de color verde iridiscente en la parte basal de cada ala en la hembra (Fig. 4 A), y negra a lo largo de las márgenes, con un área de color azul metálico en el área central en el macho (Fig. 4 C). La superficie superior de las alas posteriores es negra, con algunos tintes muy pequeños y poco definida de color verde iridiscente en la base, y una hilera de 4-5 marcas verde iridiscente de ca. 2-4 mm diámetro en la zona submarginal posterior en la hembra (Fig. 4 A), y negra con un área poco conspicua y poco definida de color azul iridiscente en la base, y una hilera de 6-7 marcas verde claras de ca. 1-3 mm diámetro en la zona submarginal posterior en el macho (Fig. 4 C). La superficie inferior en ambos sexos es negra en las alas anteriores, y negra con tres hileras de marcas (6-7 en la hembra, y 6-8 en el macho) verde iridiscente formando una serie de arcos concéntricos en la parte posterior de las alas posteriores (Fig. 4 B, D); estas marcas son de aproximadamente el mismo tamaño de las marcas en la superficie superior, aunque las del arco medio son más grandes que las de los arcos anterior y posterior; la superficie inferior de las alas posteriores adyacente al abdomen presenta un área anaranjada marginal de ca 3 x 2 mm (Fig. 4 B, D). Las márgenes de ambos pares de alas presentan un reborde ciliar blanco característico del género *Eumaeus* (Fig. 4), razón por la cual se les llama comúnmente "hairstreak butterflies". En ambos sexos el abdomen es negro en la superficie superior y anaranjado brillante en la inferior.

Eumaeus cf. *minijas* exhibe un vuelo errático y lento, a muy baja altura (cerca del suelo) y se posa generalmente sobre las hojas, con las alas cerradas. Sus fuentes de alimento en el área son *Cestrum alternifolium* (Jacq.) Schulz. (Solanaceae), *Chaptalia nutans* (L.) Polak. (Asteraceae), *Cnidioscolus tuberosus* (Muell. Arg.) John (Euphorbiaceae), *Cordia curassavica* (Jacq.) R. & S., (Boraginaceae), *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Lamiaceae), *Lantana*



Figura 3. Ciclo de vida de *Eumaeus cf. minijas*. **A.** Postura antes de eclosionar. **B.** Postura al momento de la eclosión. **C.** Orugas de tercer estado en el raquis de *Zamia encephalartoides*. **D.** Orugas de penúltimo estado alimentándose de la sarcotesta de *Z. encephalartoides*. **E.** *Eumaeus cf. minijas* en pre-crisálida, vista ventral. **F.** Pre-crisálida, detalle de la cabeza. **G.** Crisálidas en cámara de cría. **H.** Crisálidas, empleando como sustrato un foliolo de *Zamia encephalartoides*.



Figura 4. *Eumaeus* cf. *minijas*. A. Hembra, vista dorsal. B. Hembra, vista ventral. C. Macho, vista dorsal. D. Macho, vista ventral.

canescens HBK. (Verbenaceae), *Lippia origanoides* HBK. (Verbenaceae), *Melochia pyramidata* (HBK) Tr. & Pl. (Sterculiaceae), *Randia aculeata* L. (Rubiaceae), *Ruellia tuberosa* L. (Acanthaceae), y *Simsia fruticulosa* (Sprengel) S.F. Blake (Asteraceae), entre otras. El color y el comportamiento de *Eumaeus* son típicas de los insectos con defensas químicas: son gregarias y presentan coloración aposemática, ya que contrastan colores brillantes en todos los estados de su ciclo de vida como signo de advertencia; además, los imagos muestran vuelo lento y poca respuesta de vuelo cuando son perturbados. Se observó una gran cantidad de posturas y orugas de mariposas en los meses de febrero, abril y junio. La cantidad de estados juveniles de *Eumaeus* disminuye considerablemente en noviembre. Fueron observados imagos en marzo de 2000, y febrero, abril y junio, 2001.

Las plantas del orden Cycadales producen dos tipos específicos de metabolitos secundarios: los azoxyglicósidos (e.g. cicasina y macrozamina) concentrados principalmente en las hojas y caracterizados por un

aglicon-metilazometanol conocido como el MAM; y un amino-ácido no proteico llamado ácido alfa-amino-beta-metilaminopropionico o BMAA (Norstog & Nicholls, 1997; Schneider *et al.* 1999). Estos compuestos, en particular la cicasina, son bastante citotóxicos especialmente en mamíferos. Dichos metabolitos afectan principalmente el hígado y el sistema nervioso. Parece que el BMAA es una poderosa neurotoxina en mamíferos que puede causar esclerosis amiotrófica lateral, una lesión neurológica en humanos que produce síntomas de parkinsonismo (Sacks, 1996). Dicha patología se ha detectado en poblaciones que consumen semillas o almidón extraído de los troncos de Cycadales y que no han sido debidamente procesados para consumo humano. De hecho, una de las primeras intoxicaciones debidas a esta causa que se han documentado afectó a los marineros del capitán Cook. Aún, se cree que el polen al ser liberado al ambiente puede ser tóxico para humanos (Norstog & Nicholls, 1997).

Las larvas de *Eumaeus* han desarrollado la capacidad de acumular y/o detoxificar este compuesto en sus tejidos

(Rothschild *et al.*, 1986). La cicasina es retenida también por las pupas y por los imagos, lo cual hace que esta mariposa sea tóxica para predadores durante todos los estados de su ciclo de vida (Rothschild, 1992). En los imagos, se ha detectado la acumulación de cicasina en el cuerpo, (con una mayor concentración en las alas), los huevos y el espermátforo (Bowers & Larin, 1989; Schneider *et al.*, 1999). La acumulación de cicasina y macrozamina a partir de Cycadales no es, sin embargo, exclusiva en *Eumaeus*, ya que se presenta también en polillas geométridas en Sur África (Donaldson, 1991, Donaldson & De Wet Bösenberg, 1995 a, b; Donaldson *et al.*, 1995). También se han detectado rastros de cicasina en los coleópteros asociados a estas plantas, aunque no se sabe si éstos son capaces de acumular dicho compuesto en sus tejidos (Schneider *et al.*, 1999).

El presente es el primer registro documentado y detallado de la relación *Eumaeus-Zamia* en Colombia. Dicha relación de herbivoría ha sido estudiada en especies de Norte- y Centro América y México (Landolt, 1984; Norstog & Nicholls, 1997). Por ejemplo, las orugas de *Eumaeus atala* (Poey) Röber, conocida comúnmente como “atala”, “atala hairstreak” o “coontie hairstreak”, usa como planta hospedera exclusivamente a especies de *Zamia* (e. g. *Z. integrifolia* L. fil.). Durante el presente trabajo no se observó la presencia de orugas de *Eumaeus* cf. *minijas* en ninguna otra planta de la vegetación aledaña, lo cual corrobora la relación de exclusividad entre *Eumaeus* y *Zamiaceae*. Desde el punto de vista coevolutivo, esta relación no parece responder a un evento de cladogénesis paralela; por el contrario, la notable antigüedad de las Cycadales con respecto a los lepidópteros (los cuales datan de no antes del Cretáceo inferior; cf. p. ej. Crepet & Friis, 1987; Grimaldi, 1999) sugiere fuertemente que esta relación es de colonización posterior de *Eumaeus* hacia *Zamiaceae*, y que por lo tanto, no es un factor causal en la diversificación inicial de las *Zamiaceae*.

Conservación

La relación de oviposición y herbivoría obligadas de esta mariposa con *Zamia*, y el elevado número (hasta de 30) de orugas por individuo en *Z. encephalartoides* pueden afectar el número de algunas hojas por individuo, pero muy rara vez afecta las estructuras reproductivas de esta planta. La alta tasa de producción anual de hojas en *Z. encephalartoides* (26-34 hojas por tronco por año), la gran cantidad de tejido vegetativo por hoja, y el consumo alternativo de tejidos blandos de los conos y de las semillas por parte de las orugas de *Eumaeus* cf. *minijas* son factores que amortiguan el daño causado por herbivoría,

por lo cual no se afecta de forma significativa la supervivencia, regeneración o reproducción de la población de esta planta en condiciones naturales. Bajo estas mismas condiciones, la gran cantidad de biomasa producida por esta planta es capaz de sostener las poblaciones locales de la mariposa. Existen reportes de que esta mariposa puede ser una plaga en especies cultivadas de *Zamia* en La Florida (cf. Landolt, 1984).

Muchas especies del orden Cycadales son consideradas en peligro de extinción y por lo tanto han sido incluidas en los listados de CITES. En cuanto a las especies colombianas, las dos especies de *Chigua* se encuentran en el Apéndice I de CITES y las de *Zamia* en el Apéndice II. Los factores inminentes de riesgo para las poblaciones de *Zamia encephalartoides* son la destrucción de su hábitat, la sobreexplotación no técnica e indiscriminada de sus semillas para obtención de plantas ornamentales *ex situ* (un factor de riesgo para muchas especies de *Zamiaceae* en Colombia) y la reducción o extinción de su posible polinizador *Pharaxonotha*, debido al uso indiscriminado de insecticidas en los cultivos aledaños. Durante el presente trabajo se detectó la asociación con coleópteros de una especie de *Pharaxonotha*, que puede ser el vector de polen en *Z. encephalartoides* (estas observaciones se presentarán en un artículo aparte).

Se observó que existe una limitación mecánica y por espacio físico para que todas las semillas viables de un cono individual logren desarrollarse y alcanzar el estado adulto. Esto se hace aún más drástico, ya que las semillas no poseen ningún mecanismo de dispersión a grandes distancias, lo cual dificulta el establecimiento de adultos en áreas diferentes a los alrededores de la planta madre. Los individuos aislados observados quizás se han dispersado por rodamiento de las semillas en lugares con bastante pendiente. En vista de lo anterior, existe una producción mayor de semillas viables que aquella que puede sobrevivir. Esto hace de *Zamia encephalartoides* un caso excelente para que se pueda explotar técnicamente como planta ornamental, estableciendo viveros locales para propagar técnicamente la especie a partir de plántulas viables en sus primeros estados de desarrollo que no podrán sobrevivir *in situ* por falta de espacio físico y sustrato necesario. De esta forma no se diezman las poblaciones silvestres y se puede ofrecer a los habitantes locales una forma de aprovechar racionalmente esta planta en el mercado de plantas ornamentales.

Como factores menores de riesgo para *Z. encephalartoides* se encuentran las infestaciones esporádicas por cóccidos en el follaje de algunos individuos, y la granivoría por parte de insectos del orden Thysanoptera,

los cuales minan la cubierta de la semilla. A lo anterior se suma la inestabilidad del terreno y el daño mecánico de los troncos por pastoreo.

Por todo lo anterior, se recomienda no coleccionar más esta especie, ya que colecciones reiteradas de la misma población pueden provocar un daño severo; además, en caso necesario, si se detecta una reducción de polinizadores de *Z. encephalartoides* debido a las altas concentraciones de insecticidas en las áreas aledañas, se debe recurrir a la polinización artificial a fin de asegurar la viabilidad de esta especie de *Zamia*.

Con respecto a *Eumaeus*, hasta el momento no se disponen de estudios en la sistemática y el estado actual de conservación de las especies de este género en Colombia, aunque se puede inferir que la diversificación y conservación de las especies o poblaciones locales de esta mariposa son directamente proporcionales a la diversificación y grado de conservación de las especies nativas de *Zamia* en nuestro país. Esta es una razón más para recomendar urgentemente la preservación de los hábitat naturales y de las poblaciones de las 16 especies de *Zamia* nativas de Colombia, algunas de las cuales se encuentran en estado inminente de extinción (Stevenson, 2001). En cuanto a la especie de *Eumaeus* aquí estudiada, existe un riesgo inminente para la conservación de esta mariposa si las poblaciones locales de *Z. encephalartoides* se ven afectadas.

Se ha documentado que *E. atala* estuvo a punto de extinguirse en Estados Unidos debido a la reducción drástica de su especie hospedera por destrucción de hábitat y sobreexplotación como planta ornamental (Baggett, 1982). Esta mariposa no fue vista ni colectada en La Florida entre 1937 y 1959 (Rawson, 1961), pero se ha recuperado debido a que su hábitat nativo ha sido preservado y recuperado, y a que su planta hospedera ha sido reintroducida en la zona. No obstante, *E. atala* subsp. *florida* sigue siendo considerada en peligro de extinción en el estado de La Florida (Estados Unidos; New, 1993), bajo el rango T3 de The Nature Conservancy, lo cual significa que es una especie muy rara y localizada en su areal total de distribución, o hallada localmente en un número de entre 21 y 100 individuos, y que está en peligro en todo su areal de distribución.

Agradecimientos

A la Academia de Ciencias del Tercer Mundo por la financiación parcial del presente trabajo. Al Instituto Alexander von Humboldt, institución que aprobó y financió parcialmente el presente proyecto dentro de la convo-

catoria del Programa Becas para la Conservación de Especies de Fauna y Flora en Peligro de Extinción, año 2000; agradezco particularmente el interés y la colaboración recibida de A. M. Franco y L. M. Renjifo. Al Dr. G. Lamas por confirmar la identificación de *Eumaeus*. En la Universidad Nacional de Colombia, agradezco la colaboración de M. A. Bello, J. L. Fernández, A. Galindo, J. Hernández, O. Vargas, K. Vergara, por su colaboración durante la fase de campo; M. A. Bello también realizó importantes comentarios en el manuscrito. S. González colaboró en la toma de fotografías. Agradezco muy especialmente a los pobladores de la región, por toda su colaboración.

Bibliografía

- Baggett, H.D. 1982. Florida atala. In R. Franz (ed.), Rare and Endangered Biota of Florida. Vol. 6. Invertebrates. University Press of Florida. Gainesville, Florida, USA. Pp. 75-77.
- Bowers, M.D. & Z. Larin. 1989. Acquired chemical defense in the lycaenid butterfly, *Eumaeus atala*. J. Chem. Ecol. 15: 133-146.
- Calderón-Sáenz, E. & D.W. Stevenson. 2003. Una nueva especie de *Zamia* L. (Zamiaceae) de los Andes de Colombia y clave actualizada para las especies del género en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27 (105): 485-490.
- Clark, D.B., D.A. Clark & M.H. Grayum. 1992. Leaf demography of a neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri* (Zamiaceae). Amer. J. Bot. 79: 28-33.
- Crepet, W. 1979. Insect pollination: a paleontological perspective. Bioscience 29: 102-108.
- _____ & E.M. Friis. 1987. The evolution of insect pollination in angiosperms. In E.M. Friis, W. Chaloner & P.R. Crane (eds.), The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences. Cambridge University Press, Cambridge, USA. Pp. 181-201.
- Crowson, R.H. 1991. The relations of coleoptera to Cycadales. In M. Zunino, X. Beltes & M. Blas (eds.) Advances in Coleopterology. AEC. Barcelona, España. Pp. 13-28.
- Díaz-Piedrahita, S. 1985. Cicadáceas. Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada 3: 23-25, t. 18-20.
- Donaldson, J.S. 1991. Adaptation to the host plant and the evolution of host relationship in cycad weevils (Coleoptera: Brentidae). Ph.D. Thesis, U. Cape Town, South Africa.
- _____ & J. De Wet Bösenberg. 1995a. Duration of developmental stages of the male gametophyte in the interval between pollination and release of spermatozooids in *Encephalartos altensteinii*. In P. Vorster (ed.), Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. The Cycad Society of South Africa, Stellenbosch, South Africa. Pp. 415-422.
- _____ & J. De Wet Bösenberg. 1995b. Life history and host range of the leopard magpie moth, *Zerenopsis leopardina* Felder (Lepidoptera: Geometridae). Afric. Entomol. 3: 103-110.

- , **I. Nänni & J. De Wet Bösenberg**. 1995. The role of insects in the pollination of *Encephalartos cycadifolius*. In **P. Vorster** (ed.), Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. The Cycad Society of South Africa, Stellenbosch, South Africa. Pp. 423-434.
- Fawcett, P. & K. Norstog**. 1993. *Zamia pumila* in South Florida: a preliminary report on its pollinators *R. slossoni*, a snout weevil and *P. zamiae*, a clavicorn beetle. In **D.W. Stevenson & K.J. Norstog** (eds.), Proceedings of the Second International Conference on Cycad Biology. Palm and Cycad Societies of Australia, Milton, Queensland, Australia. Pp. 109-120.
- Grimaldi, D.** 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 373-406.
- Landolt, P.J.** 1984. The Florida atala butterfly, *Eumaeus atala florida* Rueber (Lepidoptera: Lycaenidae) in Dade County, Florida. *Florida Entomologist* 67: 570-571.
- New, T. R.** (ed.) 1993. Conservation biology of Lycaenidae (Butterflies). Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission No. 8. IUCN, The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Norstog, K.J.** 1990. Studies of cycads reproduction at Fairchild Tropical Garden. *Mem. New York Bot. Gard.* 57: 63-81.
- & **T. Nicholls**. 1997. *The Biology of the Cycads*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- , **D.W. Stevenson & K.J. Niklas**. 1986. The role of beetles in the pollination of *Zamia furfuracea* L. fil. (Zamiaceae). *Biotropica* 18: 300-306.
- Oberprieler, R.G.** 1995a. The weevils (Coleoptera:Curculionoidea) associated with cycads 1. Classification, relationships, and biology. In **P. Vorster** (ed.), Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. The Cycad Society of South Africa, Stellenbosch, South Africa. Pp. 295-324.
- . 1995b. The weevils (Coleoptera: Curculionoidea) associated with cycads 2. Host specificity and implications for cycad taxonomy. In **P. Vorster** (ed.), Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. The Cycad Society of South Africa, Stellenbosch, South Africa. Pp. 335-365.
- Osborne, R., D.W. Stevenson, & K.D. Hill**. 1999. The world list of cycads. In **C. J. Chen** (ed.), *Biology and Conservation of Cycads*. Proceedings of the Fourth International Conference on Cycad Biology. Panzhihua, China. International Academic Publishers, Beijing, China. Pp. 224-239.
- Rawson, G. W.** 1961. The recent rediscovery of *Eumaeus atala* (Lycaenidae) in Southern Florida. *J. Lepid. Soc.* 15: 237-244.
- Robbertse, P.J. & M.I. Claassen**. 1995. Vegetative and reproductive cycles of some *Encephalartos* species in Pretoria gardens. In **P. Vorster** (ed.), Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. The Cycad Society of South Africa, Stellenbosch, South Africa. Pp. 295-324.
- Rothschild, M.** 1992. Egg protection by the atala hairstreak butterfly (*Eumaeus atala florida*). *Phytochemistry* 31: 1959-1960.
- , **Nash, R.J., & E. A. Bell**. 1986. Cycasin in the endangered butterfly *Eumaeus atala florida*. *Phytochemistry* 25: 1853-1854.
- Sabato, S.** 1990. West Indian and South American cycads. *Mem. New York Bot. Gard.* 57: 173-185.
- Sacks, O.** 1996. *The Island of the Colorblind*. Macmillan, London, U. K.
- Schneider, D., K. Fiedler, B. Kornmaier, P. Lounibos, M. Wink, F. Sporer, A. Tei & J. Ziesmann**. 1999. Cycads - Palmferns - and their insects (herbivores and pollinators). Abstract No. 1. Esito VI (European Symposium for Insect Taste and Olfaction). <http://www.esito-symp.org/talks.html>.
- Stevenson, D.W.** 2001. Cycadales. *Flora de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 90 pp.
- Stewart, W.N. & G.W. Rothwell**. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Second edition. Cambridge University Press. Cambridge, USA.
- Tang, W.** 1987a. Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). *Amer. J. Bot.* 74: 90-99.
- . 1987b. Heat production in cycad cones. *Bot. Gaz.* 148: 165-174.
- . 1993. Heat and odour production in cycad cones and their role in insect pollination. In **D.W. Stevenson & K.J. Norstog** (eds.), Proceedings of the Second International Conference on Cycad Biology. Palm and Cycad Societies of Australia, Milton, Queensland, Australia. Pp. 140-147.
- Taylor, T. N. & E. L. Taylor**. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- World Conservation Monitoring Centre**. 1996. Checklist of CITES species. Cites Secretariat and World Conservation Monitoring Centre, Genève, Switzerland & Cambridge, U. K. 400 pp.