

SUBCLASE CYCADIDAE

Esta subclase comprende un único orden Cycadales y actualmente se reconocen 3 familias.

1. Características

Los representantes de este grupo son plantas leñosas, con tallos no ramificados. Los tallos pueden ser parcial o totalmente subterráneos o emergentes, en algunos casos presentan estípites altos (Ej. **Microcycas colocoloma**, de Cuba, hasta 18 m. alt.). En muchas especies las hojas son unipinnadas y forman una corona de hojas en el ápice del tallo, dando el aspecto de helechos arbóreos o palmeras. Las hojas de **Stangeria** son similares a la de los helechos, mientras que las hojas de **Bowenia** son bipinnadas. Las raíces presentan geotropismo negativo, las principales son gruesas y carnosas, a menudo tuberosas. Todas las especies tienen raíces coraloideas que se asocian simbióticamente con cianobacterias fijadoras de nitrógeno (ej. *Anabaena cicadea*), muchas especies también forman micorrizas arbusculares vesiculares (Jones 1993; Brundrett 2008). Otra característica única de las cicadales es que poseen el meristema apical más largo entre las plantas vasculares, de hasta más de 3 mm.

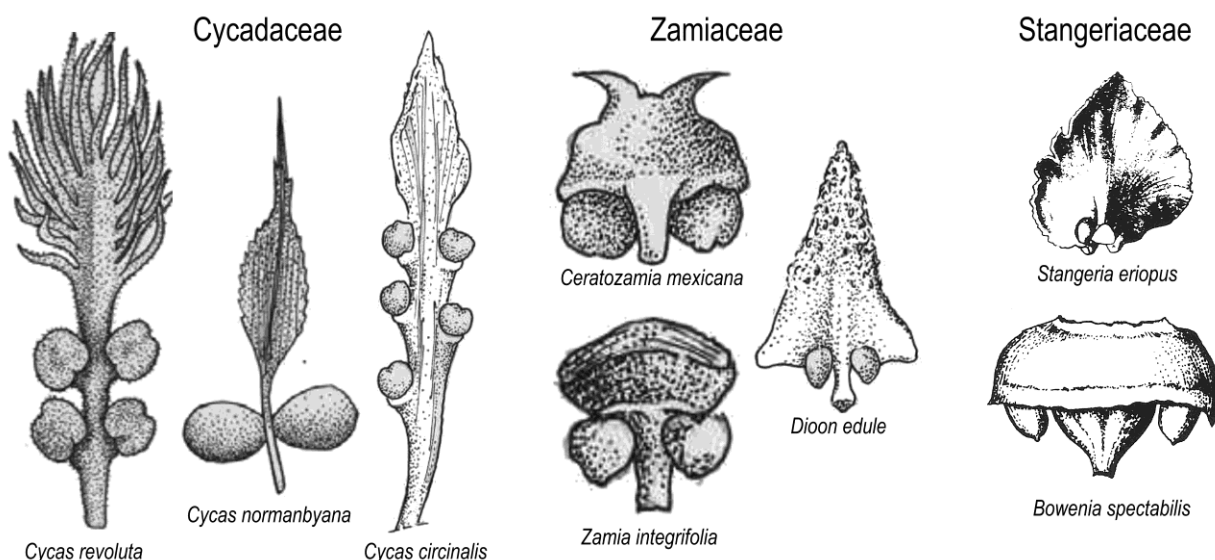
Los órdenes Cycadales y Ginkgoales son las únicas entre las plantas con semillas que poseen células espermáticas móviles (Jones 1993).

Estructuras reproductivas: son plantas **dioicas**. En todos los géneros, con excepción de *Cycas* ambos tipos de estróbilos son estructuras como **conos compactos** con crecimiento definido, en algunos géneros son axilares y laterales. **Estróbilos microsporangios:** con numerosos microsporofilos peltados o escamosos que llevan microsporangios en su superficie inferior o abaxial. El número de microsporangios por esporofilo varía entre 1000 hasta un número reducido en pseudosoros.

Estructuras megasporangiadas: la mayoría de los géneros presentan conos o estróbilos con megasporofilos que varían en tamaño y forma. En muchos casos su forma tiene valor sistemático en la caracterización de géneros y especies. En **Zamia**, **Microcycas** y **Ceratozamia** los megasporofilos son peltados, cada uno lleva dos óvulos. En el género **Cycas** sin embargo, los óvulos se disponen sobre un megasporofilo que no forma estróbilos. En **Cycas revoluta**, el megasporofilo es pinnatífido (estructuras parecidas a hojas divididas) y lleva 6-8 óvulos lateralmente ubicados.

Los óvulos y los conos megasporangiados de las **Cycadidae** son grandes comparados con los de las otras Gimnospermas.

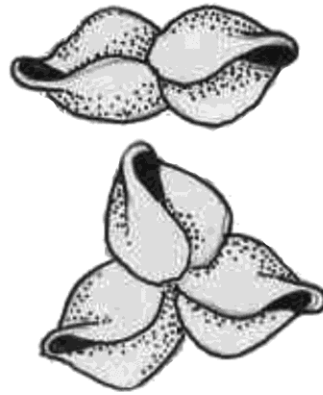
Variación de Megasporofilos



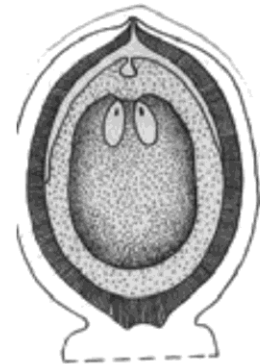
Estructuras reproductivas



Microsporofilo

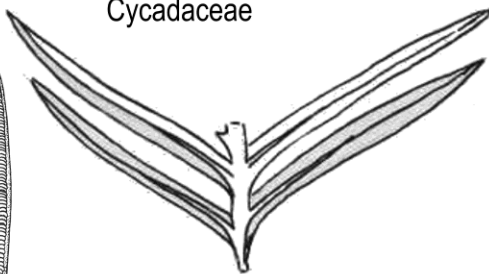
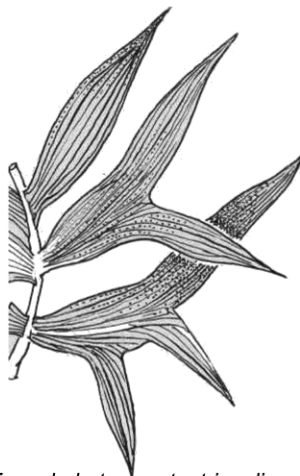
Detalle del
microsporofilo

Microsporangios

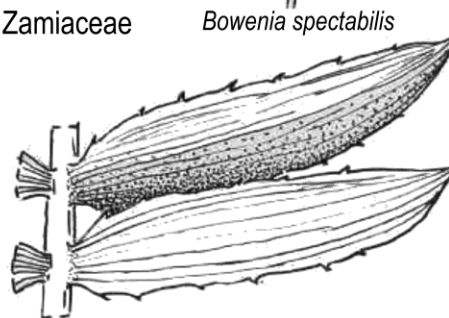
Corte longitudinal del
óvulo

Variación del tipo de hojas

Cycadaceae

*Cycas media**Cycas sp.* Primordio
foliar circinado*Encephalartos septentrionalis*

Zamiaceae

*Encephalartos horridus*

Stangeriaceae

*Bowenia spectabilis**Stangeria eriopus*

2. Polinización: generalmente anemófila. El polen llega a la cámara polínica por la retracción de la gota polinizante o néctar cuya formación es un fenómeno cíclico y cesa definitivamente cuando se efectúa la polinización. La misma ocurre cuando el gametófito está en estado nuclear libre. El intervalo entre polinización y fertilización es de 5 meses.

Muchas plantas de este grupo son polinizadas por insectos (siendo los polinizadores en todos los casos miembros de familias de insectos relativamente primitivas). Las pocas especies que fueron estudiadas

son polinizadas por una o dos especies de insectos, típicamente Coleópteros, pero también existen casos de polinización por medio del género más primitivo conocido de abejas: *Trigona*. Generalmente los polinizadores se aparean y oviponen en los conos megasporangiados; esto sugiere que la polinización por insectos es anterior a las Angiospermas y data del Pérmico. La polinización en *Encephalartos* la efectúan algunos insectos, principalmente coleópteros.

En *Macrozamia lucida* la polinización se lleva a cabo por unos insectos denominados trips (*Cycadothrips chadwicki*). La planta utiliza un sistema doble, de calor y olor, para atraer a los insectos polinizadores. Así, la planta se calienta y emite un olor tóxico para expulsar a los insectos de los conos masculinos y usa un olor más agradable para atraer a los mismos polinizadores hacia los conos femeninos (Siegel, 2007).

3. Distribución y hábitat: de acuerdo a recientes estudios paleobotánicos, las cícadas se originaron en Pangea durante el pérmico temprano y alcanzaron su mayor abundancia y diversidad durante el jurásico, luego sufrieron una brusca caída en el período cretácico durante la radiación de las angiospermas. Su edad como grupo ha sido estimada en 280 millones de años, el período de máximo desarrollo coincide con la edad de los dinosaurios gigantes, cuyas hojas comían los herbívoros. Hoy en día están restringidas a áreas tropicales y subtropicales del nuevo y viejo mundo. Actualmente se reconocen **3** familias, **10** géneros bien definidos y **130** especies. Las familias Cycadaceae y Stangeriaceae se distribuyen exclusivamente en el viejo mundo. Sin embargo la familia Zamiaceae se distribuye en el veijo y nuevo mundo. En América habitan cinco géneros, ***Microcycas*** (endémica de Cuba), ***Ceratozamia*** y ***Dioon*** (endémicas de México), ***Zamia*** (endémica del sur de Florida) y ***Chigua***, de Colombia.

4. Representantes de las Cycadidae

FAMILIA	GÉNEROS	DISTRIBUCIÓN
Stangeriaceae	1. <i>Bowenia</i> (2sp)	Australia
	2. <i>Stangeria</i>	África
Cycadaceae	1. <i>Cycas</i> (20 sp)	Asia, Australia, Madag., Malasia, Polinesia
Zamiaceae	1. <i>Zamia</i> (40 sp)	EE.UU., México hasta Bolivia y Brasil
	2. <i>Lepidozamia</i> (2sp)	Australia
	3. <i>Macrozamia</i> (14 sp)	Australia
	4. <i>Encephalartos</i> (35 sp)	África
	5. <i>Dioon</i> (10 sp)	América (de México a Honduras)
	6. <i>Ceratozamia</i> (10 sp)	América (México a Belice)
	7. <i>Chigua</i> (2 sp)	Colombia
	8. <i>Microcycas</i> (1sp)	Cuba

Observación: Las bases de datos actuales on line como www.conifers.org, the cycad pages, o virtual cycad encyclopedia reconocen a estas tres familias. Sin embargo Christenhusz et al. 2011, reconocen sólo 2 familias **Cycadaceae** y **Zamiaceae**, en esta última ubican a los representantes de la familia Stangeriaceae.

5. Importancia: Algunas partes de estas plantas pueden ser tóxicas, aunque muchas culturas han aprendido como lidiar con este problema (*Dioon edule* ocasiona pérdidas de reses en algunas partes de México). Las semillas de los géneros ***Cycas*** (en el sureste Asiático), ***Dioon*** (México) ***Encephalartos*** (África) y ***Macrozamia*** (Australia) son utilizadas como fuente de alimento. Del tallo se obtiene almidón

(llamado sago por los nativos), el cual se ha extraído con fines comerciales en Florida. Los tóxicos (tipos de glicósidos) que poseen los miembros de este grupo son de efecto acumulativo a lo largo de la vida del individuo, lo que causó numerosos intentos de erradicar a estas plantas de Australia. En Asia sin embargo los tóxicos de los ejemplares se utilizan para capturar peces.

Las hojas se utilizan como sustitutas de las hojas de palmas usualmente como ornamento. Muchas especies son ornamentales, siendo la más cultivada ***Cycas revoluta***.

6. Datos interesantes

Los conos de todos los miembros de la subclase Cycadidae (excepto ***Stangeria***) producen calor cuando expulsan polen o bien cuando se encuentran receptivos. La temperatura del cono puede exceder la temperatura ambiente entre 1°C a 17°C, lo que provoca la evaporación de aceites esenciales y podría promover la actividad de los polinizadores.

Las semillas son dispersadas por la gravedad o por el agua (teniendo éstas distintos mecanismos para flotar) pudiendo viajar grandes distancias a través del mar. Las especies que se encuentran dentro del continente poseen sarcotestas con colores brillantes y son dispersadas por animales.

Estas plantas están adaptadas a numerosas condiciones extremas; en general son resistentes al fuego, perdiendo las hojas durante la quema, y rebrotando inmediatamente después de esta. En el otro extremo, algunas pocas especies son capaces de resistir la escarcha.

7. Fijación de nitrógeno

Todas las especies dentro de esta subclase poseen raíces coraloides o neumatóforos, en las cuales se alojan en simbiosis algas verdeazuladas fijadoras de Nitrógeno. Las Cycadides proveen a las bacterias endosimbióticas carbono fijado a través de fotosíntesis, a cambio de nitrógeno fijado por estas últimas. El nitrógeno es un macronutriente esencial en la composición de proteínas y de ácidos nucleicos principalmente, es el elemento más abundante de la atmósfera terrestre, representando cerca del 78% de la misma. A pesar de ser un elemento tan abundante no puede ser captado por las plantas verdes, las cuales solo lo pueden absorber en forma de Nitrito, Nitrato o amonio. El trabajo de la cianobacteria es captar el Nitrógeno atmosférico y metabolizarlo a una forma en que las plantas sean capaces de absorber.

Los beneficios obtenidos por las Cycadidae son claros, pero aún se desconocen los beneficios que obtienen las cianobacterias. Las cianobacterias son organismos, por naturaleza, extremadamente autosuficientes: producen sus propios fotoasimilados vía fotosíntesis. Se piensa que las Cycadidae le brindarían recursos que las bacterias no pueden captar debido a la profundidad a la que se encuentran, así el alga verdeazulada tendría acceso a una cantidad mayor de nutrientes. Además, también estarían protegidas de la desecación y del pastoreo.

Las condiciones para el desarrollo de las raíces coraloides son pocas, básicamente abundante luz. Se comprobó que la luz estimula el crecimiento de raíces pre coraloides, a partir de la transformación de raíces laterales normales. Las raíces coraloides tienen apariencia de hinchadas, y están cubiertas por una secreción cremosa amarilla. Esta capa jugaría un importante papel en la mantención de un ambiente húmedo propicio para las bacterias. A medida que la contracción de la raíz precolaroide progresa, comienzan a desarrollar un comportamiento apogeotrópico, dirigiéndose hacia la superficie del suelo. Cerca de la superficie estas raíces se ramifican dicotómicamente.

En este ambiente se produce la colonización de las raíces por cianobacterias; luego de esta se producen una serie de cambios morfológicos/ anatómicos consecuencia de la especialización celular.

8. Clave para la diferenciación de las familias

1- Frondes simplemente pinnadas. Pinnas con una sola vena media. Megasporofilos sin formar estróbilos.

Cycadaceae

1- Frondes bipinnadas o simplemente pinnadas con infinitas venas laterales o longitudinales. Megasporofilos formando conos.

2- Pinnas con vena media y con infinitas venas paralelas o longitudinales. Variedad morfológica en esporofilos y tallos.

Zamiaceae

2'- En frondes simplemente pinnadas, las pinnas tienen una vena media definida e infinitas venas transversales, paralelas o divididas dicotómicamente. Esporofilos imbricados pero forman columnas verticales. Tallo subterráneo desnudo.

Stangeriaceae

9. Clave para la diferenciación de géneros (extraída de The Cycad Pages)

1 - Pinna con una nervadura central y sin venas secundarias. **Cycas**

1'- Pinna con venas múltiples

2 - Hojas bipinnadas. **Bowenia**

2'- Hojas unipinnadas

3 - Pinna con nerviación pinnada. **Stangeria**

3'- Pinna con nerviación paralela

4 -Pinna con articulación, esporofilos ubicados en espiral

5- Pinnas insertas en la mitad del raquis **Lepidozamia**

5'- Pinnas insertas cerca del nacimiento del raquis

6- Foliolo con callo basal presente, apicalmente los esporofilos presentan forma de espina aguda dirigida hacia arriba.

Macrozamia

6'- Foliolo con callo basal ausente, esporofilos sin ápice agudo dirigidos hacia arriba

7- Esporofilos con ápices aplanados y superpuestos.

Dioon

7'- Esporofilos con ápices truncados no superpuestos.

Encephalartos

4'- Foliolos con articulación ausente, esporofilos ubicados en filas verticales

8 - Foliolo con una vena media discernible. **Chigua**

8'- Foliolo sin vena media discernible

9 - Hojas apicalmente truncadas. **Microcycas**

9'- Hojas no truncadas apicalmente

10 - Esporofilos con dos cuernos. **Ceratozamia**

10'- Esporofilos con cuernos faltantes. **Zamia**

10. Ilustraciones

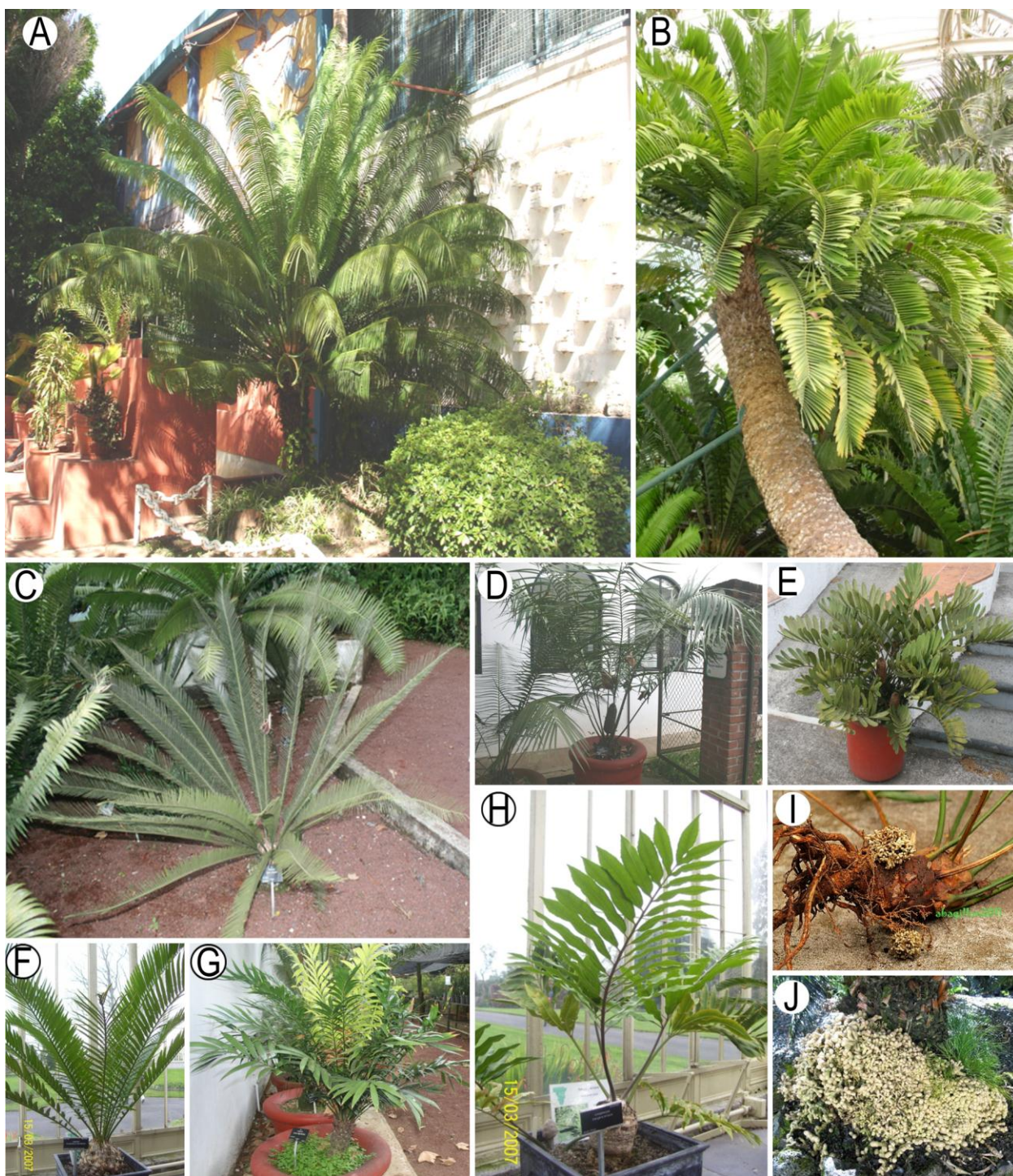


Fig. 1. Portes. A. *Cycadaceae*, *Cycas circinalis*; B-G. *Zamiaceae*, B. *Microcycas* sp., C. *Dioon purposil*, D. *Ceratozamia mexicana*, E. *Zamia furfuraceae*, F. *Encephalartos lebombensis*, G. *Zamia elegantissima*; H. *Stangeriaceae*, *Stangeria eriopus*. I-J. **Raíces coraloides**. Créditos fotográficos: A-H. E. Cabral; I. extraído de <http://abagillon.blogspot.com.ar/2011/07/foods-for-dinosaurs.html>; H. extraído de http://www.cycad.org/publications/illustrated_glossary.htm

Cycadaceae

1. Características

Las Cycas se reconocen por las pinnas las cuales poseen una **única vena media** y las venas secundarias son poco evidentes. El género *Cycas* es considerado el más primitivo dentro de la subclase Cycadidae.

Porte: tallo ovoide y subterráneo o bien delgado a ancho y emergente. Las bases foliares son persistentes y quedan fijas al tronco cuando las láminas abscionan.

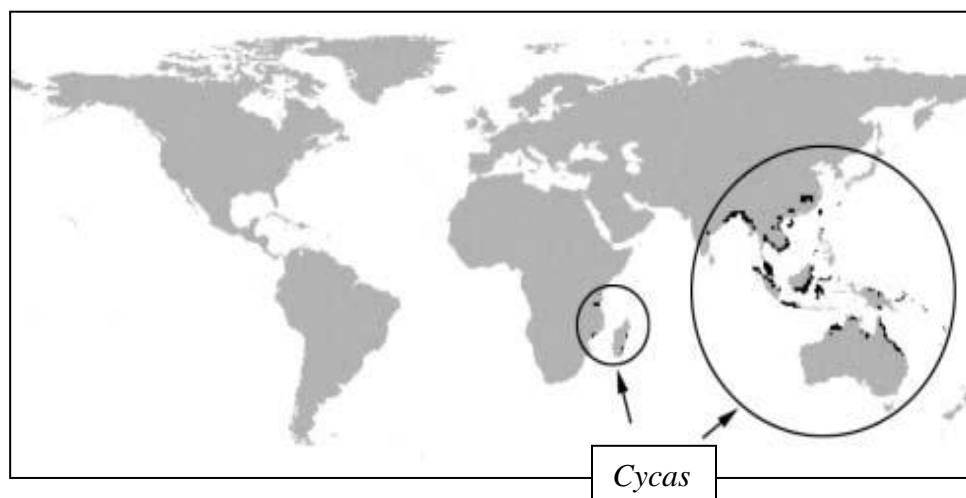
Hojas: los primordios foliares poseen las pinnas circinadas (no toda la lámina) con pelos persistentes o caedizos. Las hojas adultas son pinnadas con sección transversal en forma de V. Los catafilos son prominentes y alternos generalmente rígidos y puntiagudos con aspecto de escamas. Los peciolo están engrosados y presentan pelos en la base. Generalmente presentan espinas en dos series opuestas (producidas por reducción de pinnas). Pinnas con una marcada vena media, de forma acicular, lanceolada o falcada, en la mayoría de los casos con los bordes enteros aunque pueden presentar bordes serrulado en el tercio distal de la pinna. El raquis carece de callo basal.

Estructuras reproductivas: marcadamente disimiles en tamaño y forma. **Conos microsporiados:** los microsporofilos se disponen muy juntos formando una estructura compacta y cilíndrica. Cada microsporofilo porta numerosos sacos polínicos en su lado abaxial. Grano de polen monosulcado.

Estructura megasporangiada: los megasporofilos no se disponen formando un cono o estróbilo. Los esporofilos se encuentran insertos alrededor del ápice vegetativo del tallo, formando una corona. Los megasporofilo son peltados y su parte distal puede ser pinnatifido, pectinado, dentado o entero. Sobre cada megasporofilo se ubican de forma lateral los óvulos en número variable, generalmente entre 2 a 8, raramente son únicos.

2. Distribución y Ecología

Sudeste de Asia, el sur de China, Malasia, Australia tropical, Oceanía, Japón, África y Madagascar. Los hábitats varían ampliamente, desde las tierras bajas costeras y cercanas a las costas hasta colinas del interior del continente. Muchas especies crecen en los bosques, algunos en los pastizales, y muchos en pendientes rocosas y acantilados donde la vegetación es escasa. Algunos se encuentran en zonas donde son frecuentes incendios forestales. Las especies que crecen en las regiones áridas, son caducas durante la estación seca. Las que se encuentran en lugares costeros, poseen semillas con dispositivos flotadores lo que les ha dado una amplia distribución.



3. Ilustraciones

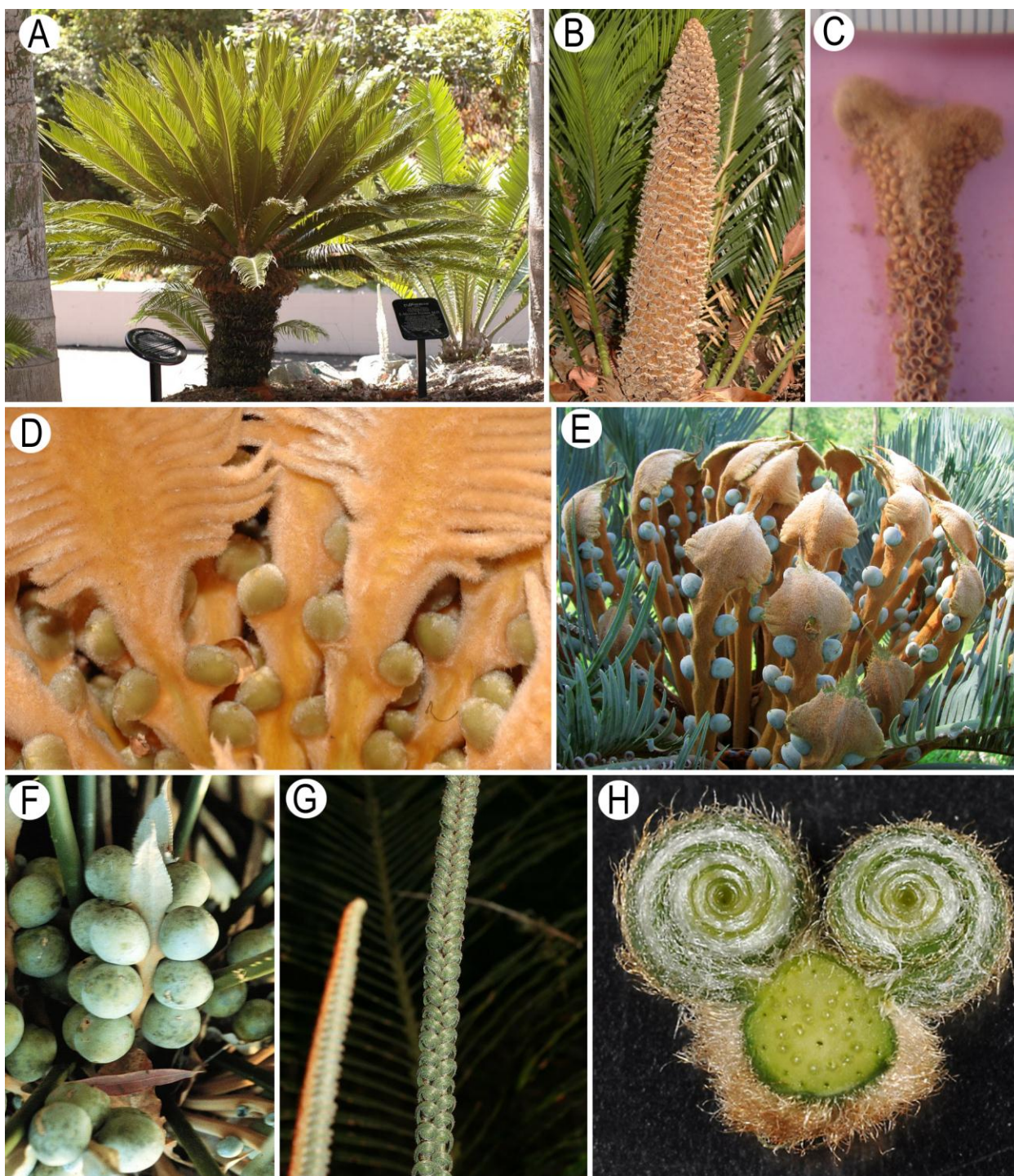


Fig. 1. A-D. *Cycas revoluta*, A. Porte, B. Estróbilos microsporangiados, C. Detalle del microsporofilo, D. Megasporofilo; E. Megasporofilo de *Cycas platyphylla*; F. Megasporofilo de *Cycas couttsiana*, G-H. Primordio foliar de *Cycas* sp., G. Sección de hoja mostrando las pinnas circinadas, H. Corte transversal de la hoja. **Créditos:** A-B y D-G. Imágenes extraídas de www.gimnosperms.org; B. W. Medina; H. imagen extraída de http://www.phytoimages.siu.edu/imgs/pelserpb/r/Cycadaceae_Cycas_sp_21932.html