

LA PESADILLA DE LINDLEY - LA BIOLOGÍA SEXUAL DE *CATASETUM* Y *CYCNOCHES*

GÜNTER GERLACH

Botanischer Garten München-Nymphenburg, Menzinger Str. 61, D-80638 München, Germany

ABSTRACT. The sexual dimorphism of the genera *Catasetum* and *Cycnoches* is now common knowledge to orchid growers and investigators. Female flowers of *Catasetum* are all non-resupinate with a hooded lip, whereas the male flowers can be non-resupinate with a hooded lip or resupinate with a differently shaped lip, depending on the species. Only with male flowers present can the species of a *Catasetum* can be determined. In *Cycnoches*, flowers of both sexes are resupinate with a slender and long, curved column, resembling a swan's neck. The lip of male flowers of *C. sect. Heterantheae* is provided with finger-like projections, but female flowers of that section and those of *C. sect. Cycnoches* have an entire lip. Female flowers of both genera observed in the Botanical Garden of Munich bear pollinaria, but they are without any function. Slight movements of the female inflorescences of *Catasetum* cause the pollinaria to fall off, and as a result their presence is often overlooked. In female pollinaria of *Catasetum* the caudicles are absent, making pollination impossible in nature. Their pollen is germinable, and application of the pollinia to the stigma of the same flower yields viable seeds. The seldom-observed intermediate forms have a stigmatic cavity as in the male flowers. Their pollinaria are similar to those of the female flowers, so they are also non-functional. They do not serve either as males or females. In female *Cycnoches*, the anther cap does not fall off, so preventing pollination by such a pollinarium. The pollinia are encapsulated by the anther cap and so cannot come into contact with the stigma of another flower. Here, too, germination tests of the female pollen were positive. It is suspected that selfing of the female flowers here also will result in viable seeds. In both cases the female flowers are true hermaphrodites, but because of their limited male function one should think of them as functional female flowers. Male flowers, however, do not develop precursors of ovules, and a stigma is not present. Given the different flower morphologies and the pollination processes, one assumes that the floral fragrances should differ among the sexes of *Catasetum* flowers. The battered pollinator will remember the negative experience with the male flowers. So different fragrances in the female flowers would be the way out of this dilemma. Floral fragrances of five *Catasetum* species and two *Cycnoches* species were investigated by gas chromatography. Only weak differences in the fragrance composition of the separate sexes were detected, begging several questions. What are the forces driving the pollinator from male to female flowers? Is the weight of the pollinarium sufficient to explain avoidance of the male flowers? Does the bee still remember the disagreeable episode? Is identification effected only by visual senses?

KEY WORDS: Orchidaceae, sexual dimorphism, floral fragrances, pollination biology, *Catasetum*, *Cycnoches*

Introducción

El dimorfismo floral de los géneros *Catasetum* y *Cycnoches* sect. *Heterantheae* es marcado y bien conocido en el mundo de los científicos y cultivadores. En *Cycnoches* sect. *Cycnoches* y en *Mormodes* es menos pronunciado, pero también conocido.

Las flores femeninas de *Catasetum* son muy similares en todas las especies: son no resupinadas y el labelo, siempre en forma de yelmo, está colocado arriba de la columna. Las inflorescencias en casi todas las

especies son erectas y su raquis es rígido. Las plantas de *Catasetum* que presentan sólo flores femeninas no se pueden determinar. Las flores masculinas, por otro lado, son bien diversas en su morfología; pueden ser resupinadas o no y tienen mayormente inflorescencias arqueadas. Raras veces su labelo tiene forma de casco, mientras que el resto puede tener labelos planos, y en muchos casos mostrar emergencias extrañas. La columna de las flores masculinas tiene siempre dos antenas (menos pronunciadas en el subgen.

Pseudocatsetum), carácter del cual deriva el nombre *Catsetum* (del Griego *kata*, “inferior”, y del Latin *seta*, “cerda o hebra”). Solamente teniendo flores masculinas a mano se puede determinar la especie!

Lo mismo se aplica a *Cynoches* sect. *Heteranthae*, en las que solamente con flores masculinas se pueden diferenciar las especies. Las flores femeninas de esta sección tienen una inflorescencia corta, erecta y rígida, el labelo es entero y se encuentra arriba de la columna. Las masculinas también son muy diferentes, con inflorescencias largas, delgadas y péndulas, mayormente provistas de proyecciones en forma de dedos. El labelo en este grupo está posicionado arriba de la columna (a diferencia de *Catsetum*!) pero como las inflorescencias son péndulas, las flores son resupinadas (igual que en *Catsetum*!). La morfología floral tan compleja, junto con el dimorfismo floral de ambos géneros, ha sido la madre de la confusión de su *status* desde los primeros días, y por esta razón se presenta aquí una breve sinopsis de su historia.

Historia

La primera especie, *Catsetum macrocarpum*, fue descrita por Kunth en 1822 después de ser propuesta por L.C. Richard. Las flores de ambos sexos de esta especie tienen el labelo en forma de yelmo y no están resupinadas, así es que la diferencia entre ellas es leve. En el tiempo de John Lindley el género todavía era un misterio porque solo pocas plantas eran disponibles para estudio. En el año 1832 Lindley describió los dos géneros *Monachanthus* y *Myanthus*, constatando que eran muy afines por su hábito, “the fleshy stems are exactly those of *Catsetum*, as the leaves, except that they are shorter.” (Lindley 1832). Richard Schomburgk hizo observaciones de campo en Demerara [Guyana] notando que las inflorescencias de *Myanthus* y *Monachanthus* crecían en la misma planta (1829/30). Así mismo, tanto H. Crüger [Trinidad] como Fritz Müller (1868) [Brasil], notaron que *Catsetum* nunca presentó frutos, mientras que las plantas de *Monachanthus* cargaban cápsulas enormes (Fig. 1). Darwin, en su segunda edición de su obra *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilised by Insects* (Darwin 1862) y “On the three remarkable sexual forms of *Catsetum*” (Darwin 1862), solucionó el enigma, mostrando que *Monachanthus* representaba la forma femenina de



FIGURA 1. *Catsetum viridiflavum* (Panamá). Planta grande y vigorosa, cargando una cápsula enorme y una inflorescencia masculina. Foto: G. Gerlach.

Catsetum. Rolfe (1891) finalmente terminó de resolver el problema, elucidando algunos errores hechos por Darwin.

El género *Cynoches* fue establecido por Lindley (1832), basado en una flor masculina de *C. loddigesii*. En 1836 él recibió flores algo diferentes de la primera, y la describió como *C. cucullata* (la cual, en realidad, sería la forma femenina de *C. loddigesii*). Más tarde, la investigación de más flores provenientes de un envío de Surinam, le indujo a concluir que tanto *Cynoches* como *Catsetum* eran parte de una “sportive condition”, que significa que son capaces de producir diferentes flores en diferentes periodos. En realidad, su *C. cucullata* representaba el sexo femenino de su *C. loddigesii*, la cual pertenece a la secc. *Cynoches* en la que las flores masculinas y femeninas son similares. La historia sigue y culmina en la otra sección, con muchas más curiosidades.

James A. Bateman recibió del comerciante inglés George Ure Skinner, establecido en Guatemala la noticia de la existencia de una *Cycnoches* con inflorescencias largas y péndulas (hasta entonces se conocía de América Central solamente *C. ventricosum*, una especie de la secc. *Cycnoches* con inflorescencias cortas). Bateman pidió algunos especímenes, pero cuando estos empezaron a florecer, la primera planta fue identificada como *C. ventricosum* por su inflorescencia corta. Asumiendo que los especímenes que había recibido de Guatemala hubieran sido confundidos, Bateman pidió otra vez plantas de la especie con inflorescencias largas. Con éstas pasó lo mismo que con las anteriores. En una tercera petición Skinner, quien iba de regreso a Inglaterra, supervisó personalmente el transporte. Durante el viaje una planta floreció con inflorescencias largas, así que Skinner estuvo seguro de evitar una nueva confusión. Finalmente Bateman recibió la planta tanto buscada, la cual nombró *C. egertonianum* (1842), pero cuando floreció nuevamente, quedó consternado frente a unas flores totalmente diferentes a las que acababa de describir como *C. ventricosum*. Como la primera inflorescencia estaba todavía presente en la planta, Bateman no podía explicarse este fenómeno de dos tipos de flores al mismo tiempo. En esa época ninguna persona era capaz de elucidar esta situación, y fue nuevamente Darwin (1877) quien resolvió el problema (véase también la historia más detallada en Carr 2006).

Las plantas de *Catasetum* y *Cycnoches* producen más inflorescencias con flores masculinas que femeninas, ya que las plantas más jóvenes y pequeñas no tienen suficientes reservas para generar las enormes cápsulas propias de estos géneros. Otro factor que determina el sexo de las flores es la luz que recibe la planta. Las plantas que crecen en sitios bien sombreados no producen flores femeninas. La producción de flores femeninas es dependiente de los recursos del ambiente: las reservas acumuladas por el tamaño de los bulbos, la luz, y el acceso a nutrientes (Gregg 1977, 1978, 1982). En la naturaleza uno puede observar plantas grandes que cargan cápsulas ya que éstas necesitan una gran cantidad de energía para madurar – así, las condiciones ambientales controlan la expresión sexual. Las buenas condiciones en los viveros del Jardín Botánico de Munich permitieron que las plantas de *Catasetum* y *Cycnoches* produjeran flores femeninas, requisitos



FIGURA 2. *Catasetum schmidtianum* (Brasil). Flor femenina con la antera todavía presente. Se nota el viscidio marrón, no pegajoso. Foto: G. Gerlach.

ideales para investigar de nuevo los resultados de las investigaciones anteriores. No solo las flores machos y hembras pudieron ser observadas, sino también formas intermedias entre ellas. Todas las flores femeninas de ambos géneros tenían polinarios (Fig. 2), pero sin función reproductiva. Movimientos leves de las inflorescencias causan la caída de los polinarios de las flores, y en el ambiente natural de las plantas, por la presencia del viento, los polinarios nunca fueron encontrados. La facilidad de pérdida de estos polinios no fue notada en trabajos pasados.

Catasetum

La morfología de la columna de las flores femeninas y masculinas es bien diferente (Fig. 3, 6). La flor femenina siempre tiene el ovario bien desarrollado, su labelo es no resupinado y tiene forma de yelmo, su columna es bien compacta y corta con el estigma



FIGURA 3. *Catasetum fuchsii* (de Bolivia). Caso raro de una inflorescencia con flor femenina (abajo) y flor masculina. Se ve que la flor femenina tiene el labelo en forma de casco y no es resupinada (labelo arriba de la columna), mientras que la flor masculina (arriba) es resupinada y tiene el labelo bien diferente. Foto: G. Gerlach.

ventral en forma de hendidura transversal y lleno de un líquido o una jalea bastante viscosa. La antera es apical, el polinario presenta un viscidio redondo marrón, un estípote corto y dos polinios que no se salen de la capucha de la antera (Fig. 2). Los polinios siempre son más pequeños en las flores femeninas que en las masculinas (Fig. 7).

Las flores masculinas no tienen el ovario desarrollado, son resupinados o no. Su labelo, en pocos casos, tiene forma de casco, su columna es delgada y larga con la cavidad estigmática bien abierta y seca. Esta cavidad está en parte cubierta por dos antenas sensibles al contacto que sobresalen. La antera consiste en una capucha bien desarrollada, en muchos casos con una emergencia apical en forma de punta larga que cubre el polinario. El polinario se divide en un viscidio bien



FIGURA 4. *Catasetum juruenense* (Brasil). La inflorescencia carga dos flores hermafroditas (abajo) y una flor masculina. Nota que una de la hermafroditas es solamente resupinado por la mitad (app. 90°). Foto: G. Gerlach.

pegajoso de gomacolor blanco a crema, un estípote largo ligulado y dos polinios amarillos, ovales y parcialmente hendidos (Fig. 7).

El polinario de las flores tanto femeninas como masculinas tienen un viscidio, un estípote y dos polinios. En las femeninas faltan las caudículas que conectan los polinios con el estípote. Así, los polinios no sirven para el transporte del polen porque los polinios no se quedan pegados al polinizador. Experimentos sobre la viabilidad de los polinios muestran que el polen germina y los tubos polínicos se desarrollan. Si uno pone los polinios en una solución al 10% de azúcar, el polen germina al cabo de pocos días. La aplicación de polinios al estigma de la misma flor resultaba en la formación de cápsulas, y las semillas obtenidas de éstas germinan y finalmente se desarrollan hasta ser plantas (véase también Light 1995).



FIGURA 5. *Catasetum barbatum* (de Venezuela). En esta inflorescencia la flor masculina está abajo (derecha) y la hermafrodita arriba (izquierda). En las hermafroditas se notan antenas rudimentarias sin función. Foto: G. Gerlach.

Todas las formas intermedias (Fig. 4) observadas entre los sexos tenían la cavidad estigmática similar a la de las flores masculinas lo que significa que por estar seco los polinios no se adhieren. En algunos casos las flores tenían antenas rudimentarias sin función (Fig. 5), éstas antenas eran desde muy pequeñas y cortas hasta más largas, pero nunca llegaron al tamaño de las que poseen las flores masculinas. Los polinarios eran similares a los de las flores femeninas, ya que le faltaban las caudículas, las cuales en los polinarios masculinos conectan los polinios con el estípite. Así, quedaban también sin uso porque los polinios no pudieron fijarse sobre un probable polinizador. Estas formas hermafroditas no funcionaron ni como machos ni como hembras, eran totalmente inútiles para la reproducción sexual.

Cycnoches

Como se mencionó anteriormente, hay dos secciones en *Cycnoches* que se diferencian profundamente en cuanto a sus flores masculinas.

Las femeninas tienen inflorescencias cortas con hasta 4 flores con el ovario bien desarrollado. Consisten en flores no resupinadas con el labelo entero, una columna intermedia más o menos compacta, en la cual el estigma es ventral en forma de hendidura transversal. Arriba del estigma, el clinandrio forma una cuchara que sirve para separar los polinios del polinario en el acto de polinización (Fig. 8). Finalmente en su punta carga una antera semiglobosa, y debajo de ella un polinario con el viscidio pegajoso, un estípite ligulado y dos polinios amarillos. Los polinios quedan siempre encapsulados por la capucha de la antera y por esta razón nunca llegan a tener contacto con el angosto estigma.

Las flores masculinas se encuentran en inflorescencias largas y delgadas, son resupinadas o no, y su ovario no está revelado. Su labelo puede ser entero y sésil o unguiculado provisto con proyecciones en forma de dedos. La columna es larga y muy delgada, terete, curvada, dilatada y subclavada en el ápice. Ésta termina en un clinandrio con dos proyecciones



FIGURA 6. *Catasetum tenebrosum* (de Perú). Inflorescencia con flores femeninas (abajo) y masculinas (arriba). Foto: G. Gerlach.

rostradas, debajo de los cuales se encuentra el polinario con su capucha de la antera. El polinario consiste en un viscidio bien pegajoso, grande y elíptico, un estípito ligulado y dos polinios amarillos esféricos.

En los polinarios de flores femeninas la gorra no se cae, impidiendo la polinización por medio de un tal polinio. Experimentos de germinación con polinios de flores femeninas en solución de azúcar dan resultados positivos, lo que significa que el polen es viable. No se realizaron experimentos de polinización con polinarios de flores femeninas, pero se supone que darían resultados iguales al del género *Catasetum*.

En *Cynoches* se observaron menos flores hermafroditas, pero éstas observaciones no se pueden comprobar por estadística. Así como en *Catasetum*, resultaron inútiles para la reproducción sexual. El labelo en estas formas siempre es entero, pero en su lámina tiene procesos dactilares reducidos (Lámina 1).



FIGURA 7. *Catasetum sanguineum* (Venezuela). Polinarios de flores masculinas grandes (izquierda) y femeninas pequeñas (derecho). La antera de la flor masculina en forma de gorra es alargada (izquierda abajo) la de la femenina subhemisférico (centro). Como las caudículas no están desarrolladas, los polinios (amarillo en el centro) no están conectados con el resto del polinario consistiendo en viscidio y estípites (dos partes marrones a la derecha). Foto: G. Gerlach.

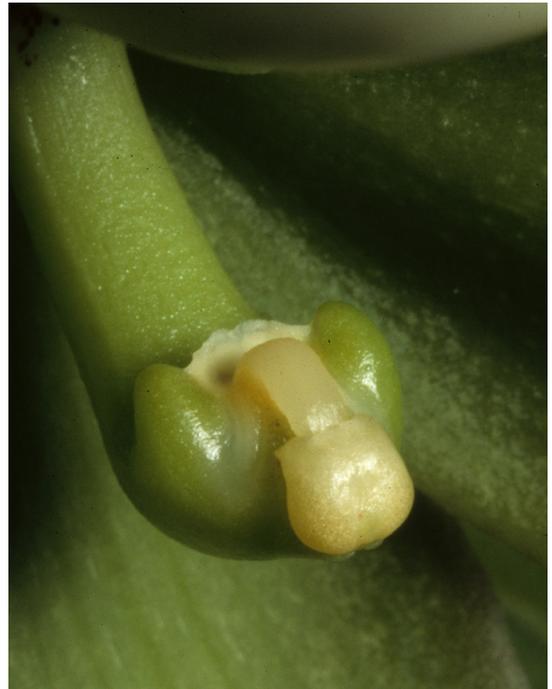


FIGURA 8. *Cynoches maculatum* (Venezuela). Columna compacta de la flor femenina. El polinario a dentro de la antera está todavía presente. Los polinios están totalmente cubiertos por la antera, el estípito ligulado es visible y se nota también parte del viscidio con la pega. Nota las dos cucharas del clinandrio a la izquierda y derecha de la punta de la columna. Foto: G. Gerlach.



LÁMINA 1. *Cycnoches maculatum* (Venezuela). Tres formas de flores. Flor masculina (izquierda), flor hermafrodita (centro) y flor femenina (derecha). La flor hermafrodita muestra un estatus intermedio en su columna (más compacta que en la masculina) y en el labelo (procesos presentes, pero mucho más cortos que en la masculina). Fotos: G. Gerlach.

En los dos casos de *Catasetum* y *Cycnoches* las flores femeninas son bisexuales, pero su función masculina es limitada; es más apropiado definir las como flores funcionales femeninas. Las flores masculinas, por otro lado, no tienen los precursores de los ovulos, no tienen el estigma mojado y con ningún artimaña se pueden provocar la producción de semillas: ellos son exclusivamente machos.

Biología reproductiva

Catasetum y *Cycnoches* tienen flores que muestran el síndrome floral de perfumes, lo que significa que son polinizados por abejas euglósidas machos, quienes buscan y colectan los perfumes florales. Estos machos no colectan cualquier sustancia aromática, sino que buscan ciertos componentes muy especiales en el aroma de estas flores. Cada especie de abeja tiene un *bouquet* específico. Cuando el polinizador de una especie de *Catasetum* visita una flor masculina y, al colectar, toca la antena sensible, la flor catapultará el polinario que queda adherido sobre la espalda del polinizador (en *C.* subgenus *Pseudocatasetum*, es colocado sobre el pecho). El polinario vuela por el aire, elegante como un atleta de barra fija, porque tiene todavía la capucha de la antera como estabilizador de vuelo. El choque con el cuerpo de la abeja es muy fuerte porque el polinario es grande y por ésta razón pesado. Los polinarios de *Catasetum* se hallan frecuentemente sobre abejas euglósidas, pero es sumamente raro que se encuentren más que uno. Por otro lado, las abejas con polinarios de *C.* subgenus *Pseudocatasetum* tienen de vez en

cuando más que un polinario sobre su pecho.

Si uno tiene a la vista las diferencias morfológicas entre las flores femeninas y masculinas de *Catasetum* y *Cycnoches*, se impone la idea de que los aromas florales deben también ser distintos entre los sexos. El polinizador, que ha sido golpeado por el polinario de la flor masculina de *Catasetum*, supuestamente recuerda su mala experiencia con estas flores por un cierto tiempo (Romero & Nelson 1986). Él no quiere repetir su experiencia “traumática”, pero necesita las sustancias del aroma floral urgentemente para su boda. ¿No sería un escape a este dilema si las flores femeninas produjeran un aroma floral diferente? Los aromas florales de nueve especies de *Catasetum* (*C. bicolor*, *C. cernuum*, *C. fuchsii*, *C. juruenense*, *C. pileatum*, *C. planiceps*, *C. sanguineum*, *C. schmidtianum* y *C. tenebrosum*) y dos de *Cycnoches* (*C. pentadactylon* y *C. powellii*) fueron investigados por cromatografía de gases, pero se detectaron solamente leves diferencias en la composición (para evitar problemas con la variabilidad dentro de una especie, para la investigación se tomó una sola planta que produjo flores de los dos sexos en diferentes momentos). Todavía no sabemos mucho sobre la detección de los aromas florales por parte de los euglósidos. Experimentos de campo en su hábitat con la sustancia preponderante de *Coryanthes albertinae*, el undecatrieno, resultaron negativos, lo que significa que esta sustancia no es un atrayente para el macho euglósido. Al mismo tiempo, estas abejas llegaron a cebos de otras sustancias, entre las cuales habían 13 ejemplares con polinarios de *C. albertinae*. En el

momento, no pudimos explicar este comportamiento, pero años después detectamos una sustancia presente en concentraciones mínimas: el (Z)-2,6-dodecadien-1,5-olido, el cual era un atrayente muy fuerte. ¿Podría ser posible que en *Catasetum* y *Cycnoches* ocurra una situación similar? En *Cycnoches* también existe un mecanismo expulsivo de los polinarios en las flores masculinas. Normalmente el polinizador empieza a coleccionar el perfume en la lámina del labelo. El macho euglosido se agarra en los procesos dactilares, pero con su peso el labelo se mueve hacia la columna la cual se encuentra por debajo del mismo. Al tocar la punta de la columna el polinario se dobla rápidamente y el viscidio se pega sobre el abdomen del insecto. El proceso es muy rápido y pasa con mucho fuerza, produciendo un estado de shock en la abeja. El polinizador se asusta y se va de la flor. La revisión de varias colecciones entomológicas nunca reveló abejas con mas que un polinario, y eso significa que el trauma después de la visita de una flor masculina es fuerte y que éste individuo nunca mas visitó una flor masculina. Este

efecto es un mecanismo muy efectivo para evitar la autopolinización, ya que obliga a la xenogamia, la cual es el mecanismo preferido en las flores.

Aquí se concretan las preguntas: ¿Cuál es la motivación del polinizador para volar de las flores masculinas a las femeninas y efectuar la polinización? ¿Es el peso del polinario que carga la abeja por si solo suficiente para evitar la visita a otras flores masculinas? ¿Por cuánto tiempo la abeja recuerda su episodio desagradable? ó ¿Son los recuerdos visuales los que hacen que eviten otra flor masculina?

AGRADECIMIENTOS. Primeramente a mi esposa por corregir y discutir el texto presente, a Gustavo Romero por sus valiosas discusiones al respecto de las *Catasetinae*, Bert Klein y sus jardineros por cultivar las plantas tan bien que florecieron en muchas ocasiones femeninas, a Roman Kaiser por analizar las aromas florales de las diferentes especies de *Catasetum* y *Cycnoches*, a Jutta Babczinsky (Asistente técnica) por coleccionar las aromas de las flores y otra asistencia técnica y todas las numerosas personas en América Latina que me ayudaron con cariño y calor en mis salidas de campo.

LITERATURA CITADA

- Bateman, J.A. 1842. The Orchidaceae of Mexico and Guatemala. James Ridgeway and Sons. London.
- Carr, G.F. 2006. The genus *Cycnoches* and its species. Part 1: Early history and confusion. *Orchid Rev.* 114: 44-49.
- Carr, G.F. 2012. The genus *Cycnoches*: species and hybrids. *Suppl. to Orchids* (10): 2-40.
- Darwin, C. 1877. The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. 2nd ed. John Murray, London.
- Gregg, K.B. 1975. The effect of light intensity on sex expression in species of *Cycnoches* and *Catasetum*. *Selbyana* 1: 101-113.
- Gregg, K.B. 1978. The interaction of light intensity, plant size, and nutrition in sex expression in *Cycnoches* (Orchidaceae). *Selbyana* 2: 212-223.
- Gregg, K.B. 1982. Sunlight-enhanced ethylene evolution by developing inflorescences of *Catasetum* and *Cycnoches* and its relation to female flower production. *Bot. Gaz.* 143: 466-475.
- Kunth, C.S. 1822. *Synopsis plantarum, quas, in itinere ad plagam aequinoctialem orbis novi, collegerunt Al. De Humboldt et Am. Bonpland.* Levrault. Paris.
- Lindley, J. 1832. *Edwards's Bot. Reg.* 18: t. 1538.
- Lindley, J. 1832. The genera and species of orchidaceous plants. James Ridgeway and Sons, London.
- Light, M.H.S. 1995. *Catasetum* – a quick change artist. *Orch. Rev.* 103: 139-143.
- Müller, F. 1868. Ueber Befruchtungerscheinungen bei Orchideen. *Bot. Zeit.* 26: 629-631.
- Rolfe, R.A. 1891. On the sexual forms of *Catasetum*, with special reference to the researches of Darwin and others. *J. Linn. Soc., Bot.* 27: 206-227.
- Romero, G.A. & C.E. Nelson. 1986. Sexual dimorphism in *Catasetum* orchids: forcible pollen emplacement and male flower competition. *Science* 232:1538-1540.
- Romero, G.A. 1992. Non-functional flowers in *Catasetum* orchids (*Catasetinae*, Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 109: 305-313.
- Schomburgk, R. 1837. On the identity of three supposed genera of orchideous epiphytes. *Trans. Linn. Soc.* 17: 551-552, t. 29.