Hur pollineras kottepalmer?

Bild 1. *Encephalartos ferox* i framgrunden och *Cycas circinalis* i bakgrunden.

Clara Eliasson
Handledare: Catarina Rydin, institutionen för ekologi, miljö och botanik.
Självständigt arbete (15 hp), utfört VT-13 vid Institutionen för biologisk grundutbildning, Stockholms universitet.

Abstract

Cycadophyta (a gymnosperm) is divided into two groups: the Cycadaceae and the Zamiaceae. They arose about 300 years ago and were one of the most frequent groups in the Mesozoic forests. Cycadophyta have for a long time been described as anemophilous (wind pollinated). More recent studies indicate that some, if not all, are entomophilous (insect pollinated), particularly the Zamiaceae which are considered to be obligate entomophilous. Norstog (1986) was the first to reveal that the weevil *Rhopalotria mollis* was the pollinator of *Zamia furfuraceae,* and numerous pollination studies on Cycadophyta have subsequently been made. Nonetheless pollination studies of Cycadaceae, with the single genus *Cycas*, are sparse but indicate that several alternative pollination mechanisms exist. Two species of *Cycas* seem to initially be anemophilous, however, water, insects or pollination droplets aid in the final transportation steps on the female cone. *Cycas revoluta* is suggested to be ambophilous based on experiments, which show that many entomophilous Cycadophyta species set seeds also when insects are denied access to female cones.
Thus, it is clear that pollination biology in Cycadophyta is understudied and poorly understood. In particular, there is a need for further studies that evaluate ambophily as a true and stable pollination mechanism. It is possible that Cycadophyta are consistently ambophilous. In addition, more species of *Cycas* need to be investigated and assessed in a phylogenetic framework, in order to further elucidate evolution of pollination biology in Cycadophyta.

Inledning

Gymnospermer (nakenfröiga växter) har sedan länge beskrivits som vindpollinerade (anemofila), (se till exempel Chamberlain 1935). Insektspollination (entomofili) har främst förknippats med angiospermer (blomväxter) och diskuteras ibland som en förklaring till deras ”evolutionära succé” (Crepet 1983). Flera av de stora gymnospermgrupperna, t ex familjen Pinaceae, är vindpollinerade, men det finns också flera andra gymnospermgrupper vars pollinationsmekanism varit dåligt undersökt (t.ex., Gnetales, Rydin et al. 2010). Detaljerade studier visar att både vindpollination och insektspollination förkommer inom Gnetales (Kato et al. 1995; Bolinder et al. in prep).
När det gäller kottepalmers pollinationsbiologi finns olika uppgifter i litteraturen. Traditionellt har de antagits vara vindpollinerade; de producerar stora mängder pudrigt pollen (Judd et al. 1991) vilket antyder vindpollination, men det finns också uppgifter om att vissa arter är insektspollinerade, eller delvis vindpollinerade och delvis insektspollinerade (Bell & Hemsley 2000; Kubitzki 1991). Dock är uppgifterna oftast knapphändiga och osäkra.
Förutom att vara intressant i sig och i ett ekologiskt perspektiv har studier på fröväxtgruppen Gnetales nyligen visat att pollinationsbiologi kan vara av stor betydelse för förståelse av evolution och karaktärsutveckling inom en grupp (Rydin et al. 2010). Syftet med den här studien är att sammanställa, värdera och tolka den information som finns i litteraturen kring kottepalmers pollinationsbiologi. Vilka belägg finns för att kottepalmer skulle vara insekts- respektive vindpollinerade? Kan man säga något om hur egenskapen varierat i ett evolutionärt och fylogenetiskt perspektiv?

Kottepalmer är en slags fröväxter

Spermatophyta, fröväxter, är en grupp som karakteriseras av att alla har frö och pollen. Fröväxterna härstammar troligen från devon och idag finns det fem grupper vilka är: Ginkgophyta, Gnetales, Cycadophyta, Coniferophyta och Angiospermer. I fröväxtgruppen ingår även utdöda grupper bl.a. det som lite slarvigt kallas ”fröormbunkar”, vilken är ett parafyletiskt komplex och ett samlingsnamn

för fossila fröväxter som liknar varandra och inte tillhör någon av dagens grupper (Simpson 2010). Traditionellt delas fröväxter upp i Gymnospermer och Angiospermer. Angiospermer (blomväxter) radierade under krita och är den idag största fröväxtgruppen. De karakteriseras av att fröämnena är inneslutna i karpell(er). Övriga fröväxter är nakenfröiga (gymnospermer); de har inte något karpell kring sina fröämnen. Det är fortfarande oklart vilken grupp som evolverade först eller vilken grupp som är systergrupp till angiospermer: fylogenin är oupplöst. Många har ansett att Cycadophyta, kottepalmer, är den äldsta fröväxtgruppen baserat på deras rörliga gameter, spermatozider. Egenskapen finns även i gruppen Gingkophyta, men inte hos övriga fröväxter (Brenner 2003).

Cycadophyta, kottepalmer, är en grupp gymnospermer som enligt tydliga bevis funnits i åtminstone 251 miljoner år. De tidigaste fossilen är ifrån paleozoikum och det finns många fossil som tyder på en stor diversitet av kottepalmer redan i början av Mesozoikum (Mamay1969). Dagens kottepalmer delar många egenskaper med utdöda arter och morfologisk evolution verkar ha varit begränsad (Hermsen et al. 2006).

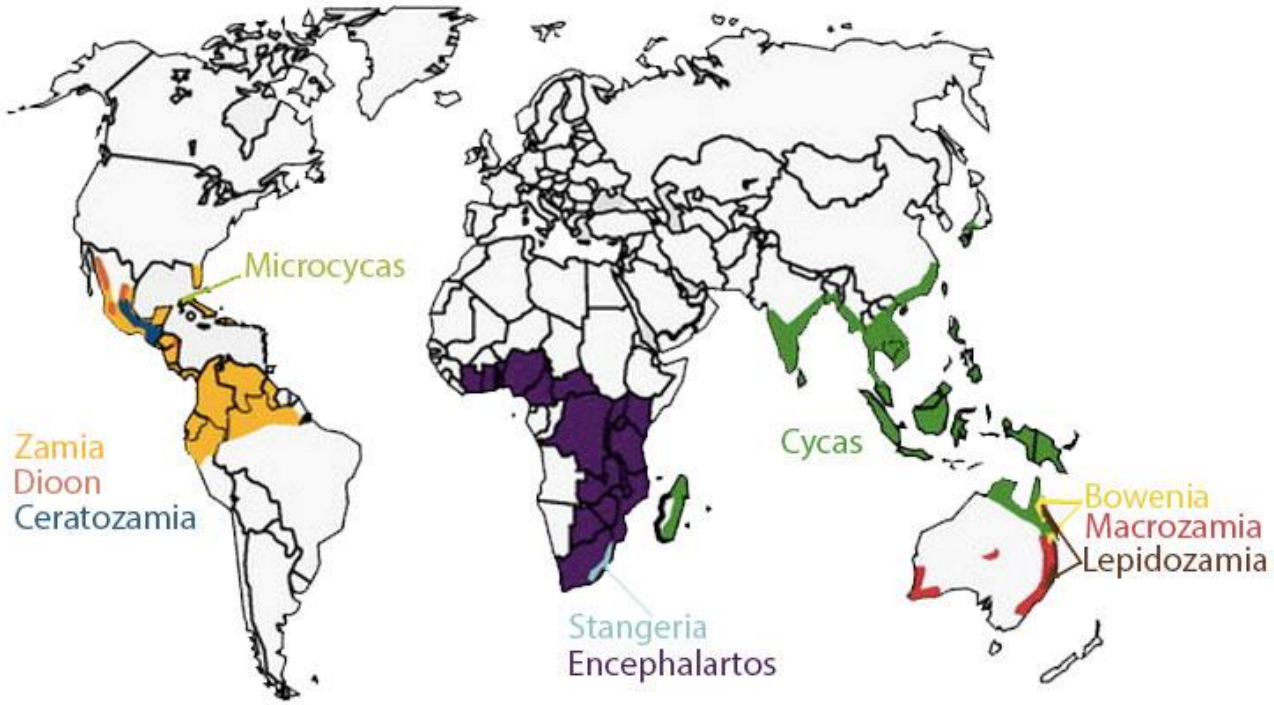

Bild 2. Utbredning av kottepalmer. Omarbetad efter Nagalingum et al. (2011).

De egenskaper som skiljer ut kottepalmer ifrån övriga gymnospermer, och då framförallt *Gingko*, är deras koralloida rötter (vilka är förknippade med symbios med cyanobakterier) och deras pinnata blad (Bell & Hemsley 2000).
I gruppen Cycadophyta finns två familjer, Zamiaceae med 10 släkten (Nagalingum et al. 2011) och Cycadaceae med enbart ett släkte (Simpson 2010). Zamiaceae och Cycadaceae divergerade enligt en studie av Hermsen (2006) för ca 95 miljoner år sedan. Zamiaceae skiljer sig från Cycadaceae genom att alla släkten i familjen Zamiaceae har en äkta honkotte (Simpson 2010). Det enda släktet i Cycadaceae (*Cycas*) har ingen honkotte utan ett kluster av megasporofyll som bildar en pseudokotte (Simpson 2010). För enkelhetens skull väljer jag att benämna *Cycas* pseudokotte för honkotte genom texten.

Tidigare studier nämner ofta *Cycas* som det tidigaste och mest ursprungliga av alla Cycadophyta-släkten, men senare fylogenetiska studier av Nagalingum et al. (2011) visar istället att alla de nuvarande kottepalmssläktena radierade ungefär samtidigt, och att ingen är mer ursprunglig än den andra. Undergruppen *Rumphiae* (*Cycas*) är en grupp som man brukar benämna som ”ö-*Cycas*”, då de enbart förekommer på öar som Madagaskar, Seychellerna, Komorerna, Fiji, Tonga och Solomonöarna (Hill 1994). I gruppen har man upptäckt att *Cycas circinalis, Cycas rumphii* och *Cycas thouarsii* utvecklat ett svampigt lager kring sitt frö (Hill 1994; Dehgan & Yuen 1983) vilket gör det möjligt för dem att sprida sig långa distanser med hjälp av vatten.

Pollinering

Det finns flera olika sätt för en växt att bli pollinerad, men huvudsakligen sker pollinering med hjälp av abiotiska eller biotiska faktorer. Jag tänker ta upp två sätt att pollineras: med hjälp av vind och med hjälp av insekter. Enligt Proctor et al. (1996) producerar alla vindpollinerade växter ett typiskt icke-kletigt pollen som sprids lätt. Pollenkornen är lätta, små, torra, flyger enkelt i luften, landar isolerade (klumpar inte ihop sig) och har ett mer jämnt än skulpterat exin (Culley et al. 2002). Vindpollinering främjas vid öppna habitat där pollinatörer är frånvarande eller få (Culley et al. 2002; Goodwillie 1999). Insektspollen har en vidhäftande förmåga vilket gör att de ofta kommer i klungor. De flesta, men inte alla, har ett fettöverdrag (pollenkit). Insektspollinering är framgångsrikt i stängda skogshabitat eller där pollinatörer är förekommer frekvent (Culley et al. 2002).

Det evolutionärt äldsta pollinationssättet hos fröväxter har sedan Taylor & Millay (1979) ansetts vara styrt av abiotiska faktorer. Insektspollinering har sedan början av 1900-talet varit förknippat med angiospermer och har sagts vara anledningen till deras enorma diversitet (Crepet 1983). Men mer aktuella studier ger stöd för att insektspollination kan ha förekommit så tidigt som i karbon, det vill säga långt innan angiospermerna fanns, med interaktion mellan artropoden *Arthropleura* och växter i fröormbunks-gruppen. Man har funnit pollenkorn tillhörande fröormbunksgruppen Medullosales på *Arthropleuras* ben vilket pekar på att *Arthropleura* skulle kunna vara pollinatören. Pollenkornen man hittat är 200–550 µm stora och alldeles för stora för att transporteras med vind (Taylor & Scott 1983; Labandeira 1998; Taylor et al. 2008). Ett annat stöd är fynd av utdöda släktingar till nuvarande insektspollinerade arter som verkar ha samma sterila vävnader och fjäll kring fröämne och frö vilket antyder association med insekter (Dilcher 1997).

Analys

Pollination hos kottepalmer

Kottepalmer har sedan Chamberlain (1935) ansetts vara vindpollinerade, trots att få direkta observationer eller experimenterande studier finns. Att vindpollination som rådande mekanism sällan ifrågasatts beror troligen på att kottepalmer har många egenskaper som tyder på att de skulle kunna vara vindpollinerade. Kottepalmers pollen är exempelvis lätta, torra och producerade i stora massor, vilket är typiskt för vindpollinerade växters pollen (Niklas & Norstog 1984). Men studier har antytt att vissa arter kan vara insektspollinerade (mer om det nedan) och åtminstone hos familjen Zamiaceae finns egenskaper som talar emot vindpollinering. Vid den tidpunkt då pollenkornet ska nå fröämnets mikropyl som är vänd mot kottens axel (”insida”), så är insidan endast föga exponerad. Därefter omsluter megasporofyllet fröämne och frö medan de utvecklas. Hos Cycadaceae däremot, är fröämnet exponerat medan det utvecklas, precis som är fallet hos övriga gymnospermer (Norstog et al. 1986) och därför har det traditionellt sätt varit självklart att anse dessa vara vindpollinerade och att vindpollination varit den ursprungliga karaktären hos kottepalmer då Cycadaceae benämnts som

den mest ursprungliga grenen av kottepalmer. Då dagens kottepalmer numera sägs ha radierat ungefär samtidigt (Nagalingum et al. 2011) förkastas den gamla tesen om att vindpollination är det ursprungliga hos kottepalmer, som man tidigare ansett med hänsyn till att Cycadaceae i många fall tenderat vara vindpollinerade (Kono & Tobe 2007).

Endast några få studier av pollinationsmekanismen hos kottepalmer har gjorts. Resultaten antyder att både vindpollination och insektspollination förekommer (se också tabell 1 och bild 2). Huruvida anfäder till kottepalmer var vind- eller insektspollinerade är fortfarande oklart. Mamay (1976) föreslog exempelvis att de glandulösa kropparna, vilka förknippas med *Phasmatocycas* (en anfader till dagens kottepalmer) tyder på insektspollination.

Det första och måhända tydligaste exemplet på att utdöda kottepalmer kanske var insektspollinerade är koproliter (fossiliserad avföring) hos *Delemaya spinulosa. Delemaya spinulosa* är en anfader till dagens kottepalmer, vilken har reproduktiva strukturer som antyder likheter med dagens *Bowenia* och *Zamia* (insektspollinerade). *Delemaya spinulosa* har exempelvis ett reducerat antal pollensäckar vilket ofta betyder ett reducerat antal pollen, vilket i sin tur förknippas med insektspollinering (Klavins et al. 2003; Norstog & Nicholls 1997). *Delemaya spinulosas* pollen liknar pollenkornen nutida kottepalmer som anses insektspollinerade, mer än vad de liknar vindpollinerade coniferernas pollenkorn (Klavins et al. 2003), och i en studie av Klavins et al. (2005) fann man insektskoproliter, med *Delemayas spinulosas* pollen i, inuti *Delemaya spinulosas* pollensäckar. Insekten ifråga är okänd men mycket säger att det skulle vara en insekt från gruppen Coleoptera, som idag är förknippade med insektspollination hos kottepalmer. Detta är första beviset på en interaktion kottepalmer och insekter emellan, en interaktion som kanske redan då var komplex med insekten ifråga som pollinatör, eller en interaktion som innebar att insekten hade kottepalmen som föda men som sedan evolverades till en pollinationsinteraktion.

Annat som stödjer teorin om insektspollination hos utdöda kottepalmer baseras på studier av den fossila kottepalmen *Antarcticycas.* Man har funnit skador på *Antarcticycas* småblad och på dessa - koproliter vilket tyder på att insekter haft dessa som föda, man har däremot inte funnit några mikrosporangier i anslutning till småbladen så ingen slutsats kan egentligen dras om huruvida det fanns kopplingar mellan att äta växten och att pollinera den (Hermsen et al. 2006). Det har i studier visats att det finns insekter som enbart är parasiter på kottepalmer, t.ex. Lepidoptera (Norstog & Nicholls 1997) så insekten som ätit på *Antarcticycas* kan ha varit en parasit. Däremot finns det inga fossil av Lepidoptera som sträcker sig längre bakåt i tiden än till jura (Hermsen 2006; Grimaldi & Engel 2005).

Att utdöda kottepalmer även kan ha varit vindpollinerade stöds av att anfäderna *Paleocycas* och *Baenia* hade exponerade fröämnen vilket idag är associerat med vindpollinerade kottepalmer (Norstog et al. 1986; Mamay 1976). Men då *Cycas*, som har den karaktären, har visat sig vara insektspollinerad i vissa fall (se nedan) bör detta inte ses som ett tydligt belägg. *Baenia* har ett megasporofyll som påminner om dagens *Zamia* (Pant 1973) men strukturen är mycket mer lös och hängande än *Zamias* som är mer upprätt (Harris 1961). Att *Baenias* kotte var konstruerad så kan ha gynnat samevolutionen med insekter och kan ha varit förstadiet till det som blev *Zamias* insektspollinerade kotte.

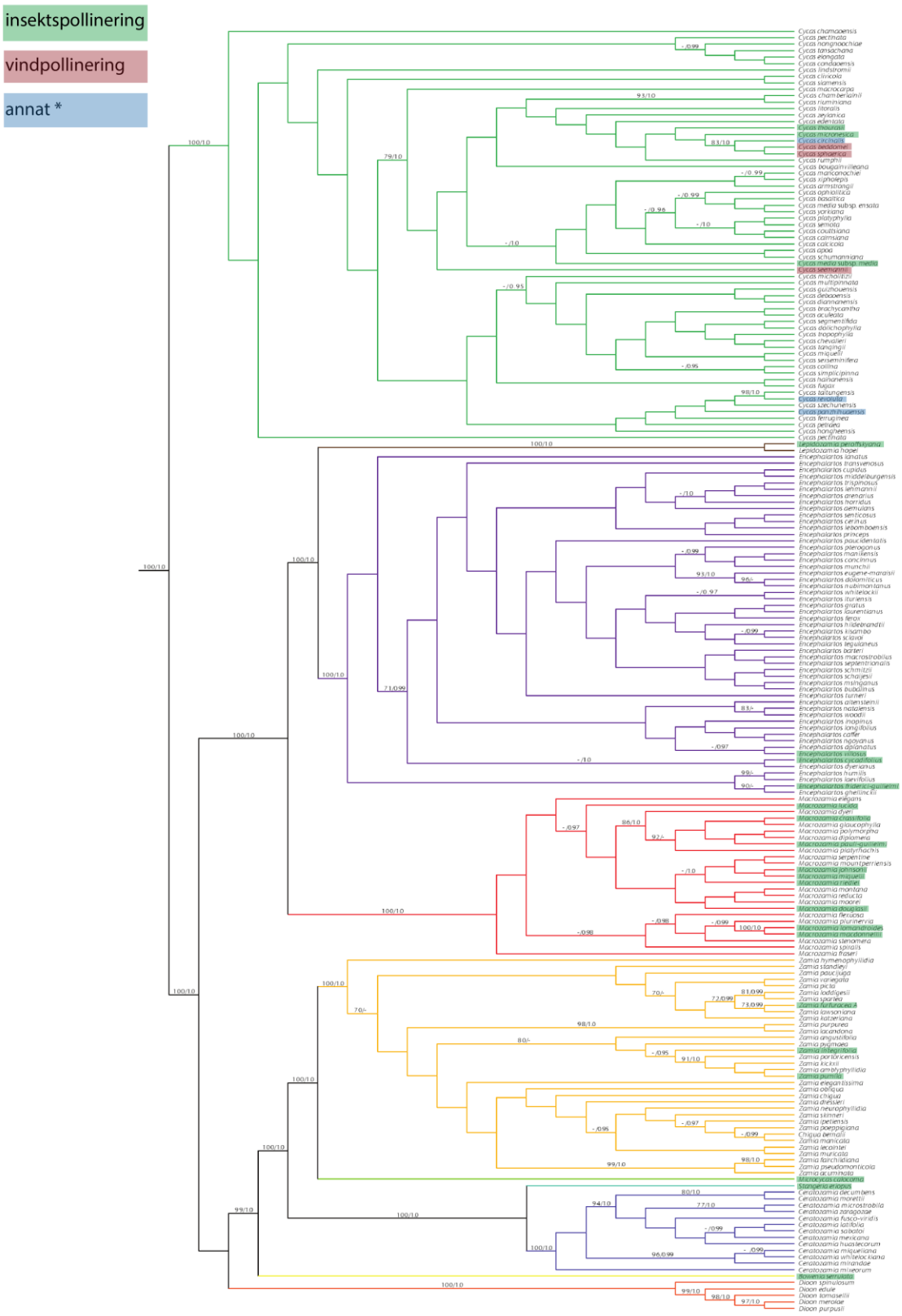

Bild 3. En fylogeni över Cycadophyta, omarbetad från Nagalingum et al. (2011). Här kan man se hur egenskapen pollination varierar mellan arter. Färgerna på linjerna symboliserar olika släkten olika släkten. **Cycas circinalis* har två pollinationsfaser: först förflyttas pollen med hjälp av vind, sedan med vatten/vind (Niklas & Norstog 1984). *Cycas panzhihuaensis* har också två pollinationsfaser: först med vind sedan med insekt/pollinationsdroppe (Wang et al. 1997). *Cycas revoluta* är ambofilisk och kan pollineras av både insekter och vind (Kono & Tobe 2007).

Pollinatörer och andra associationer mellan insekter och kottepalmer

Interaktionen mellan insekter och kottepalmer sägs ha sitt ursprung i tidiga mesozoikum (Crowson 1991; Farrel 1998; Labandeira 2000; Labandeira et al. 2007) och kan vara den äldsta pollinationsinteraktionen man känner till (Labandeira 2000, Brenner 2003). Släktingar till kottepalmspollinatörer kan hittas som fossil ifrån perm (Klavins 2005; Crowson 1981) och det är således möjligt att interaktionerna dem emellan kan ha uppstått redan under sena paleozoikum. Ett fossil av en *Gymnopollisthrips* beskrivet av Penalver et al. (2011) ger stöd åt att interaktionen mellan insekt och kottepalm funnits sedan mesozoikum. Fossilet visar att *Gymnopollisthrips*, vilka är nära besläktade med dagens tripsar som pollinerar kottepalmer, transporterade stora mängder pollen från *Cycadopites* (pollen som påminner om kottepalmspollen). Denna interaktion påminner om den mellan dagens *Cycadothrips* och *Macrozamia* (Penalver 2011).

Trots den vida utbredningen av kottepalmer så är de flesta, om inte alla, kottepalmspollinatörer specialister. Grunden till detta är att hankotten producerar belöning till insekter. Det kan vara: odör, värme eller stärkelse. Dock besöker insekterna även honan, troligtvis på grund av honans likhet med hanen (Hall et al. 2004). Insekten söker sig därför inte enbart till växten för belöning utan även för dess specifika utseende.
Det är framförallt små insekter med mandibler eller tripsar med ”suck-and-punsch”-mundelar som är förknippade med kottepalmer (Crowson 1991), främst familjen vivlar (Curculionoidea: Coleoptera) (Norstog 1984). *Rhopalotria mollis* (Belidae: Curculionoidea: Coleoptera) var den första insekt som enligt vetenskapliga studier fastställdes som pollinatör åt en kottepalm, *Zamia furfuracea.* Släktet *Rhopalotria* har varit förknippade med kottepalmer under väldigt lång tid och denna långa relation kan ha gett upphov till att vissa primitiva delar hos *Rhopalotria* har bevarats (ex. mundelar) (Norstog et al. 1986) vilket i sin tur skulle tyda på samevolution mellan *Rhopalotria* och kottepalmer. Men även tripsar, plattbaggar, nattfjärilar, myror, bin och kackerlackor är förknippade med kottepalmer, antingen som pollinatörer, herbivorer eller parasiter (Forster 1994; Wang et al. 1997; Devires 1983; Marler & Terry 2011).
Att tripsar (Thysanoptera: Pterygota) ska vara pollinatörer har varit kontroversiellt då deras yttre attribut inte stämmer överens med den effektiva pollinatörens (Terry 2002), men idag är de dokumenterade pollinatörer till basala angiospermer och trikolpater, samt kottepalmssläktet *Macrozamia* (där släktet *Cycadothrips* är effektiva pollinatörer, Mound & Terry 2001; Terry 2001).

Tabell 1. Dokumenterade pollinationssätt hos kottepalmer samt associerade insekter.

Art	**Insektspollinerad**	**Associerad insekt***	**Pollinatör**	**Dokumenterad associationsplats**	**Referens**
Bowenia serrulata	ja	*Miltoranes subopaca*	ja	Australien	Wilson 2002
Bowenia spectablis	ja	*Milotranes prosternalis*	ja	Australien	Wilson 2002
Cycas beddomei	nej	*Alphitobius* sp.	nej	Indien	Raju & Jonathan 2010
Cycas circinalis	Nej/ annat	-	-	Stillahavs-öar	Niklas & Norstog 1984
Cycas media	kanske	*Aethnia unguiculata, Ulomoides australis, Trigona carbonaria,*	-	Australien	Ornduff 1991

		Oecophylla smaragdina			
Cycas micronesica	ja	*Anatrachyntis* sp. *Carpophilus* sp.	-	Stillahavs-öar	Terry et al. 2009
Cycas panzhihuaensis	nej/annat	*Myra Kackerlacka*	?	Kina	Wang et al. 1997
Cycas pectinata	?	*Coleoptera sp.*	?	Indien till vitenamn	Lindstrom 1999
Cycas platyphylla, C. ophiolitic, C, megacarpa C. cairnsiana	?	*Hapalips sp., Ulomoides australis*	?	Australien	Forster et al 1994
Cycas revoluta	ambofili	*Carpophilus chalybeus*	ja	Japan	Kono & Tobe 2007
Cycas rumphii	kanske	*?*	-	Stillahavs-öar	Hill 1994
Cycas semannii	nej	-	-	Stillahavs-öar	Keppel 2002
Cycas sphaerica	nej	*Derelomus* sp.	nej	Indien	Raju & Jonathan 2010
Cycas thouarsii	ja	?	-	Stillahavsöar (Madagaskar)	Hall & Walter 2011
Dioon califanoi	ja	*Rhopalatoria bicolor Paraxontha* sp.	ja	Mexiko	Vovides 1991 Oberprieler 1995
Encephalartos cycadifolius	ja	*Metacucujus encephalarti*	ja	Sydafrika	Donaldson et al. 1995
Encephalartos friderici-guilielmi	ja	*Metacucujus encephalarti Porthetes hispidus*	ja	Sydafrika	Suinyuy et al. 2009
Encephalartos villosus	ja	*Porthetes* sp. *Metacucujus goodei*	ja	Sydafrika	Donaldson 1997
Lepidozamia peroffskyana	ja	*Tranes lysteroides*	ja	Australien	Hall et al. 2004
Macrozamia communis	ja	*Tranes lysteroides*, Cycadothrpis chadwiki*	ja	Australien	Chadwick 1993 Terry 2001
Macrozamia johnsonii, M. fawcetti, M. douglasii, M. machinii, M. lomandroides, M. pauli-guiliemi, M. crassifolia M. parcifolia.	ja	*Tranes* sp.	ja	Australien	Terry 2001 Forster et al. 1994
Macrozamia macdonelli	ja	*Cycadothrips albrecht*	ja	Australien	Mound & Terry 2001
Macrozamia miqueli, M. ridelei	ja	*Cycadothrips* sp. *Tranes* sp.	ja	Australien	Forster et al 1994 Ornduff

					1991
Macrozamia mountperriensis, M. longispina, M. lucida	ja	*Cycadothrips* sp.	ja	Australien	Terry 2001 Forster et al. 1994
Microcycas calocoma	ja	*Rhopalatoria* sp.	ja	Cuba	Vovides et al. 1997
Stangeria eripus	ja	Nitidulidae	ja	Sydafrika	Porches & Johnson 2009
Zamia fairchildiana	?	*Trigona* sp.	?	Costa Rica	De vires 1983
Zamia furfuraceae	*ja*	*Rhopalotria mollis*	ja	Mexiko	Norstog et al. 1986
Zamia integrifolia	ja	*Rhopalotria slossoni Paraxontha zamiae*	ja	USA	Tang et al. 1987
Zamia loddigesi	?	*Rhopalotria mollis*	?	USA	Stevenson et al ??
Zamia pumila	ja	*Rhopalotria slossoni*	ja	USA	Tang et al. 1987
Zamia spartea	?	*Rhopalotria mollis*	?	USA	Stevenson et al ??

*Interaktionens natur är inte alltid fullt ut undersökt. Det kan handla om pollination men kan också vara andra typer av interaktioner.

Pollinatörer och andra associationer mellan insekter och Zamiaceae

Sammantaget verkar det klart att hela gruppen Zamiaceae är insektpollinerad; det finns pollinationsstudier på en eller flera arter från alla släkten. Det var Norstog & Stevenson (1980) uppföljt av Norstog (1984) som var först med att på ett vetenskapligt sätt visa att den mexikanska arten *Zamia furfuraceae* var pollinerad av insekten *Rhopalotria mollis* (Belidae: Curculionoidea: Coleoptera). Därefter har en rad studier dykt upp som dementerat den gamla tron om att kottepalmer enbart är vindpollinerade (Chamberlain 1935).
Gällande släktet *Zamia* finns studier gjorda på ovannämnda *Zamia furfuracea*. Samtidigt som den studien gjordes observerades *Zamia integrifolia* och även denna ansågs vara insektspollinerad. Det finns likheter mellan de båda, exempelvis att de vid tid för pollination har mycket stärkelse i deras mikrosporofyll, men lite i megasporofyllet (Norstog & Fawcett 1989). Tang (1987) fastslog att *Zamia integrifolia* också var insektspollinerad av både *Rhopalotria slossoni* (Belidae: Curculionoidea: Coleoptera) och *Pharaxontha zamiae* (Erotylidae: Cucujoidea: Coleoptera), båda värdväxt-specifika arter därför att de inte förekommer på den nära släktingen *Zamia furfuracea* även om denne lever i anslutning till *Zamia integrifolia* (Norstog & Fawcett 1989). *Zamia pumila* är även den pollinerad av både *Rhopalotria slossoni* och *Pharaxontha zamiae* (Tang 1987).

DeVries (1983) observerade även att *Trigona* sp. (Apidae: Hymneoptera) var täckt av pollen från *Zamia fairchildiana*. *Trigona* är det äldsta bifossilet bevarat och kan ha existerat redan under krita. *Trigona* har bevarat många egenskaper sedan krita och det kan vara ett tecken på att kottepalmer eller andra gymnospermer har varit huvudfödan för bin. De kan därför ha varit och kanske fortfarande är, högst delaktiga i bins evolution (Ornduff 1991).

Det till Australien endemiska släktet *Macrozamia* innehåller ca 40 arter (Terry et al. 2005) och är de enda kottepalmer som förknippas med tripsar (Thysanoptera), i detta fall *Cycadothrips* (Aeolothripidae: Thysanoptera) vilka verkar vara ursprungliga. Interaktionen emellan Thysanoptera och *Macrozamia* kan ha funnits länge, dock saknas fossil där de två är associerade. *Macrozamia*

pollineras även av släktet *Tranes* (Curculionoidea: Coleoptera) och dessa två insektsgrupper är värdspecifika (Terry 2001).

Man har sedan Niklas & Norstog (1984) ansett att afrikanska *Encephalartos* är insektspollinerad därför att dessa ej sätter frön i kultiverat tillstånd. Det gäller även då hon- och hanplantor av *Encephalartos ferox, Encephalartos grattus, Encephalartos hildebrandtii* står med ett mellanrum på ca 2 till 10 meter, vilket är tillräckligt för att de skulle kunna använda vinden som medium för pollination, men ingen av arterna har visat en fullgod frösättning. Den mest betydande pollinationsstudien på släktet är gjord på arten *Encephalartos villosus*, vilken är pollinerad av insekterna *Porthetes* sp. (Curculionoidea: Coleoptera) och *Metacucujus goodei* (Boganiidae: Cucujoidea: Coleoptera) (Oberprieler 1995). Studien visar att det sker en signifikant högre frösättning vid uteslutning av vind, men att *Encephalartos villosus* ändå sätter frön vid uteslutning av insekter, vilket kan betyda att vindpollination har viss betydelse i det naturliga habitatet (Donaldson 1997).

Det finns egentligen bara en konflikt gällande pollination hos Zamiaceae och det är inom släktet *Stangeria*, som också alltid varit svårplacerat fylogenetiskt (Chaw et al. 2005). *Stangeria* har traditionellt sett placerats nära släktet *Bowenia* därför att de har vissa morfologiska karaktärer gemensamt (exempelvis strukturer på pollenkornets yta och formen på annulus) (Chaw et al. 2004). Nyare molekylära studier visar ibland att *Stangeria* istället placeras närmast *Zamia* (Nagalingum et al. 2011; Chaw et al. 2005) medan andra studier har visat att *Cycas* är systergrupp till *Stangeria* (Hill et al. 2003; Johnson 1959). Placeringen är av intresse då den enda studien gjord på *Stangerias* pollination enligt mig har uteslutit vindpollinering alltför lättvindigt. Deras slutsats är att *Stangeria* är insektspollinerad, trots att frösättningen var högre när insekter uteslöts (Proches & Johnson 2009). Man ser heller inga skador på *Stangeria* som skulle vara analoga med sådana skador som finns i det andra Sydafrikanska släktet, *Encephalartos* (Donaldson, 1997). Redan Rattray (1913) drog slutsatsen att släktet *Stangeria* var vindpollinerad, till skillnad från den andra sydafrikanska arten *Encephalartos*. Det följdes sedan upp av Tang (1987) som noterade att *Stangerias* hankottar inte producerar någon värme under reproduktionen vilket anses vara en viktig karaktär för insektspollinerade kottepalmer. *Stangeria* har också, till skillnad från många andra arter i familjen Zamiaceae, satt frön i kultiverat tillstånd (Proches & Johnson 2009).

Bild 4. *Stangeria eripus*

Det finns fyra andra grupper som inte är så väl utredda gällande pollinationsbiologi. Det man vet är att gruppen *Dioon* med högsta sannolikhet är insektspollinerad, via studier på den mexikanska arten *Dioon califanoi* som är pollinerad av insekterna *Rhopalotria bicolor* och *Pharaxonotha* sp (Oberprieler 1995). Samt gruppen *Microcycas* med den enda arten *Microcycas calocoma* som verkar vara insektspollinerad då man studerat den i syfte att bevara den. Arten är utrotningshotad, troligtvis

för att *Microcycas calocomas* pollinatör har dött ut (Vovides et al. 1997).

Lepidozamia peroffskyana i släktet *Lepidozamia* är insektspollinerad av arten *Tranes lysteroides* (Curculionidae::Coleoptera) (Hall et al. 2004). Studier på *Ceratozamias* pollinationsbiologi saknas helt.

Pollinatörer, associationer med insekter och annan pollinationsbiologi hos Cycadaceae

Cycadaceae har länge ansetts vara vindpollinerad, och har därför grundat teorin om att det ursprungliga tillståndet hos kottepalmer är vindpollination då Cycadaceae länge även ansetts vara den äldsta kottepalmsfamiljen. Det har dock visat sig att Cycadaceae inte enbart är vindpollinerade utan har ibland andra originella tillvägagångssätt. Enligt studier av Niklas & Norstog (1984) kan *Cycas circinalis* ha två pollinationsfaser, vindpollination dominerar förflyttningen av pollen mellan microstrobilus och megastrobilus, medan transporten av pollenkornet mellan megastrobilus och fröämnet sker med hjälp av både vatten och vind.
Wang et al. (1997) observerade ett annorlunda pollinationsevent hos *Cycas panzhihuaensis*. Mellan honkotte och hankotte förflyttas pollen med hjälp av vind. Den är således vindpollinerad till att börja med, men för att pollenkornet ska nå fröämnet krävs någonting annat. Författarna förslog att detta kanske sker med hjälp av insekter; man observerade två sorters myror och en kackerlacksart i anslutning till megastrobilus. Det upptäcktes även att megasprofyllet sekreterade droppar, och att dessa skulle kunna vara till hjälp vid pollenförflyttning.

Bild 5. *Cycas circinalis* hankottar

I en studie på *Cycas revoluta*, som man tidigare ansett vara vindpollinerad (Norstog & Nicholls 1997) framkom att den var insektspollinerad av *Carpophilus chalybeus* (Nitidulidae: Coleoptera) (Kono & Tobe 2007). Ändå är det mycket pollen i luften runt växten och det skulle kunna tyda på vindpollination. Dock avtar pollenkornen i luften efter två meter. Detta kan man jämföra med den strikt insektspollinerade arten *Lepidozamia peroffskyana* där samma sak händer, men också med den vindpollinerade *Cycas panzhihuaensis* där pollenmängden i luften sjunker påtagligt efter 2 m och 55 cm (Wang et. Al 1997). Med detta noterat var det förväntat att *Cycas revoluta* sannolikt skulle sätta frön i försök med uteslutning av insekter och *Cycas revoluta* satte upp till 30% fertila frön jämfört med 40% i tester där vind hade uteslutits. Detta var dock bara fallet när han- och honplantorna växte inom en radie på 2 meter. Kono & Tobe (2007) konstaterade därför att pollinering med hjälp av vind också existerar hos *Cycas revoluta*, men att det bara är effektivt när han- och honplantorna växer tätt i ett öppet och blåsigt habitat. Kono & Tobe (2010) antog med sin studie som stöd att *Cycas revoluta* är ambofilisk (pollinerad av både växter och insekter) men att insektspollinering dominerar eftersom tiden för pollination hos *Cycas revoluta* i sitt naturliga habitat sker under regnperioder. Det motsäger att den skulle vara vindpollinerad. Keppel (2002) föreslog att *Cycas seemanii* förmodligen är

vindpollinerad baserat på att det stod en växt av arten nära en byggnad som täckte tre sidor av växten, och frösättningen enbart skeddepå den sidan som inte var täckt.

Vidare är *Cycas media* förmodligen insektspollinerad då observationer av ett exemplar utanför stadshuset i Cairns, Australien inte visade några fertila frön, medan den i sitt naturliga habitat inte långt därifrån visade sig sätta flertalet fertila frön (Kono & Tobe 2007). Ett annat tecken på insektspollination är en kraftig odör från *Cycas media*s hankotte (Ornduff 1991). Det har även förekommit insekter i anslutning till *Cycas media*, som agerar pollinatörer i andra kottepalmer. Exempel på det är *Trigona* sp. som man sett pollenindränkt av pollen från *Zamia Fairchildiana.* Även *Athenia unguiculata* (Coleoptera) och *Ulmoides australis* (Tenebrionoidae: Coleoptera) är associerade med *Cycas media* (Ornduff 1991) vilket tyder på att den är insektspollinerad. Ingen fullgod pollinationsstudie har gjorts utan detta är mestadels anekdotmässigt.

Bild 6. *Cycas revolutas* honkotte.

Populationen av *Cycas micronesica* på Guam sjönk hastigt 2009, detta på grund av att den kottepalmsspecifika parasiten *Aulaclapsis yasumatusui* oavsiktligt hade införts där på Guam. *Aulaclapsis yasumatusui* verkar dämpa de flyktiga lukterna som kan vara till för att locka dess riktiga pollinatörer. Det gav upphov till en studie gjord av Marler & Terry (2011) som visar på *Cycas micronesica* är insektpollinerad av nattfjärilen *Anatrachyntis* sp. (Lepidoptera) och är på så vis den första kottepalmen som har visat sig vara pollinerad av nattfjärilar.

Raju & Jonathan (2010) har gjort två studier en rörande *Cycas sphaerica* och *Cycas beddomei*, och båda är vindpollinerade. De är nära släkt och agerar ungefär likartat. Pollen som tillhör *Cycas sphaerica* och *Cycas beddomei* är tunna, gula och pudriga. Insekter har observerats i båda under pollinationen. Insekterna äter och parar sig på hanplantorna men skadar inte hankottarna då de främst äter och parar sig på döda strukturer. Insekten som associeras med *Cycas sphaerica*, *Derelomus* sp, blir pollenindränkt och söker sig mellan olika hankottar men ibland även en honkotte och lämnar efter sig åtminstone några pollenkorn. Däremot parar de sig inte i honkottarna.
Insekten som förknippas med *Cycas beddomei*, *Alphitobius*, verkar istället vara attraherad av både honan och hanen, kanske på grund av deras färger. Hankottarna hos båda blir varmare kring pollination, vilket annars är typiskt för insektspollinerade växter, från 35 grader till 40 hos *Cycas sphaerica*, och hankotten producerar även en mustig odör. Värmen höjs från 35 till 37 hos *Cycas beddomei*. Den producerar också en odör, men en stinkande sådan. Honkottarna hos båda producerar en odör om än mycket mindre. Dessa två karaktärer menar Vorster (1995) antyder att växten ifråga är insektspollinerad.

Subgruppen Rumphiae, där några har visat sig utveckla ett svampigt lager kring fröet, har påståtts vara de enda i släktet *Cycas* (och av alla kottepalmer) som är vindpollinerade (Hall & Walter 2011), eftersom det i teorin kan vara svårt att hitta sin pollinatör på en annan plats om man har spridit sig

långväga genom vatten. Därför borde strategin vara att vara vindpollinerad så att man enkelt kan etablera sig på nya platser. Det har dock visat sig att de tre som utvecklat det svampiga lager kring fröet har olika pollenstrategier. *Cycas rumphii*, *Cycas thouarsii* producerar en stark odör, och en värme i både hon och hankotten, vilket är starkt förknippat med insektspollinerade kottepalmer som *Cycas revoluta* (Vorster 1995), medan däremot vindpollinerade arter såsom *Cycas sphaerica* enbart sänder ut stark odör från hankotten (Raju & Jonathan 2010). I en studie av Hall & Walter (2011) beskrivs *Cycas thouarsiis* pollen med karaktärer typiska för insektspollinerade kottepalmer så som bl.a. att de klumpar ihop sig på samma sätt som hos pollen från insektspollinerade kottepalmer. Dessutom har undersökningar gjorda på *Cycas* i Vietnam, Thailand och Kina visat på associationer med insekter både i han- och honkottarna (Tang 1987). Detta kan tyda på insektspollinering även då man bör vara försiktig med att dra sådana slutsatser.

Ambofili

Ambofili innebär att en växt kan både kan vara pollinerad av abiotiska faktorer såsom vind och vatten men även av biotiska faktorer, det vill säga med hjälp av en pollinatör (Culley et al 2002). Ambofila växter kan skifta från insektspollination till vindpollination om pollinatören försvinner eller om det finns en temporal eller spatial förändring i när pollinatören besöker värdväxten (Cox 1991; Weller 1990; Godwillie 1999). För att vindpollination ska vara fördelaktigt och evolveras fram krävs även ett visst habitat och klimat samt att växten ifråga har vissa morfologiska egenskaper, vilket tidigare nämnt att alla kottepalmer har (Niklas 1987; Hall & Walter 2011). Om de abiotiska omständigheterna pekar mot vindpollination och pollinatörerna blir allt ovanligare så slutar växterna främja egenskaper som gynnar insektspollination vilket i sin tur leder till vindpollination. Arter som redan har små och lätta pollen har givetvis fördelar om vindpollination främjas (Culley et al. 2002). Pollinationsmekanismen kan även gå åt andra hållet, det vill säga från vindpollination till insektspollination. Det sker mindre frekvent, men händer när arter sprids till ett mindre blåsigt habitat och pollinatörer finns tillgängliga (Culley et al. 2002). Ofta finns en ”evolutionär övergångsfas” av ambofili innan växten övergår från strikt vind- eller insektspollinerad till det motsatta (Linder 1988). Ambofili har upptäckts hos familjer som man trott varit strikt vindpollinerade t.ex. blomväxtfamiljen Salicaceae (Sacchi & Price 1988), men man vet ännu inte om ambofili är ett stabilt stadium och en ny pollinationsmekanism eller om det alltid är en övergångsfas (Stelleman 1984).

Då subgruppen *Rumphiae* i släktet *Cycas* har spridit sig väldigt långt med hjälp av vatten (Hill 1994) uppstår frågan om vindpollinering evolverat fram inom gruppen. Eftersom kottepalmspollinatörer konsekvent är specialister, så borde flytten från fastlandet till öarna medföra avsaknad av pollinatör och problem med pollinationen, åtminstone under en period. Eftersom den närmsta fastlandsarten med känd pollination är *Cycas revoluta*, som främst anses vara insektspollinerad (Kono & Tobe 2007), antas det att de *Rumphiae*-arter som har svampigt lager kring fröet också var insektspollinerade innan spridningen till öarna. Men med sådan fröspridning känns det osannolikt att ha en värdspecifik pollinatör, eftersom det skulle betyda att det vore omotiverat att ha möjligheten sprida sig långt utan att kunna etablera sig på platsen (Hall & Walter 2011).

Dessa ”ö-*Cycas*” kan antingen ha utvecklat sin insektspollination konvergent, eller så är de tillräckligt nära fastlandet för att deras värdspecifika insekter ska kunna förflytta sig. Det sist nämnda kan inte stämma för *Cycas thouarsii* eftersom den närmsta fastlandsarten är *Encephalartos* som har en helt annan pollinatör än vad *Cycas* generellt har (Hall & Walter 2011).

Ingen riktig pollinationsstudie har gjorts på dessa ”ö-*Cycas*” men andra studier har visat att de flesta ”*ö-Cycas*” man undersökt har egenskaper som förknippas med insektspollination, såsom stark odör

och pollen som klumpar ihop sig (Marler & Terry 2009; Hall & Walter 2011). Man ska dock ha i åtanke att ö-arter ofta har unika morfologiska anpassningar och inte alltid är jämförbara med fastlandsarter. Därför bör man inte på förhand, och baserat på några få egenskaper, bedöma om arten är vind-eller insektspollinerad (Culley et al. 2002).

Slutsatser

Det är idag kontroversiellt att påstå att insektpollination är den mest ursprungliga pollinationsmekanismen hos fröväxter, men det finns fler och fler belägg som antyder detta. Ett exempel på det är att man hos fröväxter har hittat nya fossil som tyder på mer än slumpmässiga associationer mellan växter och insekter. Dessa insekter kan ha bidragit till pollination hos tidiga fröväxter som i annars var självpollinerade (Taylor et al. 2008). Något som också stöder den tesen är att de gymnospermpollen som fastnat på *Gymnopollisthrips* (Thysanoptera) har egenskaper som påminner om fossila angiospermpollen associerade med insektspollination (Hu, Dilcher & Taylor 2012). Dagens gymnosperm-pollen saknar dessa egenskaper (ex. kladdighet) (Penalver et al. 2011). Det kan tyda på att många gymnospermer kan ha varit insektspollinerade från början, men sedan övergått till vindpollination. Alltså kan man inte hävda att vissa egenskaper hos kottepalmer, t ex den stängda kotten hos Zamiaceae, skulle representera en evolutionär innovation och vara anpassning till insektspollination. Det är kanske troligare att den stängda kotten är en ursprunglig egenskap, medan den öppna kotten hos Cycadaceae är en innovation som främjar vindpollination.

Konkreta bevis för samevolution mellan kottepalmer och vivlar saknas, men det finns flera indikationer på att så kan vara fallet, t. ex. att många kottepalmssläkten har sitt eget släkte av vivlar som pollinatörer och att varje specifik kottepalmsart pollineras av en specifik vivelart (Stevenson et al. 1998). Dessutom ska tilläggas att denna interaktion mellan insekter och kottepalmer finns på fyra olika kontinenter vilket kan antyda parallell evolution eller att insektspollination vore det ursprungliga som fanns redan under Gondwana-tiden, och att de sedan fortsatt att evolvera mot en mer specifik interaktion på de olika kontinenterna.

Zamiaceae

Det finns en enighet kring att familjen Zamiaceae är insektspollinerad, men genom litteraturen har jag hittat flera frågetecken. Ett exempel är att det finns flera pollinationsstudier på Zamiaceae, bl.a. en från Suinyuy et al. (2009), där jag uppmärksammat att vindpollination inte alls övervägts eller undersökts som en möjlig mekanism. Vad säger detta om trovärdigheten i de slutsatser som dragits i studien? Motsätter detta att Zamiaceae skulle vara strikt insektspollinerade?
Dessutom är släktet *Stangeria* svårplacerat fylogenetiskt (Chaw et al. 2005) och i den enda pollinationsbiologiska studien sätter *Stangeria* frön även vid uteslutning av insekter (Proches & Johnson 2009). Samma sak har upptäckts i studier på *Encephalartos villosus* och *Zamia* (Norstog et al. 1995; Donaldson 1997). Det har även visat sig att alla kottepalmspollen är väl anpassade till vindpollination, till och med de som har de mest specifika interaktionerna mellan insekt och värdväxt, exempelvis *Zamia furfuraceae* (Hall & Walter 2011).
Med den kunskap vi har idag är det inte självklart hur dessa data ska tolkas. Är ovan nämnda kottepalmer ursprungligen insektspollinerade men preadapterade till att klara vindpollination? Eller indikerar data snarare att vindpollination är det ursprungliga? Är vissa kottepalmer konsekvent är ambofiliska eller utgör ambofili snarare en övergångsfas mot antingen strikt vindpollination eller strikt insektspollination? Är ambofili ett stabilt tillstånd och en egenskap av evolutionär betydelse som skulle kunna vara till hjälp vid utredning av fylogenier, till exempel i fallet *Stangeria*?

Cycadaceae

Familjen Cycadaceae med släktet *Cycas* lämnar också många pollinationsbiologiska frågetecken. Bristen på pollinationsstudier är stor; bara nio av de ca 100 arterna har studerats. Om fler pollinationsstudier fanns skulle man med hjälp av en fylogeni kunna undersöka var pollinationsskiften skett och därefter kunna bedöma huruvida *Cycas* ursprungligen var insekts- eller vindpollinerad. Dessutom är resultaten i många studier aningen diffusa. Ofta finns tecken på både vind- och insektspollination. Nyare studier på *Cycas revoluta* föreslår ambofili, vilket gör att man bör tyda de föregående studierna med en viss försiktighet, kanske till och med omvärdera dem helt. Två av de senaste studierna på *Cycas* behandlar *Cycas beddomei* och *Cycas sphaerica* som båda konstateras vara vindpollinerade men även associeras med insekter (Raju & Jonathan 2010). Dessa två arter har även en högre temperatur i hankotten vid pollinering, och det är en typisk egenskap vid insektspollination. Möjligen är det så att dessa *Cycas*-arter evolutionärt sett är på väg mot insektspollination, eller att de båda är ambofiliska. *Cycas sphaerica* har undersökts i områden som är öppna och blåsiga, alltså just sådana områden där pollen lätt färdas mellan han- och honkottar och att en insekt inte är nödvändig. Men *Cycas sphaerica* växer även i områden med tät växtlighet där hon- och hanplantorna växer långt ifrån varandra, och om undersökningen utförts i ett sådant habitat kanske utfallet hade blivit ett annat.

Ett annat problem med utredningen av pollination hos *Cycas* är de alternativa pollinationsmekanismerna hos arterna *Cycas circinalis* och *Cycas panzhihuaensis*, där dessa två först använder vind som pollinationsmekanism men sedan behöver insekter, pollinationsdroppe eller vatten för vidare pollination (Wang et al. 1997; Niklas & Norstog 1984). Är detta en ambofilisk mekanism eller istället ytterligare alternativt att bli pollinerad på?
Subgruppen *Rumphiae*, som har frön med ett svampigt lager, tenderar vara insektspollinerade vilket helt motstrider funktionen att kunna sprida sig långt, men andra studier har visat att pollination kan gå från vind- till insektspollination (Culley et al. 2002). Det kan vara vad som skett i subgruppen: att dessa arter varit vindpollinerade men etablerat sig på mindre blåsiga platser där en pollinatör funnits tillgänglig. Hall & Walter (2011) menar att ö-arterna har många likheter med *Cycas revoluta*, som faktiskt kan utnyttja vindpollinering. Men med tanke på alla dessa osäkerheter och lösa resonemang föreslår jag inför vidare studier att man undersöker dessa ”ö-*Cycas”* mer grundligt och tar hänsyn till att arter kan vara ambofilia och inte nödvändigtvis antingen vind- eller insektspollinerad.

Referenslista

Bell PR & Hemsley AR (2000) Green plants their origin and diversity. 2a uppl. Camebridge: Cambridge University Press.

Brenner ED, Stevenson DW, Twigg, RW (2003) Cycads: evolutionary innovations and the role of plant-derived neurotoxins. Trends in Plant Science Vol. 8: 446-452.

Chamberlain C J (1935) Gymnosperms: structure and evolution. Chicago: University of Chicago Press.

Chaw SM, Walters TW, Chang CC, Hu SH & Chen SH (2005) A phylogeny of cycads (Cycadales) inferred from chloroplast matK gene, trnK intron, and nuclear rDNA ITS region. Molecular Phylogenetics and Evolution Vol. 37: 214-234.

Crepet W (1983) The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In Pollination biology. New York (Academic Press) :31-48.

Crepet WL, Dilcher DL & Potter FW (1974) Eocene angiosperm flowers. Science Vol. 185: 781-782.

Crowson RH (1981) Biology of the Coleoptera. New York: Academic press.

Crowson RH (1991) Relationshipt o cycads. In: Advances in Coleopterology. (red. Zunino M, Belles X & Blas M), s. 13-28. Barcelona: European Association of Coleopterology.

Cox PA (1991) Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 333: 217–224.

Culley MT, Weller GS & Sakai KA (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. TRENDS in Ecology & Evolution Vol. 17(8): 361-369.

Dehgan B & Yuen CKKH (1983) Seed Morphology in Relation to Dispersal, Evolution, and Propagation of Cycas L. Botanical Gazette Vol. 144(3): 412-418.

DeVries P (1983) Zamia skinneri and Z. fairchildiana. In: Costa Rica natural history (red. Janzen D), s. 349-350. Chicago: University of Chicago Press.

Dilcher DL (1979) Early angiosperm reproduction: An introductory report. Review of Palaeobotany and Palynology Vol. 27: 291 – 328.

Donaldson SJ (1997) Is there a floral parasite mutualism in cycad pollination? The pollination biology of Encephalartos villosus (Zamiaceae). American Journal of Botany Vol. 84(10): 1398-1406.

Downie DA, Donaldson JS & Oberprieler RG (2008) Molecular systematics and evolution in an African cycad-weevil interaction: Amorphocerini (Coleoptera: Curculionidae: Molytinae) weevils on Encephalatos. Molecular Phylogenetics and Evolution Vol. 47: 102-116.

Farrell BD (1998) 'Inordinate fondness' explained: why are there so many beetles? Science Vol. 281: 555–559.

Forster IP, Machin JP, Mound L & Wilson WG (1994) Insects Associated with Reproductive Structures of Cycads in Queensland and Northeast New South Wales, Australia. Biotropica Vol. 26(2): 217-222.

Grimaldi D & Engel MS (2005) Evolution of Insects. Cambridge: Cambridge University Press.

Goodwillie C (1999) Wind pollination and reproductive assurance in Linanthus parviflorus (Polemoniaceae), a self-incompatible annual. American Journal of Botany Vol. 86: 948–954.

Hall JA & Walter HW (2011) Does pollen aerodynamics correlate with pollination vector? Pollen settling velocity as a test for wind versus insect pollination among cycads. (Gymnospermae: Cycadaceae: Zamiaceae). Biological Journal of the Linnean Society Vol. 1004: 75-92.

Harris TM (1961) The fossil cycads. Paleobotanist Vol. 4: 313-323.

Hermsen JE, Taylor NT, Taylor LE & Stevenson WD (2006) Cataphylls of the Middle Triassic cycad Antarcticycas schopfii and new insight into cycad evolution. American Journal of Botany Vol. 93(5): 724-738.

Hill KD (1994) The Cycas rumphii Complex (Cycadaceae) in New Guinea and the Western Pacific. Australian Systematic Botany Vol. 7: 543-567.

Hill KD, Chase MW, Stevenson DW, Hills HG, & Schutzman B (2000) The families and genera of cycads: a molecular phylogenetic analysis of cycadophyta based on nuclear and plastid DNA sequences. International Journal of Plant Science Vol. 164: 933-948.

Johnson LAS (1959) The families of cycads and the Zamiaceae of Australia. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales Vol. 85:64–117.

Johnson LAS & Wilson KL (1990) Cycadaceae with the single living order Cycadales. In the families and genera of vascular plants, In: Families and Genera of Vascular Plants (red. Kubitzki K) New york: Springer-Verlag, Berlin Heidberg.

Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA & Stevens PF (1991) Plant systematics a phylogenetic approach. Massachusetts, USA: Sinauer Associates, inc Sunderland.

Kato M, Inoue T, Nagamitsou T (1995) Pollination biology of Gnetum (Gnetaceae) in a lowland mixed dipterocarp forest in sarawak. American Journal of Botany Vol. 7: 862-868.

Keppel G, Lee WS & Hodgskiss PD (2002) Evidence for Long Isolation Among Populations of a Pacific Cycad: Genetic Diversity and Differentiation in Cycas seemannii A.Br. (Cycadaceae). The American Genetic Association Vol. 93: 133-139.

Klavins DS, Taylor LE, Krings M & Taylor NT (2003) Gymnosperms from the middle triassic of Antarctica: The first structurally preserved cycad pollen cone. International Journal of Plant Sciences Vol. 164(6): 1007-1020.

Klavins DS, Kellogg WD, Krings M, Taylor LE & Taylor NT (2005) Coprolites in a Middle Triassic cycad pollen cone: evidence for insect pollination in early cycads? Evolutionary Ecology Research Vol. 7: 479-488.

Kono M & Tobe H (2007) Is Cycas revoluta (Cycadaceae) wind- or insectpollinated? American Journal of Botany Vol. 94: 847-855.

Kyoda S & Setoguchi H (2010) Phylogeography of Cycas revoluta Thunb. (Cycadaceae) on the Ryukyu Islands: very low genetic diversity and geographical structure. Plant Systematics Evolution Vol. 288:177-189.

Labandeira C (1998) Early history of arthropod and vascular plant associations. Annual Review Earth Planet Science. Vol. 26: 329-77.

Labandeira CC (2000) The paleobiology of pollination and its precursors. Paleontology Society Vol. 6: 233-269.

Labandeira CC (2010) The pollination of Mid Mesozoic seed plants and the early history of long-proboscid insects. Annals of the Missouri Botanical Garden Vol. 97: 469-513.

Labandeira CC, Kvacek J & Mostovski BM (2007) Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. TAXON Vol. 56: 663-695.

Mamay HS (1969) Cycads: Fossil Evidence of Late Paleozoic Origin. Science Vol. 164(3877): 295-296.

Mamay HS (1976) Paleozoic origin of the cycads. Geological survey professional paper.

Marler ET & Terry LI (2011) Arthropod invasion disrupts Cycas micronesia seedling recruitment. Communicative and Integrative Biology Vol. 4(6): 778-780.

Millay MA & Taylor TN (1979) Paleozoic seed fern pollen organs. Botanical Review Vol. 45: 301-375.

Mound LA & Terry I (2001) Pollination of the central Australian cycad, Macrozamia macdonnellii, by a new species of basal clade thrips (Thysanoptera). International Journal of Plant Sciences Vol. 162: 147-154.

Nagalingum NS, Marshall CR, Quental TB, Rai HS, Little DP & Mathews S (2011) Recent synchronous radiation of a living fossil. Science Vol. 334: 796-799.

Niklas KJ & Norstog K (1984) Aerodynamics and Pollen Grain Depositional Patterns on Cycad Megastrobili: Implications on the Reproduction of Three Cycad Genera (Cycas, Dioon, and Zamia). Botanical Gazette Vol. 145(1): 92-104.

Niklas KJ (1987) Pollen capture and wind-induced movement of compact and diffuse grass panicles: Implications for pollination efficiency. American Journal of Botany. Vol. 74: 74-89.

Norstog K & Stevenson DW (1980) Wind? Or insects? The pollination of cycads. Fairchild Tropical Garden Bull Vol. 35(1): 28-30.

Norstog KJ & Fawcett P (1989) Insect – cycad symbiosis and its relation to the pollination of Zamia furfuracea (Zamiaceae) by Rhopalotria mollis (Curculionidae). American Journal of Botany Vol. 76: 1380-1394.

Norstog KJ & Nicholls JT (1997) The Biology of Cycads. Ithaca NY: Cornell University Press.

Norstog KJ, Stevenson DW & Niklas KJ (1986) The role of beetles in the pollination of Zamia furfuracea L. fil. (Zamiaceae). Biotropica Vol. 18: 300-306.

Norstog KJ, Nicholls TJ, Vovides AP & Espinosa E (1995) Insect pollination of cycads: evolutionary and ecological considerations. In: Proceedings of the third international conference on cycad biology, (red. Vorster P), s. 265–286. Sydafrika: Cycad Society of South Africa, Stellenbosch.

Ornduff R (1991) Size Classes, Reproductive Behavior, and Insect Associates of Cycas media (Cycadaceae) in Australia. Botanical Gazette Vol. 152(2): 203-207.

Oberprieler RG (1995) The weevils (Coleoptera: Curculionoidea) associated with cycads. 1. Classification, relationships, and biology. In: Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. The Cycad Society of South Africa, (red. Vorster P), s. 295–334. Sydafrika: Stellenbosch.

Oberprieler RG, Marvaldi AE & Anderson RS (2007) Weevils, weevils, weevils everywhere. Zootaxa Vol. 1668: 491-520.

Pant DD (1973) Cycas and the Cycadales. Allahabdad: Central Book Depot.

Penalver E, Labandeira C, Barrón E, Delciòs X, Nel P, Nel A, Tafforeau P & Soriano C (2011) Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. Pnas Vol. 22: 8623-8628.

Proches S & Johnson SD (2009) Beetle pollination of the fruit-scented cones of the South African cycad Stangeria eriopus. American Journal of Botany Vol. 96(9): 1722-1730.

Proctor HC & Harder LD (1996) Effect of pollination success on floral longevity in the orchid Calypso bulbosa (Orchidaceae). American Journal of Botany Vol. 83(10): 1355.

Raju SAJ & Jonathan KH (2010) Anemophily, accidental cantharophily, seed dispersal and seedling ecology of Cycas sphaerica Roxb. (Cycadaceae), a data-deficient red-listed species of northern Eastern Ghats. Current Science Vol. 99(8): 1105-1111.

Raju SAJ & Jonathan KH (2010) Reproductive ecology of Cycas beddomei Dyer (Cycadaceae), an endemic and critically endangered species of southern Eastern Ghats. Current Science Vol. 99(12): 1833-1840.

Rydin C, Khodabandeh A, Endress PK (2010) The female reproductive unit of Ephedra (Gnetales): comparative morphology and evolutionary perspectives. Botanical Journal of the Linnean Society Vol. 163:387–430.

Sacchi CF & Price PW (1992) The relative roles of abiotic and biotic factors in seedling demography of arroyo willow, Salix lasiolepis. American Journal of Botany Vol. 79: 395-405.

Simpson M (2010) Plant systematics. 2a uppl. Elsevier.

Stelleman P (1984) Refelctions of the transition from wind pollination to ambophilly. Acta Botanica Neerlandica Vol. 40: 497-508.

Suinyuy TN, Donaldson JS & Johnson SD (2009) Insect pollination in the African cycad Encephalartos friderici-guiliemi Lehm. South African Journal of Botany Vol. 75: 682-688.

Tang W (1987) Insect pollination in the Cycad Zamia pumila (Zamiaceae). American Journal of Botany Vol. 74(1): 90-99.

Tang W, Oberprieler RG, Yang SL (1991) Beetles (Coleoptera) in cones of Asian Cycas: diversity, evolutionary patterns, and implications for Cycas taxonomy. Biology and conservation of cycads Vol. 1: 280-297.

Taylor NT, Taylor LE & Krings M (2008) Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. Elsevier inc.

Terry I (2001) Thrips and Weevils as Dual, specialist pollinators of the Australian Cycad Macrozamia communis (Zamiaceae). International Journal of Plant Sciences Vol. 162(6): 1293-1305.

Terry I, Roe M, Tang W & Marler EM (2009) Cone insects and putative pollen vectors of the endangered cycad Cycas micronesia. Micronesica Vol. 41(1): 83-99.

Terry LI, Walter GH, Donaldson SJ, Snow E, Forster PI & Machin PJ (2005) Pollination of Australian Macrozamia cycads (Zamiaceae): effectiveness and behavior of specialist vectors in a dependent mutualism. American journal of Botany Vol. 92(6): 931-940.

Terry I, Moore CJ, Walter GH, Forster PI, Roemer B, Donaldson JD & Machin PJ (2004) Association of cone thermogenesis and volatiles with pollination specificity in Macrozamia cycads. Plant systematics and evolution Vol. 243: 233-247.

Vorster P (1996) Encephalartos senticosus (Zamiaceae): a new species from Northern KwaZulu-Natal and Swaziland. South Afrika Journal of Botany Vol. 62(2): 76-79.

Vovides PA, Ogata N & Sosa V (1997) Pollination of endangered Cuban cycad Microcycas calcoma (Miq.) A.D.C. Botanical Journal of the Linnean Society Vol. 125: 201-210.

Wang Q, Li CL, Yang SY, Huang R & Chen FL (1997) Pollination Biology of Cycas panzhihuaensis. L. Zhou et S.Y.Yang. Acta Botanica Sinica Vol. 39: 2. (Bara sammanfattningen, artikeln är på kinesiska).

Wilson WG (2002) Insect pollination in the Cycad Genus Bowenia Hook. Ex Hook. f. (Stangeriaceae). Biotropica Vol. 34(3): 438-441.