



Biodiversidad de Zamiaceae en México

Biodiversity of Zamiaceae in Mexico

Fernando Nicolalde-Morejón^{1✉}, Jorge González-Astorga², Francisco Vergara-Silva³, Dennis W. Stevenson⁴, Octavio Rojas-Soto⁵ y Anwar Medina-Villarreal²

¹Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana. Av. Luis Castelazo Ayala s/n, Col. Industrial Ánimas, 91190 Xalapa, Veracruz, México.

²Laboratorio de Genética de Poblaciones, Red de Biología Evolutiva. Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec Núm. 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

³Laboratorio de Sistemática Molecular (Jardín Botánico), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 3er Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 México, D. F. México.

⁴The New York Botanical Garden. Bronx, Nueva York, 10458-5120, USA.

⁵Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec Núm. 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ enicolalde@uv.mx

Resumen. Dentro de los grupos actuales de espermatofitas, plantas con semilla, las cícadas cuentan con el registro fósil más antiguo. A pesar de ello, su estatus como “fósiles vivientes” ha sido puesto en entredicho recientemente con base en resultados de estudios filogenéticos moleculares. El grupo presenta apomorfías morfológicas vegetativas y posiblemente también reproductivas, siendo *Cycas* el género más divergente. Junto con Australia y Sudáfrica, México es uno de los 3 centros de diversidad del orden Cycadales, con 54 especies pertenecientes a 3 de los géneros que constituyen la familia Zamiaceae: *Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia*. En este sentido, México es la región más diversa y con el mayor número de endemismos (88.9%) de la familia Zamiaceae en el Neotrópico. En general, el estado de conservación de los 3 géneros es crítico, debido a lo cual, todas las especies de cícadas mexicanas se encuentran bajo alguna categoría de riesgo, de acuerdo con la Nom-059-Semarnat-2010. Finalmente, consideramos que el conocimiento generado hasta el momento sobre las cícadas en nuestro país, en términos de sistemática, biología evolutiva y conservación, nos permitirá esclarecer diferentes escenarios evolutivos, principalmente aquellos relacionados con los procesos y los patrones que han determinado su diversidad actual.

Palabras clave: *Ceratozamia*, *Dioon*, endemismo, “fósiles vivientes”, gimnospermas, México, *Zamia*, Zamiaceae.

Abstract. Cycads have the oldest fossil record among extant spermatophytes (seed plants). However, their ‘living fossils’ status has been recently questioned, based on the results of molecular phylogenetic studies. The group has morphological apomorphies, mainly in vegetative but possibly also in reproductive characters, with *Cycas* as the most divergent genus. Besides Australia and South Africa, Mexico is one of the 3 centers of diversity for the order Cycadales, with 54 species belonging to 3 of the genera comprising the family Zamiaceae: *Ceratozamia*, *Dioon* and *Zamia*. The percentage of the Mexican species of Zamiaceae (88.9%) represents the highest value for this parameter for the family in the Neotropics. Overall, the state of conservation for the 3 genera is critical, since all Mexican cycad species are included in a risk category, according to the Nom-059-Semarnat-2010. Finally, we consider that the knowledge generated so far on Mexican cycads, in terms of systematics, evolutionary and conservation biology, will allow us to clarify different evolutionary scenarios, especially those related to the processes and patterns that have shaped its current diversity.

Key words: *Ceratozamia*, *Dioon*, endemism, “living fossil”, gymnosperms, Mexico, *Zamia*, Zamiaceae.

Introducción

Observaciones generales. El orden Cycadales, división Cycadophyta, es un taxón perteneciente al grupo informal de las gimnospermas dentro de la superdivisión

Spermatophyta -reino Plantae, subreino Tracheobionta-. Comprende 10 géneros modernos: *Bowenia* Hook. ex Hook. f., *Ceratozamia* Brongn., *Cycas* L., *Dioon* Lindl., *Encephalartos* Lehm., *Lepidozamia* Regel, *Macrozamia* Miq., *Microcycas* (Miq.) A.DC., *Stangeria* T. Moore y *Zamia* L., y un número considerable de entidades taxonómicas extintas, provenientes de todos los continentes (Norstog y Nicholls, 1997). Si bien el registro

fósil de las cícadas se remonta al Mesozoico, hace 250 millones de años, los análisis filogenéticos y de datación basados en datos moleculares sugieren que las especies contemporáneas tienen una antigüedad aproximada de 12 millones de años (Nagalingum et al., 2011).

Además de Norstog y Nicholls (1997), los tratamientos de Stevenson (1990a, 2001) Jones (2002) y Whitelock (2002) son de utilidad en la compilación de información básica sobre la morfología del orden Cycadales y otros aspectos generales de su biología.

Descripción morfológica. Las cícadas presentan tallos arborescentes (Fig. 1) o subterráneos. Algunas especies de cícadas arborescentes en el género *Lepidozamia* pueden alcanzar los 15 m de alto; en contraste, las especies de talla pequeña y tallos de hábito subterráneo, como es el caso de algunas especies de *Zamia*, tienen hojas que rondan los 20 cm de largo. Aquellos taxa con crecimiento arborescente suelen estar cubiertos por bases foliares persistentes y por catáfilas, mientras que los géneros subterráneos pueden conservar dichas estructuras (por ejemplo, *Cycas*, *Encephalartos* y algunas especies de *Macrozamia*) o carecer de ellas (por ejemplo, *Bowenia*, *Stangeria*, *Zamia*). La dioecia, la formación de estructuras reproductivas, estróbilos y conos, masculinas o femeninas



Figura 1. *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichler.

en plantas separadas, es una condición generalizada en las cícadas. La identificación del sexo de un individuo determinado mediante caracteres morfológicos sólo puede hacerse al observar sus estróbilos en la etapa de madurez sexual. Este evento puede tardar varios años, dependiendo del género.

Las raíces de las cícadas, usualmente suculentas y tuberosas, pueden formar sistemas secundarios que, además de captar agua y nutrientes, anclan y dan soporte al tronco. Un tipo especial de raíz en ciertas cícadas es el coraloide, que funciona como sitio físico de la simbiosis con cianobacterias fijadoras de nitrógeno.

En las cícadas, los caracteres vegetativos –particularmente los foliares– son altamente variables, aunque las partes de cada hoja son distinguibles con relativa facilidad (Fig. 2). Característicamente, las hojas son pinnadas, y cada hoja se compone de un pecíolo y un raquis que sustenta un número variable de folíolos dispuestos en pares y configurados de manera alterna. *Cycas* y *Stangeria* presentan una vena media en los folíolos como carácter apomórfico vegetativo, al igual que *Chigua* (Stevenson, 1990b; Stevenson et al., 1996), género recientemente propuesto como sinónimo de *Zamia* (Lindstrom, 2009).

En contraste con los caracteres foliares, la morfología de los estróbilos o conos de las cícadas es poco variable. Estos son típicamente gimnospermos, en cuanto a su carencia de homólogos estructurales de carpelos y a la diferenciación morfológica –evidentemente ligada a la condición dioica– en estróbilos masculinos simples (formados por microesporófilas productoras de gametofitos masculinos) (Fig. 3) y estróbilos femeninos compuestos (con megasporófilas formadoras de óvulos) (Fig. 4). *Cycas* es excepcional debido a la ausencia de estróbilos femeninos en sentido estricto. El tamaño de los conos masculinos maduros varía de 3 cm de largo en *Z. melanorrhachis* D. W. Stev. (Colombia), hasta 30 cm en *Z. lindenii* (Ecuador); asimismo, los conos femeninos pueden medir desde 8 cm, como es el caso de *Ceratozamia latifolia* (México), hasta 40 cm en *Dioon spinulosum* (Oaxaca, México).

Hábitat. Las cícadas actuales habitan mayoritariamente en zonas sub-tropicales, y sólo unas cuantas especies se encuentran en hábitats ecuatoriales, usualmente en zonas elevadas con temperatura y humedad baja. Varias especies de *Zamia* suelen habitar áreas boscosas o selváticas con menor elevación, con temperaturas y humedades mayores. Algunas especies en *Dioon*, *Encephalartos* y *Macrozamia* pueden tolerar heladas.

Ciclo de vida. La fertilización en cícadas supone un traslape temporal en la maduración de los estróbilos masculinos y femeninos. En la mayor parte de las especies, la transferencia del polen es entomófila –es decir, está mediada por vectores



Figura 2. *Zamia katzeriana* (Regel) E. Retting.



Figura 3. *Ceratozamia mexicana* Brongn.

animales, por ejemplo curculiónidos— aunque en ocasiones puede ser anemófila. La polinización y la fertilización están bien separadas en las cicadas, pudiendo transcurrir entre 3 y 7 meses entre los 2 eventos. La presencia de espermatozoides móviles es una apomorfia de las cicadas; estos gametos se producen en el tubo polínico después de la germinación post-polinización.

La embriogénesis inicia con una etapa de núcleos celulares libres, seguida por la formación de paredes celulares y la diferenciación en unos cuantos tipos celulares, por ejemplo, células suspensorias. En su estado maduro el embrión se alarga, adquiere forma de torpedo, y presenta un nodo cotiledonario donde se distingue un epicótilo superior compuesto por un meristemo apical y



Figura 4. *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichler.

un primordio foliar. La coleorriza que cubre al epicótilo asimismo proporciona protección durante la emergencia de la raíz primaria.

Con excepción de *Cycas*, que tiene semillas platispérmicas, la formación de semillas radialmente simétricas en las cícadas da pie a la germinación, durante la cual emerge la radícula del embrión para fijarse en el sustrato. Los cotiledones permanecen dentro de la semilla, y obtienen nutrientes del megagametofito hasta que el sistema radical se ha establecido por completo en el suelo.

La anatomía de los esporofitos queda definida durante el crecimiento de la plántula unifoliar. En los meses y/o años siguientes, aumenta el número de hojas, crece el tronco y finalmente se forman los estróbilos dentro de los cuales tiene lugar el desarrollo de los gametofitos masculinos y femeninos.

Diversidad

Número de especies y distribución. En México se distribuye un total de 54 especies de la familia Zamiaceae. De este total, 25 especies corresponden al género *Ceratozamia*, 13 a *Dioon* y 16 a *Zamia*. La nomenclatura válida de éstas, así como su distribución por estados delimitados políticamente, se presenta en el cuadro 1.

El porcentaje de endemismo en México es de 88.9%; de 54 especies que habitan en el territorio mexicano, 48 son endémicas. Por estados de la república, este patrón se distribuye de la siguiente manera: Oaxaca 9, Chiapas 8, Veracruz 5, y San Luis Potosí, Tabasco, Hidalgo y Tamaulipas 1 especie.

Porcentaje del total mundial del grupo. Actualmente, existen 331 especies de cícadas catalogadas a nivel mundial (Osborne et al., 2012). De este total, en México se distribuyen 54 especies, lo cual representa el 16% de la diversidad del orden Cycadales, colocando a México en el segundo lugar mundial en diversidad de este grupo, solo después de Australia.

Estimación del número de especies por describirse y regiones biogeográficas correspondientes. Si bien durante el siglo XX se registran periodos importantes de estudio de las cícadas en México por parte de investigadores extranjeros —por ejemplo Chamberlain (1911, 1923)— el trabajo intensivo de exploración y descripción para el grupo se concentra en los últimos 30 años (Osborne et al., 2012; Fig. 6). Al considerar la evidencia taxonómica recopilada en el presente trabajo y en publicaciones taxonómicas recientes para el género *Ceratozamia* (Vovides et al., 1983; Stevenson et al., 1986; Vázquez-Torres y Vovides, 1998; Vovides, 1999; Pérez-Farrera et al., 2001; Vovides et al., 2001; Avendaño et al., 2003;

Pérez-Farrera et al., 2004; Vovides et al., 2004; Haynes et al., 2008; Vovides et al., 2008a, b; Pérez-Farrera et al., 2009), el género *Dioon* (De Luca y Sabato, 1979; De Luca et al., 1980a, b; 1981a, b, 1984; Chemnick et al., 1997; Gregory et al., 2003; Nicolalde-Morejón et al., 2009a) y *Zamia* (Nicolalde-Morejón, 2009b), así como los datos publicados sobre estudios poblacionales ligados al programa de investigación en genética de poblaciones de las cícadas de México (González-Astorga et al., 2003, 2005, 2006, 2008; Cabrera-Toledo et al., 2008, 2010), consideramos que es poco probable el descubrimiento de especies nuevas, en términos tradicionales (Nicolalde-Morejón et al., 2009a). Por el contrario, consideramos que en la actualidad los 3 géneros mexicanos requieren una revisión taxonómica crítica que permita corroborar y/o refutar, en el contexto del ‘círculo taxonómico’ (*sensu* DeSalle et al., 2005; Goldstein y DeSalle, 2011) una posible sobre-estimación de la diversidad, en especial para los géneros *Ceratozamia* y *Dioon* (Nicolalde-Morejón et al., 2011).

Por otra parte, las provincias biogeográficas son una categoría que define unidades a una escala regional manejable y que permite describir los principales patrones geográficos con un significado evolutivo dentro de México. En este contexto, a pesar de las múltiples propuestas de regionalización del país en diferentes categorías bajo una jerarquía biogeográfica (Morrone y Gutiérrez, 2005), la propuesta de Arriaga et al. (1997) es la más usada a la fecha. Sin embargo, Morrone (2002) propuso una modificación de la regionalización de Arriaga et al. (1997), la cual consistió en la unificación de las siguientes provincias: Altiplano Norte y Sur, del Cabo con Baja California, Yucatán con El Petén, Oaxaca con Sierra Madre del Sur, y Soconusco Norte con la provincia de la Costa del Pacífico, el resto permaneció igual. Dicho lo anterior, para la descripción de la distribución de las cícadas mexicanas asociadas a las regiones biogeográficas, decidimos seguir la propuesta de Arriaga et al. (1997), con base en la particularidad de algunas de las provincias desde una perspectiva botánica, particularmente la de Oaxaca.

En este contexto, los 3 géneros se distribuyen en 15 de las 19 regiones biogeográficas, excepto en el Altiplano Norte (Chihuahuense), Baja California, California y el Cabo. Dieciocho de las 25 especies de *Ceratozamia* habitan en 2 regiones biogeográficas, el Golfo de México y Sierra Madre Oriental; a nivel de especies, únicamente *C. mexicana* y *C. latifolia* incluyen en su distribución 3 regiones, por lo que, en su gran mayoría las especies de este género habitan en 1 o 2 regiones biogeográficas (Cuadro 1, Fig. 5A). En *Dioon*, 8 de 13 especies habitan en 2 regiones biogeográficas, la Costa del Pacífico y Sierra Madre del Sur; en tanto, *D. angustifolium* y *D. tomasellii*,

Cuadro 1. Lista de especies de la familia Zamiaceae en México, distribución y regiones biogeográficas

Núm	Especie	País	Estado	Altitud (m)	Nom-059-Semarnat-2010	Región biogeográfica
1	<i>Ceratozamia alvarezii</i> Pérez-Farr. Vovides et Iglesias	México	Chiapas	600-1 200	P	PAC
2	<i>C. becerrae</i> Pérez-Farr., Vovides et Schutzman	México	Chiapas, Tabasco	350-600	A	GM
3	<i>C. brevifrons</i> Miq.	México	Veracruz	600-1 500	No evaluada	GM, SME
4	<i>C. chimalapensis</i> Pérez-Farr. et Vovides	México	Oaxaca	200-1 000	P	
5	<i>C. decumbens</i> Vovides, Avendaño, Pérez-Farr. et Gonz.-Astorga	México	Veracruz	600-800	P	OAX
6	<i>C. euryphyllidia</i> Vázq.Torres, Sabato et D.W.Stev.	México	Oaxaca, Veracruz	100-300	P	GM
7	<i>C. fuscoviridis</i> Moore	México	Hidalgo	900-1 400	No evaluada	SME
8	<i>C. hildae</i> G.P.Landry et M.C.Wilson	México	Querétaro, San Luis Potosí	700-900	A	APS, SME
9	<i>C. huastecorum</i> Avendaño, Vovides et Cast.-Campos	México	San Luis Potosí, Veracruz	650-1 300	A	GM
10	<i>C. kuesteriana</i> Regel	México	Tamaulipas	1 000-1 350	P	APS, SME
11	<i>C. latifolia</i> Miq.	México	Hidalgo, Querétaro San Luis Potosí	500-900	P	APS, GM, SME
12	<i>C. matudae</i> Lundell	México, Guatemala	México: Chiapas	800-1 100	P	PAC
13	<i>C. mexicana</i> Brongn.	México	Puebla, Veracruz	350-1 400	A	GM, SME, VOL
14	<i>C. miqueliana</i> H.Wendl.	México	Chiapas, Tabasco, Veracruz	100-400	P	GM, SMS
15	<i>C. mirandae</i> Vovides, Pérez-Farr. et Iglesias	México	Chiapas	800-1 350	P	PAC, SNC
16	<i>C. mixeorum</i> Chemnick, T.J.Greg. et Salas-Mor.	México	Oaxaca	1 300-1 900	P	SMS
17	<i>C. morettii</i> Vázq.Torres et Vovides	México	Veracruz	1 000-1 500	P	GM, SME
18	<i>C. norstogii</i> D.W.Stev.	México	Chiapas, Oaxaca	700-1 600	P	PAC
19	<i>C. robusta</i> Miq.	México, Guatemala, Belice	México: Chiapas	100-1 200	A	CHI, GM
20	<i>C. sabatoi</i> Vovides, Vázq.Torres, Schutzman et Iglesias	México	Hidalgo, Querétaro	800-1 500	A	APS, SME
21	<i>C. santillanii</i> Pérez-Farr. et Vovides	México	Chiapas	700-950	No evaluada	GM
22	<i>C. vovidesii</i> Pérez-Farr. et Iglesias	México	Chiapas	900-1 700	P	SNC
23	<i>C. whitelockiana</i> Chemnick et T.J.Greg.	México	Oaxaca	600-800	P	GM, OAX
24	<i>C. zaragozae</i> Medellín-Leal	México	San Luis Potosí	1 300-1 800	P	APS
25	<i>C. zoquorum</i> Pérez-Farr., Vovides et Iglesias	México	Chiapas	400-900	P	GM

Cuadro 1. Continúa

26	<i>Dioon angustifolium</i> Miq.	México	Nuevo León, Tamaulipas	400-900	P	APS, GM, SME, TAM
27	<i>D. argenteum</i> T.J.Greg., Chemnick, Salas-Mor. et Vovides	México	Oaxaca	1 050-1 600	P	OAX, SMS
28	<i>D. califanoi</i> De Luca et Sabato	México	Oaxaca, Puebla	1 000-2 000	P	OAX, VOL
29	<i>D. caputoi</i> De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Puebla, Puebla	1 200-2 000	P	BAL, VOL
30	<i>D. edule</i> Lindl.	México	Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz	0-1 200	P	GM, SME, VOL
31	<i>D. holmgrenii</i> De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Oaxaca	700-900	P	PAC, SMS
32	<i>D. merolae</i> De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Chiapas, Oaxaca	800-1 700	P	PAC, SMS, SNC
33	<i>D. purpusii</i> Rose	México	Oaxaca	1 000-1 350	P	OAX, SMS
34	<i>D. rzedowskii</i> De Luca, A. Moretti, Sabato et Vázq.Torres	México	Oaxaca	350-600	P	GM, OAX
35	<i>D. sonorensis</i> (De Luca, Sabato et Vázq.Torres) Chemnick, T.J.Greg. et Salas-Mor.	México	Sinaloa, Sonora	360-1 200	P	PAC, SMO, SON
36	<i>D. spinulosum</i> Dyer ex Eichler	México	Oaxaca	150-350	P	GM
37	<i>D. stevensonii</i> Nic.-Mor. et Vovides	México	Guerrero, Michoacán	350-1 600	No evaluada	BAL, PAC, VOL
38	<i>D. tomasellii</i> De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Durango, Jalisco, Nayarit	150-750	P	BAL, PAC, SMO, VOL
39	<i>Zamia cremnophila</i> Vovides, Schutzman et Dehgan	México	Tabasco	50-150	P	GM
40	<i>Z. fischeri</i> Miq.	México	Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas	140-900	P	GM, SME
41	<i>Z. furfuracea</i> L.f.	México	Veracruz	0-50	Pr	GM
42	<i>Z. grijalvensis</i> Pérez-Farr. Vovides et Martínez-Camilo	México	Chiapas	650-700	No evaluada	SMS
43	<i>Z. herrerae</i> S.Calderón et Standl.	México, Guatemala, El Salvador	México: Chiapas	100-600	P	GM, PAC
44	<i>Z. inermis</i> Vovides, J.D.Rees et Vázq.Torres	México	Veracruz	150-300	P	GM
45	<i>Z. katzeriana</i> (Regel) E. Rettig	México	Chiapas, Tabasco, Veracruz	200-700	P	GM
46	<i>Z. lacandona</i> Schutzman et Vovides	México	Chiapas	80-200	P	GM
47	<i>Z. loddigesii</i> Miq.	México	Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz	20-1 200	A	GM, SME

Cuadro 1. Continúa

48	<i>Z. paucijuga</i> Wieland	México	Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca	20-1 200	Pr	PAC, SMS, VOL
49	<i>Z. prasina</i> W.Bull	México, Guatemala	M: Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Yucatán	0-200	Pr	GM, PTN, YUC
50	<i>Z. purpurea</i> Vovides, J.D.Rees et Vázq. Torres	México	Oaxaca, Veracruz	50-200	P	GM
51	<i>Z. soconuscensis</i> Schutzman, Vovides et Delgan	México	Chiapas	900-1 400	P	PAC, SNS
52	<i>Z. sparteae</i> A.DC.	México	Oaxaca	200-400	P	PAC
53	<i>Z. variegata</i> Warsz.	México, Guatemala	M: Chiapas	80-150	Pr	GM
54	<i>Z. vazquezii</i> D.W.Stev., Sabato et De Luca	México	Veracruz	40-350	P	GM

Nota: Esta tabla fue elaborada con base en los registros de colecciones botánicas depositadas en diferentes herbarios nacionales e internacionales.

se distribuyen en 4 y 5 regiones, respectivamente (Cuadro 1, Fig. 5B). Finalmente, en *Zamia*, 12 de las 16 especies habitan en la región biogeográfica del Golfo de México y para 2 especies de amplia distribución, *Z. paucijuga* y *Z. prasina*, su intervalo incluye 4 regiones biogeográficas (Cuadro 1, Fig. 5C).

Patrones poblacionales y presencia en la Nom-059. Debido a que la categoría de conservación asignada a las especies se ha establecido conforme a la Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010 e incluye en su análisis los parámetros de distribución, abundancia, rareza y régimen de explotación (entre otros), consideramos que la inclusión de la categoría de riesgo, de acuerdo con la norma vigente (P: en peligro de extinción; A: amenazadas, Pr: sujeta a protección especial), engloba la información de los patrones poblacionales y parámetros asociados (Cuadro 1).

Curva acumulativa de especies. En 1789, desde el estado de Veracruz (México), se describe *Zamia furfuracea* L.f., especie que a la postre se convertiría en la primera cíada publicada desde el continente americano. Aproximadamente 50 años después de esta publicación, se describe *Dioon edule* Lindl. (1843) y 3 años después *Ceratozamia mexicana* Brongn. (1846). Hasta mediados del siglo XIX se habían descrito un total de 10 especies, representadas en los 3 géneros de la familia Zamiaceae actualmente conocidos para México; para finales del siglo XIX se habían descrito ya un total de 16 especies. Este ritmo de publicación de nuevas especies no fue diferente durante la primera mitad del siglo XX, periodo en el cual se describieron únicamente 4 especies. Para 1970, se conocía un 40% (22 spp.) del total de especies actualmente descritas; sin embargo, exploraciones botánicas realizadas en las décadas de 1980 y 1990, particularmente al sureste mexicano, resultaron en un mayor conocimiento sobre la taxonomía de este grupo, lo cual contribuiría en la publicación de 32 especies nuevas más de cíadas mexicanas. De éstas, 16 (de 25 totales) corresponden a *Ceratozamia*, 9 (de 13) a *Dioon* y 8 (de 16) a *Zamia* (Osborne et al., 2012) (Fig. 2).

Agradecimientos

Parte de este trabajo fue financiado a través del Proyecto No. 134960 Sep-Conacyt, otorgado a FNM; del proyecto Fiscal INECOL A.C. 20030/10776, otorgado a JGA, y del proyecto No. JM057 de la Conabio, otorgado a ORS. También, agradecemos a los curadores de los herbarios nacionales CIB, CHIP, CICY, ECOSUR, ENCB, FCME, HEM, IBUG, IEB, MEXU, SERO, UADY, UAMIZ, UJAT, XAL, XALU y ZEA, y del extranjero B, BM, F, FLAS, FTG, K, LE, MO, NY, U, US, W, WIS, que a lo largo de los últimos 10 años nos proporcionaron acceso a

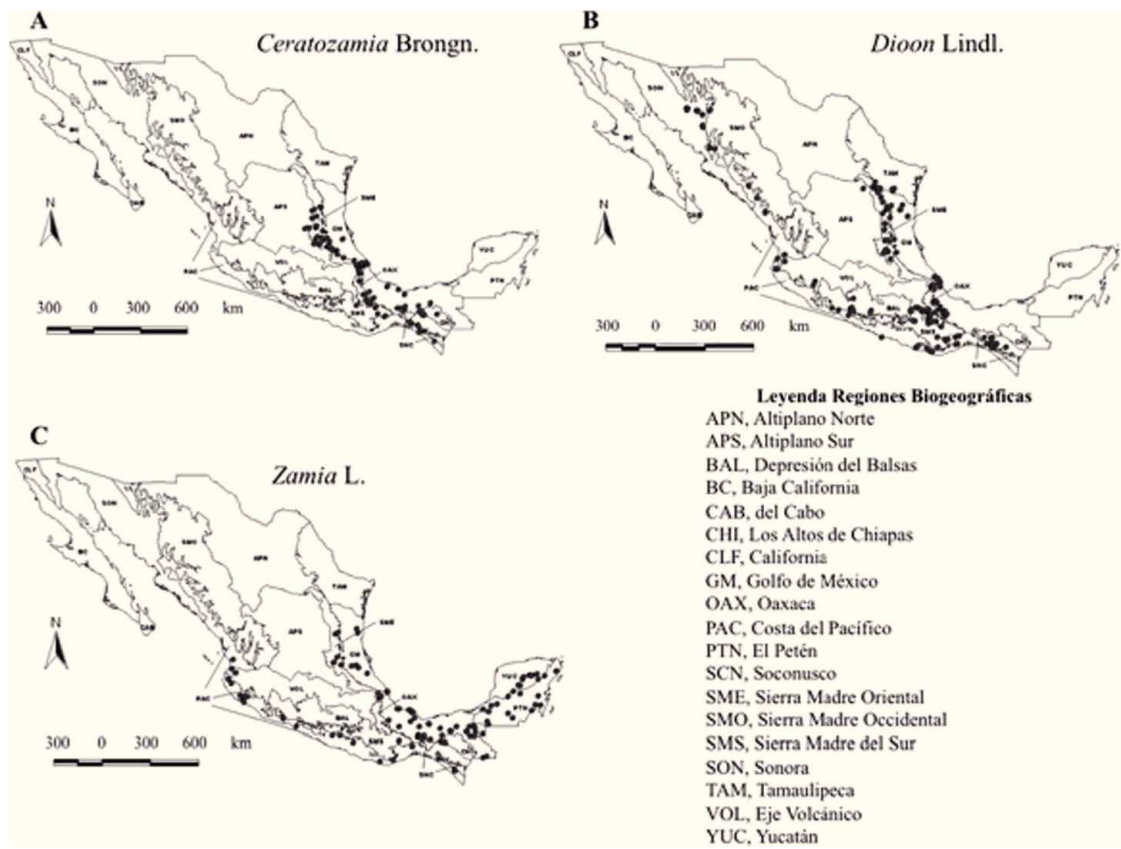


Figura 5. Los 3 géneros mexicanos de las cícadas de la familia Zamiaceae ubicadas en sus regiones biogeográficas.

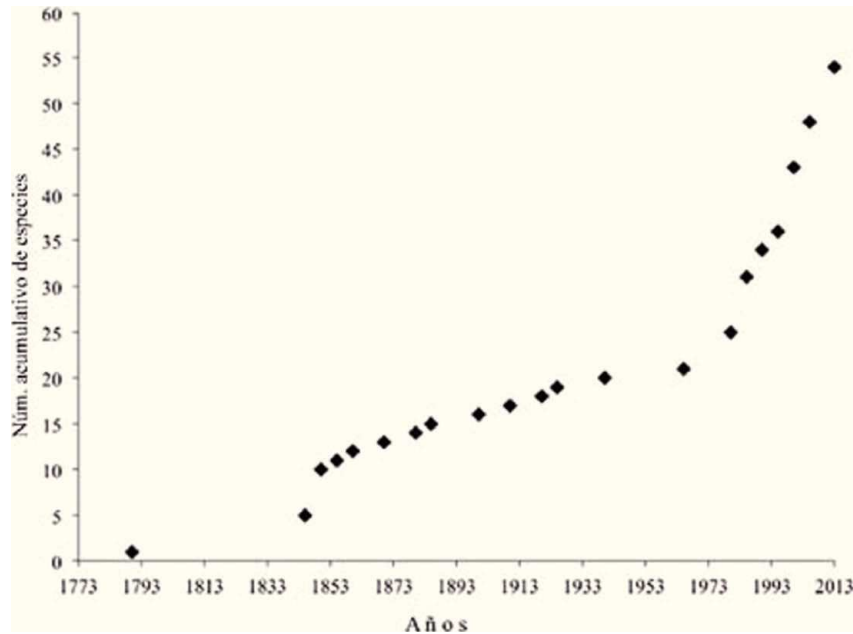


Figura 6. Curva acumulativa de especies por año de descripción.

las colecciones botánicas para el desarrollo de este estudio. Agradecemos especialmente al personal técnico y a los jardineros del Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero, del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz.

Literatura citada

- Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa-Organista y R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Conabio, México, D. F.
- Avendaño, S., A. P. Vovides y G. Castillo-Campos. 2003. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141:395-398.
- Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga y A. P. Vovides. 2008. Heterozygote excess in ancient populations of the critically endangered *Dioon caputoi* (Zamiaceae, Cycadales) from central Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158:436-447.
- Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga, F. Nicolalde-Morejón, F. Vergara-Silva y A. P. Vovides. 2010. Allozyme diversity levels on two congeneric *Dioon* spp. (Zamiaceae, Cycadales) with contrasting rarities. *Plant Systematics and Evolution* 290:115-125.
- Chamberlain, C. J. 1911. The adult cycad trunk. *Botanical Gazette* 52:81-104.
- Chamberlain, C. J. 1923. Two new species of *Zamia*. *Botanical Gazette* 81:218-237.
- Chemnick, J., T. J. Gregory y S. Salas Morales. 1997. A revision of *Dioon tomasellii* (Zamiaceae) from western Mexico, a range extension of *D. merolae* and clarification of *D. purpusii*. *Phytologia* 83:1-6.
- De Luca, P. y S. Sabato. 1979. *Dioon califanoi* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* 31:170-173.
- De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1980a. *Dioon caputoi* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* 32:43-46.
- De Luca, P., A. Moretti, S. Sabato y Vázquez-Torres. 1980b. *Dioon rzedowskii* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* 32:225-229.
- De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1981a. *Dioon merolae* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* 33:179-185.
- De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1981b. *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae), a new species with two varieties from western Mexico. *Brittonia* 36:223-227.
- De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1984. *Dioon tomasellii* (Zamiaceae), a new species from Mexico. *Brittonia* 33:552-555.
- DeSalle, R., M. G. Egan y M. Siddall. 2005. The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360:1905-1916.
- Gregory, T. J., J. Chemnick, S. Salas-Morales y A. P. Vovides. 2003. A new species in the genus *Dioon* (Zamiaceae) from north-central Oaxaca, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* 141:471-476.
- Goldstein, P. Z. y R. DeSalle. 2011. Integrating DNA barcode data and taxonomic practice: determination, discovery and description. *BioEssays* 33:135-147.
- González-Astorga, J., A. P. Vovides, M. Ferrera y C. Iglesias. 2003. Population genetics of *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales): biogeographical and evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:457-467.
- González-Astorga, J., A. P. Vovides, A. Cruz-Angón, P. Octavio-Aguilar y C. Iglesias. 2005. Allozyme variation in the three extant populations of the narrowly endemic cycad *Dioon angustifolium* Miq. (Zamiaceae) from North-eastern Mexico. *Annals of Botany* 95:999-1007.
- González-Astorga, J., A. P. Vovides, P. Octavio-Aguilar, L. Aguirre-Fey, F. Nicolalde-Morejón y C. Iglesias. 2006. Genetic diversity and structure of the Cycad *Zamia loddigesii* Miq. (Zamiaceae): implications for evolution and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 152:533-544.
- González-Astorga, J., F. Vergara-Silva, A. P. Vovides, F. Nicolalde-Morejón, D. Cabrera-Toledo y M. A. Pérez-Farrera. 2008. Diversity and genetic structure of three species of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales) from the Pacific seaboard of Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* 94:765-776.
- Haynes, J. L., L. Whitelock, B. Schutzman y R. Adams. 2008. A new Endemic *Ceratozamia* from Honduras (Cycadales: Zamiaceae). *The Cycads Newsletter* 31: 16-21.
- Jones, D. L. 2002. *Cycads of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 312 p.
- Lindstrom, A. J. 2009. Typification of some species names in *Zamia* L. (Zamiaceae), with an assessment of the status of *Chigua* D. Stev. *Taxon* 58:265-270.
- Morrone, J. J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. In *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES*, volumen 2, C. Costa, S. A. Vanin, J. M. Lobo y A. Melic (eds.). Zaragoza. p. 267-275.
- Morrone, J. J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *Journal of Biogeography* 32:1315-1325.
- Nagalingum, N. S., C. R. Marshall, T. B. Quental, H. S. Rai, D. P. Little y S. Mathews. 2011. Recent synchronous radiation of the living fossil. *Science* 334:796-799.
- Nicolalde-Morejón, F., A. P. Vovides y D. W. Stevenson. 2009a. Taxonomic revision of *Zamia* in Mega-Mexico. *Brittonia* 61:301-335.
- Nicolalde-Morejón, F., F. Vergara-Silva, J. González-Astorga, A. P. Vovides y A. Espinosa de los Monteros. 2009b. Reciprocal illumination of morphological characters upon a molecular hypothesis supports the proposal of a new species of cycad from Mexico. *Systematics and Biodiversity* 7:73-79.
- Nicolalde-Morejón, F., F. Vergara-Silva, J. González-Astorga, D.

- W. Stevenson, A. P. Vovides y V. Sosa. 2011. A character-based approach in the Mexican cycads supports diverse multigene combination for DNA barcoding. *Cladistics* 27:150-164.
- Norstog, K. J. y T. J. Nicholls. 1997. The biology of the cycads. Cornell University Press. Ithaca, New York. 363 p.
- Osborne, R. M. A. Calonje, K. D. Hill, L. Stanberg y D. W. Stevenson. 2012. The world list of cycads. *Memoirs of the New York Botanical Gardens* 106:480-510.
- Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides y C. Iglesias. 2001. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137:77-80.
- Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides, L. Hernández-Sandoval, D. González y M. Martínez. 2004. A morphometric analysis of the *Ceratozamia norstogii* complex (Zamiaceae). In *Cycad Classification: Concepts and Recommendations*, T. Walters y R. Osborne (eds.). CABI Publishing, Wallingford. p. 127-136.
- Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides, R. Martínez-Camilo, N. Martínez-Melendez y C. Iglesias. 2009. A reassessment of the *Ceratozamia miqueliana* species complex (Zamiaceae) of southeastern Mexico, with comments on species relationships. *Systematics and Biodiversity* 7:433-443.
- Stevenson, D. W., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1986. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico with comments on species relationships, habitats, and vegetative morphology in *Ceratozamia*. *Brittonia* 38:17-26.
- Stevenson, D. W. 1990a. Morphology and systematics of the Cycadales. *Memoirs of the New York Botanical Gardens* 57:8-55.
- Stevenson, D. W. 1990b. *Chigua*, a new genus in the Zamiaceae with comments on its biogeography significance. *Memoirs of the New York Botanical Gardens* 57:169-172.
- Stevenson, D. W., K. J. Norstog y D. V. Molsen. 1996. Midribs of Cycad Pinnae. *Brittonia* 48:67-74.
- Stevenson, D. W. 2001. Cycadales. *Flora de Colombia* 21:1-92.
- Vázquez-Torres, M. y A. P. Vovides. 1998. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico. *Brittonia* 8:87-90.
- Vovides, A. P., J. D. Rees y M. Vázquez-Torres. 1983. Zamiaceae. In *Flora de Veracruz. Fascículo 26*, A. Gómez-Pompa (ed.). Inireb, Xalapa. p. 1-31.
- Vovides, A. P. 1999. Familia Zamiaceae. In *Flora del bajo y de regiones adyacentes. Fascículo 7*, J. Rzedowski y G. Calderón (eds.). Instituto de Ecología, A. C., Pátzcuaro. p. 1-17.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera y C. Iglesias. 2001. Another new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137:81-85.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, D. González y S. Avendaño. 2004. Relationships and phylogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In *Cycad classification: concepts and recommendations*, T. Walters y R. Osborne (eds.). CABI Publishing, Wallingford. p. 109-125.
- Vovides, A. P., S. Avendaño, M. A. Pérez-Farrera y J. González-Astorga. 2008a. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. *Novon* 18: 109-114.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, D. González y C. Iglesias. 2008b. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Oaxaca, Mexico with comments on habitat and relationships. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157:169-175.
- Whitelock, L. M. 2002. The cycads. Timber Press. Portland. 374 p.