



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES

**TAXONOMÍA Y EVOLUCIÓN DE *CERATUZAMIA* (ZAMIACEAE)
EN LA SIERRA MADRE ORIENTAL, MÉXICO: UN ENFOQUE
PARA SU CONSERVACIÓN**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRÍA EN ECOLOGÍA TROPICAL

PRESENTA

LILÍ MARTÍNEZ DOMÍNGUEZ

CO-DIRECCIÓN

Dr. FERNANDO NICOLALDE-MOREJÓN

Dr. DENNIS WM. STEVENSON

Xalapa, Veracruz, México, Marzo 2018

DECLARACIÓN

El trabajo de investigación contenido en esta tesis, fue efectuado por Lili Martínez Domínguez como estudiante de maestría en Ecología Tropical comprendida entre los meses de febrero de 2016 a febrero de 2018, bajo la dirección del Dr. Fernando Nicolalde Morejón y del Dr. D. Wm. Stevenson.

La investigación reportada en esta tesis no ha sido utilizada anteriormente para obtener otros grados académicos ni será para tales fines en el futuro.



Lili Martínez Domínguez

Alumno



Dr. Fernando Nicolalde Morejón

Tutor-Director



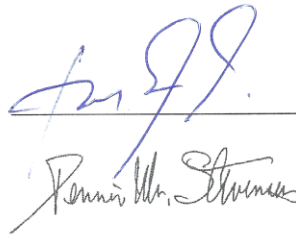
Dr. D. Wm. Stevenson

Co-Director

ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El presente documento titulado **Taxonomía y Evolución de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental, México: un enfoque para su conservación** realizado por **Lili Martínez Domínguez**, ha sido aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de **Maestro(a) en Ecología Tropical**.

Tutor-Director Dr. Fernando Nicolalde-Morejón



Co-director D. Wm. Stevenson

SINODALES

Presidente Dra. Citlalli López Binnqüist



Secretario Dr. Francisco Vergara Silva



Vocal Noé Velázquez Rosas



**A mis padres: Lili Domínguez Mendiola, Agustín Martínez Casanova y en especial a
Rosa Martínez Casanova**

AGRADECIMIENTOS

- A mis dos hermanos, Guadalupe Hernández Martínez y Agustín Martínez Domínguez.
- A mi familia.
- Un agradecimiento especial a Fernando Nicolalde Morejón por ser mi principal *sparring intelectual*.
- A los siguientes investigadores por todo su apoyo durante este proyecto: Octavio Rojas Soto, Francisco Vergara Silva, Quiyari J. Santiago Jiménez y en especial a Dennis Wm. Stevenson por su apoyo y, compartir su pasión por las cícadas y la taxonomía.
- A los sinodales: Francisco Vergara Silva, Citlalli López Binnqüist y Noé Velázquez Rosas por sus comentarios y sugerencias para finalizar esta tesis.
- A Anette Méndez Durán por su apoyo en el procesamiento técnico del material botánico colectado y su valiosa amistad.
- A mis amigos: Leonardo Cuevas Reyes por compartir esta historia académica en el herbario; Eduardo de la Garza Pérez, Jesus Cillas Arellano, Maribel Cantoral Castro y Jesica Celaya Tejeda por compartir esta amistad de vida.
- A Tania Escobar por su apoyo en el trabajo de campo en la Sierra Norte de Puebla y su amistad.
- A mi amigo Juan Hernández por las ilustraciones botánicas.
- A CONACyT por la beca de maestría (No. 291047) y el financiamiento de este trabajo de tesis a través del proyecto No. 134960 otorgado al Dr. Fernando Nicolalde Morejón.
- Al Instituto de Investigaciones Biológicas que a través de la gestión de Alvar González Christen financió parte de este proyecto.
- Al herbario CIB por el material para procesar todas las colectas botánicas.
- Al Laboratorio de Taxonomía Integrativa.

ÍNDICE

Resumen	16
Introducción general	17
<i>Historia taxonómica</i>	19
<i>Integrando evidencia para la conservación</i>	20
<i>Breve descripción metodológica</i>	22
Preguntas de investigación	25
Hipótesis	25
Objetivos generales	26
Objetivos particulares	26
CAPÍTULO I	28
Filogenia del género <i>Ceratozamia</i> (Zamiaceae): integrando evidencia morfológica y molecular para reconstruir escenarios evolutivos	28
1.1 Resumen	29
1.2 Introducción.....	30
1.3 Materiales y Métodos	32
1.3.1 <i>Muestreo de material biológico</i>	32
1.3.2 <i>Codificación de caracteres morfológicos</i>	32
1.3.3 <i>Secuencias de DNA</i>	36
1.3.4 <i>Extracción de DNA genómico, amplificación de PCR y secuenciación</i>	36
1.3.5 <i>Construcción de matrices</i>	37
1.3.6 <i>Análisis filogenéticos</i>	37
1.3.7 <i>Análisis de sensibilidad</i>	38
1.3.8 <i>Análisis de similitud ecológica</i>	38
1.4 Resultados.....	39
1.4.1 <i>Particiones Individuales</i>	39

1.4.2 Análisis combinados: matriz cualitativa y cuantitativa	41
1.4.3 Análisis combinados: matriz cualitativa, cuantitativa y molecular	42
1.4.4 Aporte de caracteres.....	42
1.4.5 Polimorfismos.....	47
1.4.6 Análisis de similitud ecológica	48
1.5 Discusión	48
1.5.1 Aporte de caracteres en la filogenia.....	48
1.5.2 Polimorfismos y homoplasia	50
1.5.3 Escenarios evolutivos	52
1.6 Referencias	54
CAPÍTULO II	61
A new species in <i>Ceratozamia</i> (Zamiaceae) from Sierra Norte de Puebla, Mexico	61
2.1 Abstract.....	62
2.2 Introduction	63
2.3 <i>Ceratozamia totonacorum</i>	64
2.4 Key to species closely related to <i>C. totonacorum</i>	76
2.5 Literature cited.....	76
CAPÍTULO III	79
Qualitative and quantitative morphological evidence for recognition of a new species within <i>Ceratozamia</i> (Zamiaceae) from Mexico	79
3.1 Abstract.....	80
3.2 Introduction	81
3.3 Materials and Methods	82
3.4 Results	84
3.5 Taxonomic treatment.....	91
3.6 Discussion.....	93

3.7 Key to northern species of Sierra Madre Oriental.....	98
3.8 References	98
CAPÍTULO IV	102
Taxonomic review of <i>Ceratozamia</i> (Zamiaceae) in the Sierra Madre Oriental, Mexico, with notes on the history of taxonomic concepts of species	102
4.1 Abstract.....	103
4.2 Introduction	104
4.3 Materials and Methods	107
4.4 Results	107
4.4.1 <i>Vegetative morphology</i>	107
4.4.2 <i>Reproductive morphology</i>	112
4.5 Key to the species of <i>Ceratozamia</i> for the Sierra Madre Oriental	115
4.6 Taxonomic treatment.....	116
4.6.1 <i>Ceratozamia brevifrons</i>	116
4.6.2 <i>Ceratozamia chamberlainii</i>	119
4.6.3 <i>Ceratozamia decumbens</i>	121
4.6.4 <i>Ceratozamia delucana</i>	122
4.6.5 <i>Ceratozamia fuscoviridis</i>	124
4.6.6 <i>Ceratozamia hildae</i>	126
4.6.7 <i>Ceratozamia kuesteriana</i>	127
4.6.8 <i>Ceratozamia latifolia</i>	129
4.6.9 <i>Ceratozamia mexicana</i>	132
4.6.10 <i>Ceratozamia morettii</i>	135
4.6.11 <i>Ceratozamia sabatoii</i>	137
4.6.12 <i>Ceratozamia tenuis</i>	138
4.6.13 <i>Ceratozamia totonacorum</i>	140
4.6.14 <i>Ceratozamia zaragozae</i>	142
4.7 Historical taxonomic concepts in <i>Ceratozamia</i>	143

4.8 Discussion.....	149
4.9 References	151
CAPÍTULO V	157
Conceptos taxonómicos, fenología y epifitismo: el caso de <i>Ceratozamia tenuis</i> (Zamiaceae)	157
5.1 Resumen	158
5.2 Introducción.....	159
5.3 Materiales y métodos.....	161
5.3.1 <i>Distribución geográfica puntual.</i>	161
5.3.2 <i>Fenología reproductiva.</i>	161
5.4 Resultados.....	162
5.4.1 <i>Historia taxonómica.</i>	162
5.4.2 <i>Distribución geográfica.</i>	164
5.4.3 <i>Fenología reproductiva.</i>	165
5.4.4 <i>Fenología reproductiva polinífera.</i>	165
5.4.5 <i>Fenología reproductiva ovulífera.</i>	166
5.4.6 <i>Epifitismo.</i>	171
5.5 Discusión	173
5.6 Referencias	176
CAPÍTULO VI	181
Challenges for the conservation of <i>Ceratozamia</i> (Zamiaceae, Cycadales): a multidisciplinary, integrative approach	181
6.1 ABSTRACT	182
6.2 INTRODUCTION	183
6.3 MATERIALS AND METHODS	186
6.3.1 <i>Species data</i>	186
6.3.2 <i>Environmental layers</i>	187

6.3.3 <i>Ecological niche modeling and distribution</i>	187
6.3.4 <i>Evaluation of the current state of conservation and management strategies</i>	188
6.4 Results	190
6.4.1 <i>Taxonomy of SMO Ceratozamia in the context of geographic distribution</i>	190
6.4.2 <i>Richness and land use</i>	191
6.4.3 <i>Assessment of the current state of conservation and management strategies</i>	191
6.4.4 <i>Models of ex situ management of SMO Ceratozamia</i>	192
6.4.5 <i>Perceptions: conservation and management initiatives</i>	193
6.5 DISCUSSION.....	206
6.6 LITERATURE CITED.....	211
Discusión general	218
<i>Taxonomía</i>	218
<i>Ecología</i>	219
<i>Conservación</i>	221
<i>Conclusiones</i>	222
Referencias generales	223
Apéndices	231
Apéndice 1. Especies, poblaciones, ejemplares de herbario colectados y/o consultados, y número de estróbilos muestreados u observados.....	231
Apéndice 2. Números de accesión en GenBank.....	236
Apéndice 3. Árbol de evidencia morfológica (cualitativa y cuantitativa). IC=0.640; IR=0.553; Largo=802.523 pasos. Recuadros sólidos representan homologías y los blancos homoplasia.	237
Apéndice 4. Caracteres moleculares para nodos de la reconstrucción filogenética con caracteres cualitativos, cuantitativos y moleculares.	238
Apéndice 5. Homoplasia de los caracteres morfológicos en reconstrucción filogenética con caracteres cualitativos, cuantitativos y moleculares.	240
Apéndice 6. Coeficientes para las variables de los primeros tres componentes principales. Números en negritas indican las variables más importantes.....	242

Apéndice 7. Comparación de las principales variables ecológicas para las especies de <i>Ceratozamia</i> . A. Estacionalidad de temperatura; B. Precipitación anual; C. Temperatura máxima del mes más cálido.....	243
Appendix 8. Vouchers examined for this study.	244
Appendix 9. Results of principal component analysis. See text for abbreviations.	245
Apéndice 10. Success rate of prediction during the Jackknife validation analysis.	246
Apéndice 11. Key and interview description.....	247
Apéndice 12. National and international protection categories for each species.	248
Anexos	249
Anexo 1	249
Anexo 2	250

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Caracteres morfológicos cualitativos y sus respectivos estados de carácter (vegetativos y reproductivos).	33
Tabla 2. Caracteres morfológicos cuantitativos y sus abreviaciones (vegetativos y reproductivos).....	35
Tabla 3. Valores de constante de concavidad (k) para las reconstrucciones filogenéticas de caracteres cuantitativos. L=Número de pasos; CI= Índice de consistencia; CR= Índice de retención.....	41
Tabla 4. Species, geographic distribution and number of sampled strobili.....	66
Tabla 5. Comparison of diagnostic qualitative morphological characters.....	72
Tabla 6. Comparison of quantitative reproductive characters (statistical mean, standard deviation and variation range – minimum and maximum recorded–). Values are given in centimeters.....	75
Tabla 7. Comparison of quantitative reproductive characters (statistical mean, standard deviation and variation range – minimum and maximum recorded–). Values are given in centimeters.....	86
Tabla 8. Comparison of diagnostic qualitative morphological characters.....	88

Table 9. Conservation strategies for the species of *Ceratozamia* in the SMO and description of ecological and social scenarios within the distribution area of each species..... 195

Table 10. Development process of the proposal, current status and impacts. 204

ÍNDICE DE FIGURAS

Ilustración 1. Comparación de hipótesis filogenéticas con diferentes particiones de datos. A. Consenso estricto de 10 árboles con datos cualitativos; IC=0.455; IR=0.412; Largo=123 pasos. B. Árbol más parsimonioso obtenido con la partición cuantitativa de datos; IC=0.600; IR=0.616; Largo=110.123 pasos. C. Consenso estricto de 4 árboles con datos moleculares (ITS+ <i>rpoC1</i> +, <i>atpF-atpH+psbK-psbI+matK+rbcL</i>); IC=0.850; IR=0.792; Largo=804 pasos.	40
Ilustración 2. Árbol más parsimonioso de la matriz con datos combinados: cualitativa+cuantitativa+molecular.	43
Ilustración 3. Correlación entre hipótesis filogenética y datos biogeográficos en <i>Ceratozamia</i>	44
Ilustración 4. Árbol más parsimonioso de la matriz completa (cualitativa+cuantitativa+molecular) mostrando los valores de soporte.	45
Ilustración 5. Clúster jerárquico con variables ecológicas para <i>Ceratozamia</i>	46
Ilustración 6. Distribution map of the species: <i>Ceratozamia totonacorum</i> , <i>C. delucana</i> , <i>C. tenuis</i> , <i>C. morettii</i> , <i>C. mexicana</i> , <i>C. fuscoviridis</i>	67
Ilustración 7. <i>Ceratozamia totonacorum</i> . A. Vegetative morphology. B. Habitat; C. Leaf at emergence. D. Pollen strobilus at maturity. E. Ovulate strobilus at maturity. F. Detail of megasporophyll. G. Microsporophyll.....	68
Ilustración 8. <i>Ceratozamia totonacorum</i> . A. Microsporophyll. B. Pollen strobilus at maturity showing sorus. C. Leaf at maturity. D. Leaflet. E. Petiole. F. Detail of megasporophyll showing ovulates. G. Ovulate strobilus.	69
Ilustración 9. Comparison of ovulate strobilus. A. <i>Ceratozamia delucana</i> . B. <i>C. totonacorum</i> . C. <i>C. morettii</i>	74
Ilustración 10. Linear Discriminant Analysis for variables show text (10.2–10.7). Average variation and standard deviation in characters evaluated at species level. <i>C. chamberlainii</i> populations are represented by solid line and <i>C. fuscoviridis</i> populations with dotted line.	87
Ilustración 11. <i>Ceratozamia chamberlainii</i> . (11.1) Adult plant with mature leaves; (11.2) microsporophyll; (11.3) new leaf; (11.4) detail of rachis and leaflet base; (11.5) pollen	

strobilus; (11.6) ovulate strobilus at emergence; (11.7) ovulate strobilus; (11.8) ovulate strobilus at maturity.....	89
Illustration 12. Comparison between reproductive structures of species: (12.1) ovulate strobilus of <i>Ceratozamia chamberlainii</i> ; (12.2) ovulate strobilus of <i>C. fuscoviridis</i> ... 90	
Illustration 13. Distribution map of the species <i>Ceratozamia chamberlainii</i> and <i>C. fuscoviridis</i> ; species records obtained from herbaria are represented by small solid black figures and sampled populations for this study with large figures.	91
Illustration 14. <i>Ceratozamia chamberlainii</i> . (14.1) Pollen strobilus at maturity; (14.2) leaf; (14.3) detail of leaflet; (14.4) seeds; (14.5) megasporophylls; (14.6) ovulate strobilus at maturity.....	96
Illustration 15. Comparison between species: (15.1) <i>Ceratozamia fuscoviridis</i> with young leaves; (15.2) <i>C. chamberlainii</i> with young leaves; (15.3) vernation of <i>C. chamberlainii</i> ; (15.4; 15.6) <i>C. fuscoviridis</i> , new leaves (vernation); (15.5) polymorphism of <i>C. fuscoviridis</i> , plant with green leaves and plant with brown leaves.	97
Illustration 16. Types of trichomes. A brown, <i>Ceratozamia tenuis</i> B white <i>C. sabatoi</i> ...	109
Illustration 17. Types of leaflets. A <i>Ceratozamia brevifrons</i> B <i>C. delucana</i> C <i>C. decumbens</i> D <i>C. chamberlainii</i> E <i>C. latifolia</i> F <i>C. morettii</i> G <i>C. fuscoviridis</i> H <i>C. kuesteriana</i> I <i>C. tenuis</i> J <i>C. mexicana</i> K <i>C. totonacorum</i> L <i>C. sabatoi</i>	110
Illustration 18. Types of leaves and leaflets. A linear petiole and rachis and clustered leaflets, B twisted petioles and rachis, opposite to subopposite leaflets.	111
Illustration 19. Types of ovulate strobilus. A <i>Ceratozamia latifolia</i> B <i>C. decumbens</i> C <i>C. zaragozae</i>	113
Illustration 20. Types of pollen strobilus. A <i>Ceratozamia sabatoi</i> B <i>C. hildae</i> C <i>C. kuesteriana</i>	114
Ilustración 21. Distribution map of the species: <i>Ceratozamia brevifrons</i> , <i>C. morettii</i> , <i>C. mexicana</i> , <i>C. tenuis</i> , <i>C. delucana</i> , <i>C. totonacorum</i> and <i>C. decumbens</i>	118
Illustration 22. Distribution map of the species: <i>Ceratozamia sabatoi</i> , <i>C. latifolia</i> , <i>C. zaragozae</i> , <i>C. kuesteriana</i> , <i>C. hildae</i> , <i>C. fuscoviridis</i> and <i>C. chamberlainii</i>	120
Illustration 23. Illustration of <i>Ceratozamia latifolia</i> . A Leaf in adult plant B leaf C microsporophyll D leaflet E pollen strobili F variation in ovulate strobili.	131

Illustration 24. <i>Ceratozamia mexicana</i> . A adult plant in habit B leaf at emergence C detail of pollen strobili D microsporophyll E megasporophyll F detail of ovulate strobili G seeds.	134
Illustration 25. Graphic diagram of taxonomic concepts relationships in <i>Ceratozamia mexicana</i>	145
Illustration 26. Taxonomic history of <i>Ceratozamia mexicana</i> . A Hacienda Zacuapam B C. <i>mexicana</i> in Hacienda among relicts of secondary vegetation.	146
Ilustración 27. Mapa de distribución de <i>Ceratozamia tenuis</i>	164
Ilustración 28. Fenología reproductiva polinífera: A) Emergencia; B) Microsporangios inmaduros; C) Microsporangios maduros; D) Senescencia.	167
Ilustración 29. Fenología reproductiva de <i>Ceratozamia tenuis</i> en un ciclo anual.	168
Ilustración 30. Sincronía reproductiva entre plantas poliníferas y ovulíferas durante la receptividad (óvulos y microsporangios maduros). La escala muestra el número de individuos registrados en receptividad.	169
Ilustración 31. Fenología reproductiva ovulífera: A) Emergencia; B) Óvulo temprano o receptividad; C) Óvulo tardío; D) Desgrane de los óvulos.	170
Ilustración 32. Epifitismo: A) Individuo adulto en El Esquilón, Jilotepec; B) Individuo adulto; C) Plántula sobre <i>Quercus</i> sp., en Mafafas; D) Individuo juvenil en Tlachinola, Coacoatzintla; E) Raíces coraloideas de un individuo; F) Individuo adulto en El Chirimoyo, Coacoatzintla.	172
Illustration 33. Modeled potential geographic distribution maps of a widely distributed and a microendemic species, respectively: (A) <i>Ceratozamia fuscoviridis</i> , (B) <i>C. tenuis</i>	200
Illustration 34. Map of modeled potential species richness (darker areas represent higher numbers of species).	201
Illustration 35. Map of modeled potential species richness clipped with transformed land uses.	202
Illustration 36. (A) Map of modeled potential species richness and Protected Natural Areas (polygons), and (B) Priority Terrestrial Regions for Conservation map (polygons)..	203

Resumen

La dicotomía entre taxonomía y conservación ha sido tema de debate en décadas recientes. Sin embargo, a pesar de los múltiples esfuerzos realizados en la mayoría de los escenarios continúa una ruptura entre estas disciplinas. Esta situación también se presenta en la ecología. Estas tres disciplinas tienen un impacto directo en uno de los principales objetivos de las ciencias naturales que es la exploración de las especies para la conservación y sustentabilidad de la biodiversidad. En este contexto, esta tesis representa un modelo multidisciplinario que consta de tres componentes: taxonomía, ecología y conservación. En el género *Ceratozamia* los trabajos taxonómicos inclusivos son escasos y el último tratamiento taxonómico tiene más de un siglo cuando la diversidad del género estaba inexplorada. Particularmente, las especies de este género con distribución en la SMO están estrechamente relacionadas y representan endemismos para esta provincia biogeográfica, por lo cual, este grupo de especies afines se seleccionó como modelo biológico. La tesis está estructurada en seis capítulos. En el primer capítulo se revisa la historia filogenética de este grupo de *Ceratozamia* en el contexto de todo el género, se discute la importancia de los tipos de caracteres para las reconstrucciones filogenéticas y se plantean potenciales escenarios evolutivos. En el segundo y tercer capítulo se describen dos especies nuevas. En el cuarto capítulo se presenta la revisión taxonómica para el género sobre la SMO incluyendo la designación de tipos nomenclaturales, descripciones, clave dicotómica y la historia taxonómica de las especies a través del concepto taxonómico histórico. En el quinto capítulo se describe la fenología para la especie *C. tenuis* y una novedad ecológica, el epifitismo accidental. En el sexto capítulo se realiza el diagnóstico de las estrategias de conservación para lo cual se empleó el modelado de nicho ecológico y las percepciones asociadas a uno de los modelos de conservación más influyentes en la conservación del género, la conservación *ex-situ* a través de viveros comunitarios.

Introducción general

Los análisis filogenéticos son fundamentales para las clasificaciones taxonómicas, los estudios de biogeografía y biología de la conservación (Knapp et al., 2004). Sin embargo, existen grupos biológicos en los cuales a pesar de la información generada su circunscripción taxonómica es aún compleja. Esta situación es más urgente en aquellos grupos taxonómicos que se encuentran en peligro de extinción, tal es el caso de la mayoría de las gimnospermas a nivel mundial (Fragniere et al., 2015).

Particularmente, el orden Cycadales es uno de los grupos más amenazados (IUCN, 2017). Las cícadas se distribuyen de manera relictual en las áreas tropicales y subtropicales del mundo. Este orden está compuesto de tres familias botánicas, diez géneros y 333 especies *sensu* Stevenson (1992) caracterizadas por la dioecia y presencia de estróbilos simples (Calonje et al., 2013). *Ceratozamia* es un género de la familia Zamiaceae con cerca de 30 especies, cuya actual diversidad deriva de un proceso de diversificación ocurrido hace ~5 millones de años (Nagalingum et al., 2011; Nicolalde-Morejón et al., 2014).

Ceratozamia posee amplia distribución en México a lo largo de la Sierra Madre de Chiapas, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Oriental (Vovides et al., 2004a). En esta última se concentra casi la mitad de su diversidad, misma que representa un endemismo para esta provincia biogeográfica (Nicolalde-Morejón et al., 2014). La Sierra Madre Oriental (SMO) es una compleja unidad biogeográfica de transición donde los elementos de la diversidad biológica de las regiones neártica y neotropical se mezclan (Morrone, 2010), por tanto, ofrece un terreno apto para evaluar patrones biogeográficos en el contexto evolutivo.

La Sierra Madre Oriental (SMO) constituye una cordillera formada por un macizo montañoso rugoso, angosto y alargado que se originó en el Eoceno tardío –principalmente– por el levantamiento y comprensión de rocas mesozoicas que formaron pliegues y cabalgaduras (Eguiluz de Antuñano et al., 2000). Debido a su heterogeneidad en elementos abióticos y bióticos, representa un sistema con altos endemismos y diversidad de especies.

Los principales grupos en los que se han analizado los patrones biogeográficos son insectos y aves, mientras que en el caso de las plantas se han utilizado grandes clasificaciones como musgos, helechos, gimnospermas y cactáceas (Contreras-Medina, 2004; Delgadillo-Moya, 2004; Márquez y Morrone, 2004; Navarro et al., 2004; Santa Anna Del Conde et al., 2009). Sin embargo, las afinidades y relaciones biogeográficas entre las especies del género *Ceratozamia* se desconocen.

Taxonómicamente, *Ceratozamia* es un grupo difícil de clasificar debido a que posee significativa variabilidad morfológica (Vovides et al., 2004a,b). Los caracteres vegetativos cuantitativos son los que han cobrado mayor relevancia en la descripción, identificación y diagnosticabilidad de las especies. En contraste, este tipo de caracteres han resultado muy variables a nivel poblacional (Martínez-Domínguez et al., 2016, 2017), por lo cual, es necesario realizar revisiones taxonómicas inclusivas (Nicolalde-Morejón et al., 2014).

La información molecular figura de manera destacada en los estudios enfocados en el análisis de las relaciones filogenéticas en *Ceratozamia* (González y Vovides, 2012). No obstante, se ha tenido poco éxito en la inferencia de las relaciones entre especies estrechamente relacionadas. A pesar de la ambigüedad y contraste entre las relaciones al nivel menos inclusivo, los diferentes estudios recuperan un clado (grupo) que corresponde a todas las especies con distribución en la SMO (González y Vovides, 2002; 2012).

Debido a que los patrones filogenéticos son hipótesis sobre la distribución de caracteres, integrar diversos tipos de caracteres contribuye a la resolución de las relaciones y los patrones de evolución en diversos grupos biológicos con circunscripciones controversiales (e.g. Lopardo et al., 2011; Yu et al., 2016). Aunque las reconstrucciones de particiones individuales pueden proveer información relevante sobre los caracteres y las homologías, la combinación de tipos de caracteres (fuentes de evidencia) conlleva a una prueba rigurosa de las hipótesis de árboles y homologías (Rieppel, 2009). En este complejo grupo biológico integrar evidencia podría contribuir a resolver las relaciones al interior del género.

En este sentido, los objetivos de este trabajo son estudiar la variación geográfica, ecológica, morfológica y molecular de las especies del género *Ceratozamia* en la Sierra

Madre Oriental, en el contexto de todo el género. Estas fuentes de datos a través de la inferencia de las relaciones evolutivas, permitirán analizar escenarios taxonómicos y evaluar las estrategias de conservación. Por lo cual, integrar patrones taxonómicos y ecológicos en este grupo podría contribuir significativamente en el proceso de proporcionar información para planificar y generar nuevas estrategias de conservación (Guisan et al., 2013).

Historia taxonómica

La historia del género *Ceratozamia* se remonta a 1846, cuando A. T. Brongniart describió *C. mexicana*. Esta especie ha sufrido numerosos cambios taxonómicos desde los tratamientos taxonómicos pioneros realizados por Miquel (1847). El estatus taxonómico de este binomio fue confrontado y redefinido en las subsecuentes clasificaciones con la descripción de nuevas especies, las transferencias de categorías taxonómicas y las sinonimias (Miquel, 1868; Regel, 1876; Thiselton-Dyer, 1884; Chamberlain, 1912; Schuster, 1932; Vovides et al., 1983). Lo anterior aunado a la carencia de tipos nomenclaturales y al desconocimiento de las localidades de procedencia para las especies publicadas hasta 1857, originaron incertidumbre taxonómica.

Acorde a las actualizaciones del Código de Nomenclatura Botánica, en 1958 se estableció la necesidad de generar un ejemplar tipo para validar una especie y en 1990 se normó indicar el herbario donde se preservaría el espécimen tipo (Greuter et al., 2000). Por lo anterior, la identidad taxonómica de los binomios generados en *Ceratozamia* fue examinada en la tipificación realizada por Stevenson y Sabato en 1986. A pesar de la estabilidad en la identidad de los binomios se aumentó la complejidad nomenclatural haciéndose evidente la necesidad de abordar la configuración de este grupo.

Los nombres taxonómicos son hipótesis que desempeñan un papel elemental en la comprensión de la biosfera y sus complejas redes de interacción. Sin embargo, dada la relación entre los especímenes tipo y el principio de prioridad, un mismo nombre puede adquirir significados diferentes a través del tiempo por la evolución independiente de las modificaciones nomenclaturales y en la circunscripción taxonómica. Esto puede desconectar la etiqueta –nombre– de su conjunto de datos que lo caracterizan (Franz y Peet,

2009). Dado que, la taxonomía es una ciencia dinámica y compleja que después de siglos de exploración continúa siendo vital para todas las disciplinas biológicas, el enfoque concepto taxonómico es una herramienta para reducir la brecha entre un binomio y sus diferentes definiciones conceptuales (Franz et al., 2008).

En este contexto, la especie tipo del género, *Ceratozamia mexicana*, constituye un binomio con una compleja y contrastante red de relaciones entre la propuesta original de Brongniart y los nombres posteriores. Por tanto, la información generada a través del tiempo sobre este concepto, podría ser analizada y contextualizada con relación a los nombres que pertenecen a la región biogeográfica a la cual se ha enlazado la especie tipo, revisando así, el concepto histórico de las especies que se distribuyen en la SMO.

Integrando evidencia para la conservación

Ceratozamia está catalogado en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) y en la Lista Roja de la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), por lo que, su conservación forma parte de los objetivos básicos de programas nacionales e internacionales (Donaldson, 2003). Debido a que los nombres son clave para el conocimiento de los organismos, el primer paso para su conservación está en el conocimiento de su diversidad taxonómica (Patterson et al., 2010). Por tanto, el valor implícito de la taxonomía para comprender la organización y el origen de la diversidad, demanda una relación mutualista entre esta disciplina y la biología de la conservación (Mace, 2004).

La biología de la conservación es una ciencia que requiere un enfoque holístico para afrontar los actuales retos ante las alarmantes tasas de extinción de especies a nivel mundial (Lindenmayer y Hunter, 2010; Mora et al., 2011; Wheeler, 2012; Ceballos et al., 2015). En este sentido, la gestión de la diversidad biológica lleva implícito el contexto taxonómico, ecológico, social y económico tanto para realizar diagnósticos como plantear estrategias (Lindenmayer y Hunter, 2010; Mace, 2014). Por lo cual, las evaluaciones y monitoreos podrían generar conocimiento relevante para replantear o impulsar más estrategias de conservación. Sin embargo, una de las principales problemáticas de la conservación está en la falta de conocimiento con evidencia acerca de la eficacia y/o problemas de las

intervenciones que se realizan en materia de conservación a nivel de estrategias generales y en grupos particulares de organismos (Weeks et al., 2009; Bottrill y Pressey, 2012; Bennett, 2016).

Desde la década de 1990s, programas nacionales e internaciones han impulsado iniciativas de conservación para las cícadas (Donaldson, 2003). En *Ceratozamia* se han realizado principalmente esfuerzos de propagación *ex-situ* a través de Jardines Botánicos y cultivo de individuos en condiciones de invernadero que por medio de viveros o Unidades de Manejo Ambiental, se comercializan. No obstante, no se ha realizado una evaluación sistemática que considere los diversos aspectos de la biología de la conservación en un marco integral para conocer el progreso y/o éxito de estos programas.

En este sentido, los estudios de percepciones pueden proporcionar conocimiento relevante para contextualizar los resultados ecológicos de la conservación con los impactos sociales (Bennett, 2016; García-Reyes et al., 2013). Este tipo de estudios que derivan de las ciencias sociales al integrarse con estudios ecológicos podrían generar información eficaz para mejorar las estrategias de conservación. Dado que las percepciones dependen del contexto social del individuo y otra serie de factores, los resultados se deben contextualizar acorde al proyecto y a cada localidad, por lo cual, son soporte local de una determinada estrategia de conservación (Marcus, 2001; Bennett, 2016).

Integrar resultados sociales con otras fuentes de evidencia, es decir, datos obtenidos a través de otras disciplinas resulta fundamental para un marco más completo sobre el cual basar decisiones en conservación. Otras fuentes de evidencia son la taxonomía y ecología. La primera es vital para conocer qué es lo que se desea conservar ya que, sin unidades definidas difícilmente se podrían plantear estrategias viables (Wheeler, 2004). La contribución de la taxonomía en conjunción con herramientas como el modelado de nicho ecológico (MNE) que mediante el estudio de arreglos espaciales entre las especies (Wiens y Graham, 2005), podrían generar información para identificar unidades de conservación, definir prioridades y planificar mecanismos de acción para conservar la diversidad del género *Ceratozamia* en la SMO.

Breve descripción metodológica

En esta tesis hay tres componentes principales para lograr los objetivos planteados: 1) taxonomía, 2) ecología y 3) conservación. Cada uno de estos componentes implica una serie de pasos y una o más técnicas para obtener la información necesaria para plantear las hipótesis y/o proponer escenarios, mismas que se describirán en detalle en cada una de las secciones correspondientes.

Componente I: Taxonomía. Dependiendo del autor la taxonomía y sistemática pueden abordarse como disciplinas independientes (Knapp et al., 2004). Debido a que las clasificaciones filogenéticas son necesarias para el estudio de las especies, en este trabajo la taxonomía implica la conexión recíproca entre filogenia, identificación y descripción. De esta manera, la taxonomía provee un uso adecuado de sus resultados para otras ciencias (Wheeler, 2004; Franz et al., 2008). Por lo que, este componente se centra en someter a prueba las relaciones filogenéticas del grupo SMO a través de una combinación de diferentes tipos de caracteres. Lo anterior con la finalidad de resolver las interrelaciones entre especies y plantear un potencial escenario evolutivo a través del patrón filogenético.

La interpretación de la representación de caracteres en el árbol filogenético al traducirse en una revisión taxonómica se convierte en uno de los medios fiables para corroborar hipótesis de especies permitiendo detectar y proporcionar caracteres que pueden ser útiles para la identificación de especies (Knapp et al., 2004; Wheeler, 2004). Debido a que las filogenias y las propuestas taxonómicas son hipótesis sobre las relaciones de las especies en estudio, cuando se analizan más datos se pueden modificar esas hipótesis lo que altera su concepto taxonómico pero las especies no desaparecen, cambian nuestras ideas sobre sus relaciones (Franz et al., 2009, 2010).

La relación que existe entre los diferentes nombres, es decir, cómo han cambiado a través del tiempo y toda la información que se genera para un binomio es relevante para comprender su historia taxonómica. Sin este último elemento, la información generada para una especie se perdería. Por lo anterior, en este trabajo se incluye una revisión de las relaciones conceptuales entre los binomios abordados.

Componente II: Ecología. Las especies en *Ceratozamia* son dioicas y su ciclo reproductivo es anual (Chamberlain, 1912; Norstog y Nicholls, 1997), por lo que, el conocimiento sobre su fenología es relevante para comprender parte de la dinámica poblacional de las especies y garantizar codificar los caracteres reproductivos en semaforontes iguales. En este trabajo, se incluye una descripción detallada de los estadios fenológicos reproductivos de la especie *C. tenuis*, la cual fue seleccionada como modelo por el fácil acceso a sus poblaciones silvestres, lo cual permitió monitorear periódicamente los individuos.

Por otra parte, el conocimiento de la distribución geográfica de las especies permite plantear escenarios biogeográficos, inferir escenarios evolutivos y aportar en el desarrollo de propuestas de conservación (Guisan y Thuiller, 2005). Particularmente, los datos ecológicos de las especies son esenciales para ampliar el conocimiento de su geografía debido a que la distribución de las especies es producto de su historia evolutiva y ecología (Soberón y Peterson, 2005; Araújo y Peterson, 2012). En este sentido, el nicho ecológico es un determinante crítico de la distribución de las especies.

Existen diversas definiciones de nicho ecológico pero básicamente puede definirse como un espacio ecológico en el cual la especie puede habitar y mantener sus poblaciones (Hutchinson, 1957; Holt, 2009). En el nicho ecológico intervienen variables escenopoéticas que son aquellas independientes de la especie y las variables ligadas dinámicamente, es decir, son interactuantes y se ven modificadas por la especie (Hutchinson, 1957). Por lo que, existen 4 factores básicos que determinan el nicho ecológico (mismos que se conocen como diagrama BAM): las condiciones abióticas, factores bióticos, las regiones que son accesibles para la dispersión y la capacidad evolutiva de las poblaciones de las especies para adaptarse a nuevas condiciones (Soberón y Peterson, 2005).

A través del modelado de nicho ecológico se puede inferir la distribución de las especies asociando variables ambientales a sus registros de ocurrencia, lo cual permite identificar condiciones ambientales que caracterizan los ambientes adecuados para su supervivencia (Peterson, 2006). El MNE proporciona una herramienta valiosa para analizar los factores ecológicos como el clima, la temperatura y humedad, entre otros, que al estar

asociados a poblaciones de una especie indican una relación entre éstas y esos factores. Por lo que, con esta información se puede proyectar la distribución geográfica potencial de una determinada especie (Peterson y Soberón, 2012).

Con la proyección de nichos modelados en la geografía, en este trabajo se evalúan los impactos de la deforestación y el cambio de uso de suelo en el hábitat de las especies, y se detectan áreas de concentración de riqueza que serían prioritarias para estrategias de conservación (e.g. Araujo y Williams, 2000; Ferrier et al., 2002; Brito et al., 2011).

Componente III: Conservación. La evidencia sobre el avance y éxito de las estrategias de conservación es un punto crítico en la toma de decisiones para dar continuidad a las propuestas y el desarrollo de las políticas públicas en este ámbito (Lindenmayer y Hunter, 2010). Por lo que, las estrategias de conservación empleadas en el grupo *Ceratozamia* SMO se discuten y evalúan considerando la taxonomía, ecología y una herramienta proveniente de la antropología sociocultural, las percepciones (Bernard, 2011).

El primer punto en este componente es detectar las estrategias de conservación para lo cual el Plan de Acción Internacional desempeña un punto clave (ver Donaldson, 2003). Una vez detectadas las estrategias de conservación, con los mapas de distribución de las especies, se puede realizar un diagnóstico general del estado actual del grupo en estudio considerando diversos aspectos de la conservación biológica. En *Ceratozamia*, las principales estrategias de conservación requieren la participación de las comunidades locales. Por lo cual, aquí se hace uso de las percepciones como herramienta para proveer un diagnóstico sobre los viveros comunitarios en este género. La información generada desde esta área se integró con herramientas provenientes de los dos componentes previamente descritos.

Preguntas de investigación

¿Cuál es la diversidad de especies de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental?

¿Cuál es la identidad taxonómica de *Ceratozamia mexicana*?

¿Cuáles son las relaciones filogenéticas de las especies de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental?

¿Cuál es el grado de sincronía reproductiva entre individuos masculinos y femeninos en *Ceratozamia*?

¿Cuáles son los patrones de distribución de las especies de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental?

¿Cuál es el estado de las estrategias de conservación de las especies de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental?

Hipótesis

1.- El género *Ceratozamia* posee significativa variabilidad morfológica intra e interespecífica, por lo que, con la integración de información geográfica, morfológica (cualitativa y cuantitativa) y molecular, cabría esperar que se corrobore o refute las especies de *Ceratozamia* sobre la SMO, mismas que serían identificadas con base en atributos que reflejen un patrón evolutivo.

Debido a la biología de las especies del género *Ceratozamia* existe una falta de conocimiento adecuado de su historia natural, con la existencia de discrepancias en relación a las áreas de distribución de las especies. Derivado de lo anterior, se presentan las siguientes dos hipótesis:

2.- debido a que *Ceratozamia* posee insectos polinizadores que habitan y pasan su ciclo de vida en las estructuras reproductivas masculinas cabría esperar que exista sincronía reproductiva entre machos y hembras.

3.- El análisis de la distribución de las especies ha utilizado únicamente los registros de localidad para delimitar su rango. Sin embargo, en la mayoría de los casos, hay pocos registros de ocurrencia los cuales pueden estar sesgados por la accesibilidad a los sitios. Por lo que y considerando el número de amenazas que enfrenta el género *Ceratozamia* cabría esperar que el modelado de nicho ecológico contribuya en el análisis de los patrones de distribución geográfica y su estado de conservación.

Objetivos generales

Estudiar la variación geográfica, ecológica, morfológica y molecular de las especies del género *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental, en el contexto de todo el género.

Diagnóstico de las estrategias de conservación de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental.

Objetivos particulares

- Circunscribir las especies de *Ceratozamia* en la SMO bajo una aproximación filogenética con la combinación de fuentes de evidencia.
- Inferir las relaciones filogenéticas de las especies de *Ceratozamia* en la SMO en el contexto de todo el género.

- Integrar la caracterización ecológica de las especies de *Ceratozamia* en la SMO en el contexto de todo el género para examinar las posibles causas de diversificación del género.
- Realizar el tratamiento taxonómico para las especies de *Ceratozamia* en la SMO.
- Analizar las relaciones entre nombres y conceptos taxonómicos de las especies de *Ceratozamia* en la SMO mediante el enfoque de concepto taxonómico.
- Caracterizar el nicho ecológico de las especies de *Ceratozamia* en la SMO para examinar los patrones de distribución de las especies.
- Integrar la evidencia taxonómica y ecológica para las especies de *Ceratozamia* en la SMO en el marco de la biología de la conservación a través de herramientas propias de esta disciplina.
- Evaluar el estado de las estrategias de conservación de *Ceratozamia* en la SMO acorde a la evidencia obtenida desde la perspectiva taxonómica y ecológica.

CAPÍTULO I

Filogenia del género *Ceratozamia* (Zamiaceae): integrando evidencia morfológica y molecular para reconstruir escenarios evolutivos

1.1 Resumen

La reconstrucción filogenética es fundamental para comprender la evolución y biogeografía de las especies. Sin embargo, el estudio de las relaciones filogenéticas para los géneros más diversos y complejos en el orden Cycadales, ha sido limitado, tal es el caso de *Ceratozamia*. En este trabajo, reconstruimos la historia filogenética de este género mediante evidencia morfológica cualitativa y cuantitativa y molecular. Debido a la historia taxonómica del género, la filogenia se focalizó en las especies con distribución sobre la Sierra Madre Oriental, misma que se comparó con los patrones ecológicos y geográficos del género. Analizamos las discrepancias y el aporte individual de cada una de las evidencias y la relevancia de la morfología para inferir los patrones de relaciones filogenéticas. Los resultados indican que las especies filogenéticamente cercanas no presentan similitud ecológica y sugieren una historia evolutiva compleja que podría estar relacionada con la influencia de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, eventos vicariantes y la especialización de nicho ecológico. Además, debido al aporte de homoplasia en la resolución filogenética y la presencia de polimorfismos, discutimos la diversificación de los fenotipos a través del tiempo. Este rango de diversidad estructural encontrado entre las especies de *Ceratozamia* muestra su potencial como modelo para estudios integradores de evolución y biología del desarrollo.

Palabras clave: caracteres cuantitativos, cícadas, evolución, homoplasia, polimorfismos

1.2 Introducción

Las cícadas son un pequeño grupo de plantas primitivas con semilla, distribuidas en las regiones tropical y subtropical del mundo (Norstog y Nicholls, 1997). Una de las familias más diversas en el orden Cycadales es Zamiaceae, en la cual, *Ceratozamia* Brongn. es uno de los géneros de mayor complejidad morfológica y ecológica (Nicolalde-Morejón et al., 2014). Este género comprende 31 especies que representan endemismos para Mesoamérica (Calonje et al., 2013-2017). El endemismo de este género es particularmente marcado a lo largo de la Sierra Madre Oriental (SMO) en México, habitando principalmente en bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino (Moretti et al., 1980; Vovides et al., 2004a,b).

La SMO es una región biogeográfica de transición en la cual se concentra aproximadamente el 45% de la diversidad de *Ceratozamia*. Esta región se ha considerado como una unidad natural, aunque no existe un consenso respecto a los límites, principalmente en su extremo sur, lo cual ha llevado al planteamiento de contrastantes hipótesis sobre su regionalización (Espinosa et al., 2004; Paniagua y Morrone, 2009; Morrone, 2010). En términos evolutivos, esta provincia es una ruta relevante para comprender la evolución de la biota en México (González-Medrano, 1996; Graham, 1999). Por lo que, ofrece un modelo idóneo para analizar la diversidad de *Ceratozamia* y los potenciales escenarios ecológicos y de aislamiento debido a barreras geográficas.

En *Ceratozamia*, los estudios filogenéticos muestran correspondencia entre la diversificación de un clado y la SMO, por lo que, tomando en consideración el surgimiento orográfico del Cinturón Volcánico Transmexicano, se ha propuesto un escenario vicariante como modelo de especiación en este género (González y Vovides, 2012). No obstante, el patrón de relaciones entre especies al interior de los clados no está resuelta (González y Vovides, 2002, 2012; De Castro et al., 2006).

Las filogenias de *Ceratozamia* se han centrado en el análisis del aporte de la información molecular (González y Vovides, 2012). Sin embargo, los caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos comúnmente empleados para la identificación de especies, aún no han sido evaluados como evidencia filogenética (Vovides et al., 2004a; Whitelock, 2004; Pérez-Farrera et al., 2007, 2009). Estos tipos de caracteres podrían ser

relevantes en la reconstrucción de las relaciones evolutivas de este grupo de plantas. Morfológicamente, estudios contemporáneos postulan que los caracteres morfológicos pueden ser muy variables dentro y entre poblaciones, lo que limita la identificación de las especies siendo necesario el estudio de polimorfismos (Martínez-Domínguez et al., 2016, 2017b).

Los polimorfismos en estudios filogenéticos es un tema controversial sobre el cual no existe consenso sobre su uso u omisión (Archie et al., 1989; Nixon y Davis, 1991; Simmons y Geisler, 2002). Recientemente, se ha reavivado la polémica sobre los efectos que genera el limitado muestreo de taxa y su impacto en las filogenias (Watanabe et al., 2016), por lo cual, considerando la morfología de *Ceratozamia*, se requiere examinar la variación morfológica a nivel poblacional incluyendo todo el rango de distribución de las especies.

Con base en la afinidad geográfica y la similitud fenotípica, el género *Ceratozamia* ha sido agrupado en siete complejos de especies, tres de los cuales con el mayor número de especies están distribuidos en la SMO (Vovides et al., 2004a,b). Las disputas taxonómicas en algunas especies asociadas a la SMO han sido más controversiales debido al desconocimiento de las distribuciones geográficas y su relación con las diversas diferencias morfológicas sutiles, que se producen por la interacción con los climas asociados a tales rangos; además de la lista de sinónimos relacionados a estos linajes. Por lo que, el abordaje de estas especies desde una perspectiva poblacional en el contexto filogenético, podría proporcionar una comprensión evolutiva y predictiva de los límites entre especies.

Ceratozamia representa un modelo biológico con circunscripción controvertida y afinidades filogenéticas inciertas que requiere estudios incluyendo diferentes fuentes de evidencia (Martínez-Domínguez et al., 2017b). Por lo que, la combinación de datos morfológicos –cualitativos y cuantitativos– y moleculares podría contribuir a resolver las relaciones evolutivas al interior del género y a su vez, proporcionar evidencia para comprender la evolución de las características morfológicas y su aporte en la resolución taxonómica. Por lo anterior, el objetivo de este estudio es inferir las relaciones filogenéticas del género con mayor énfasis en las especies con distribución en la SMO, a través de evidencia morfológica y molecular; incluyendo el análisis de sus polimorfismos

morfológicos de las especies estudiadas. Finalmente, integramos la evidencia geográfica y ecológica de las especies en el contexto filogenético, con el objeto de proponer los escenarios evolutivos que pudieron influir en la actual distribución y diversidad del género.

1.3 Materiales y Métodos

1.3.1 Muestreo de material biológico

Se incluyeron las 14 especies con distribución en la SMO y cuatro especies que habitan en otras provincias biogeográficas en México en las que se distribuye el género *Ceratozamia* y son representantes de los otros complejos de especies: *C. miqueliana* H.Wendl., *C. robusta* Miq., *C. norstogii* D.W.Stev., y *C. whitelockiana* Chemnick & T.J.Greg. En total se evaluaron 848 individuos que representan 50 poblaciones de las 18 especies de *Ceratozamia* analizadas (Apéndice 1). Para la SMO se colectaron *ex profeso* 525 individuos; este muestreo representa todo el rango de variación morfológica y geográfica del género en la SMO. Las últimas dos especies fueron evaluadas a partir de material disponible en herbarios y el Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero. El grupo externo es *Zamia furfuracea* L.f., que se seleccionó acorde a los trabajos filogenéticos del orden Cycadales, considerando que aún no existe un consenso con respecto a su grupo hermano (Nagalingum et al., 2011; Salas-Leiva et al., 2013). Los especímenes botánicos colectados para este estudio están disponibles en el herbario CIB.

1.3.2 Codificación de caracteres morfológicos

Se codificaron en total 72 caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos, de los cuales 39 son caracteres cualitativos y 33 cuantitativos (Tablas 1, 2); estos últimos se expresaron como intervalos (1 error estándar –SE– de la media, a la media +1 SE). La selección de los caracteres se basó en trabajos taxonómicos previos, incluyendo además un conjunto de caracteres reproductivos que no habían sido considerados en estudios taxonómicos y filogenéticos de este grupo (Vovides et al., 2004; Pérez-Farrera et al., 2007, 2009; Martínez-Domínguez et al., 2016, 2017a, b). En promedio, para evaluar polimorfismos se examinaron aproximadamente 20 individuos por población. Un carácter se codificó como polimórfico cuando en una especie se presentó más de un estado de

carácter. Se evaluaron 305 individuos reproductivos para las especies de la SMO y 23 para el resto de especies de *Ceratozamia*.

Tabla 1. Caracteres morfológicos cualitativos y sus respectivos estados de carácter (vegetativos y reproductivos).

Carácter	Estado de carácter
Tipo de tallo	(0) hipogeo; (1) semi-epigeo; (2) epigeo
Hábito del tallo	(0) erecto; (1) decumbente
Persistencia de las catáfilas	(0) caduco; (1) persistente
Forma del ápice de las catáfilas	(0) acuminado; (1) aristado
Pubescencia de las catáfilas	(0) ausente; (1) presente
Aguijones sobre el peciolo	(0) ausente; (1) presente
Aguijones sobre el raquis	(0) ausente; (1) presente
Tipo de aguijones	(0) delgado; (1) robusto
Color de la pubescencia	(0) blanco-grisáceo; (1) café; (2) café-amarillento
Color de hoja en la emergencia	(0) verde-claro; (1) café negruzco; (2) café; (3) verde amarillento; (4) café verdoso; (5) verde negruzco; (6) café rojizo
Inserción de la hoja sobre el tallo	(0) ascendente; (1) descendente
Inserción de los folíolos en el raquis	(0) quillado; (1) plano
Arreglo de folíolos en raquis	(0) opuesto; (1) sub-opuesto; (2) fascículo
Arreglo del peciolo	(0) linear; (1) recurvado
Arreglo del raquis	(0) linear; (1) recurvado
Forma del folíolo	(0) oblanceolado; (1) obovado; (2) lanceolado; (3) oblongo; (4) linear
Dirección del folíolo	(0) planar; (1) abaxialmente curvado
Simetría de la lamina del folíolo	(0) basalmente falcado; (1) no basalmente

	falcado
Textura del folíolo	(0) coriáceo; (1) papiráceo; (2) membranáceo
Simetría del ápice del folíolo	(0) simétrico; (1) asimétrico
Venación del folíolo	(0) conspicua; (1) no conspicua
Color de la base del folíolo	(0) verde; (1) amarillo; (2) café
Forma del ápice del folíolo	(0) acuminado; (1) agudo; (2) redondeado
Forma de la base del folíolo	(0) atenuado; (1) cuneado
Lado adaxial del folíolo glauco	(0) ausente; (1) presente
Lado abaxial del folíolo glauco	(0) ausente; (1) presente
Folíolos imbricados	(0) ausente; (1) presente
Lamina del folíolo involuta	(0) ausente; (1) presente
Posición del estróbilo ovulífero	(0) erecto; (1) pendular
Color del estróbilo ovulífero (tricomas)	(0) café claro; (1) negro a negruzco; (2) café; (3) café rojizo; (4) Grisáceo
Posición del estróbilo polinífero	(0) erecto; (1) pendular
Color del estróbilo polinífero	(0) amarillo verdoso; (1) café verdoso (2) café rojizo; (3) café amarillento
Cara distal de la microsporófila recurvada	(0) ausente; (1) presente
Ápice del estróbilo ovulífero	(0) acuminado; (1) agudo; (2) mucronado; (3) apiculado
Forma del estróbilo ovulífero	(0) cilíndrico; (1) globoso
Cuerno en el extremo distal de la megasporófila	(0) ausente; (1) presente
Forma del extremo distal de la megasporófila	(0) truncado; (1) prominente; (2) cóncavo
Ángulo de los cuernos de la megasporófila	(0) agudo; (1) recto; (2) obtuso
Color de la sarcotesta	(0) amarillo blanquecino; (1) rojo blanquecino; (2) rojo

Tabla 2. Caracteres morfológicos cuantitativos y sus abreviaciones (vegetativos y reproductivos).

Carácter	Abreviación	Código en análisis filogenético
Número total de hojas	NL	0
Número de hojas (última corona)	NLc	1
Pares de folíolos	PL	2
Largo del peciolo	LP	3
Largo del raquis	LR	4
Largo del folíolo basal	LBL	5
Ancho del folíolo basal	WBL	6
Ancho de articulación del folíolo basal	WBLa	7
Distancia entre folíolos basales	DbBL	8
Largo de folíolos medios	LML	9
Ancho de folíolos medios	WML	10
Ancho de articulación de folíolos medios	WMLa	11
Número de venas de folíolos medios	NVML	12
Distancia entre folíolos medios	DbML	13
Largo del folíolo apical	LAL	14
Ancho del folíolo apical	WAL	15
Ancho de articulación del folíolo apical	WALa	16
Distancia entre folíolos apicales	DbAL	17
Número de aguijones	NPs	18
Largo de aguijones	LPs	19
Largo del pedúnculo del estróbilo polínífero	LPSP	20
Diámetro del pedúnculo del estróbilo polínífero	DPSP	21
Largo del estróbilo polínífero (parte fértil)	LPS	22
Diámetro del estróbilo polínífero (parte fértil)	DPS	23

Largo del estróbilo ovulífero (parte fértil)	LOH	24
Diámetro del estróbilo ovulífero (parte fértil)	DOS	25
Largo del pedúnculo del estróbilo ovulífero	LOSP	26
Diámetro del pedúnculo del estróbilo ovulífero	DOSP	27
Número de megasporófilas	NMe	28
Largo de megasporófilas	LMe	29
Ancho de megasporófilas	WMe	30
Largo de microsporófilas	LMi	31
Ancho de microsporófilas	WMi	32

1.3.3 Secuencias de DNA

Se seleccionaron seis genes: dos espaciadores intergénicos, *atpF-atpH*, *psbK-psbI*, el gen nuclear ribosomal *ITS* y tres regiones de cloroplasto codificantes *matK*, *rbcL* y *rpoC1*. Estos marcadores han sido utilizados en la evaluación de la variabilidad nucleotídica del género *Ceratozamia* (Little y Stevenson, 2007; Sass et al., 2007; Nicolalde-Morejón et al., 2011). Se utilizaron las secuencias previamente publicadas (i.e. Nicolalde-Morejón et al. 2011; Martínez-Domínguez et al. 2017b) que están disponibles en GenBank. Además, se incluyeron nuevas secuencias para algunas especies (Apéndice 2).

1.3.4 Extracción de DNA genómico, amplificación de PCR y secuenciación

DNA genómico fue extraído a partir de un individuo para *Ceratozamia mexicana*, *C. delucana*, *C. totonacorum*, *C. chamberlainii*, *C. sabatoi* y 2 poblaciones de *C. latifolia* (Las Abritas y Rayón). La extracción de DNA se realizó siguiendo las indicaciones del fabricante del kit DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN). Se amplificaron los seis genes seleccionados para las primeras cuatro especies y para las tres últimas solo *rbcL*. La amplificación de PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa) se realizó acorde a los protocolos propuestos en Sass et al. (2007) y Nicolalde-Morejón et al. (2011). Los

productos de amplificación se visualizaron mediante electroforesis en geles de agarosa al 1% teñidos con bromuro de etidio. En todos los casos en los que se observaron claramente bandas simples y del peso molecular esperado, los productos de PCR se purificaron directamente utilizando el QIAquick® Kit de Purificación de PCR (Qiagen). La secuenciación automatizada se llevó a cabo en Macrogen (Corea del Sur, <http://dna.macrogen.com>). La evaluación, edición y el ensamblaje de los electroferogramas se realizó con Sequencher 4.7 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, EE.UU).

1.3.5 Construcción de matrices

Las secuencias fueron alineadas en BioEdit 7.0.9 (Hall, 1999) a través de su implementación de alineamiento múltiple en ClustalX (Thompson et al., 1997). Los alineamientos fueron importados al programa Mesquite versión 3.0 (Maddison y Maddison, 2016), donde se editaron manualmente después de la inspección visual. Los alineamientos de los genes individuales fueron concatenados utilizando el programa Sequence Matrix 1.7.8 (Vaidya et al., 2011). Se crearon cinco matrices: 1) caracteres morfológicos cualitativos, 2) caracteres morfológicos cuantitativos, 3) combinación de caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos, 4) caracteres moleculares, la cual incluye todos los genes y, 5) combinación de todos los conjuntos de datos. *Ceratozamia microstrobila* ha sido propuesta como sinónimo de *C. latifolia* (Stevenson et al., 1986), aquí se incluyó su localidad tipo pero no se mantuvo en los análisis como un taxa terminal debido a que no se encontró variación morfológica y molecular para soportar su inclusión.

1.3.6 Análisis filogenéticos

Se realizó un análisis de máxima parsimonia en el programa TNT v.1.5 (Goloboff et al., 2008) que permite analizar los caracteres continuos como tal. La estrategia de búsqueda heurística consistió en 1000 réplicas de adición aleatoria, un árbol retenido en cada paso durante la adición gradual “tree bisection reconnection” (TBR). Las ramas internas se consideraron no admitidas y se colapsaron durante las búsquedas si se soportaban de forma ambigua (cuando falta optimización, regla 1 de TNT; Coddington y Scharff, 1994).

Los caracteres discretos y moleculares fueron considerados no aditivos y con pesos iguales. Los caracteres continuos se consideraron aditivos y con pesos implícitos para minimizar en lo posible los problemas de escala que afectan en mayor medida a este tipo de caracteres, por lo que, se realizaron análisis con diferentes valores para la constante de concavidad k (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 15, 20, 30) (Goloboff, 1993; Goloboff et al., 2006). Los análisis con matrices combinadas siguieron el mismo tratamiento utilizado para los diferentes tipos de caracteres en los análisis individuales.

Se calculó el índice de consistencia (CI) y el índice de retención de conjunto (RI) a través de script en TNT. Se realizaron dos pruebas de soporte: remuestreo simétrico con un 33% de probabilidad de cambio (Goloboff et al., 2003) y Jackknife con un 36% de corte a través de 1000 réplicas con 10 adiciones de taxones aleatorios. Estos análisis calculan las diferencias en las frecuencias en un grupo dado y su grupo contradicho más frecuente (Goloboff y Farris, 2001; Goloboff et al., 2003). Finalmente, en los diferentes cladogramas resultantes se mapearon los caracteres.

1.3.7 Análisis de sensibilidad

La matriz completa (con todas las fuentes de evidencia) se analizó bajo parsimonia utilizando esquemas diferenciales de ponderación de caracteres para explorar la estabilidad de los resultados con relación a la variación en los parámetros analíticos. El esquema de ponderación se realizó con la aplicación de diferentes valores de la constante de concavidad (k) a través de pesos implícitos (Goloboff, 1993). La selección de los diferentes valores de la constante de concavidad fueron tomados a partir de los caracteres morfológicos. La estabilidad de los clados se muestra en los clados que se recuperan bajo los diferentes análisis.

1.3.8 Análisis de similitud ecológica

Los registros de ocurrencia para las especies de *Ceratozamia* se obtuvieron con la revisión de los ejemplares botánicos disponibles en los herbarios: CIB, CHAPA, FCME, HEM, IEB, K, MEXU, MB, MO, NY, SERO, P, XAL y XALU. Los 207 registros únicos se compilaron en una base de datos que se verificó en el sistema de información geográfica (GIS) ArcMap GIS 10.2.

Para caracterizar la distribución ecológica de las especies se utilizaron las 19 variables bioclimáticas del proyecto WorldClim (Hijmans et al., 2005) y la capa de elevación del proyecto Hydro 1K (USGS 2001) a una resolución de 30" (~1 km²). La extracción de los valores para las capas se realizó a través de la librería "dismo" en el software R (Hijmans et al., 2011; R Development Core Team 2012).

Se calcularon los promedios de los registros de ocurrencia para cada una de las especies con los cuales se realizaron dos análisis estadísticos multivariados: 1) análisis de componentes principales para analizar la variación entre las variables (ACP) y 2) un análisis clúster a través de distancias euclidianas para evaluar similitud ecológica entre especies. Finalmente, comparamos gráficamente la interacción entre las variables ecológicas más importantes.

1.4 Resultados

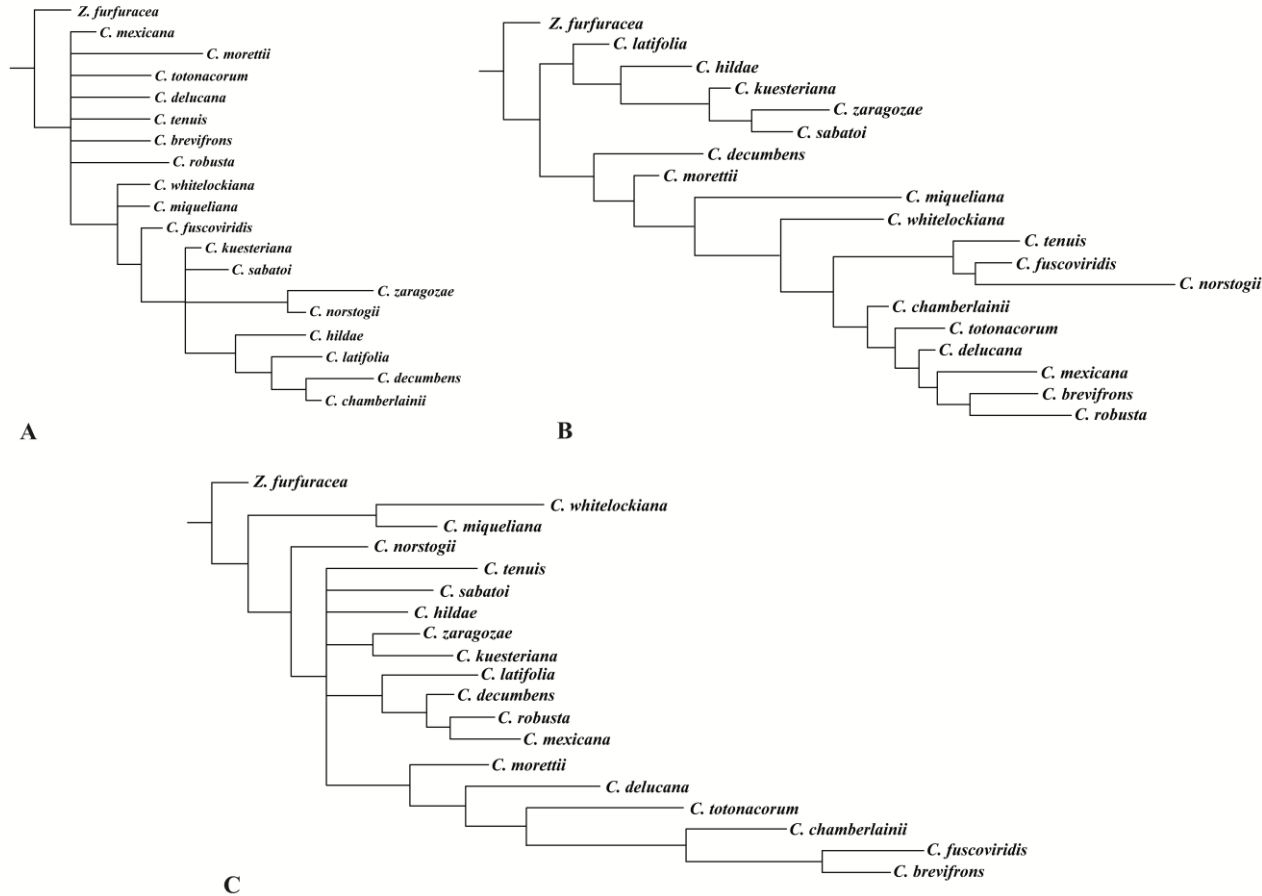
1.4.1 Particiones Individuales

Con la matriz cualitativa se obtuvieron 10 árboles más parsimoniosos. En el árbol de consenso estricto se recuperó un clado soportado por tres caracteres plesiomórficos. En esta topología las relaciones no están resueltas (Fig. 1A).

Con la matriz cuantitativa, las topologías producto de los diferentes valores de la constante de concavidad produjeron un árbol. La topología con $k=3$ mostró mayor ajuste de homoplasia (Fig. 1B; Tabla 3). Todas las reconstrucciones mostraron los mismos clados con algunos cambios entre grupos hermanos internos. Las topologías con $k=1$ y $k=2$ son iguales, a partir de $k=3$ se presentó una modificación donde una especie del clado A se transfirió al clado B, esta última distribución de taxa para cada clado se mantuvo hasta $k=10$ (Tabla 3).

El análisis de la matriz cuantitativa recuperó dos grupos ($k=3$): el clado A integrado por especies con distribución más norte de la SMO y, el clado B conformado por especies con distribución del centro-sur de la SMO y las 4 especies de *Ceratozamia* con distribución en otras provincias biogeográficas (Fig. 1B).

Ilustración 1. Comparación de hipótesis filogenéticas con diferentes particiones de datos. A. Consenso estricto de 10 árboles con datos cualitativos; IC=0.455; IR=0.412; Largo=123 pasos. B. Árbol más parsimonioso obtenido con la partición cuantitativa de datos; IC=0.600; IR=0.616; Largo=110.123 pasos. C. Consenso estricto de 4 árboles con datos moleculares (ITS+*rpoC1*+, *atpF-atpH+psbK-psbI+matK+rbcL*); IC=0.850; IR=0.792; Largo=804 pasos.



Con la partición molecular se obtuvieron 4 árboles igualmente parsimoniosos. El árbol de consenso estricto recuperó en una politomía al grupo SMO incluyendo a *Ceratozamia robusta*. El clado integrado por *C. miqueliana* y *C. whitelockiana*, y la relación *C. norstogii* anidando al resto de especies están resueltos y son consistentes (Fig. 1C).

Tabla 3. Valores de constante de concavidad (k) para las reconstrucciones filogenéticas de caracteres cuantitativos. L=Número de pasos; CI= Índice de consistencia; CR= Índice de retención.

k	L	CI	CR
1	655.174	0.655	0.652
2	636.503	0.674	0.621
3	636.503	0.674	0.652
4	634.462	0.676	0.656
5	633.924	0.677	0.657
6	633.924	0.677	0.657
7	633.924	0.677	0.657
8	633.924	0.677	0.657
9	633.924	0.677	0.657
10	633.924	0.677	0.657
15	633.924	0.681	0.663
20	629.164	0.682	0.665
30	610.250	0.703	0.696

1.4.2 Análisis combinados: matriz cualitativa y cuantitativa

Este análisis produjo un árbol más parsimonioso en el cual se recuperaron dos clados. El clado A está conformado por cuatro especies (*Ceratozamia hildae* G.P.Landry & M.C.Wilson, *C. kuesteriana* Regel, *C. latifolia* y *C. zaragozae* Medellín-Leal) y en el clado B están el resto de especies de *Ceratozamia* (Apéndice 3). Los caracteres que soportan los dos clados principales son los cuantitativos y los cualitativos representan autapomorfías (Apéndice 3).

1.4.3 Análisis combinados: matriz cualitativa, cuantitativa y molecular

Este análisis produjo un árbol más parsimonioso que muestra a las especies de la SMO como un grupo no monofilético, al recuperar a *Ceratozamia robusta* al interior del nodo D, donde están todas las especies con distribución en esta provincia biogeográfica (Figs. 2, 3). Los nodos A, B y C están soportados por valores altos, particularmente, la relación entre *Ceratozamia miqueliana* y *C. whitelockiana* como especies hermanas es consistente (Fig. 4).

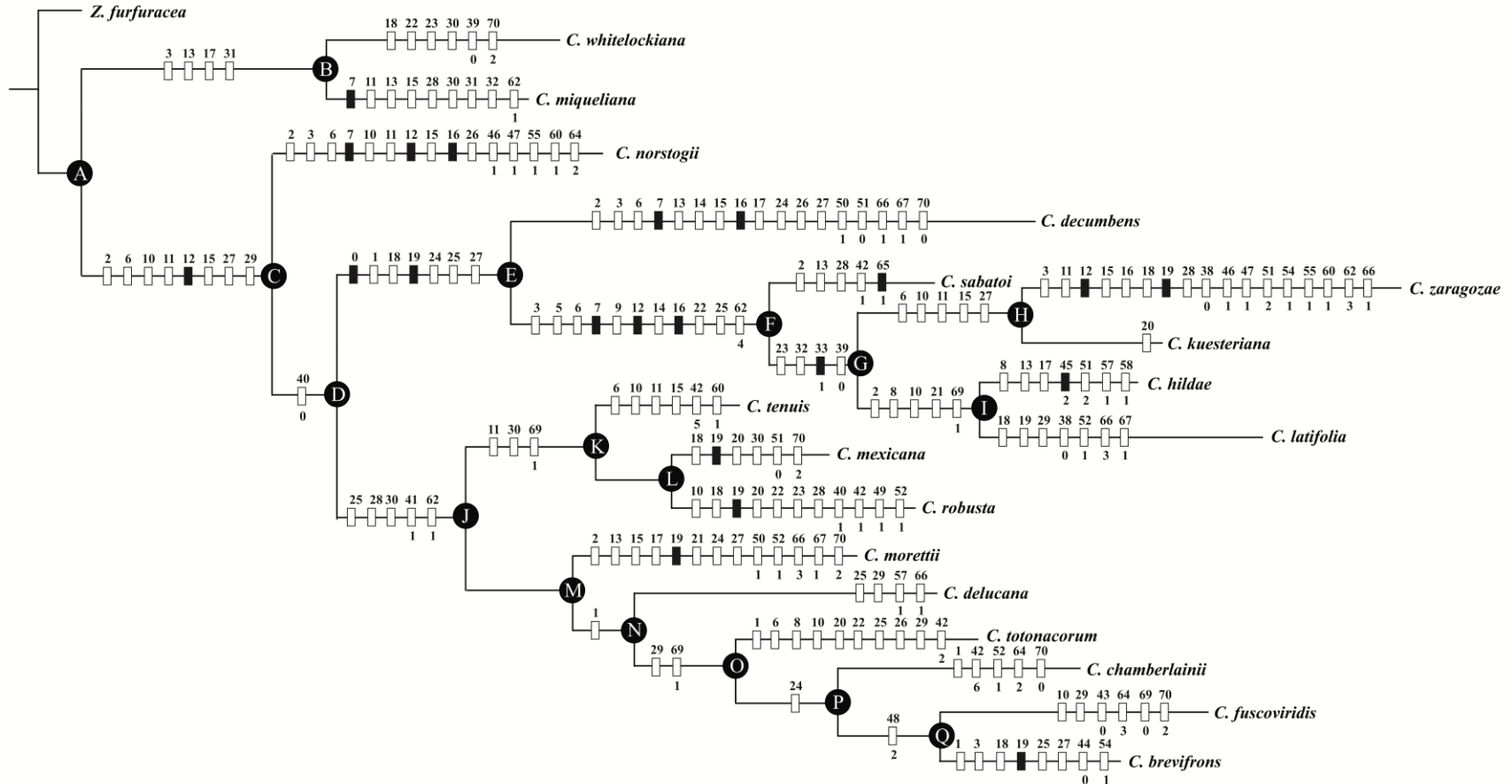
A pesar de los bajos valores de soporte para el clado conformado por *Ceratozamia sabatoi*, *C. kuesteriana*, *C. latifolia*, *C. zaragozae* y *C. hildae*, es uno de los más sólidos en las diferentes reconstrucciones y estas especies corresponden biogeográficamente al extremo norte de la SMO (Fig. 4). Dentro de este grupo la relación entre *C. hildae* y *C. latifolia* como grupos hermanos es sólida (Fig. 4).

Otro de los clados consistentes se muestra en el nodo K, mismo que está integrado por *Ceratozamia tenuis*, *C. mexicana* y *C. robusta*. En particular, la relación entre *C. mexicana* y *C. robusta* (clado L), está soportada por valores altos incluso al considerar particiones individuales (Figs. 1, 4). El nodo N es otro de los grupos mejor soportados; dentro de este grupo, *C. fuscoviridis* y *C. brevifrons* se recuperan como especies hermanas. Esta reconstrucción muestra que *C. delucana*, *C. chamberlainii* y *C. totonacorum* compartieron un ancestro reciente (Figs. 1, 4).

1.4.4 Aporte de caracteres

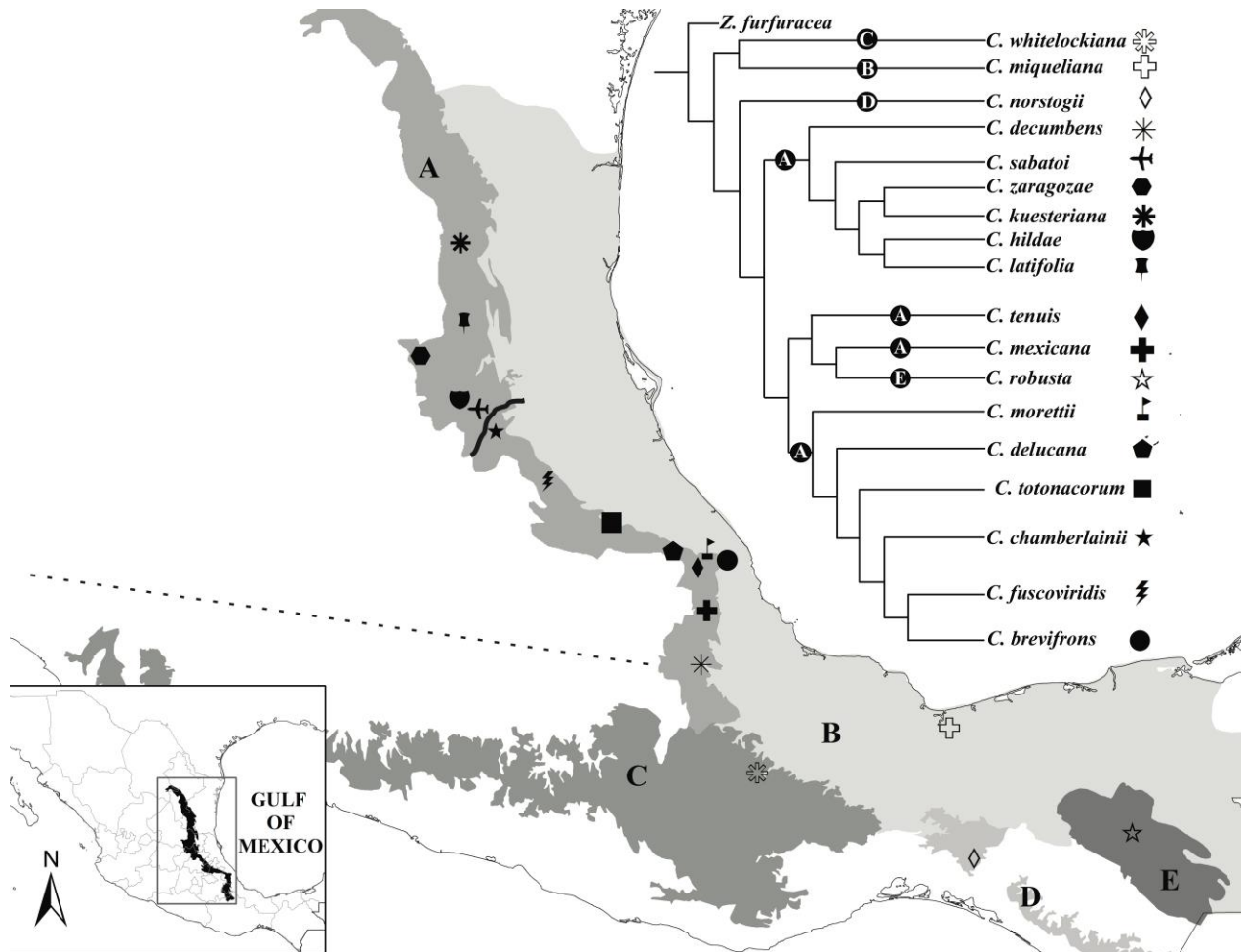
Los caracteres morfológicos cuantitativos y moleculares representan caracteres plesiomórficos que soportan relaciones entre los nodos más inclusivos (A y C) (Fig. 2; Apéndice 4). Algunas partes medias (inter-nodos) de la reconstrucción filogenética están soportados por la combinación de estados de carácter cualitativos y cuantitativos (e.g. nodos D, E, y J); y otras por únicamente moleculares (e.g. nodos L y M). El principal aporte de los caracteres morfológicos cualitativos se encuentra en las ramas terminales (Fig. 2).

Ilustración 2. Árbol más parsimonioso de la matriz con datos combinados: cualitativa+cuantitativa+molecular.



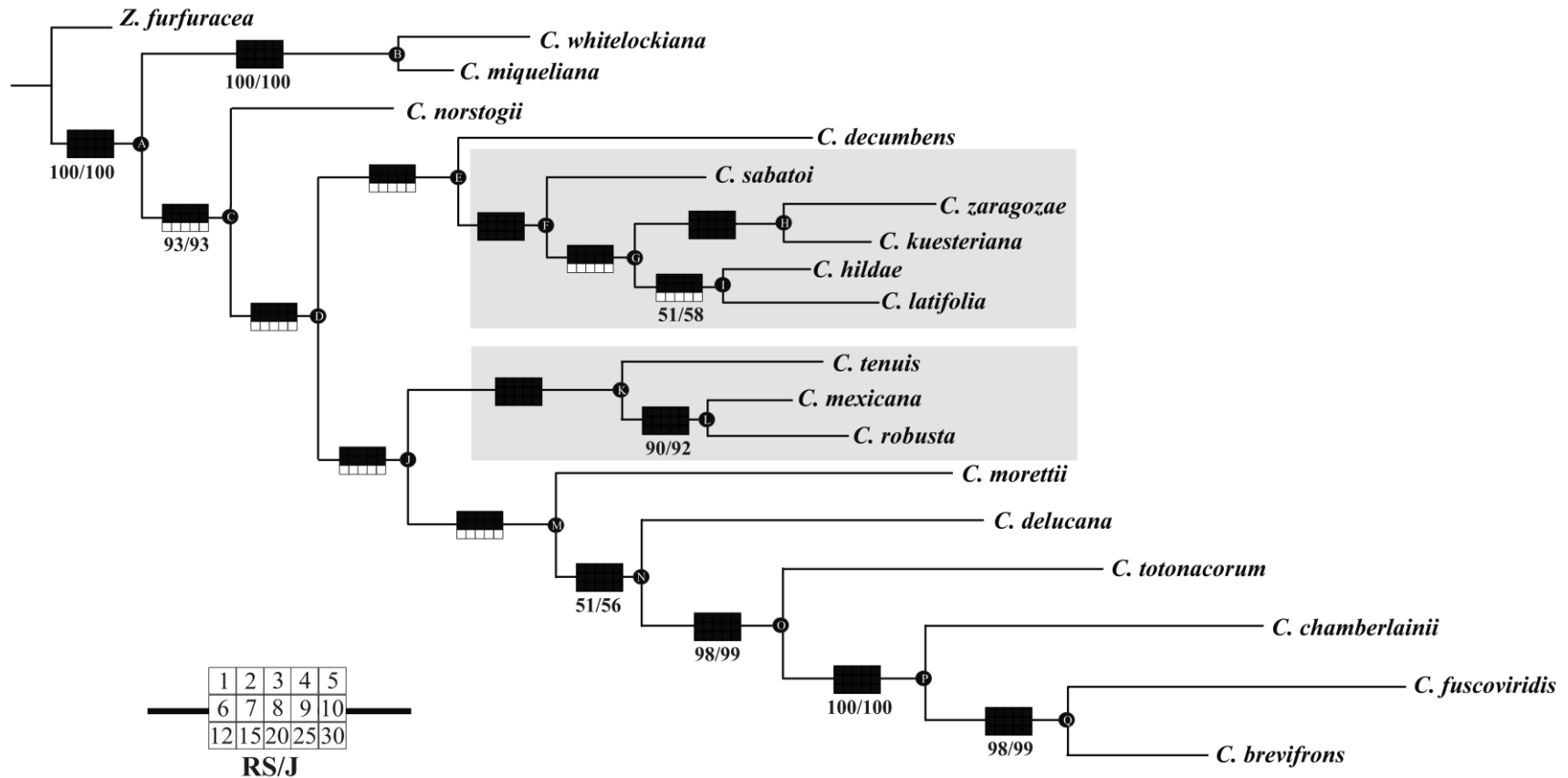
IC=0.685; IR=0.584; Largo=1699.294 pasos. Recuadros sólidos representan homología y los blancos homoplasiya. Ver tablas 1 y 2 para detalle de caracteres morfológicos, y apéndice 3 para caracteres moleculares en cada nodo. Letras en círculos representan nodos.

Ilustración 3. Correlación entre hipótesis filogenética y datos biogeográficos en *Ceratozamia*.



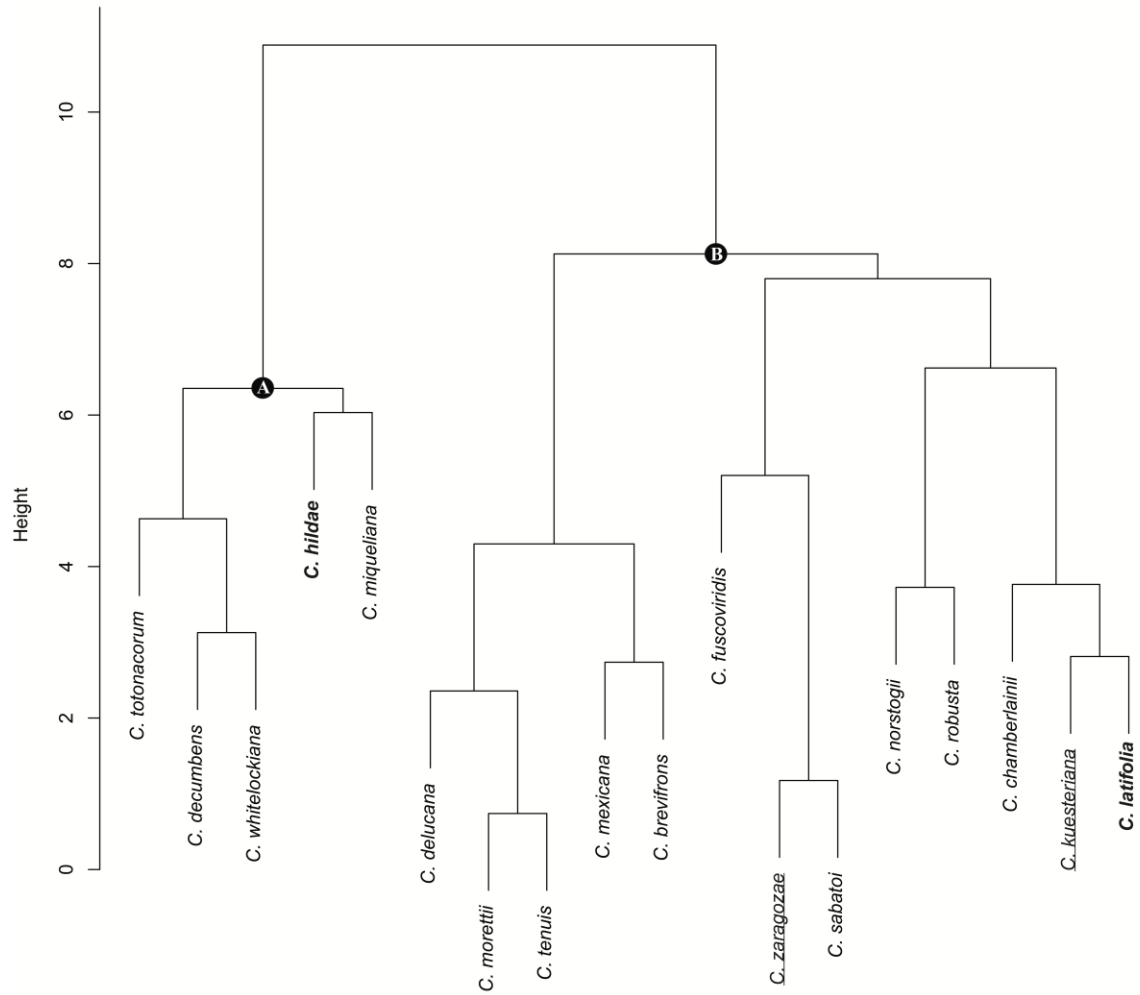
Línea punteada representa el Eje Neovolcánico Transversal Mexicano y línea sólida el accidente geográfico del "Cañón del Río Moctezuma". A. Sierra Madre Oriental; B. Golfo de México; C. Sierra Madre del Sur; D. Sonorusco; E. Los Altos de Chiapas.

Ilustración 4. Árbol más parsimonioso de la matriz completa (cualitativa+cuantitativa+molecular) mostrando los valores de soporte.



Números bajo cada nodo representan los valores de Remuestreo simétrico y Jackknife, respectivamente. Los espacios sólidos en “Navajo rugs” indican grupos recuperados por el esquema de sensibilidad. Los clados principales recuperados en los diferentes análisis combinados se destacan en recuadros grises

Ilustración 5. Clúster jerárquico con variables ecológicas para *Ceratozamia*.



Letras en negritas y subrayado representan especies hermanas, respectivamente .

Algunos de los caracteres cuantitativos más relevantes son: NVML, carácter plesiomórfico no homoplásico (nodos C y F); y, NL y LPs caracteres no homoplásicos plesiomórficos (nodo E). Otros caracteres relevantes son WBLa y WALa, mismos que representan autapomorfías (Fig. 2; Apéndice 5).

En cuanto a los caracteres cualitativos solo tres no expresan homoplasia: el tipo de tallo (plesiomórfico en nodo G), el extremo de las microsporófilas recurvado (autapomorfía para *Ceratozamia sabatoi*) y el arreglo de los folíolos en el raquis (autapomorfía para *C. hildae*) (Apéndice 5). La mayoría de estos caracteres son autapomorfías homoplásicas que están en clados distantes filogenéticamente (Fig. 2). Por ejemplo, el carácter lamina foliar involuta que está presente en *C. zaragozae* y *C. tenuis*, mismas que están en diferentes clados (ver posición en nodos F y K); el peciolo y raquis recurvado que se encuentra en *C. zaragozae* y *C. norstogii*. Caracteres como el color de las hojas en la emergencia que representa una autapomorfía para *C. totonacorum* y *C. chamberlainii* muestra un diferente estado de carácter para estas especies que están muy relacionadas filogenéticamente (Fig. 2).

1.4.5 Polimorfismos

El 75% de los caracteres morfológicos cualitativos son polimórficos. Los caracteres vegetativos expresan valores más altos de homoplasia, por ejemplo: el hábito del tallo, el color de la hoja en la emergencia, los aguijones en peciolo, la forma y textura del folíolo, el color de la base de los folíolos y, la presencia de pruina en los folíolos. Los caracteres reproductivos contribuyen con más señal filogenética, excepto la forma del ápice, parte fértil y posición del pedúnculo del estróbilo ovulífero.

Con relación a los caracteres cuantitativos, el mayor polimorfismo está presente en pares de folíolos, largo del peciolo, ancho de folíolo basal, largo y ancho del folíolo medio, número de aguijones, número de megasporófilas, diámetro y largo de la parte fértil del estróbilo ovulífero, y diámetro del pedúnculo del estróbilo polinífero (Apéndice 5). El resto de caracteres poseen bajos valores de homoplasia.

1.4.6 Análisis de similitud ecológica

Los primeros tres componentes del análisis (ACP) explican el 89% de la variación. Las variables con más aporte para cada componente fueron la precipitación anual, la temperatura máxima del mes más cálido y la estacionalidad de la temperatura, respectivamente (Apéndice 6). La elevación resultó una variable de influencia significativa para los primeros dos componentes.

El análisis clúster muestra dos grupos principales en los cuales todas las especies de *Ceratozamia* comparten afinidades ecológicas que no se corresponde con su distribución en provincias biogeográficas (Fig. 5). En el nodo A resalta la afinidad de *C. hildae* con *C. miqueliana* mismas que, presentan la menor elevación y la mayor temperatura registrada para el género, con la diferencia de que la primera se encuentra a mayor precipitación (Fig. 4; Apéndice 7). *Ceratozamia totonacorum*, *C. decumbens* Vovides, Avendaño, Pérez-Farr. & Gonz.-Astorga y *C. whitelockiana* se encuentran en zonas con mayor precipitación pero difieren en sus rangos de elevación medio (Fig. 5; Apéndice 7).

En el nodo B se distribuyen jerárquicamente la mayoría de las especies. El mayor rango de elevación lo muestran *Ceratozamia sabatoi*, *C. zaragozae* y *C. fuscoviridis* Moore, las cuales integran un grupo menos inclusivo. Las dos primeras muestran mayor afinidad climática debido principalmente, a que reciben la menor precipitación registrada (Fig. 5; Apéndice 7). Dentro de este nodo se obtuvieron dos agrupamientos que comparten los rangos medios ecológicos, excepto *C. kuesteriana* y *C. latifolia* (con rangos similares) que junto con *C. hildae* (grupo A) poseen rangos más elevados de temperatura (Fig. 5; Apéndice 7).

1.5 Discusión

1.5.1 Aporte de caracteres en la filogenia

El uso de caracteres morfológicos cuantitativos en *Ceratozamia* ha sido relevante en la identificación de especies (Stevenson et al., 1986; Avendaño et al., 2003; Pérez-Farrera et al., 2004, 2007, 2009; Vovides et al., 2004a,b). Sin embargo, su inclusión en las inferencias filogenéticas del género no se ha explorado. En sistemática filogenética, este

tipo de carácter es controversial debido a que la variación fenotípica no siempre corresponde con variación heredable y a que la discretización de los caracteres es indirecta (Goldman, 1988; Stevens, 1991; Thiele, 1993; Wiens, 2001). En nuestro estudio esta evidencia contribuyó significativamente a la señal filogenética para resolver las relaciones, por lo que, nosotros consideramos que este tipo de información no debería ser excluida (Fig. 3). En este sentido, estudios recientes han propuesto que son caracteres susceptibles de ser heredados y por tanto, potencialmente informativos filogenéticamente (Rae, 1998; Watanabe, 2016). Además, el algoritmo implementado en TNT permite analizar los caracteres cuantitativos como tales, de esta forma no se necesita un método previo al análisis filogenético para discretizar la variación (Goloboff et al., 2006, 2008).

De acuerdo con nuestros resultados, los caracteres cuantitativos representan simplesiomorfías (Fig. 2). Además, la mayoría de los caracteres que expresan valores bajos de homoplasia no se han empleado como informativos en la identificación de especies (Apéndice 5). En contraste, los caracteres con mayor homoplasia –en este caso morfológicos cualitativos– han tenido énfasis en trabajos taxonómicos del género *Ceratozamia* (Stevenson et al., 1986; Vovides et al., 2004a,b; Pérez-Farrera et al., 2009).

Los caracteres morfológicos en *Ceratozamia* son variables dentro y entre especies, por lo cual, el uso de evidencia morfológica cualitativa y cuantitativa en las reconstrucciones filogenéticas ha sido relegado, y la evidencia molecular ha desempeñado un rol relevante (González y Vovides, 2012). El uso de evidencia molecular utilizada en análisis previos no contribuye de manera sustancial a resolver las relaciones filogenéticas al interior del género (De Castro et al., 2006; González y Vovides, 2002, 2012). Sin embargo, en nuestro caso, al incrementar el número de genes –seis–, se recupera señal filogenética en los clados basales (Fig. 1C). De estos genes, *ITS* representa autapomorfías, mientras que *matK* y *rbcL* simplesiomorfías.

Al combinar las fuentes de evidencia, la hipótesis filogenética aquí propuesta es robusta y la topología está resuelta (Figs 2, 4). En este contexto, los grupos de caracteres contribuyen de manera diferencial soportando relaciones a diferentes niveles/escalas en la filogenia. Por lo que, la señal filogenética se incrementó y permitió inferir un patrón de evolución del linaje (Fig. 4).

1.5.2 Polimorfismos y homoplasia

Los polimorfismos pueden ser comunes en algunos grupos biológicos y se presentan a nivel morfológico y/o molecular (Ford, 1945). No obstante, en la mayoría de los análisis filogenéticos se emplea un individuo para codificar los estados de caracteres, por lo cual, pareciera que esta condición no se presenta en la naturaleza (Watanabe, 2016). En *Ceratozamia* la exploración de variación con caracteres moleculares muestra baja diversidad nucleotídica intra e interespecífica (Martínez-Domínguez et al., 2017b), a su vez, los caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos presentan alta variación a nivel poblacional (Martínez-Domínguez et al., 2016, 2017a).

En este sentido, nuestro trabajo corrobora la hipótesis de que los caracteres morfológicos vegetativos en *Ceratozamia* son polimórficos (Apéndice 5). Por lo que, los estudios poblacionales para el género son vitales y es importante que en futuros trabajos filogenéticos del género, se considere esta información para realizar las reconstrucciones y evitar el impacto de un muestreo limitado. Por su naturaleza, los caracteres polimórficos tienden a exhibir valores altos de homoplasia (Nixon y Wheeler, 1990; Wiens y Servedio, 1997, 1998; Wiens, 1998). A pesar de esta situación, algunos estudios han planteado que la eliminación de este tipo de carácter generarían espurias reconstrucciones filogenéticas (Nixon y Davis, 1991; Simmons, 2001; Watanabe, 2016). En nuestro caso, a pesar de la homoplasia de los caracteres morfológicos, el poder de resolución colectivo fue relevante (Figs. 3, 5).

En sentido estricto, la homología es la base de las reconstrucciones filogenéticas y el principio fundamental de parsimonia (De Pinna, 1991). Sin embargo, fenotipos similares pueden derivarse de manera independiente; es decir, ser homoplasicos. Por lo cual, la homoplasia ha sido ampliamente discutida en el ámbito de la sistemática filogenética (Brower y Schawaroch, 1996; Källersjö et al., 1999; Donoghue y Ree, 2000) y se ha cuestionado su existencia en la naturaleza (Nixon y Carpenter, 2012). No obstante, hay diferentes mecanismos de desarrollo involucrados en las formas que expresan los órganos que se codifican para elaborar las matrices y estos pueden producir una forma similar en organismos que pueden compartir o no un ancestro común reciente (Wake et al., 2011). Esto debido a las diferentes rutas en que actúa la evolución (e.g. presión selectiva, selección estabilizadora, deriva génica, etc.) y por ende, a las restricciones morfológicas cualitativas y

cuantitativas que existen en el linaje de un organismo (Hall, 2003; Wake et al., 2011; Dkhar y Pareek, 2014). Bajo estas premisas, en la teoría evolutiva, algunas investigaciones han planteado la descendencia común e independiente (homología y homoplasia, respectivamente, en el contexto tradicional) como conceptos unificados que constituyen dos tipos de homología (Donoghue y Ree, 2000; Hall, 2003).

A nivel fenotípico, el patrón evolutivo de los caracteres que encontramos en este grupo podría reflejar una evolución independiente de caracteres, pero si se analiza a nivel genético, esas morfologías indistinguibles entre taxa diferentes, podrían mostrar otros procesos de desarrollo involucrados en la evolución de los caracteres, tales como el paralelismo (Hall, 2003; Shubin et al., 2009). Nosotros consideramos que la homoplasia morfológica encontrada en *Ceratozamia* podría ser relevante en las causas subyacentes de la estasis morfológica, siendo necesaria su inclusión en futuras discusiones sobre el planteamiento de escenarios evolutivos en el género.

Relaciones filogenéticas

En *Ceratozamia*, debido a la similitud morfológica y geográfica de las especies, se han propuesto grupos –complejos– que podrían expresar ancestría filogenética (Stevenson et al., 1986; Vovides et al., 2004a). Por ejemplo, el complejo *C. mexicana* no muestra correspondencia filogenética con las especies propuestas como parte de este complejo debido a que *C. mexicana* parece estar más relacionada con especies del complejo *C. robusta* que con *C. brevifrons* y *C. decumbens*. Nuestra reconstrucción filogenética contrapone esta hipótesis y plantea nuevos escenarios evolutivos. Las especies con distribución sobre la SMO no representan un grupo monofilético, contrario a las propuestas anteriores (González y Vovides, 2002, 2012). Además, estas especies se recuperan en dos clados: uno al extremo norte de la SMO sobre el accidente geológico “Cañón del Moctezuma” y otro con especies de distribución centro-sur de la SMO más *C. robusta*, que forma parte de la provincia biogeográfica “Los Altos de Chiapas” (Fig. 3).

El clado norte incluye a *Ceratozamia sabatoi*, *C. zaragozae*, *C. kuesteriana*, *C. latifolia* y *C. hildae*, que a pesar de sus similitudes ecológicas, presentan diferencias significativas en sus hábitats, escenario en el cual destaca la relación entre *C. kuesteriana* y *C. zaragozae*, que a pesar de compartir un ancestro común reciente, habitan en sitios climáticamente contrastantes entre sí (Figs 3, 5). Entre otros escenarios, especies distantes

filogenéticamente y geográficamente, como es el caso de *Ceratozamia hildae* y *C. miqueliana*, *C. totonacorum* y *C. decumbens*, poseen un nicho ecológico similar (Figs 3, 5).

Debido a la historia evolutiva compartida, las especies estrechamente relacionadas tienden a ser similares en sus nichos ecológicos (Peterson et al. 1999), por lo que, los patrones filogenéticos y ecológicos observados, podrían indicar diferenciación de nicho ecológico (Warren et al., 2014). Estos patrones podrían someterse a prueba a través de la asociación de patrones geográficos con procesos evolutivos y ecológicos bajo el enfoque de evolución de nicho ecológico (Wiens y Donoghue, 2004).

1.5.3 Escenarios evolutivos

La SMO se formó durante la orogenia Laramide hace aproximadamente 65 Ma y representó un puente geológico para los grupos de afinidad templada que migraron de norte a sur hace ~50 Ma (González-Medrano, 1996; Eguiluz De Antuñano et al., 2000). Si consideramos que todos los fósiles hasta ahora conocidos para *Ceratozamia* provienen de Europa y, datan del Oligoceno y Mioceno temprano, incluso el ancestro más cercano al género, *Almargemia* S. Archang, cabría esperar que la migración ocurriera de norte a sur con un proceso de extinción masiva del linaje en la parte más septentrional del hemisferio norte (Kvaček, 2002, 2004, 2014; Brenner et al., 2003).

En este contexto, la migración del género pudo ocurrir desde el norte favorecida por las fluctuaciones climáticas pleistocénicas a través de las partes altas de la SMO, mismas que han sido reportadas como refugios para diferentes grupos como *Pinus* L. y *Quercus* L. (Graham, 1975, 1999; González-Medrano, 1996). Además, se ha planteado como escenario ecológico que el hábitat de las especies extintas de *Ceratozamia* se corresponde con las especies actuales del México extratropical como es *C. kuesteriana* (Kvaček, 2004). En general las especies de *Ceratozamia*, mismas que habitan en zonas muy húmedas, prefieren los ambientes templados con abundante precipitación y buen drenaje de suelos, y se distribuyen entre los 800 a 1800 m, siendo *C. hildae* y *C. miqueliana* las excepciones. Estas características ecológicas también están presentes en especies con distribución más sur del género en México como en *C. norstogii* (Fig. 5).

En congruencia con la historia geológica de la SMO y la evolución de la biota, consideramos que la formación del Cinturón Volcánico Transmexicano no es relevante para

proponer un escenario de especiación alopátrica en dos clados para el género *Ceratozamia* (c.f. Vovides y González, 2002, 2012). Sin embargo, el clado norte pudo divergir del resto de especies por efecto vicariante debido a la presencia del “Cañón del Río Moctezuma”, mismo que representa una fragmentación que separa la faja plegada norte de las montañas del sur (Suter, 1987). Por lo que, este clado podría tener su origen en un evento de especiación independiente.

Debido a que la radiación de *Ceratozamia* se ha datado en el Neógeno y Mioceno tardío, los eventos climáticos –glaciaciones– del Pleistoceno pudieron desempeñar un papel importante en la especiación del grupo (Nagalingum et al., 2011; Salas-Leiva et al., 2013; Condamine et al., 2015). Durante estos períodos, las especies probablemente disminuyeron sus áreas de distribución y tamaños poblacionales, aislándose en refugios en las partes elevadas de las montañas.

1.5.4 Conclusiones y perspectivas

La mayoría de los caracteres morfológicos del género tienden a ser homoplásticos, lo cual indica que fenotipos similares se expresan en especies filogenéticamente alejadas (Fig. 2). Por lo que, la convergencia y el paralelismo podrían contribuir a explicar la evolución de las especies en el género (Wake et al., 2011). Los datos obtenidos desde el análisis filogenético nos proporcionan el marco de partida para estudiar la evolución de este grupo biológico.

Finalmente, al correlacionar nuestra hipótesis filogenética con los datos biogeográficos y ecológicos, consideramos que más de un modelo y evento de especiación fueron los responsables de la actual diversidad y distribución de *Ceratozamia*. Además, cabe la posibilidad de que la especialización del hábitat desempeñara un papel relevante en los eventos de especiación, particularmente, durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno. Futuros estudios orientados a someter a prueba hipótesis de conservadurismo y/o divergencia de nicho ecológico podrían solventar algunas de las incógnitas evolutivas del género.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los curadores de los herbarios consultados por brindar el acceso a información digital y permitir el estudio físico de especímenes. También agradecemos a Anette Méndez-Durán por su apoyo en el procesamiento de las muestras botánicas colectadas para este estudio y al Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero por permitir el acceso a la Colección Nacional de Cícadas. Este proyecto fue financiado por CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México; número 134960) otorgado a FNM y el Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana. El primer autor agradece a CONACyT por la beca de maestría (Ecología Tropical).

1.6 Referencias

- Archie, J.W., Simon, C., Martin, A. 1989. Small sample size does decrease the stability of dendrograms calculated from allozyme-frequency data. *Evolution* 43, 678–683.
- Avendaño, S., Vovides, A.P., Castillo-Campos, G. 2003. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141, 395–398.
- Brenner, E., Stevenson, D.W., Twigg, R.W. 2003. Cycads: evolutionary innovations and the role of plant-derived neurotoxins. *Trends in Plant Science* 8, 446–452.
- Brower, A.V.Z., Schawaroch, V. 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12, 265–272.
- Calonje, M., Stevenson, D.W., Stanberg, L. 2013–2017. The world list of cycads. <http://www.cycadlist.org> (Searched 20 January 2017).
- Coddington, P., Scharff, N. 1994. Problems with zero-length branches. *Cladistics* 10, 415–423.
- Condamine, F.L., Nagalingum, N.A., Marshall, C.R., Morlon, H. 2015. Origin and diversification of living cycads: a cautionary tale on the impact of the branching process prior in Bayesian molecular dating. *BMC Evolutionary Biology* 15, 65. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0347-8>.

- De Castro, O., Vázquez-Torres, M., De Luca, P. 2006. Utility of AFLP markers for the assessment of molecular relationships in *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae). *Plant Biosystems* 140, 221–228.
- De Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. *Cladistics* 7, 367–394.
- Dkhar, J., and Pareek, A. 2014. What determines a leaf's shape? *EvoDevo* 5. <http://www.evodevojournal.com/content/5/1/47>.
- Donoghue, M.J., Ree, R.H. 2000. Homoplasy and Developmental Constraint: A Model and an Example from Plants. *Amer. Zool.*, 40: 759–769.
- Eguiluz de Antuñano, S., Aranda-García, M., Marrett, R. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIII, 1–26.
- Espinosa, D., Aguilar, C., Ocegueda, S. 2004. Identidad biogeográfica de la Sierra Madre Oriental y posibles subdivisiones bióticas. In: Luna, I., Morrone, J.J., Espinosa-Organista, D., (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. México, D.F, pp. 487–502.
- ESRI. 2013. ArcGIS Desktop: release 10. Redlands: Environmental Systems Research Institute.
- Ford, E.B. 1945. Polymorphism. *Biol. Rev.*, 20, 73–88.
- Goldman, N. 1988. Methods of discrete coding of morphological characters for numerical analysis. *Cladistics* 4, 59–71.
- Goloboff, P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9, 83–91.
- Goloboff, P., Farris, J., Källersjö, M., Oxelmann, B., Ramírez, M., Szumik, C. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19, 324–332.
- Goloboff, P., Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17, S26–S34.
- Goloboff, P.A., Farris, J. S., Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.
- Goloboff, P.A., Mattoni, C., Quinteros, A. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22, 589–601.
- González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58, 129–136.

- González, D. Vovides, A.P. 2012. A modification to the SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) method provides phylogenetic insights within *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, 929–938.
- González, D., Vovides, A.P. 2002. Low intralineaage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F* non-coding region. *Systematic Botany* 27, 654–661.
- Graham, A. 1975. Late cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, Mexico. *Evolution* 29, 723–735.
- Graham, A. 1999. Studies in Neotropical paleobotany. XIII. An Oligo–Miocene palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico). *American Journal of Botany* 86, 17–31.
- Hall, B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biological Reviews* 78, 409–433.
- Hall, T. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41, 95–98.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978.
- Hijmans, R.J., Phillips, S.J., Leathwick, J., Elith, J. 2011. Dismo: species distribution modeling-R package version 0.7–17. <http://www.r-project.org/cran>.
- Källersjö, M., Albert, V.A., Farris, J.S. 1999. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics* 15, 91–93.
- Kvaček, Z. 2002. A new Tertiary *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadopsida) from the European Oligocene. *Flora* 197, 303–316. ^[11] _{SEP}
- Kvaček, Z. 2004. A noteworthy cycad, *Ceratozamia hofmannii* Ettingshausen 1887, from the Lower Miocene of Austria re-examined. *Neues Jahrb Geol Paläontol, Monatshefte* 2, 111–118.
- Kvaček, Z. 2014. New fossil records of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from the European Oligocene and lower Miocene. *Acta Palaeobotanica* 54, 231–47.

- Little, D.P., Stevenson, D.W. 2007. A comparison of algorithms for the identification of species using DNA barcodes: examples for gymnosperms. *Cladistics* 23, 1–21.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R. 2016. MESQUITE: a modular system for evolutionary analysis v3.0. Available at: <http://mesquiteproject.org>.
- Martínez-Domínguez, L., Nicolalde-Morejón, F., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W. 2016. Integrative taxonomy of Mexican cycads: biogeography, morphology and DNA barcoding corroborate a new sympatric species in *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Phytotaxa* 268, 25–45.
- Martínez-Domínguez, L., Nicolalde-Morejón, F., Stevenson, D.W. 2017a. Qualitative and quantitative morphological evidence for recognition of a new species within *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Mexico. *Phytotaxa* 317, 17–28.
- Martínez-Domínguez, L., Nicolalde-Morejón, F., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W., Del Callejo, E. 2017b. Cryptic diversity, sympatry, and other integrative taxonomy scenarios in the Mexican *Ceratozamia miqueliana* complex (Zamiaceae). *Organisms Diversity & Evolution* 17, 727–752.
- Moretti, A., Sabato, S., Vázquez-Torres, M. 1980. The distribution of *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Delpinoa* 20, 13–21.
- Morrone, J.J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* 33, 355–361.
- Nagalingum, N.S., Marshall, C. R., Quental, T.B., Rai, H.S., Little, D.P., Mathews, S. 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science* 334, 796–799.
- Nicolalde-Morejón, F., Vergara-Silva, F., González-Astorga, J., Stevenson, D.W., Vovides, A.P., Sosa V. 2011. A character-based approach in the Mexican cycads supports diverse multigene combination for DNA barcoding. *Cladistics* 27, 150–164.
- Nicolalde-Morejón, F., González-Astorga, J., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W., Rojas-Soto, O., Medina-Villarreal, A. 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85, S114–S125.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M. 2012. On homology. *Cladistics* 28, 160–169.
- Nixon, K.C., Davis, J.I. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* 7, 233–241.

- Nixon, K.C., Wheeler, Q.D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6, 211–223.
- Norstog, K.J., Nicholls, T.J. 1997. *The Biology of the Cycads*. Ithaca: Cornell University Press.
- Paniagua, L., Morrone, J.J. 2009. Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *Journal of Biogeography* 36, 1939–1944.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., Hernández-Sandoval, L., González, D., Martínez, M. 2004. A morphometric analysis of the *Ceratozamia norstogii* complex (Zamiaceae). In: Walters, T., Osborne, R., (Eds.), *Cycad classification: concepts and recommendations*. Wallingford, CABI Publishing, pp. 127–136.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., González, D., Sandoval, L.H., Martínez, M. 2007. Variación morfológica y genética del complejo *Ceratozamia miqueliana* H.A. Wendl. (Cycadales, Zamiales). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 97, 519–541.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., Martínez-Camilo, R., Martínez-Meléndez, N., Iglesias, C. 2009. A reassessment of the *Ceratozamia miqueliana* species complex (Zamiaceae) of southeastern Mexico, with comments on species relationships. *Systematics and Biodiversity* 7, 433–443.
- R Development Core Team, 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rae, T. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics* 14, 221–228.
- Salas-Leiva, D.E., Meerow, A.W., Calonje, M., Griffith, M.P., Francisco-Ortega, J., Nakamura, K., Stevenson D.W., Lewis, C.E., Namoff, S. 2013. Phylogeny of the cycads based on multiple single-copy nuclear genes: congruence of concatenated parsimony, likelihood and species tree inference methods. *Annals of Botany* 112, 1263–1278.
- Sass, C., Little, D.P., Stevenson, D.W., Specht, C.D. 2007. DNA barcoding in the Cycadales: testing the potential of proposed barcoding markers for species identification of cycads. *PloS One* 11, e1154.

- Shubin, N., Tabin, C., Carroll, S. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457, 818–823.
- Simmons, N. B. 2001. Misleading results from the use of ambiguity coding to score polymorphisms in higher-level taxa. *Systematic Biology* 50, 613–620.
- Simmons, N.B., Geisler, J.H. 2002. Sensitivity analysis of different methods of coding taxonomic polymorphism: an example from higher-level bat phylogeny. *Cladistics* 18, 571–584.
- Stevens, P.F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. *Systematic Botany* 16, 553–583.
- Stevenson, D.W., Sabato, S., Vázquez-Torres, M. 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.
- Suter, M. 1987. Structural traverse across the Sierra Madre Oriental fold-thrust belt in east-central Mexico. *Geological Society of America Bulletin* 98, 249–264.
- Thiele, K. 1993. The Holy Grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9, 275–304.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.G. 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24, 4876–4882.
- Vaidya, G., Lohman, D.J., Meier, R. 2011. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics* 27, 171–180.
- Vovides, A.P., González, D., Pérez-Farrera, M.A., Avendaño, S., Bárcenas, C. 2004a. A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon* 53, 291–297.
- Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M.A., González, D., Sabato, S. 2004b. Relations and phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In: Walters, T., Osborne, R., (Eds.), *Cycad classification: concepts and recommendations*. Wallingford, CABI Publishing, pp. 109–125
- Wake, D.B., Wake, M.H., Specht, C.D. 2011. Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution. *Science* 331, 1032–1035.

- Warren, D.L., Cardillo, M., Rosauer, D.F., Bolnick, D.I. 2014. Mistaking geography for biology: inferring processes from species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 572–580.
- Watanabe, A. 2016. The impact of poor sampling of polymorphism on cladistic analysis. *Cladistics* 32, 317–334.
- Whitelock, L.M. 2004. Classification concepts in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In: Walters, T., Osborne, R., (Eds.), *Cycad classification concepts and recommendations*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 95–109.
- Wiens, J.J. 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Systematic Biology* 47, 427–444.
- Wiens, J.J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology* 50, 689–699.
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19, 640–644.
- Wiens, J.J., Servedio, M.R. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology* 46, 332–345.
- Wiens, J.J., Servedio, M.R. 1998. Phylogenetic analysis and intraspecific variation: performance of parsimony, likelihood, and distance methods. *Systematic Biology* 42, 228–253.

CAPÍTULO II

**A new species in *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Sierra Norte de Puebla,
Mexico**

(Publicado en Brittonia; Martínez-Domínguez et al., 2017; 69(4): 516–524)

2.1 Abstract

Recent collections of *Ceratozamia* in the Sierra Norte of Puebla, Mexico, corroborate the identity of an undescribed species; this new species was subsumed previously under the concept of *C. mexicana*. Identification of the new entity is the result of a review of three associated species, *C. mexicana*, *C. tenuis* and *C. delucana*. Populations associated with these species are circumscribed using morphological characters, and include a detailed evaluation of reproductive structures such as the apex, position, color and shape of the ovulate strobilus. We thus describe ***Ceratozamia totonacorum*** and provide information regarding its distribution and natural history.

Key Words: circumscription, Cycadales, gymnosperms, taxonomy

2.2 Introduction

The genus *Ceratozamia* Brongniart (Zamiaceae, Cycadales) is one of the largest cycad genera, predominantly occurring in mesic or wet conditions at elevations up to 1,800 m (Vovides et al., 2004a; Nicolalde-Morejón et al., 2014). It includes approximately 30 species distributed solely in the New World tropics and subtropics (Calonje et al., 2017). Despite previous studies addressing the morphology, anatomy and geography (Chamberlain, 1912; Vovides et al., 2004b; Whitelock, 2004) and to a lesser extent the phylogenetic relationships of the genus (González & Vovides, 2002, 2012), its taxonomy and systematics are still uncertain. *Ceratozamia* species are characterized by a salient synapomorphic character state: two horns or sharp curving spines on the distal end of both male and female sporophylls (Norstog & Nicholls, 1997). *Ceratozamia* was established taxonomically in the mid-nineteenth century by A. T. Brongniart (1846), with *C. mexicana* as the generic type species.

The recent description of *Ceratozamia delucana* Vázq.-Torres, Moretti & Carvajal-Hernández from the central mountainous region of Veracruz, Mexico, an area in which *C. tenuis* (Dyer) D. W. Stev. & Vovides, also occurs, prompted the re-examination of the taxonomy of the genus *Ceratozamia* in the Sierra Madre Oriental (SMO). Under this premise, *ex profeso* collections of botanic materials were carried out between the years 2013 and 2016 in order to evaluate the morphological variation present in the genus in this region. In this context, specimens deposited in the main herbaria of Mexico (MEXU, XAL and CIB, among others) show that records of *Ceratozamia* in the Sierra Norte of Puebla were all initially identified as *C. mexicana*.

We examined herbarium specimens throughout the geographical range of *C. mexicana* as part of a revision of *Ceratozamia* from SMO. Based on morphological studies which have included evaluation of new qualitative morphological features, a new species is presented and compared with related taxa, both structurally and geographically. This species has affinity with five formerly described *Ceratozamia* species, namely (1) *C. mexicana sensu stricto* (Vovides et al., 2016), which has also been historically seen as morphologically similar; (2) *C. tenuis sensu stricto* (Vovides et al., 2016), which was at the center of controversy concerning the morphological and geographic limits when

compared to *C. mexicana*; (3) *C. delucana*, due to its morphological and geographic affinities; (4) *C. morettii* Vázq. Torres & Vovides, with which it has morphological affinity; and (5) *C. fuscoviridis* D. Moore, with which it is geographically related because the latter is distributed northwest of the distribution range of the new species (Table 4; Figure 6). This new species is described and illustrated from the Sierra Norte of Puebla.

The species here described, as well as many others species of Neotropical Zamiaceae, emphasize the SMO as an important center of diversity and endemism for the group in Megamexico, a term that associates the Central American territories of Guatemala, Belize, Honduras and northern Nicaragua to the Mexican states using biotic criteria (“Megamexico 2” *sensu* Rzedowski, 1991 p. 11). The SMO is a complex area where Neotropical and Nearctic biotas overlap (Morrone, 2010). At least 16 species in Zamiaceae are now known to be restricted or nearly restricted to this area; 13 of these species correspond to *Ceratozamia*. However, knowledge about distribution of these *Ceratozamia* species and their spatial limits in this biogeographic province is poor.

2.3 *Ceratozamia totonacorum*

Ceratozamia totonacorum Mart.-Domínguez & Nic.-Mor., **sp. nov.** Type: Mexico. Puebla: Jonotla, Santiago Ecatlán. 9 Jun 2015, L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón 618 ♀ (holotype: CIB) (Figs. 7, 8).

Ceratozamia totonacorum is identifiable by its petioles with abundant and long prickles; brown leaves at emergence with the color disappearing in adult leaves (abaxial and adaxial side of leaflets is green at maturity of leaves); leaflets are oblong, abaxially curved and planar, papyraceous with asymmetric apex. The species is easily distinguished from its congeners by having ovulate strobilus and yellowish-green and prominent green megasporophylls with brown trichomes.

Stem epigeous, erect and decumbent, branched with age, 7–45 cm, 10–25 cm in diameter. Cataphylls persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and glabrous at maturity; triangular, acuminate apex, 2–5 × 1.2–2.5 cm wide at base. Stipules tomentose, reddish-brown, 1.5–2.5 × 0.6–0.8 cm. Leaves 2–55, descending, 84.5–265 cm, brown at emergence, glaucous; petiole terete, 30–99 cm, armed with long prickles

along to petiole, 0.5–0.8 cm, light-brown in new leaves; rachis terete, 35–181 cm, armed with prickles up to half. Leaflets 7–33, oblong (adults and young), basally falcate (few not basally falcate), abaxially curved and planar (planar in young), papyraceous, opposite to subopposite, dark-green, adaxial side glabrous and glaucous, abaxial side glaucous, acuminate and asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous veins on abaxial side; median leaflets 17–40.5 × 2.8–5 cm wide, 1.8–8.1 cm between leaflets; articulations green, 0.5–1.4 cm wide. Pollen strobilus generally solitary (1–2), cylindrical, erect, 29–31 cm, 5.4–5.6 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, yellow with brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, light-brown, 9–12 cm, 1.5–2 cm in diameter; microsporophylls 1.5–2.2 × 1.3–1.8 cm wide. Ovulate strobilus solitary, cylindrical, erect, sometimes pendulous at maturity when plants occur in exposed rocky walls, 20.5–26 cm, 8.5–9.3 cm in diameter, light-green and glaucous, with orange to light-brown pubescence at emergence, green with yellowish-brown pubescence at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, light-brown, 10–11.2 cm, 1.3–1.5 cm in diameter; megasporophylls 80–130, 9–10 orthostichies (columns), 9–13 sporophylls per columns; 1.6–2.2 × 2.6–3.4 cm wide, prominent distal face. Seeds ovate, sarcotesta whitish-pink when immature, cream to light brown at maturity, 3.3–4.0 cm, 0.8–1.2 cm in diameter.

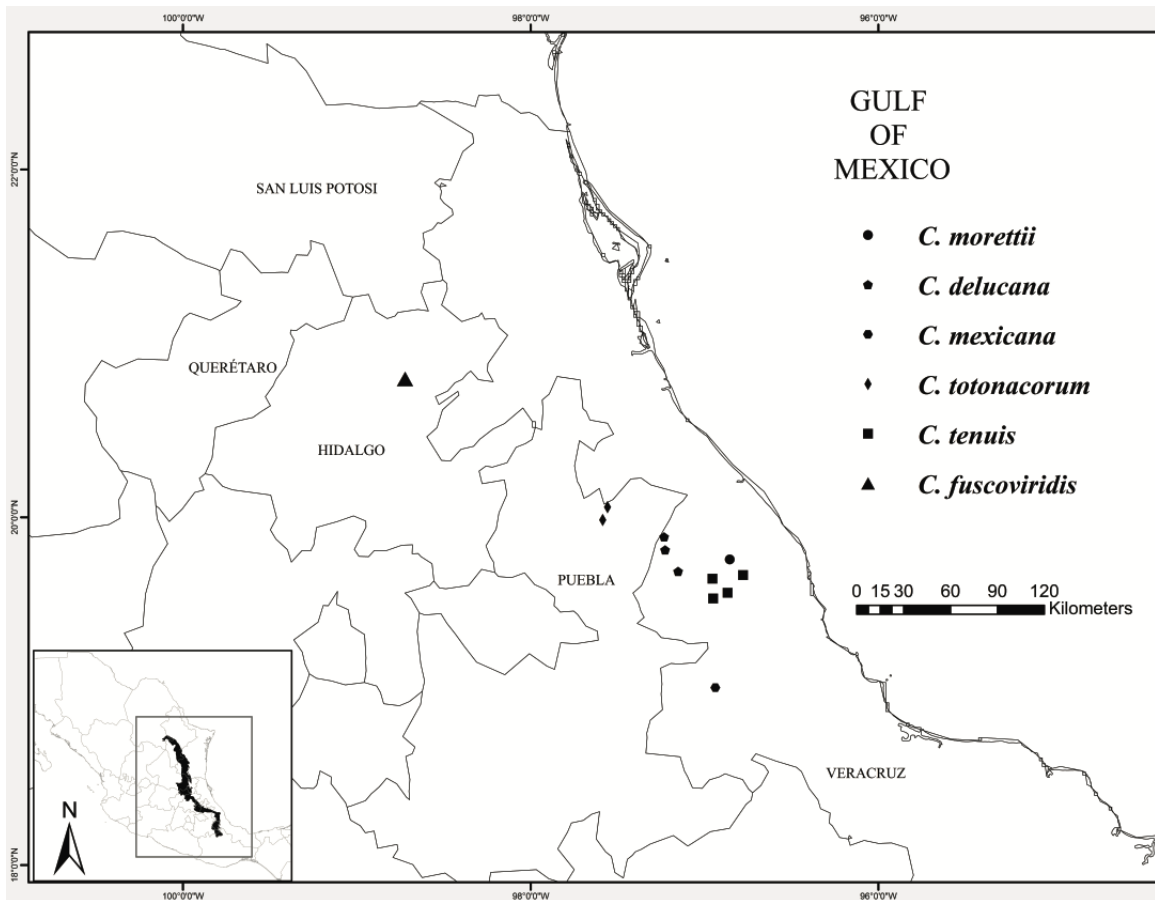
Distribution and habitat.—Only known from the Sierra Norte of Puebla, Mexico.

Ceratozamia totonacorum occurs on rocky outcrops and exposed walls up to 80 m high and within the elevational range of 600–1050 m. Geologically, this region has an origin traceable to the Mesozoic, is generally represented by karst materials and is exposed in areas with steep slopes (Eguiluz de Antuñano et al., 2000). Within this region, *C. totonacorum* occurs in cloud forests *sensu* Rzedowski (1978) including the presence of floristic elements isolated from the evergreen tropical rain forest. In climatic terms, the region is humid with an average annual rainfall between 1000–3000 mm and an average annual temperature between 12 and 23° C; the rainy season occurs from July to September (Gual-Díaz & González-Medrano, 2014; Hernández-Cerda & Carrasco-Anaya, 2004).

Tabla 4. Species, geographic distribution and number of sampled strobili.

Species	State	Municipality	Population	Elev. (m)	Number of pollen strobilus	Number of ovulate strobilus
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Tepetlán	Mafafas	1,420	3	5
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Jilotepec	Jilotepec	1,300	3	2
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Coacoatzintla	Tlachinola	1,440	10	10
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Coacoatzintla	Carretera a Misantla	1,400	10	10
<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Totutla	Totutla	870	5	5
<i>C. delucana</i>	Veracruz	Atzalan	3.5 Km noroeste	1,400		1
<i>C. delucana</i>	Veracruz	Las Minas	Las Minas	1,621	10	10
<i>C. delucana</i>	Puebla	Atzalan	Atzalan- Tlapacoyan	860	5	2
<i>C. totonacorum</i>	Puebla	Jonotla	Santiago Ecatlán	600	5	3
<i>C. totonacorum</i>	Puebla	Jonotla	Peña de Jonotla	1,015	1	2
<i>C. fuscoviridis</i>	Hidalgo	Molango de Escamilla	Xochicoatlán	1,860	10	5
<i>C. morettii</i>	Veracruz	Landero y Coss	Cerca de El Raícero	1,472	4	4

Illustration 6. Distribution map of the species: *Ceratozamia totonacorum*, *C. delucana*, *C. tenuis*, *C. morettii*, *C. mexicana*, *C. fuscoviridis*.



Etymology.—The specific epithet was chosen in reference to the Totonac (Totonaco) ethnic group of Santiago Ecatlán in Sierra Norte of Puebla, whose residents manage this species for ritual purposes.

Phenology.—Leaves are produced in a low spiral and mature almost simultaneously in groups of 5 to 11. Pollen and ovulate strobili of this species generally emerge between August and September. Open pollen occurs from January to April, and maturation of ovulate strobili takes place from June to October.

Illustration 7. *Ceratozamia totonacorum*. A. Vegetative morphology. B. Habitat; C. Leaf at emergence. D. Pollen strobilus at maturity. E. Ovulate strobilus at maturity. F. Detail of megasporophyll. G. Microsporophyll.

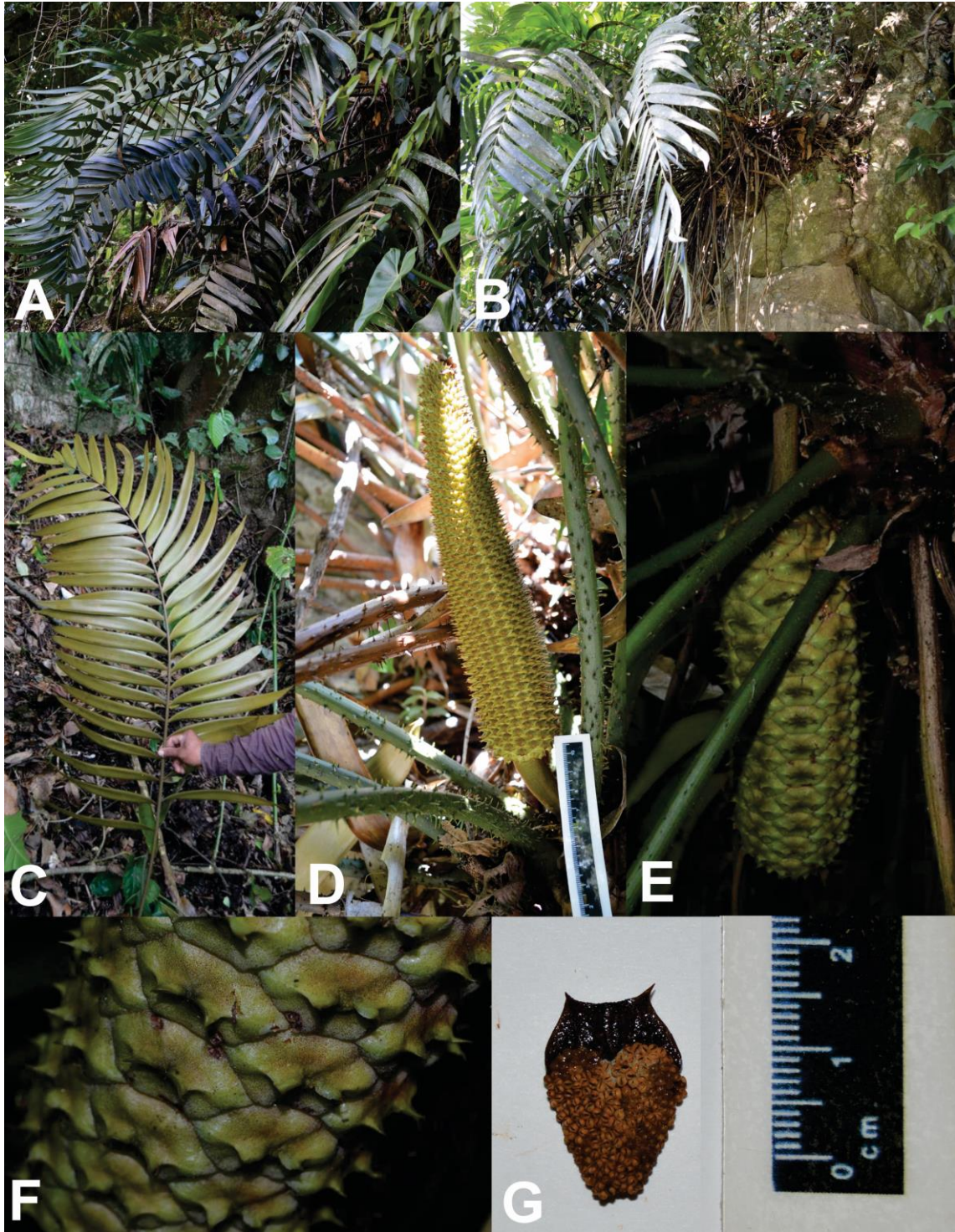
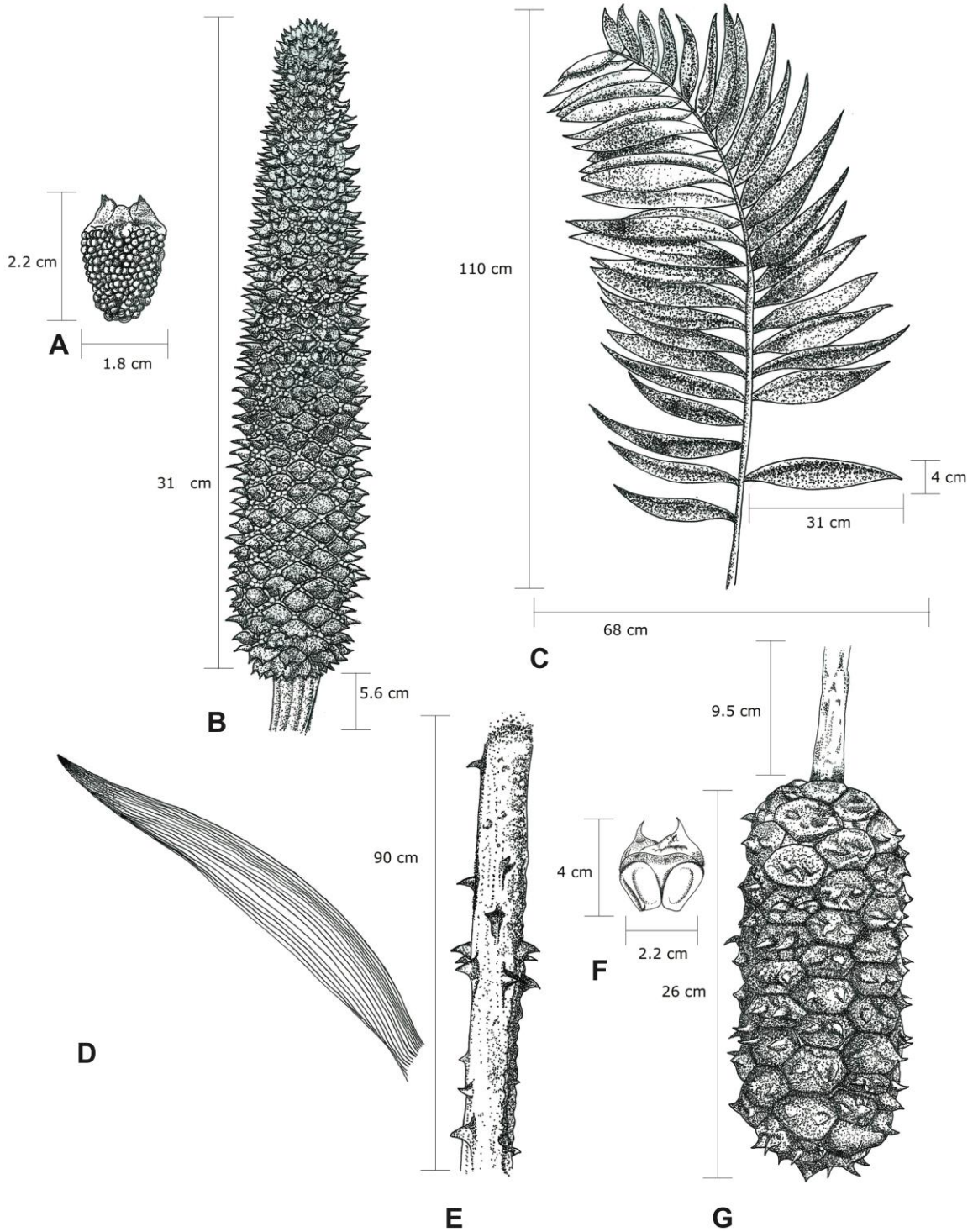


Illustration 8. *Ceratozamia totonacorum*. A. Microsporophyll. B. Pollen strobilus at maturity showing sorus. C. Leaf at maturity. D. Leaflet. E. Petiole. F. Detail of megasporophyll showing ovulates. G. Ovulate strobilus.



Additional specimens examined. MEXICO. Puebla: Jonotla, Santiago Ecatlán, 13 Feb 2014, *F. Nicolalde-Morejón et al.* 1948 ♂ (CIB), 1956 (MEXU), 1957 (NY), 1949-1955 (CIB), 1958-1967 (CIB), 9 Jun 2015, *L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón* 619 ♀ (CIB); Jonotla, Jonotla, 14 Feb 2014, *F. Nicolalde-Morejón et al.* 1966 (CIB); Pahuatlán, Xopanapa, 12 Jan 1987, *G. Toriz et al.* 226 (MEXU); Tlapacoya, 14 Feb 1985, *E. Meza P.* 14 (XAL).

Ceratozamia totonacorum differs from *C. tenuis* by brown emergent leaves, leaflets oblong and flat with asymmetric leaflet apex, and yellowish-brown ovulate strobili (Table 5). *C. mexicana* bears light-green emergent leaves, and coriaceous and lanceolate leaflets with symmetric apex; in turn, *C. totonacorum* has papyraceous leaves and oblong leaflets with asymmetric apex (Table 5). In addition, the new species has similarities in vegetative morphology with *C. delucana*, but differs by oblong leaflets with asymmetric leaflet apex, color and apex of ovulate strobili, and distal form of megasporophyll (Figure 9). Additionally, *C. morettii* has coriaceous leaflets, globose ovulate strobili with apiculate apex, which contrast to the papyraceous leaflets and cylindrical ovulate strobili with acuminate apex of the new species.

The new species *Ceratozamia totonacorum* is similar to *C. fuscoviridis* in geographical distribution under the concept strictly considered by Osborne et al. (2006), in which the potential distribution of this species is restricted to Querétaro, San Luis Potosí, northern Veracruz and particularly to the locality of Molango in Hidalgo. The latter locality might have been the source of the material used for the description of the species by Moore (Osborne et al., 2006, p. 9). However, no scenario has associated *C. fuscoviridis* with the populations of the Sierra Norte de Puebla, and morphologically the new species differs from this taxonomic entity in the form and width of the leaflets (2.7–5.5 cm; Table 3), the color of the underside of the leaflets, and leaflet apex symmetry. Ovulate strobili of both species are cylindrical with acuminate apices, but *C. fuscoviridis* has truncate, brown-green megasporophylls, whereas the new species has yellowish-brown, prominent megasporophylls (Table 4).

In view of the latter considerations, the vegetative morphometric characters of *Ceratozamia mexicana* show that this species has narrower leaflets and a shorter length between leaflets with little variability among populations, which helps in its

identification. In contrast, *C. totonacorum* has the largest distance between leaflets and the highest variation in this character. However, variation observed among the rest of the species analyzed is very limited, except for *C. mexicana* (Table 6). Regarding the number of leaflet pairs, the lowest quantity is reported for *C. morettii*, which has also the smallest leaves (TL), with a small variation range in comparison to the rest of the species. The length of median leaflet (LML) is similar in all species in question (Table 6), to the point that this character cannot contribute to their identification. It should be noted that qualitative morphological variation in reproductive structures is present in all species considered in this study. In particular, ovulate strobili of *C. delucana* have the highest morphometric variation (i.e. with values from 17 cm to more than 30 cm length). In turn, the smallest ovulate strobilus is present in *C. morettii*.

The Sierra Madre Oriental region of Mexico is one of the areas with the greatest diversity of *Ceratozamia* species, representing high degrees of endemism for this biogeographic province (Nicolalde-Morejón et al., 2014). This transitional biogeographic province therefore provides an excellent ground for evaluating taxonomic, biogeographic and ecological patterns. Future studies should further integrate ecological and biogeographical data, to allow a more complete understanding of the patterns and processes underlying the biotic complexity of this genus.

Table 5. Comparison of diagnostic qualitative morphological characters.

Characters	Species					
	<i>C. tenuis</i>	<i>C. delucana</i>	<i>C. totonacorum</i>	<i>C. mexicana</i>	<i>C. morettii</i>	<i>C. fuscoviridis</i>
Leaf emergence color	Dark green to blackish	Yellowish-green	Brown	Light green	Light green	Dark brown and green
Leaflet form	Linear	Lanceolate	Oblong	Lanceolate	Oblong	Lanceolate
Leaflet shape	Abaxially curved and planar	Abaxially curved and planar	Abaxially curved and planar	Mostly planar	Abaxially curved and planar	Abaxially curved
Symmetry of leaflet lamina	Basally falcate	Basally falcate	Basally falcate and not basally falcate	Basally falcate	Not basally falcate	Basally falcate
Leaflet texture	Papyraceous	Papyraceous	Papyraceous	Coriaceous	Coriaceous	Papyraceous
Leaflet apex symmetry	Symmetric	Symmetric	Asymmetric	Symmetric	Asymmetric	Symmetric
Leaflet base color	Green (some greenish-yellow)	Green	Green	Green	Green	Brown and green
Involution of leaflet lamina	Present	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent

Form of ovulate strobilus	Cylindric	Cylindric and globose	Cylindric	Cylindric	Globose	Cylindric
Color of ovulate strobilus	Dark-green with blackish pubescence	Green	Yellowish-brown	Dark-green with blackish pubescence	Green	Brown-green
Ovulate strobilus apex	Acuminate	Acute	Acuminate	Acuminate	Apiculate	Acuminate
Distal form of megasporophyll	Prominent	Truncate	Prominent	Prominent	Truncate	Truncate

Illustration 9. Comparison of ovulate strobilus. A. *Ceratozamia delucana*. B. *C. totonacorum*. C. *C. morettii*.

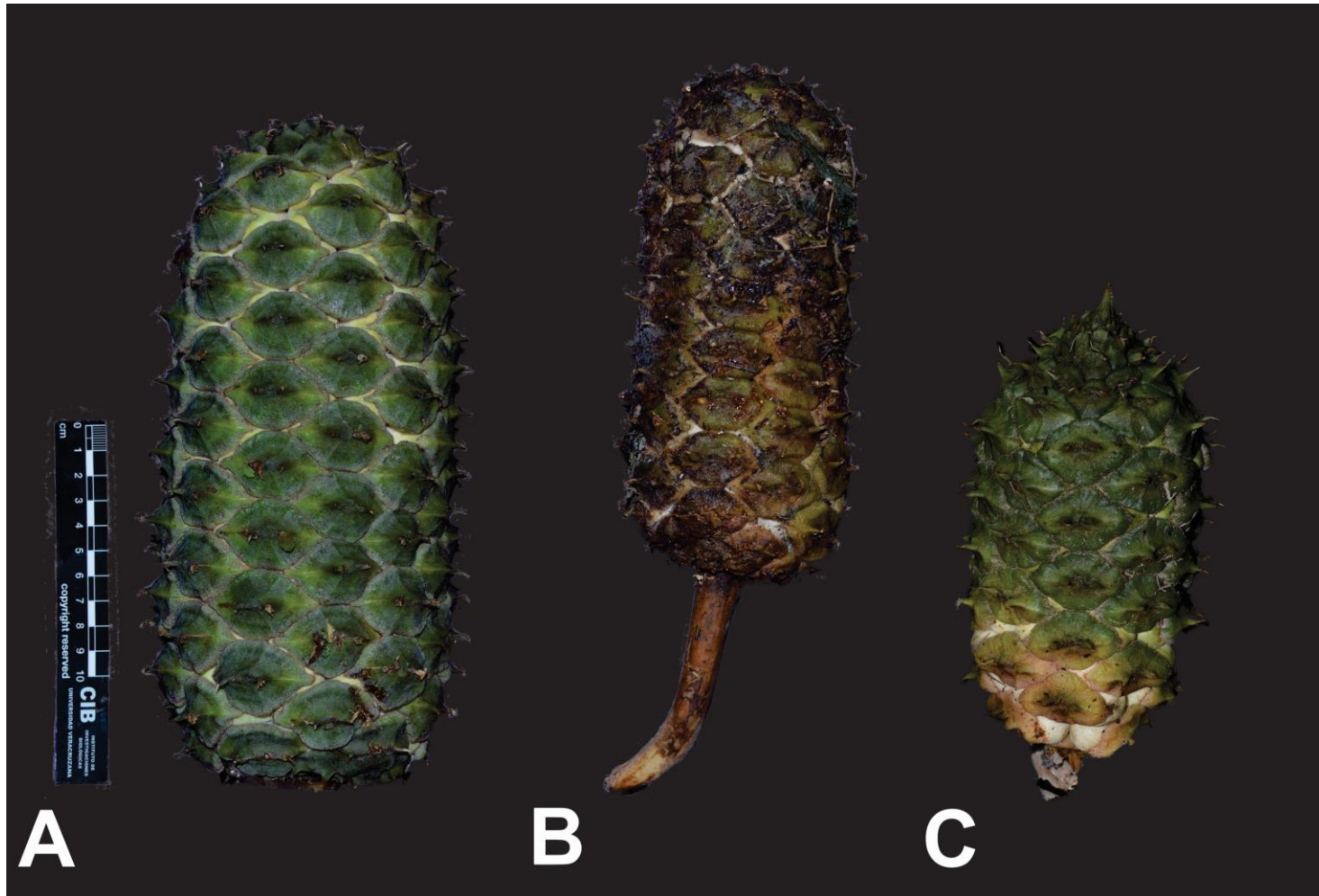


Table 6. Comparison of quantitative reproductive characters (statistical mean, standard deviation and variation range – minimum and maximum recorded–). Values are given in centimeters.

Characters	Species					
	<i>C. tenuis</i>	<i>C. delucana</i>	<i>C. totonacorum</i>	<i>C. mexicana</i>	<i>C. morettii</i>	<i>C. fuscoviridis</i>
PL	38.4±7.4 (21-58)	28.3±7.6 (12-43)	21±7.2 (11-33)	28.5±6.3 (25-42)	15.6±3.04 (11-23)	39±12 (28-67)
LP	46.8±13.5 (27-93)	52.4±13.1 (30-86)	66.7±18.9 (30-99)	74.4±20.5 (23-120)	54±12.1 (30-73)	54.5±11 (26-72)
LR	85.5±20.6 (50-154)	102.7±20.9 (61-156)	104.8±38.1 (55-181)	117.4±24.2 (68-160)	77.4±17.5 (49-111)	95.2±16.8 (55-150)
TL	132.3±30.5 (83-225)	153.7±30.2 (106-223)	171.6±46.6 (100-265)	191.8±32 (110-270)	129.4±25.4 (82-168)	149±29.2 (82-215)
LML	33.6±5 (20-50)	32.8±5.2 (21-42)	27.7±6.8 (17-40)	38.3±4 (30-50)	29.4±6.1 (17-41)	27.1±2.9 (16.6-41.7)
WML	1.5±0.2 (1-2)	3.2±0.5 (2.3-4.6)	3.4±0.4 (2.7-5.5)	2.8±0.3 (2-3.5)	3.2±0.4 (2-4)	1.9±0.3 (1.3-2.1)
DbML	1.2±0.4 (0.5-2.5)	2.6±0.8 (1.3-5)	4±1 (2-8)	2.6±0.6 (1.5-4)	3.7±0.9 (2-6)	1.7±0.1 (0.6-2.0)
LPSP	12.6±5.3 (9-22)	8.4±2.6 (8-10.5)	10.2±1.3 (9-12)	4.3±0.4 (4-5)	4.6± 0.4 (4-5)	8±2.8 (5-14.5)
LPS	36.5±10.2 (26-50)	28.5±2.5 (25.5-32)	29.8±0.8 (29-31)	31.6±5.1 (24-40)	13.3±1 (12-15)	22.3±3.6 (16.5-28)
DPS	5.6±1.3 (4-7)	6.2± 0.8 (5.4-7.6)	5.5±0.3 (5-5.6)	6.4±0.9 (5.5-8)	4.2±0.5 (3.5-5)	6.1±0.8 (5-8)
LOSP	11.5±5.1 (8.7-23)	8.3± 2.1 (5.2-12)	8.8±0.3 (8.4-9.2)	10± 1.6 (8-11.5)	9.4± 0.3 (9-10)	6.9±2.8 (4-10)
LOH	31.1± 3.3 (18-38)	25.5±4.4 (17-31)	14.5± 2.4 (20.5-27)	31.2±4.7 (23.5-38)	17±0.8 (16-17.7)	28±4.1 (22.5-35)
DOS	12.4±0.8 (11.7-14)	11.6± 1.4(10-14)	10.6± 0.4 (10-11.2)	12.9± 1.5 (10.5-14)	6.9±0.4 (6.5-7.5)	9.5±0.7 (8.5-10.5)

Abbreviation: Pairs of leaflets (PL), Length of petiole (LP), Length of rachis (LR), Total length (TL), Length of median leaflet (LML), Width of median leaflet (WML), Distance between median leaflets (DbML), Length of pollen strobilus peduncle (LPSP), Length of pollen strobilus (fertile portion) (LPS), Diameter of pollen strobilus (fertile portion) (DPS), Length of ovulate strobilus peduncle (LOSP), Length of ovulate strobilus (fertile portion) (LOH), Diameter of ovulate strobilus (fertile portion) (DOS).

2.4 Key to species closely related to *C. totonacorum*

- 1a. Leaflets linear, involute leaflet lamina, 1–2 cm wide.....*C. tenuis*
- 1b. Leaflets not linear, flat leaflet lamina, > 2.1 cm wide.
 - 2a. Leaflets coriaceous.
 - 3a. Leaflets lanceolate with symmetric apex; cylindric ovulate strobilus with acuminate apex*C. mexicana*
 - 3b. Leaflets oblong with asymmetric apex; globose ovulate strobilus with apiculate apex*C. moretti*
 - 2b. Leaflets papyraceous.
 - 4a. Leaflets oblong; yellowish-brown ovulate strobilus..*C. totonacorum*
 - 4b. Leaflets lanceolate, light-green to dark-green ovulate strobilus.
 - 5a. Leaflets with symmetric apex, petiole strongly armed with large prickles*C. fuscoviridis*
 - 5b. Leaflets with asymmetric apex, petiole armed with short prickles, thin and sparsely distributed.....*C. delucana*

Acknowledgments

This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-Mexico) under grant 134960. The first author thanks CONACyT for the Masters degree scholarship (Tropical Ecology). Tania Escobar provided fieldwork support in the community of Santiago Ecatlán, as well as the photographs used in Figures 2C and 2E. We also acknowledge the Bautista family for their attention during our stay in Santiago Ecatlán; Máximo Allende Salazar for further assistance during fieldwork; and Quiyari J. Santiago Jiménez for helpful comments to a late version of the manuscript. Finally, we thank the curators of all herbaria consulted, for access to digital information and allowing the physical study of specimens, and Juan Hernández for the botanical illustration.

2.5 Literature cited

- Brongniart, A. T.** 1846. Note sur un nouveau genre de Cycadées du Mexique. *Annales des Science Naturelles*, sér. 3,5: 5–10.

- Chamberlain, C. J.** 1912. Morphology of *Ceratozamia*. Botanical Gazette 531: 1–19.
- Calonje, M., D. W. Stevenson, L. Stanberg. 2013–2017. The World List of Cycads. <http://www.cycadlist.org>. (Searched 20 January 2017).
- Eguiluz de Antuñano, S., M. Aranda-García & R. Marrett.** 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. Boletín de la sociedad geológica mexicana, LIII, 1–26.
- González, D. & A. P. Vovides.** 2002. Low intralinear divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F* non-coding region. Systematic Botany 27: 654–661.
- González, D. & A. P. Vovides.** 2012. A modification to the SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) method provides phylogenetic insights within *Ceratozamia* (Zamiaceae). Revista Mexicana de Biodiversidad 83: 929–938.
- Gual-Díaz, M. & F. González-Medrano.** 2014. Los bosques mesófilos de montaña de México. Pp. 27–68. In: M. Gual-Díaz & A. Rendón-Correa. (comps.). Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Hernández-Cerda, M. A. & G. Carrasco-Anaya.** 2004. Climatología. Pp. 63–108. In: I. Luna, J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico.
- Nicolalde-Morejón, F., J. González-Astorga, F. Vergara-Silva, D. W. Stevenson, O. Rojas-Soto & A. Medina-Villarreal.** 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85: S114–S125.
- Norstog, K. J. & Nicholls, T. J.** 1997. The biology of the cycads. Cornell University Press, Ithaca, 363 pp.
- Morrone, J. J.** 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. Ecography 33: 355–361.
- Osborne, R., D. W. Stevenson & A. P. Vovides.** 2006. What is *Ceratozamia fuscoviridis*?. Delpinoa 48: 5–10.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica de México 14: 3–21.

- Vovides, A. P., D. González, M. A. Pérez-Farrera, S. Avendaño & C. Bárcenas.** 2004a. A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon* 53: 291–297.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, D. González & S. Avendaño.** 2004b. Relations and phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). Pp. 109–125. *In*: Walters, T. & Osborne, R. (eds.), *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI Publishing, Wallingford.
- Vovides, A. P., D. W. Stevenson, M. A. Pérez-Farrera, S. López & S. Avendaño. 2016. What is *Ceratozamia mexicana* (Zamiaceae)? *Botanical Sciences* 94: 419–429.
- Whitelock, L. M.** 2004. Classification concepts in *Ceratozamia* (Zamiaceae). *In*: Walters, T. & Osborne, R. Pp. 95–109. (eds.), *Cycad classification concepts and recommendations*. CABI Publishing, Wallingford.

CAPÍTULO III

Qualitative and quantitative morphological evidence for recognition of a new species within *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Mexico

(Publicado en Phytotaxa; Martínez-Domínguez et al., 2017; 317 (1): 017–028)

3.1 Abstract

Several *Ceratozamia* populations from the "Carso Huasteco" region in Mexico have a controversial circumscription and have been historically identified as *Ceratozamia fuscoviridis*. In this paper, we present a review of the taxonomic history of this species and provide taxa circumscriptions based on analyses of herbarium specimens from this region and supplemented with fieldwork. For this, we have studied qualitative and quantitative morphological variation at the population level. We recognize two species in this group: *C. fuscoviridis* and a new species, *C. chamberlainii*. Here, we provide two lines of qualitative and quantitative morphological evidence showing that plants of *C. chamberlainii* from southern San Luis Potosí to northern Hidalgo are distinct from *C. fuscoviridis* of central Hidalgo east of Veracruz. These species can be identified by leaflet form, leaf emergence color, color of the ovulate strobilus, and form of the megasporophyll, along with a combination of quantitative morphological characters.

Keywords: Circumscription, Cycadales, Taxonomy, Sierra Madre Oriental

3.2 Introduction

Ceratozamia Brongniart (1846: 7–8) is definitely the most species-rich genus of cycads in Mexico and is composed of 28 currently recognized species. This is a genus that predominantly occurs in cloud forest at elevations up to 1,800 m (Vovides *et al.* 2004a), with the largest proportion of species diversity and endemism concentrated along the Sierra Madre Oriental (Nicolalde-Morejón *et al.* 2014). The most recent exhaustive taxonomic treatment of *Ceratozamia* was published by Schuster (1932) and later works by Vovides *et al.* (1983), and Stevenson & Sabato (1986). The latter two dealt with typification of names, underlining nomenclatural and taxonomic anomalies, as well as noting the insufficient fieldwork, the remarkable morphological and a taxonomy that fails to provide adequate data for the identification of the species. Thus, there are still many discrepancies regarding the circumscription and diagnostic aspects of the species.

Partial taxonomic works recently have resolved the identity of the names published by Miquel (1847, 1848) and his contemporaries (cf. Vovides *et al.* 2012, Vovides *et al.* 2016). These works have contributed greatly to a better understanding of the species, their circumscriptions, and their distribution in order to understand the relationships between *Ceratozamia* species. Osborne *et al.* (2006) validated a binomial that had been provisionally described and named “*Ceratozamia fusca-viridis*” by D. Moore in 1878. The first taxonomic treatment with this name was published by Thiselton-Dyer (1884) in which he synonymized this species with *C. mexicana* var. *longifolia*. This author, as well as Moore, emphasized the dark-brown abaxial surface of the leaflets as key character to distinguish the taxon.

Fifty years later, the taxonomic treatment by Schuster (1932) placed *C. fusca-viridis* as a form within *C. mexicana* var. *longifolia* f. *fuscoviridis*. This author defined a suite of characters that include narrower leaflets (17 mm), which are olive-green adaxially, and dark-brown abaxially with dark veins. It is interesting to note that his work mentioned living material at Royal Botanic Gardens, Glasnevin, Ireland, the original source of material used by Moore (1878). The ambiguity in these treatments was due in large part to a paucity of specimens, no known types, and a lack of knowledge of the living plants in Glasnevin; a situation that was not remediated until Osborne *et al.* (2006).

In this latter work, the taxonomic status of this taxon was re-assessed based on living collections in the National Botanic Gardens, Glasnevin and a voucher found at Royal Botanic Gardens (K). In this context, the authors legitimized the name according to the International Code for Botanical Nomenclature (McNeil *et al.* 2012) as *C. fuscoviridis*. Populations from the municipality Molango (Hidalgo) were selected as congruent with the type at K and the living specimens at Glasnevin and Florence collected in Mexico (locality unknown), and thus, included within the taxonomic concept of *C. fuscoviridis*. However, a circumscription of other populations from Hidalgo, many with range extensions into Querétaro to the west, San Luis Potosí to the north, and Veracruz to the east, with similar morphological characteristics was not performed.

Molango is part of the subprovince “Carso Huasteco” that belongs to the Sierra Madre Oriental (Cervantes-Zamora *et al.* 1990, Ruíz-Jiménez *et al.* 2004). Particularly, information associated with certain botanical collections of *Ceratozamia* from Hidalgo, Querétaro and San Luis Potosí has led to ambiguous taxonomic identifications. Using a combination of qualitative and quantitative morphological information for the group, botanical explorations were carried out in these states with the aim of evaluating this somewhat enigmatic morphological pattern.

3.3 Materials and Methods

Our circumscription is based on analysis of herbarium specimens from throughout biogeographic province of Sierra Madre Oriental. We reviewed the available specimens from the following herbaria: CIB, CHAPA, HEM, IEB, K, MEXU, MO, NY, SERO and XAL (Appendix 8). And also conducted fieldwork in seven populations covering the entire distribution range of subprovince Carso Huasteco to evaluate populations previously identified as *C. fuscoviridis* due to the high morphological variation observed. Specimens were collected at the following locations: (1) Zilacatipán, Huayacocotla, Veracruz; (2) Molango de Escamilla, Hidalgo; (3) Tlanchinol, Hidalgo; (4) Puerto El Zopilote, Chapulhuacán, Hidalgo; (5) Agua Zarca, Landa de Matamoros, Querétaro; (6) El Camarón, Landa de Matamoros, Querétaro; and (7) La Ceiba, Xilitla, San Luis Potosí. Material collected *ex profeso* for the present study was processed and deposited in the CIB herbarium.

Geographic coordinates were registered using ArcMap Geographic Information System 10.2 to elucidate distribution maps of the corresponding species. In all applicable cases, specimen data were duly curated and each geographic coordinate was checked. Environmental information layers corresponding to the climate classification of Köppen (García 2004, CONABIO 1998) and vegetation types *sensu* Rzedowski (1978) were used.

We evaluated 20 adult specimens in each population, from which a set of quantitative and qualitative morphological characters were recorded. Qualitative morphological characters: 1) Stem type, 2) Stem habit, 3) Prickles in petiole, 4) Prickles in rachis, 5) Type of prickles, 6) Leaf color at emergence, 7) Leaf insertion on stem, 8) Leaflet insertion on rachis, 9) Leaflets arrangement on rachis, 10) Arrangement of the petiole; 11) Arrangement of the rachis, 12) Leaflet form, 13) Leaflet shape, 14) Leaflet lamina symmetry, 15) Leaflet texture, 16) Leaflet apex symmetry, 17) Leaflet venation, 18) Leaflet base color, 19) Leaflet apex form, 20) Leaflet base form, 21) Glauous leaflet color (adaxial side), 22) Glauous leaflet color (abaxial side), 23) Imbricate leaflets, 24) Leaflet lamina involute, 25) Ovulate strobilus position, 26) Ovulate strobilus color (trichomes), 27) Pollen strobilus position, 28) Pollen strobilus color, 29) Ovulate strobilus apex, 30) Ovulate strobilus form, 31) Megasporophyll distal end form, 32) Sarcotesta color. Quantitative characters: 1) Number of leaves (NL), 2) Pairs of leaflets (PL), 3) Length of petiole (LP), 4) Length of rachis (LR), 5) Length of basal leaflet (LBL), 6) Width of basal leaflet (WBL), 7) Width of basal leaflet articulation (WBLa), 8) Distance between basal leaflets (DbBL), 9) Length of median leaflet (LML), 10) Number of veins on median leaflets (NVML), 11) Width of median leaflet (WML), 12) Width of median leaflet articulation (WMLa), 13) Distance between median leaflets (DbML), 14) Length of apical leaflet (LAL), 15) Width of apical leaflet (WAL), 16) Width of apical leaflet articulation (WALa), 17) Distance between apical leaflets (DbAL), 18) Length of pollen strobilus peduncle (LPSP), 19) Diameter of pollen strobilus peduncle (DPSP), 20) Length of pollen strobilus -fertile portion- (LPS), 21) Diameter of pollen strobilus -fertile portion- (DPS), 22) Length of ovulate strobilus -fertile portion- (LOH), 23) Diameter of ovulate strobilus -fertile portion- (DOS), 24) Length of ovulate strobilus peduncle (LOSP), 25) Diameter of ovulate strobilus peduncle (DOSP), 26) Number of megasporophylls (NMe). For character selection, we utilized criteria reflected in previous

taxonomic work (Stevenson *et al.* 1986, Vovides *et al.* 2004b, Martínez-Domínguez *et al.* 2016).

Monitoring of reproductive structures, both pollen strobili and ovulate strobili, was also performed to evaluate the morphological characters in the same semaphores. A total of 15 pollen strobili and 12 ovulate strobili for populations at the north end of Carso Huasteco, and 22 pollen strobili and 10 ovulate strobili for populations identified as *C. fuscoviridis* by affinity with type locality, were coded. The basic statistics – mean and standard error – was calculated for reproductive partition of quantitative characters.

Two multivariate statistical analyses were also performed upon 17 vegetative characters at the population level. Pearson's correlation coefficient was calculated to determine if linear combinations between variables could affect multicollinearity assumption (Graham 2003, Tormod & Bjorn-Helge 2001). A principal components analysis (PCA) was then performed on variance and covariance matrices to establish data structures which could correspond to species groups. PCA allowed dimensionality reduction and the establishment of orthogonal variables required for the application of discriminant linear models (DLM). Quantitative characters showing statistically significant differences were visually inspected using Box-Plot for the evaluation of intra- and interspecific variation for all variables. With the morphological patterns of variation obtained with vegetative characters, we performed statistical analyses for reproductive characters at level species (i.e. groups or class in multivariate statistical analyses). Analyses were carried out with the R software environment v3.2.0 (The R Foundation for Statistical Computing: available from <https://www.r-project.org/>), employing library "MASS".

3.4 Results

Morphometric analysis indicated that a multivariate morphological differentiation exists between *Ceratozamia* populations in the south-central limits of the Huasteca Alta Hidalguense and populations in the north of this area. PCA components 1 to 5 (Appendix 9) explain 78% of the total variation and the highest incidence variables are PL, NVML, WML, DbML, WAL, and DbAL. In this context, the discriminant analysis provides

evidence for grouping the populations into two groups that correspond to qualitative morphological patterns, i.e. two species (Fig. 10.1). The model indicates that the morphometric differences in the two species are larger between populations than between individuals of the same population. Consequently, a separation was observed between the two species (Fig. 1.1).

Three quantitative vegetative characters showed statistically significant differences among taxa: WML, NVML and DbML (Figs. 10.2-10.4). Another important character in classification is the number of leaflets pairs in which there is overlap in the minimum ranges, although it is clear that *Ceratozamia fuscoviridis* tends to have more pairs of leaflets based on statistically significant differences (Fig. 10.5). Consistently with these findings, WAL and DbAL characters presented differences (Figs. 10.6, 10.7). In the rest of characters, individuals of both species show greater morphometric affinity. The quantitative reproductive characters documented extensive overlap of all characters analyzed (Table 7).

Out of discrete morphological characters evaluated, 13 turned out to be informative (Table 8). The new species differs by color of the emergent leaves, prickle form, leaflet texture, and form of the leaflet apex. In terms of reproductive structures, these characters include strobilar color at all stages of development, megasporophyll shape, and sarcotesta color (Fig. 11).

In particular, the color of the ovulate strobili distinguishes the new species not only from the aforementioned morphologically similar species, but also from all other *Ceratozamia* species, as does the combination of the leaves color at emergence and the form and consistency of the leaflets (Figs. 11, 12).

In this context, the patterns of morphological variation found in the present study show that populations from the Sierra de Huayacocotla mountain range correspond to *Ceratozamia fuscoviridis*. This species occurs in south-central Carso Huasteco at an elevation ranging between 1, 800–1, 900 m (Fig. 13). More precisely, *C. fuscoviridis* is distributed from the central Hidalgo mountain range to southeastern Hidalgo in Tenango de Doria (bordering the state of Puebla), including the western portion of Veracruz. In

contrast, the new species is distributed at the north end of Carso Huasteco from the mountain range between south of San Luis Potosí, southeast of Querétaro and north of Hidalgo at an elevational range of 800–1, 200 m.

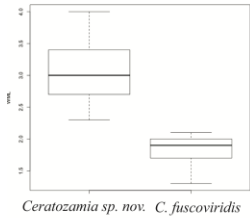
In relation to classifications of biogeographical provinces, both species are located in the subprovince of cloud forest known as “Huasteca Alta Hidalguense” (CONABIO 2008). The two species occur on limestone plateaus with karst topography. In terms of climate, the northern region is warm semi-humid and the southern region is humid (Hernández-Cerda & Carrasco-Anaya 2004). Environmentally, *Ceratozamia sp. nov.*, grows principally in pine-oak and *C. fuscoviridis* in cloud forest.

Table 7. Comparison of quantitative reproductive characters (statistical mean, standard deviation and variation range – minimum and maximum recorded–). Values are given in centimeters.

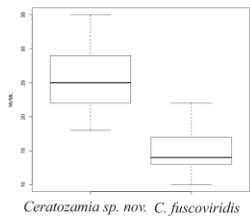
Characters	Species	
	<i>Ceratozamia sp nov.</i>	<i>C. fuscoviridis</i>
LPSP	7.3± 1.5 (6-10.3)	8±2.8 (5-14.5)
DPSP	1.5±0.5 (1.6-2)	1.7±0.6 (1.6-2.3)
LPS	28.9±1.1 (26-31)	22.3±3.6 (16.5-28)
DPS	5.1±0.4 (4.8-6)	6.1±0.8 (5-8)
DOSP	1.8±0.7 (1.3-2.5)	2±0.2 (1.8-2.2)
LOSP	10±1.4 (4.5-11)	6.9±2.8 (4-10)
LOH	30.4±1.9 (28-30)	28±4.1 (22.5-35)
DOS	10±0.4 (9-10.5)	9.5±0.7 (8.5-10.5)
NMe	114±45 (72-190)	114±15 (99-143)

Ilustración 10. Linear Discriminant Analysis for variables show text (10.2–10.7). Average variation and standard deviation in characters evaluated at species level. *C. chamberlainii* populations are represented by solid line and *C. fuscoviridis* populations with dotted line.

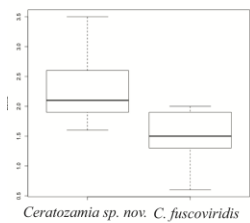
1.2 WML



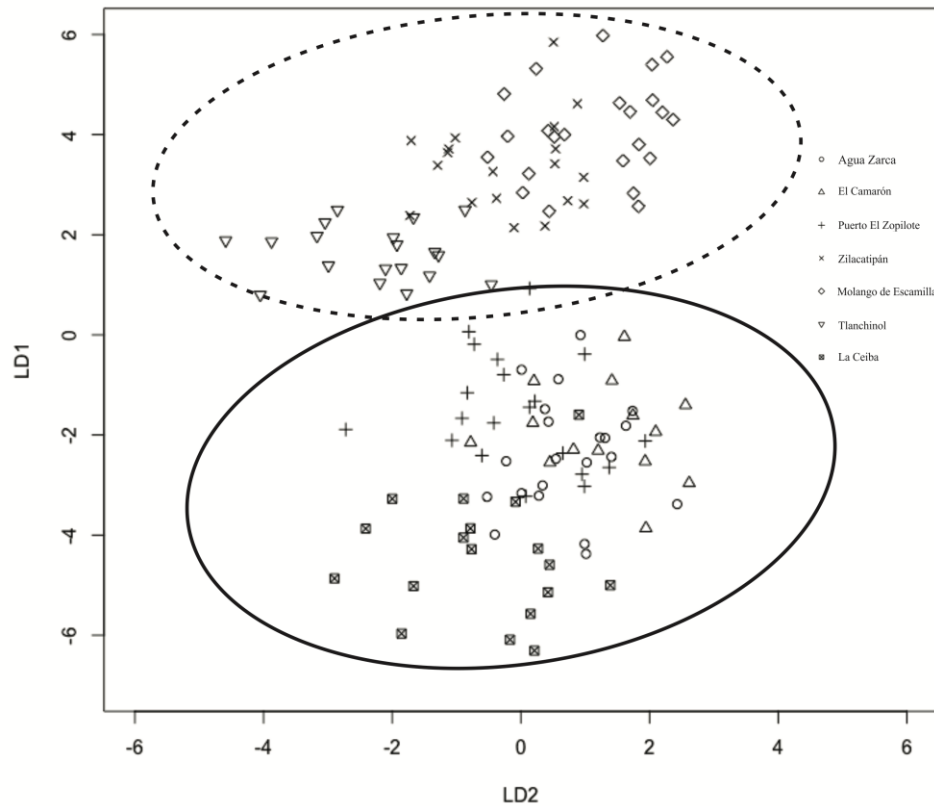
1.3 NVML



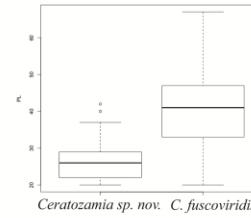
1.4 DbML



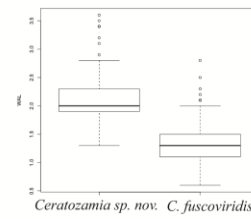
1.1 Linear Discriminant Analysis



1.5 PL



1.6 WAL



1.7 DbAL

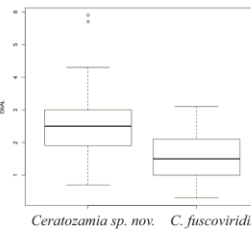


Table 8. Comparison of diagnostic qualitative morphological characters.

Characters	Species	
	<i>Ceratozamia sp. nov.</i>	<i>C. fuscoviridis</i>
Leaf emergence color	Reddish-brown	Dark brown and light green
Prickles	Robust	Thin
Leaflet form	Oblong	Lanceolate
Leaflet shape	Mostly planar and abaxially curved	Abaxially curved
Symmetry of leaflet lamina	Not basally falcate	Basally falcate
Leaflet texture	Coriaceous	Papyraceous
Leaflet apex symmetry	Asymmetric	Symmetric
Leaflet base color	Reddish-brown	Brown and green
Form of ovulate strobilus	Cylindric	Cylindric
Color of ovulate strobilus	Light grayish brown with reddish-brown trichomes	Brown-green with dark brown trichomes
Ovulate strobilus apex	Acuminate	Acuminate
Distal form of megasporophyll	Prominent	Truncate
Sarcotesta (immature)	Whitish pink	Greenish yellow

Ilustración 11. *Ceratozamia chamberlainii*. (11.1) Adult plant with mature leaves; (11.2) microsporophyll; (11.3) new leaf; (11.4) detail of rachis and leaflet base; (11.5) pollen strobilus; (11.6) ovulate strobilus at emergence; (11.7) ovulate strobilus; (11.8) ovulate strobilus at maturity.

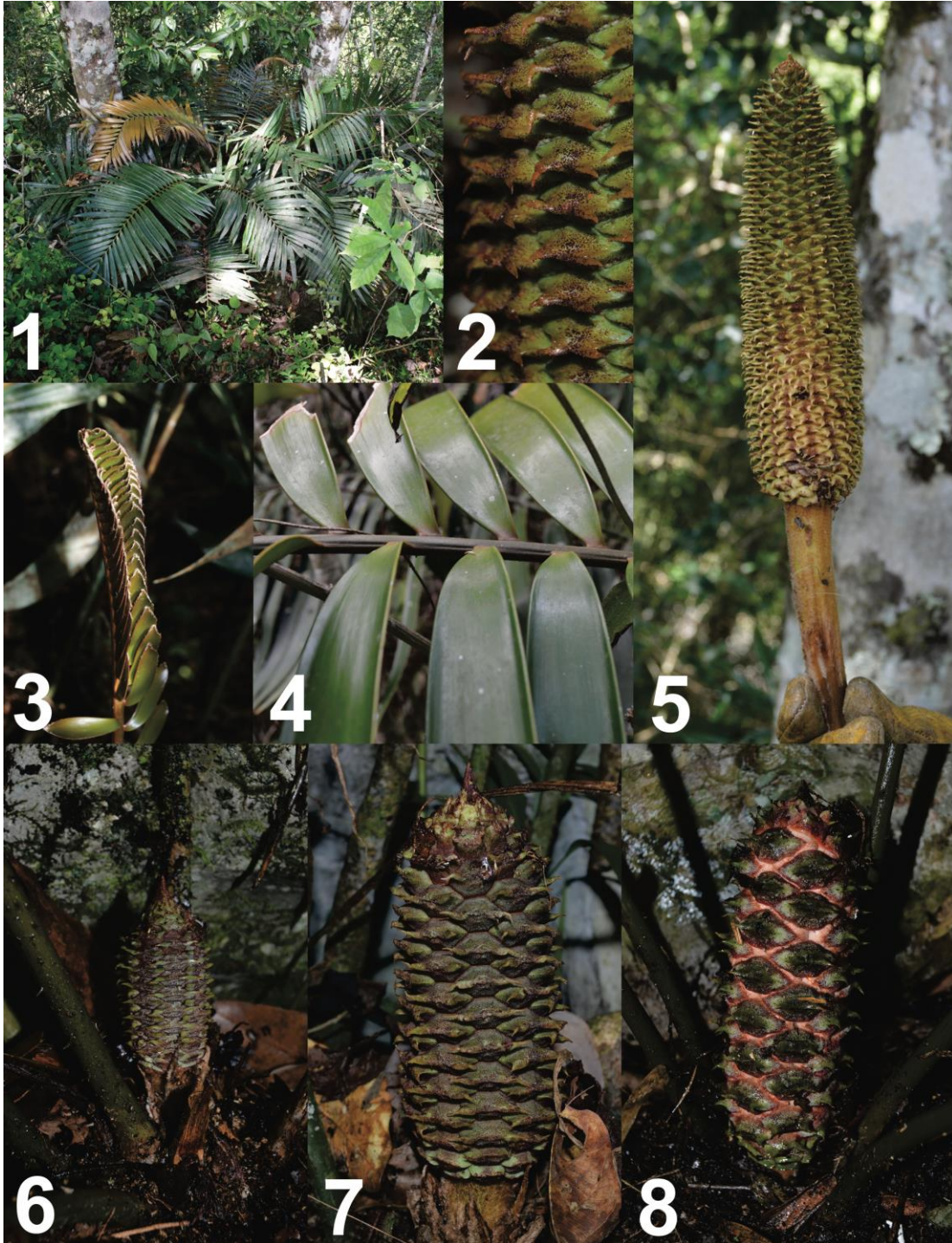
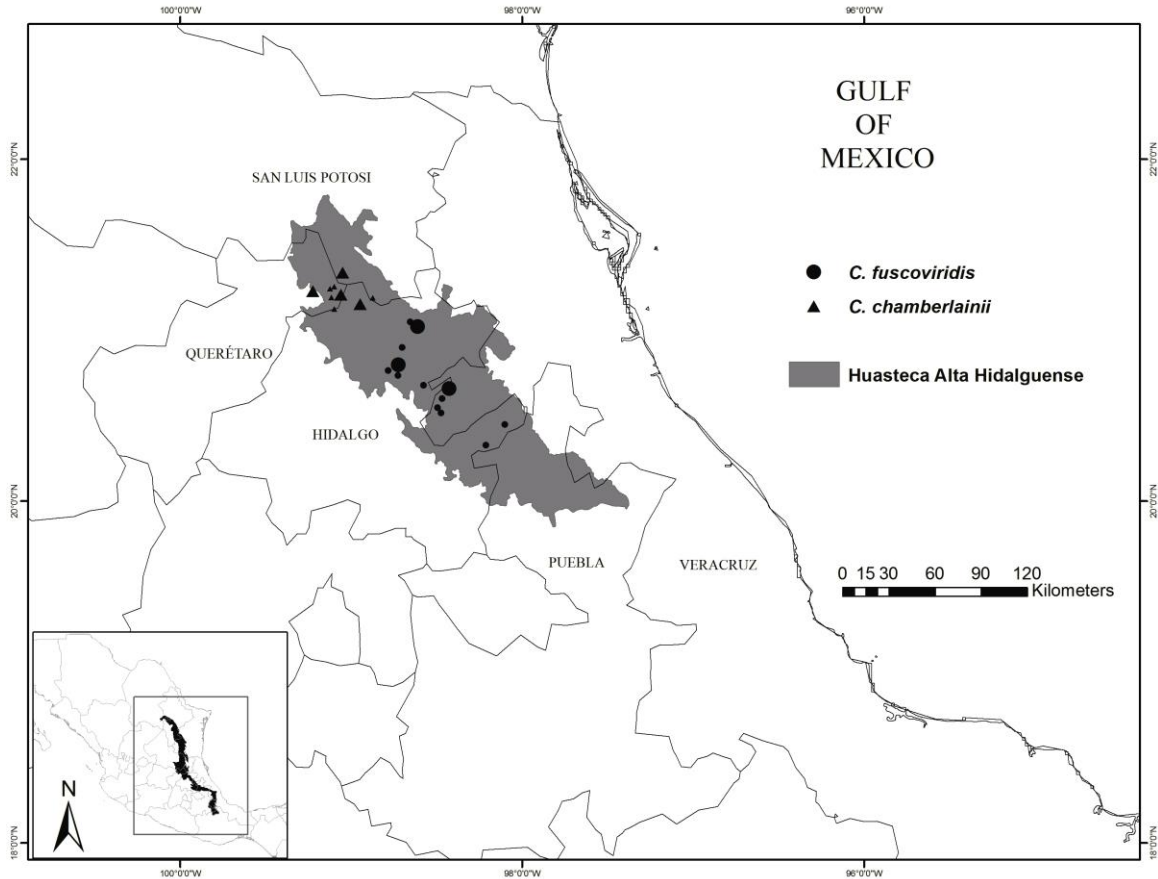


Ilustración 12. Comparison between reproductive structures of species: (12.1) ovulate strobilus of *Ceratozamia chamberlainii*; (12.2) ovulate strobilus of *C. fuscoviridis*.



Ilustración 13. Distribution map of the species *Ceratozamia chamberlainii* and *C. fuscoviridis*; species records obtained from herbaria are represented by small solid black figures and sampled populations for this study with large figures.



3.5 Taxonomic treatment

Ceratozamia chamberlainii Mart.-Domínguez, Nic.-Mor. & D.W. Stev., *sp. nov.* (Figs. 11, 14)

Ceratozamia chamberlainii is distinguished by its petioles and rachis with abundant and short prickles; reddish-brown leaves at emergence with the color on articulation, petiole and margin in adult leaves; oblong leaflets, mostly planar and abaxially curved at 1/2 distal leaf portion, not basally falcate, coriaceous, asymmetric apex, conspicuous and reddish-brown veins; median leaflets, 20–37 × 2.3–3.5 cm wide, 1.6–3.5 cm between

leaflets. Additionally, its ovulate strobilus has a acuminate apex, is light grayish brown with red trichomes, and megasporophylls are green.

Type:— MEXICO. San Luis Potosí: Xilitla, La Ceiba, 850 m, 20 March 2016, *L. Martínez-Domínguez, F. Nicolalde-Morejón & Q. Santiago-Jiménez* 933 ♀ (holotype: CIB; isotypes: MEXU, NY)

Additional Specimens Examined:—MEXICO. Querétaro, Landa de Matamoros, Near Agua Zarca, 30 March 2015, *L. Martínez-Domínguez et al.* 379, 405 ♂ (CIB), 380–404 (CIB), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2192–2197 (CIB); Landa de Matamoros, El Camarón, 30 March 2015, *L. Martínez-Domínguez et al.* 408–426 (CIB), 427–428 ♂ (CIB), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2198, 2199 (CIB); Landa de Matamoros, Humo-Neblinas, 28 May 1999, *Vovides* 1291 (XAL, MEXU), 1288, 1290 (XAL); 2 April 1991, *E. Carranza* 3119 (MEXU). Hidalgo, Chapulhuacán, Puerto El Zopilote, 30 March 2015, *L. Martínez-Domínguez et al.* 429–430 (CIB), 441–443 ♀ (CIB), 447 ♂ (CIB), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2200–2203 (CIB); Chapulhuacán, Cerro Los Jarros, 21 February 1998, *Alcántara-Ayala* 3650 (FCME); La Misión, Loma de Pericón, 7 January 2009, *Vite-Reyes et al.* 20 (XAL); Puerto Naranjos, 5 October 2007, *Castro-Castro et al.* 1017 (XAL). San Luis Potosí, Xilitla, La Ceiba, 20 March 2016, *L. Martínez-Domínguez et al.* 924–932 (CIB), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2407–2420 (CIB); Xilitla, 13.5 Km W, 12 January 2001, *T. W. Walters*, 2001-04-A (XAL).

Stem epigeous, 20–60 cm tall, 15–30 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and glabrous at maturity; triangular, apex acuminate, 2.5–5.5 × 1.5–3.5 cm wide at base. *Stipules* tomentose, reddish-brown, 2.0–3 × 0.5–1 cm. *Leaves* 5–40, descending, 100–207 cm, reddish-brown at emergence, glabrous. *Petiole* terete, 30–69 cm, armed with short and robust prickles, blackish-brown in adult leaves. *Rachis* terete, 65–144 cm, armed with prickles, reddish-brown in adult leaves. *Leaflets* 20–42, oblong, mostly planar and abaxially curved, not basally falcate, coriaceous, opposite to subopposite, dark-green, adaxial and abaxial sides glabrous, acuminate and asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and reddish-brown veins; median leaflets 20–37 × 2.3–4 cm wide, 1.6–3.5 cm between leaflets; articulations

generally reddish-brown, 0.5–1.3 cm wide. *Pollen strobilus* 1–2, cylindrical, erect, 26–31 cm, 4.8–6 cm in diameter, greenish brown at emergence, greenish yellow with brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown, 6–10.3 cm, 1.6–2 cm in diameter; microsporophylls 1.6–2.3 × 1.1–1.5 cm wide. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 28–30 cm, 9–10.5 cm in diameter, greyish green with reddish-brown pubescence at emergence, light grayish brown with reddish-brown trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 4.5–11 cm, 1.3–2.5 cm in diameter; megasporophylls 72–190, 1.5–2.5 × 2.3–3.0 cm wide, distal face prominent. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish pink to pink when immature, light brown at maturity, 3.0–4.0 cm, 0.6–1.2 cm in diameter.

Etymology:— The specific epithet has been chosen to honor Charles Joseph Chamberlain, in recognition of his outstanding contributions to the knowledge of the biology of the cycads and his fieldwork on Mexican cycads.

Distribution and habitat:— Biogeographically, this species is distributed from northern montane region of Carso Huasteco, in San Luis Potosí, Querétaro and Hidalgo (Fig. 4). It occurs in the pine-oak forest (Rzedowski 1978, Luna-Vega & Alcántara-Ayala 2004), on rocky outcrops in exposed walls and within the elevational range of 900–1200 m.

3.6 Discussion

D. Moore (1878) pointed out that “fusca-viridis” refers to the reddish-brown color of the leaves. However, “fusca” is dark brown and “viridis” is light green. According to the description of *Ceratozamia fuscoviridis* given by Osborne *et al.* (2006), leaflets are fuscous on the under side, dull green on the upper side and female cones covered with short brown fuscous hairs (p. 10). The term “fusco” refers to the dark brown color, which corresponds to the material coming from the locality designated as the type for *Ceratozamia fuscoviridis*.

In contrast, in the locality given by Osborne *et al.* (2006) of *Ceratozamia fuscoviridis*, we found a polymorphism in the leaf color at emergence. A polymorphism is the occurrence together in the same habitat of two or more distinct forms of a species

(Ford 1945, p. 73). In this species, there are individuals with light green leaves at emergence and others with dark brown leaves (Fig. 15). Out of 20 individuals evaluated at the population level in Molango, nine turned out to have dark brown leaves and eleven light green leaves.

In plants with dark brown leaves at emergence, our field data show that adult leaves are green on the adaxial side and dark brown on the abaxial side in *Ceratozamia fuscoviridis* conforming to the descriptions by Schuster (1932) and Osborne *et al.* (2006). This morphological pattern is also found in the Sierra de Huayacocotla mountain range populations. This condition makes it difficult to identify this species using the color of the new leaves. However, in *C. chamberlainii* this character state is fixed.

Ceratozamia chamberlainii is distinguished by its reddish-brown leaves at emergence without any polymorphism in any of the populations evaluated and this color does not disappear in adult leaves; i.e., the abaxial side of the leaflets is reddish-brown in mature leaves including the base and margin of the leaflets and the petioles.

This is the first report of leaf color polymorphism in the genus (cf. Calonje *et al.* 2014). In addition, some species of *Ceratozamia* present qualitative polymorphic characters such as the leaflet shape. Therefore, we recommend evaluating more than one individual to identify the species.

Additionally, we found that *Ceratozamia fuscoviridis* has green ovulate strobili with dark-brown trichomes, whereas in *C. chamberlainii* these characters are light grayish brown with reddish-brown trichomes (Fig. 12). These reproductive characters of both *C. fuscoviridis* and the new species are present at all developmental stages. The new species can be easily distinguished by leaflets that are more than 2.3 cm, whereas in *C. fuscoviridis* are narrow-leaflet forms, consistent with Schuster's statement of his specimen being "foliola 17 mm lata...nervis 18–20" (Schuster 1932, p. 10).

The recent proposal of range extension of *Ceratozamia fuscoviridis* (Pulido *et al.* 2015) is partially congruent with our results. One difficulty with this conservation proposal is that the patterns of morphological variation found in our study correspond to

an overlap in the spatial distribution of populations from Hidalgo. However, our circumscription shows that the geographic range of *C. fuscoviridis* extends into Veracruz state and the new species is distributed from southern San Luis Potosí, to southeast Querétaro and northern Hidalgo.

From a biogeographic perspective, *Ceratozamia* diversity in the Sierra Madre Oriental region could be due to orographic and climatic characteristics together with ecological and historical complexity of the western Sierra Madre Oriental (González-Medrano 1996, Graham 1999). Some authors, such as Hernández-Cerda & Carrasco-Anaya (2004), and Luna *et al.* (2004) recognized high diversity and endemism in several taxonomic groups from this region.

Taxonomically, *Ceratozamia* species are notoriously difficult to identify because of the high morphological species variability, coupled with their very similar morphology (Stevenson *et al.* 1986, Martínez-Domínguez *et al.* 2016). Hence, field studies of all species of the genus in local populations are useful in furthering the understanding of this variation. Recent research has suggested the importance of reproductive characters (Martínez-Domínguez *et al.* 2016). Considering descriptions of this characters based only on herbarium specimens may, therefore, be incomplete, ambiguous, and/or distorted, particularly for large strobili. Hence, field investigations on living plants are essential for accurately describing reproductive characters. As a consequence, the morphological and historical affinity between these two species is identified within the vegetative variation of *C. fuscoviridis* because of the lack of information regarding morphological variation (qualitative and quantitative) at population level and the development and maturation of the reproductive structures, particularly the ovulate strobilus (seed cone) where the main diagnostic characters occur.

Finally, botanical collections of *Ceratozamia* coming from “Carso Huasteco” have led to ambiguous taxonomic identifications. The taxonomic work presented here contributes to the understanding of the patterns of morphological variation in the region, clarifies the identity of *C. fuscoviridis* via the recognition of *C. chamberlainii*, thereby removing the ambiguities. This information will contribute significantly to the process of

providing information to plan and create conservation strategies in a group listed endangered.

Ilustración 14. *Ceratozamia chamberlainii*. (14.1) Pollen strobilus at maturity; (14.2) leaf; (14.3) detail of leaflet; (14.4) seeds; (14.5) megasporophylls; (14.6) ovulate strobilus at maturity.

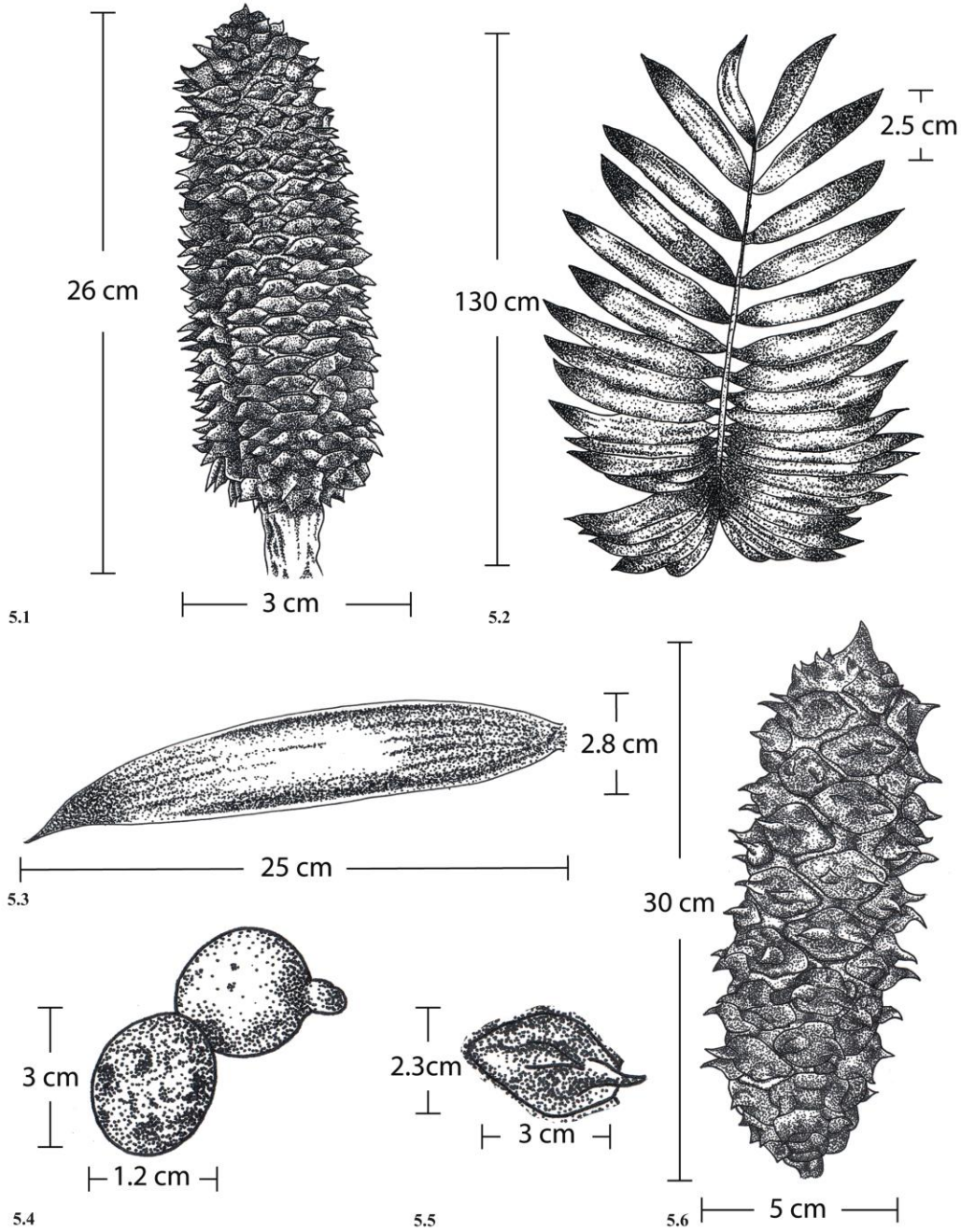
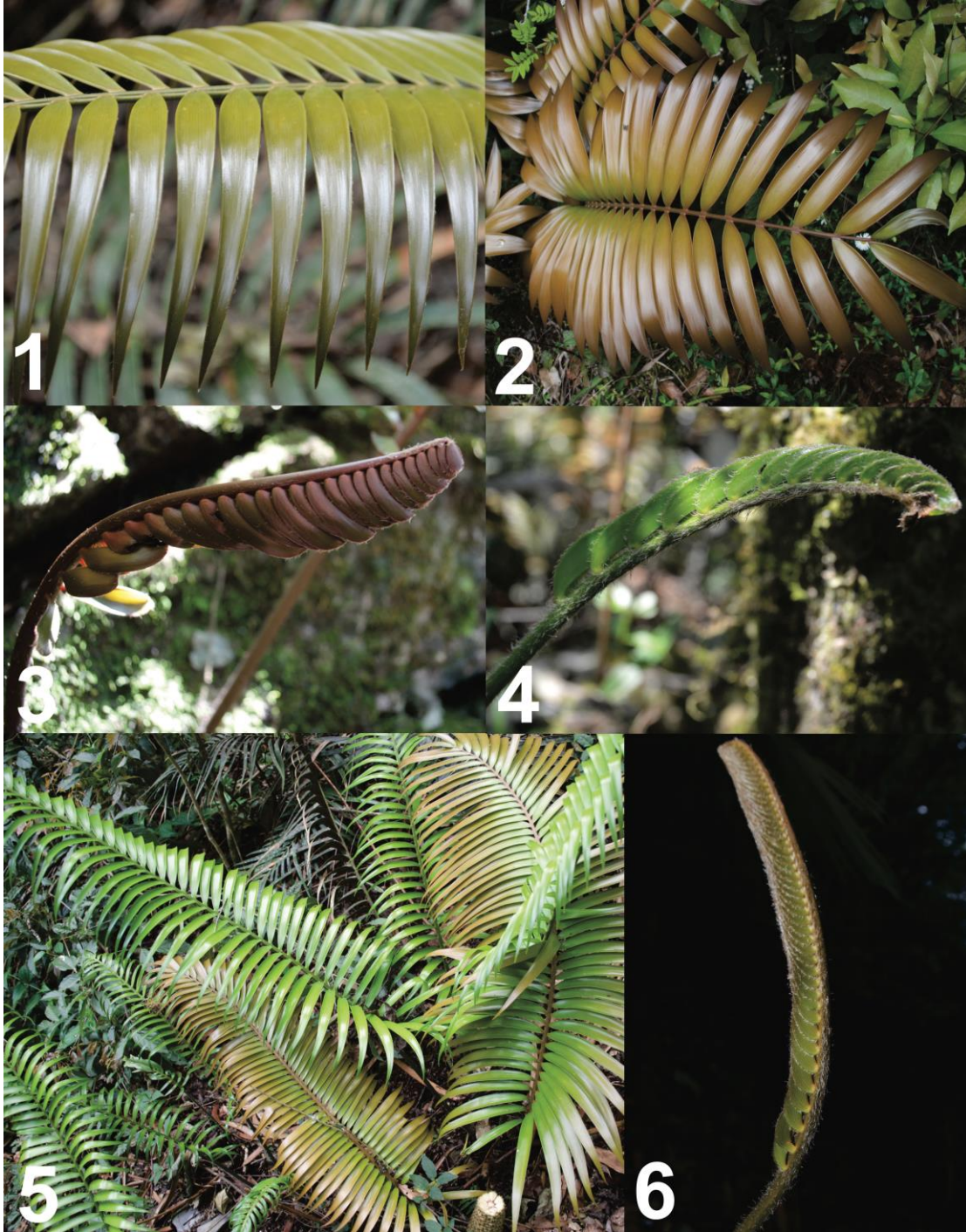


Ilustración 15. Comparison between species: (15.1) *Ceratozamia fuscoviridis* with young leaves; (15.2) *C. chamberlainii* with young leaves; (15.3) vernation of *C. chamberlainii*; (15.4; 15.6) *C. fuscoviridis*, new leaves (vernation); (15.5) polymorphism of *C. fuscoviridis*, plant with green leaves and plant with brown leaves.



3.7 Key to northern species of Sierra Madre Oriental

1. Leaflets whorled.....*C. hildae* Landry & Wilson (1979: 422)
- Leaflets evenly spaced, opposite to subopposite.....2
2. Rachis and petiole twisted.....*C. zaragozae* Medellin-Leal (1963: 175)
- Rachis and petiole linear.....3
3. Leaflets linear to lanceolate, 0.4–2 cm wide.....4
- Leaflets oblong, > 2 cm wide.....5
4. Leaves descending and leaflets linear.....*C. sabatoi* Vovides, Vázquez-Torres, Schutzman & Iglesias (1993: 502)
- Leaves ascending and leaflets lanceolate.....*C. fuscoviridis*
5. Leaflets papyraceous, petiole and rachis unarmed.....*C. latifolia* Miq. (1848: 206)
- Leaflets coriaceous, petiole and rachis armed with short and robust prickles.....*C. chamberlainii*

Acknowledgments

This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-Mexico) Grant 134960 and Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana and NSF Grant BSR-8607049 to DWS. The first author thanks the CONACYT for the award of a master's degree (No. 291047). We thank the curators of all herbaria consulted, for access to digital information and allowing the physical study of their specimens. We especially thank Juan Hernández for the botanical illustration. We greatly appreciate the efforts editorial of Marie Stéphanie-Samain.

3.8 References

- Brongniart, A.T. (1846) Note sur un nouveau genre de Cycadées du Mexique. *Annales des Science Naturelles, sér. 3* 5: 5–10.
- Calonje, C., Knowles, L., Calonje, M. & Husby, C. (2014) Variability of vegetative flush colors in *Zamia* (cycadales). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 8(2): 531–540.
- Cervantes-Zamora, Y., Cornejo-Olguín, S.L., Lucero-Márquez, R., Espinosa-Rodríguez, J.M., Miranda-Viquez, E. & Pineda-Velázquez, A. (1990) *Clasificación de*

- regiones naturales de México II, IV. 10. 2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1:4000 000. Instituto de Geografía, UNAM, México.*
- CONABIO. (1998) Climas: Clasificación de Köppen, modificado por García. Escala 1:1000000. México, D.F.
- CONABIO. (2008) Principales regiones y subregiones del bosque mesófilo de montaña en México. Escala: 1:250000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Ford, E.B. (1945) Polymorphism. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 20: 73–88.
- García, E. (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía-UNAM, México, D.F., 90 pp.
- González-Medrano, F. (1996) Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 129–136.
- Graham, A. (1999) The tertiary history of the northern temperate element in the northern latin american biota. *American Journal of Botany* 86: 32–38.
- Graham, M.H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809–2815.
- Hernández-Cerda, M.E. & Carrasco-Anaya, G. (2004) Climatología. In: Luna, I., Morrone, J. J., & Espinosa, D. (eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, México, D. F., pp. 63–108.
- Landry, G.P. & Wilson, M.C. (1979) A new species of *Ceratozamia* (Cycadaceae) from San Luis Potosí. *Brittonia* 31: 422–424.
- Luna-Vega, I. & Alcántara-Ayala, O. (2004) Florística del bosque mesófilo de montaña de Hidalgo. In: Luna, I., Morrone, J. J. & Espinosa, D. (Eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, México, D. F., pp. 169–191.
- Martínez-Domínguez, L., Nicolalde-Morejón, F., Vergara-Silva, F. & Stevenson, D.W. (2016) Integrative taxonomy of mexican cycads: biogeography, morphology and DNA barcoding corroborate a new sympatric species in *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Phytotaxa* 268: 025–045.
- McNeil, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W.F.,

- Smith, G.F., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (2012) International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne code): adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia. *Regnum Vegetabile* 154. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.
- Medellin-Leal, F. (1997) A new species of *Ceratozamia* from San Luis Potosí. *Brittonia* 15: 175–176.
- Miquel, F.A.W. (1847) Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeën in den Hortus Botanicus Amsterdam. Eerste gedeelte. *Tijdschrift voor de wisen natuurkundige wetenschappen, uitgegeven door de eerste klasse van het Kon. Ned. Instituut van Wetenschappen, Letteren en Schoone Kunsten* 1: 33–43.
- Miquel, F.A.W. (1848) Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeën in den Hortus Botanicus Amsterdam. Derde gedeelte. *Tijdschrift voor de wisen natuurkundige wetenschappen, uitgegeven door de eerste klasse van het Kon. Ned. Instituut van Wetenschappen, Letteren en Schoone Kunsten* 1: 197–208.
- Moore, D. (1878) On a supposed new species of *Ceratozamia*. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society* 2: 112–114.
- Nicolalde-Morejón, F., González-Astorga, J., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W., Rojas-Soto, O. & Medina-Villarreal, A. (2014) Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S114–S125.
- Osborne, R., Stevenson, D.W. & Vovides, A.P. (2006) What is *Ceratozamia fuscoviridis*? *Delpinoa* 48: 5–10.
- Ruíz-Jiménez, C.A., Alcántara, O. & Luna, I. (2004) Límites. In: Luna, I., Morrone, J. J., & Espinosa, D. (Eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, México, D. F., pp. 7–24.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Schuster, J. (1932) *Cycadaceae*. *Das Pflanzenreich* 99:1–168. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Stevenson, D.W. & Sabato, S. (1986) Typification of Names in *Ceratozamia* Brongn. *Dion* Lindl., and *Microcycas* A. D.C. (Zamiaceae). *Taxon* 35: 578–584.

- Stevenson, D.W., Sabato, S. & Vázquez-Torres, M. (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.
- Thiselton-Dyer, W.T. (1884) Order CXXXVII. *Cycadaceae*. *Biologia Centrali-Americana, Botany* 3: 193–195.
- Tormod, N. & Bjørn-Helge, M. (2001) Understanding the collinearity problem in regression and discriminant analysis. *Journal of Chemometrics* 15: 413–426.
- Vovides, A.P., Avendaño, S., Pérez-Farrera, M.A. & Stevenson, D.W. (2012) What is *Ceratozamia brevifrons* (Zamiaceae)? *Brittonia* 64: 35–42.
- Vovides, A.P., González, D., Pérez-Farrera, M.A., Avendaño, S. & Bárcenas, C. (2004a) A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon* 53: 291–297.
- Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M.A., González, D. & Sabato, S. (2004b) Relations and Phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In: T. Walters and Osborne R. (Eds.) *Cycad classification: Concepts and Recommendations*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 109–125.
- Vovides, A.P., Stevenson, D.W., Pérez-Farrera, M.A., López, S. & Avendaño, S. (2016) What is *Ceratozamia mexicana* Brongniart (Zamiaceae)? *Botanical Sciences* 94: 419–429.
- Vovides, A.P., Rees, J.D. & Vázquez-Torres, M. (1983) *Flora de Veracruz. Zamiaceae. Fascículo 26*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, 32 pp.

CAPÍTULO IV

Taxonomic review of *Ceratozamia* (Zamiaceae) in the Sierra Madre Oriental, Mexico, with notes on the history of taxonomic concepts of species

4.1 Abstract

The genus *Ceratozamia* is revised for Sierra Madre Oriental in Mexico. This region is one of the biogeographic areas with the greatest diversity of species of this genus. Members of this species group are highly variable morphologically, and this variability has led to a complex taxonomic history with many synonyms, particularly in reference to *C. mexicana*. We present a comprehensive taxonomic revision with history of nomenclature and its use, morphology, relationships and distributions of these species. We present a key for their identification, descriptions, full synonymy, nomenclatural notes, etymologies, and neotypes for some names as well as complete the history of names that describes the history of taxonomic changes through time. We recognize fourteen species in this biogeographic province: *C. brevifrons*, *C. chamberlainii*, *C. decumbens*, *C. delucana*, *C. fuscoviridis*, *C. hildae*, *C. kuesteriana*, *C. latifolia*, *C. mexicana*, *C. morettii*, *C. sabatoi*, *C. tenuis*, *C. totonacorum* and *C. zaragozae*. This study represents a contribution that provides the foundation for a future taxonomic work for *Ceratozamia* in the Neotropics.

Keywords: circumscription, cycads, Cycadales, gymnosperms, taxonomic treatment

4.2 Introduction

A short taxonomic history of Ceratozamia. *Ceratozamia* Brongn. is one of ten genera in the order Cycadales belonging to the Zamiaceae. This genus is endemic to Mega-Mexico (Rzedowski 1991), comprising 31 recognized species; therefore, Mexico is considered its center of diversity (Vovides et al. 2004a; Nicolalde-Morejón et al. 2014). Endemism for this genus is particularly prevalent along the Sierra Madre Oriental and in the Southwest of Mexico, especially in the States of Veracruz, Oaxaca, Chiapas and Tabasco.

Ceratozamia plants mainly inhabit high-elevation cloud forests (“bosque mesófilo de montaña”), pine-oak forest, and higher parts of evergreen forest in a narrow but continuous distribution (Moretti et al. 1980; Vovides et al. 2004b).

Ecologically, *Ceratozamia* requires conditions of abundant humidity to ensure proper ontogenetic development of immature embryos because the seeds are usually liberated from ovulate strobili approximately one year before germination (Norstog and Nicholls 1997). Considering deforestation rates in Mexico, *Ceratozamia* is among the most threatened plant groups in the country and the genus is placed in the IUCN Red List (IUCN 2016), listed on CITES Appendix 1, and listed on the so-called Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (i.e. an official document issued by Mexican authorities listing protection categories under which diverse taxonomic groups should be placed).

Different species in *Ceratozamia* are similar in morphology, particularly with regard to vegetative characters and character states, making taxonomic identification problematic. The most recent species-level complete taxonomic treatment of the genus is almost 100 years old (Schuster 1932). Since then, research has centered upon the study of the biology of individual species and/or species complexes (Vovides et al. 2003; Osborne et al. 2006; Pérez-Farrera et al. 2009; Vovides et al. 2016).

In recent taxonomic works, quantitative morphological characters like plant size and leaflet width have been commonly used as a basis for the identification and description of new species because they exhibit variability across the genus (Vovides et al. 2004a,c; Whitelock 2004). However, other contemporary studies have shown that these characters can be highly variable within and between populations, which limits

species diagnosability (Martínez-Domínguez et al. 2016; 2017a,b,c). Other commonly used characters are leaflet direction, form, and texture as well as the absence/presence of prickles (Pérez-Farrera et al. 2001; Vovides et al. 2003). However, analysis of morphological patterns in these characters along the distribution range of *Ceratozamia* indicates that leaflet shape is highly similar in all species (Stevenson et al. 1986).

The French botanist, Adolphe-Theodore Brongniart (1846), described *Ceratozamia mexicana* as the first and only species in his new genus *Ceratozamia* from living specimens collected *in situ* and later cultivated at the Natural History Museum of Paris. Thus, it is the type species of the genus. During the 140 years after Brongniart's original description, the genus went through an interesting phase of taxonomic flux. In 1847, Friedrich Miquel described four new *Ceratozamia* species –namely, *C. brevifrons* Miq., *C. intermedia* Miq., *C. longifolia* Miq., and *C. robusta* Miq. A year later, this Dutch botanist added *C. latifolia* to the list. In 1849, Miquel treated *C. intermedia* as a variety as *C. longifolia* var. *minor* Miq. However, later work by the German botanist Eduard von Regel (1857a,b) only recognized *C. mexicana* and *C. robusta*, along with a new species, *C. kuesteriana* Regel. All other Miquel names were placed in synonymy within *C. mexicana*.

In his 1861 treatment (*Prodromus systematics cycadearum*), Miquel recognized all the species listed in his 1849 work and added *Ceratozamia kuesteriana*. Later on Miquel (1868, 1869a,b) synonymized all of these names with *C. mexicana*, while Regel (1876a,b) conserved his 1857 system that recognized *C. robusta*. The two most recent taxonomic treatments of *Ceratozamia*, written by Thiselton-Dyer (1884) and Schuster (1932) are highly contrasting. The latter author recognizes two of the older names as varieties, namely *C. mexicana* var. *latifolia* and *C. mexicana* var. *longifolia*. In retrospect, specimen scarcity and lack of knowledge of nomenclatural types seem to have been largely responsible of the inherent ambiguities of names in *Ceratozamia*, especially when the works of Miquel are considered. This situation was not fully understood and corrected until the publication of Stevenson and Sabato (1986).

New ideas on taxonomic concepts and their application to cycad taxonomy. Taxonomic names are the identifying, individuating elements that anchor scientific knowledge about

species and other higher-rank classificatory entities as established through biological systematics research. At the same time, they are central to the standardization of methods for storage and recovery of information on all groups of organisms (Knapp 2008; Wheeler 2008; Page 2008). At the rank of species, taxonomic names can be understood as signifiers of scientific hypotheses whose status is provisional and testable, inasmuch as new empirical evidence allows their update throughout sequential inferential cycles (Wheeler 2004; Valdecasas et al. 2014). Changes in taxonomic concepts, displayed through time after work on concrete sets of specimens, imply that different meanings can be attached to the same taxonomic name (Berendsohn 1995). In a botanical context, such historical considerations have been addressed for instance by Spooner and Van den Berg (1992) and Spooner and Knapp (2013) for Solanaceae, and by Weakley (2006) for Poaceae. Additional work on taxonomic history mapping has been recently applied to virtual herbarium databases stemming from theoretically sophisticated informatic methods for tracing taxonomic histories and originally implemented for examples from arthropod taxa (e.g. Franz and Cardona-Duque 2013; Franz et al. 2016) as well as vertebrates (Lepage et al. 2014).

Given the unstable regime of taxonomic nomenclatural changes that the cycad genus *Ceratozamia* has undergone through its history, we suggest that new ideas on taxonomic history mapping might be useful to better understand the roots of that uncertainty. To explore this possibility, in the present work, we present a descriptive analysis of the taxonomic history of the *Ceratozamia* species found along the Sierra Madre Oriental (SMO) from North Tamaulipas to North Oaxaca, which represent areas of endemism for this biogeographic province. The main objective of this exercise is to define with precision current taxonomic concepts for all species in this *Ceratozamia* assemblage. This should allow the establishment of a detailed history of taxonomic changes through time in order to evaluate if contemporary concepts suit the evidence in the best possible way. In addition, our work could contribute to the testing of the adequacy of modern conceptual frameworks for the management of plant taxonomic databases in the informatics era (Franz et al. 2016).

4.3 Materials and Methods

The present work is based on a phylogenetic analysis performed for *Ceratozamia* species that includes quantitative and qualitative morphological data as well as molecular evidence. We only present the taxonomic treatment for a part of genus based on geographic affinity. The taxonomic circumscription included the analysis of herbarium specimens for the whole genus deposited in the following herbaria: CHAPA, CIB, ENCB, FCME, FTG, GH, HEM, IEB, K, LE, LSU, MB, MICH, MEXU, MO, NY, P, SERO, SLPM, U, UAT, US, XAL, and XALU. This information was complemented by a review of the original taxonomic accounts for the relevant *Ceratozamia* species and additional data collected during *ex profeso* fieldwork to evaluate diagnostic characters. On this basis, we present an updated description of the main morphological characters allowing for the identification of *Ceratozamia* species. The corresponding populations were monitored during four years (2014-2017) to evaluate reproductive structure characters, both pollen bearing and ovulate, as well as some ontogenetic stages in these characters for both. In all cases, nomenclatural types were checked by all authors or least one of them.

For the historical analysis of taxonomic concepts, we reviewed all previously published taxonomic treatments as listed above. This review provided the chronological framework and raw data to assign changes in the use of taxonomic names through time in the group of *Ceratozamia* species analyzed here.

4.4 Results

4.4.1 Vegetative morphology.

Generally, stems of the species here evaluated are epigeous and erect. They become decumbent with age and may develop two or more apices, with the exception of *Ceratozamia latifolia*, *C. hildae*, *C. kuesteriana* and *C. zaragozae*, which have semi-epigeous stems.

Each apex can have up to 100 leaves because most *Ceratozamia* species can produce 4 to 15 leaves per year. *C. hildae* and *C. latifolia* are exceptional in this aspect

because they only produce 1 to 3 leaves per year. Leaves of most species reach up to 2.80 meters long. The longest leaves are present in *C. mexicana*, *C. hildae* and *C. tenuis*, whereas the shortest can be observed in *C. latifolia* and *C. zaragozae*. Leaf color can vary from light green to yellowish, as in *C. brevifrons*, to dark green (blackish) as in *C. tenuis*, or reddish brown as in *C. chamberlainii*. Leaf coloration can be persistent in some species and remain at the leaf base, margins, nerves and/or undersides of leaflets, and the leaf rachis and/or petiole as in *C. latifolia*, *C. chamberlainii*, *C. kuesteriana* and *C. fuscoviridis*. In other species, leaf coloration can disappear at maturity as in *C. totonacorum*. At emergence the leaf petiole and rachis have abundant trichomes of two types: brown for species distributed in Central or South Sierra Madre Oriental with the exception of *C. decumbens*, and white for species distributed in North SMO (Fig. 16).

In most species, absence/presence of prickles is highly variable intraspecifically, both in the petiole and rachis. However, prickle form is a constant character within populations and two forms have been identified: 1) thin and easily detached and 2) robust, wide and difficult to separate from the plant. Both types of prickles can be long as in *C. tenuis* where they are up to 0.6 cm long or very short and approximately 0.1 cm as in *C. sabatoii*.

Leaflet form can be lanceolate, oblong or linear (Fig. 17). Leaflet width can vary from narrow, 0.4–0.7 cm width in *Ceratozamia zaragozae* (Fig. 18), to broad, up to 5 cm as in *C. latifolia* and *C. decumbens*. These characters can be polymorphic within and between populations as in *C. delucana*. Other characters with taxonomic importance and value are leaflet symmetry and texture. In some species, these characters can be polymorphic (e.g. *C. delucana*). Leaflet texture is generally papyraceous as in *C. latifolia* or coriaceous as in *C. brevifrons*. In contrast, leaflets in *C. hildae* and *C. zaragozae* are membranaceous. Leaflet symmetry can be curved as in *C. fuscoviridis* or straight from the base to the apex as in *C. latifolia*. In terms of leaflet lamina shape, some species are abaxially curved others are planar, as *C. fuscoviridis* and *C. decumbens*, respectively.

Ilustración 16. Types of trichomes. A brown, *Ceratozamia tenuis* B white *C. sabatoi*.



Ilustración 17. Types of leaflets. A *Ceratozamia brevifrons* B *C. delucana* C *C. decumbens* D *C. chamberlainii* E *C. latifolia* F *C. morettii* G *C. fuscoviridis* H *C. kuesteriana* I *C. tenuis* J *C. mexicana* K *C. totonacorum* L *C. sabatoi*.

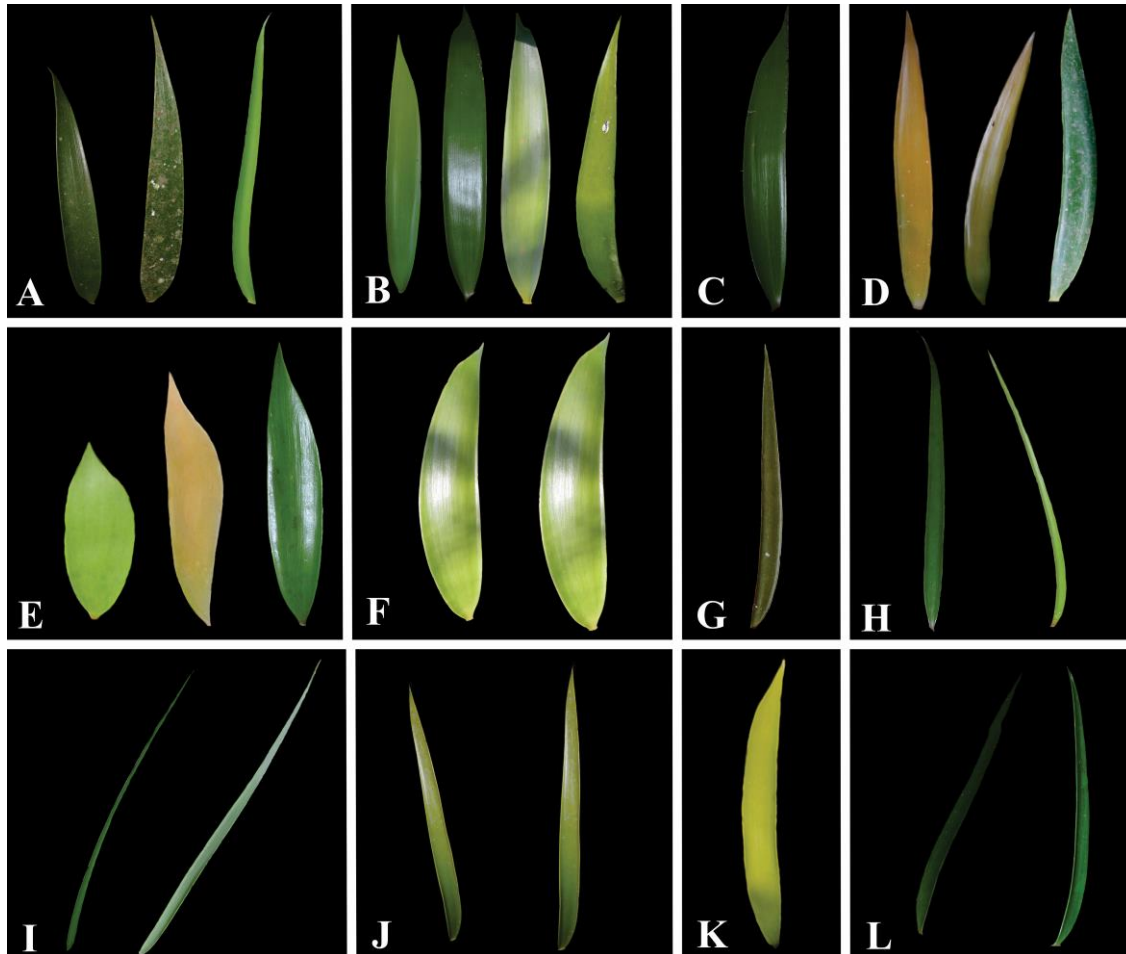


Ilustración 18. Types of leaves and leaflets. A linear petiole and rachis and clustered leaflets, B twisted petioles and rachis, opposite to subopposite leaflets.



4.4.2 Reproductive morphology.

In general, both the pollen strobilus and the ovulate strobilus are not polymorphic within and between populations, with the exception of strobilar apices in ovulate plants for certain species, e.g. *Ceratozamia brevifrons*. Several reproductive characters contribute to diagnosable characters separating closely related taxa.

Ovulate strobilus characters provide most of the taxonomic information for species identification in *Ceratozamia*. The most relevant of these characters are color of the strobilus, form/shape of the fertile part of the strobilus, horn form in the distal end of sporophylls, and color of the sarcotesta (Fig. 19). Variability in color of female strobili goes from dark green, as in *C. mexicana*, to wine red, as in *C. decumbens*. Shape of the female strobilus is cylindrical in most species, with the exception of *C. morettii* and *C. latifolia* where it is globose. In *C. delucana*, this character is polymorphic that is both shapes can occur.

Finally, pollen strobili have two characters important for taxonomic diagnosis. First, the distal end of sporophyll can be recurved upon itself or not curved. Second, the color maybe greenish, yellowish with abundant brown or blackish trichomes or reddish-brown or yellowish-brown (Fig. 20). Note that it is important to describe and code this character before the shedding of pollen, which coincides with strobilar maturation. This is because the mature pollen strobili turn yellow or cream-colored and lose their characteristic coloration upon pollen shedding and.

Ilustración 19. Types of ovulate strobilus. A *Ceratozamia latifolia* B *C. decumbens* C *C. zaragozae*.

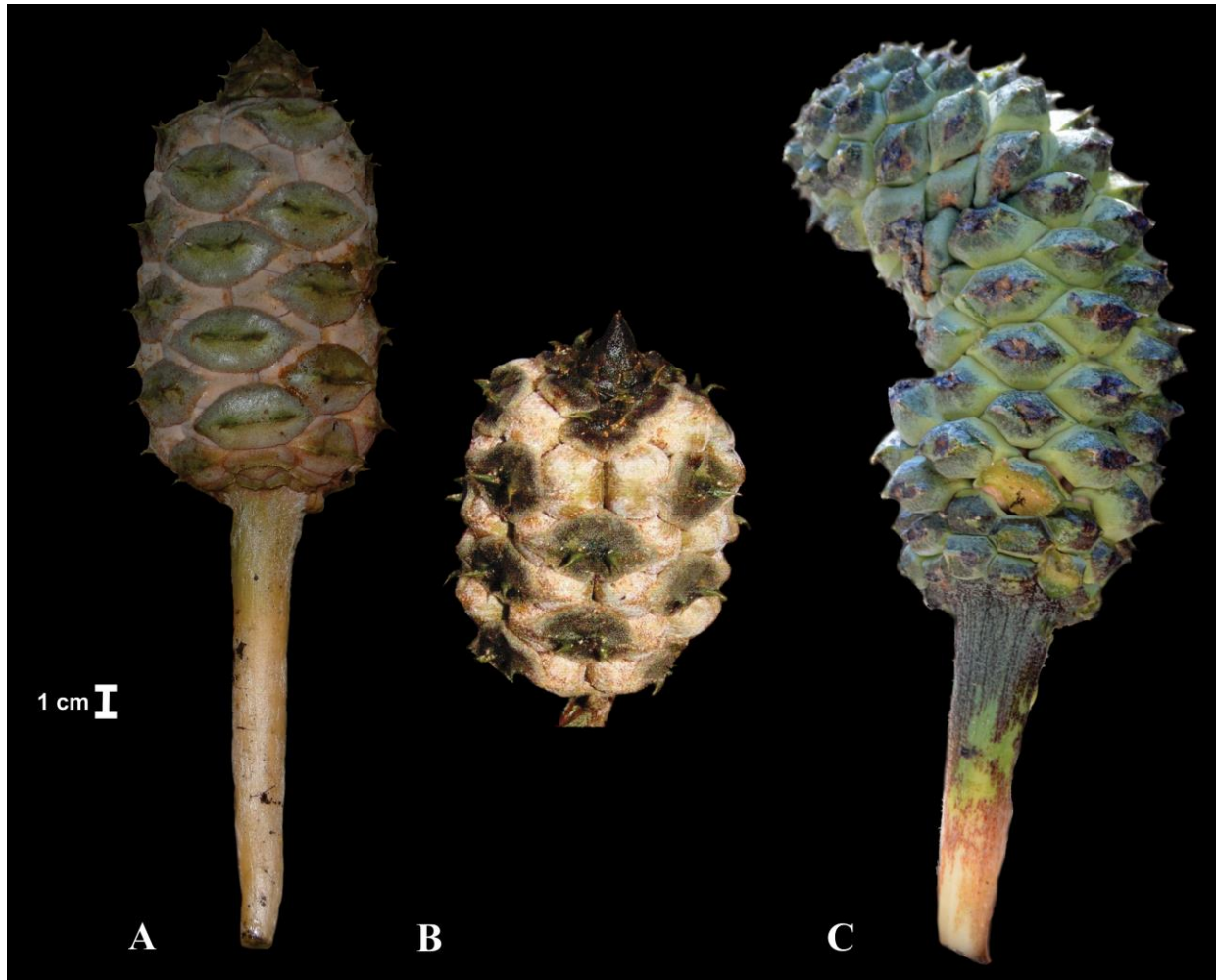


Ilustración 20. Types of pollen strobilus. A *Ceratozamia sabatoi* B *C. hildae* C *C. kuesteriana*.



4.5 Key to the species of *Ceratozamia* for the Sierra Madre Oriental

1. Leaflets clustered.....*C. hildae*
1. Leaflets evenly spaced, opposite to subopposite.....2
 2. Rachis and petiole twisted.....*C. zaragozae*
 2. Rachis and petiole linear.....3
 3. Leaflets linear to lanceolate, 0.4–2 cm wide.....4
 4. Leaflet lamina involute.....*C. tenuis*
 4. Leaflet lamina not involute.....6
 6. Leaves descending, microsporophyll with distal end recurved.....*C. sabatoi*
 6. Leaves ascending, microsporophyll with distal end straight.....7
 7. Leaflets linear, 0.6–1 cm wide, caniculate, stem semihypogeous, ovulate strobili greyish-light green with black trichomes.....*C. kuesteriana*
 7. Leaflets lanceolate, flat, 1.3–2.1 cm wide, stem epigeous, ovulate strobili brown-green with dark brown trichomes at maturity.....*C. fuscoviridis*
3. Leaflets lanceolate to oblong, > 2 cm wide.....5
 5. Petiole with prickles, stem epigeous.....8
 5. Petiole unarmed, stem semi-epigeous*C. latifolia*
 8. Leaves ascending.....*C. delucana*
 8. Leaves descending.....9
 9. Leaflets lanceolate.....10
 10. Leaflets keeled, petiole with long (0.3–0.6 cm), prickles robust and abundant (>50), ovulate strobili greenish-yellow with brown to blackish trichomes.....*C. brevifrons*
 10. Leaflets plane, petiole with short (0.1–0.2 cm), prickles thin and sparse (<40), ovulate strobili dark green with black and gray

trichomes.....	<i>C. mexicana</i>
9. Leaflets oblong.....	11
11. New leaves light green, ovulate strobili globose and green with blackish	
trichomes.....	<i>C. morettii</i>
11. New leaves brown to reddish-brown, ovulate strobili cylindric and brown to	
wine red	12
12. New leaves light brown, petiole with long prickles.....	<i>C. totonacorum</i>
12. New leaves dark-brown to reddish brown, petiole with short	
prickles.....	13
13. Veins reddish-brown, ovulate strobili light grayish brown with abundant reddish-brown trichomes and acuminate apex.....	<i>C. chamberlainii</i>
13. Veins light, ovulate strobili wine with blackish trichomes and acute apex.....	<i>C. decumbens</i>

4.6 Taxonomic treatment

4.6.1 *Ceratozamia brevifrons*

Ceratozamia brevifrons Miq. Tijdschr. wis-en natuurk Wet. 1: 41–42. 1847.

Figure 17A

Type. MEXICO. Veracruz: Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, Apr. 2005, S. Avendaño R. 5699 (neotype, designated by Vovides et al. 2012, XAL)

Description. *Stem* epigeous, erect, 20–70 cm, 15–40 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and glabrous at maturity; triangular, apex acuminate, 2–5 × 1.5–4 cm wide at base. *Leaves* 6–36, descending, 58–173.5 cm, yellowish-green at emergence with a brown pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 20–56 cm, armed with short and robust prickles, green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 35–125.5 cm, armed with prickles, green in adult leaves. *Leaflets* 13–38, lanceolate, abaxially curved and planar, basally falcate, coriaceous, not involute, opposite to subopposite, keeled, light green, adaxial and abaxial surfaces glabrous, acuminate apex, symmetric to asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 15.5–41 × 2–4.1 cm wide, 0.5–3.2 cm between leaflets; articulations yellow, 0.6–1.7 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 22–31 cm, 5–7 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, greenish-yellow with brown to blackish pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to light-brown, 5.5–9.5 cm, 1.8–2.2 cm in diameter; microsporophylls 1.6–2.3 × 1.1–1.5 cm wide, distal face not recurved. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 26.5–30 cm, 9.8–12 cm in diameter, green with blackish pubescence at emergence, greenish-yellow with brown to blackish trichomes at maturity, acuminate and apiculate apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 6–12 cm, 2.1–2.4 cm in diameter; megasporophylls 80–154, 1.5–2.5 × 2.3–3.0 cm wide, prominent distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish yellow to yellow when immature, light brown at maturity, 2.5–3 cm, 1.7–2 cm in diameter.

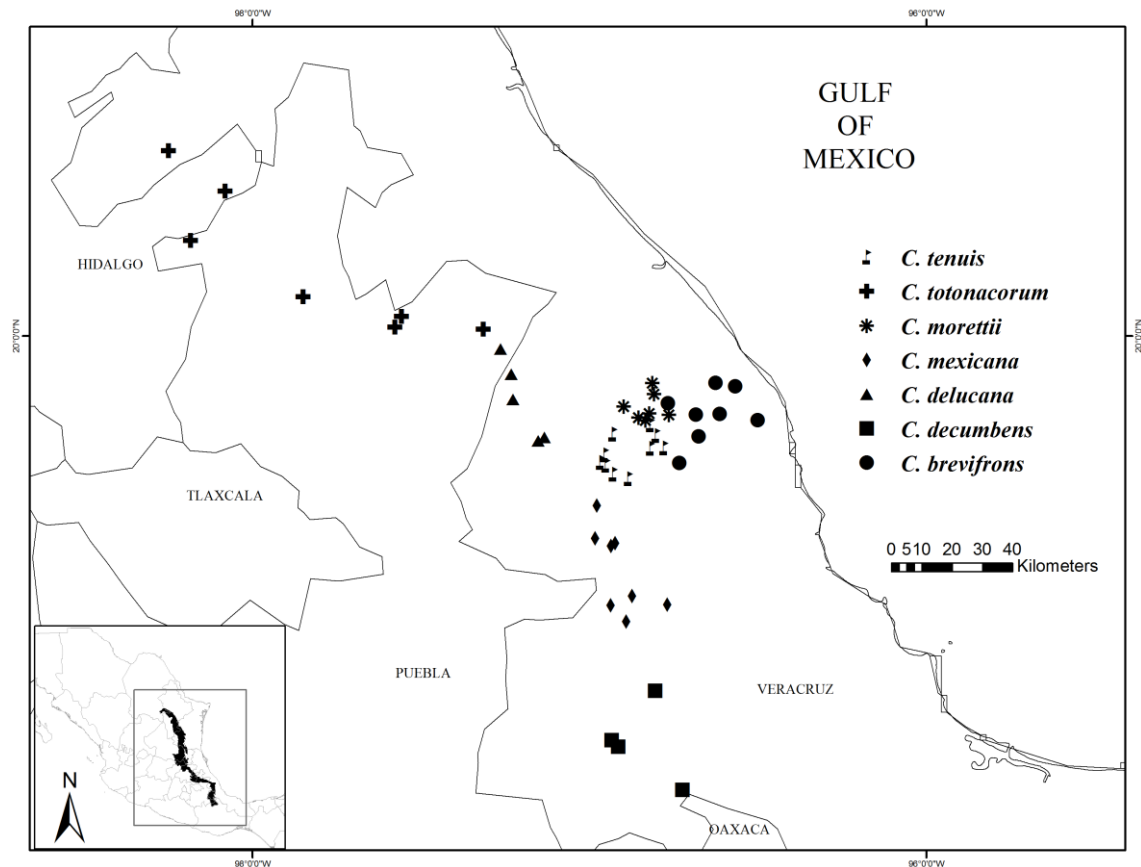
Distribution and habitat. Endemic to Mexico and only known from the State of Veracruz in the vicinity of the Sierra of Chiconquiaco at 500–1,350 m, in transition zone between cloud forest and oak forest (Fig. 21).

Etymology. The epithet is derived from referring to its relatively short leaves.

Distinguishing features. This species is easily distinguished from its congeners by having leaflets adaxially keeled, falcate, basally falcate and coriaceous. Petiole armed with short, robust prickles. Ovulate strobilus greenish-yellow with brown to blackish trichomes at maturity, megasporophylls with a prominent distal face, and right angle between horns.

Specimens examined. MEXICO. Veracruz: Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, A. P. Vovides 119 (XAL), D. Jimeno-Sevilla 694 (XAL), F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez 2027-2046 (CIB), G. Castillo-Campos 1297 (XAL), J. Rees 1636 (MO, XAL), 1641, 1642, 1675 (XAL), 6345 (IEB), L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón 130-133, 216, 229-309 (CIB), M. Vázquez-Torres 4790 (CIB), T. W. Walters 2001-02-A, B (XAL); Chiconquiaco, F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez 2237-2241 (CIB), L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón 556-560 (CIB); Juchique de Ferrer, A. P. Vovides 682 (XAL), G. Castillo-Campos 1710, 1763, 1768, 1815, 1824, 1981 (XAL), M. Vazquez-Torres 8633 (CIB); Vega de Alatorre, B. Guerrero & J. I. Calzada 1826 (XAL), G. Castillo-Campos 2033 (XAL).

Ilustración 21. Distribution map of the species: *Ceratozamia brevifrons*, *C. morettii*, *C. mexicana*, *C. tenuis*, *C. delucana*, *C. totonacorum* and *C. decumbens*.



4.6.2 *Ceratozamia chamberlainii*

Ceratozamia chamberlainii Mart.-Domínguez, Nic-Mor. & D.W. Stev. *Phytotaxa* 317(1): 17–28.

Figure 17D

Type. MEXICO. San Luis Potosí: Xilitla, 20 Mar. 2016, L. Martínez-Domínguez *et al.* 933 ♀ (holotype: CIB; isotypes: MEXU, NY).

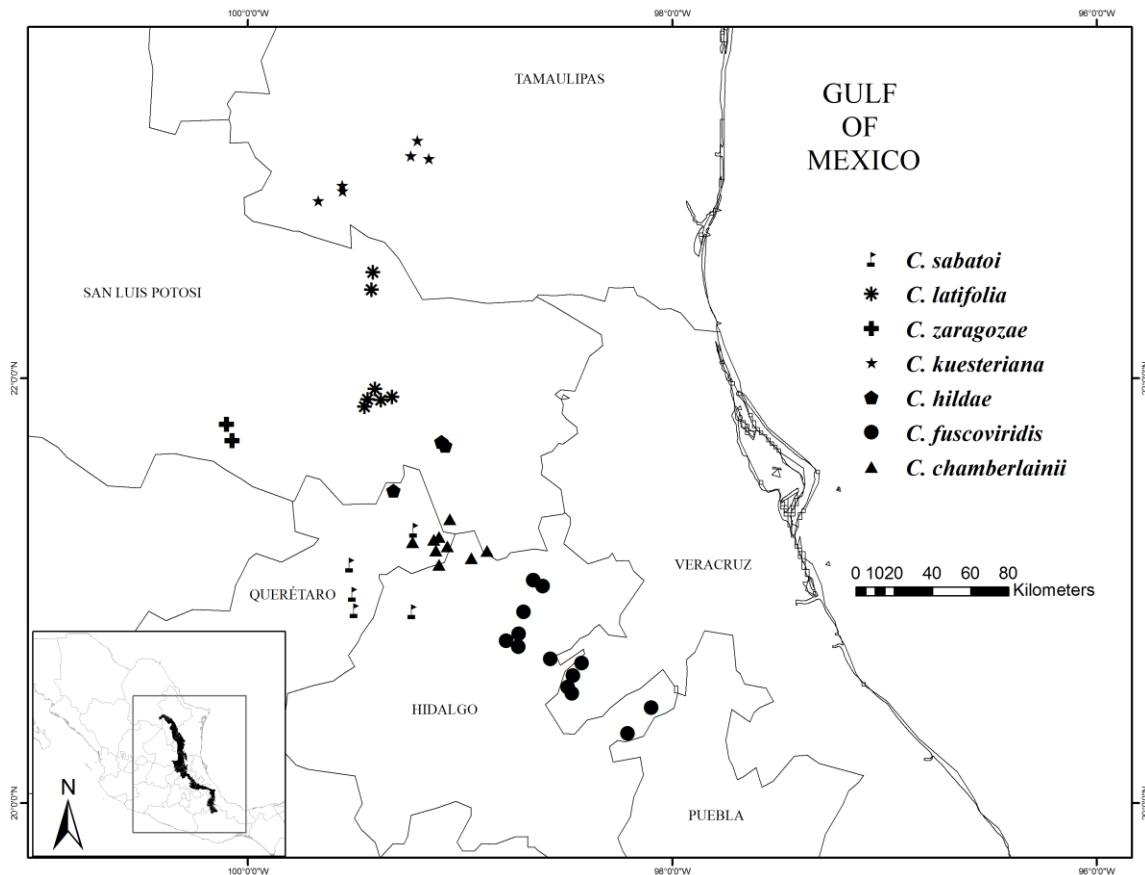
Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 20–60 cm, 15–30 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and glabrous at maturity; triangular, apex acuminate, 2.5–5.5 × 1.5–3.5 cm wide at base. *Leaves* 5–40, descending, 100–207 cm, reddish-brown at emergence with whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, 30–69 cm, armed with short and robust prickles, blackish-brown in adult leaves. *Rachis* terete, 65–144 cm, armed with prickles, reddish-brown in mature leaves. *Leaflets* 20–42, oblong, planar and abaxially curved, not basally falcate, coriaceous, not involute, opposite to subopposite, flat, dark green, adaxial and abaxial surfaces glabrous, acuminate and asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and reddish-brown veins; median leaflets 20–37 × 2.3–4 cm wide, 1.6–3.5 cm between leaflets; articulations generally reddish-brown, 0.5–1.3 cm wide. *Pollen strobilus* generally solitary (1–2), cylindrical, erect, 26–31 cm, 4.8–6 cm in diameter, greenish brown at emergence, greenish with reddish-brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown, 6–10.3 cm, 1.6–2 cm in diameter; microsporophylls 1.6–2.3 × 1.1–1.5 cm wide, not recurved distal face. *Ovulate strobilus* cylindrical, erect, 28–30 cm, 9–10.5 cm in diameter, greyish green with reddish-brown pubescence at emergence, light grayish brown with reddish-brown trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 4.5–11 cm, 1.3–2.5 cm in diameter; megasporophylls 72–190, 1.5–2.5 × 2.3–3.0 cm wide, prominent distal face, acute angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red to pink when immature, light brown at maturity, 3.0–4.0 cm, 0.6–1.2 cm in diameter.

Distribution and habitat. Its range includes the states of San Luis Potosí, Querétaro and Hidalgo (Fig. 22). *Ceratozamia chamberlainii* occurs in the cloud forest on rocky outcrops at 900–1,200 m.

Etymology. The specific epithet is in honor Charles Joseph Chamberlain in recognition of his outstanding contributions to knowledge of the biology of the cycads and his fieldwork on Mexican Cycads.

Distinguishing features. This species is distinguished by its petioles and rachis with abundant, short prickles; reddish-brown leaves at emergence with the colored articulations at the leaflet attachment to the rachis in adult leaves; leaflets are oblong and coriaceous with conspicuous, reddish-brown veins.

Ilustración 22. Distribution map of the species: *Ceratozamia sabatoi*, *C. latifolia*, *C. zaragozae*, *C. kuesteriana*, *C. hildae*, *C. fuscoviridis* and *C. chamberlainii*.



Specimens examined. MEXICO. **Hidalgo:** Chapulhuacán, *Alcántara-Ayala* 3650 (FCME), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2200-2203 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 429–430 (CIB), 441–443 ♀ (CIB), 447 ♂ (CIB), *Vite-Reyes et al.* 23 (XAL); La Misión, *Castro-Castro et al.* 1017 (XAL), *Vite-Reyes et al.* 20 (XAL). **Querétaro:** Landa de Matamoros, *A. P. Vovides* 1291 (XAL, MEXU), 1288, 1290, 2000 (XAL), *E. Carranza* 633 (IEB), 3119 (MEXU), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2192-2199 (CIB); *L. Martínez-Domínguez et al.* 379, 405 ♂ (CIB), 380–404 (CIB); *L. Martínez-Domínguez et al.* 408–426 (CIB), 427, 428 ♂ (CIB), *Rubio Hiram* 6332, 6334 (IEB), 647 (XAL). **San Luis Potosí:** Tamazunchale, *C. L. Lundell* 7235 (IEB); Xilitla, *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2407-2420 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 924–932 (CIB); *T. W. Walters*, TW-2001-04-A (XAL).

4.6.3 *Ceratozamia decumbens*

***Ceratozamia decumbens* Vovides, Avendaño, Pérez-Farr. & Gonz.-Astorga. *Novon* 18 (1): 109–114. 2008.**

Figure 17C

Type. MEXICO. Veracruz: Naranja, 8 Apr. 2005, *S. Avendaño & G. Alducin* 5706 (holotype: XAL; isotypes: HEM, MO).

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 10–40 cm, 10–25 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 1.5–3 × 2–4.2 cm wide at base. *Leaves* 2–7, descending, 80–190 cm, reddish brown at emergence, whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 40–100 cm, armed with short and thin prickles, greenish brown in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 40–123 cm, armed with prickles and occasionally unarmed, brown and green in adult leaves. *Leaflets* 8–24, oblong, mostly planar, not basally falcate, coriaceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate apex, symmetric and asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and light-green veins; median leaflets 23–47.5 × 2.8–5 cm wide, 2.6–6.5 cm between leaflets; articulations brown, 0.7–

1.2 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 20–23 cm, 4–4.5 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, greenish with reddish-brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 8–8.5 cm, 1.2–1.5 cm in diameter; microsporophylls 1–1.9 × 1–1.4 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 9–11 cm, 7–8 cm in diameter, wine at emergence, wine with blackish trichomes at maturity, acute apex; peduncle tomentose, brown, 3–4 cm, 1–1.2 cm in diameter; megasporophylls 24–49, 2.3–2.5 × 2–3 cm wide, truncate distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red when immature, light brown at maturity, 1.2–2 cm, 1.2–1.5 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic of a small mountain range in central Veracruz 450–1,000 m elevation (Fig. 21). The vegetation type of the habitat is mountain tropical forest and cloud forest on karstic rocks.

Etymology. The epithet alludes to the decumbent nature of trunks in older mature plants.

Distinguishing features. *Ceratozamia decumbens* is distinguished by its oblong coriaceous, mostly planar, and basally falcate leaflets; ovulate strobilus wine red with blackish trichomes at maturity and acute apex.

Specimens examined. MEXICO. Veracruz: Atoyac, R. Acevedo R. 728 (XAL); Coetzala, A. Rincón G. 2798 (MEXU, XAL), L. Martínez-Domínguez et al. 655-683 (CIB); Ixtaczoquitlán, A. Pérez P. 282 (XAL); Naranjal, A. P. Vovides 751 (XAL), Brigada T. Walters s/n (XAL), J. Rees 1690 (XAL), S. Avendaño R. & G. Alducin 5706 (XAL), T. W. Walters 41277, 41308, 41397 (XAL); Tequila, Jaime E. Rivera Hdez. & Antoeván Vergara V. 4195 (MEXU, XAL), F. Nicolalde-Morejón et al. 2259, 2260 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 684-703; Tezonapa, M. A. García B. 980 (XAL), R. Robles G. 882 (XAL).

4.6.4 *Ceratozamia delucana*

Ceratozamia delucana Vázq.-Torres, Moretti & Carvajal-Hernández. *Delpinoa*, 50–51, 129–133. 2013.

Figure 17B

Type. MEXICO. Veracruz: Atzalan, 20 Jan. 2012, *M. Vázquez-Torres & C. Carvajal-Hernández 10200* (holotype: CIB; isotypes: XAL, XALU).

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 20–90 cm, 25–40 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 2–5.5 × 2.5–4.5 cm wide at base. *Leaves* 10–100, ascending, 106–223 cm, yellowish-green at emergence, brown pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 30–87 cm, armed with short and thin prickles, green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 60–150 cm, armed with prickles, green in adult leaves. *Leaflets* 20–43, lanceolate and oblong, planar and abaxially curved, basally falcate to non-basally falcate, papyraceous to coriaceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial side glaucous and glabrous and abaxial side glaucous, acuminate apex, symmetric to asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and light-green veins; median leaflets 22–45 × 2.3–4.6 cm wide, 1.5–5 cm between leaflets; articulations green, 0.6–1.6 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 24–31 cm, 5.5–7.6 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, greenish-yellow with blackish pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to light-brown, 3.5–12.5 cm, 1.3–2 cm in diameter; microsporophylls 1.5–2.5 × 1.3–2 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical and globose, erect, 18–40 cm, 10–12.5 cm in diameter, dark green with blackish pubescence at emergence, green generally glabrous at maturity, acute apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 5.2–15 cm, 1.8–2.2 cm in diameter; megasporophylls 72–182, 2.5–4.2 × 2.3–3.5 cm wide, truncate distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish yellow to yellow when immature, light brown at maturity, 2.1–3 cm, 1.6–2.1 cm in diameter.

Distribution and habitat. This species known from the states of Veracruz and Puebla at 200–700 m in evergreen tropical forest (Fig. 21).

Etymology. The epithet is in honor of Dr. Paolo De Luca, Professor at University of Naples Federico II and researcher in the biology of the Mexican cycads.

Distinguishing features. *Ceratozamia delucana* is highly variable and shares a number of characteristics with *C. morettii*. However, there are clear differences in the ovulate strobili. In *C. delucana*, the ovulate strobili are green and generally without trichomes at maturity and have an acute apex, whereas in *C. morettii* the ovulate strobili are green with blackish trichomes at maturity and have an apiculate apex. Additionally, *C. delucana* is larger than *C. morettii* with *C. delucana* having leaves up to 223 cm with up to 43 pairs of leaflets and ovulate strobili 18–40 long.

Specimens examined. MEXICO. **Puebla:** Xochitlán de Vicente Suárez, G. Villalobos & E. Guerrero C. 325 (MEXU), L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón 587-616 (CIB). **Veracruz:** Atzalan, F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez 2125-2144 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 228-248 (CIB); Las Minas, A. P. Vovides 427 (XAL), C. Durán E. 6343 (IEB), 659 (MEXU, XAL), C. Durán, P. Burgos, A. P. Vovides 658 (XAL), 660 (MEXU, XAL), F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez 2107-2124 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 168 (CIB), 249-260; Tlapacoyan, Nevling & A. Gómez-Pompa 1083 (MEXU).

4.6.5 *Ceratozamia fuscoviridis*

Ceratozamia fuscoviridis W. Bull. Retail List 154: 4. 1879.

Figure 17G

Type. Hort. Bot. Glasnevin, 21 Mar. 1878 (accessioned 1881), *D. Moore s.n.* (neotypes, designated by Calonje and Sennikov 2017, K).

Ceratozamia mexicana var. *longifolia* forma *fuscoviridis* (W. Bull) Schuster.

Pflanzenr 99:132. 1932. Basionym: *Ceratozamia fuscoviridis* W. Bull.

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 20–90 cm, 25–40 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 2–4.5 × 2–3.5 cm wide at base. *Leaves* 10–70, ascending, 92–215 cm, light green and dark brown at emergence, whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 40–95 cm, armed with long and

thin prickles, dark green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 65–150 cm, armed with prickles, green in adult leaves. *Leaflets* 28–67, lanceolate, abaxially curved, basally falcate, papyraceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate and symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light brown veins; median leaflets 16.6–42 × 1.3–2.1 cm wide, 0.6–2 cm between leaflets; articulations green and brown, 0.6–1.3 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 26.5–28 cm, 5–8 cm in diameter, brownish yellow at emergence, greenish-brown with reddish-brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 5–14.5 cm, 1.6–2.3 cm in diameter; microsporophylls 1.9–2.3 × 1.3–1.5 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect or pendulous, 24–35 cm, 8.5–10.5 cm in diameter, green with brown pubescence at emergence, brown-green with dark brown trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 4–10 cm, 1.8–2.2 cm in diameter; megasporophylls 99–143, 2.5–3.8 × 2.3–3.3 cm wide, truncate distal face, obtuse angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish yellow to yellow when immature, light brown at maturity, 2–2.6 cm, 1.5–2 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic of south-central Carso Huasteco from central Hidalgo mountain range to southeast of Hidalgo including the western portion of Veracruz at an elevation ranging between 1, 800–1, 900 m in cloud forest (Fig. 22).

Etymology. The epithet alludes to dark-brown color of the leaf at emergence.

Distinguishing features. This species is distinguished by lanceolate and papyraceous leaflets; petiole armed with long, thin prickles; ovulate strobilus brown-green with dark trichomes at maturity. This species has polymorphism in having light green or dark-brown leaf color at emergence.

Specimens examined. MEXICO. **Hidalgo:** Eloxochitlán, *I. Luna Vega* 54716 (FCME), *O. Alcántara Ayala* 54805 (FCME); Metztlán, *J. L. López-García* 449 (MEXU); Molango de Escamilla, *A. Vite-Reyes et al.* 6 (XAL), *A. P. Vovides* 1298, 1301 (XAL), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2209-2211 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 485-514 (CIB), *R. Mayorga-Saucedo & O. Alcántara-Ayala* s/n (FCME), *T. W. Walters* 2001-03-A

(XAL); Tenango de Doria, *I. Luna Vega* 794 (FCME); Tlanchinol, *I. Luna Vega* s/n (FCME), 625, 789 (XAL), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2204-2208 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 455-484 (CIB); Zacualtipán de Ángeles, *J. Rees* 389 (FCME, MEXU), 1611 (XAL), 6339 (IEB). **Veracruz:** Huayacocotla, *D. Saavedra Millán* 64 (FCME), *J. Palma G.* 63 (XAL), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2212-2214 (CIB), *L. Ballesteros & F. Ballesteros* 460 (XAL), *L. G. Juárez G.* 47 (XAL), *L. Martínez-Domínguez et al.* 515-544 (CIB), *R. Hernández M.* 1507 (MEXU, XAL), *V. Sosa* 59 (XAL).

4.6.6 *Ceratozamia hildae*

Ceratozamia hildae G. P. Landry & M. C. Wilson. *Brittonia* 31(3): 422–424. 1979.

Figures 18A, 20B

Type. Louisiana, Baton Rouge, cultivated at 5988 South Pollard Parkway (originally from several km N of Xilitla, San Luis Potosí, Mexico), *Landry G 76521* (holotype: GH; isotypes: FTG, LSU, MEXU, MICH, NY, US).

Description. *Stem* semi-epigeous, erect, 10–20 cm, 10–15 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 2.1–3 × 0.8–1.5 cm wide at base. *Leaves* 2–7, ascending, 95–202 cm, reddish-brown at emergence with whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 43–89 cm, armed with thin and short prickles, greenish brown and green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 60–130 cm, armed with prickles and occasionally unarmed, greenish brown in adult leaves. *Leaflets* with 5–11 fascicles, 16–56 leaflets in total, oblong, mostly planar, basally falcate to non-basally falcate, membranaceous, not involute, clustered, flat, green, adaxial and abaxial side glaucous, acuminate apex, symmetric and asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 14.5–24 × 2.4–5 cm wide, 6–15 cm between leaflets; articulations brown and green, 0.2–0.5 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 8–10 cm, 2–2.5 cm in diameter, brown with reddish-brown pubescence at emergence, reddish-brown at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 6–7.5 cm, 0.9–1 cm in diameter; microsporophylls 0.8–1.2 × 0.6–0.9 cm wide,

non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 10–14 cm, 6–9 cm in diameter, green at emergence with brown trichomes, green with brown to blackish trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown, 5–6 cm, 1.2–1.5 cm in diameter; megasporophylls 36–77, 2–3.7 × 2–4 cm wide, prominent distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red when immature, light brown at maturity, 1.3–2.3 cm, 1.2–1.5 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Mexico in San Luis Potosí (Fig. 22). It inhabits the evergreen tropical forest.

Etymology. The epithet is in honor of Hilda Guerra Walker, daughter of the original collector.

Distinguishing features. *Ceratozamia hildae* differs from its congeners by clustered leaflets. Besides, leaflets are membranaceous and oblong.

Specimens examined. MEXICO. **Querétaro:** Jalpan de Serra, A. P. *Vovides* 337 (XAL), A. P. *Vovides* s/n (IEB), B. Servin 870, 986 (MEXU), 6328, 6330 (IEB), J. Rees s/n (IEB), 312 (XAL). **San Luis Potosí:** Aquismón, A. P. *Vovides* & J. Rees 312 (MEXU, XAL), F. Nicolalde-Morejón et al. 2391-2406 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 910-923 (CIB), S. Longoria s/n (XAL), T. W. Walters TW-2001-14-A (MEXU, XAL), TW-2001-14-B (XAL), TW-2001-14-C (MEXU).

4.6.7 *Ceratozamia kuesteriana*

Ceratozamia kuesteriana Regel. **Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou** 30: 187–188, t. 3. 1857.

Figures 17H, 20C

Type. ex Horto Petropolitano, 1856, *Regel* s.n. (holotype, LE; isotypes: U).

Description. *Stem* semihypogeous, erect, 10–30 cm, 10–25 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 1.5–4 × 2–3.5 cm wide at base. *Leaves* 1–11,

ascending, 80–133 cm, reddish-brown at emergence, whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 30–72 cm, armed with thin and short prickles, greenish brown in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 40–72 cm, armed with prickles and rarely unarmed, greenish brown in adult leaves. *Leaflets* 22–50, linear, caniculate, adaxially curved, basally falcate, papyraceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate apex, symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and light veins; median leaflets 17–32 × 0.6–1 cm wide, 0.3–2.5 cm between leaflets; articulations brown, 0.2–0.8 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 11–15 cm, 2.2–3 cm in diameter, greenish-yellow with brown pubescence at emergence, yellowish-brown with reddish-brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 9–14 cm, 0.9–1 cm in diameter; microsporophylls 0.6–1.1 × 0.6–1 cm wide, not recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 13–21 cm, 7–9 cm in diameter, green at emergence with brown trichomes, greyish-light green with black trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown, 11–15 cm, 1–2 cm in diameter; megasporophylls 52–90, 2.5–4 × 2.3–3.5 cm wide, truncate distal face, obtuse angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red when immature, light brown at maturity, 1.5–2.2 cm, 1.2–1.8 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic of Mexico in Tamaulipas at 1, 100–1, 500 m (Fig. 22). The vegetation type of its habitat is pine-oak forest and cloud forest.

Etymology. The specific epithet is in honor of Baron K. von Kuester, 19th century plant collector.

Distinguishing features. This species is distinguished by leaflets linear, planar and abaxially curved, not basally falcate, papyraceous, not involute, and symmetric apex.

Specimens examined: MEXICO. **Tamaulipas:** Gómez Farías, A. *Gómez-Pompa* 2029 (MEXU), A. P. *Vovides* 771, 772, 791, 800, 801 (XAL), F. *González-Medrano et al.* 3362 (MEXU, MO), F. *González-Medrano & E. Martínez* 3288 (MEXU), L. *Trejo s/n* (UAT); Ocampo, T. W. *Walters* TW-201-11-A (XAL), TW-201-11-B (MEXU); Tula, D.

W. Stevenson 569H, 569G, 569K (MEXU), F. Nicolalde-Morejón et al. 2357-2365 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 854-881 (CIB), S. Avendaño 5328 (MEXU).

4.6.8 *Ceratozamia latifolia*

***Ceratozamia latifolia* Hort. Belg. ex Miq. Tijdschr. Wis-Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 1 (4): 206. 1848.**

Figures 17E, 19A, 23

Type. MEXICO. San Luis Potosí: 20 Jul. 1983, (neotype, designated by Stevenson and Sabato 1986, *Stevenson 565 E* (NY); isoneotypes: MEXU).

Ceratozamia mexicana var. *latifolia* (Miquel) Schuster. Pflanzenr. 99:131. 1932.
Basionym: *Ceratozamia latifolia* Miq.

Ceratozamia microstrobila Vovides & Rees. Madroño, 30: 9–42. 1983. Type:
MEXICO. San Luis Potosí, Ciudad del Maíz, 7 Nov. 1974, *J. Rees 1613*
(holotype: XAL).

Description. *Stem* semihypogeous, erect, 5–15 cm, 10–25 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 1.5–3 × 2–4 cm wide at base. *Leaves* 1–8, descending, 53–163.5 cm, reddish-brown at emergence, whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 25–80 cm, generally unarmed, greenish brown in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 25–110 cm, unarmed, greenish brown in adult leaves. *Leaflets* 7–22, oblong, mostly planar, basally falcate, papyraceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate apex, asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and indistinct veins; median leaflets 12–28 × 2.3–5.1 cm wide, 1.7–12.5 cm between leaflets; articulations brown, 0.4–1.1 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 10.5–20 cm, 2.1–2.5 cm in diameter, greenish-yellow with reddish-brown pubescence at emergence, reddish-brown at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 5–11 cm, 0.9–1.2 cm in diameter; microsporophylls 0.5–1 × 0.6–1.1 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate*

strobilus solitary, globose, erect, 7.5–16 cm, 5.5–7 cm in diameter, light green at emergence with brown trichomes, greyish-light brown with brown trichomes at maturity, apiculate apex; peduncle tomentose, brown, 4–13.5 cm, 1.5–1.8 cm in diameter; megasporophylls 24–56, 1.2–2 × 1.7–2.5 cm wide, prominent distal face, obtuse angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red when immature, light brown at maturity, 1.5–2 cm, 1.2–1.5 cm in diameter.

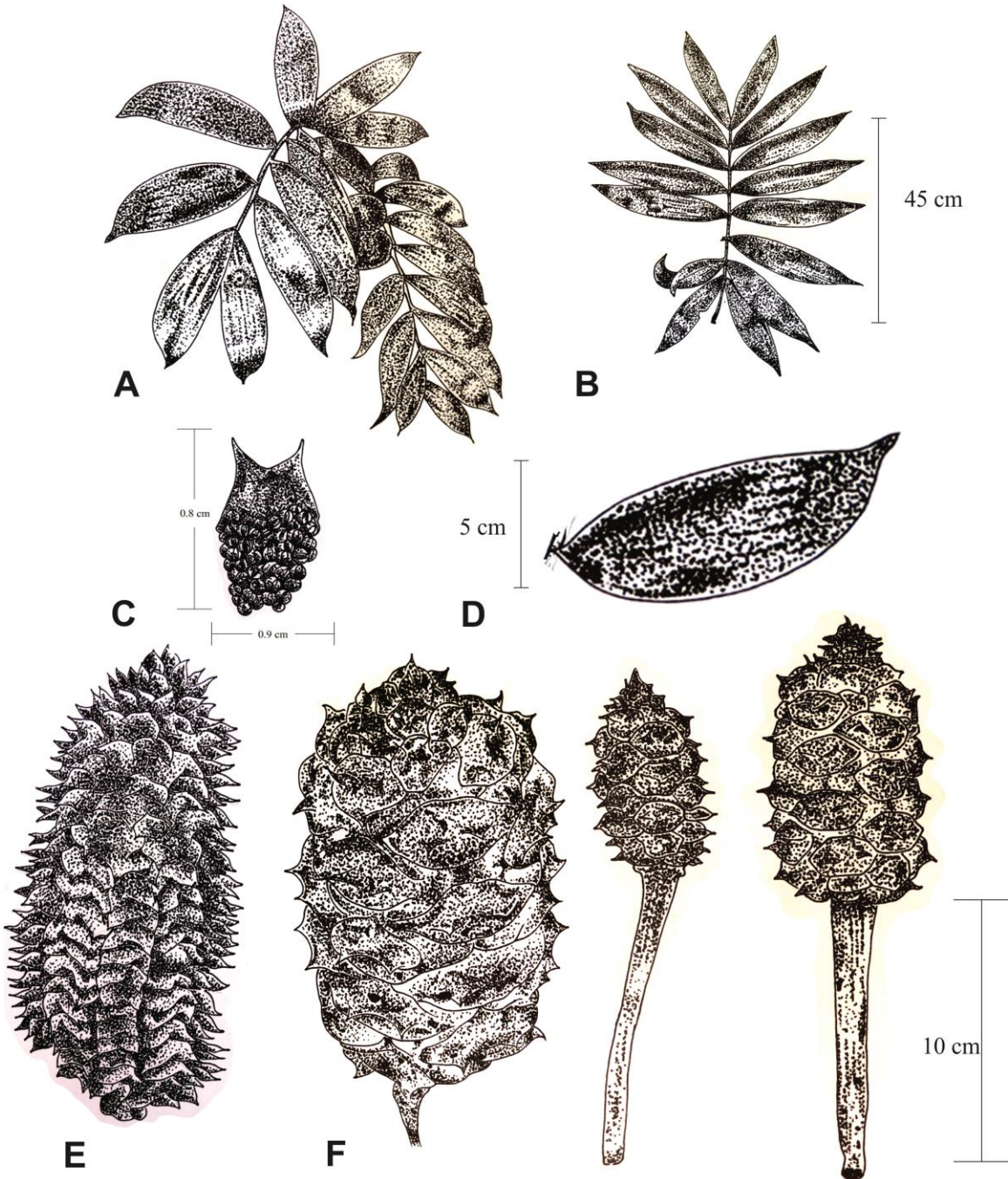
Distribution and habitat. This species is distributed widely in San Luis Potosí and southeast of Querétaro mountain region, between 600–1,100 m elevations (Fig. 22). The vegetation type of its habitat is pine-oak forest and cloud forest.

Etymology. The specific epithet is derived from the Latin work for wide leaf (*latus*=wide and *folium*=leaf).

Distinguishing features. Leaves reddish-brown at emergence, petiole generally unarmed, leaflets oblong, mostly planar, not basally falcate, and papyraceous with asymmetric apex; ovulate strobilus greyish-light brown with brown trichomes at maturity, apiculate apex, prominent distal face and obtuse angle between horns (Fig. 19A).

Specimens examined. MEXICO. **San Luis Potosí:** Ciudad del Maíz, *H. Puig 3420* (P), *J. Rees 1613* (MO, XAL), *S. Avendaño 5320* (MEXU), *S. Sabato et al. 2340* (MEXU, MO); El Naranjo, *D. W. Stevenson 567* (XAL), *F. Nicolalde-Morejón et al. 2375-2389* (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al. 894-909* (CIB), *T. W. Walters TW-2001-08, TW-2001-10* (MEXU, XAL); Rayón, *A. P. Vovides et al. 1466* (XAL), *D. W. Stevenson 1117* (NY), *565 A* (MEXU), *565 B,C,E* (MEXU, XAL), *F. Medellín L. 1330* (MEXU), *27252* (ENCB), *S. Avendaño 5282* (MEXU); Tamasopo, *A. P. Vovides et al. 1465* (MEXU, XAL), *F. Medellín L. 27241* (ENCB), *F. Medellín L. s/n* (MEXU), *F. Nicolalde-Morejón et al. 2320-2348* (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al. 811-844* (CIB).

Ilustración 23. Illustration of *Ceratozamia latifolia*. A Leaf in adult plant B leaf C microsporophyll D leaflet E pollen strobili F variation in ovulate strobili.



4.6.9 *Ceratozamia mexicana*

Ceratozamia mexicana Brongn. Ann. Sci. Nat., Bot. ser. 3, 5: 7–8, t. 1. 1846.

Figures 17J, 24, 26B

Type. MEXICO, from Ghiesbrecht, cult. in Hort. Bot. Parisiensis, 1845, *Brongniart s.n.* (holotype: P).

Ceratozamia intermedia Miq. Tijdschr. Wis-Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 1 (4): 40–41. 1848. Neotype (designated here). MEXICO. Veracruz: Puente Nacional, 13 Mar. 1985, *G. Castillo-Campo & Medina 4275* (XAL).

This specimen represents part of the variation found in *Ceratozamia mexicana* and the locality is on the collection route that followed by 19th century collectors to the center of Veracruz.

Ceratozamia longifolia. Miq. Tijdschr. Wis-Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 1 (4): 40. 1848. Neotype (designated here). MEXICO. Veracruz: Zacuapam, Apr. 1913, *Purpus s/n* (MO [6362]).

This variation of *Ceratozamia mexicana* is a historic collection from the central region of Veracruz, which was one of the most collected during the 19th century.

Ceratozamia mexicana Brongn. var. *mexicana*.

Ceratozamia longifolia var. *minor*. Miq. Tijdschr. Wis-Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 2 (4): 290. 1849. Basionym: *Ceratozamia longifolia*.

Ceratozamia mexicana var. *longifolia*. (Miquel) Dyer. Biol. cent.- amer., Bot. 3 (16): 193. 1884. Basionym: *Ceratozamia longifolia*.

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 20–80 cm, 20–45 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially

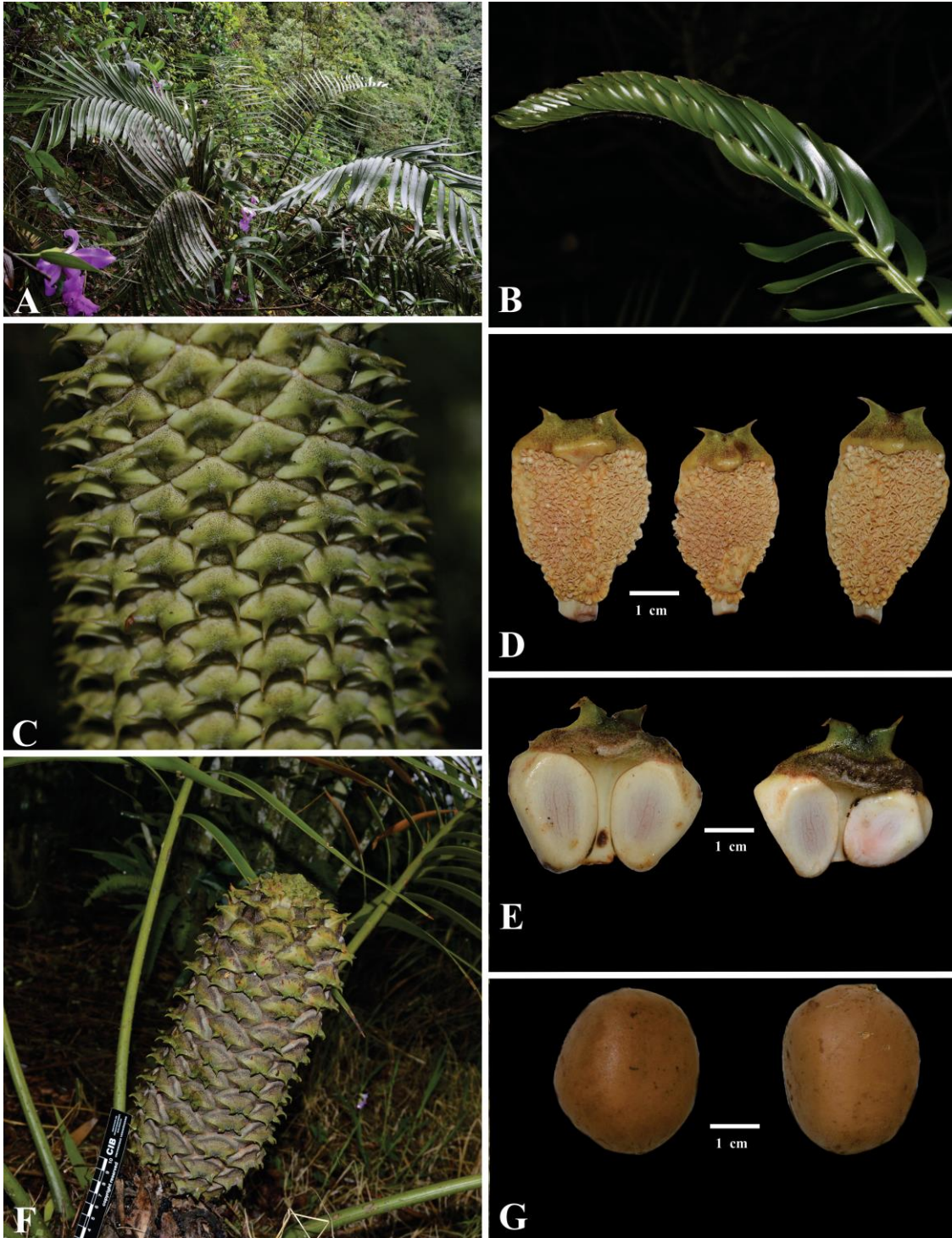
tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 2–6 × 2.5–6 cm wide at base. *Leaves* 5–55, descending, 100–270 cm, light green at emergence, brown pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 30–93 cm, armed with short and thin prickles, dark green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 56–154 cm, armed with prickles and unarmed, green in adult leaves. *Leaflets* 25–42, lanceolate, mostly planar, basally falcate, coriaceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate and symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 29–51 × 2.3–3.7 cm wide, 1.8–4 cm between leaflets; articulations green, 0.6–1.5 cm wide. *Pollen strobilus* generally solitary (1–2), cylindrical, erect, 24–40 cm, 5.5–7.6 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, greenish-yellow with blackish pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to light-brown, 3.5–5 cm, 1.8–2.3 cm in diameter; microsporophylls 1.6–2.7 × 0.9–2.1 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* generally solitary (1–2), cylindrical, erect or pendular, 23.5–38 cm, 10.5–14.6 cm in diameter, dark green with blackish pubescence at emergence, dark green with black and gray trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 8–11.5 cm, 2.5–3 cm in diameter; megasporophylls 55–224, 2–4 × 4.4–5.3 cm wide, prominent distal face, obtuse angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish yellow to yellow when immature, light brown at maturity, 2–3.3 cm, 1.5–2.5 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Mexico from the River La Antigua drainage system within Xico, Teocelo and Coatepec municipalities to south end of Sierra Madre Oriental in Veracruz state between 500–1, 300 m in cloud forest (Figure 21).

Etymology. The epithet is derived from the country of origin of the material for the description of the genus.

Distinguishing features. *Ceratozamia mexicana* is distinguished by its lanceolate, coriaceous and non-involute leaflets with a symmetric apex; ovulate strobilus dark green with black and gray trichomes at maturity and a prominent distal face with an obtuse angle between horns (Fig. 24).

Ilustración 24. *Ceratozamia mexicana*. A adult plant in habit B leaf at emergence C detail of pollen strobili D microsporophyll E megasporophyll F detail of ovulate strobili G seeds.



Specimens examined. MEXICO. Veracruz: Coatepec, *P. Zamora* C. 2450 (MEXU, XAL); Comapa, *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2146-2156 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 164, 716-730 (CIB); Puente Nacional, *G. Castillo-Campos & M. E. Medina* 4299 (XAL); Sochiapa, *M. Vazquez-Torres* 8589 (CIB); Teocelo, *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2273-2278 (CIB), *M. G. Zola* 146 (XAL), *M. Vazquez-Torres* 4865 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 731-750, 764-770 (CIB); Tlaltetela, *F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez* 2246, 2253-2256 (CIB), *L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón* 584-586, 620, 628-635 (CIB); Totutla, *A. P. Vovides* 730-733, 748 (XAL), *Brigada T. Walters s/n* (XAL), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2279-2281 (CIB), *F. Vázquez B.* 730 (XAL), *J. Rees* 6344 (IEB), *J. Rees & A. P. Vovides* 1660, 1672, 1689 (XAL), *L. Martínez-Domínguez et al.* 704-707, *L. Martínez-Domínguez et al.* 752-758 (CIB); Xico, *L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón* 640-648 (CIB).

4.6.10 *Ceratozamia morettii*

Ceratozamia morettii Vázq. Torres & Vovides. *Novon* 8 (1): 87–90. 1998.

Figure 17F, 19B

Type. MEXICO. Veracruz: Landero y Coss, 7 Jan. 1992, *M. Vázquez-Torres & H. Barney* 4097 (holotype: CIB; isotypes: CIB, MEXU, XAL).

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 20–50 cm, 20–35 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 4–6.5 × 3–3.5 cm wide at base. *Leaves* 3–30, descending, 82–200 cm, light green at emergence, brown pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 30–90 cm, armed with short and thin prickles, green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 50–116 cm, armed with prickles, green in adult leaves. *Leaflets* 10–23, oblong, planar and abaxially curved, not basally falcate, coriaceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial side glabrous and abaxial side glaucous, acuminate apex, asymmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 17.5–41 × 2.6–4.3 cm wide, 2.1–6 cm between leaflets; articulations green and yellow, 0.5–1.6 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical,

erect, 12–15 cm, 3.8–4.5 cm in diameter, brownish yellow at emergence, greenish-yellow with brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 3–7 cm, 1.1–1.3 cm in diameter; microsporophylls 1.0–1.3 × 0.8–1 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, globose, erect, 14–18 cm, 8–9.5 cm in diameter, yellowish green with brown pubescence at emergence, green with blackish trichomes at maturity, apiculate apex; peduncle tomentose, brown, 4–7 cm, 1.2–1.8 cm in diameter; megasporophylls 40–108, 2.1–2.6 × 3.2–3.6 cm wide, truncate distal face, right angle of horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish yellow to yellow when immature, light brown at maturity, 1.5–2 cm, 1–1.2 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Veracruz, Mexico on karstic rocks and cliffs of the Sierra de Chiconquiaco, between 1,200–1,850 m (Fig. 21). The vegetation type where this species grows is cloud forest.

Etymology. The specific epithet honors Aldo Moretti, in recognition of the scientific contributions in the field of cycad biology. He is a researcher in the Orto Botanico and Istituto di Biologia Vegetale at the Università di Napoli, Italia.

Distinguishing features. *Ceratozamia morettii* is similar to *C. delucana* in leaf morphology; however, there are differences in the total size of plant and the reproductive structures. This species has leaves with up to 23 pairs of leaflets and the ovulate strobilus is green with blackish trichomes at maturity, 14–18 cm long, 8–9.5 cm in diameter, and an apiculate apex (Fig. 19B). Moreover, *C. morettii* has minimal variation at the population level.

Specimens examined. MEXICO. Veracruz: Chiconquiaco, A. P. Vovides 687, 704 (XAL), C. J. W. Schiede s/n (XAL), J. Rees 6336 (IEB), L. Lagunes G. 83, 84 (CIB); Landero y Coss, A. P. Vovides 1662 (XAL), J. Rees 6342 (IEB), J. Rees & A. P. Vovides 1663, 1664, 1676 (XAL), L. Martínez-Domínguez et al. 185-214 (CIB), M. Vázquez-Torres 4097 (XAL), 8349 (CIB), S. Avendaño 5378 (XAL), T. W. Walters 2001-01-E (XAL); Tenochtitlán, A. Rincón G. et al. 296-298 (XAL); Yecuatla, C. Gutiérrez B. 134 (XAL), J. Rees 1677 (XAL), F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez 2087-2106 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 161 (CIB).

4.6.11 *Ceratozamia sabatoi*

Ceratozamia sabatoi Vovides & Vázq. Torres. *Novon* 3 (4): 502–504. 1993.

Figures 16B, 17L, 20A

Type. MEXICO. Querétaro: San Joaquín, 15 Apr. 1991, A. P. Vovides 1205 (holotype: XAL)

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 8–30 cm, 20–35 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 3–4.5 × 2–3.5 cm wide at base. *Leaves* 3–40, descending, 60–129 cm, dark brown at emergence, whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 20–60 cm, armed with short and thin prickles, greenish brown in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 40–92 cm, armed with prickles, brown in adult leaves. *Leaflets* 26–54, linear, planar and abaxially curved, basally falcate, papyraceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate apex, symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 13–32 × 0.6–1.5 cm wide, 0.5–1.5 cm between leaflets; articulations brown, 0.3–0.7 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 11–18 cm, 3.5–4.8 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, greenish-yellow with blackish pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 7–10.5 cm, 1.1–1.9 cm in diameter; microsporophylls 1–1.9 × 1–1.4 cm wide, recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 15.5–18 cm, 6–8.5 cm in diameter, yellowish green with brown pubescence at emergence, blue green with blackish trichomes at maturity, apiculate apex; peduncle tomentose, brown, 4–7 cm, 1.2–1.8 cm in diameter; megasporophylls 98–108, 2.3–2.5 × 2–3 cm wide, truncate distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red when immature, light brown at maturity, 1.2–2 cm, 1.2–1.5 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Mexico and known from the states of Querétaro and Hidalgo at 1, 600–1, 900 m in the Sierra Gorda mountain range of Querétaro along to

mountain range northwest of Hidalgo (Fig. 22). It inhabits the understory herbaceous layer of the transition zone between oak forest and cloud forest.

Etymology. The specific epithet honors the late Sergio Sabato, distinguished professor at the Università di Napoli, Italia, for his contributed knowledge of biology and systematics of cycads, particularly in the Neotropics.

Distinguishing features. Leaflets lanceolate, papyraceous, symmetric apex and brown articulations; pollen strobilus greenish-yellow with blackish pubescence at maturity and microsporophylls with recurved distal face (Fig. 20A).

Specimens examined: MEXICO. **Hidalgo:** Zimapán, *R. Contreras-Medina* 55, 56 (XAL), *R. Fernandez-Nava* 6561 (MEXU, MO, XAL). **Querétaro:** Cadereyta de Montes, *A. P. Vovides* 1193, 1196-1199, 1201, 1205 (XAL), *A. P. Vovides et al.* 1203 (MEXU, XAL), *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2169, 2170 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 313-343 (CIB), *O. V. Zirahuen* 128014 (IEB), *R. Fernandez-Nava* s/n (QMEX), *R. Zirahuén-Ortega* V. 328 (MEXU); Landa de Matamoros, *T. W. Walters* 2001-05-A, B (XAL); Pinal de Amoles, *F. Nicolalde-Morejón et al.* 2171, 2172 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 344-372 (CIB), *Rzedowski* s/n (XAL).

4.6.12 *Ceratozamia tenuis*

Ceratozamia tenuis (Dyer) D. W. Stev. & Vovides. *Botanical Sciences* 94 (2): 419–429. 2016.

Figures 16A, 17I

Type. Hort. Kew Palm House: *Thistleton-Dyer* s.n. 1881 (lectotype: K). Basionym: *Ceratozamia mexicana* var. *tenuis* Dyer *Biol. Cent.-Amer., Bot.* 3: 193. 1884.

Ceratozamia mexicana var. *vulgaris*. Schuster. *Pflanzener* 99: 131. 1932. Neotype (designated here). MEXICO. Veracruz: Xalapa, Chiltoyac, 18 Oct. 2016, *Martínez-Domínguez et al.* 984 (CIB).

Schuster mentioned "Jalapa" in his treatment and Chiltoyac (Xalapa, Veracruz), which is very near to Xalapa, and thus seems appropriate because the plants match the description by Schuster.

Ceratozamia mexicana var. *longifolia* forma *tenuis* (Dyer) Schuster. Pflanzener 99: 132. 1932. Basionym: *Ceratozamia mexicana* var. *tenuis*.

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 20–100 cm, 30–45 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 2–6 × 2–5.5 cm wide at base. *Leaves* 6–56, ascending, 85–225 cm, dark green at emergence, brown pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 30–93 cm, armed with short and thin prickles, green in adult leaves. *Rachis* terete, linear, 56–154 cm, armed with prickles, green in adult leaves. *Leaflets* 30–56, linear, planar and abaxially curved, basally falcate, papyraceous, involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acuminate and symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 23–50.5 × 1–2.1 cm wide, 0.3–2.5 cm between leaflets; articulations green, 0.4–1.4 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 26–50 cm, 5–7 cm in diameter, greenish-yellow at emergence, greenish-yellow with blackish pubescence at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to light-brown, 3.7–22 cm, 1.2–2.5 cm in diameter; microsporophylls 1.7–2.7 × 1.2–1.9 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect or pendular, 22–35 cm, 7.6–13.3 cm in diameter, dark green with blackish pubescence at emergence, dark green with blackish trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, brown to reddish-brown, 8–16.5 cm, 1.5–2.4 cm in diameter; megasporophylls 48–195, 2.7–3.1 × 4.2–5 cm wide, prominent distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish yellow to yellow when immature, light brown at maturity, 2.5–3 cm, 1.3–1.8 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Mexico in the central Veracruz mountain region at 1, 200–1, 850 elevation on volcanic soils with basaltic rocks (Fig. 21). The vegetation type of the habitat is cloud forest.

Etymology. The specific epithet alludes to thin leaflets.

Distinguishing features. Characterized by leaflets linear, papyraceous, and involute with symmetric apex; petiole and rachis armed with thin prickles; new leaves are dark green at emergence; ovulate strobilus dark green with blackish trichomes at maturity, prominent distal face, and right angle between horns.

Specimens examined. MEXICO. **Veracruz:** Chiconquiaco, *D. Jimeno Sevilla* 754 (XAL), *J. Rees* 1625 (XAL), 1626 (MEXU, XAL), *L. Martínez-Domínguez et al.* 971-981 (CIB), *R. Fernandez-Nava* 385 (MEXU); Coacoatzintla, *F. Vazquez B.* (XAL), *G. Castillo-Campos* 118 (XAL), *L. Martínez-Domínguez et al.* 165-184, 273-282, 759 (CIB); Jilotepec, *A. P. Vovides* 470 (XAL), 471 (MEXU, XAL), 735 (XAL), *E. Estrada et al.* 757 (MEXU), *J. Rees* 1620 (XAL), *F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez* 2067-2086 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 573-583 (CIB), *M. G. Zola* 667 (MEXU, XAL), *R. Ortega J.* 525 (XAL), *S. Avendaño* 5395 (MEXU); Tepetlán, *F. Nicolalde-Morejón & L. Martínez-Domínguez* 2001-2004 (CIB), 2047-2066 (CIB), 2217-2226 (CIB), *L. Martínez-Domínguez et al.* 160, 283-293, 545-555 (CIB); Xalapa, *L. Martínez-Domínguez et al.* 985-987 (CIB).

4.6.13 *Ceratozamia totonacorum*

Ceratozamia totonacorum Mart.-Domínguez & Nic.-Mor. **Brittonia**. 2017.

Figure 17K

Type. MEXICO. Puebla: Jonotla, 9 Jun. 2015, *L. Martínez-Domínguez & F. Nicolalde-Morejón* 618 ♀ (holotype: CIB).

Description. *Stem* epigeous, erect and decumbent, 10–45 cm, 10–25 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and glabrous at maturity; triangular, apex acuminate, 2–5 × 1.2–2.5 cm wide at base. *Leaves* 10–55, descending, 90–265 cm, brown at emergence, brown pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, linear, 30–70 cm, armed with long and thin prickles, green in adult leaves. *Rachis* terete, twisted, 85–181 cm, armed with prickles, green in adult leaves. *Leaflets*

11–33, oblong, mostly planar, not basally falcate and occasionally falcate, papyraceous, not involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial side glabrous and glaucous, abaxial side glaucous, acuminate apex, symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 17–40 × 2.7–4.2 cm wide, 2–5.6 cm between leaflets; articulations green, 0.5–1.3 cm wide. *Pollen strobilus* generally solitary (1–2), cylindrical, erect, 29–31 cm, 5.4–5.6 cm in diameter, greenish yellow at emergence, yellow with brown pubescence at maturity; peduncle tomentose, light brown, 9–12 cm, 1.5–2 cm in diameter; microsporophylls 1.5–2.2 × 1.3–1.8 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect or pendular, 20.5–26 cm, 8.5–9.3 cm in diameter, light green and glaucous, with orange to light brown pubescence at emergence, green with yellowish-brown trichomes at maturity, acuminate apex; peduncle tomentose, light brown, 10–11.2 cm, 1.3–1.5 cm in diameter; megasporophylls 74–92, 1.6–2.2 × 2.6–3.4 cm wide, prominent distal face, right angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta whitish-red when immature, cream to light brown at maturity, 3.3–4.0 cm, 0.8–1.2 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Mexico in the Sierra Norte of Puebla mountain region on rocky outcrops in exposed walls up to 80 m at 600–1,050 m (Fig. 21). It inhabits the transition zone between cloud forest and evergreen tropical forest.

Etymology. The specific epithet is in honor the Totonaco ethnic group of Santiago Ecatlán in Sierra Norte of Puebla, whose residents use and manage this species for ritual purposes.

Distinguishing features. This species is distinguished by its petioles with abundant and long, thin prickles, brown leaves at emergence, but the color disappears in the adult leaves, leaflets are oblong and papyraceous with asymmetric apex. Ovulate strobilus yellowish-green with brown trichomes.

Specimens examined. MEXICO. **Hidalgo:** Huehuetla, A. P. Vovides 23 (XAL). **Puebla:** Jonotla, F. Nicolalde-Morejón et al. 1948 ♂ (CIB), 1956 (MEXU), 1957 (NY), 1949–1955 (CIB), 1958–1967 (CIB), F. Nicolalde-Morejón et al. 1966 (CIB), L. Martínez-

Domínguez & F. Nicolalde-Morejón 619 ♀ (CIB); Pahuatlán, G. Toriz et al. 226 (MEXU); Tlapacoyan, E. Meza P. 14 (XAL). **Veracruz:** Tlachichilco, A. Rincón G. et al. 2584 (XAL), 2585 (MEXU, XAL).

4.6.14 *Ceratozamia zaragozae*

Ceratozamia zaragozae Medellín-Leal. *Brittonia* 15: 175–176. 1963.

Figures 18B, 19C

Type. MEXICO. San Luis Potosí: Río Verde, 22 Jul. 1962. F. Medellín-Leal 1452 (holotype: SLPM; isotypes: ENCB, MICH, US).

Description. *Stem* semihypogeous, erect, 10–20 cm, 10–15 cm in diameter. *Cataphylls* persistent, densely tomentose at emergence, reddish-brown and partially tomentose at maturity; triangular, apex acuminate, 1.8–2.5 × 1–2 cm wide at base. *Leaves* 3–27, ascending, 95–202 cm, reddish-brown at emergence with whitish gray pubescence, glabrous at maturity. *Petiole* terete, twisted, 11–36 cm, unarmed, green in adult leaves. *Rachis* terete, twisted, 40–77 cm, unarmed, green in adult leaves. *Leaflets* 25–46, linear, mostly planar, basally falcate, membranaceous, strongly caniculate to involute, opposite to subopposite, flat, green, adaxial and abaxial side glabrous, acute apex, symmetric apex, attenuate at base, with conspicuous and green-light veins; median leaflets 17–31.5 × 0.4–0.7 cm wide, 0.8–2.3 cm between leaflets; articulations yellow, 0.2–0.3 cm wide. *Pollen strobilus* solitary, cylindrical, erect, 15–19 cm, 2–3.5 cm in diameter, greenish with reddish-brown pubescence at emergence, reddish-brown at maturity; peduncle tomentose, reddish-brown to brown, 5–8 cm, 1.5–1.8 cm in diameter; microsporophylls 0.8–1.2 × 0.3–0.6 cm wide, non-recurved distal face. *Ovulate strobilus* solitary, cylindrical, erect, 8.2–12 cm, 5.8–7 cm in diameter, green with scarcely reddish-brown trichomes at emergence, dark green at maturity, acute apex; peduncle tomentose, brown, 6–9 cm, 0.9–1.2 cm in diameter; megasporophylls 24–49, 2.2–3.7 × 2–2.6 cm wide, truncate distal face, obtuse angle between horns. *Seeds* ovate, sarcotesta light brown at maturity, 2–2.8 cm, 1.8–2 cm in diameter.

Distribution and habitat. Endemic to Mexico in a small mountain range in South Central of San Luis Potosí at 1, 500–1, 800 elevation (Fig. 22). The vegetation type of the habitat is pine-oak forest.

Etymology. The specific epithet is in honor General Ignacio Zaragoza, a hero of the Mexican revolution.

Distinguishing features. This species is distinguished by having petiole and rachis unarmed and twisted. Leaflets are lanceolate, mostly planar, not basally falcate, membranaceous and involute, with symmetric apex.

Specimens examined. MEXICO. **San Luis Potosí:** Río Verde, A. G. Mendoza & L. Vargas 1389 (MEXU), A. P. Vovides 435 (XAL), E. Molseed 34 (MEXU), F. Nicolalde-Morejón et al. 2307-2319 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 792-808 (CIB), T. Walters et al. TW-2001-07 (MEXU, XAL).

4.7 Historical taxonomic concepts in *Ceratozamia*

The *Ceratozamia brevifrons* concept implies a long history of synonymy, which describes a series of substantial taxonomic disagreements (Fig. 25). In the pioneer taxonomic treatments for the genus, *C. brevifrons* was considered as synonym to *C. mexicana* (Miquel 1861, 1868-1869; Regel 1876a; Thiselton-Dyer 1884; Schuster 1932), and in the last treatment it was placed as synonym of *C. mexicana* var. *mexicana* (Vovides et al. 1983). In 2012, Vovides and collaborators removed the binomial from this synonymy after finding plants in the wild, which morphologically corresponded to its original description. However, the current concept is partially congruent with *C. mexicana* var. *robusta sensu* Vovides et al. 1983.

The taxonomy of *Ceratozamia mexicana* has undergone constant changes since its original publication in 1846 (Fig. 25). The identity of this binomial was ambiguous for several decades due to the complexity of relations with some of the other names published by Miquel during the immediately succeeding years (1847, 1848 and 1849) following the original publication of the genus –namely, *C. brevifrons*, *C. robusta*, *C. intermedia*, *C. longifolia*, y *C. latifolia*. Later on, some names were placed in synonymy and others were characterized as *nomina nuda*; in particular, *C. brevifrons* was listed as a synonym of *C. mexicana* under the assumption that it was in fact a juvenile form of the latter (see Miquel 1848, 1861).

The aforementioned situation was maintained in further taxonomic treatments of *Ceratozamia* –specifically, in De Candolle (1864-1868), and including Miquel’s *Nouveaux matériaux pour servir à la connaissance des Cycadées* (1868-1869a,b). In the latter work, Miquel considered the variation observed between juveniles and adults due to the corresponding ontogenetic modifications and collapsed into synonymy with *C. mexicana* all five species previously described, suddenly complicating the taxonomic concept of the type species for the genus. Regel (1876a,b) and Thiselton-Dyer (1884) further modified the conceptual relationships between the binomials; the latter author recognized only three species, while proposing a new variety and two forms.

Half a century later, Schuster (1932) circumscribed the genus to include only two species: *Ceratozamia kuesteriana* and *C. mexicana*, with two varieties and two forms. However, in the first modern taxonomic treatment (Vovides et al. 1983), and continuing with the typification of names within the genus (Stevenson and Sabato 1986), the type species was circumscribed to the central region of Veracruz. In this context, Vovides et al. (1983) attributed a wide geographic distribution and high variation of morphological characters to *C. mexicana* while recognizing three varieties: *C. mexicana* var. *mexicana*, *C. mexicana* var. *latifolia* (Miq.) Schuster, and *C. mexicana* var. *robusta* (Miq.) Dyer.

The original *Ceratozamia mexicana* specimens were collected by the Belgian botanist and explorer A. B. Ghiesbreght, who probably did his fieldwork in the region of Huatusco, Veracruz. This location is recognized as part of his route of botanical collections between 1835 and 1838 (Barnhart 1965; Sartorius 1990; Rzedowski et al. 2009). Besides, the “El Mirador” locality mentioned by Thiselton-Dyer (1884) and Schuster (1932) as the main reference place, the species still exists in Huatusco. Due to coffee cultivation, the original vegetation has been replaced almost in its entirety. However, the species still occurs in the wild in relictual secondary vegetation within a property called “Hacienda Zacuapam”. This property was part of a former “El Mirador” hacienda, early in the XIX century (Sartorius 1990; Fig. 26).

Ilustración 25. Graphic diagram of taxonomic concepts relationships in *Ceratozamia mexicana*.

Author	Name/Concept								
Brongniart, 1846	<i>C. mexicana</i>								
Miquel, 1847	<i>C. mexicana</i>	<i>C. brevifrons</i>	<i>C. intermedia</i>	<i>C. longifolia</i>				<i>C. robusta</i>	
Miquel, 1861	<i>C. mexicana</i>		<i>C. intermedia</i>	<i>C. longifolia</i>		<i>C. latifolia</i>	<i>C. robusta</i>		
Miquel, 1868-1870	<i>C. mexicana</i>								
Regel, 1876	<i>C. mexicana</i>		<i>C. longifolia</i>					<i>C. robusta</i>	
Thiselton-Dyer, 1884	<i>C. mexicana</i> <i>C. mexicana</i> var. <i>robusta</i>		<i>C. mexicana</i> var. <i>longifolia</i>		<i>C. mexicana</i> var. <i>tenuis</i>				
Schuster, 1932	<i>C. mexicana</i>			<i>C. mexicana</i> var. <i>vulgaris</i> <i>C. mexicana</i> var. <i>longifolia</i> <i>C. mexicana</i> var. <i>longifolia</i> f. <i>tenuis</i>			<i>C. mexicana</i> var. <i>latifolia</i>		
Vovides, 1983	<i>C. mexicana</i> var. <i>robusta</i>				<i>C. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>				<i>C. mexicana</i> var. <i>latifolia</i>
Martínez-Domínguez et al., 2017	<i>C. mexicana</i>	<i>C. brevifrons</i>	<i>C. mexicana</i>	<i>C. mexicana</i>	<i>C. tenuis</i>		<i>C. latifolia</i>		<i>C. moretii</i> <i>C. decumbens</i>

The correspondence between concepts is shown by the alignment between the same names. The current concept of *Ceratozamia robusta* is not related to *C. mexicana* and therefore was not included in this study. The blank boxes indicate lack of concept in the resource in question.

Ilustración 26. Taxonomic history of *Ceratozamia mexicana*. A Hacienda Zacuapam B
C. mexicana in Hacienda among relicts of secondary vegetation.



A series of additional comments on the remaining species of *Ceratozamia* are relevant to our account of the history of taxonomic concepts for the genus:

-*Ceratozamia decumbens* is a recently described species (Vovides et al. 2008). Nevertheless, the concept corresponding to this binomial is partially congruent with *C. mexicana* var. *latifolia sensu* Vovides et al. (1983).

- *Ceratozamia delucana* bears historical relationships to *C. mexicana*. This concept has its origin in a partial circumscription of the latter species; therefore, it is partially congruent with the *C. mexicana* var. *robusta* concept *sensu* Vovides et al. (1983). The *C. delucana* concept here proposed constitutes a geographically and morphologically broader entity than the original based only on the type locality (Vázquez-Torres et al. 2013). In terms of characters, these two taxonomic concepts are congruent.

-The *Ceratozamia fuscoviridis* has not changed considerably in terms of its definition. However, this binomial has suffered different reassignments and transferences since its informal publication as “*Ceratozamia fusca-viridis*” by Moore in 1878 as he considered it a provisional name (“provisio nomen”) and thus was not validly published. The changes that this name has undergone are the following: synonymy under *Ceratozamia mexicana* var. *longifolia* (Thiselton-Dyer 1884); transference from variety to form (Schuster 1932); and validation of the name in accordance to current nomenclatural rules (Osborne et al. 2006). Recently, though, Calonje and Sennikon (2017) have attributed authorship of the binomial to Bull (1879) who presented a brief description of the taxon in a commercial catalogue of plants.

-*Ceratozamia latifolia*, as circumscribed here has been addressed in different ways, which implies disagreements with the original Miquel (1848) description and at the same time bearing a relation to the limits of the *C. mexicana* (Fig. 25). Several years after its original description, the *C. latifolia* concept was considered doubtful (De Candolle 1864-1868) until Miquel (1868-1869a,b) placed it in synonymy and as part of the *C. mexicana* taxonomic concept. Regel (1876a) considered it as a synonym of *C. miqueliana*, although ten years later Thiselton-Dyer (1884) recognized it as a species.

However, Schuster (1983) transferred this binomial to the category of variety under the epithet *C. mexicana* var. *latifolia*, a status was maintained until the work by Vovides et al. 1983. In our treatment, this binomial is recognized as a species, rendering it incongruent with *C. mexicana* var. *latifolia sensu* Vovides et al. (1983). This decision stems from the typification by Stevenson and Sabato (1986), where a neotype specimen geographically located in San Luis Potosí was designated to validate the binomial. In addition, we consider that the concept proposed for *C. microstrobila* is part of the *C. latifolia*, due to the absence of morphological and molecular evidence to recognize this as a distinct species.

- *Ceratozamia morettii* was subsumed under the *C. mexicana* concept. Therefore, the current concept is partially congruent with *C. mexicana* var. *latifolia* and *C. mexicana* var. *mexicana sensu* Vovides et al. 1983.

-The *Ceratozamia tenuis* concept has been controversial due to a series of transferences and the lack of material, which could validate its publication. This species was initially described as *C. mexicana* var. *tenuis* (Thiselton-Dyer 1884), and Schuster (1932) transferred it to form status under the name *C. mexicana* var. *longifolia* f. *tenuis*. However, its identity was questioned due to the scarcity of type specimens with the exception of the lectotype designated as the description by Stevenson and Sabato (1986). The discovery of lectotype specimens in the Royal Botanic Gardens Kew herbarium has allowed for a clearer concept of this taxon (Vovides et al. 2016). Recently, this entity was transferred to the species level after the analysis of quantitative morphological and anatomical evidence which allowed the separation of populations previously associated to the *C. mexicana* and their assignment as a new entity (Vovides et al. 2016). Individuals in these populations bear correspondence to lectotype specimens in the Royal Botanic Gardens Kew herbarium, which correspond to *Ceratozamia mexicana* var. *tenuis* (Vovides et al. 2016). Finally, we note that the historical *Ceratozamia* populations from Jilotepec and Coacoatzintla have been associated to the *C. mexicana* concept since the morphological work of Chamberlain (1912). The concept here proposed for *C. tenuis* is then congruent with Vovides et al. (2016), although wider in geographical and morphological terms.

4.8 Discussion

Taxonomic names store basic scientific information on biological organisms, but they can change as knowledge improves (Knapp 2000). This fundamental insight has led to various debates on taxonomic stability and about the conceptual relationships between taxonomy and nomenclature (Stevens 2002; Knapp et al. 2004). The same name can acquire different meanings through time as a result of independent corrections and/or nomenclatural changes, as well as modifications in taxonomic circumscriptions. This relationship between words and data implies that the former can be effectively disconnected from identifying evidence (Berendsohn 1995).

Descriptions of taxonomic change throughout history in the cycad genus *Ceratozamia*, as presented here, allows us to conclude that infrageneric concepts in this gymnosperm taxon are increasingly stringent and that varieties are no longer recognized. Most of these changes elevate varieties through the inclusion of new concepts of taxonomic species. In general, several taxonomic changes have taken place, including diverse transfers at the species level. Authorship of the name *C. fuscoviridis* has been revalidated more than once, and substantial taxonomic disagreements have occurred, such as those involving the synonymy of *C. microstrobila*. In particular, the case of *C. mexicana* has been controversial, as demonstrated by the series of relationships and taxonomic changes, which have been established around it. As shown in Figure 9, the taxonomic meaning of this species has changed considerably throughout all classifications that have treated the genus *Ceratozamia* through time. With respect to the recent publication of two independent works in which contrasting taxonomic scenarios were proposed with the respect to *C. mexicana* (Medina-Villareal and González-Astorga 2016; Vovides et al. 2016), the present morphological evaluation with a historical approach validates the concept implicit in Vovides et al. (2016).

Further support can be raised in connection with our position on recent taxonomic stances for *Ceratozamia mexicana*. On the basis of their phenetic analysis, Medina-Villareal and González-Astorga (2016) suggested that the type species of the genus, *C. mexicana*, should be geographically anchored to the locality of the *C. brevifrons* neotype, given its morphometric similarity to the *C. mexicana* holotype. Under this assumption, these authors consider that *C. decumbens*, *C. morettii* and *C. brevifrons* should all be

synonyms of *C. mexicana*. On the other hand, according Medina-Villarreal & González-Astorga (2016), populations from the Naolinco Valley, Veracruz, should be described as a new species. Vovides et al. (2016) disagree on this point and suggest that those populations correspond in turn to *C. mexicana* var. *tenuis*, whose taxonomic treatment would then be recognized at the species level as *C. tenuis*. Under this perspective, *C. mexicana* would be recircumscribed to populations in the Southern extreme of Veracruz. With our historical revision and recircumscription proposal, we argue that although all taxonomic concepts historically entertained are diagnosable, especially in terms of the characters described by Schuster (1932) and Thiselton-Dyer (1884), the location of for the *C. mexicana* holotype corresponds to the proposal of Vovides et al. (2016).

We conclude by suggesting that the use of new approaches for the automated implementation of taxonomic concepts of species –identified in the recent published literature as ‘taxonomic concept approach’ (Franz 2005; Franz and Peet 2009)– might reduce the gap between a binomial and its diverse conceptual definitions without discarding the legacy of historical changes around both elements. In the case of *Ceratozamia*, and for the order Cycadales in general, application of this framework might be helpful to advance research more efficiently, especially through the implementation of logical modeling to easily and precisely visualize taxonomic changes (see, for instance, Chen et al. 2014).

We hope that the circumscription of the cycad genus Ceratozamia here presented might facilitate and promote the critical integration of biological information and (the use of) scientific names in this complex plant taxonomic group. Future taxonomic circumscriptions for the genus should always recognize the history of their associated taxonomic names.

Acknowledgements

We thank the curators of herbaria cited for granting access to digital information and allowing the physical study of specimens. The authors thank Anette Méndez-Durán for support in the processing of botanical specimens, and Quiyari Santiago-Jiménez for assistance in the field. This work was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-Mexico) under grant 134960 and NSF Grant BSR-8607049 to

DWS. The first author thanks CONACyT for the Masters degree scholarship (Tropical Ecology).

4.9 References

- Barnhart JH (1965) Biographical notes upon botanists. G. K. Hall. (Ed.) New York Botanical Garden. Boston, G.K.
- Berendsohn WG (1995) The concept of ‘potential taxa’ in databases. *Taxon* 44: 207–212.
- Brongniart AT (1846) Note sur un nouveau genre de Cycadées du Mexique. *Annales des Science Naturelles*, sér. 3 5: 5–10.
- Bull W (1879). A retail list of new beautiful & rare plants offered by William Bull, vol. 154. London: printed for W. Bull.
- Calonje M, Sennikov AN (2017) In the process of saving plant names from oblivion: The revised nomenclature of *Ceratozamia fuscoviridis* (Zamiaceae). *Taxon* 66: 158–164.
- Chamberlain CJ (1912) Morphology of *Ceratozamia*. *Botanical Gazette* 53: 1–19.
- Chen M, Yu S, Franz N, Bowers S, Ludäscher B (2014) Euler/ X: a toolkit for logic-based taxonomy integration. arXiv:1402.1992 [cs.LO]. Available at <http://arxiv.org/abs/1402.1992>. Accessed July 2017.
- CITES. 2017. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. <https://cites.org/esp/disc/text.php>
- De Candolle, A. (1864-1868) *Prodromus Systematis Universalis Regni Vegetabilis Pars XVI Sectio Posterior*. 546–547 p.
- Franz NM (2005) On the lack of good scientific reasons for the growing phylogeny/classification gap. *Cladistics* 21: 495–500.
- Franz NM, Peet RK (2009) Towards a language for mapping relationships among taxonomic concepts. *Systematics and Biodiversity* 7(1): 5–20. DOI: 10.1017/s147720000800282x
- Franz NM, Cardona-Duque J (2013) Description of two new species and phylogenetic reassessment of *Perelleschus* O’Brien & Wibmer, 1986 (Coleoptera: Curculionidae), with a complete taxonomic concept history of *Perelleschus* sec. Franz & Cardona-Duque, 2013 Nico M. Franz & Juliana Cardona-Duque.

- Systematics and Biodiversity 11(2): 209–236.
- Franz N, Gilbert E, Ludäscher B, Weakley A (2016) Controlling the taxonomic variable: Taxonomic concept resolution for a southeastern United States herbarium portal. Research Ideas and Outcomes 2, e10610.
- IUCN (2016) The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/> Accessed 10.09.17.
- Knapp S (2000) What's in a name? Linnaeus' marginal jottings created order out of botanical chaos. Nature 408: 33.
- Knapp S, Lamas G, Lughadha EN, Novarino G (2004) Stability or stasis in the names of organisms: the evolving codes of nomenclature. Philosophical Transactions of the Royal Society B 359: 611–622.
- Knapp S (2008) Taxonomy as a team sport. In: Wheeler, QD (Ed) The New Taxonomy. Taylor & Francis Group, New York, 33–53.
- Lepage D, Vaidya G, Guralnick R (2014) Avibase – a database system for managing and organizing taxonomic concepts. ZooKeys 420: 117–135.
- Martínez-Domínguez L, Nicolalde-Morejón F, Vergara-Silva F, Stevenson DW (2016) Integrative taxonomy of Mexican cycads: biogeography, morphology and DNA barcoding corroborate a new sympatric species in *Ceratozamia* (Zamiaceae). Phytotaxa 268 (1): 025–045.
- Martínez-Domínguez L, Nicolalde-Morejón F, Stevenson DW, Vergara-Silva F (2017a) A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from the Sierra Norte of Puebla, Mexico. Brittonia: 1–9. DOI: 10.1007/s12228-017-9486-0.
- Martínez-Domínguez L, Nicolalde-Morejón F, Stevenson DW (2017b) Qualitative and quantitative morphological evidence for recognition of a new species within *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Mexico. Phytotaxa 317(1): 17–28.
- Martínez-Domínguez L, Nicolalde-Morejón F, Vergara-Silva F, Stevenson DW, Del Callejo E (2017c) Cryptic diversity, sympatry, and other integrative taxonomy scenarios in the Mexican *Ceratozamia miqueliana* complex (Zamiaceae). Organisms Diversity & Evolution 17: 727–752.
- Medina-Villarreal A, González-Astorga J. (2016) Morphometric and geographical variation in the *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) complex:

- evolutionary and taxonomic implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 19: 213–233.
- Miquel FAW (1847) Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeen in den Hortus Botanicus te Amsterdam. Eerste gedeelte. *Tijdschr. Wis-en natuurk. Wet.* 1(1): 33–43.
- Miquel FAW (1848) Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeen in den Hortus Botanicus te Amsterdam. Derde gedeelte. *Tijdschr. Wis-en natuurk. Wet.* 1(4): 197–208.
- Miquel FAW (1849) *Epicrisis systematis cycadearum*. *Tijdschr. Wis-en natuurk. Wet.* 2(4): 280-302.
- Miquel FAW (1861) *Prodromus systematis Cycadearum*. In honorem festi diei xv kal. m. Julii mdccclxi, quo academia rheno-trajectina exacta xlv lustra celebrat. Utrecht, C. v. d. Post Jr, Amsterdam, C. G. v. d. Post, 1861. Qu. pp. 36.
- Miquel FAW (1868) Nouveaux matériaux pour servir ala connaissance des Cycadees. Cinquieme parties. *Arch. neerl. Sci. exactes nat.* 3(5): 403-427.
- Miquel FAW (1869a) Nouveaux matériaux pour servir ala connaissance des Cycadees. Cinqieme partie. *Adansonia* 9: 169-180.
- Miquel FAW (1869b) Nieuwe bijdragen tot de kennis der Cycadeen. *Versl. Med. Kon. Akad. Wet. afd. Natuurk. Vijfde ser.* 2. 3 (2) 196-206.
- Moore D (1878) On a supposed new species of *Ceratozamia*. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society* 2: 112–114.
- Moretti A, Sabato S, Vázquez-Torres M (1980) The distribution of *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Delpinoa* 20: 13–21.
- Nicolalde-Morejón F, González-Astorga J, Vergara-Silva F, Stevenson DW, Rojas-Soto O, Medina-Villarreal A (2014) Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 114–125.
- Norstog KJ, Nicholls TJ (1997) *The biology of the cycads*. Cornell University Press, Ithaca, 1–363.
- Osborne R, Stevenson DW, Vovides AP (2006) What is *Ceratozamia fuscoviridis*?. *Delpinoa* 48: 5–10.
- Page LM (2008) Planetary biodiversity inventories as models for the new taxonomy. In: Wheeler QD (Ed) *The New Taxonomy*. Taylor & Francis Group, New York, 55–62.

- Pérez-Farrera MA, Vovides AP, Iglesias C (2001) A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 77–80.
- Pérez-Farrera MA, Vovides AP, Martínez-Camilo R, Martínez-Meléndez N, Iglesias C (2009) A reassessment of the *Ceratozamia miqueliana* species complex (Zamiaceae) of southeastern Mexico, with comments on species relationships. *Systematics and Biodiversity* 7: 433–443.
- Regel E (1857a) Zwei neue cycadeen, die im Botanischen Garten zu Petersburg kultivirt werden, nebst Beiträgen zur Kenntniss dieser Familie. *Bulletin de la Société des naturalistes de Moscou* 30:163–191.
- Regel E (1857b) Die cycadeen des botanischen gartens in Petersburg. *Gartenflora* 6: 5–16.
- Regel E (1876a) Die Cycadeen, deren Gattungen und Arten. *Gartenjflora* 25: 259–262.
- Regel E (1876b) Cycadearum generum specierumque revisio. *Acta Horti petrop.* 4(4): 273–320.
- Rzedowski J (1991) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica de México* 14: 3–21.
- Rzedowski J, Calderón G, Butanda A (2009) Los principales colectores de plantas activos en México entre 1700 y 1930. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán. 1–144.
- Sartorius CC (1990) México hacia 1850. Estudio preliminar, revisión y notas Brígida Von Mentz. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México, D.F. 1–327.
- Schuster J (1932) Cycadaceae. *Das Pflanzenreich* 99:1–168. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- SEMARNAT. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. <http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/> Accessed 25.07.17.
- Spooner DM, Van Den Berg RG (1992) An analysis of recent taxonomic concepts in wild potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *Genetic Resources and Crop Evolution* 39: 23–37.
- Spooner DM, Knapp S (2013) *Solanum stipuloideum* Rusby, the Correct Name for *Solanum circaeifolium* Bitter. *American Journal of Potato Research* 90: 301–305.

- Stevens PF (2002) Why do we name organisms? Some reminders from the past. *Taxon* 51: 11–26.
- Stevenson DW, Sabato S (1986) Typification of names in *Ceratozamia* Brongn. *Dion Lindl.*, and *Microcycas* A. D.C. (Zamiaceae). *Taxon* 35: 578–584.
- Stevenson DW, Sabato S, Vázquez-Torres M (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.
- Thiselton-Dyer WTT (1884) Order CXXXVII. Cycadaceae. *Biologia Centrali-Americana*, Botany 3:190–195.
- Valdecasas AG, Pelaez ML, Wheeler QD (2014) What's in a (biological) name? The wrath of Lord Rutherford. *Cladistics* 30: 215–223.
- Vázquez-Torres M, Moretti A, Carvajal-Hernández C (2013) A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico. *Delpinoa* 50–51: 129–133.
- Vovides A, Rees JD, Vázquez-Torres M (1983) Zamiaceae. Fascículo 26. *Flora de Veracruz*. Xalapa, Veracruz. 1–11.
- Vovides A, Pérez-Farrera MA, González-Astorga J, González D, Gregory T, Chemnick J, Iglesias C, Octavio-Aguilar P, Avendaño S, Bárcenas C, Salas-Morales S (2003) An outline of our current knowledge on Mexican cycads (Zamiaceae, Cycadales). *Current Topics in Plant Biology*. 4: 159–174.
- Vovides AP, Avendaño S, Pérez-Farrera MA, González-Astorga J (2008) A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. *Novon* 18: 109–114.
- Vovides AP, Avendaño S, Pérez-Farrera MA, Stevenson DW (2012) What is *Ceratozamia brevifrons* (Zamiaceae)? *Brittonia* 64: 35–42.
- Vovides AP, González D, Pérez-Farrera MA, Avendaño S, Bárcenas C (2004a) A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon* 53: 291–297.
- Vovides AP, Pérez-Farrera MA, González D, Sabato S (2004b) Relations and phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In: Walters T, Osborne R (Ed) *Cycad classification: concepts and recommendations*. CABI Publishing, Wallingford, 109–125.

- Vovides AP, Pérez-Farrera MA, Schutzman B, Iglesias C, Hernández-Sandoval L, Martínez M (2004c) A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Tabasco and Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 123–128.
- Vovides AP, Stevenson D, Pérez-Farrera MA, López S, Avendaño S (2016) What is *Ceratozamia mexicana* (Zamiaceae)? *Botanical Sciences* 94: 419–429.
- Weakley AS (2006) Flora of the Carolinas, Virginia, Georgia, and Surrounding Areas. Working Draft of 6 January 2006. University of North Carolina Herbarium, Chapel Hill.
- Wheeler QD (2004) Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 571–583.
- Wheeler QD (2008) Introductory: toward the new taxonomy. In: Wheeler QD. (Ed) *The New Taxonomy*. Taylor & Francis Group, New York, 1–18.
- Whitelock LM (2004) Classification concepts in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In: Walters T, Osborne R (Ed) *Cycad classification concepts and recommendations*. CABI Publishing, Wallingford, 95–109.

CAPÍTULO V

Conceptos taxonómicos, fenología y epifitismo: el caso de *Ceratozamia tenuis* (Zamiaceae)

5.1 Resumen

En este estudio abordamos la identidad taxonómica de *Ceratozamia tenuis* (Dyer) D. W. Stev. & Vovides, 2016, un binomio que históricamente ha estado relacionado con el concepto taxonómico de *C. mexicana* Brongn., 1846. Describimos los estadios fenológicos del género, el período reproductivo y el grado de sincronía entre machos y hembras en hábitat natural. Nuestros resultados muestran que el período reproductivo entre machos y hembras no es sincrónico. Todas las hembras de las poblaciones estudiadas emergen de agosto a octubre y exhiben el mismo tiempo de crecimiento, llegando a la receptividad en sincronía. En contraste, los machos tienen un período de emergencia diferencial en la población que se prolonga durante más meses y despliega diferentes ritmos de crecimiento. El período de correspondencia en receptividad entre machos y hembras ocurre de enero a marzo, pero a nivel poblacional algunos machos continuarán su desarrollo y llegarán a la madurez hasta julio. Además, describimos el reciente descubrimiento del epifitismo para la especie, que constituye una condición ecológica que no había sido reportada previamente para el género. Finalmente, discutimos las implicaciones de estos rasgos ecológicos en la dispersión.

Palabras clave: Cícadas; Dispersión; Fenología reproductiva; México; Taxonomía

5.2 Introducción

La correcta identificación de las especies es clave para comprender el origen de la diversidad y proponer estrategias de conservación. La claridad en los nombres taxonómicos y en sus conceptos —es decir, tanto en validez nomenclatural como su definición— son a su vez indispensables para la identificación. Sin embargo, los nombres en la historia de una entidad biológica pueden presentar cambios, los cuales generan confusión taxonómica si no son tomados en cuenta por los taxónomos contemporáneos (Berendsohn, 1995; Franz y Peet, 2009; Patterson et al., 2010). Dado que el avance en el conocimiento taxonómico continúa en aumento, para todos los taxa, se han propuesto y continúan desarrollándose enfoques para hacer frente a estos desafíos (Deans et al., 2012; Franz y Cardona-Duque, 2013).

En grupos no tan diversos como las cícadas (orden Cycadales) existen contrastantes e interesantes escenarios taxonómicos en la evolución de los nombres. Un buen ejemplo lo constituye el género *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) el cual ha experimentado un aumento exponencial de conocimiento sobre su diversidad de especies. Actualmente, *Ceratozamia* comprende 31 especies; no obstante, los tratamientos taxonómicos son escasos. Los trabajos taxonómicos más relevantes son Miquel (1847, 1848, 1868, 1869), Regel (1876), Thiselton-Dyer (1884) y Schuster (1932); este último es el tratamiento más reciente, pero a su vez, más controversial, debido a la escasa revisión de material botánico y trabajo de campo. En el tratamiento de Schuster, de las 9 especies descritas hasta esa fecha sólo se validaron 2 y, las otras entidades se reconocieron como variedades y formas.

La historia taxonómica y nomenclatural de *Ceratozamia* representa un reto, desde su origen, debido en parte a las transferencias conceptuales entre taxa y a su asignación dentro de grupos de especies a los que no pertenecen. Esta situación se ha intensificado en los últimos 10 años, llegando a interpretaciones divergentes (Medina-Villarreal y González-Astorga, 2016; Vovides et al., 2016). Todos estos cambios han implicado sinonimia y redescubrimiento de binomios previamente publicados. Tal es el caso del actual concepto de *C. tenuis* (Dyer) D. W. Stev. & Vovides, que se describió como una variedad de *C. mexicana* Brongn., (*C. mexicana* var. *tenuis*) a partir de un

espécimen colectado desde una localidad no especificada en México y que fue tipificado por Stevenson y Sabato (1986) con la descripción de la especie.

Debido al desconocimiento de las localidades tipos, la región central de Veracruz fue reconocida como hábitat de *Ceratozamia mexicana*, y el binomio *C. tenuis* no se consideró en los trabajos posteriores sobre diversidad y relaciones filogenéticas del género (Vovides et al., 2004; González y Vovides, 2012; Nicolalde-Morejón et al., 2014). La decisión nomenclatural para validar y modificar la categoría taxonómica de *C. tenuis* se basó en la identificación de material botánico depositado en los Reales Jardines Botánicos de Kew (Londres, Reino Unido) por parte de Stevenson, en 1999.

Este último es un binomio actualmente válido y reemplaza biológicamente a la entidad conocida históricamente como *Ceratozamia mexicana*, en especial si se considera el territorio desde la región central del estado de Veracruz (Vovides et al., 2016). Aquí presentamos la historia del concepto taxonómico para *C. tenuis* con el objetivo de contribuir a esclarecer la identidad conceptual del binomio de esta especie, así como aspectos de su historia natural, incluyendo la ampliación del intervalo de distribución geográfica.

En cuanto a la información aquí proporcionada sobre la historia natural de *Ceratozamia tenuis*, esta investigación pone énfasis en el estudio del desarrollo de las estructuras reproductivas y la variación en sus diferentes estadios ontogenéticos. Pocos aspectos de la reproducción en *Ceratozamia* han sido estudiados en detalle (Stevenson, 1981), y se desconocen los patrones de variación fenológica. Chamberlain (1912) describió la espermatogénesis y la fertilización, y algunos aspectos de la morfología general de las estructuras reproductivas al término del desarrollo de las mismas, aunque las observaciones en campo han sido limitadas.

En este contexto, en *Ceratozamia* se ha reportado que el evento de conificación es sincrónico. Cuando el estróbilo ovulífero está receptivo, existe un cambio en la coloración de la pubescencia en las megasporófilas (rojizo), así como la aparición de cavidades entre cada una de estas estructuras (Chamberlain, 1912; Norstog y Nicholls, 1997). Debido a que la fenología es una característica importante de la historia de vida de los organismos que influye directamente en la capacidad de una especie para sobrevivir, el objetivo adicional de este trabajo es proporcionar información detallada sobre su

historia natural, a partir de trabajo periódico realizado en poblaciones naturales, así como describir y clasificar los cambios fenológicos y morfológicos asociados a su ciclo reproductivo.

5.3 Materiales y métodos

Se revisaron todos los tratamientos taxonómicos relacionados con la especie *Ceratozamia tenuis*. También se consideraron los trabajos con circuncripciones independientes en los cuales se describen nuevas especies morfológicamente relacionadas a ésta. Se revisó el material botánico disponible en los siguientes herbarios: CIB, CHIP, FCME, HEM, IEB, K, MEXU, MO, NY, P, SLPM, US, XAL, XALU.

5.3.1 Distribución geográfica puntual.

La distribución se obtuvo luego de sistematizar las colecciones botánicas depositadas en herbarios nacionales e internacionales, de los cuales se extrajeron los datos de etiqueta y se proyectaron en un sistema de coordenadas geográficas en el programa ArcMap GIS 10.2 (ESRI, 2011). Esta información se complementó con trabajo de campo intensivo en la región central de Veracruz.

5.3.2 Fenología reproductiva.

Se monitorearon periódicamente 2 poblaciones ubicadas en el municipio de Coacoatzintla, Veracruz. En la población “Tlachinola” se realizó un censo y en “Chirimoyo” un muestreo dirigido, orientado a registrar aquellos individuos que se encontraban en etapa reproductiva, y se evaluó la producción de estructuras reproductivas (estróbilos poliníferos y ovulíferos). Para este propósito se realizaron visitas mensuales durante 2015 y 2016. Las visitas se intensificaron a una vez por semana o cada tercer día, dependiendo del avance en el desarrollo de las estructuras, particularmente durante las fases de liberación del polen y la receptividad de la hembra. Un total de 177 individuos fueron analizados. De cada uno se registró el sexo, estadio de desarrollo, temporada de producción y cantidad de estróbilos. El sexo de la planta –debido al dimorfismo sexual que presentan las cícadás– fue determinado por la presencia o restos de estróbilos. Con los datos obtenidos se identificaron y describieron los diferentes estadios fenológicos para la especie. Además, cada una de las estructuras reproductivas poliníferas y

ovulíferas fueron medidas para caracterizar el crecimiento de la estructura en cada estadio fenológico. La caracterización de los estadios fenológicos se realizó siguiendo una versión extendida de la propuesta de Clugston et al. (2016), realizada para *Zamia* L., 1763.

Con estos datos se realizó un análisis a nivel individual, para lo cual se dio seguimiento detallado a 107 individuos poliníferos y 70 ovulíferos. En estos individuos se describió el tiempo de maduración de cada uno de los estadios fenológicos y se evaluó la sincronía de estos eventos (es decir, la correspondencia temporal) entre machos y hembras.

5.4 Resultados

5.4.1 Historia taxonómica.

Ceratozamia mexicana var. *tenuis* se publicó en 1884 dentro de la obra *Biologia Centrali Americana* por Thiselton-Dyer. La publicación original de esta especie no presenta una descripción detallada; por el contrario, únicamente se enfatiza en la diferencia en el hábitat con relación al resto de especies del género hasta esa fecha publicadas. Schuster (1932) reconoció a esta entidad como *C. mexicana* var. *longifolia* forma *tenuis*, haciendo alusión a los folíolos de 30 cm de largo y 1.5 cm de ancho. Hasta aquella fecha, la localidad puntual de procedencia de la especie era desconocida y se reconocía como un taxón que habitaba en México. Debido a sus cambios taxonómico-nomenclaturales, a la procedencia desconocida y carencia de tipo nomenclatural, esta variedad (*tenuis*) permaneció en entredicho.

La confusión histórica sobre la distribución de *Ceratozamia mexicana* sobre el valle de Coacoatzintla-Jilotepec tiene lugar en 1912, con la visita a Veracruz (México) de Charles Joseph Chamberlain, quien identificó por primera vez como *C. mexicana* al material biológico proveniente del municipio de Jilotepec. De acuerdo a los registros históricos, este material fue colectado en los predios de la hacienda del Sr. Luis Caraza, cuyos terrenos abarcaban 800 hectáreas, aproximadamente en lo que ahora se conoce como La Concepción, Chiltoyac y Paso de San Juan (ver Chamberlain, 1912). Durante los años posteriores Chamberlain continuó recibiendo material botánico, principalmente estructuras reproductivas, provenientes de este lugar. Este constante trabajo botánico en

la región por parte de Chamberlain fue motivo para considerar a Jilotepec como la localidad tipo de *C. mexicana* (Vovides et al., 2016).

Actualmente, la cabecera de la hacienda se ubica en la congregación Chiltoyac, del municipio de Xalapa, Veracruz. Ahí, aún se pueden observar los restos de dicha construcción y el hábitat característico de esta especie. La presencia de *Ceratozamia* en esta zona no había sido corroborada, pero trabajo de campo realizado por los autores del presente artículo durante 2016 corroboraron la ubicación de una población en las inmediaciones de la zona conurbada de Xalapa, en terrenos con pendientes muy fuertes, bajo encinares.

De acuerdo con este escenario histórico, la inercia taxonómica que Chamberlain estableció para *Ceratozamia mexicana* se refleja en la revisión del género en *Flora de Veracruz* (Vovides et al., 1983), bajo el nombre *C. mexicana* var. *mexicana*. Por tal motivo, durante más de un siglo, de manera errónea la localidad de la especie tipo del género fue esa región geográfica, lo cual se observa en una serie de trabajos escritos desde puntos de vista ecológicos, taxonómicos, biogeográficos y de conservación (ej. Vovides et al., 1983, Chamberlain, 1912; Sánchez-Tinoco y Engleman, 2004; Vovides et al., 2010; Rivera-Fernández et al., 2012; Nicolalde-Morejón et al., 2014).

Sin embargo, los conceptos taxonómicos de estos dos binomios en cuestión se modificaron por Vovides et al., (2016). *Ceratozamia tenuis* corresponde morfológicamente a la población “El Esquilón” en Jilotepec (Veracruz), por lo cual, su concepto taxonómico es parcialmente congruente con Thiselton-Dyer (1884); mientras que, *C. mexicana* se circunscribió a la población “El Mirador” en Totutla (Veracruz), por lo que, su concepto es mutuamente excluyente con el propuesto por sus predecesores y congruente con Brongniart, quién describió a la especie en 1846.

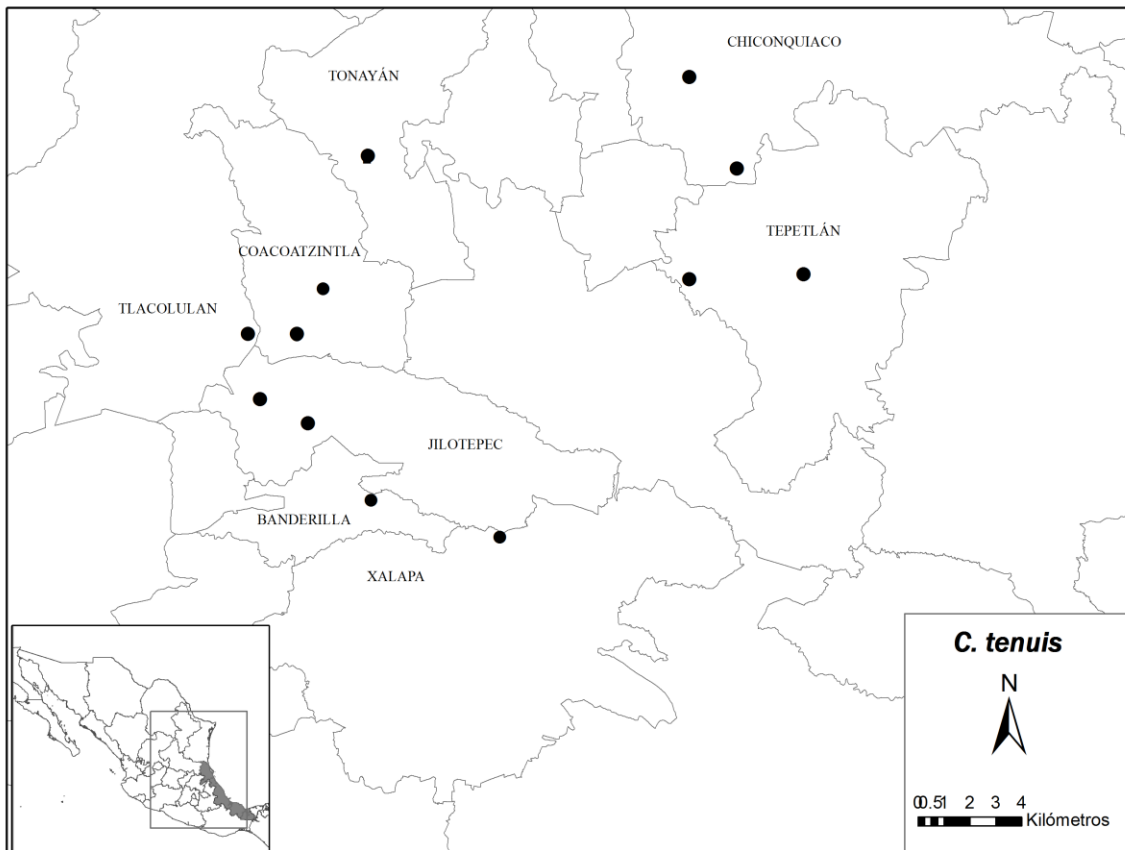
En resumen, morfológicamente *Ceratozamia tenuis* es diagnosticable con respecto a sus afines geográficos (*C. mexicana*, *C. morettii* Vázq. Torres & Vovides, *C. brevifrons* Miq., *C. delucana* Vázq.-Torres, Moretti & Carvajal-Hernández, y *C. decumbens* Vovides, Avendaño, Pérez-Farr. & Gonz.-Astorga) en términos de los siguientes caracteres: folíolos lineares; lamina involuta y simétrica; ápice del folíolo simétrico; peciolo y raquis generalmente con agujones; hojas nuevas color verde oscuro

a negruzco; y estróbilo ovulífero de color verde oscuro con pubescencia negruzca en la madurez.

5.4.2 Distribución geográfica.

Los patrones de variación morfológica observados en campo muestran que *Ceratozamia tenuis* es endémica a la región montañosa central de Veracruz, comprendida entre los municipios de Banderilla, Xalapa, Jilotepec y Coacoatzintla en el extremo sur y, Tepetlán y Chiconquiaco en el extremo norte (fig. 1). La especie habita en bosque mesófilo de montaña *sensu* Rzedowski (1978), sobre laderas escarpadas en un rango de elevación de 1,200 hasta 1,850 m de altitud en suelos de origen volcánico. En relación a las provincias biogeográficas, la especie se encuentra en la zona de transición entre la Sierra Madre Oriental y el Eje Neovolcánico Transversal Mexicano.

Ilustración 27. Mapa de distribución de *Ceratozamia tenuis*.



5.4.3 Fenología reproductiva.

Las fases encontradas son las siguientes: (1) *Emergencia* (E), cuando las estructuras reproductivas, tanto ovulíferas como poliníferas, emergen y se considera hasta antes de la separación de las catáfilas, mismas que recubren el estróbilo durante esta fase inicial de desarrollo; (2) *Microsporangios Inmaduros* (MI), el eje central del estróbilo polinífero está condensado y los microsporangios son visibles pero cerrados; (3) *Microsporangios Maduros* (MM), con el eje central del estróbilo polinífero alargado y microsporófilas libres, y cuando ocurre la liberación del polen; (4) *Óvulo temprano o Receptividad* (R), cuando los óvulos del estróbilo ovulífero aún están inmaduros pero son visibles debido a la separación de las megasporófilas (durante esta fase ocurre un cambio de color en la base de las megasporófilas, indicando que la planta ovulífera está receptiva para que ocurra la polinización); (5) *Óvulo Tardío* (OT), cuando el megagametófito encontrado en el estróbilo ovulífero comienza a madurar (durante este período ocurre la fertilización); (6) *Desgrane* (D), cuando el estróbilo ovulífero comienza a liberar las megasporófilas y la sarcotesta comienza a degradarse; y finalmente (7) *Senescencia* (S), cuando las microsporófilas se desprenden del estróbilo polinífero.

5.4.4 Fenología reproductiva polinífera.

La primera fase, E (de emergencia de los estróbilos poliníferos), ocurre de agosto a noviembre, aunque el mayor registro para esta fase ocurrió en agosto. Durante estos meses el estróbilo aumenta de 1 a 4 cm por mes. El color de los estróbilos durante esta fase es amarillo con pubescencia naranja, que al aumentar en tamaño se torna verde amarillento y la pubescencia cambia a negro, mismo que exhibirá durante la madurez (fig. 2A). El desarrollo de estas estructuras continúa progresivamente hasta la fase MM.

La fase MI se caracteriza por el desarrollo completo de las microsporófilas y el aumento en la intensidad del color característico del estróbilo polinífero. Dura aproximadamente un mes (fig. 2B), y puede tener lugar entre diciembre y junio (fig. 3). El mayor número de estróbilos en esta fase se registró de diciembre a marzo.

Durante la fase MM ocurre la elongación final del estróbilo polinífero. En ella, el color cambia a amarillo o crema y el polen se libera de los soros (fig. 2C), por lo que se observan insectos habitando en las microsporófilas. Esta fase ocurre entre enero y julio; el mayor número de estróbilos maduros se registró de enero a marzo. A partir de

abril la cantidad de plantas individuales en esta fase disminuye progresivamente (fig. 4); este proceso dura aproximadamente de 3 a 4 semanas. Finalmente, la fase S se caracteriza por el desprendimiento de las microsporófilas del eje central del estróbilo y la aparición de una curvatura del ápice, hasta que finalmente la estructura se seca. Este proceso dura un mes aproximadamente (fig. 2D).

5.4.5 Fenología reproductiva ovulífera.

La fase E ocurre principalmente entre agosto y septiembre, aunque se registró la emergencia de algunos estróbilos en octubre. Durante estos meses el estróbilo aumenta hasta 3 cm por mes. El color de las estructuras es verde claro a verde amarillento, con tricomas negros (fig. 5A). El desarrollo continuará durante los meses siguientes, aunque en menor proporción.

La fase R tiene lugar de enero a marzo (fig. 3). El mayor registro se presentó en febrero y el menor en marzo. El color de las megasporófilas es verde oscuro con abundantes tricomas negruzcos en el extremo distal. Durante esta fase ocurre la polinización, por lo que hay una separación entre las megasporófilas (fig. 5B).

La fase OT inicia en marzo y finaliza en julio. Durante los primeros meses del desarrollo de los óvulos, el color de la sarcotesta se mantiene de color amarillo verdoso (figs. 4, 5C). Conforme pasan los meses la sarcotesta se vuelve opaca y el extremo distal de las megasporófilas puede tornarse café. Por su parte, la fase D ocurre de agosto a octubre, y se caracteriza por el desprendimiento de las megasporófilas y los óvulos del eje central del estróbilo (fig. 5D).

Considerando la fase de liberación de polen del estróbilo polinífero y la receptividad del estróbilo ovulífero, la sincronía reproductiva entre plantas poliníferas y ovulíferas a nivel poblacional es parcial. Dicha congruencia entre las ontogenias de los dos sexos ocurre de enero a marzo, teniendo como punto máximo el mes de febrero. Sin embargo, la producción de polen continúa hasta julio, cuando ya no hay plantas ovulíferas receptivas (fig. 4).

Ilustración 28. Fenología reproductiva polinífera: A) Emergencia; B) Microsporangios inmaduros; C) Microsporangios maduros; D) Senescencia.

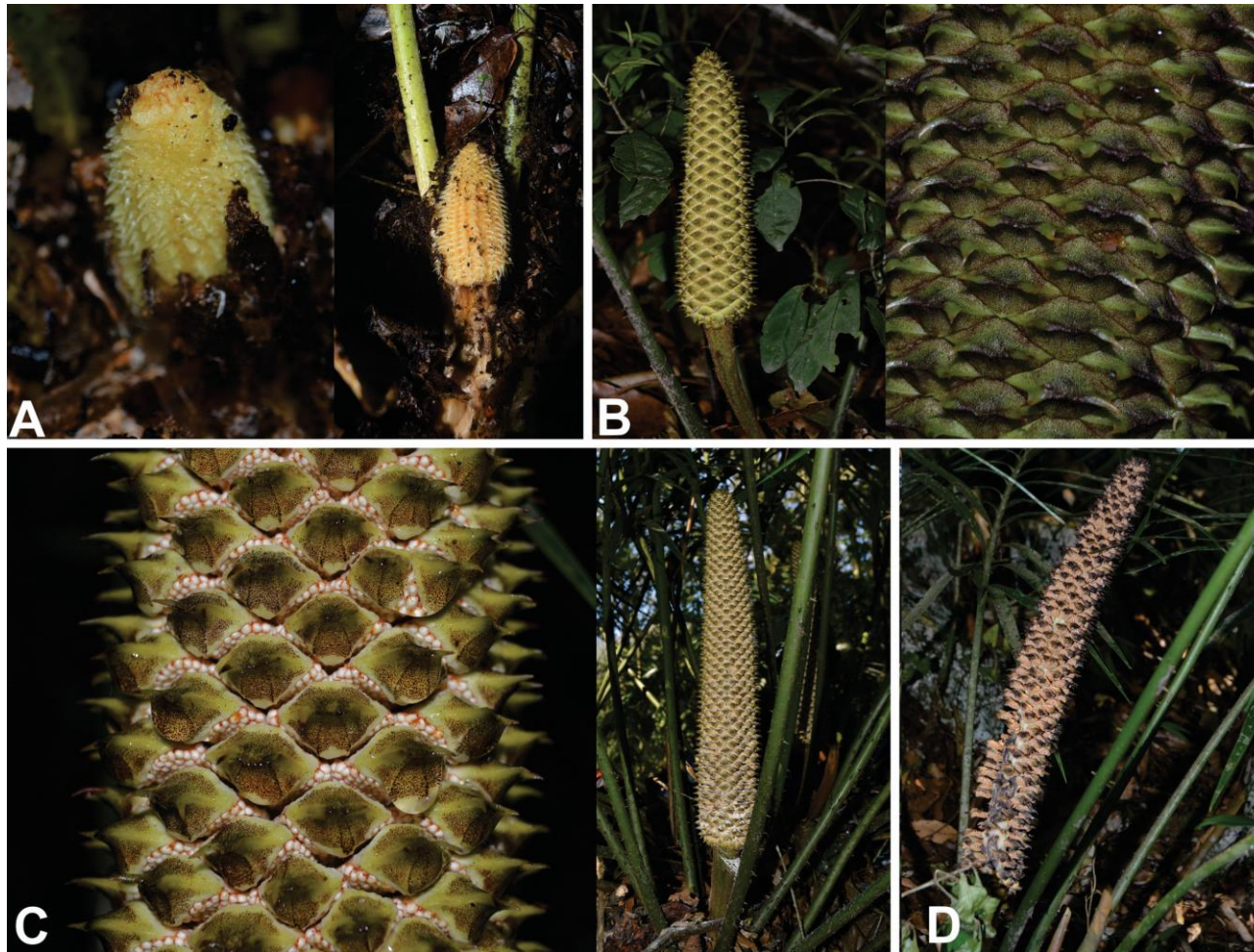


Ilustración 29. Fenología reproductiva de *Ceratozamia tenuis* en un ciclo anual.

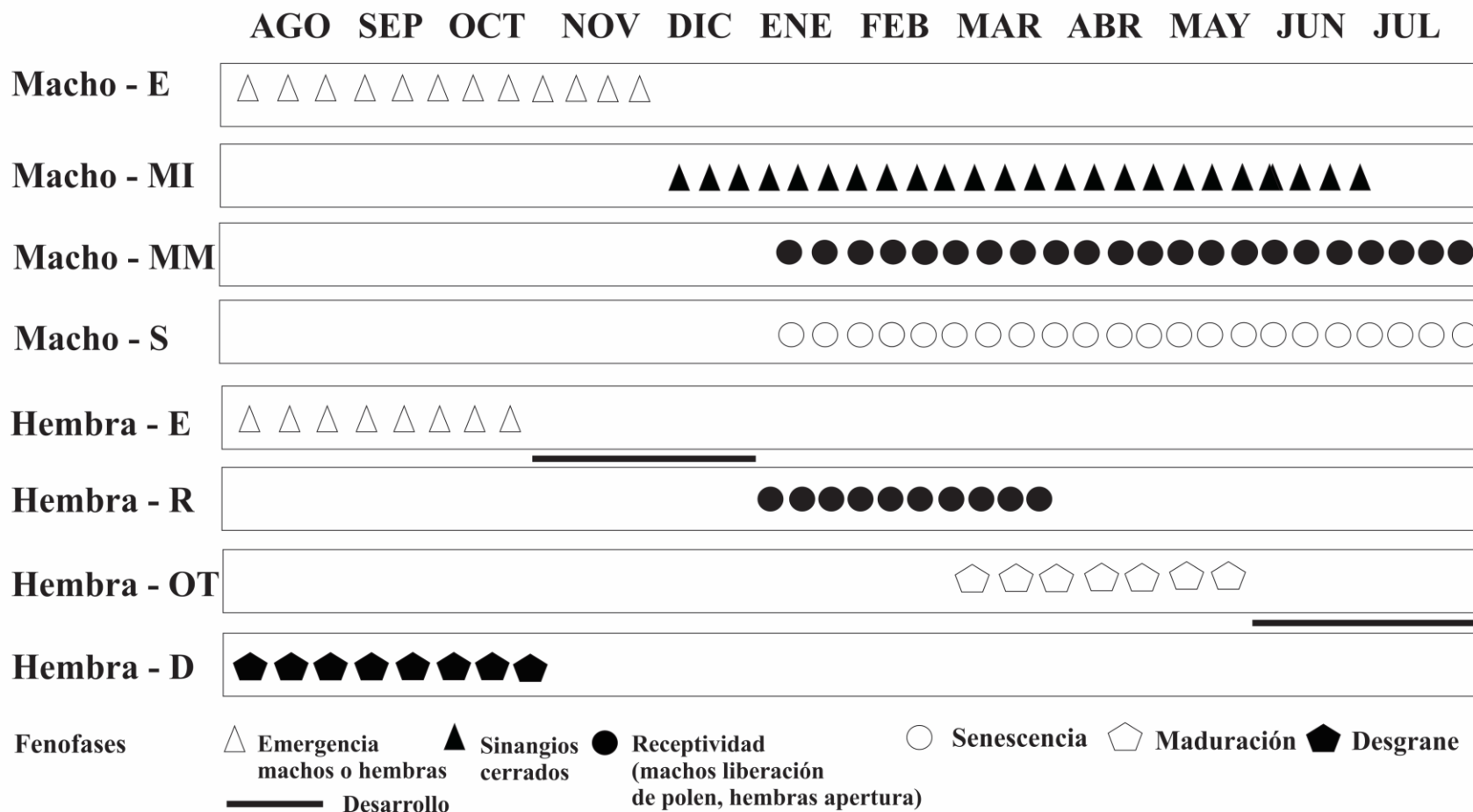


Ilustración 30. Sincronía reproductiva entre plantas políníferas y ovulíferas durante la receptividad (óvulos y microsporangios maduros). La escala muestra el número de individuos registrados en receptividad.

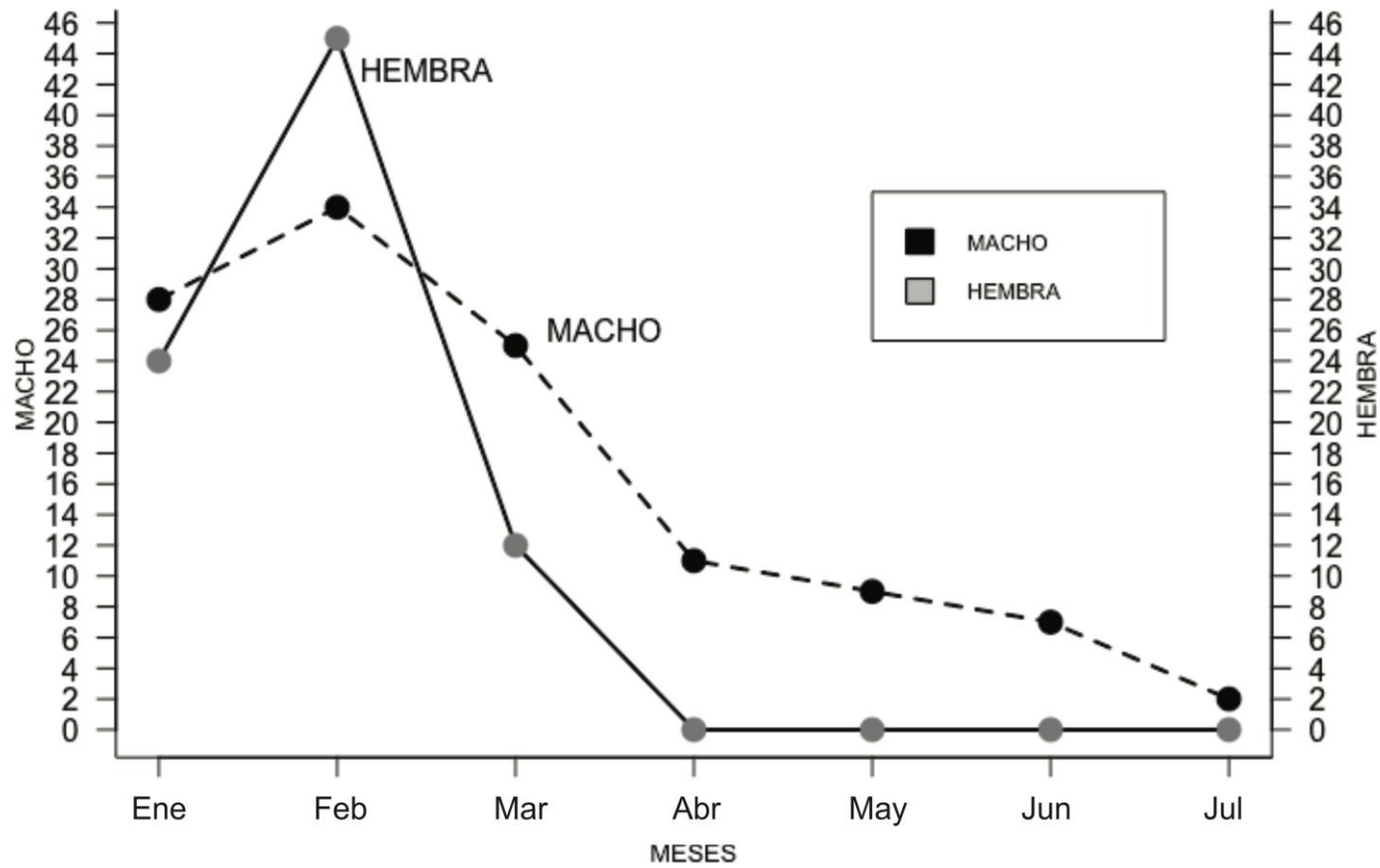
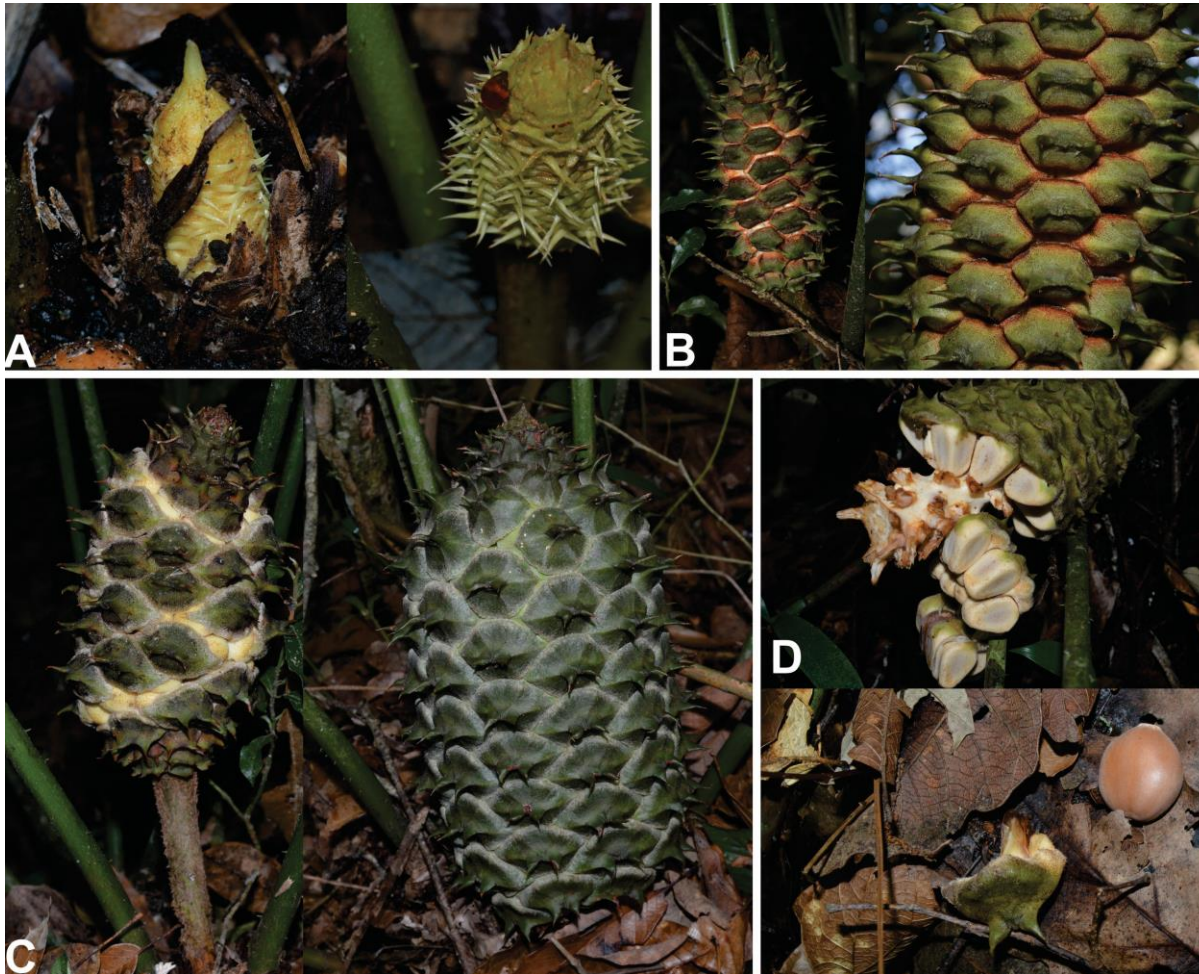


Ilustración 31. Fenología reproductiva ovulífera: A) Emergencia; B) Óvulo temprano o receptividad; C) Óvulo tardío; D) Desgrane de los óvulos.



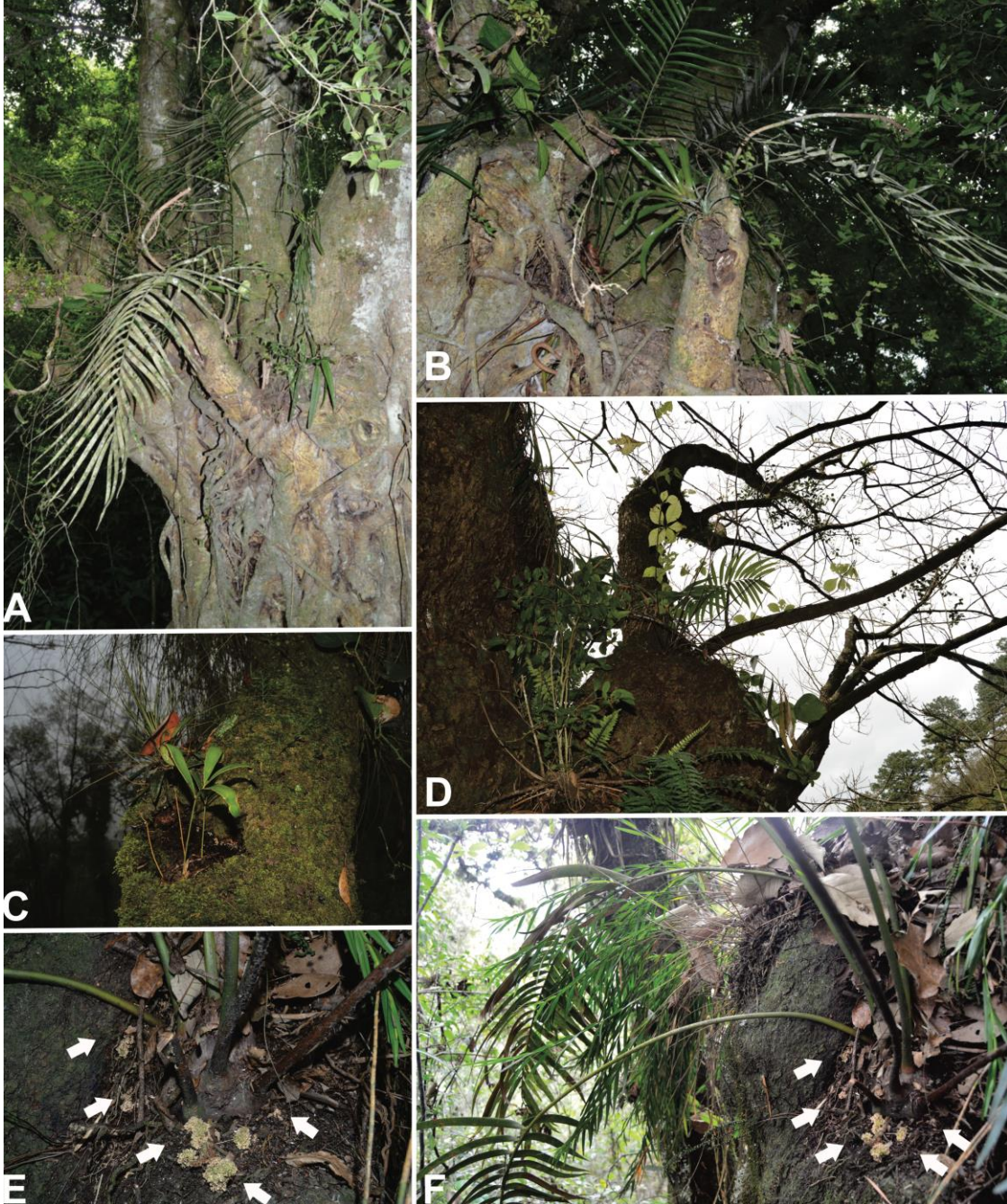
5.4.6 Epifitismo.

Durante el trabajo de campo realizado en las poblaciones del centro de Veracruz, se encontraron varios individuos de *Ceratozamia tenuis* habitando sobre árboles (fig. 6). En total se registraron 2 individuos adultos no reproductivos, 4 juveniles, 5 plántulas, y 8 semillas germinando. Estos individuos se localizan en los microhábitats que se encuentran entre las ramas intermedias (primera ramificación) y el dosel de los árboles más viejos (particularmente sobre *Quercus* spp.). En estos espacios se acumula materia orgánica (restos de hojas secas) y se favorece el asentamiento de monocotiledóneas como orquídeas y bromelias, entre otros tipos de angiospermas.

Todos los individuos juveniles y adultos fueron registrados a una altura de 1 – 2.5 m desde la base del árbol; las semillas y plántulas entre 1 – 1.5 m de altura. Los individuos adultos no muestran evidencia de daño en las estructuras vegetativas; por el contrario, presentan abundantes hojas de hasta 1.70 m de largo. Además, todos los individuos registran presencia de numerosas raíces coraloides (fig. 6E, F).

La raíz principal de los individuos está adherida al tallo y no muestra evidencia de crecimiento más allá del sitio de germinación y establecimiento de la planta, sobre las horquillas de los hospederos pertenecientes al género *Quercus*. Por otro lado, los tallos de dichos hospederos no presentaron daño. En algunos casos, se registró competencia con otras especies de plantas como son *Tillandsia schiedeana* Steud., *Tillandsia imperialis* E. Morren ex Mez, *Peperomia obtusifolia* (L.) A. Dietr., *Isochilus linearis* (Jacq.) R. Br., *Dichaea* sp., y *Polypodium* sp. Por otra parte, las raíces coraloides se observaron en la circunferencia del tallo del individuo (fig. 6E); patrón que también se presenta en las plántulas. Finalmente, se registraron semillas viables sin germinar y en proceso de germinación sobre ramas de los árboles.

Ilustración 32. Epifitismo: A) Individuo adulto en El Esquilón, Jilotepec; B) Individuo adulto; C) Plántula sobre *Quercus* sp., en Mafafas; D) Individuo juvenil en Tlachinola, Coacoatzintla; E) Raíces coraloides de un individuo; F) Individuo adulto en El Chirimoyo, Coacoatzintla.



5.5 Discusión

Los nombres de las especies son la base del conocimiento que se ha generado a través del tiempo sobre un determinado organismo; sin embargo, estos identificadores no son permanentes y cambian a través del tiempo (Knapp et al., 2004; Franz y Peet, 2009). Las diferentes formas en que se aborda la evidencia o la integración de fuentes de evidencia pueden modificar una hipótesis de especie. En algunos casos, como en *Ceratozamia tenuis*, especie de reciente descripción pero con una larga historia de investigación, es de vital importancia conocer los cambios en sus conceptos taxonómico-nomenclaturales en el espacio y tiempo para preservar la información indispensable para subsecuentes aplicaciones.

Por otra parte, el estudio de los ciclos de vida también son útiles en investigaciones desde puntos de vista aplicados; por ejemplo, para comprender los efectos del cambio climático e incluso para plantear estrategias de conservación adecuadas a las características de un grupo biológico (Wang et al., 2016). En general, nuestras observaciones en *Ceratozamia tenuis* muestran una estacionalidad marcada para las plantas ovulíferas en la fase de receptividad (fig. 4). En contraste, las plantas poliníferas no presentan la misma estacionalidad, por lo cual, no existe sincronía entre plantas poliníferas de la especie ni entre plantas poliníferas y ovulíferas, con excepción de un corto período de tiempo en el cual ocurre la polinización (Norstog y Nicholls, 1997; Nicolalde-Morejón et al., 2014; figs. 4, 5).

Lo anterior plantea nuevas interrogantes sobre la dinámica poblacional de las especies en el género *Ceratozamia*. La mayoría de las plantas poliníferas liberan el polen durante el corto período en que las plantas ovulíferas están receptivas. A partir de este evento el número de estróbilos poliníferos desciende de manera progresiva, pero la maduración se mantiene y continúa durante 4 meses más, cuando no hay plantas ovulíferas receptivas para que ocurra la polinización, ya que durante estos meses todas las plantas ovulíferas están en la fase de fecundación (fig. 4). En este contexto, la liberación de polen de las plantas poliníferas terminó primero durante abril en Tlachinola, la población más pequeña, mientras que en la población de Chirimoyo prosiguió hasta julio. Debe notarse que este evento no inició en el mismo mes (en Chirimoyo, el polen se liberó en febrero). Este evento podría estar relacionado con el ciclo de vida de los insectos

polinizadores con los cuales estas cícadas mantienen una estrecha relación evolutiva (Peñalver et al., 2012; Suinyuy et al., 2016).

El epifitismo en el orden Cycadales solo ha sido reportado para el género *Zamia*, en una especie endémica a Panamá (*Zamia pseudoparasitica* Yates in Seem). Esta especie es hemiepífita obligada y se encuentra hasta los 20 m de altura, cubierta por el dosel de los árboles que le sirven de soporte; posee una raíz pivotante muy larga de hasta 30 m de longitud que llega al suelo (Stevenson, 1993; Taylor et al., 2008). En contraste, en *Ceratozamia tenuis*, no se encontró evidencia de continuidad del crecimiento de la raíz principal. Sin embargo, la asociación simbiótica de las raíces con una alta diversidad de cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Grobbelaar et al., 1987; Norstog y Nicholls, 1997; Zheng et al., 2002) podrían ser las responsables de que habiten en suelos pobres y afloramientos rocosos. Por tanto, estas raíces coraloides podrían representar una ventaja evolutiva que permite a las plantas de esta especie desarrollarse sobre los árboles.

En *Zamia pseudoparasitica* las raíces coraloides se producen en grupos densos hemiesféricos de 5-10 cm de ancho (Stevenson, 1993). Este patrón también se encontró en aquellos individuos de *Ceratozamia tenuis* encontrados sobre los árboles, cuyas raíces coraloides forman grupos densos distribuidos en toda la circunferencia del tallo (fig. 6). Todos los individuos adultos registrados no han alcanzado la edad reproductiva (i.e., no hay evidencia de producción de estructuras reproductivas), por lo cual aún se desconoce si los nutrientes obtenidos son suficientes para que dichas plantas puedan alcanzar esta etapa ontogenética.

Este epifitismo accidental es evidencia de los mecanismos de dispersión existentes en el género *Ceratozamia*. Particularmente, la dispersión es uno de los aspectos menos estudiados en las cícadas en general (Burbidge y Whelan, 1982; Ballardie y Whelan, 1986). Las semillas de las cícadas poseen sustancias tóxicas como la cicasina (Moretti et al., 1983), lo cual constituye un impedimento para su dispersión por la fauna. No obstante, se ha reportado dispersión de semillas de *Dioon edule* Lindl. por el roedor *Peromyscus mexicanus* Saussure (González-Christen, 1990) y, ardillas (*Sciurus* spp.) y urracas (*Calocitta formosa* Swainson) en *D. holmgrenii* De Luca, Sabato & Vázq. Torres (Velasco-García et al., 2016). Por otra parte, en *Zamia pumila* L. y *Z. furfuracea*

L. f. se ha reportado intervención de cenizales (*Mimus polyglottos* L.) (Eckenwalder, 1980).

En *Ceratozamia*, como en otros géneros de cícadas, la gravedad es la forma de dispersión más conocida. Sin embargo, en *Ceratozamia matudae* Lundell y *C. mirandae* Vovides, Pérez-Farr. & Iglesias, los pecaríes (*Pecari tajacu* L.) son capaces de dispersar semillas (Pérez-Farrera et al., 2000; Pérez-Farrera y Vovides, 2004; Pérez-Farrera et al., 2006). Durante nuestro trabajo de campo registramos semillas sin depredación aparente en diversas partes de los árboles (horquetas, hojarasca acumulada) y en madrigueras de roedores. Además, se encontró evidencia de depredación en la cubierta externa de las semillas que aún se encontraban cerca de la planta madre. El mucílago que protege a la semilla después de la liberación del estróbilo ovulífero en especies de *Ceratozamia* favorece la dispersión por los animales (Yang et al., 2012; Hall y Walter, 2013). En las áreas monitoreadas se registraron abundantes ardillas y roedores los cuales podrían ser dispersores de las semillas en esta región.

Finalmente, integrar la información taxonómica, fenológica y ecológica de las especies en *Ceratozamia* podría tener implicaciones en el planteamiento de estrategias de conservación (Krishnamurthy et al., 2013). Es interesante considerar que si la producción diferencial de estróbilos poliníferos está relacionada con la dinámica poblacional de insectos polinizadores que pasan su ciclo de vida en las estructuras reproductivas poliníferas, las estrategias de conservación deberían considerar un programa para preservar pequeños parches de vegetación interconectados y así mantener la viabilidad de la especie, en lugar de conservar relictos de vegetación aislados.

Agradecimientos

Este trabajo fue auspiciado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) bajo el proyecto No. 134960 y por el Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana. La primera autora agradece al CONACYT por la beca de posgrado No. 291047 (Ecología Tropical). Los autores agradecen especialmente a Héctor Hernández por permitir el acceso al Rancho El Chirimoyo.

5.6 Referencias

- Ballardie, R. T. y Whelan, R. J. (1986). Masting, seed dispersal and seed predation in the cycad *Macrozamia communis*. *Oecologia*, 70, 100–105.
- Berendsohn, W. G. (1995). The concept of ‘potential taxa’ in databases. *Taxon*, 44, 207–212.
- Brongniart, A. T. (1846). Note sur un nouveau genre de Cycadées du Mexique. *Annales des Science Naturelles*, sér. 3 5: 5–10.
- Burbidge, A. H. y Whelan, R. J. (1982). Seed dispersal in a cycad, *Macrozamia riedlei*. *Austral Ecology*, 7, 63–67.
- Chamberlain, C. J. (1912). Morphology of *Ceratozamia*. *Botanical Gazette*, 531, 1–19.
- Clugston, J. A. R., Griffith, M. P., Kenicer, G. J., Husby, C. E., Calonje, M. A., Stevenson, D. W. y Little, D. P. (2016). *Zamia* (Zamiaceae) phenology in a phylogenetic context: does in situ reproductive timing correlate with ancestry? *Edinburgh Journal of Botany*, 73, 345–370.
- Deans, A. R., Yoder, M. J. y Balhoff, J. P. (2012). Time to change how we describe biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 78–84.
- Eckenwalder, J. E. (1980). Dispersal of the West Indian cycad, *Zamia pumila* L. *Biotropica*, 12, 79–80.
- ESRI. (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA, Environmental Systems Research Institute.
- Franz, N. M. y Cardona-Duque, J. (2013). Description of two new species and phylogenetic reassessment of *Perelleschus* O’Brien & Wibmer, 1986 (Coleoptera: Curculionidae), with a complete taxonomic concept history of *Perelleschus* sec. Franz & Cardona-Duque, 2013. *Systematics and Biodiversity*, 11, 209–236.
- Franz, N. M. y Peet, R. K. (2009). Towards a language for mapping relationships among taxonomic concepts. *Systematics and Biodiversity*, 7, 5–20.
- González-Christen, A. (1990). Algunas interacciones entre *Dioon edule* (Zamiaceae) y *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricentidae). *La Ciencia y el Hombre*, 5, 77–92.

- González, D. y Vovides, A. P. (2012). A modification to the SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) method provides phylogenetic insights within *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 929–938.
- Grobbelaar, N., Scott, W. E., Hattingh, W. E. y Marshall, J. (1987). The identification of the coralloid root endophytes of the southern African cycads and the ability of the isolates to fix nitrogen. *South African Journal of Botany*, 53, 111–118.
- Hall, J. A. y Walter, G. H. (2013). Seed dispersal of the Australian cycad *Macrozamia miquelii* (Zamiaceae): Are cycads megafauna-dispersed “grove forming” plants? *American Journal of Botany*, 100, 1127–1136.
- Knapp, S., Lamas, G., Lughadha, E. N. y Novarino, G. (2004). Stability or stasis in the names of organisms: the evolving codes of nomenclature. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359, 611–622.
- Krishnamurthy, V., Mandle, L., Ticktin, T., Saneesh, C. S. y Varghese, A. (2013). Conservation status and effects of harvest on an endemic multi-purpose cycad, *Cycas circinalis* L., Western Ghats, India. *Tropical Ecology*, 54, 309–320.
- Medina-Villarreal, A. y González-Astorga, J. (2016). Morphometric and geographical variation in the *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) complex: evolutionary and taxonomic implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119, 213–233.
- Miquel, F. A. W. (1847). Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeen in den Hortus Botanicus te Amsterdam. Eerste gedeelte. *Tijdschr. Wis-en natuurk. Wet.*, 1(1), 33–43.
- Miquel, F. A. W. (1848). Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeen in den Hortus Botanicus te Amsterdam. Derde gedeelte. *Tijdschr. Wis-en natuurk. Wet.*, 1(4), 197–208.
- Miquel, F. A. W. (1868). Nouveaux matériaux pour servir ala connaissance des Cycadees. Cinquieme parties. *Arch. neerl. Sci. exactes nat.*, 3(5), 403–427.
- Miquel, F. A. W. (1869). Nouveaux matériaux pour servir ala connaissance des Cycadees. Cinqieme partie. *Adansonia*, 9, 169–180.
- Moretti, A., Sabato, S. y Gigliano, S. (1983). Taxonomic significance of methylazoxymethanol glycosides in the cycads. *Phytochemistry*, 22, 115–117.

- Nicolalde-Morejón, F., González-Astorga, J., Vergara-Silva, G., Stevenson, D. W., Rojas-Soto, O. y Medina-Villarreal, A. (2014). Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S114–S125.
- Norstog, K. J. y Nicholls, T. J. (1997). *The biology of the cycads*. Cornell University Press, Ithaca.
- Patterson, D. J., Cooper, J., Kirk, P. M., Pyle, R. L. y Remsen, D. P. (2010). Names are key to the big new biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 686–691.
- Peñalver, E., Labandeira, C. C., Barrón, E., Delclòs, X., Nel, P., Nel, A., Tafforeau, P. y Soriano, C. (2012). Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 8623–8628.
- Pérez-Farrera, M. A., Quintana-Ascencio, P. F., Salvatierra-Izaba, B. y Vovides, A. P. (2000). Population dynamics of *Ceratozamia matudai* (Zamiaceae) in El Triunfo Biosfere Reserve, Chiapas, México. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 127, 291–299.
- Pérez-Farrera, M. A. y Vovides, A. P. (2004). Spatial distribution, population structure, and fecundity of *Ceratozamia mirandae* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosfere Reserve, Chiapas, Mexico. *Botanical Review*, 70, 299–311.
- Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., De la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Jonapá, R. y Villalobos-Méndez, S. M. (2006). Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology*, 187, 97–108.
- Regel, E. (1876). Cycadearum generum specierumque revisio. *Acta Horti Petropolitani*, 4, 273–320.
- Rivera-Fernández, A., Octavio-Aguilar, P., Sánchez-Coello, N. G., Sánchez-Velásquez, L. R., Vázquez-Torres, M. y Iglesias-Andreu, L. G. (2012). Estructura poblacional y distribución espacial de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un ambiente conservado y en uno perturbado. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 15, S110–S117.
- Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Limusa, México, D. F.

- Sánchez-Tinoco, M. Y. y Engleman, E. M. (2004). Seed Coat Anatomy of *Ceratozamia mexicana* (Cycadales). *The Botanical Review*, 70, 24–38.
- Schuster, J. (1932). Cycadaceae. In: Engler, *Das Pflanzenreich* 99 (IV. 1), 1–168.
- Stevenson, D. W. y Sabato, S. (1986). Typification of Names in *Ceratozamia* Brongn. *Dioon* Lindl., and *Microcycas* A. D.C. (Zamiaceae). *Taxon*, 35, 578–584.
- Stevenson, D. W. (1981). Observations on Ptyxis, Phenology, and Trichomes in the Cycadales and their Systematic Implications. *American Journal of Botany*, 68, 1104–1114.
- Stevenson, D. W. (1993). The Zamiaceae in Panama with Comments on Phytogeography and Species Relationships. *Brittonia*, 45, 1–16.
- Suinyuy, T. N., Donaldson, J. S. y Johnson, S. D. (2016). Geographical matching of volatile signals and pollinator olfactory responses in a cycad brood-site mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 282, 2015–2053.
- Taylor, A. S., Mendieta, J., Bernal, R. y Silvera, G. (2008). A Never-Before-Reported Characteristic of *Zamia pseudoparasitica*. *The Cycad Newsletter*, 31, 8–9.
- Thiselton-Dyer, W. T. (1884). Cycadaceae. *Biologia Centrali-Americana*, 3, 190–195.
- Velasco-García, M. V., Valdez-Hernández, J. I., Ramírez-Herrera, C., Hernández-Hernández, M. L., López-Upton, J., López-Mata, L. y López-Sánchez, H. (2016). Estructura, heterogeneidad de estadios y patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae). *Botanical Sciences*, 94, 75–87.
- Vovides, A. P., González, D., Pérez-Farrera, M. A., Avendaño, S. y Bárcenas, C. (2004). A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon*, 53, 291–297.
- Vovides, A. P., Stevenson, D. W., Pérez-Farrera, M. A., López, S. y Avendaño, S. (2016). What is *Ceratozamia mexicana* Brongniart (Zamiaceae)? *Botanical Sciences*, 94, 419–429.
- Vovides, A. P., Rees, J. D. y Vázquez-Torres, M. (1983). Flora de Veracruz. Zamiaceae. Fascículo 26. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.

- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A. y Iglesias, C. (2010). Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bulletin*, 65, 603–611.
- Wang, C., Tang, Y. y Chen, J. (2016). Plant phenological synchrony increases under rapid within-spring warming. *Scientific Reports*, 6, 1–7.
- Yang, X., Baskin, J. M., Baskin, C. C. y Huang, Z. (2012). More than just a coating: Ecological importance, taxonomic occurrence and phylogenetic relationships of seed coat mucilage. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 434–442.
- Zheng, W., Song, T., Bao, X., Bergman, B. y Rasmussen, U. (2002). High cyanobacterial diversity in coralloid roots of cycads revealed by PCR fingerprinting. *Microbiology Ecology*, 40, 215–222.

CAPÍTULO VI

**Challenges for the conservation of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales):
a multidisciplinary, integrative approach**

6.1 ABSTRACT

As an evolutionary lineage, cycads are rare; in addition, extinction risks are high for many species in the taxonomic group. The genus *Ceratozamia*, one of the most diverse in Mexico, is currently experiencing drastic reductions of its habitat. *Ceratozamia* is widely distributed along the Sierra Madre Oriental, a highly complex mountain range, within a region characterized by a high ecological and cultural diversity. Since 1990, a range of conservation and management strategies has been applied to this botanical group in Mexico; however, evidence for the effectiveness of these measures is lacking.

Ceratozamia in the Mexican Sierra Madre Oriental therefore offers an excellent model to assess the success of strategies of conservation and management in the geographic patterns of its diversity. In this study, we considered three perspectives that are arguably fundamental to develop and evaluate conservation strategies: (1) taxonomy, (2) ecology, and (3) sociocultural anthropology. Our analyses establish a pessimistic outlook for the long-term survival of this group in its natural environment, indicating the need to review the current IUCN International Action Plan for the genus. In addition, our evaluation suggests that increased collaboration between specialists from the natural and the social sciences, under the common goal of biological and cultural conservation, might synergistically achieve better results. As a contribution in this direction, we present some of desired social and economic measures that might improve the protection of *Ceratozamia* and perhaps other taxonomic and/or ecological assemblages.

Key words: ecological niche-modeling, Mexican cycads, perceptions, protected natural areas, taxonomy

6.2 INTRODUCTION

THE GENUS *CERATZAMIA* BRONGN. BELONGS TO THE FAMILY ZAMIACEAE (CYCADALES) AND ITS CURRENT PATTERNS OF SPECIES RICHNESS AND DIVERSITY ARE THE RESULT OF NEOGENIC SPECIATION EVENTS (Condamine *et al.* 2015). *Ceratozamia* has a wide distribution and diversity in Mexico with 31 species, nearly 40 percent of which are endemic to the Sierra Madre Oriental (Nicolalde-Morejón *et al.* 2014; Calonje *et al.* 2013–2017). However, the distribution patterns of the species of *Ceratozamia* in this biogeographic province remain poorly known.

AN OVERVIEW OF *CERATZAMIA* IN THE SIERRA MADRE ORIENTAL WITHIN THE CONTEXT OF INTERNATIONAL CONSERVATION STRATEGIES FOR CYCADS

The Sierra Madre Oriental (SMO) is a complex transitional biogeographic unit whose delimitation is still controversial (Espinosa *et al.* 2004; Morrone 2010). Nevertheless, according to its geologic structure, it emerges from the coastal plain of the Gulf of Mexico towards the central high plateau of Mexico, which is 800 km in length and 80–100 km in width, from the state of Coahuila to Veracruz passing through San Luis Potosí, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro and Puebla (Eguiluz de Antuñano *et al.* 2000).

There are diverse vegetation types in the SMO. The most representative types are oak, pine-oak and cloud forests, which in turn are characteristic habitats for most species of *Ceratozamia* (Contreras-Medina 2004). These ecosystems are among the most threatened in Mexico, mainly due to land use change, which causes their continued decline (Gual-Díaz & González-Medrano 2014). This situation increases the risk of extinction of species in the area, which are included in different IUCN threatened categories and listing on CITES Appendix I (CITES 2017).

The Conservation Action Plan for Cycads (Donaldson 2003) is an international initiative proposed by the Cycad Specialist Group (CSG), a member of the IUCN Species Survival Commission (IUCN/SSC; <<http://www.cycadgroup.org/>>). This group of specialists is focused on sustainable use and *ex situ* conservation, under the proposal of the following series of actions: (1) conservation in natural habitat with nurseries linked to

wild populations, (2) *ex situ* conservation, (3) monitoring and control of trade, (4) promotion of scientific research and (5) accessibility of information (Donaldson *et al.* 2003; Stevenson *et al.* 2003; Tang *et al.* 2003; Walters 2003). These approaches have led to various initiatives at the international level (e.g. Graham *et al.* 2011; Griffith *et al.* 2015).

In Mexico, the main action proposed in coherence to the CSG of the IUCN/SSC has been the construction of nurseries for sustainable management, which considers the ornamental value of cycads (e.g. Vovides & Iglesias 1994; Vovides *et al.* 2002). In particular, two conservation strategies have been developed in the SMO for *Ceratozamia*: (1) *ex situ* conservation through establishment of nurseries, and (2) a statewide conservation proposal in Hidalgo (Vite-Reyes *et al.* 2013) that includes the creation of new Environmental Management Units (in Spanish, Unidades de Manejo Ambiental or ‘UMAs’) and Protected Natural Areas (PNA; in Spanish, Áreas Naturales Protegidas or ‘ANPs’). While species of *Ceratozamia* are distributed in some designated PNA, we do not know at this time which and how many are located in them. This reflects the lack of monitoring and follow-up procedures applied to these models.

COMPLEXITIES ASSOCIATED TO THE CONSERVATION BIOLOGY OF *CERATOZAMIA* IN THE SIERRA MADRE ORIENTAL

The conservation biology scenario for *Ceratozamia* in the Mexican Sierra Madre Oriental poses a problem that consists of four elements or components: (1) the taxonomy-biogeography component, (2) the ecology-demography component, (3) the conservation strategies effectiveness component, and (4) the intersection between policies recommended by basic science (including conservation biology) and the confluence of sociocultural and economic-political interests.

Regarding the first component, poor curation (taxonomic identification) of botanical specimens deposited in Mexican herbaria and elsewhere, as well as scant taxonomic revisions, have led to a lack of knowledge of the taxonomic concepts of species within *Ceratozamia*. This situation has hindered species identification as well as

advances in ecological and geographic descriptions, all necessary for the establishment of more appropriate risk categories. Correct species names are key to species knowledge, and the delimitation of species distribution is a basic criterion with which to establish risk categories (De Grammont & Cuarón 2006; Mota-Vargas & Rojas-Soto 2016; Wheeler *et al.* 2012). Clearly, this first component will have a direct effect on conservation proposals.

The status of the second component is described by the scarcity of demographic studies in Mexican *Ceratozamia* (Pérez-Farrera *et al.* 2000; Pulido *et al.* 2015), which makes it difficult to determine the current state of populations of most species in the genus (including their genetic diversity) and the type of ecological rarity that they represent. This is an important point, because although cycads have been generalized as rare (Donaldson *et al.* 2003), not all species in the group share the same population sizes, degrees of endemism, ecological restrictions and risk status.

The third component is characterized by a lack of evidence. The current effectiveness of conservation strategies for cycads in Mexico is bound to be low, due to the absence of metrics with which to make evaluations, and the limited levels of monitoring. This circumstance is the product of shortcomings of a variety of initiatives, which in some cases have not considered the current conceptual and methodological challenges that restrict the success of standardized methods (Bottrill & Pressey 2012). In this context, current efforts in *Ceratozamia* have reported permanence of some conservation programs, but have failed to critically evaluate their own results (Vovides *et al.* 2010).

The fourth component is perhaps the most complex. It involves the disconnect between conservation and management policies and strategies recommended by biologists, on one hand, and the needs of local communities, usually described from the perspective of sociocultural anthropologists and/or ethnobiologists conducting ethnographic work, or other professionals involved in collecting field data for analyses under diverse social science criteria (including sociology, economics, political science,

environmental history, etc.). This component is, at the same time, open for the collection of new data and the proposal of fresh interpretations, in a way which could involve collaborative methodologies oriented to implement conservation strategies in partnership (Hardin & Remis 2006; Wolverton *et al.* 2015) with biological and cultural conservation as a common goal (*sensu* Orlove & Brush 1996).

Ultimately, our study aims to evaluate the strategies implemented as part of the programs of conservation and management of *Ceratozamia* in the SMO, considering current trends in conservation biology (Mace, 2014). Operationally, we have integrated three separate data sources, each corresponding to a different disciplinary perspective: first, we focus on *Ceratozamia* species, from a basic taxonomic-systematic and evolutionary perspective; in second place, we perform ecological niche modeling, interpreted under ecological and biogeographical criteria; and finally we consider perceptions registered in direct interaction with members of communities inhabiting areas where *Ceratozamia* species grow, from a socio-environmental perspective. The ecological niche modeling approach is included because of the importance of this method for determination of the distribution areas of species and its versatility for the proposal of different conservation scenarios (e.g. Holt 2009; Ortega-Andrade *et al.* 2015; Peterson & Navarro-Sigüenza 2016). In the context of our empirical results, we discuss reasons underlying our selection of methods. Finally, we relate our findings to prospects of further multi- and interdisciplinary integration involving natural and social science perspectives.

6.3 MATERIALS AND METHODS

6.3.1 Species data.

We obtained occurrences for *Ceratozamia* by reviewing the specimens available in the following herbaria: CIB, FCME, K, MEXU, MO, NY, P, SERO, XAL and XALU. This was conducted based on the taxonomic concepts of species proposed in the last list of Mexican cycads by Nicolalde-Morejón *et al.* (2014) and the concepts of *C. delucana* Vázq.-Torres, Moretti & Carvajal-Hernández (Vázquez-Torres *et al.* 2013), *C. tenuis*

(Dyer) D.W. Stev & Vovides (Vovides *et al.* 2016), *C. totonacorum* Mart.-Domínguez & Nic.-Mor. (Martínez-Domínguez *et al.* 2017a) and *C. chamberlainii* Mart.-Domínguez, Nic.-Mor & D.W.Stev. (Martínez-Domínguez *et al.* 2017b). We also included information from fieldwork carried out in 2014-2017. The information was compiled in a database that was verified in a geographic information system (GIS) ArcMap GIS 10.2. In order to determine diversity in the SMO, the points of occurrence were superimposed on the biogeographic provinces proposed by Paniagua & Morrone (2009).

6.3.2 Environmental layers.

To characterize the ecological niches, we used the interpolated climatic layers of the WorldClim project (Hijmans *et al.* 2005) at a spatial resolution of 30'' (~1 km² cell size), which included 19 bioclimatic variables used to characterize species niches. Dimensionality and collinearity between the bioclimatic layers were reduced by applying Principal Component Analysis (PCA). This was performed with the function 'PCARaster' in ENMGadgets (Barve & Barve 2013) R package (R Development Core Team 2012). We retained the first six components for modeling because these components explained ≥ 95 % of the overall variance in environments for all species.

6.3.3 Ecological niche modeling and distribution.

This was performed with Maxent (based on Maximum Entropy; Phillips *et al.* 2006), because of its high predictive capability with presence-only data (Elith *et al.* 2010). We use the 'dismo' package (Hijmans *et al.* 2011) in the software R. Models were calibrated within the accessible area for each species (*sensu* Soberón 2007; Barve *et al.* 2011) through a polygon that represents the watershed system of Mexico, leaving those watersheds where at least one locality record was present, considering this as a representation of dispersion barriers for the species. Despite the low number of records, we used 80% of occurrences for calibration. The models were made with the configuration of five bootstrap type replicas, selecting the one with the highest AUC value offered by the program. The default Maxent parameters were used except for the commands "extrapolate" and "clamping" that were deactivated. The obtained prediction was transformed into a binary map (0 for absence and 1 for presence) using as a criterion

the inclusion of the total number of records in all cases corresponding to the “Minimum Training Presence” that is a threshold offered by the program. The model prediction validation for species with less than 20 presence records was conducted through a Jackknife test proposed by Pearson *et al.* (2007) and for species with over 20 records, was conducted with an applied modification of the ROC (Receiver Operating Characteristic) curve called partial ROC (Peterson *et al.* 2008; Appendix 10, using the program developed by Barve (2008).

6.3.4 Evaluation of the current state of conservation and management strategies.

A richness accumulation map of the species of *Ceratozamia* species was generated using the sum of potential distribution maps of each of the modeled species. This method was selected because there is little information on the biotic interactions required to implement other recently proposed conceptual frameworks, and we did not observe the overprediction of richness that is a symptom in favor of this decision (c.f. Calabrese *et al.* 2014; D’Amen *et al.* 2015a,b). To visualize areas potentially affected by human activity (transformed into diverse land uses), the most recent series (V) of land use and vegetation coverage provided by INEGI (in Spanish, “Instituto Nacional de Geografía y Estadística”), the Mexican government agency for informatics treatment of geographical statistics (INEGI 2013), was used to clip the map of species richness leaving just those areas coinciding with natural vegetation and cutting those areas with anthropogenic modifications (e.g. agriculture, cities, secondary forest etc.). To assess the representativeness of species richness in the program of Protected Natural Areas (PNA), a fresh overlapping of the diverse protection categories was proposed to include the following organizational levels: State, Municipal, Common Land and Private Natural Protected Areas, according to data provided by CONABIO (in Spanish, “Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico, for the year 2015 CONABIO) as well as the Federal Natural Protected Areas 2014 information sets provided by CONANP (in Spanish, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). The layer of Priority Terrestrial Regions (CONABIO, 2004) was also considered. Then, on the basis of the cultural distribution map of Mexican anthropologist Eckard Boege (2008), we generated a final overlapping of the species richness concentrations, in order

to analyze the geographic correspondence of biological diversity of interest in the project with the distribution of non-Western cultural diversity.

For ex-situ conservation, we consulted the main botanical gardens to register their usefulness for conservation in this group and used the only two nurseries for *Ceratozamia* (both for *Ceratozamia tenuis*). These nurseries are located in the municipality of Coacoatzintla, Veracruz and they are in rural peasant communities (“Tlachinola” and “Coacoatzintla”). In order to record the variation in local perceptions considering the community experience in this initiative, we used a content analysis of semi-structured interviews, following common sociocultural anthropology and ethnobiology practices (Bernard, 2011; Albuquerque et al., 2014). Our objective was to capture opinions regarding biological conservation policies established by scientists, and the perception of the effects of such initiatives for cycad conservation. Local collaborators were chosen considering the different levels of participation of the main actors of the models – nurseries– evaluated, on the basis of information on the number of people who participated in these projects. This process identified the following four groups of participants: (1) local-municipal institutional representatives, (2) technical-research representatives, (3) community representatives, and (4) members of the community with no direct participation in the project (Appendix 11). In the case of the “Dos Cerros” nursery, it was not possible to contact municipal representatives when the proposal was originally made (2006) because they had moved out from the community. We interviewed a total of 10 local residents, men and women, from different socioeconomic levels. We designed a semi-structured interview based on the following topics of interest: knowledge of the project, level of participation of the different subjects, and effects of the project on the community (types of benefits, conflicts generated during project management and learning about forest conservation). Where the interviewee was unaware of the conservation initiatives, the concept was explained and the official name of the initiative was used in order to ensure that there was no misinterpretation of the question.

The ethnographic interviews lasted between 10 to 30 minutes, and detailed field notes were taken when it was not possible to make audio recordings. We qualitatively analyzed interviews and the characteristics of the content were used in an attempt to reveal the presence of trends. During the analysis, temporal (developmental) variations were also detected as evaluating the current status of the proposal. This research was conducted during 2016 and all of the participants gave their oral consent for the use of the information. Anonymity of the participants was preserved and the generic term we use to refer to them is *local collaborator*, instead of the outdated term *informant*, which has colonialist overtones.

6.4 Results

6.4.1 Taxonomy of SMO *Ceratozamia* in the context of geographic distribution.

A total of 14 species in the SMO were obtained with 160 unique occurrence records; six of these species are microendemic. Five are located in the southern region of the SMO: *Ceratozamia brevifrons* Miq., *C. morettii* Vázq. & Vovides and *C. tenuis* occur in the Sierra Norte de Puebla-Chiconquiaco region, and *C. mexicana* Brongn. is present at the southern end in a portion of the Antigua Basin and, to a lesser extent, in the Huatusco-Coscomatepec. In turn, *Ceratozamia decumbens* Vovides, Avendaño, Pérez-Farr. & Gonz.-Astorga is distributed in the Huautla-Zongolica region and in a small part of the Orizaba region (Table 9); finally, *C. zaragozae* Medellín-Leal is endemic to the Sierra La Equiteria (San Luis Potosí), which does not geographically form part of the SMO and was not modeled in this study because it has only two occurrence records.

The remaining eight species, located from the center to the extreme of the SMO, have a wider distribution. This is the case of *Ceratozamia fuscoviridis* Moore, widely distributed in the cloud forest region between San Bartolo Tutotepec (Hidalgo) to Cuetzalan (Puebla) and northwest Hidalgo to Huayacocotla in Veracruz. Also, *C. delucana* occupies a wide area despite its restricted distribution in the Sierra Norte de Puebla-Chiconquiaco region (Fig. 33A; Table 9). *C. hildae*, *C. latifolia*, *C. kuesteriana*

and *C. totonacorum* are in at least two forest areas (Table 9), whereas *C. chamberlainii* and *C. sabatoi* despite their wide distribution are in a single forest area.

6.4.2 Richness and land use.

Two zones of concentration of species richness were observed: the northern area, where five species of wide distribution converge, and whose model generated a prediction of suitable ecological conditions for the potential presence of up to three species, and one group to the south in which the species are mainly microendemic (Fig. 34). The land use assessment showed that, of the overall distributional area for *Ceratozamia*, 45.97 percent has been converted into non-natural environments (Fig. 35). The species with the lower potential distribution area are those from the southern richness concentration area. Nevertheless, this area has been largely transformed. *Ceratozamia mexicana* is the species with the greatest natural environmental degradation in its distribution area, mainly as a result of agriculture (Table 9). In contrast, the northern area of richness concentration is the most conserved. The species *C. latifolia* Miq. and *C. hildae* G.P. Landry & M.C. Wilson have greater potential distribution in areas of original vegetation (Figs. 35, 36; Table 9).

6.4.3 Assessment of the current state of conservation and management strategies.

Most of the *Ceratozamia* species analyzed in this study are under *ex situ* conservation in botanical gardens (Table 9). These species are distributed in six different PNAs, where they are conserved *in situ* (Table 9). The Sierra Gorda Biosphere Reserve contains the largest number of species (three species: namely, *Ceratozamia chamberlainii*, *C. sabatoi* Vovides, Vázquez Torres, Schutzman & Iglesias and *C. hildae*). According to their potential distribution, *C. kuesteriana* Regel and *C. fuscoviridis* could be found in the “Altas Cumbres” Federal Reserve, in the Chicamole municipal area of ecological preservation (Fig. 36A; not corroborated in the field). However, there are no botanical records of the presence of this species at that location. On the other hand, most of the distribution of *Ceratozamia* overlaps with some priority terrestrial regions for conservation, including the areas of species richness concentration. This condition is particularly important for

the northern area, because the high number of species included there indicate its importance for conservation of the group (Fig. 36B).

The north and central SMO mountain region of the distribution of *Ceratozamia* and southern extreme of the total distribution of the genus correspond to three priority biological and cultural regions for conservation and development (Fig. 34), two of which correspond to the best preserved zones of the SMO (Fig. 35).

Under the scope of the protection categories established by international (IUCN, 2017-2) and national (NOM-059-SEMARNAT-2010) laws, there is little correspondence and congruence. This is only evident in four species: *Ceratozamia kuesteriana*, *C. decumbens*, *C. zaragozae*, *C. hildae* and *C. sabatoi* (Appendix 12). In the case of *C. fuscoviridis*, the current IUCN category is *critically endangered*, although Pulido et al. (2015), based mainly on the registration of new populations, have proposed the modification of its protection category to *endangered*. In addition, the species with the highest risk categories are those that show less loss of potential habitat.

6.4.4 Models of ex situ management of SMO *Ceratozamia*.

The “Tlachinola nursery” strategy emerged in 1995 as a response to the loss of *C. tenuis* habitat. The initiative was promoted through an institutional conservation program (outside of the community) in order to become a communitarian project. This project, however, was restricted by the idiosyncratic characteristics of the ejido form of communal property/territory common in many rural Mexican regions; it involved the part of the community in charge of *tierras ejidales*, while excluding those inhabitants who owned private lands (Table 10). However, due to failures in social organization, (e.g. at instances in which the community was not directly involved during the process) and the lack of a planned strategy, this project was severely affected by increased conflicts, until it was eventually abandoned. Initially, this strategy had been sustained through direct payments to the inhabitants for activities of care and management of the plants; therefore, when the institutional funding ended and there was a failure to link the community as an essential part of the proposal, the project came to a halt. Despite efforts made during 2014, the process of resuming nursery activities did not continue due to organizational issues between the technical-research part and the community.

The second initiative emerged as a response to another parallel basaltic rock extraction project from the site known as “Dos Cerros”, located in the vicinity of Coacoatzintla. In this project, *Ceratozamia* plants (12,000 individuals) were removed and relocated in nurseries in adjacent land approximately 50 meters away. This proposal was in the hands of a private organization that tried to link these nurseries to the Tlachinola common property (i.e. “ejidal”) nursery. Due to resistance in the community to rock extraction, as well as to internal problems of the company that financed such activity, the project was never concluded; the nurseries were left unfinished and the project failed (Appendix 11: DH1, DH4). These cycad nurseries have since disappeared, but there are some vestiges of surviving plants on the lands that were disturbed and in which maize is now being grown.

6.4.5 Perceptions: conservation and management initiatives.

In both communities, there is a consensus between the informant community members on the concept of conservation. The most recurrent definition of conservation was protection of their natural resources because they need these resources to live. As one inhabitant from Tlachinola phrased it: “*take care of the trees and the animals, to have water because, if we don't have water, we cannot live*” (Appendix 11: T3H). On the contrary, the technical-research part reflects a different concept, portraying conservation as a necessary action to protect wildlife against extinction: “*actions (that) have the intention of preserving wildlife in conditions that can guarantee their existence and permanence*” (Appendix 11: T1H).

Talking of the benefits of these conservation proposals, most of the community members who provided information reported that they expected economic benefits, although these benefits only materialized at the beginning of each proposal. Local collaborators also made reference to the negative effects that were brought to their community, particularly in terms of restrictions on the use of their natural resources imposed by the authorities due to prohibition of the use of this species. The effects of both proposals on both society and cycad conservation did not have a positive effect. On

the contrary, the tendency shows, particularly in the case of Tlachinola, that social discontent was generated towards the plants because of longer-term problems –for instance, their inability to use the land for other productive activities, or difficulties in plant selling. These proposals did not promote the conservation of the forests because they disassociated the importance of cycad species in the ecosystem.

Other effects detected included internal and external conflicts in the community. In Tlachinola, there were difficulties between the community and the technical-research component because of a lack of dialogue, provoking discontent and distrust within the community regarding the potential sale of cultivated plants. One of the local collaborators reported the following: “*the community sometimes asked: why are they taking them (the plants)? They’re already selling them; where are the earnings*” (Appendix 11: T1H). Internal conflicts also appeared, as reported by a different local inhabitant who did not participate: “*some people arrived but they only invited those from the ejido*” (Appendix 11: T2H). In the “Dos Cerros” locality, conflicts arose mainly among the inhabitants of the community; whereas some were in favor of the proposal, others were against. In any case, this initiative implied environmental impacts that would directly affect the entire community, not only for the conservation of cycads. As one local collaborator reported: “*...that would have generated a lot of problems, that hill protects us from the strong winds*” (Appendix 11: D2M).

The inhabitants of both communities and the participants within the technical-research component acknowledge that the viability of both proposals cannot be guaranteed unless some aspects change. These aspects are varied and directly related to the causes of failure: (1) lack of commitment from the technical-research component (who handled the proposal), (2) difficulty selling the plants, (3) organizational problems (lack of agreements) and, (4) no direct involvement of the community in the process. In this regard, other local collaborator said this: “*that nursery didn’t work, those plants can’t be sold, they don’t sell*” (Appendix 11: T2H). However, some people in the community are still interested in participating in other similar conservation proposals.

Table 9. Conservation strategies for the species of *Ceratozamia* in the SMO and description of ecological and social scenarios within the distribution area of each species.

Species	Status of the ecological-biogeographic scenario		Status of the social scenario		Current strategy		
	Endemism	Predicted area (pixels)	Transformed habitat (pixels)	Local uses	Biocultural region	Category	Description
<i>C. brevifrons</i>	Mountain range of Puebla-Chiconquiaco	817	558	Unknown	No	<i>Ex-situ</i>	JBFJC*
<i>C. chamberlainii</i>	Huasteca Alta Hidalguense	3604	2762	Unknown	Yes	<i>Ex-situ</i> <i>In-situ</i>	JBFJC Biosphere Reserve Sierra Gorda
<i>C. decumbens</i>	Huautla-Zongolica; Orizaba	1084	836	Ritual (festivities)	Yes	<i>Ex-situ</i> <i>In-situ</i>	JBFJC State Reserve Metlac-Río Blanco
<i>C. delucana</i>	Mountain range of	1642	1118	Unknown	Yes	<i>In-situ</i>	State Reserve Río Filolobos

<i>C. fuscoviridis</i>	Puebla- Chiconquiaco Cloud Forest of San Bartolo Tutotepec to Cuetzalan;	6674	3593	Ritual (festivities) and ornamental on national holidays	Yes	<i>Ex-situ</i>	and surroundings JBFJC
	Cloud Forest of the NE of Hidalgo to Huayacocotla					<i>In-situ</i>	National Park Los Mármoles
<i>C. hildae</i>	Vestiges of San Luis Potosí; Cloud Forest of the NE of Hidalgo to Huayacocotla	6631	2206	Unknown	Yes	<i>Ex-situ</i>	JBFJC
	Cloud Forest of the NE of Hidalgo to Huayacocotla					<i>In-situ</i>	Biosphere Reserve Sierra Gorda
<i>C. kuesteriana</i>	“El Cielo”; Canyons of Nuevo León	19,599	8748	Unknown	Yes	<i>Ex-situ</i>	JBFJC
						<i>In-situ</i>	Biosphere Reserve El Cielo

	and Tamaulipas							
<i>C. latifolia</i>	Vestiges of San Luis Potosí; Cloud Forest of the NE of Hidalgo to Huayacocotla	8148	2729	Seeds for food	Yes	<i>Ex-situ</i>	JBFJC	
<i>C. mexicana</i>	Basin of la Antigua; Huatusco- Coscomatepec	737	647	Unknown Cones to kill insects	No	<i>Ex-situ</i>	JBFJC Nursery “Tlachinola”	
<i>C. morettii</i>	Mountain range of Puebla- Chiconquiaco	782	535	Cones to kill insects	No	<i>Ex-situ</i>	JBFJC	
<i>C. sabatoii</i>	Cloud Forest of the NE of Hidalgo to	1447	524	Unknown	Yes	<i>Ex-situ</i>	JBFJC	

Huayacocotla							
						<i>In-situ</i>	Biosphere Reserve Sierra Gorda National Park Los Mármoles
<i>C. tenuis</i>	Mountain range of Puebla-Chiconquiaco	258	203	Ritual (festivities)	No	<i>Ex-situ</i>	JBFJC
				Cones to kill insects		<i>In-situ</i>	Nursery "Tlachinola"; Nursery "Dos Cerros"
<i>C. totonacorum</i>	Cloud Forest of San Bartolo Tutotepec to Cuetzalan; Cloud Forest of the NE of	4345	1073	Ritual (festivities)	Yes		Hydrological Basin of River Necaxa

	Hidalgo to Huayacocotla						
<i>C. zaragozae</i>	Mountain range the Equiteria	NA	NA	Unknown	No	<i>Ex-situ</i>	JBFJC

* Botanical garden “Francisco Javier Clavijero”.

Ilustración 33. Modeled potential geographic distribution maps of a widely distributed and a microendemic species, respectively: (A) *Ceratozamia fuscoviridis*, (B) *C. tenuis*.

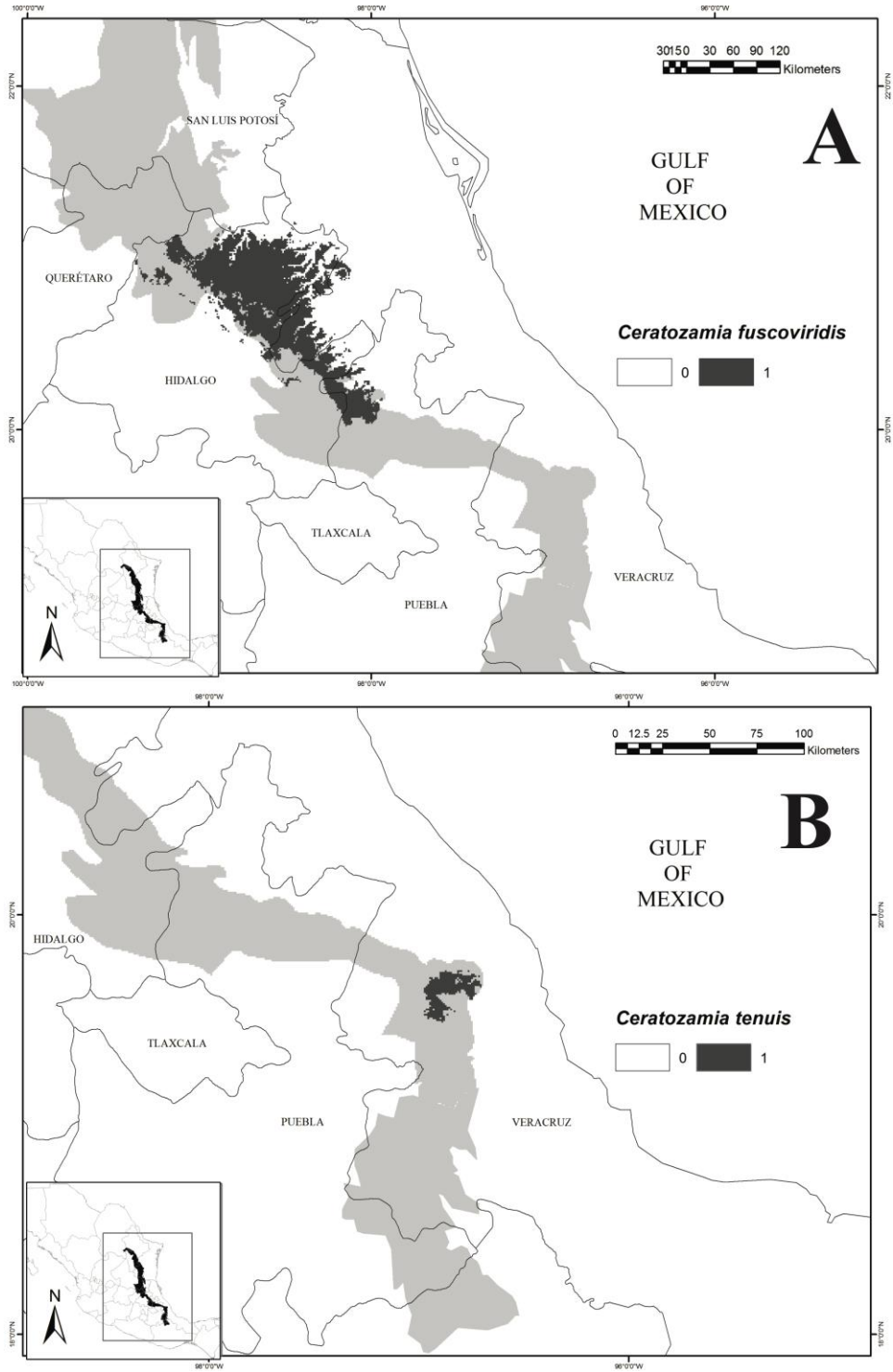
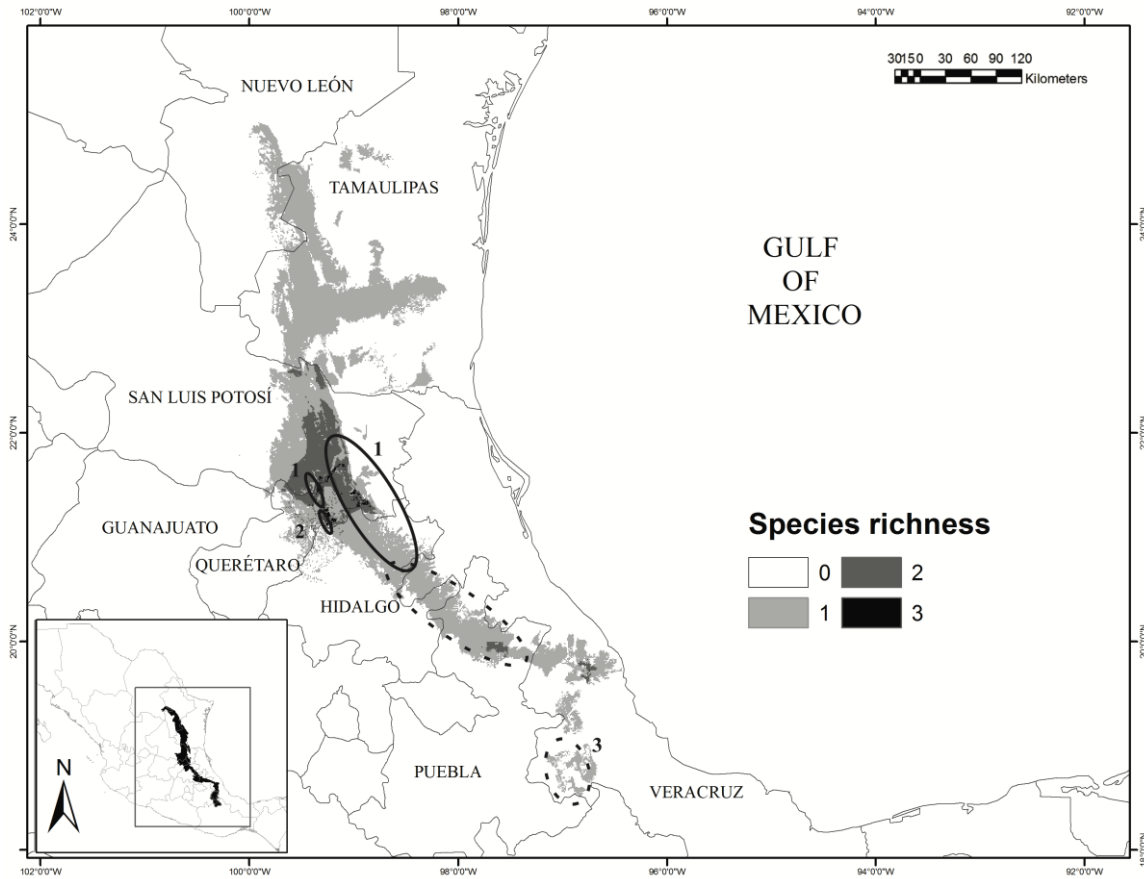


Ilustración 34. Map of modeled potential species richness (darker areas represent higher numbers of species).



Priority biocultural regions for conservation and development are shown in the species richness map (ellipsoids; continuous line represents high richness concentration and discontinuous line represents low concentration of species); 1. Huastecas-Sierra Norte de Puebla, 2. Sierra Gorda-Barrancas de Metzititlán, 3. Zongolica-Sierra Norte de Oaxaca.

Ilustración 35. Map of modeled potential species richness clipped with transformed land uses.

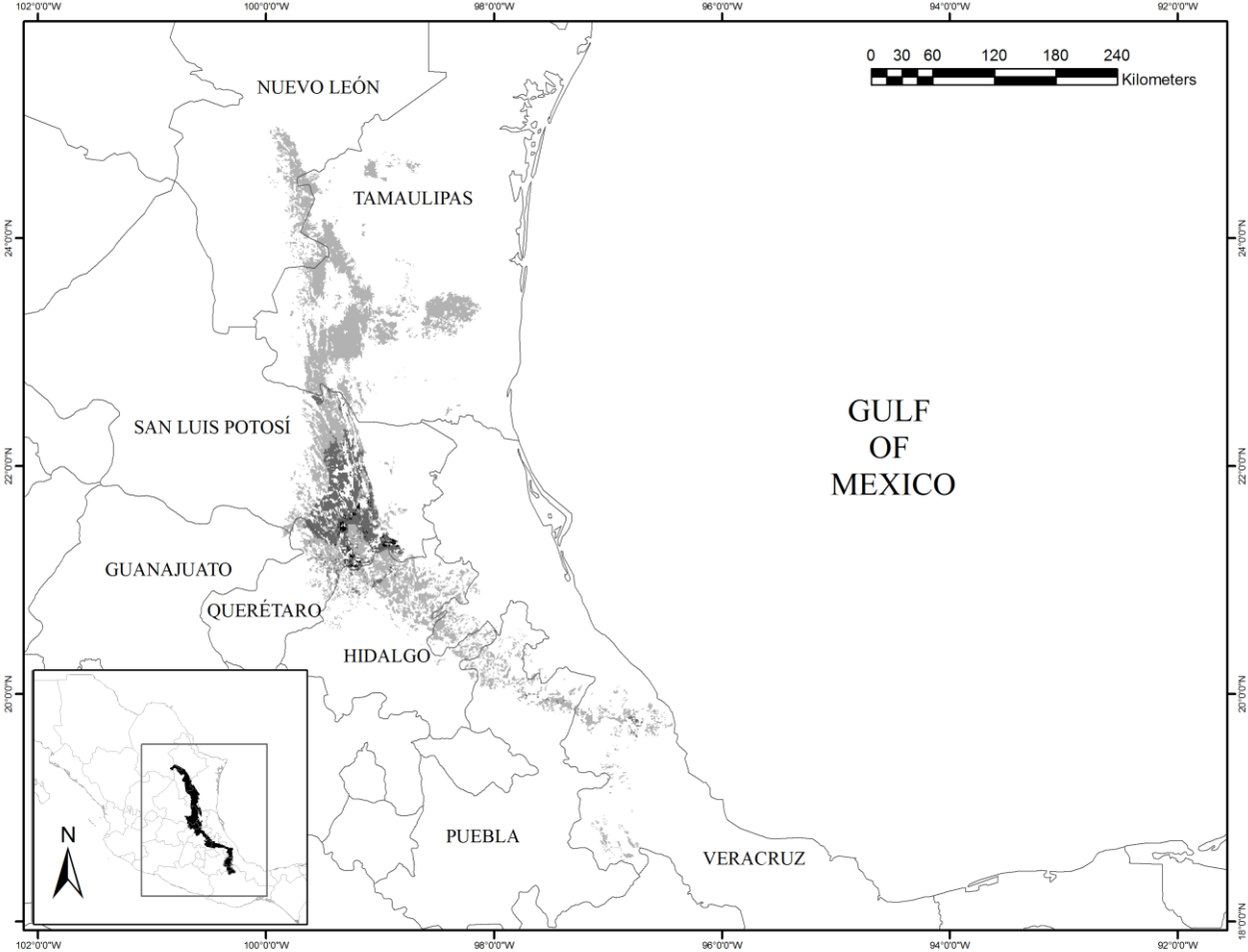


Ilustración 36. (A) Map of modeled potential species richness and Protected Natural Areas (polygons), and (B) Priority Terrestrial Regions for Conservation map (polygons).

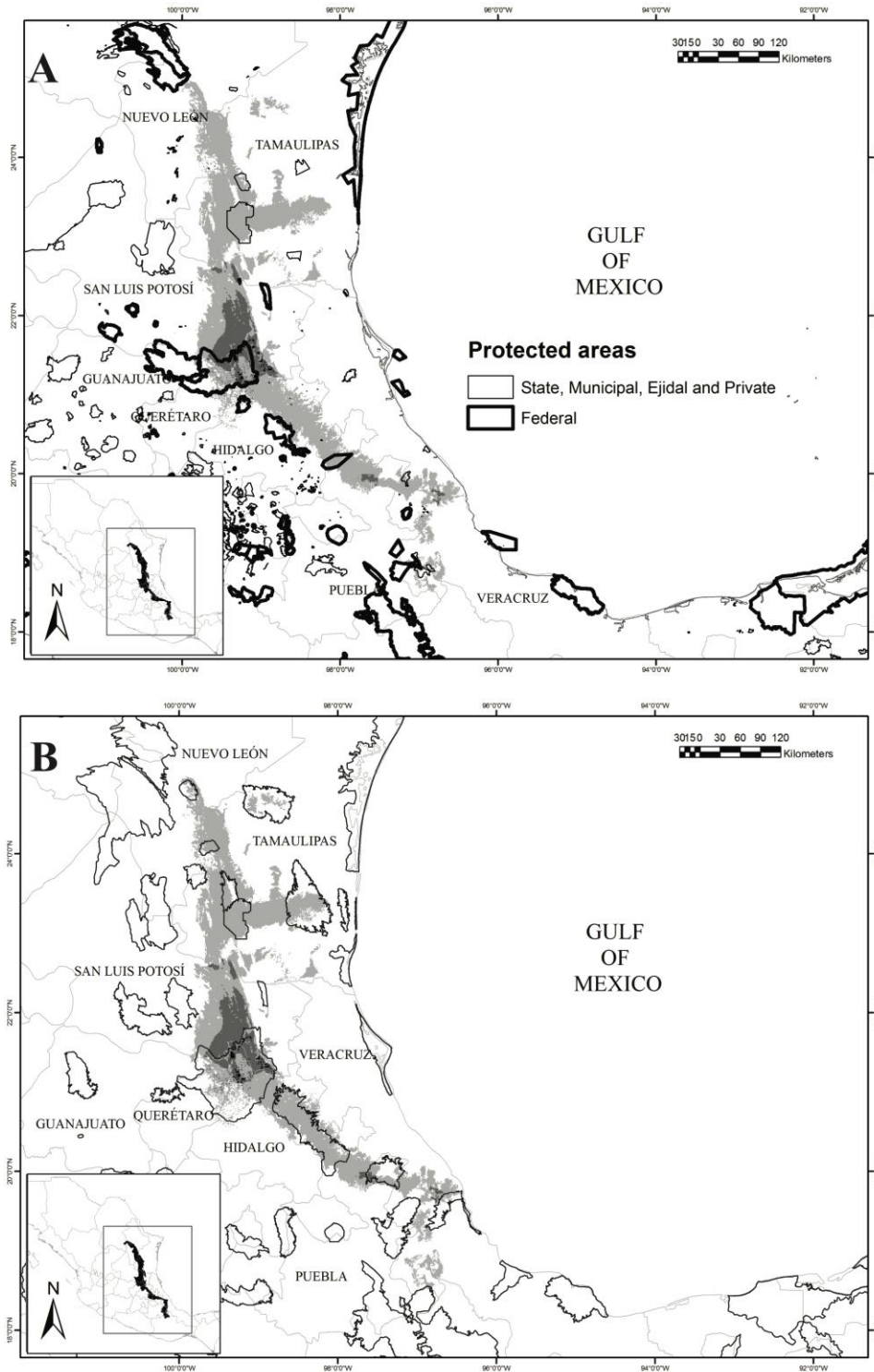


Table 10. Development process of the proposal, current status and impacts.

Species	Planning process	Starting year	Form of organization	Description		Indicators over time	Current status	Impact
				Approach	Detail			
<i>Ceratozamia tenuis</i>	-Nursery creation (Tlachinola)	1995	Ejidal	Natural	Preserve one species of the cloud forest	T ₁ Institutional organization T ₂ Transplant and cultivation of plants in nursery	Transition	Negative
				Financial	Economic alternative	T ₃ Disinterest in the community upon the termination of payment for work service		
				Social	Develop conservation awareness	T ₄ Administrative change (institutional manager)		

						T ₅ Attempt to rehabilitate the nursery-abandonment		
<i>Ceratozamia tenuis</i>	-Plant "rescue" -Nursery creation (Dos Cerros)	2006	Private	Natural	Move a population to managed nurseries	T ₁ Plant "rescue" T ₂ Transplant and cultivation of plants in a community-based and private nursery	Canceled	Negative
				Financial	Economical alternative	T ₃ Breaking of network		
				Social	Develop conservation awareness			

6.5 DISCUSSION

The proposal to evaluate the conservation and management strategies described here assumes a framework that goes beyond standard conservation biology. As such, it implies multi- and interdisciplinary activities, which require the active participation of natural and social scientists to achieve their goals (Lindenmayer & Hunter 2010; Halme *et al.* 2015; Bennet 2016). The linkage of results obtained under this integrative academic perspective allowed us to carry out an overall diagnostic to identify the areas and key points that could enable effective conservation improvements to be made in the field of multi- and interdisciplinary conservation of *Ceratozamia*.

Our research produced three main results, which arguably contribute to our understanding of conservation efforts, at the same time demonstrating challenges for future studies. From the outset we identify the need to unify approaches from basic and applied and/or social science, coherent with a holistic perspective to complex problems (Knight *et al.* 2006; Lindenmayer & Hunter 2010): from this perspective, biological conservation requires both information on species as well as acceptance of science-based programs by the communities, taking into consideration their own priorities and viewpoints.

From this starting point, we detected that lack of reliable taxonomic information on *Ceratozamia* is reflected in problems in the assignation of categories of protection for the genus in both the IUCN and the NOM-059-SEMARNAT-2010. One example is *Ceratozamia tenuis*, a recently described species with taxonomic implications for *C. mexicana*, given that the first binomial is currently segregated from the taxonomic concept of this species, rendering the concept of the latter species less inclusive (Table 10). For this particular example, we suggest it is necessary not only to categorize the new taxonomic entity, but also to reevaluate the conservation status of the closely related *C. mexicana*, to avoid basic biology mistakes with potential, direct implications for policies of conservation and management of these species.

Still on the taxonomic-systematic side of the study, we also detect that specific epithets alone could themselves lead to omission errors. Thus, it is necessary to consider the history of changes in taxonomic concepts (i.e. when the same name can acquire different meanings over time) as a significant part of conservation (see Franz *et al.* 2008).

The second point relates to knowledge of the ecological correlates of geographic distribution patterns of species, and the current status of biological conservation in Sierra Madre Oriental species of *Ceratozamia*. As part of the current national Protected Natural Areas System, conservation efforts cover only a part of the northern area of the SMO, with the highest potential species richness concentration (Fig. 36A, Table 9). Evidence of recent dramatic declines in natural habitats in Veracruz is consistent with modeling results. *Ceratozamia* species in this local region have restricted geographical distributions, which predisposes them to a high risk of extinction caused by habitat destruction (Donaldson *et al.* 2003). Across the State of Veracruz, which hosts high diversity and endemism for *Ceratozamia*, protected areas do not cover the highest concentrations of species richness. In addition, despite being in a protected area, some species such as *Ceratozamia delucana* and *C. decumbens* have lost more than half (68% and 77%, respectively) of their potential distributional area (Table 9). Also, in protected natural areas, the original vegetation has been dramatically reduced (Fig. 35).

The southern zone of the SMO is one of the most threatened, with a vegetation cover that has been severely transformed from the original (Fig. 35). Therefore, species in the southern zone of *Ceratozamia*'s restricted distribution require an urgent plan for conservation and management. Additionally, there is a clear correspondence between the distribution of *Ceratozamia* and the main Priority Terrestrial Regions for Conservation. Unfortunately, the transformation of natural habitats in these regions continues to considerably reduce forest cover. Thus, new conservation actions are required to mitigate this loss of diversity in areas considered relevant for many other taxonomic groups (of both botanical and zoological interest).

Information obtained through ecological niche modeling contributed significantly to knowledge of distributional richness patterns. These data, together with information on current land use (Fig. 34), indicates a disparity with respect to current protection categories. This demonstrates the need to re-evaluate the conservation status of the species, which could be verified during fieldwork on some populations of all species. On the other hand, it should be noted that the best preserved areas correspond to the main priority biocultural regions for conservation and development (with the exception of the distribution area of *C. decumbens*). Interestingly, these correspondences could reflect past work of diverse Mesoamerican peoples, which could be interpreted in terms of our current concepts of nature conservation (Toledo *et al.* 2003; Barrera-Bassols & Toledo 2005), even though those peoples did not necessarily have equivalent cognitive categories in their own languages. It is precisely these areas that present potentially the highest number of cycad species (Fig. 34).

Our analyses and interpretation of the third point suggest out that success in conservation and management of species requires an evaluation of the particular objectives. This implies involvement of human communities –both locals and foreigners– as well and considerations of the biology of the group to be conserved, in order to avoid negative perceptions towards these types of strategies of conservation and management (Table 10). Undoubtedly, this situation limits the potential applicability of new conservation and management programs in the southern central zone of the SMO where *Ceratozamia tenuis*, a species severely affected by habitat loss, is found (Fig. 33B; Table 9).

Nevertheless, despite the conflicts generated and failed efforts, a sector of community shows interest in nature conservation, as well as an awareness of the importance of conserving the forests and, therefore, their own natural resources. In contrast, there is also strong tendency towards commodification of nature, which is reflected in the semi-structured interviews, “*those plants were going to be sold and we were going to subsist from these sales*” (Appendix 11: T3H); “*in the beginning of the project we were paid for our daily labor*” (Appendix 11: D3H). Our results also show some contrast in stances toward conservation, when technicians’ opinions are compared

to those of community inhabitants. Sometimes during the implementation of conservation initiatives, local inhabitants have been considered as employees, rather than principal participants in such strategies. To avoid such conflicts, we suggest that community inhabitants should be involved in the planning process onwards and that parallel efforts should address the lack of basic services in those communities. On the other hand, the International Plan of Action for Cycads includes key axes in conservation and management that, while constituting reasonable efforts, are not well supported by evidence (Bottrill & Pressey 2012). Special attention has been paid to *ex situ* strategies, but with no initiatives in place to protect natural habitats, the situation of the group could become critical. Therefore, our results suggest the need to review the International Plan of Action for Cycads, mainly in the practice.

In this context, we consider that new conservation and management strategies for cycads should initially develop under a joint taxonomic and ecological-biogeographic framework, and later integrate local communities as a fundamental part of the proposals such that they become principal actors. This scheme includes giving up intensive cultivation of cycads for commercialization through nurseries; it is already proven that this strategy has not produced good results, both for cycads and local people (Table 10). In the only two *ex situ* management study cases of *Ceratozamia*, nurseries were consolidated into sustainably managed units, known officially in Mexico as “Unidades de Manejo Ambiental” (UMAs, or Management Units for the Conservation of Wildlife). However, in the case of Tlachinola, consolidation did not occur because of the lack of market strategies and of constancy in the activities. On the other hand, cases such as the “Vivero Monte Oscuro”, which was an UMA for *Dioon edule* Lindl. located in the State of Veracruz, should be considered in detail. This nursery began at the community level, but various internal and external conflicts in the work group, such as low or null sales of cycads, resulted in the disintegration of the group. To date, only one person of the community is continuing with the initiative. Under this scenario, the current owner modified the original proposal to include *Zamia furfuracea* L. f. and *Beaucarnea recurvata* Lem., as a way to diversify this UMA. Low sales, low prices and very high investments of time in relation to benefits –due in part to the slow growth of *Dioon*

individual plants— eventually forced the producer to combine work on this UMA with other productive activities (C. Díaz, pers. comm.).

Overall, we conclude that the homogeneous models of cycad cultivation should be abandoned, and substituted by diversified models featuring a range of products and practices. This outlook can be supplemented by community conserved areas. Such areas promote the integration of local/traditional knowledge and are effective as diversity reservoirs (Berkes 2004, 2009; Shahabuddin & Rao 2010). In particular, these schemes could work on diverse richness concentration areas of species of this genus, such as *Ceratozamia sabatoi*, *C. hildae*, *C. kuesteriana*, *C. zaragozae* and *C. fuscoviridis*, which are distributed in priority areas for biocultural conservation and development (Fig. 34). For some of these areas, cultural importance of some of these species as religious symbols has been ethnobotanically recorded. Representing an interdisciplinary framework involving anthropological and/or social science perspectives in the planning and development of proposals, this alternative conservation model would address the manifold aspects of conservation in the real world.

In this work, we have presented a comprehensive perspective on conservation issues related to Mexican *Ceratozamia* species distributed along the Sierra Madre Oriental (SMO). Unfortunately, our results show impressive declines for species in this group across its distributional range (Fig. 35). Most species taxa occur outside protected areas, and *ex-situ* conservation has received special attention, botanic gardens having played an important role in conservation (Griffith *et al.* 2015). Finally, protected species that occur in a narrow geographical area and/or are strictly dioecious, will have reduced distribution ranges and populations when their areas are fragmented by human activities. In turn, this process will leave them vulnerable to extinction at a much higher rate than other species. Conserving these species and another species in genera like *Dioon* and *Zamia* L., calls for a change in conservation perspectives that unifies rather than hinders the use of resources with a full participation of local communities.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by CONACyT grant No. 134960 and derives from work performed by LMD to fulfill the requirements to obtain a Master of Science degree at the Universidad Veracruzana (State of Veracruz), Mexico. The first author thanks CONACyT for the award of a Masters degree scholarship. The authors also thank C. Yañez-Arenas for advice on ecological niche modeling, and A. Méndez-Durán for assistance in the application of interviews. Special thanks to S. Jiménez-García for advice on the sociocultural anthropology aspects of this study. Finally, we thank the curators of all herbaria explicitly mentioned in the text, and last –but not least– we acknowledge our local collaborators in the municipality of Coacoatzintla communities for their cooperation.

6.6 LITERATURE CITED

- ALBUQUERQUE, U. P., L. V. FERNANDES CRUZ DA CUNHA, R. FARIAS PAIVA DE LUCENA, AND R. R. NÓBREGA-ALVEZ. 2014. *Methods and techniques in ethnobiology and ethnoecology*. New York: Humana Press/Springer.
- BARRERA-BASSOLS, N., AND V. M. Toledo. 2005. Ethnoecology of the Yucatec Maya: symbolism, knowledge, and management of natural resources. *Journal of Latin American Geography* 4: 9–41.
- BARVE, N. 2008. Tool for Partial-ROC, ver 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.
- BARVE, N., AND V. BARVE. 2013. ENMGadgets: tools for pre and post processing in ENM workflows. <https://github.com/vijaybarve/ENMGadgets>.
- BARVE, N., V. BARVE, A. JIMÉNEZ-VALVERDE, A. LIRA-NORIEGA, S. A. MAHERA, A. T. PETERSON, J. SOBERÓN, AND F. VILLALOBOS. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol Modell* 222: 1810–1819.
- BENNETT, N. J. 2016. Using perceptions as evidence to improve conservation and environmental management. *Conserv. Biol.* 30: 582–592.
- BERKES, F. 2004. Rethinking Community-Based Conservation. *Conserv. Biol.* 18: 621–630.

- BERKES, F. 2009. Community conserved areas: policy issues in historic and contemporary context. *Conserv Lett* 2: 19–24.
- BERNARD, H. R. 2011. *Research methods in anthropology. Qualitative and quantitative approaches*. Fifth edition. Plymouth, United Kingdom: AltaMira Press.
- BOEGE, E. 2008. *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. (1st ed.). México, D. F.
- BOTTRILL, M. C., AND R. L. PRESSEY. 2012. The effectiveness and evaluation of conservation planning. *Conserv Lett* 5: 407–420.
- CALONJE, M., D. W. STEVENSON, AND L. STANBERG. 2013-2017. The World List of Cycads, online edition. <http://www.cycadlist.org>. Accessed 27.05.17.
- CALABRESE, J. M., G. CERTAIN, C. KRAAN, AND C. F. DORMANN. 2014. Stacking species distribution models and adjusting bias by linking them to macroecological models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 99–112.
- CITES. 2017. *Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres*. <https://cites.org/esp/disc/text.php>
- CONABIO. 2004. *Regiones Terrestres Prioritarias*. Escala 1:1000000. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> Accessed 27.05.17.
- CONABIO. 2015. *Áreas Naturales Protegidas Estatales, Municipales, Ejidales y Privadas de México 2015*. (1st ed.). <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> Accessed 25.05.17.
- CONANP. 2014. *Áreas Naturales Protegidas Federales de México, Septiembre 2014*. Escala: 1:0. (1st ed.). <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> Accessed 25.05.17.
- CONDAMINE, F. L., N. S. NAGALINGUM, C. R. MARSHALL, AND H. MORLON. 2015. Origin and diversification of living cycads: a cautionary tale on the impact of the branching process prior in Bayesian molecular dating. *BMC Evol. Biol.* 15: 65.
- CONTRERAS-MEDINA, R. 2004. Gimnospermas. *In* I. Luna., J. J. Morrone, and D. Espinosa-organista, (Eds.). *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, pp. 137–148. México, D.F.

- D'AMEN, M., A. DUBUIS, R. F. FERNANDES, J. POTTIER, L. PELLISSIER, AND A. GUISAN. 2015a. Using species richness and functional traits predictions to constrain assemblage predictions from stacked species distribution models. *J. Biogeogr.* 42: 1255–1266.
- D'AMEN, M., J. N. PRADERVAND, AND A. GUISAN. 2015b. Predicting richness and composition in mountain insect communities at high resolution: a new test of the SESAM framework. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 1443–1453.
- DE GRAMMONT, P. C., AND A. D. CUARÓN. 2006. An Evaluation of Threatened Species Categorization Systems Used on the American Continent. *Conserv. Biol.* 20: 14–27.
- DONALDSON, J. S. 2003. Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Cycad Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- DONALDSON, J. S., B. DEHGAN, A. P. VOVIDES, AND W. TANG. 2003. Cycads in trade and sustainable use of cycad populations. *In* J. S. Donaldson (Ed.). Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan, pp. 39–47. H. Charlesworth & Co Ltd., UK.
- EGUILUZ DE ANTUÑANO, S., M. ARANDA-GARCÍA, AND R. MARRETT. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIII: 1–26.
- ELITH, J., M. KEARNEY, AND S. J. PHILLIPS. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol Evol* 1: 330–342.
- ESPINOSA, D., C. AGUILAR, AND S. OCEGUEDA. 2004. Identidad biogeográfica de la Sierra Madre Oriental y posibles subdivisiones bióticas. *In* I. Luna., J. J. Morrone, and D. Espinosa-Organista, (Eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, pp. 487–502. México, D.F.
- FRANZ, N. M., R. K. PEET, AND A. S. WEAKLEY. 2008. On the use of taxonomic concepts in support of biodiversity research and taxonomy. *In* Q. D. Wheeler (Ed.). The New Taxonomy, pp. 63–86. Systematics Association Special Volume (74). Taylor & Francis, Boca Raton, FL.

- GRAHAM, D. A., M. A. BONTA, AND R. ULLOA. 2011. Cycad Conservation, Peasant Subsistence, and the Military Coup in Honduras. *Soc Nat Resour* 24: 193–200.
- GRIFFITH, M. P., M. CALONJE, A. W. MEEROW, F. TUT, A. T. KRAMER, A. HIRD, T. M. MAGELLAN, AND C. E. HUSBY. 2015. Can a botanic garden cycad collection capture the genetic diversity in a wild population? *Int. J. Plant Sci.* 176: 1–10.
- GUAL-DÍAZ, M., AND F. GONZÁLEZ-MEDRANO. 2014. Los bosques mesófilos de montaña en México. *In* M. Gual-Díaz, and A. Rendón-Correa (Eds.). *Bosques Mesófilos de Montaña de México diversidad, ecología y manejo*, pp. 27–67. México, D.F.
- HALME, P., S. KUUSELA, AND A. JUSLÉN. 2015. Why taxonomists and ecologists are not, but should be, carpooling? *Biodivers. Conserv.* 24: 1831–1836.
- HARDIN, R., AND M. J. REMIS. 2006. Biological and cultural anthropology of a changing tropical forest: a fruitful collaboration across subfields. *Am Anthropol* 108: 273–285.
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES, AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965–1978.
- HIJMANS, R. J., S. J. PHILLIPS, J. LEATHWICK, AND J. ELITH. 2011. Dismo: species distribution modeling-R package version 0.7–17. <http://www.r-project.org/cran>.
- HOLT, R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *PNAS* 106: 19659–19665.
- INEGI. 2013. Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación escala 1:250 000, serie V. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> Accessed 25.02.17.
- IUCN. 2017-2. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/> Accessed 13.07.17.
- KNIGHT, A. T., R. M. COWLING, AND B. M. CAMPBELL. 2006. An Operational Model for Implementing Conservation Action. *Conserv. Biol.* 20: 408–419.
- LINDENMAYER, D., AND M. HUNTER. 2010. Some Guiding Concepts for Conservation Biology. *Conserv. Biol.* 24: 1459–1468.
- MACE, G. M. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 359: 711–719.
- MACE, G. M. 2014. Whose conservation? *Science* 345: 1558–1560.

- MARTÍNEZ-DOMÍNGUEZ, L., F. NICOLALDE-MOREJÓN, D. W. STEVENSON. 2017a. Qualitative and quantitative morphological evidence for recognition of a new species within *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Mexico. *Phytotaxa* 317: 017–028.
- MARTÍNEZ-DOMÍNGUEZ, L., F. NICOLALDE-MOREJÓN, D. W. STEVENSON, AND F. VERGARA-SILVA. 2017b. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from the Sierra Norte of Puebla, Mexico. *Brittonia* DOI 10.1007/s12228-017-9486-0.
- MORRONE, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* 33: 355–361.
- MOTA-VARGAS, C., AND O. ROJAS-SOTO. 2016. Taxonomy and ecological niche modeling: Implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendrortyx*). *J Nat Conserv* 29: 1–13.
- NICOLALDE-MOREJÓN, F., J. GONZÁLEZ-ASTORGA, F. VERGARA-SILVA, D. W. STEVENSON, O. ROJAS-SOTO, AND A. MEDINA-VILLARREAL. 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Rev Mex Biodivers* 85: S114–S125.
- ORLOVE, B. S., AND S. B. BRUSH. 1996. Anthropology and the conservation of biodiversity. *Annu Rev Anthropol* 25: 329–352.
- ORTEGA-ANDRADE, M., D. A. PRIETO-TORRES, I. GÓMEZ-LORA, AND D. J. LIZCANO. 2015. Ecological and Geographical Analysis of the Distribution of the Mountain Tapir (*Tapirus pinchaque*) in Ecuador: Importance of Protected Areas in Future Scenarios of Global Warming. *PLoS ONE* 10: e0121137.
- PANIAGUA, L., AND J. J. MORRONE. 2009. Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *J. Biogeogr.* 36: 1939–1944.
- PEARSON, R. G., C. J. RAXWORTHY, M. NAKAMURA, AND T. PETERSON. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeogr.* 34: 102–117.
- PÉREZ-FARRERA, M. A., P. F. QUINTANA-ASCENCIO, B. SALVATIERRA-IZABA, AND A. P. VOVIDES. 2000. Population Dynamics of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *J. Torrey Bot. Soc.* 127: 291–299.

- PETERSON, A. T., AND A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2016. Bird conservation and biodiversity research in Mexico: status and priorities. *J. Field Ornithol.* 87: 121–132.
- PETERSON, A. T., M. PAPES, AND J. SOBERÓN. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modelling. *Ecol Modell* 213: 63–72.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, AND R. E. SCHAPIRED. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell* 190: 231–259.
- PULIDO, M. T., M. VARGAS-ZENTENO, A. VITE-REYES, AND A. P. VOVIDES. 2015. Range extension of the endangered Mexican cycad *Ceratozamia fuscoviridis* Moore (teosintle): implications for conservation. *Trop Conserv Sci* 8: 778–795.
- SEMARNAT. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. <http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/> Accessed 25.02.17.
- SHAHABUDDIN, G., AND M. RAO. 2010. Do community-conserved areas effectively conserve biological diversity? Global insights and the Indian context. *Biol. Conserv.* 143: 2926–2936.
- SOBERÓN, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115–1123.
- STEVENSON, D. W., A. P. VOVIDES, AND J. CHEMNICK. 2003. Regional Overview: New World. In J. S. Donaldson (Ed.). *Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan*, pp. 31 – 38. H. Charlesworth & Co Ltd., UK.
- TANG, W., J. S. DONALDSON, AND T. WALTERS. 2003. A unifying framework for cycad conservation. In J. S. Donaldson (Ed.). *Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan*, pp. 54 – 57. H. Charlesworth & Co Ltd., UK.
- TOLEDO, V. M., B. ORTIZ-ESPEJEL, L. CORTÉS, P. MOGUEL, AND M. D. J. ORDOÑEZ. 2003. The multiple use of tropical forests by indigenous peoples in Mexico: a case of adaptive management. *Conservation Ecology* 7: 9.
- VÁZQUEZ-TORRES, M., A. MORETTI, AND C. CARVAJAL-HERNÁNDEZ. 2013. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico. *Delpinoa* 50–51: 129–133.

- VITE-REYES, A., M. T. PULIDO, AND J. C. FLORES-VÁZQUEZ. 2013. Estrategia estatal de conservación de las cícadas (Zamiaceae): una propuesta para el estado de Hidalgo, México. *Rev. Biol. Trop.* 61: 1119–1131.
- VOVIDES, A. P., AND C. G. IGLESIAS. 1994. An integrated conservation strategy for the cycad *Dioon edule* Lindl. *Biodivers. Conserv.* 3: 137–141.
- VOVIDES, A. P., M. A. PÉREZ-FARRERA, M. VÁZQUEZ-TORRES, AND U. SCHIPPMANN. 2002. Peasant nurseries: A concept for an integrated conservation strategy for cycads in Mexico. *In* M. Maunder, C. Clubbe, C. Hankamer, and M. Groves (Eds.). *Plant Conservation in the Tropics: Perspectives and Practice*, pp. 421–444. Richmond, Royal Botanic Gardens, Kew.
- VOVIDES, A. P., M. A. PÉREZ-FARRERA, AND C. IGLESIAS. 2010. Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bull.* 65: 603–611.
- VOVIDES, A. P., D. W. STEVENSON, M. A. PÉREZ-FARRERA, S. LÓPEZ, AND S. AVENDAÑO. 2016. What is *Ceratozamia mexicana* (Zamiaceae)? *Bot Sci* 94: 419–429.
- WALTERS, T. 2013. Off-site collections. *In* J. S. Donaldson (Ed.). *Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan*, pp. 48–53. H. Charlesworth & Co Ltd., UK.
- WHEELER, Q. D., S. KNAPP, D. W. STEVENSON, J. STEVENSON, S. D. BLUM, B. M. BOOM, G. G. BORISY... 2012. Mapping the biosphere: exploring species to understand the origin, organization and sustainability of biodiversity. *System. Biodivers.* 10: 1–20.
- WOLVERTON, S., J. M. NOLAN, AND W. AHMED. 2015. Ethnobiology, political ecology, and conservation. *J Ethnobiol* 34: 125–152.

Discusión general

Tradicionalmente, taxónomos, ecólogos y biólogos de la conservación trabajan de manera independiente sin establecer una línea de comunicación directa entre ellos, lo cual dificulta el uso de la información generada por cada área para conservar la diversidad biológica (Mace, 2004; Halme et al., 2015). En este trabajo se implementó un modelo con diversas fuentes de evidencia provenientes de diferentes disciplinas biológicas para ligar la taxonomía y ecología con la conservación, utilizando como modelo de estudio las especies de *Ceratozamia* de la SMO.

Las tres disciplinas analizadas contribuyeron al desarrollo de una ciencia de la conservación multidisciplinaria con una comprensión más amplia de las interacciones socio-ecológicas implícitas en la conservación biológica. Cada uno de los campos mostró lecciones particulares que delinean la importancia de integrar los componentes, es decir, taxonomía, ecología y conservación, en el desarrollo de estrategias de conservación.

Taxonomía

El primer componente en la red de relaciones disciplinarias es la taxonomía. Esta ciencia representa el punto de partida para los otros dos componentes. El desconocimiento de lo que implica un nombre científico, los cuales contienen las propiedades que caracterizan a las especies (Valdecasas et al., 2014; Franz y Peet, 2009) podría conllevar a avances en ecología y conservación que no sean compatibles con las entidades biológicas de la naturaleza. Sin conocimiento taxonómico adecuado, la ecología y conservación se ven obstaculizadas (Brito, 2004; Halme et al., 2015).

La filogenia representó el primer eslabón de este componente debido a que con las reconstrucciones filogenéticas no solo se conocen las relaciones de hermandad, también se infieren los escenarios evolutivos y los resultados pueden (y deberían) traducirse en clasificaciones (Franz, 2005). En este estudio, con evidencia morfológica (cualitativa y cuantitativa) y molecular se detectaron autapomorfías y combinaciones de estados de carácter útiles para la diagnosticabilidad de las especies. Los resultados permitieron la

diagnosticabilidad de 14 especies en la Sierra Madre Oriental. Dentro de este escenario taxonómico se describen dos especies nuevas para la ciencia, *Ceratozamia totonacorum* (Figuras 7, 8) y *C. chamberlainii* (Figuras 14, 15), y se corrobora la sinonimia de *C. microstrobila*.

Con la información obtenida desde la inferencia filogenética se propusieron escenarios evolutivos considerando evidencia ecológica y biogeográfica (Figura 3). Este escenario contrasta con los modelos previamente propuestos para *Ceratozamia* y genera nuevas interrogantes que requieren intervención de otras áreas como la biología del desarrollo (c.f. González y Vovides, 2012). La relevancia del tratamiento taxonómico radica en su aplicabilidad y repercusión directa en los usuarios de la taxonomía porque de esta manera los nombres científicos adquieren su carácter predictivo (Knapp et al., 2004; Wheeler et al., 2004). Debido a que el último tratamiento taxonómico completo a nivel de especie para todo el género se realizó hace más de un siglo y desde entonces el trabajo se ha concentrado en grupos pequeños (Miquel, 1868; Vovides et al., 1983; Avendaño et al., 2003; Pérez-Farrera et al., 2014), la información obtenida aquí por su extensión es relevante para la historia del género y representa un punto de partida para futuros análisis de todo el género.

Generalmente, las circunscripciones taxonómicas implican reasignaciones a los binomios y a sus propiedades biológicas, por lo que, los usuarios fácilmente pueden incurrir en omisiones e incluso errores taxonómicos conceptuales que podrían tener un impacto directo sobre las estrategias y sus resultados (Franz y Peet, 2009). En este estudio el mapeo gráfico de las relaciones conceptuales entre los binomios del grupo analizado, particularmente, de los relacionados con *Ceratozamia mexicana* (Figura 25), facilitarán el acceso e interpretación de la información taxonómica a los ecólogos y biólogos de la conservación.

Ecología

El orden Cycadales ha sido foco de atención por sus interacciones y características ecológicas como la presencia de raíces coraloides y la polinización mediada por vectores externos (Norstog y Nicholls, 1997). Por lo cual, se han realizado diversos estudios

ecológicos orientados a cubrir aspectos anatómicos de las raíces y la diversidad de cianobacterias de las cícadas, y el proceso de polinización (Norstog, 1987; Tang, 1987; Stevenson, 1993; Brookes et al., 2015); sin embargo, el género *Ceratozamia* ha sido uno de los menos estudiados.

En este trabajo, la descripción fenológica presentada para *Ceratozamia tenuis* (Figuras 28, 31) representa la primera en su clase. El patrón fenológico muestra que el evento de conificación no es sincrónico entre machos y hembras (Figuras 29, 30), con excepción de un período relativamente corto en el cual ocurre la polinización. La sincronía de la fenología tiene consecuencias ecológicas directas en las especies como la supervivencia individual, la diversidad y la estabilidad del ecosistema, y está relacionada con los factores bióticos y abióticos (Ims, 1990; English-Loeb et al., 1992). Además, en el caso de estudio, la producción de estróbilos principalmente poliníferos es diferencial entre poblaciones. Estos resultados ligados con el nicho ecológico de la especie sugieren que este patrón de sincronía parcial podría estar relacionado con la dinámica poblacional de sus insectos polinizadores y con la temperatura. Esta última podría ser una de las variables abióticas de mayor influencia en el evento de conificación. Por lo anterior, los resultados obtenidos en este rubro revelan la importancia de la ecología para la conservación del grupo (Krishnamurthy et al., 2013).

Ecológicamente, *Ceratozamia* es una planta terrestre que prefiere ambientes templados y habita en suelos con buen drenaje hídrico. Además, puede habitar en zonas escarpadas de laderas montañosas sobre rocas con escasez de nutrientes (Nicolalde-Morejón et al., 2014). Sin embargo, el epifitismo no había sido reportado para el género hasta ahora (Figura 32). Esta novedad ecológica encontrada en *C. tenuis* podría tener implicaciones evolutivas para la especie (Figura 32E). La habilidad de sobrevivir en ambientes con pocos nutrientes ha sido atribuida a la presencia de raíces coraloides que constituyen una simbiosis entre cianobacterias fijadoras de nitrógeno y las raíces de las cícadas (Grobelaar et al., 1987; Norstog y Nicholls, 1997). Recientes estudios han postulado que existe una enorme diversidad de cianobacterias en estos nódulos (Zheng et al., 2002).

El epifitismo accidental encontrado podría representar una ventaja evolutiva para la especie, por lo cual, constituye un modelo ideal para estudiar la cantidad y diversidad de cianobacterias asociadas a esta especie. Futuros estudios orientados a cubrir estos puntos clave permitirán evaluar la relevancia de este hallazgo.

Otro de los aspectos fundamentales relacionados con las características del hábitat de las especies es el nicho ecológico. Teóricamente, el nicho ecológico es un concepto complejo (Soberón y Nakamura, 2009); sin embargo, su relación con la distribución geográfica de las especies es evidente (Guisan, 2000). Con la circunscripción de las entidades biológicas, la caracterización de sus nichos ecológicos y la proyección en el espacio geográfico del género *Ceratozamia* en la SMO, se cubrió uno de los elementos críticos en materia ecológica que es fundamental para el planteamiento de estrategias de conservación, es decir, los rangos de distribución geográfica (Figura 33).

Conservación

Con los modelos de nicho ecológico obtenidos, la evaluación de los programas vigentes de conservación muestra que, a pesar de su importancia, las Áreas Naturales Protegidas no cubren las áreas de mayor concentración de riqueza (Figura 36). Además, se ha perdido la mitad del hábitat potencial del género en la SMO y las especies con mayor reducción de hábitat están localizadas en las zonas con menor protección gubernamental (Figura 35). Esta situación es particularmente alarmante en este grupo por su biología reproductiva. *Ceratozamia* libera las semillas del estróbilo ovulífero antes de la maduración del embrión, por lo que, se necesitará de un año para que el embrión esté en condiciones de germinar. Durante este tiempo, el embrión se alimentará de los tejidos de reserva de la semilla pero si hay demasiada luz (que es común en zonas de vegetación secundaria) en el sotobosque se desecará (Norstog y Nicholls, 1997).

Por otra parte, las áreas mejor conservadas se corresponden con las zonas bioculturales (Figura 34). Esto tiene repercusiones en la reformulación de estrategias de conservación las cuales podrían estar orientadas hacia las Áreas de Conservación Comunitarias. Este tipo de régimen de conservación promueve una serie de actividades que

involucran a las personas de las comunidades locales y, el uso del conocimiento local y tradicional ecológico (Berkes, 2004; Shahabuddin y Rao, 2010).

Uno de los puntos críticos y contrastantes que cubre parte de la brecha epistemológica entre el conocimiento básico y las implicaciones sociales de la conservación se obtuvo a través del enfoque de las percepciones (Tabla 10) que se enfatizó para evaluar las Unidades de Manejo Ambiental del grupo bajo análisis. Los resultados en este rubro describen un escenario alarmante sobre la ineficiencia en estos programas debido a la crisis que se suscita, una vez iniciados los viveros, por la falta de ventas y remuneración económica (Tabla 10) que formó parte del discurso para la aplicación y desarrollo de las estrategias.

En términos conceptuales, estas estrategias de conservación surgieron para incentivar la conservación de género y promover la reintroducción de plantas (Vovides et al., 2010). Sin embargo, en *Ceratozamia*, los objetivos no se han alcanzado y es necesario que en futuros trabajos de conservación se considere esta información para evitar continuar implementando viveros sin prever las potenciales problemáticas. Algunos de los puntos relevantes que se encontraron a través de las entrevistas están la dificultad para mantener los viveros a largo plazo sin presupuesto. Este tipo de viveros requieren otro tipo de organización como los modelos diversificados para incentivar la venta de productos en diversas épocas del año.

Conclusiones

El marco general de este trabajo describe como las tres disciplinas involucradas se entrelazan entre sí. La taxonomía proporcionó el lenguaje para representar y describir las diferentes características ecológicas y biogeográficas de las entidades biológicas. Particularmente, la ecología es el nexo entre la taxonomía y la conservación. Por lo que, la información ecológica en este estudio generó el escenario para evaluar las estrategias de conservación y manejo en las especies analizadas. Los resultados generales desde el enfoque multidisciplinario con el cual se abordó la conservación muestra una serie de desafíos para la conservación del grupo.

Cada campo promueve un nivel diferente de acción, los taxónomos defienden el uso de las clasificaciones filogenéticas para conservar especies y promover de esta manera la

preservación evolutiva de los linajes. Por otra parte, los ecólogos incentivan la conservación a nivel de poblaciones o ecosistemas, mientras que los biólogos de la conservación promueven enfoques principalmente basados en la economía y sociedad (Halme et al., 2015). Sin embargo, al conservar ecosistemas inevitablemente se protegen especies, por lo que, la detección de sitios con mayor amenaza de especies podría contribuir a la selección oportuna de ecosistemas vulnerables, unificando de esta manera dos de las posturas más contrastantes. Si estos puntos son confrontados con modelos propios de la conservación biológica, la utilidad de modelos particulares como el descrito en este trabajo podrían ser relevantes para plantear estrategias a gran escala.

Los ecosistemas son sistemas socio-ecológicos en los cuales plantear estrategias de conservación representa una serie de variados retos, particularmente debido a que las comunidades no son estáticas a través del tiempo y encontrar grupos de trabajo al interior de sus instituciones es complejo (Berkes, 2004). A pesar de esto y las limitaciones de este trabajo en materia de aplicación y evaluación directa de las estrategias de conservación, este modelo muestra que la conservación requiere una participación interdisciplinaria para explorar nuevas aproximaciones y promover la implementación de modelos basados en las comunidades que incluyan a las cícadas como parte de sus programas.

Finalmente, esta aproximación muestra como la taxonomía, ecología y conservación tienen sinergia si son vinculadas entre sí. Este marco podría promover el desarrollo y aplicación de nuevos enfoques para estudiar y proteger la diversidad biológica del género *Ceratozamia* en esta región biogeográfica en todos sus aspectos. Estos campos proporcionan nuevas percepciones para la conservación del orden Cycadales e incluso sus planteamientos pueden ser útiles para otros grupos biológicos.

Referencias generales

- Araújo, M.B., Peterson, A.T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93: 1527–1539.
- Araújo, M.B., Williams, P.H. 2000 Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, 96: 331–345.

- Avendaño, S., Vovides, A.P., Castillo-Campos, G. 2003. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 395–398.
- Bennett, N.J. 2016. Using perceptions as evidence to improve conservation and environmental management. *Conservation Biology*, 30: 582–592.
- Berkes, F. 2004. Rethinking community-based conservation. *Conservation Biology*, 18: 621–630.
- Bernard, H.R. 2011. *Research methods in anthropology. Qualitative and quantitative approaches*. Fifth edition. Plymouth, United Kingdom: AltaMira Press.
- Bottrill, M.C., Pressey, R.L. 2012. The effectiveness and evaluation of conservation planning. *Conservation Letters*, 5: 407–420.
- Brito, D. 2004. Lack of adequate taxonomic knowledge may hinder endemic mammal conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity & Conservation*, 13: 2135–2144.
- Brito, J.C., Fahd, S., Geniez, P., Martínez-Freiría, F., Pleguezuelos, J.M., Trape, J.-F. 2011. Biogeography and conservation of viperids from North-West Africa: An application of ecological niche-based models and GIS. *Journal of Arid Environments*, 75: 1029e1037.
- Brongniart, A.T. 1846. Note sur un nouveau genre de Cycadées du Mexique. *Annales des Science Naturelles*, series 3,5: 5–10.
- Brookes, D.R., Hereward, J.P., Terry, L.I., Walter, G.H. 2015. Evolutionary dynamics of a cycad obligate pollination mutualism—Pattern and process in extant *Macrozamia* cycads and their specialist thrips pollinators. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93: 83–93.
- Calonje, M., Stevenson, D.W., Stanberg, L. 2013-2017. The World List of Cycads, online edition. <http://www.cycadlist.org>. Accessed 27.05.17.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science*, 1: 1–5.
- Chamberlain, C. J. 1912. Morphology of *Ceratozamia*. *Botanical Gazette*, 53 (1): 1–19.

- Contreras-Medina, R. 2004. Gimnospermas. Pp. 137–148. En: I. Luna, J.J. Morrone, D. Espinosa-Organista (Eds.), Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- DeSalle, R., Egan, M.G., Siddall, M. 2005. The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 360: 1905–1916.
- Donaldson, J.S. (Ed.). 2003. Cycads. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Cycad Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 86 pp.
- Eguiluz de Antuñano, S., Aranda-García, M., Marrett, R. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la sociedad geológica mexicana*, LIII, 1–26.
- English-Loeb, G. M., Karban, R. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia*, 89: 588–595.
- Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G., Watson, G. 2002. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in north-east New South Wales: II. Community-level modelling. *Biodiversity & Conservation*, 11: 2309–2338.
- Fragniere, Y., Betrisey, S., Cardinaux, L., Stoffel, M., Kozłowski, G. 2015. Fighting their last stand? A global analysis of the distribution and conservation status of gymnosperms. *Journal of Biogeography*, 42: 809–820.
- Franz, N.M. 2005. On the lack of good scientific reasons for the growing phylogeny/classification gap. *Cladistics*, 21: 495–500.
- Franz, N.M., Peet, R.K. 2009. Towards a language for mapping relationships among taxonomic concepts. *Systematics and Biodiversity*, 7: 5–20.
- Franz, N.M., Peet, R.K., Weakley, A.S. 2008. On the use of taxonomic concepts in support of biodiversity research and taxonomy. Pp. 63–86. In: Q.D. Wheeler, (Ed.), *The New Taxonomy*. Systematics Association Special Volume (74). Taylor & Francis, Boca Raton, FL.
- González, D., Vovides, A.P. 2002. Low intralinear divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F* non-coding region. *Systematic Botany*, 27: 654–661.

- González, D., Vovides, A.P. 2012. A modification to the SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) method provides phylogenetic insights within *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 929–938.
- Greuter, W., McNeill, J., Barrie, F.R. (y otros 9). 2000. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code). *Regnum vegetabile* 138. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Grobbelaar, N., Scott, W.E., Hattingh, W.E., Marshall, J. 1987. The identification of the coralloid root endophytes of the southern African cycads and the ability of the isolates to fix nitrogen. *South African Journal of Botany*, 53: 111–118.
- Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B. (y otros 20). 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16: 1424–1435.
- Halme, P., Kuusela, S., Juslén, A. 2015. Why taxonomists and ecologists are not, but should be, carpooling? *Biodiversity & Conservation*, 24: 1831–1836.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *PNAS*, 106: 19659–19665.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
<http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>.
- Ims, R.A. 1990 The ecology and evolution of re-productive synchrony. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 135–140.
- IUCN. 2017-2. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/>
Accessed 13.07.17.
- Knapp, S., Bohs, L., Nee, M., Spooner, D.M. 2004. Solanaceae—a model for linking genomics with biodiversity. *Comparative and Functional Genomics*, 5: 285–291.
- Krishnamurthy, V., Mandle, L., Ticktin, T., Saneesh, C.S., Varghese, A. 2013. Conservation status and effects of harvest on an endemic multi-purpose cycad, *Cycas circinalis* L., Western Ghats, India. *Tropical Ecology*, 54: 309–320.
- Lindenmayer, D., Hunter, M. 2010. Some Guiding Concepts for Conservation Biology. *Conservation Biology*, 24: 1459–1468.

- Lopardo, L., Giribet, G., Hormiga, G. 2011. Morphology to the rescue: molecular data and the signal of morphological characters in combined phylogenetic analyses—a case study from mysmenid spiders (Araneae, Mysmenidae), with comments on the evolution of web architecture. *Cladistics*, 27: 278–330.
- Mace, G.M. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 359: 711–719.
- Mace, G.M. 2014. Whose conservation? *Science*, 345: 1558–1560.
- Marcus, R. 2001. Seeing the forest for the trees: integrated Conservation and development projects and local perceptions of conservation in Madagascar. *Human Ecology*, 29: 381–397.
- Márquez, J., Morrone, J.J. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la distribución de Coleoptera (Insecta). Pp. 375–392. En: I. Luna, J.J. Morrone y D. Espinosa-Organista (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Márquez, J., Morrone, J.J. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la distribución de Coleoptera (Insecta). Pp. 375–392. En: I. Luna, J.J. Morrone y D. Espinosa-Organista (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Martínez-Domínguez, L., Nicolalde-Morejón, F., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W. 2016. Integrative taxonomy of Mexican cycads: biogeography, morphology and DNA barcoding corroborate a new sympatric species in *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Phytotaxa*, 268: 25–45.
- Martínez-Domínguez, L., Nicolalde-Morejón, F., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W., Del Callejo, E. 2017. Cryptic diversity, sympatry, and other integrative taxonomy scenarios in the Mexican *Ceratozamia miqueliana* complex (Zamiaceae). *Organisms Diversity & Evolution*, 17: 727–752.
- Miquel, F.A.W. 1847. Over eenige nieuwe of zeldame Cycadeen in den Hortus Botanicus te Amsterdam. Eerste gedeelte. *Tijdschr. Wis-en natuurk. Wet.* 1(1): 33–43.
- Miquel, F.A.W. 1868. Nouveaux matériaux pour servir ala connaissance des Cycadees. Cinquieme parties. *Arch. neerl. Sci. exactes nat.* 3(5): 403–427.

- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., Worm, B. 2011. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLOS Biology*, 9: 1–8.
- Morrone, J.J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33: 355–361.
- Nagalingum, N.S., Marshall, C.R., Quental, T.B., Rai, H.S., Little, D.P., Mathews, S. 2011. Recent Synchronous Radiation of a Living Fossil. *Science*, 334: 796–799.
- Navarro, A.G., Garza-Torres, H.A., López de Aquino, S., Rojas-Soto, O. R., Sánchez-González, L.A. 2004. Patrones biogeográficos de la avifauna. Pp. 439–467. En: I. Luna, J.J. Morrone & D. Espinosa-Organista (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Nicolalde-Morejón, F., González-Astorga, J., Vergara-Silva, F., Stevenson, D.W., Rojas-Soto, O., Medina-Villarreal, A. 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: S114–S125.
- Norstog K.J. 1987. Cycads and the origin of insect pollination. *American Scientist*, 75: 270–279.
- Norstog K.J., Nicholls T.J. 1997. *The biology of the Cycads*. Cornell University Press. Ithaca, NY, USA. Pp. 363.
- Patterson, D.J., Cooper, J., Kirk, P.M., Pyle, R.L., Remsen, D.P. 2010. Names are key to the big new biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 686–691.
- Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A.P., Avendaño, S. 2014. Morphology and Leaflet Anatomy of the *Ceratozamia norstogii* (Zamiaceae, Cycadales) Species Complex in Mexico with Comments on Relationships and Speciation. *Int. J. Plant Sci.*, 175(1): 110–121.
- Peterson, A.T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3: 59–72.
- Peterson, A.T., Soberón, J. 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10 (2):102–107.
- Regel, E. 1876. Cycadeorum generum specierumque revisio. *Acta Horti Petropolitani*, 4: 273–320.
- Reyes-García, V., Ruíz-Mallen, I., Porter-Bolland, L., García-Frapolli, E., Ellis, E.A., Méndez, M.E., Pritchard, D.J., Sánchez-González, M.C. 2013. Local Understandings of Conservation in Southeastern Mexico and Their Implications for

- Community-Based Conservation as an Alternative Paradigm. *Conservation Biology*, 27: 856–865.
- Rieppel, O. 2009. 'Total evidence' in phylogenetic systematics. *Biology & Philosophy*, 24: 607–622.
- Santa Anna del Conde, H., Contreras-Medina, R., Luna, I. 2009. Biogeographic analysis of endemic cacti of the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(2): 373–389.
- Schuster, J. 1932. Cycadaceae. *Das Pflanzenreich* 99:1–168. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Shahabuddin, G., Rao, M. 2010. Do community-conserved areas effectively conserve biological diversity? Global insights and the Indian context. *Biological Conservation*, 143: 2926–2936.
- Soberón, J., Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10.
- Soberón, J., Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *PNAS*, 16: 19644–19650.
- Stevenson D.W., Sabato S. 1986. Typification of Names in *Ceratozamia* Brongn. *Dioon* Lindl., and *Microcycas* A. D.C. (Zamiaceae). *Taxon*, 35: 578–584.
- Stevenson, D.W. 1992. A Formal Classification of the Extant Cycads. *Brittonia*, 44: 220–223.
- Stevenson, D.W. 1993. The Zamiaceae in Panama with Comments on Phylogeography and Species Relationships. *Brittonia*, 45: 1–16.
- Tang, W. 1987. Insect Pollination in the Cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). *American Journal of Botany*, 74: 90–99.
- Taylor, A.S., Mendieta, J., Bernal, R., Silvera, G. 2008. A Never-Before-Reported Characteristic of *Zamia pseudoparasitica*. *The Cycad Newsletter*, 31: 8–9.
- Thiselton-Dyer, W.T. 1884. Cycadaceae, preprint from W.B. Hemsley. *Biologie Centrali-Americana. Botany*, 3(16):190–195.
- Valdecasas, A.G., Pelaez, M.L., Wheeler, Q.D. 2014 What's in a (biological) name? The wrath of Lord Rutherford. *Cladistics*, 30: 215–223.

- Vovides, A.P., Rees, J.D., Vázquez-Torres, M. 1983. Zamiaceae. En A. Gómez-Pompa (Ed.), Flora de Veracruz (fascículo 26). Xalapa, Veracruz: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M.A., González, D., Sabato, S. 2004a. Relations and Phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). Pp. 109–125. En: T. Walters and R. Osborne (Eds.), Cycad classification: Concepts and Recommendations. CABI Publishing. UK.
- Vovides, A.P., González, D., Pérez-Farrera, M.A., Avendaño, S., Bárcenas, C. 2004b. A review of research on the cycad genus *Ceratozamia* Brongn. (Zamiaceae) in Mexico. *Taxon*, 53: 291–297.
- Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M.A., Iglesias, C. 2010. Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bulletin*, 65: 603–611.
- Weeks, R., Russ, G.R., Alcalá, A.C., White, A.T. 2009. Effectiveness of Marine Protected Areas in the Philippines for Biodiversity Conservation. *Conservation Biology*, 24: 531–540.
- Wheeler, Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 571–583.
- Wheeler, Q.D., Knapp, S., Stevenson, D.W. (y otros 37). 2004. Mapping the biosphere: exploring species to understand the origin, organization and sustainability of biodiversity. *Systematics and Biodiversity*, 10: 1–20, DOI: 10.1080/14772000.2012.665095
- Wiens, J.J., Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 519–539.
- Yu, S-X., Janssens, S.B., Zhu, X-Y., Liden, M., Gao, T-G., Wang, W. 2016. Phylogeny of *Impatiens* (Balsaminaceae): integrating molecular and morphological evidence into a new classification. *Cladistics*, 32: 179–197.
- Zheng, W., Song, T., Bao, X., Bergman, B., Rasmussen, U. 2002. High cyanobacterial diversity in coralloid roots of cycads revealed by PCR fingerprinting. *Microbiology Ecology*, 40: 215–222.

Apéndices

Apéndice 1. Especies, poblaciones, ejemplares de herbario colectados y/o consultados, y número de estróbilos muestreados u observados.

Especies	Estado	Municipio	Población	Elev. (m)	Categoría	No. estróbilos poliníferos	No. estróbilos ovulíferos
<i>Ceratozamia tenuis</i>	Veracruz	Tepetlán	Mafafas	1, 421	Consultado	16	15
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Tepetlán	La Cañada 2	1, 662	<i>Ex profeso</i>	1	0
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Coacoatzintla	Tlachinola	1, 435	<i>Ex profeso</i>	15	15
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Jilotepec	El esquilón	1, 316	Consultado	10	10
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Chiconquiaco	Las Cruces	1, 755	<i>Ex profeso</i>	3	1
<i>C. tenuis</i>	Veracruz	Xalapa	Chiltoyac	1, 282	<i>Ex profeso</i>	0	0
<i>C. delucana</i>	Veracruz	Atzalan	3.5 Km noroeste	1, 400	<i>Ex profeso</i>	10	7
<i>C. delucana</i>	Veracruz	Las Minas	Las Minas	1, 621	<i>Ex profeso</i>	10	10
<i>C. delucana</i>	Puebla	Xochitlán de Vicente Suárez	Xochitlán de Vicente Suárez	1, 644	<i>Ex profeso</i>	3	5
<i>C. delucana</i>	Veracruz	Atzalan	17 Km a	863	<i>Ex profeso</i>	0	0

			Tlapacoyan				
<i>C. totonacorum</i>	Puebla	Jonotla	Santiago	600	Consultado	5	5
			Ecatlán				
<i>C. totonacorum</i>	Puebla	Jonotla	Peña Jonotla	1, 015	Consultado	3	1
<i>C. brevifrons</i>	Veracruz	Alto Lucero de Gutiérrez Barrios	El Pedregal	842	Consultado	5	5
<i>C. brevifrons</i>	Veracruz	Alto Lucero de Gutiérrez Barrios	Rancho Nuevo	1, 052	Consultado	10	8
<i>C. brevifrons</i>	Veracruz	Chiconquiaco	Camino Mesa de veinticuatro	1, 268	<i>Ex profeso</i>	4	1
<i>C. morettii</i>	Veracruz	Yecuatla	Loma de Santa Rita	1, 211	<i>Ex profeso</i>	3	5
<i>C. morettii</i>	Veracruz	Landero y Coss	El Raícero	1, 472	<i>Ex profeso</i>	7	3
<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Comapa	Barranca Comapa	970	<i>Ex profeso</i>	5	2
<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Teocelo	Barranca Matlacobatl	1, 070	<i>Ex profeso</i>	8	5
<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Totutla	Zacuapam	864	<i>Ex profeso</i>	1	1

<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Totutla	El Encinal	875	<i>Ex profeso</i>	0	1
<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Xico	Barranca Xico	1, 195	<i>Ex profeso</i>	0	0
<i>C. mexicana</i>	Veracruz	Tlaltetela	Ohuapan	1, 130	<i>Ex profeso</i>	5	4
<i>C. decumbens</i>	Veracruz	Coetzala	Coetzala	870	<i>Ex profeso</i>	2	2
<i>C. decumbens</i>	Veracruz	Tequila	Barranca a Totomochapa	959	<i>Ex profeso</i>	0	0
<i>C. sabatoi</i>	Querétaro	Cadereyta de Montes	Mojonera	1, 924	<i>Ex profeso</i>	6	0
<i>C. sabatoi</i>	Querétaro	Pinal de Amoles	San Pedro Escanela	1, 678	<i>Ex profeso</i>	3	3
<i>C. zaragozae</i>	Querétaro	Río Verde	Cerro El Abojón	1, 956	<i>Ex profeso</i>	2	3
<i>C. hildae</i>	San Luis Potosí	Aquismón	Aquismón	357	<i>Ex profeso</i>	2	3
<i>C. latifolia</i>	San Luis Potosí	Rayón	Barranca Rayón	993	<i>Ex profeso</i>	4	3
<i>C. latifolia</i>	San Luis Potosí	Tamasopo	Km 1.3 Tamasopo	716	<i>Ex profeso</i>	2	3
<i>C. latifolia</i>	San Luis Potosí	El Naranjo	Las Abritas	900	<i>Ex profeso</i>	5	5
<i>C. kuesteriana</i>	Tamaulipas	Tula	Cerca a Gallitos	1, 292	<i>Ex profeso</i>	3	1

<i>C. kuesteriana</i>	Tamaulipas	Tula	Carretera Ocampo-Tula	1, 140	<i>Ex profeso</i>	2	0
<i>C. fuscoviridis</i>	Hidalgo	Tlanchinol	Chalchocotipa- Tlanchinol	1, 312	Consultado	0	0
<i>C. fuscoviridis</i>	Hidalgo	Molango de Escamilla	Cerca a Acomulco	1, 860	Consultado	10	5
<i>C. fuscoviridis</i>	Veracruz	Huayacocotla	Zilacatipán	1, 844	Consultado	10	7
<i>C. chamberlainii</i>	Hidalgo	Chapulhuacán	Puerto El zopilote	1, 157	Consultado	3	5
<i>C. chamberlainii</i>	San Luis Potosí	Xilitla	La Ceiba	1, 046	Consultado	4	5
<i>C. chamberlainii</i>	Querétaro	Agua Zarca	Agua Zarca	1, 335	Consultado	5	0
<i>C. chamberlainii</i>	Querétaro	Agua Zarca	El Camarón	1, 145	Consultado	3	0
<i>C. miqueliana</i>	Veracruz	Santiago Tuxtla	Cerro El Vigía	650	Consultado	8	0
<i>C. miqueliana</i>	Veracruz	Ángel R. Cabada	Laguna El Majahual	164	Consultado	0	4
<i>C. miqueliana</i>	Veracruz	Ángel R. Cabada	Las Palmas	285	Consultado	5	1
<i>C. miqueliana</i>	Veracruz	Catemaco	Cerro Pipiapan	516	Consultado	0	0
<i>C. miqueliana</i>	Tabasco	Huimanguillo	Villa de	405	Consultado	0	0

			Guadalupe				
<i>C. robusta</i>	Chiapas	Berriozábal	Cuchumbak ^[1] _{SEP}	1, 129	Consultado	2	3
<i>C. robusta</i>	Chiapas	Tuxtla Gutiérrez	Cañón del Sumidero	1, 263	Consultado	2	2
<i>C. whitlockiana*</i>	Oaxaca	Valle Nacional	Los Metates	500	Consultado	5	5
<i>C. norstogii*</i>	Chiapas	Cintalapa	Cintalapa		Consultado	3	3

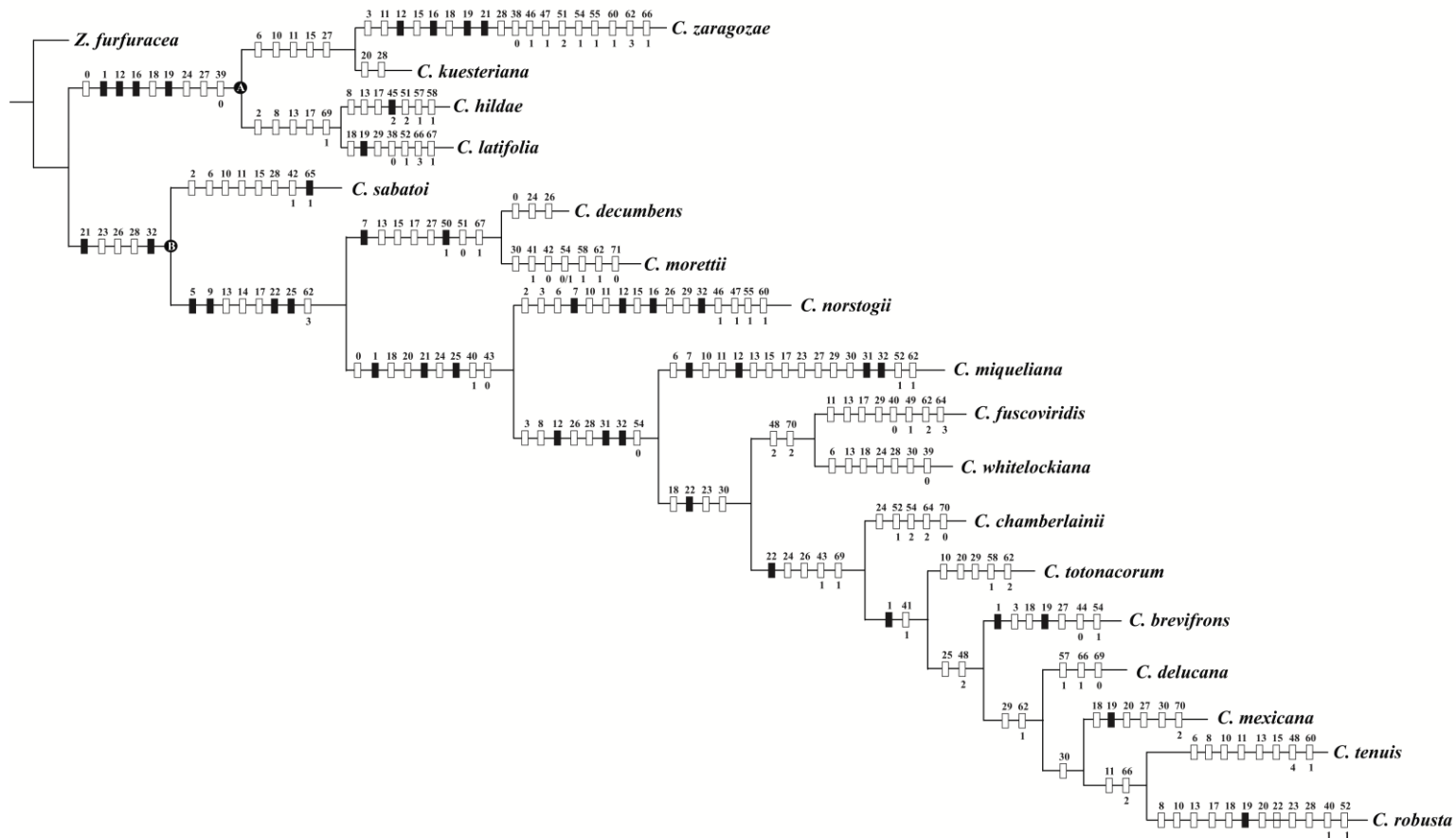
*Estróbilos evaluados en el Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero.

Apéndice 2. Números de accesoión en GenBank.

El orden de los genes: *psbIK*, *atpF/H*, *rpoC1*, *matK*, ITS, *rbcL*. *=Secuencia aún sin código de accesoión.

C. alvarezii GU807196, GU807135, GU807273, GU807321, GU807372, * ; *C. brevifrons* * , * , * , * , KRG11523, * ; *C. decumbens* GU807198, GU807138, GU807276 GU807324, GU807375, * ; *C. fuscoviridis* * , * , * , * , KR611524, * ; *C. hildae* GU807199, GU807140, GU807278, GU807326, GU807377, * ; *C. kuesteriana* GU807201, GU807142, GU807280, GU807328, GU807379, * ; *C. latifolia* GU807202, GU807143, GU807281, GU807329, GU807380, * ; *C. tenuis* GU807204, GU807145, GU807283, GU807331, GU807382, * ; *C. miqueliana* GU807206, GU807147, GU807285, GU807333, * , * ; *C. morettii* GU807209, GU807150, GU807288, GU807336, GU807387, * ; *C. norstogii* GU807210, GU807151, GU807289, GU807337, GU807388, * ; *C. robusta* GU807211, GU807152, GU807290, GU807338, GU807389, * ; *C. sabatoi* GU807212, GU807153, GU807291, GU807339, GU807390, * ; *C. whitelockiana* GU807214, GU807155, GU807293, GU807341, GU807341, KR611526, * ; *C. zaragozae* GU807215, GU807156, GU807294, GU807342, GU807392, * . Todas las secuencias para *C. mexicana*, *C. chamberlainii*, *C. totonacorum* aún no están disponibles en GenBank.

Apéndice 3. Árbol de evidencia morfológica (cualitativa y cuantitativa). IC=0.640; IR=0.553; Largo=802.523 pasos. Recuadros sólidos representan homología y los blancos homoplasia.



Apéndice 4. Caracteres moleculares para nodos de la reconstrucción filogenética con caracteres cualitativos, cuantitativos y moleculares.

B. 1272, 1511, 2216, 2217, 2218, 2220, 2221, 2222, 2252, 2272, 2274, 2282, 2299, 2300, 2301, 2302, 2309, 2326, 2461, 2496, 2501, 2502, 2503, 2504, 2524, 2525, 2526, 2527, 2528, 2607, 2626, 2631, 2675, 2715, 2716, 2717, 2718, 2719, 2721, 2722, 2808, 2886, 2943

C. whitelockiana. 80, 239, 287, 455, 622, 670, 680, 701, 848, 953, 970, 983, 1100, 2226, 2876, 2887, 2967, 2996, 3830, 3831, 3832, 4458, 4459

C. miqueliana. 693, 939, 952, 1018, 1059, 1130, 1676, 1691, 1702, 1708, 3779

C. 2224, 2270, 2295, 2307, 2406, 2434, 2443, 2460, 2477, 2479, 2562, 2564, 2578, 2581, 2602, 2605, 2606, 2608, 2633, 2635, 2653, 2811, 2843, 2867, 2873, 2897, 2917, 2918, 2919, 2920, 2964, 2969.

C. norstogii. 88, 91, 288, 514, 548, 665, 945, 1029, 2675, 2983, 4459

D. 166, 298, 885, 1728, 2736, 3323

E. Sin caracteres.

C. decumbens. 1090, 1135, 1137, 1138, 1676, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 3829

F. Sin caracteres.

C. sabatoi. 96, 525, 1057, 3755, 3784

G. Sin caracteres.

H. 3821, 3829.

C. zaragozae. 127, 1107, 1114, 1137, 1676, 1691, 1700, 3264, 3464

C. kuesteriana. 590, 664, 913, 915, 917, 2983, 2991, 3057, 3574, 3575, 3832, 3925

I. 96.

C. hildae. 100, 1090

C. latifolia. 88, 509, 1135, 1137, 1138, 1623, 1707, 2183, 2215, 2226, 2231, 2232, 2253, 2261, 3779

J. Sin caracteres.

K. 491, 745, 794, 926

C. tenuis. 664, 753, 2909, 3829, 4459

L. 1990, 1991, 1992, 1993, 1994.

C. mexicana. 401, 2769, 2888, 2954, 2967, 4458, 4459

C. robusta. 77, 678, 1027, 1107, 1114, 2183, 2204

M. 8822, 865, 866, 867, 897

C. morettii. 1114, 1158, 1708, 2183, 2204, 3464, 3473, 3600, 3771, 3897

N. 1118, 3822, 3823, 3824, 3825, 3826, 3827, 3828

C. delucana. 2977, 2978, 2979, 2980, 2981, 2982, 2983, 2984, 2985, 2986, 2987, 2988, 2989, 2990, 2991, 2992, 2993, 3580, 3724, 3784

O. 1693, 1694, 1695, 1696, 1697, 1698, 1699, 1700, 1701, 1706, 1708, 1709, 1710

C. totonacorum. 1711, 1712, 1713, 1714, 1715, 1716, 1717, 1718, 1719, 1720, 1721, 1722, 1723, 1724, 1725, 1726, 1727, 1728, 1729, 1730, 1731, 1732, 1733, 1734, 1735, 1736, 1738, 1739, 1740, 2967, 2968, 1969, 2970, 2971, 2972, 1973, 1974, 2975, 2976, 3011, 4414, 1159

P. 1118, 1121, 1122, 1123, 1124, 1125, 1126, 1127, 1128, 1129, 1130, 1131, 1132, 1133, 1134, 1135, 1136, 1137, 1138, 1139, 1140, 1141, 1142, 1143, 1144, 1145, 1146, 1147, 1148, 1149, 1150, 1151, 1152, 1153, 1154, 1155, 1156, 1686, 1687, 1188, 1689, 1690, 1691, 1692, 1801, 2183, 2184, 2185, 2186, 2187, 2188, 2189, 2190, 2191, 2192, 2193, 2194, 2195, 2196, 2197, 2198, 2199, 2200, 2201, 2102, 22103, 2204, 2205, 2206, 2207, 2208, 2209, 2210, 2211, 2212, 2213, 2214, 2223, 2224, 2225, 2226, 2227, 2228, 2231, 2232

C. chamberlainii. 3779, 3822, 3823, 3825, 3826, 3827, 3828

Q. 2977, 2978, 2779, 2980, 2981, 2982, 2983, 2984, 2985, 2986, 2987, 2988, 2989, 2990, 2991, 2992, 2993

C. fuscoviridis. 1107, 1113, 1114, 1115, 1116, 1117, 1360, 3580, 3724, 3784

C. brevifrons. 80, 3802

Apéndice 5. Homoplasia de los caracteres morfológicos en reconstrucción filogenética con caracteres cualitativos, cuantitativos y moleculares.

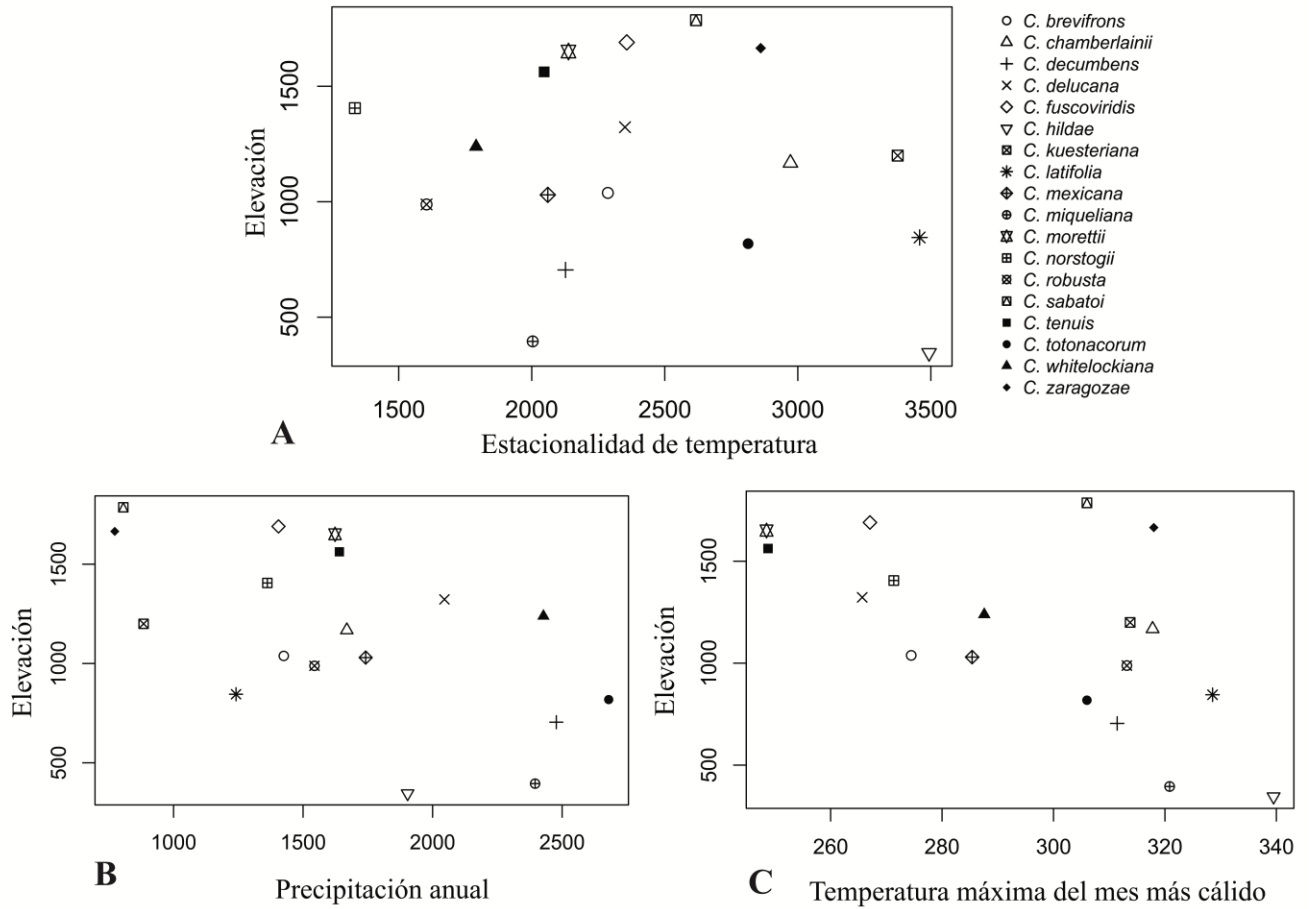
No. caracter	Valor	No. caracter	Valor
0	0	36	0
1	1.931	37	0
2	33.071	38	1.000
3	35.205	39	1.000
4	13.984	40	3.000
5	3.653	41	2.000
6	4.449	42	4.000
7	0.221	43	7.000
8	3.365	44	1.000
9	9.155	45	0
10	58.384	46	1.000
11	7.576	47	1.000
12	0.788	48	5.000
13	7.780	49	1.000
14	5.553	50	1.000
15	4.822	51	6.000
16	0.339	52	5.000
17	7.788	53	0
18	6.792	53	4.000
19	0.785	55	1.000
20	18.954	56	0
21	1.738	57	2.000
22	19.931	58	3.000
23	5.661	59	0
24	14.698	60	2.000
25	5.602	61	0

26	12.336	62	4.000
27	2.033	63	0
28	36.077	64	4.000
29	1.500	65	0
30	2.200	66	5.000
31	1.600	67	2.000
32	1.200	68	0
33	0	69	3.000
34	0	70	6.000
35	0	71	3.000

Apéndice 6. Coeficientes para las variables de los primeros tres componentes principales. Números en negritas indican las variables más importantes.

Variable	PCA1	PCA2	PCA3
BIO1	0.20503211	-0.30880682	0.072941502
BIO2	-0.19917641	-0.24120181	-0.121375842
BIO3	-0.08456424	-0.01599602	0.465847241
BIO4	-0.05888368	-0.20653574	-0.477084979
BIO5	0.07639124	-0.37442424	-0.096181609
BIO6	0.27802416	-0.08636595	0.284223159
BIO7	-0.16411154	-0.24955332	-0.317119617
BIO8	0.17283496	-0.33237333	-0.045995082
BIO9	0.23602649	-0.19741041	0.288246395
BIO10	0.17212953	-0.33464360	-0.061508310
BIO11	0.22915923	-0.22956126	0.265921961
BIO12	0.30588887	0.10418383	-0.056698359
BIO13	0.28732112	0.09309262	-0.140382835
BIO14	0.24359468	0.23242247	-0.185729587
BIO15	-0.15406729	-0.28281502	0.053624614
BIO16	0.29274386	0.06519046	-0.056013257
BIO17	0.24783445	0.23601593	-0.170325366
BIO18	0.26385518	-0.01313014	-0.299691475
BIO19	0.27079288	0.17619442	0.006353005
Elevación	-0.28393280	0.18653378	0.052241577

Apéndice 7. Comparación de las principales variables ecológicas para las especies de *Ceratozamia*. A. Estacionalidad de temperatura; B. Precipitación anual; C. Temperatura máxima del mes más cálido.



Appendix 8. **Vouchers examined for this study.**

Ceratozamia fuscoviridis: F. Nicolalde-Morejón et al., 2209-2211 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al., 485-514 (CIB), F. Nicolalde-Morejón et al., 2212-2214 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al., 515-544 (CIB), F. Nicolalde-Morejón et al., 2204-2208 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al., 455-484 (CIB), I. Luna Vega 54716 (FCME), D. Saavedra Millán 64 (FCME), O. Alcántara Ayala 54805 (FCME), R. Mayorga-Saucedo & O. Alcántara-Ayala s/n (FCME), I. Luna Vega 794 (FCME), I. Luna Vega s/n (FCME), J. Rees 389 (FCME, MEXU), J. Rees 6339 (IEB), J. L. López-García 449 (MEXU), R. Hernández M. 1507 (MEXU, XAL), A. Vite-Reyes et al., 6 (XAL), A. P. Vovides 1298, 1301 (XAL), T. W. Walters 2001-03-A (XAL), I. Luna Vega s/n 625, 789 (XAL), J. Rees 1611 (XAL), J. Palma G. 63 (XAL), L. Ballesteros & F. Ballesteros 460 (XAL), L. G. Juárez G. 47 (XAL), V. Sosa 59 (XAL). *C. chamberlainii*: F. Nicolalde-Morejón et al. 2192-2199 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 379, 405 ♂ (CIB), 380-404 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 408-426 (CIB), 427, 428 ♂ (CIB), F. Nicolalde-Morejón et al. 2200-2203 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 429-430 (CIB), 441-443 ♀ (CIB), 447 ♂ (CIB), F. Nicolalde-Morejón et al. 2407-2420 (CIB), L. Martínez-Domínguez et al. 924-932 (CIB), Alcántara-Ayala 3650 (FCME), E. Carranza 633 (IEB), Rubio Hiram 6332, 6334 (IEB), E. Carranza 3119 (MEXU), A. P. Vovides 1291 (XAL, MEXU), 1288, 1290, 2000 (XAL), 647 (XAL), Vite-Reyes et al. 23 (XAL), Castro-Castro et al. 1017 (XAL), Vite-Reyes et al. 20 (XAL), T. W. Walters, TW-2001-04-A (XAL).

Appendix 9. Results of principal component analysis. See text for abbreviations.

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5
Eigenvalue	5.8746427	3.3574040	1.8372869	1.1749543	1.0262431
Percent of variation	34.556722	19.749435	10.807570	6.911496	6.036724
NL	0.176908152	0.063627173	-0.095100700	-0.4700480963	0.55710607
PL	0.347067255	0.100166277	0.052096159	0.2385987377	0.06353667
LP	0.075079730	0.330898478	-0.050500729	-0.1746509356	0.21716990
LR	0.193349334	0.294883305	0.182144066	0.4622393345	0.21492589
LBL	0.061757914	0.404718212	0.157497560	-0.1538176258	-0.27438240
WBL	-0.167057181	0.128519552	-0.594133865	0.1175952950	-0.16634023
WBLa	-0.109427355	0.237760532	-0.599493386	0.0884566290	-0.04516641
DbBL	-0.227885804	0.175921787	0.365201535	0.2230171526	0.08445219
LML	0.103610683	0.423946259	0.122313598	-0.1065463813	-0.36020802
NVFM	-0.363794049	-0.031879671	0.047487552	0.1275442199	0.07063974
WML	-0.376558717	-0.006577837	0.063100614	0.1790931075	-0.02151623
WMLa	-0.047462409	0.396560975	-0.097650935	0.3274491467	0.22168940
DbML	-0.354476747	0.081004541	0.165270751	-0.0000657738	-0.04201170
LAL	-0.003106698	0.370929065	0.060717294	-0.3511337237	-0.19082517
WAL	-0.370355908	0.029368945	-0.008741415	-0.1351456493	0.06265994
WALa	-0.233252103	0.186292489	-0.005270616	-0.0778719772	0.50148289
DbAL	-0.324398796	0.062510233	0.141815975	-0.2614714232	-0.04662146

Apéndice 10. Success rate of prediction during the Jackknife validation analysis.

Species	Success rate (prediction)	<i>P</i>
<i>C. delucana</i>	0.80	<0.001
<i>C. hildae</i>	0.75	<0.001
<i>C. kuesteriana</i>	0.50	<0.001
<i>C. latifolia</i>	0.90	<0.001
<i>C. morettii</i>	0.90	<0.001
<i>C. sabatoi</i>	0.66	<0.001
<i>C. tenuis</i>	0.66	<0.001
<i>C. brevifrons</i>	0.85	<0.001
<i>C. fuscoviridis</i>	0.92	<0.001
<i>C. mexicana</i>	0.77	<0.001
<i>C. totonacorum</i>	0.90	<0.001
<i>C. chamberlainii</i>	0.85	<0.001
<i>C. decumbens</i>	0.80	<0.001

Apéndice 11. Key and interview description.

Informant Number	Key	Community	Life activity or Job	Rol within the project	Gender
1	T1H	Tlachinola	Researcher	Technician (administrative activities and student coordination)	Man
2	T2H	Tlachinola	Peasant and livestock	External	Man
3	T3H	Tlachinola	Peasant and Ejido commissary	Farm Labor	Man
4	T4H	Tlachinola	Peasant	Farm Labor	Man
5	T5H	Tlachinola	Retired Biologist	External	Man
6	D1H	Dos Cerros	Research	Technician	Man
7	D2M	Dos Cerros	Baker and agriculturist	Rent of her land in Dos Cerros	Woman
8	D3H	Dos Cerros	Peasant	Farm Labor	Man
9	D4H	Dos Cerros	Employee in agriculture	External	Man
10	D5H	Dos Cerros	Salesman	External	Man

Apéndice 12. National and international protection categories for each species.

Species	IUCN Protection Category	NOM-059-SEMARNAT- 2010
<i>C. brevifrons</i>	Vulnerable	Not Available
<i>C. chamberlainii</i>	Not Evaluated	Not Available
<i>C. decumbens</i>	Critically Endangered	Danger of Extinction
<i>C. delucana</i>	Not Evaluated	Not Available
<i>C. fuscoviridis</i>	Critically Endangered	Not Available
<i>C. hildae</i>	Endangered	Threatened
<i>C. kuesteriana</i>	Critically Endangered	Danger of Extinction
<i>C. latifolia</i>	Endangered	Danger of Extinction
<i>C. mexicana</i>	Vulnerable	Threatened
<i>C. morettii</i>	Endangered	Danger of Extinction
<i>C. sabatoii</i>	Endangered	Threatened
<i>C. tenuis</i>	Not Evaluated	Not Available
<i>C. totonacorum</i>	Not Evaluated	Not Available
<i>C. zaragozae</i>	Critically Endangered	Danger of Extinction



Las cicadas son plantas peculiares y fascinantes, tanto por su belleza como por su historia evolutiva. Es poco común que se resalte, pero poseen usos tradicionales de relevancia en la memoria colectiva de las comunidades, particularmente la especie conocida como el chamal. Lamentablemente, esta variedad se encuentra en peligro de extinción, con lo que se podría perder un proceso histórico de relación naturaleza-humano.

Emblema del pasado

La historia evolutiva de las cicadas tiene un recorrido de 250 millones de años, durante este tiempo ellas han sobrevivido a un sinnúmero de desafíos ambientales. Ello se debe, en gran medida, a las asociaciones que establecen con otros organismos, como las bacterias que viven en sus raíces, las cuales favorecen la fijación de nitrógeno, permitiendo que habitan incluso en los ambientes más inhóspitos.

México ocupa el segundo lugar a nivel mundial en diversidad de cicadas. Uno de los géneros más representativos es *Doom*, casi endémico de nuestro país, pues de las 15 especies que se conocen, sólo una se encuentra en Honduras, mientras que 14 habitan en territorio nacional, generalmente en zonas rocosas y secas.

Como parte de dicho género, encontramos la variedad *Doom edule*, comúnmente conocida como el chamal, cuya distribución es la más amplia: desde la franja costera de la zona central de Veracruz, hasta las altas montañas de la Sierra Madre Oriental, en San Luis Potosí.

Se caracteriza por tener una apariencia morfológica única que nos transporta hasta tiempos mesozoicos, cuando los grandes saurios dominaban el planeta. No obstante, la deforestación y el cambio de uso de suelo han disminuido el hábitat de esta especie de manera alarmante, colocándola en peligro de extinción.

Plan de acción

En México se han aplicado diversas estrategias de conservación en favor de las cicadas, tanto en hábitat natural (*in situ*) como fuera de él (*ex situ*), desplegadas de acuerdo con las iniciativas del plan de acción internacional, formulado por los especialistas del ramo.

Como parte de las estrategias de conservación *in situ*, el chamal ha sido distribuido en la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, en el estado de Querétaro. Sin embargo, como es de conocimiento general, la deforestación continúa en áreas como ésta, generando en algunos casos conflictos entre gobierno y habitantes locales.

En el ámbito de la conservación *ex situ*, dicha especie ha sido propagada a través de jardines botánicos, lo cual representa un buen esfuerzo que, desafortunadamente, no garantiza su subsistencia a largo plazo, ni promueve la protección de los hábitats naturales. Un ejemplo relevante es lo realizado en el Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero (Xalapa, Veracruz).

Otro modelo *ex situ* lo constituyen los viveros y UMA's (Unidades de Manejo Ambiental), a los que se ha dado principal atención. Se tiene registro de dos viveros que trabajan el chamal: uno en la localidad de San Antonio Tancoyol, en el municipio de Jalpan de Serra, Querétaro, ubicado al interior de la Reserva de la Biosfera Sierra

Gorda, de modo que conjuga dos elementos de conservación, y otro en la localidad Monte Oscuro, en el municipio de Emiliano Zapata, Veracruz.

El caso de Monte Oscuro

Este proyecto incluyó la realización de estudios científicos sobre el estado de las poblaciones de la especie en la región, talleres de capacitación para la colecta y germinación, así como la promoción de organización comunitaria.

Inició en un sitio conocido como El Mangal, con 1,500 plantas, pero éstas no salieron a la venta rápidamente, por lo que paulatinamente las personas perdieron interés. A la fecha, dichas plantas aún están en espera de ser incluidas en un plan de comercialización.

Lamentablemente, con relación a la organización comunitaria, este proyecto inició con más de quince personas, que se fueron retirando hasta quedar sólo una, el señor Concepción Díaz, mejor conocido como don Concho, quien en 2012 consolidó el vivero como UMA, donde incluyó, además de *D. edule*, otras cicadas: la palma bola (*Zamia furfuracea*) y la palma monja (*Beaucarnea recurvata*), las cuales están ahora en un vivero rústico ubicado al interior del terreno de su familia.

El papel de las comunidades

El escenario actual da cuenta de que las cicadas no son muy cotizadas en los mercados locales, dado que los precios son bajos. El caso de Monte Oscuro es un ejemplo de la necesidad de transitar de un sistema homogéneo de cultivo hacia un sistema diversificado, es decir, repensar la conservación y manejo de estas plantas.

Texto y fotografías de Lili Martínez Domínguez* y Fernando Nicolalde Morajón**
Edición: Eliseo Hernández Gutiérrez
Ilustración: Francisco J. Cobos Priar
Dir. de Comunicación de la Ciencia, UV
lde@uv.mx

Arriba, hábitat del chamal en las dunas costeras del Farallón, en Actopan, Veracruz.
Abajo, hábitat del chamal en la zona rocosa del centro de Veracruz.



El chamal es una especie muy apreciada en Mesoamérica, por lo que es común observarla en los jardines familiares.

La historia evolutiva de las cicadas tiene un recorrido de 250 millones de años.

*Estudiante del programa de Maestría en Ecología Tropical del CITRO-UV. Correo: lilimartinez@gmail.com

**Especialista en cicadas y curador del herbario CTB del Instituto de Investigaciones Biológicas-UV. Correo: enicolalde@uv.mx



Las cícadas son un grupo de plantas que forma parte importante del patrimonio biológico de México; a su vez, constituyen un elemento expresivo de la diversidad étnica, dado que son empleadas en numerosos rituales.



A pesar de haber sido dominantes en la era de los dinosaurios, las cícadas actuales habitan en áreas restringidas de los trópicos, siendo México uno de sus refugios naturales más importantes en el mundo. *Ceratozamia* es el grupo más diverso en nuestro país con 28 especies, de las cuales 12 se localizan en una de las regiones de mayor importancia biológica para el grupo: la Sierra Madre Oriental.

Desafortunadamente, debido al cambio de uso de suelo y sobreexplotación de recursos naturales, el hábitat de estas plantas ha sido sometido a fuertes presiones, lo que contribuyó a la reducción drástica de sus poblaciones silvestres, que se vieron "exiliadas" a zonas de difícil acceso con vegetación reducida y pendientes fuertes que —gracias a sus habilidades evolutivas— no han tenido inconvenientes para colonizar, llegando incluso a formar bosques de cícadas.

Una de las zonas que cumple con la condición descrita es la región central de Veracruz. Aquí habita una peculiar especie que posee diversos nombres comunes, dependiendo de la localidad. Algunas personas la llaman: "piña del monte" o "costilla de león"; mientras que en Coacoatzintla: "pezma" o "pezma del monte". Debido a una confusión que

inició desde 1912, cuando el investigador Charles J. Chamberlain colectó con ayuda del gobernador de Veracruz Teodoro A. Dehesa una cícada en Jilotepec, esta especie habitualmente ha sido nombrada *Ceratozamia mexicana*, pero realmente no se llama así, su nombre científico correcto es otro: *Ceratozamia tenuis*. *C. mexicana* vive únicamente en la zona Tuxteco-Huasteco; los estudios taxonómicos manifiestan que la especie que habita la región Jilotepec-Coacoatzintla y áreas cercanas no corresponde a ella, lo cual significa que la "pezma del monte" es una especie de distribución restringida y endémica del valle de Coacoatzintla, de modo que su conservación y manejo deben realizarse considerando esta condición, ya que si desaparece en la zona se perderá para siempre.

Una experiencia aleccionadora

Con el fin de que contribuyera a la protección de la "pezma del monte" y ser una fuente alternativa de ingreso económico para la población, en 1995 se instauró un vivero en la comunidad de Tlachinolá, en el municipio de Coacoatzintla. A pesar de los esfuerzos realizados por los investigadores que instrumentaron la propuesta, la iniciativa no se pudo

consolidar, dado que perdió su viabilidad como Unidad de Manejo Ambiental (UMA).

Cultivar cícadas con fines de comercialización a través de UMAs no es factible si se consideran como único producto. No obstante, bajo un sistema diversificado, donde no sean la base de los ingresos económicos, sino una especie más dentro de un grupo de organismos a manejar y conservar, se podría revertir la problemática. Un modelo así se puede complementar con la declaración de Áreas de Conservación Comunitarias (ACC), pues se trata de un régimen que promueve la integración del conocimiento local/tradicional en manos de sus habitantes y la efectividad de éstos como guardianes de la biodiversidad, con lo cual es posible conservar y aprovechar los recursos de manera sustentable.

Respecto al desenlace desalentador que representó el vivero mencionado, debe recapitularse sobre dos puntos cruciales. Uno, se requiere sintonía entre los intereses de la comunidad y de los investigadores; además, los habitantes deben participar activamente e involucrarse desde la toma de decisiones, pues son quienes conocen mejor sus recursos. Dos, el cultivo de cícadas en viveros es un gran reto debido a su lento creci-

miento y la carencia de mercado local e internacional.

Enfoque biocultural

Las áreas de distribución de *Ceratozamia* en la Sierra Madre Oriental que se encuentran mejor conservadas se localizan en zonas de diversidad étnica. Los grupos poblacionales de dichas regiones conservan la naturaleza, ya que es su fuente de recursos, y no necesariamente económicos.

Con el trabajo realizado durante los últimos cuatro años hemos observado que ciertos grupos étnicos crean espacios destinados al cultivo, a la extracción de madera para consumo familiar y para jardines o huertos familiares (donde es común encontrar cícadas); tal es el caso de la Sierra Norte de Puebla, Hidalgo, noroeste de Querétaro y San Luis Potosí.

Las cícadas forman parte de la memoria colectiva de las comunidades, sin embargo, en muchos territorios el conocimiento relacionado con ellas se está perdiendo; únicamente los adultos mayores son quienes saben dónde localizarlas y relatan los usos que poseen o que solían darles. En este sentido, reconocer el saber

tradicional como uno de los pilares del patrimonio biológico y cultural permitirá la protección de las especies en su hábitat natural.

Una visión integral de la conservación es vital para hacer frente a la pérdida de diversidad biológica, sólo así se podrá manejar el patrimonio biocultural sin continuar con su destrucción. A este objetivo contribuyen, como hemos visto, el conocimiento tradicional y algunas prácticas comunitarias. Asimismo, reconoce que la protección al ambiente tiene implicaciones económicas y sociales es hacer conservación en el mundo real, un mundo del cual formamos parte y en el cual todo recurso que obtenemos de la naturaleza genera un impacto. En consecuencia, taxónomos y ecólogos deben trabajar en conjunto bajo una perspectiva que incluya a la sociedad.

**Estudiante de Maestría en CITRO-UV y colaboradora en Herbario del Instituto de Investigaciones Biológicas (CIB)*

Correo: lilianarizca@gmail.com
***Especialista en cícadas y curador del Herbario CIB*
Correo: enicolalde@uv.mx

Taxónomos y ecólogos deben trabajar en conjunto bajo una perspectiva que incluya a la sociedad.

La "pezma del monte" es una especie de distribución restringida y endémica del valle de Coacoatzintla.

FOTOS:

- 1. Bosque de cícadas ("pezma del monte") en Coacoatzintla.
- 2. Hábitat de *Ceratozamia*.
- 3. Conocimiento biocultural de *Ceratozamia*.

