

19. Importancia evolutiva y ecológica al cambio climático de las cícadas en peligro de extinción

ALEJANDRO SALINAS CASTRO*

ILIANA SANTIAGO HERNÁNDEZ**



DOI: <https://doi.org/10.52501/cc.293.19>

Resumen

Las cícadas son el grupo de plantas antiguas con características similares a las coníferas, históricamente fueron las primeras en producir semilla; se estima que en el periodo jurásico estas especies cubrieron la tierra, ya que era el alimento de los herbívoros. Actualmente, las cícadas han sido estudiadas en temas de conservación de la biodiversidad y capacidad de adaptación, estas especies se encuentran amenazadas por diversos factores. El objetivo de este trabajo fue elaborar un análisis bibliométrico sobre cómo ha impactado el cambio climático en poblaciones de este grupo de plantas, cómo han desarrollado estrategias de supervivencia, sus enemigos naturales. La metodología para este trabajo bibliográfico consistió en una revisión de artículos científicos en la plataforma Scopus y Google Scholar sobre la evolución, afectaciones de cambio climático, variabilidad genética y estatus actual de las cícadas. Los resultados indican que una de las preocupaciones con respecto al cambio climático es el incremento de plagas, alteración de la sincronía entre plantas y plagas, alto riesgo de ataque de plagas migratorias, además de la reducción de los enemigos naturales. En el caso de las cícadas no se ha observado problemas de plagas insectiles por la toxicidad inherente de la planta; sin embargo, existen estudios de las plagas afectando

* Doctor en Ciencias Agropecuarias. Investigador del Centro de Investigación en Micología Aplicada (CIMA) de la Universidad Veracruzana (UV), México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7169-7675>

** Estudiante del Doctorado en el Colegio de Postgraduados, campus Veracruz, México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8456-2021>

estas plantas por el aumento de las precipitaciones, huracanes que tienen un impacto importante en la pérdida de la biodiversidad en las cícadas que tienen poblaciones y hábitats reducidos, lo que las hace vulnerables ante cambios climáticos. A pesar de evolución y persistencia de las cícadas, se deben de establecer estrategias de conservación ante los eventos extremos del cambio climático, aunado a la falta de vacíos de conocimiento en temas de conservación de la biodiversidad de estas plantas.

Palabras clave: *adaptación, extinción, conservación, hábitat y biodiversidad.*

Introducción

Las cícadas son un grupo de plantas antiguas y aparentemente fueron las primeras en producir semillas (Crane, 1988); es decir, una semilla con el tegumento y la nucela fusionados. Existen evidencias de que estas plantas tuvieron su punto más alto de evolución en el ordovícico (Lobato, 2013), ya que conformaron la vegetación que era alimento de los herbívoros. De acuerdo con la teoría telómica las plantas vasculares evolucionaron a partir de los precursores de algas (Zimmermann, 1952). Estas fueron capaces de superar cambios evolutivos de su morfología, fisiología, y reproducción, y seguramente en condiciones extremas de cambio climático (Lobato, 2013). La evolución es una teoría científica más aceptada para explicar cómo evolucionaron las especies, teoría apoyada por Darwin y Wallace (1858).

El registro fósil indica que el orden Cycadales ha existido durante aproximadamente 300 millones de años, es decir en el periodo del carbonífero. Son plantas con una morfología muy parecida a pequeñas palmas o helechos arborescentes. Según la estructura y los datos genético-moleculares, las cícadas se consideran tienen un linaje paralelo a todas las demás plantas con semillas vivas como las coníferas, ginkgos y plantas con flores. Los científicos de jardín botánico de Nueva York han analizado el genoma de las cícadas con el fin de conocer los mecanismos que estas plantas han desarrollado para la supervivencia (Zhan, 2011; Vovides, 2022). Independientemente de cómo ensamblen en el árbol genealógico, es innegable que son plantas totalmente distintas y se distri-

buyen en casi todo el mundo, particularmente en regiones tropicales y subtropicales. Hoy día crecen o se cultivan con fines ornamentales en diversos países del mundo (Moltalvo-Fernandez, 2020; Nicolade, 2014). Algunas de las 250 especies son relativamente comunes entre sí, otras están en peligro de extinción (Glos, 2022).

Este trabajo tiene como objetivo investigar cuáles fueron sus estrategias de supervivencia y sus relaciones fundamentales entre plantas y otros organismos: simbiosis, polinización, y dispersión de semillas. Como desarrollaron toxinas para defender sus hojas y semillas de los depredadores. Sus raíces se contraen en respuesta a la sequía y al fuego (Vovides, 2000), además de tener raíces adventicias con geotropismo negativo en asociación simbiótica con la microalga *Anabaena spp.* Las cícadas formaron una asociación con las bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico (*Anabaena spp.*), mucho antes que esto ocurriera en las leguminosas y otras plantas modernas (Vázquez Torres et al., 2011). Las bacterias colonizan raíces coraloideas especiales, que crecen hasta la superficie del suelo. Estas pueden vivir en condiciones ambientales extremas en suelos pobres en nutrientes, dunas de arena, laderas, acantilados e incluso rocas (Vovides, 2008). Estudios realizados reflejan que es posible que las cícadas hayan sobrevivido sin tener que cambiar su morfología porque los endófitos son los que cambian y proporcionan nuevos metabolitos y habilidades para lidiar con las difíciles condiciones del ambiente (Stevenson, 1986; Vovides, 2001).

Durante el Cuaternario, las oscilaciones climáticas han ejercido influencias significativas sobre la diversidad genética, la dinámica histórica de animales y plantas en el hemisferio norte al alterar la distribución de especies (Qiu y Fu y Comes, 2011; Zheng, 2016). Las gimnospermas, plantas con conos como las coníferas, permitieron la distribución del polen por el viento, lo que permitió una mayor combinación genética y a finales del Jurásico, las gimnospermas se extendieron prácticamente en todo el planeta tierra (Crane, 1988; Cook, 2012; Laidlaw, 2012).

La importancia ecológica radica en que estas plantas actúan como formadoras y retenedoras de suelo, también aportan apreciables cantidades de nitratos a sus ecosistemas (Halliday y Pate, 1976; Grove et al., 1980; Liu et al., 1990); además, merecen importancia social y ecológica desde el punto de vista conservacionista (Stiassny, 1992). Por lo anterior lo relevante de

este trabajo fue discutir las estrategias de conservación que se han implementado para las especies de cícadas, e indagar sobre investigaciones realizadas sobre afectaciones y adaptaciones que las cícadas han desarrollado para su supervivencia ante cambio climático.

Materiales y métodos

Se realizó una búsqueda bibliográfica en las bases de datos de Science Direct, Scopus, Scielo, Springer y Google Scholar. La revisión se hizo utilizando las mismas palabras claves tanto en inglés, español y francés, y comprendió exclusivamente artículos de revistas científicas y folletos. Las palabras claves usadas fueron: cambio climático, y cícadas. Se encontraron 35 artículos en inglés, 8 español, 4 francés. Usando las palabras de genética y diferenciaciones de especies se encontraron 7 publicaciones; 5 en inglés, 1 español y 1 en francés. Usando las palabras resistencia, peligro de extinción y conservación en un total de 10 publicaciones, 8 en inglés y 2 en español. El enfoque fue principalmente a cícadas y estrategias de conservación y supervivencia solo fueron seleccionados los artículos que reportan especies de mayor importancia ecológica y económica.

Resultados y discusión

Se encontraron artículos de investigaciones de cícadas que reportan que existen 200 especies. En México se reconocen 42 especies de cícadas en tres géneros: *Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia*; México ocupa el segundo lugar en diversidad de cícadas después de Australia, con un 80% de especies endémicas del país. Las especies más investigadas son *Dion edule*, *Ceratozamia mexicana*, *Zamia incognita* y *Z. furfuracea*. A continuación, se muestran los resultados.

Evolución

Se encontró evidencia que las cícadas (División: Cycadophyta) son plantas sobrevivientes de épocas remotas que compartieron el mismo espacio con los dinosaurios (hace 280 millones de años).

Martínez (2018), las considera como “fósiles vivientes” y sugiere que evolucionaron de los helechos en el paleozoico tardío al periodo al que se le denomina como: “la edad de las cícadas”. Las cícadas, coníferas y ginkgos dominaron la vegetación del planeta en jurásico Liu et al. (2022), descubrieron a través de un estudio de combinación de clados filogenético de eventos tectónicos y registros fósiles la historia evolutiva de linajes, que las plantas de cícadas han sufrido extinciones masivas. Por otro lado, en un estudio biogeográfico que incorporaron las distribuciones fósiles reveló que Asia fue el área ancestral de las Cícadaceae (Suinyuy, 2013; Feng et al., 2014; Ong, 2015; Liu et al., 2022).

Existen investigaciones que atribuyen la evolución a la producción de semillas de cícadas por esterilización y fusión de esporangios, la morfología y anatomía, la forma de las hojas también a sus raíces colaroides (Zumajo-Cardona, 2021). Los investigadores a menudo se preguntan: ¿De qué forma las angiospermas adquirieron un genoma muy grande a pesar de pocos casos de poliploidia? En este sentido, Ohri (2021), afirma que los genomas de las gimnospermas han ido adquiriendo diversas LTR-RTS en su evolución y comenta que, en ausencia de algún mecanismo eficiente para su eliminación, la maquinaria epigenética que silencia estas grandes extensiones de secuencias repetidas en tramos de heterocromatina y el valor adaptativo; (Liu et al., 2015; Ohri, 2021) se realizan estudios sobre la respuesta evolutiva de las plantas. Sin embargo, falta mucho por descifrar sobre los mecanismos de adaptación que estas plantas han generado a lo largo del tiempo.

Distribución de las cícadas

En la búsqueda de información sobre la distribución de las cícadas y las temperaturas óptimas se encontraron 17 artículos científicos. Los géneros

más estudiados son *Dioon*, *Zamia*, *Ceratozamia*, *Cycas* y *Encephalartos*. Las cícadas integran un grupo de plantas que han sobrevivido desde hace miles de años y cuentan con tres familias (Cicadaceas, Stangerinaceas y Zamiaceas) con 11 géneros y más de 300 especies con una distribución espacial de América del Norte, Sur, Central y el Caribe, Asia, África, y Oceanía (CITES, 2022). Donalson (2003) reporta 69 especies en África y las islas adyacentes del Océano Índico, donde el género *Encephalartos* cuenta con 67 especies, *Stangeria* con una especie; *Encephalartos* un género ubicado en Sudáfrica (Swart et al., 2018).

Osborne et al. (2012) reportaron que en Asia existen alrededor de 22 especies y dos subespecies. Las especies más representativas son *Cycas chamoensis*, *C. clivicola*, *C. litoralis*, *C. nongnoochiae*, *C. tansachana*, con una nueva subespecie (*C. clivicola* ssp. *lutea*), *C. circinalis*, *C. rumphii*, *C. panzhihuaensis*, *C. revoluta*, *C. balansae* y *C. miquelii* (Hill y Yang, 1999; Donalson, 2003; Hill, 2004; Feng, 2016).

La distribución de Cícadas es desde la India al sur de Indochina, Australia, y el este de África (Xiao, 2004; Zheng et al., 2017). En América se encuentran los géneros: *Ceratozamia*, *Chigua*, *Dioon*, *Microcycas* y *Zamia*, México es el país con mayor diversidad, ya que cuenta con 56 especies (Fragniere, 2015; Leiva, 2017; Swart, 2019; CITES, 2022).

Estrategias de supervivencia de las cícadas

Existen especies que se han desarrollado en ambientes extremos de temperatura; una especie es la cícada de sagú, ya que hay registros que puede sobrevivir en temperaturas que van desde los 15 °C a 110 °C si las temperaturas caen a -15 °C, puede morir (Dorsey 2018). Estos datos indican que las plantas resisten temperaturas extremas.

Otro tema importante es cómo ha afectado el cambio climático a las poblaciones de cícadas, documentado en 11 artículos científicos del año 2008 al 2020. Países donde se han realizado estos estudios son México, Estados Unidos, China y Japón, este último es el país con más financiamiento en investigaciones referentes a cícadas.

En estas investigaciones se observa un alto ataque de plagas a las poblaciones de cícadasy en la lucha por sobrevivir, estas plantas modifican sus características fisiológicas y genéticas (Bellard et al., 2013; Yousuf et al., 2014; Duan et al., 2014); es decir, comprender los efectos del cambio climático es fundamental para gestionar y regular la introducción de especies exóticas (Massin et al., 2012; Turkington, 2016; Gutiérrez-Ortega, 2018).

La escama de las cícadasy *Aulacaspis yasumatsui* Takagi (CAS) es una plaga de mayor relevancia de las cícadasy (Giorgi y Vandenberg, 2012; Wei, 2018). En una investigación realizada por Wei (2018) se proyectaron las futuras distribuciones potenciales de CAS para los períodos 2050 y 2070 bajo escenarios de cambio climático descritos en el IPCC donde sugirieron que esta plaga se está adaptando a las temperaturas extremas. En Miami muchas plantas murieron debido a los ataques de esta plaga, algunas especies endémicas como *Cycas taitungensis* en Taiwán (Bailey et al., 2011) y la *Cycas micronesica* en Guam se encuentran en peligro de extinción por dicha plaga (Walters, Shroyer y Anderson, 1997; Howard et al., 1999; Marler y Lawrence, 2012).

Las plantas de cícadasy han logrado sobrepoblar la tierra donde las variaciones de temperatura extremas y las altas concentraciones de dióxido de carbono son más altas que las actuales. El continente africano es considerado como vulnerable al cambio climático. El fenómeno de calentamiento global podría ser perjudicial para las cícadasy. Estudios realizados demuestran que las plantas juveniles y adultas son afectadas, lo que pone en peligro su supervivencia, además son especies de germinación y crecimiento lento (Álvarez-Yépiz et al., 1914).

La investigación realizada por Álvarez-Yépiz et al. (2014) demostró que el uso de nitrógeno y agua mejoró la ontogenia. Sin embargo, la dependencia de la fijación simbiótica de nitrógeno aumentó con la elevación y varió con la ontogenia, esto puede considerarse para entender la resistencia a ambientes áridos donde las condiciones estresantes se están intensificando debido a los cambios climáticos y de uso de la tierra.

La revisión bibliográfica muestra que en la actualidad existe un período alto de extinción (Lin, 2000). Donde el 70% de las especies de cícadasy se encuentran amenazadas y con riesgo a extinguirse (IUCN 2010; Osborne et al., 2012; Yessoufou et al., 2017). Los esfuerzos de conservación buscan

mantener el potencial evolutivo de estas plantas para su adaptación al cambio climático (Frankham et al., 2002; Ulrey, 2016; Gutiérrez-ortega, 2020). Sin embargo, estos esfuerzos de conservar la biodiversidad son aún insuficientes.

Usos de las cícadas

Las cícadas tienen un potencial económico por los diferentes usos económicos a continuación se mencionan los siguientes: como alimento, uso medicinal, extracción de goma, fibra, aceite, uso decorativo e importancia ecológica.

El uso de las cícadas cada vez es más común en diversas regiones (Singh y Singh, 2008), por su alto contenido metabolitos secundarios importantes encontrados en raíz, semillas, polen, hojas y tallo, razón por la cual es utilizada en la medicina tradicional, dermatología, decoración de interiores, fuente de alimento, insecticida y uso en actividades religiosas, actualmente son pocas las especies de cícadas estudiadas con respecto a sus diferentes usos; a continuación se mencionan algunas especies estudiadas, *C. circinalis* L., (Varghese y Ticktin, 2007), *Cycas rumphii* Miq (Khan et al., 2011), *C. sphaerica* y *C. beddomei* (Salomon et al., 2019), *C. revoluta* (Prakash et al., 2021), *C. pectinata* Buch-Hames, (Marak et al., 2022), *Zamia furfuracea* (Norstog, 2022), *Encefalartos longifolius* (Cousins et al., 2011), *Zamia paucijuga*, *Zamia herreriae*, *Dioon stevensonii*, *Dioon tomasellii*, *Dioon sonorensis* y *Dioon merolae* (Bonta et al., 2016). Estudios realizados han reportado que el consumo de semillas de las cícadas puede causar trastornos, ya que es una planta tóxica (Mark, 1990; Iwami, 1993; Whitelock, 2002; Mitchell y Hu, 2018). Este grupo de plantas se encuentran amenazadas por la extracción ilegal de poblaciones silvestres (Bamigboye, 2022). Es necesario implementar estrategias firmes para la conservación de las especies de cícadas que se encuentran en crisis.

Por otro lado, su importancia ecológica de las cícadas radica en la fijación del nitrógeno al suelo, gracias al establecimiento simbiótico con cianobacterias (Lindblad, 2008; Lindblad y Bergman, 2018). En un estudio

realizado con la especie *Macrozamia riedlei*, se estimó una fijación de 18.8 y 18.6 kg N·ha⁻¹·año⁻¹ lo que se demuestra una importancia significativa a la economía nitrogenada de su ecosistema (Halliday 1976). Es relevante el estudio de este grupo de plantas por su importancia en la medicina, en la evolución y ecológica hacer uso de las tecnologías actuales es un desafío importante, ya que existen vacíos y es necesario generar fronteras del conocimiento.

Conclusiones

Las cícadas son un grupo de plantas antiguas previo a la época de los dinosaurios que se han estudiado con el fin de preservar la biodiversidad. Esta revisión presenta estudios realizados de conservación de especies de cícadas, y su estado actual. Sin embargo, son pocos los taxones de cícadas que han sido estudiados. Por ello, es importante profundizar en las investigaciones sobre los mecanismos que tienen estas plantas para su supervivencia, y su tolerancia a suelos pobres, sequías y en general a eventos del cambio climático y así generar conocimiento de frontera.

Referencias

- Álvarez-Yépiz, J. C., Búrquez A. y Dovčiak M. (2014). Cambios ontogenéticos en las interacciones planta-planta en una cícada rara dentro de las comunidades de angiospermas. *Oecologia*, 175, 725-735. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2929-3>
- Álvarez-Yépiz, J. C., Cueva, A., Dovčiak, A., Teece, M. y Yepez, E. A. (2014). Estrategias ontogenéticas de uso de recursos en una cícada rara de larga vida a lo largo de gradientes ambientales. *Fisiología de la Conservación*, 2(1). <https://doi.org/10.1093/conphys/cou034>.
- Bailey, R., Chang, N. T., Lai, P. Y. y Hsu, T. C. (2010). Life table of cycad scale, *Aulacaspis yasumatsui* (Hemiptera: Diaspididae), reared on Cycas in Taiwan. *Journal of Asia Pacific Entomology*, 13(3), 183-187.
- Bamigboye Samuel, O. (2022). Determining regions of higher extinction risk occurrences in South African cycads. *SINET Ethiopian Journal of Science*, 45(1)
- Bellard C, Thuiller W, Leroy B, Genovesi P, Bakkenes M. y Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Biology of Global Change*, 19(12), 3740-3748.

- Bonta, M., Pulido-Silva, M. T., Diego-Vargas, T., Vite-Reyes, A., Vovides, A. P. y Cibrián-Jaramillo, A. (2019). Ethnobotany of Mexican and northern Central American cycads (Zamiaceae). *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 15(1), 1-34.
- Cook, C. G. y Jones, R. T. (2012). Paleoclimate dynamics in mainland Southeast Asia during the last 30,000 Calyrs BP. *Paleogeography Paleoclimatology*, 339, 1-11.
- Cousins, S. R., Williams, V. L. y Witkowski, E. T. (2011). Quantifying the trade in cycads (Encephalartos Species) in the traditional medicine markets of Johannesburg and Durban, South Africa. *Economic Botany*, 65(4), 356-370.
- Crane, P. (1988). Major clades and relationships in higher gymnosperms. En Ch. Beck (Ed.), *Origin and evolution of gymnosperms* (pp. 218-277). Columbia University.
- Darwin, Ch. (1859). *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. The Classics of Science Library.
- Donaldson, J. S. (2003). *Cycads: Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Cycad Specialist Group.
- Dorsey, B. L., Gregory, T. J., Sass, C. y Specht, C. D. (2018). Pleistocene diversification in an ancient lineage: A role for glacial cycles in the evolutionary history of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae). *American Journal of Botany*, 105(9), 1512-1530. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1149>
- Duan, J. J., David, E. J., Dontay, C., Williams, D. y Kristi, M. L. (2014). Patrones de utilización y desarrollo del huésped parasitoide en un rango de temperaturas: Implicaciones para el control biológico de una plaga forestal invasora. *BioControl*, 59(6), 659-669.
- Eckenwalder (1980). Cycads: The prime of their lives. *Fairchild Tropical Garden Bulletin*, 35(1), 11-19.
- Feng, X. Y., Wang, Y. H. y Gong, X. (2014). Genetic diversity, genetic structure and demographic history of *Cycas simplicipinna* (Cicadaceae) assessed by DNA sequences and SSR markers. *BMC Plant Biology*, 4, 187-202.
- Feng, X. Y., Zheng, Y. y Gong, X. (2016). Middle-Late Pleistocene climatic changes shaped the divergence and demography of *Cycas guizhouensis* (Cycadaceae): Evidence from DNA sequences and microsatellite markers. *Scientific Reports*, 6, 27368-27379.
- Fraginière, Y., Bétrisey, S., Cardinaux, L., Stoffel, M. y Kozłowski, G. (2015). Fighting their last stand?: A global analysis of the distribution and conservation status of gymnosperms. *Journal of Biogeography*, 42, 809-820.
- Frankham, R., Briscoe, D. A. y Ballou, J. D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University.
- Giorgi, J. A. y Vandenberg, N. J. (2012). Revision of the lady beetle genus *Phaenochilus* Weise (Coleoptera: Coccinellidae: Chilocorini) with description of a new species from Thailand that feeds on the scales of the *Aulacaspis cycad*, *Aulacaspis yasumatsui* Takagi (Hemiptera: Sternorrhyncha: Diaspididae). *Zootaxa*, 3478, 239-255.
- Glos, R. A. E., Salzman, S., Calonje, M., Vovides, A. P., Coiro, M., Gandolfo, M. A. y Specht, C. D. (2022). Leaflet anatomical diversity in *Zamia* (Cycadales: Zamiaceae) shows

- little correlation with phylogeny and climate. *Botanical Review*, 88, 437-452. <https://doi.org/10.1007/s12229-021-09272-0>
- Grove, T. S., O'Connel, A. M. y Malajezuk, O. (1980). Effects of fire on the growth, nutrient content and rate of nitrogen fixation of the cycad *Macrozamia riedlei*. *Australian Journal of Botany*, 28(3) 271-281
- Gutiérrez-Ortega, J. S., Salinas-Rodríguez, M. M., Ito, T., Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Martínez, J. F. y Murakami, M. (2020). Niche conservatism promotes speciation in cycads: The case of *Dioon merolae* (zamiaceae) in Mexico. *New Phytologist*, 227(6), 1872-1884. <https://doi.org/10.1111/nph.16647>
- Gutiérrez-Ortega, J. S., Yamamoto, T., Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A., Martínez, J. F., Molina-Freaner, F. y Kajita, T. (2018). Aridification as a driver of biodiversity: A case study for the cycad genus *Dioon* (zamiaceae). *Annals of Botany* 121(1), 47-60. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx123>
- Halliday, J. y Pate J. S. (1976). Symbiotic nitrogen fixation by coralloid roots of the cycad *Macrozamia riedlei*: Physiological characteristic and ecological significance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 3(3) 349-358.
- Hill, K. (2004). Character evolution, species recognition and classification concepts in the Cycadaceae. En T. Walters y R. Osborne (Eds.), *Cycad classification, concepts and recommendations* (pp. 23-44). CABI.
- Hill, K. D. y Yang, S. L. (1999). The *Cycas* genus (Cycadaceae) in Thailand. *Brittonia* 51, 48-73. <https://doi.org/10.2307/2666557>
- Howard, F. W., Hamon, A., McLaughlin, M., Weissling, T. y Yang, S. L. (1999). *Aulacaspis yasumatsui* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Diaspididae): A recently introduced pest of cycad scale insects in Florida. *The Florida Entomologist*, 82, 14-26.
- International Union for Conservation of Nature. (2022). *The IUCN red list of threatened species*. (versión 2022-1). <https://www.iucnredlist.org>
- Iwami, O., Niki, Y., Watanabe, T. y Ikeda, M. (1993). Motor neuron disease on the Kii Peninsula of Japan: Cycad exposure. *Neuroepidemiology*, 12(6), 307-312.
- Khan, AV, Ahmed, QU, Khan, AA y Shukla, I. (2011). Actividad antibacteriana de *Cycas rumphii* Miq. extractos de hojas contra algunas bacterias patógenas humanas tropicales. *Revista de Investigación de Microbiología*, 6(10), 761.
- Laidlaw, M. J. y Forster, P. I. (2012). Climate predictions accelerate decline for threatened macrozamia cycads from Queensland, Australia. *Biology*, 1(3), 880-894. <https://doi.org/10.3390/biology1030880>
- Lin, T. P., Sun, Y. C., Lo, H. C. y Cheng, Y. P. (2000). Baja diversidad genética de *Cycas tai-tungensis* (Cycadaceae), una especie endémica en Taiwán, revelada por análisis de aloenzimas. *Taiwan Journal of Forestry Science*, 14, 35-42.
- Lindblad, P. (2008). Cianobacterias en simbiosis con cícadas. En K. Pawlowski, *Simbiontes procarióticos en plantas* (pp. 225-233). Springer.
- Lindblad, P. y Bergman, B. (2018). La simbiosis cícada-cianobacteriana. En *Manual CRC de cianobacterias simbióticas* (pp. 137-159). CRC.
- Liu, G.-F., Deng, T.-X., Zhou, L. y Yang, S.-Y. (1990). The root nodules and the nitrogen fixation property of the *Cycas panzhihuaensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 14(2), 160-164.

- Liu, J., Lindstrom, A. J. y Gong, X. (2022). Towards the plastome evolution and phylogeny of *Cycas* L. (Cycadaceae): Molecular-morphology discordance and gene tree space analysis. *BMC Plant Biology*, 22(116). <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03491-2>
- Liu, J., Lindstrom, A. J., Marler, T. E. y Gong X. (2022). Not that young: Combining plastid phylogenomic, plate tectonic and fossil evidence indicates a Palaeogene diversification of Cycadaceae. *Annals of Botany* 129(2), 217-230. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab118>
- Liu, J., Zhou, W. y Gong, X. (2015). Species delimitation, genetic diversity, and historical population dynamics of *Cycas diannanensis* (Cycadaceae) found sympatrically in the Red River region of China. *Frontiers in Plant Science* 6, 696-710.
- Lobato, C. R. y Cidrás F. J. (2013). Evolución vegetal: la conquista de la tierra firme. *Arquegoniadas* 1, 1-8.
- Marak, C. C., Marak, B. N., Singh, V. P., Gurusubramanian, G. y Roy, V. K. (2022). Análisis fitoquímico, estudio *in silico* y perfil de toxicidad de *Cycas pectinata* Buch.-Ham fruit en ratones. *Toxicología Química y de Drogas*, 1-13.
- Marler, T. E. y Lawrence, J. H. (2012). Demographics of *Cycas micronesica* in Guam following the introduction of the armored scale *Aulacaspis yasumatsui*. *Tropical Ecology Magazine*, 28, 233-242.
- Martínez, D. L., Nicolalde, M., Vergara S., F. y Stevenson, D. W. (2018). Las cícadas y los códigos de barras genéticos. *Ciencia y Desarrollo*, 1, 64-69.
- Massin, M. B., Rome, Q., Muller, F., Perrard, A., Villemant, C. y Jiguet, F. (2012). El cambio climático aumenta el riesgo de invasión del avispon patiamarillo. *Conservación Biológica*, 157, 4-10.
- Mitchell, B. y Hu, X. (2018). Los efectos neurotóxicos de las cícadas y los metales: una revisión. *Revista de Investigación de Pregrado de UC Riverside*, 12(1).
- Montalvo-Fernández, G., Carnevali, G., Vovides, A. P., Muñoz-López, J. y Martínez-Castillo, J. (2020). Evaluación del riesgo de extinción de *Zamia prasina* en la provincia biótica península de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91(1), e913012. <https://doi.org/10.22201/IB.20078706E.2020.91.3012>
- Nicolalde-Morejón F., González-Astorga, J., Vergara-Silva, F., Stevenson, D. W., Rojas-Soto, O. y Medina-Villarreal, A. (2014). Biodiversidad de Zamaceae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(supl.), 114-125. <https://doi.org/10.7550/rmb.38114>
- Norstog, K. J. (2022). Cícadas. En *Enciclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/plant/cycad>
- Ohri, D. (2021). Variation and evolution of genome size in gymnosperms. *Silvae Genetica*, 70(1), 156-169. <https://doi.org/10.2478/sg-2021-0013>
- Ong, Y. Q., Zhan, Q. Q., Nguyen, K. S., Nguyen, H. T., Wang, Y. H. y Gong, X. (2015). La demografía histórica y la variación genética de *Cycas multipinnata* (Cycadaceae) en peligro de extinción en la región del río rojo, examinadas por secuencias de ADN de cloroplasto y marcadores de microsatélites. *Plos One*, 10.
- Osborne, R., Calonje, M. A., Hill, K. D., Stanberg, L. y Stevenson, D. W. (2012). La lista mundial de cícadas. *Memorias del Jardín Botánico de Nueva York* 106, 480-510.

- Prakash, V., Kaur, H., Kumari, A., Kumar, M., Bala, R. y Gupta, S. (2021). Phytochemicals and biological studies on *Cycas revoluta* Thunb: A review. *Advances in Traditional Medicine*, 21(3), 389-404.
- Qiu, Y. X., Fu, C. X. y Comes, H. P. (2011). Molecular phylogeography of plants in China and adjacent regions: Tracing the genetic fingerprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 225-244.
- Salas-Leiva, D. E., Meerow, A. W., Calonje, M., Francisco-Ortega, J., Patrick Griffith, M., Nakamura, K. y Knowles, D. (2017). Shifting quaternary migration patterns in the Bahamian archipelago: Evidence from the *Zamia pumila* complex at the northern limits of the Caribbean island biodiversity hotspot. *American Journal of Botany*, 104(5), 757-771. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700054>
- Singh, K. J. y Singh, R. (2008). The ethnobotany of *Cycas* in the states of Assam and Meghalaya, India. En D. W. Stevenson y R. Osborne (Eds.), *Proceedings of Cycad* (pp. 151-164).
- Solomon Raju, A. J., Venkata Ramana, K., Suvana Raju, P., Dileepu Kumar, B., Lakshminarayana, G. y Sraavan Kumar, S. (2019). Traditional food and medicinal uses of *Cycas sphaerica* Roxb. and *Cycas beddomei* Dyer (Cycadaceae). *Species*, 20, 24-27.
- Stevenson, D. W., Sabato, S. y 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.
- Stiasny, M. L. J. (1992). Phylogenetic analysis and the role of systematics in the biodiversity crisis. En N. Eldredge (Ed.), *Systematics ecology and the biodiversity crisis* (pp. 109-120). Columbia University.
- Suinyuy, T. N., Donaldson, J. S. y Johnson, S. D. (2013). Variation in the chemical composition of cone volatiles within the african Cycad genus *Encephalartos*. *Phytochemistry*, 85, 82-91. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.09.016>
- Swart, C., Donaldson, J. y Barker, N. (2018). Predicción de la distribución de *Encephalartos latifrons*, una cícada en peligro crítico de extinción en Sudáfrica. *Biodiversity and Conservation*, 27, 1961-1980. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1519-9>
- Swart, C., Rowsell, R., Donaldson, J. y Barker, N. (2019). Population structure and survival of the critically endangered cycad *Encephalartos latifrons* in South Africa. *South African Journal of Botany*, 127, 80-90, <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.08.034>
- Turkington, R. y Harrower, W. L. (2016). An experimental approach to addressing ecological questions related to the conservation of plant biodiversity in China. *Plant Diversity*, 1, 1-10.
- Ulrey, C., Quintana-Ascencio, P. F., Kauffman, G., Smith, A. B., y Menges, E. S. (2016). La vida en la cima: Demografía a largo plazo, refugios microclimáticos y respuestas al cambio climático para una planta endémica del sur de los Apalaches a gran altura. *Conservación Biológica*, 200, 80-92.
- Varghese, A. y Ticktin, T. (2007). Harvest, trade, and conservation of the endemic multi-

- use cycad, *Cycas circinalis* L., in the Nilgiri Biosphere Reserve, South India. En *The 8th International Conference on Cycad Biology*.
- Vázquez Torres, M., Cruz Pérez, A. y Campos Jiménez, J. (2011). *Las cícadas de Veracruz: Guía ilustrada*. Gobierno del Estado de Veracruz / Consejo Veracruzano de Ciencia y Tecnología.
- Vovides, A. P. (2000). México: segundo lugar en diversidad de cícadas. *Biodiversitas*, 6(31), 6-10.
- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A., González-Astorga, D. e Iglesias, C. (2008). A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Oaxaca, Mexico with comments on habitat and relationships. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157, 169-175. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00793.x>
- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A. e Iglesias, C. (2001). Another new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 137, 81-85.
- Walters, T., Shroyer, E. y Anderson, L. (1997). Escala y cícadas del sur de Florida. *El Boletín Cycad*, 20, 13-15.
- Wei, J., Zhao, Q., Zhao, W. y Zhang, H. (2018). Predicción de las distribuciones potenciales de la escama invasora de cícadas *Aulacaspis yasumatsui* (Hemiptera: Diaspididae) bajo diferentes escenarios de cambio climático y las implicaciones para el manejo. *PeerJ*, 6. <https://doi.org/10.7717/peerj.4832>
- Whitelock, L. M. (2002). *The cycads*. Timber.
- Wilf, P., Stevenson, D. W. y Rubén Cúneo, N. (2016). The last Patagonian cycad, *Austrozamia stockeyi* gen. et sp. nov., early Eocene of Laguna del Hunco, Chubut, Argentina. *Botany*, 94(9), 817-829. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0038>
- Xiao, L.-Q., Ge, X.-J., Gong, X., Hao, G. y Zheng, S.-X. (2004). ISSR variation in the endemic and endangered plant *Cycas guizhouensis* (Cycadaceae). *Annals of Botany*, 94(1), 133-138. <https://doi.org/10.1093/aob/mch119>
- Xie, J. G., Jian, S. G. y Liu, N. (2005). Variación genética en la planta endémica *Cycas debaoensis* sobre la base del análisis. *Revista Australiana de Botánica*, 53, 141-145.
- Yousuf, F., Carnegie, A. J., Bedding, R. A., Bashford, R., Nicol, H. I. y Gurr, G. M. (2014). Efecto de la temperatura en el desarrollo y parasitismo de la avispa de madera (*Sirex noctilio* F.) por el nematodo entomopatógeno *Deladenus siricidicola*. *Control Biológico*, 79, 62-74.
- Zhan, Q. Q., Wang, J. F., Gong, X. y Peng, H. (2011). Patrones de variación del ADN del cloroplasto en *Cycas debaoensis* (Cycadaceae): Implicaciones para la conservación. *Conservación Genética*, 12, 959-970.
- Zheng, Y., Liu, J., Feng, X. y Gong, X. (2017). La distribución, diversidad y estado de conservación de *Cycas* en China. *Ecology and Evolution*, 7(9), 3212-3224. <https://doi.org/10.1002/ece3.2910>
- Zheng, Y., Liu, J. y Gong, X. (2016). Impactos tectónicos y climáticos en la biota dentro de la Falla del Río Rojo, evidencia de la filogeografía de *Cycas dolichophylla* (Cycadaceae). *Informes Científicos*, 6, 33540-33549.

- Zimmermann, W. (1952). Main results of the "Telome Theory". *The Palaeobotanist*, 1, 456-470. <https://doi.org/10.54991/jop.1952.423>
- Zumajo-Cardona, C., Frangos, S. y Stevenson, D. W. (2021). Seed anatomy and development in cycads and Ginkgo, keys for understanding the evolution of seeds. *Flora*, 285(151951). <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151951>