UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Revisión taxonómica del género *Dioon* Lindl. en Megaméxico II

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

JESSICA ESTHER HERNÁNDEZ TAPIA

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JAIME JIMÉNEZ RAMÍREZ
2019
Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno.
Hernández
Tapia
Jessica Esther
63 18 48 06
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
312276755

2. Datos del Tutor
Dr
Jaime
Jiménez
Ramírez

3. Datos del sinodal 1
Dra
Martha Juana
Martínez
Gordillo

4. Datos del sinodal 2
M en C
Rosa María
Fonseca
Juárez

5. Datos del sinodal 3
Dra
Helga
Ochoterena
Booth

6. Datos del sinodal 4
Dra
Susana
Valencia
Avalos

7. Datos del trabajo escrito
Revisión taxonómica del género *Dioon* Lindl. en Megaméxico II
86 p.
2019

Para aquellos que gustan de las cícadas tanto como yo.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de México y a la Facultad de Ciencias por brindarme un lugar y un sinfín de oportunidades; al profesorado de estas por impartirme clases y que con toda dedicación y paciencia me transmitieron su conocimiento.

Al Dr. Jaime Jiménez Ramírez que además de ser mi asesor, fungió como un segundo padre para mí, ahora un gran amigo que me ayudó y sigue ayudando a buscar caminos que recorrer, además de rescatarme de una incontable cantidad de dudas, por tenerme paciencia y siempre escucharme para tratar de entenderme.

A la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, quien ayudo a que este trabajo mejorará, pero además por formar parte de mi crecimiento académico y enseñarme casi todo lo que sé. A la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez, por su impecable atención en la corrección de este trabajo y hacer que resultará mejor, pero sobre todo por inspirarme a mejorar en todo lo que haga. A la Dra. Helga Ochoterena Booth, por darme consejos en mi camino por seguir y corregir mi tesis. Finalmente, la Dra. Susana Valencia Avalos, por formar parte en mi crecimiento académico y enseñarme que cualquier cosa que proponga no siempre es la única hipótesis y tengo que observar todo con ojo crítico y objetivo. A todos ustedes por formar parte de mi comité sinodal, gracias.

A los profesores que conforman el Taller de Sistemática de Angiospermas, por enseñarme todo lo que sé acerca de sistemática y permitirme trabajar con lo que me gusta. Al M. en C. Ramiro Cruz Durán por realizar la ilustración; además de asesorarme en mis dudas.

A mis amigos, Alex, Beto, Bryan y Dani, que me enseñaron que no todo en esta vida es estudiar, sino que también hay momentos para divertirse, reír y disfrutar. Así también por enseñarme a escuchar, apoyar y perdonar; por alentarme a que todo o casi todo se puede en esta vida. Por preocuparse, escucharme y soportarme durante toda la carrera, con ustedes comparto muchos recuerdos y sé que continuaremos formándolos. Gracias.
A mis amigos del Taller, Dano, Diego, Emma, Pau, Ricardo y Ro, que soportaron mis conflictos y me ayudaron a resolverlos, así como todo su apoyo para que no me rindiera. Principalmente a Ro y Pau, quien sin importar las circunstancias me escucharon, apoyaron y aconsejaron. A Ro quien me proporcionó una gran sonrisa con sus ingeniosos y maravillosos chistes; a Pau por reírse de nuestros chistes. Esos días con café y chisme los atesoro mucho. Gracias.

A mi familia principalmente por apoyarme y siempre creer en mí, por recordarme que si quiero lograr algo debo "echarle los kilos y jamás rendirme". A mis padres, por brindarme siempre todo su cariño y criarme para llegar a ser la mujer que soy actualmente. A mamá

por escucharme, hacerme repelar, pero siempre amarme mucho, cuidarme y educarme. A papá por siempre estar de nuestro lado cuando mamá no lo estaba, por siempre enseñarme y apoyarme a hacer las cosas. A ambos los amo demasiado.
A mis hermanos, que, sin importar las circunstancias, siempre serán mis héroes y que siempre lograrán sacarme una sonrisa, incluso cuando son desesperantes. A Jacob que, aunque hablemos con gruñidos siempre me ha cuidado y protegido. A Julio quien siempre se queja de todo, pero me enseña que debo ser crítica y no conformarme, además de siempre escucharme. A Jorge, mi pequeño monstruo, quien siempre me recuerda que debo mantener vivo a mi niño interno y me enseñó a tener paciencia, así como siempre cargar conmigo servilletas. Se que siempre contaré con ustedes sin importar las circunstancias. A todos ustedes gracias y los amo mucho.
A Ángel, que a pesar de que no estuvo en toda la realización de este trabajo, permaneció a mi lado en la última parte de este proyecto y me alienta a continuar con mis sueños.

Finalmente, a todos aquellos que he conocido a lo largo de mi vida y a los aquí mencionados, continuemos por este camino y sigamos logrando cosas juntos, porque después de todo ustedes forman una parte de mí y yo una de ustedes. Gracias por todo.

Contenido

Agradecimientos iv

Índice de figuras, mapas, tablas y gráficas vii

I. Resumen 1

II. Introducción 2

III. Antecedentes 3

IV. Justificación 8

V. Objetivos 8

VI. Zona de estudio 9

VII. Método 11

VIII. Resultados 13

IX. Tratamiento taxonómico 15

Clave para identificar las especies del género *Dioon* Lindl. 16

Descripciones 18

X. Discusión 64

IX. Conclusiones 74

X. Referencias 75

Índice de figuras, mapas, tablas y gráficas

Figuras

Figura 2. Área de estudio Megaméxico II. ……9
Figura 3. *Dioon argenteum.*…… 20
Figura 4. *Dioon califanoi*.…… 23
Figura 5. *Dioon caputoi*. …… 26
Figura 6. *Dioon edule*.…… 30
Figura 7. *Dioon holmgrenii*. …… 33
Figura 8. *Dioon mejiae*. …… 36
Figura 9. *Dioon merolae*. …… 39
Figura 10. *Dioon planifolium*. …… 42
Figura 11. *Dioon purpusii*. …… 45
Figura 12. *Dioon rzedowskii*. …… 48
Figura 13. *Dioon sonorense*…… 51
Figura 14. *Dioon spinulosum.* …… 54
Figura 15**.** *Dioon stevensonii*.…… 57
Figura 16. *Dioon tomasellii*. …… 60
Figura 17. *Dioon vovidesii*. …… 63
Figura 18. Cortes transversales de *Dioon* y *Cycas revoluta*.…… 66
Figura 19. Filogenia de *Dioon*.…… 68
Figura 20. Acercamiento de la filogenia del clado este y clado edule. …… 70

Mapas

Mapa 1. Distribución de *Dioon*.……5
Mapa 2. Distribución de las especies del género *Dioon* Lindl. …… 13
Mapa 3. Distribución de *Dioon argenteum*. …… 19
Mapa 4. Distribución de *Dioon califanoi*. …… 22
Mapa 5. Distribución de *Dioon caputoi*. …… 25
Mapa 6. Distribución de *Dioon edule*. …… 29
Mapa 7. Distribución de *Dioon holmgrenii*. …… 32
Mapa 8. Distribución de *Dioon mejiae*. …… 35
Mapa 9. Distribución de *Dioon merolae*. …… 38
Mapa 10. Distribución de *Dioon planifolium*.…… 41
Mapa 11. Distribución de *Dioon purpusii*.…… 44
Mapa 12. Distribución de *Dioon rzedowskii*. …… 47
Mapa 13. Distribución de *Dioon sonorense*. …… 50
Mapa 14. Distribución de *Dioon spinulosum*. …… 53
Mapa 15. Distribución de *Dioon stevensonii*. …… 56
Mapa 16. Distribución de *Dioon tomasellii*.…… 59
Mapa 17. Distribución de *Dioon vovidesii*. …… 62

Tablas

Tabla 1. Historia taxonómica del género.……6
Tabla 2. Especies registradas para los distintos trabajos.…… 65
Tabla 3. Categorías de riesgo para las especies propuestas por la IUCN Red List of Threatened Species y por la NOM-059-SEMARNAT-2010.…… 73

Gráficas

Gráfica 1. Resultado del análisis de variables canónicas de *Dioon edule* y *D. angustifolium*. …… 14
Gráfica 2. Distribución de las especies con respecto a los distintos tipos de vegetación según Rzedowski. …… 71

I. Resumen

Se presenta la primera revisión taxonómica del género *Dioon* Lindl., mediante una búsqueda bibliográfica y la revisión de ejemplares de herbario, así como de ejemplares vivos encontrados en los distintos jardines botánicos e invernaderos. Se obtuvieron 15 especies pertenecientes al género para la región. Este trabajo se incluyen descripciones morfológicas, mapas de distribución, tanto altitudinal como por estado, imágenes y una ilustración científica, así como una clave de identificación de las especies. También se incluye información acerca de su distribución municipal, altitudinal y por tipo de vegetación; así como sus usos y el nombre común, en caso de presentarlo; finalmente, se anexa una discusión de cada especie. Con base en un análisis estadístico e información de las filogenias más recientes, se propone a *Dioon angustifolium* como sinónimo de *D. edule.* Del total de las especies, 14 se distribuyen en México y una en la frontera de Honduras y Nicaragua.

II. Introducción

La Sistemática permite ahondar en el conocimiento de la diversidad existente en el planeta, a través del desarrollo de tres ejes principales: 1) el descubrimiento, la descripción y la clasificación de las especies; 2) el análisis y síntesis de la información en un sistema de clasificación que refleje la historia de la vida; además de 3) la organización de la información (Claridge, 1995). La realización de una revisión taxonómica permite sintetizar el conocimiento de los organismos, así como incrementarlo. El resultado de conocer la biodiversidad, mediante la ayuda de los sistemáticos, permite que la sociedad, así como la ciencia, pueda utilizar este conocimiento para su beneficio, ya que, sí se conoce, se puede manejar, aprovechar y proteger.

Las cícadas son plantas que, han estado presentes en el planeta desde hace 250 Ma. y han seguido evolucionando, resultado de las complejas interacciones con distintos organismos a lo largo del tiempo y de los diferentes cambios ambientales que han ocurrido durante su existencia (Vovides & Peters, 1987).

A pesar de que existen solamente diez géneros (Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014), distribuidos en lugares específicos del mundo, presentan una alta diversidad, siendo el segundo grupo más diverso de las gimnospermas, después de las coníferas, ya que cuentan con alrededor de 300 especies. México ocupa el 2° lugar mundial en cuanto a diversidad de cícadas, presentando 54 especies, aproximadamente (Nicolalde-Morejón *et al.,* 2014), por lo que es importante la realización de revisiones sobre los tres géneros que se distribuyen en el país; en el presente trabajo se abordará el estudio del género Dioon.

III. Antecedentes

Clasificaciones gimnospermas

Tradicionalmente es utilizada la clasificación de Judd *et al.* (2016), quienes han manejado cinco divisiones, en donde a las angiospermas (Magnoliophyta) las considera una división y a las gimnospermas las divide en cuatro diferentes: Cycadophyta, Coniferophyta, Gnetophyta y Ginkgophyta. Por otra parte, Jones (1987) propone una clasificación en donde incluye a los grupos fósiles y a los vivos; proponiendo dos divisiones: Progymnospermophyta (ancestros gimnospermas) y Pinophyta (gimnospermas); tres subdivisiones y seis clases. Finalmente, Christenhusz *et al.* (2011) maneja la clasificación de Chase y Reveal (2009), quienes proponen la clase Equisetopsida con 14 subclases, dentro de la división Charophyta del reino Chlorobionta (Lewis & McCourt, 2004).

Spermatophyta: Gimnospermas

Las Spermatophytas son una división de plantas vasculares, caracterizadas por presentar eustele, crecimiento secundario, semilla, heterosporia, polen y un tubo polínico cada uno con dos gametos. Está conformado por dos grupos: gimnospermas y angiospermas (Judd *et al.* 2016).

Las gimnospermas surgen en el Paleozoico y alcanzan su mayor auge en el Mesozoico, por lo que incluye una gran cantidad de grupos fósiles (Taylor & Krings, 2009). El término "gimnosperma" proviene del griego "*γυμνός"* y *"σπέρμα"*, que significa "semilla desnuda", debido a que el grupo presenta los óvulos de manera expuesta sobre esporófilas y escamas ovulíferas dependiendo de la clase (UNNE, 2013), por lo tanto, las semillas no están protegidas por un fruto como en el caso de las angiospermas. Otro carácter por el cual se distinguen las gimnospermas es por la presencia de estróbilos, que consisten en un eje con una serie de esporófilos o escamas ovulíferas acomodadas en espiral (Nabors, 2006; Walters & Osborne, 2004). Finalmente, otro carácter que las distingue es la presencia de núcleos libres en las primeras divisiones de la embriogénesis durante el ciclo de vida (Gifford & Foster, 1996)

Las gimnospermas están conformadas por cuatro divisiones: Gynkgophyta, Cycadophyta, Coniferophyta y Gnetophyta (Judd *et al.*, 2016), las cuales suman un total de 1026 especies conocidas (Christenhusz *et al.* 2011).

Cycadophyta

Las cícadas son plantas pertenecientes a la división Cycadophyta, clase Cycadopsida, orden Cycadales, el cual está conformado por dos familias: Cycadaceae con *Cycas L.* como único género y Zamiaceae, que incluye nueve géneros: *Bowenia* Hook, *Ceratozamia* Brong, *Dioon* Lindl., *Encephalartos* Lehm., *Lepidozamia* Regel, *Macrozamia* Miq., *Microcycas* (Miq.) A. DC., *Stangeria* T. Moore y *Zamia* L. (Christenhusz *et al.*, 2011). La distribución actual de las cícadas está restringida a zonas tropicales y subtropicales, encontrándose principalmente en Australia, Asia, África y América (CITES, 2003).

Las cícadas se originaron en la era Mesozoica, hace aproximadamente 250 millones de años. Sin embargo, los géneros actuales datan de hace aproximadamente 80 millones de años (Condamine *et al.*, 2015).

Las cícadas son un relicto de la era Mesozoica, lo cual indica que a lo largo de todo este tiempo no han cambiado mucho; sin embargo, presentan una alta diversidad de formas, con

variación en su fisiología y en su anatomía (Vovides & Peters, 1987; Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014). Se caracterizan por ser organismos de tallo arborescente, o subterráneo las primeras tienen catáfilas (hojas modificadas que sirven de protección) (Norstog & Nicholls, 1997). El tallo presenta madera manoxílica (Vovides, 1999). Tienen hojas compuestas, pinnadas, que están conformadas por un pecíolo, un raquis y una lámina dividida en folíolos o pinnas. Generalmente, las hojas son tomentosas cuando jóvenes y al madurar se vuelven glabras (Norstog & Nicholls, 1997). Las raíces son suculentas y tuberosas, pueden formar sistemas secundarios que, además de captar agua y nutrientes, anclan y dan soporte al tronco, inclusive, llegan a presentar un tipo de raíz especial, la coraloide, que funciona como sitio físico de la simbiosis con cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014). Son plantas dioicas, que desarrollan estróbilos terminales y pedunculados (Vovides, 1999). El estróbilo masculino es cilíndrico a gradualmente reducido en el ápice, constituido por microsporófilas en número indefinido, tomentosas a glabras, con microsporangios escasos a numerosos, agregados en soros sobre la superficie abaxial, pequeños, globosos, con dehiscencia longitudinal. El estróbilo femenino es cilíndrico u ovoide, desde 8 hasta 60 cm de largo, las megasporófilas en número indefinido, generalmente con dos óvulos por megasporófila, aunque en *Cycas* pueden ser más. Semillas globosas a ovoides, grandes, variablemente anguladas (Vovides, 1983), con el tegumento diferenciado en tres capas: sarcotesta, esclerotesta y endotesta. La primera es una capa carnosa, que varía de color entre los géneros y especies, la segunda es una capa dura y esclerificada, de color pardo y la endotesta que corresponde a una delgada capa interna (Gifford & Foster, 1996).

Fisiológicamente, sobresalen dos principales áreas de interés: su toxicidad; y su interacción simbiótica con cianobacterias y micorrizas (Norstog & Nicholls, 1997). A pesar de que son las más estudiadas, existen otras de igual importancia, como son su crecimiento, su tolerancia a ciertos tipos de suelo, su polinización, sus depredadores o parásitos, además de los tiempos de formación de estróbilo y crecimiento.

La relación simbiótica con cianobacterias fijadoras de nitrógeno de los géneros *Nostoc, Anabaena* y *Chroococcus,* se lleva a cabo con la formación de nódulos en las raíces de las cícadas, lo que genera las raíces "coraloides", puesto que asemejan una red coraloide; de esta relación las cícadas obtienen nitrógeno y las cianobacterias obtienen protección y nutrientes (Norstog & Nicholls, 1997).

También, presentan compuestos tóxicos, exclusivos de las cícadas, como la cícasina, BMAA, L-BOAA, y MAM, que son metabolitos secundarios (Norstog & Nicholls, 1997) con actividad neurotóxica, así como carcinogénica (Rivadeneyra-Domínguez & Rodríguez-Landa, 2014).

La polinización, algunas veces, es anemófila; sin embargo, la mayoría de las plantas del grupo presenta entomófila; dos géneros de coleópteros, *Rhopalotria* y *Pharaxonotha* (Vovides, 1991) y algunas veces especies del género *Trigona* son sus principales polinizadores. Presentan polinización "push-pull", la cual consiste en un sistema doble: calor y olor, para expulsar y atraer a los insectos polinizadores. Así, la planta aumenta la temperatura emitiendo un olor tóxico que expulsa a los insectos de los estróbilos masculinos y disminuye la cantidad de esta sustancia para atraer a los polinizadores hacia los estróbilos femeninos (Terry *et al.*, 2007).

Zamiaceae

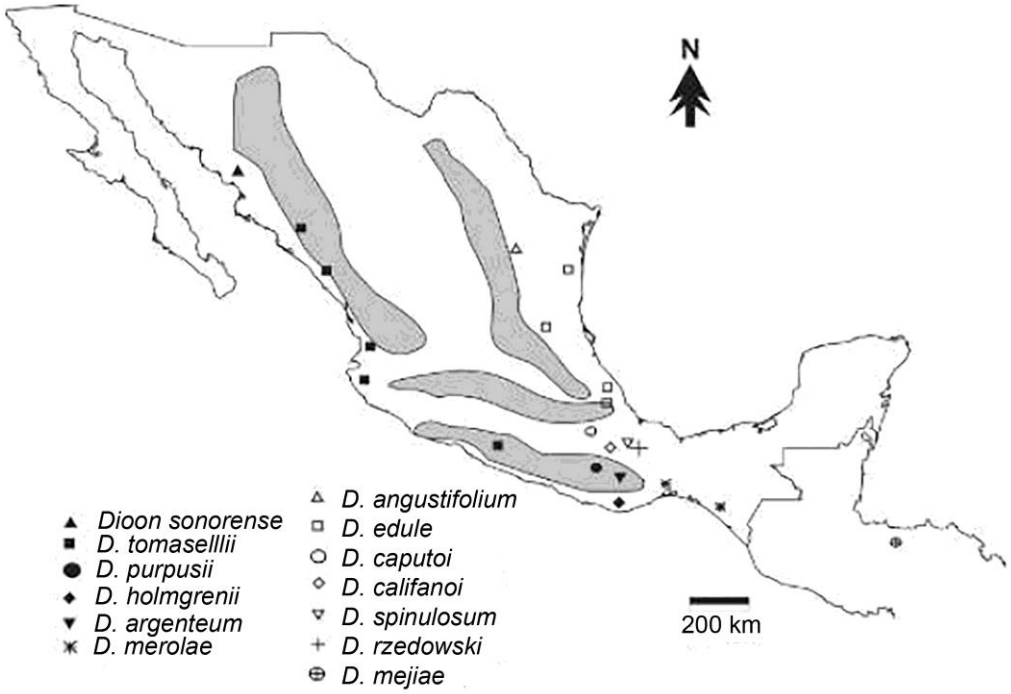
La familia Zamiaceae es la más diversa del orden, consta de nueve géneros y 206 especies aproximadamente (Christenhusz, *et al.* 2011). Se distribuye principalmente en regiones tropicales a templadas de América, África y Australia (Gifford & Foster, 1996).

Se distinguen principalmente por presentar más de una vena paralela en los foliolos, a excepción de *Stangeria*, la cual al igual que *Cycas* presentan una sola vena media; estróbilos con las esporófilas acomodadas en espiral o aparentando hileras y las megasporófilas con dos óvulos; a diferencia de la familia Cycadaceae la cual se caracteriza por presentar pseudo estróbilos femeninos, ya que no se agrupan de igual manera que un estróbilo, además de que las megasporófilas llegan a presentar de dos a varios óvulos (Nicolalde-Morejón, *et al.,* 2014).

México es el segundo país con mayor diversidad mundial de cícadas con el 16% del total de las especies (Nicolalde-Morejón *et al.* 2014). Con 56 especies pertenecientes a la familia Zamiaceae, representadas por los géneros *Ceratozamia* con 25 especies, *Dioon* con 15 y *Zamia* con 16; de las cuales el 48% es endémico a México.

El género *Dioon* Lindl.

Dioon pertenece a la familia Zamiaceae, del orden Cycadales. Se distribuye a lo largo de la Republica Mexicana principalmente en el de Oaxaca y Veracruz; sin embargo, también se encuentra en Chiapas, Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Puebla, Sinaloa, Sonora y Tamaulipas, además en Nicaragua y en Honduras (Hill & Osborne*,* 2004). Por lo que se puede considerar endémico a Megaméxico II (Mapa 1). Rzedowski (1991) regionaliza a México en tres zonas: Megaméxico I, Megaméxico II y Megaméxico III. El primero corresponde a las zonas áridas en Estados Unidos y todo México; el segundo abarca México hasta la depresión de Nicaragua; finalmente Megaméxico III que incluye Megaméxico I y Megaméxico II.



Mapa 1. Distribución de *Dioon*. Las zonas sombreadas corresponden a los altos relieves del país. Modificado de González *et al.*, 2008.

El género surge hace aproximadamente 56 millones de años, siendo de los más antiguos dentro del orden Cycadales (Condamine *et al.*, 2015). Se caracteriza por presentar folíolos sin nervaduras medias, folíolos apicales y basales de menor tamaño que los intermedios; esporófilas en forma de escudo o espátula, lanosas; estróbilos de color pardo-grisáceos y péndulos a semi-péndulos, megasporófilas cada una con dos óvulos (Norstog & Nicholls, 1997).

El término *Dioon* proviene del griego *"δις"* y "*ωον"*, que significa "dos huevos". Fue descrito por primera vez por Lindley, en 1843, como "*Dion";* sin embargo, años después, en 1848, es corregido por Miquel, con el nombre de "*Dioon"*, aunque varios autores continuaron utilizando el nombre propuesto por Lindley; sin embargo, la ortografía correcta es la de Miquel. Posteriormente fueron descritas varias especies por diversos autores. Presentando el mayor aporte en la descripción de las especies del género por parte de De Luca, Sabato y Vázquez Torres, durante la década de los 80's (Tabla 1).

Se han realizado diversos trabajos con respecto al género; sin embargo, este es la primera revisión taxonómica. Existiendo una controversia con el total de especies, debido a que varía con respecto al autor que se maneje. Así encontramos que Moretti *et al.* y Jones (1993) manejan 10 especies y cuatro variedades; Gregory y Chemnick (2005) sugieren 16 especies en su clave de identificación; Yáñez (2006) propone 13 especies en su sinopsis; González *et al.* (2008) en su filogenia manejan 14 especies; Villaseñor (2016) 13 especies; Gutiérrez-Ortega *et al.* (2017; 2018) en sus filogenias sugieren 14 especies; la lista mundial de cícadas (The World List of Cycads, 2018) maneja 16 especies; y finalmente, Dorsey *et al.* (2018) en su filogenia proponen 14 especies. Además, para el caso de *Dioon edule* son manejadas distintas morfologías, las cuales fueron propuestas por Whitelock (2004), quien menciona que presenta seis morfologías para las distintas localidades; sin embargo, anteriormente De Luca *et al.* (1982) consideran a *D. angustifolium* como una variedad de *D. edule.*

Tabla 1. Historia taxonómica del género. Basado en la lista de nombres existente en *Tropicos.org*.

Autores	Especies (año)
Zuccarini	*Platyzamia* (1846) *Platyzamia rigida* (1846)
Miquel	*Zamia maeleni* (1844) *Dioon imbricatum y Dioon angustifolium* (1847) *Dioon edule* fo. *imbricatum* y *D. edule* fo. *angustifolium* (1861) *Dioon angustifolium* var. *angustifolium* y *Dioon edule* var. *imbricatum* (1868)
Lemaire	*Dioon aculeatum* (1846) *Dioon strobilaceum* (1863)
Liebman	*Macrozamia pectinata* y *Macrozamia littoralis* (1884)
Dyer	*Dioon spinulosum* (1883 y 1884) *Dioon edule* var. *latipinnium* (1884)
Abel	*Dioon edule* var. *imbricatum* (1886)
Masters	*Dioon pectinatum* (1893)
Wittmack	*Dioon edule* var. *lanuginosum* (1897)

Rose	*Dioon tellezi* (sin año) *Dioon purpusii* (1909)
Standley & Williams	*Dioon mejiae* (1950)
De Luca & Sabato	*Dioon califanoi* (1979)
De Luca, Moretti, Sabato y Vázquez Torres	*Dioon rzedowskii* (1980)
De Luca, Sabato & Vázquez Torres	*Dioon caputoi* (1980) *Dioon holmgrenii y Dioon merolae* (1981) *Dioon tomasellii* var. *tomasellii* y *Dioon tomaselli* var. *sonorense* (1984) *Dioon tomasellii* (1984)
McVaugh & Pérez de la Rosa	*Dioon edule* var. *sonorense* (1992)
Chemnick Gregory & Salas Morales	*Dioon sonorense* (1998)
Chemnick Gregory, Salas Morales & Vovides	*Dioon argenteum* (2003)
Nicolalde-Morejón & Vovides	*Dioon stevensonii* (2009)
Gutiérrez-Ortega & Pérez Farrera	*Dioon vovidesii* (2018)
Nance	*Dioon edule* var. *gentryi* (sin año)

Se han realizado distintos trabajos enfocados en filogenia, teniendo la primera propuesta de Moretti *et al*. (1993), la segunda, de González *et al*. (2008), una tercera de Gutiérrez-Ortega *et al*. (2017) y las más actuales de Gutiérrez-Ortega *et al*. (2018) y Dorsey *et al.* (2018). Moretti *et al.* (1993), proponen por vez primera dos grupos principales: clado edule y clado spinulosum; el clado spinulosum presenta por lo general tallos más altos, folíolos más anchos, estróbilos y semillas más grandes; en contraste, el clado edule presenta tallos más pequeños, folíolos más delgados, estróbilos y semillas más pequeñas. González *et al.* (2008), dividen al género en tres grupos: clado edule*,* clado purpusii y clado spinulosum; en ese trabajo no se realizan comparaciones morfológicas, sino que se basa solamente en los datos moleculares. Gutiérrez-Ortega *et al.* (2017) proponen cuatro grupos principales: clado tomasellii, clado purpusii, clado edule y clado spinulosum; los cuales se distinguen mediante análisis filogeográficos, considerando las distintas condiciones ambientales para cada especie. Posteriormente, Gutiérrez-Ortega *et al.* (2018) mantienen el clado spinulosum, proponiendo el clado este, el clado oeste y el clado sur; Dorsey *et al.* (2018) mantienen los cuatro grupos, pero los nombran de diferente manera, conservando el clado spinulosum; y proponen el clado edule, el clado sur y clado oeste. En ambas filogenias, se utilizan datos moleculares; no obstante, Gutiérrez-Ortega *et al.* (2018), agregan datos morfológicos. En los cinco casos, el clado que se mantiene, bien soportado, es el clado spinulosum, en el cual se reconocen tres especies: *Dioon spinulosum, D. rzedowskii* y *D. mejiae*, siendo el clado más tempranamente divergente para el género. El clado oeste, está compuesto por *D. tomasellii, D. sonorense* y *D. stevensonii*. El caldo sur se encuentra *D. holmgrenii, D. argenteum, D. purpusii, D. caputoi, D. califanoi* y *D. merolae.* Hasta el momento *D. vovidesii* no ha sido incluido en ninguna filogenia, mientras que *D. stevensonii* solamente se incluye

en las filogenias de Gutiérrez-Ortega *et al.* (2017, 2018) y Dorsey *et al.* (2018). Por otro lado, *D. planifolium* solamente es incluido en la filogenia de Dorsey *et al.* (2018).

Finalmente, el clado edule está compuesto por *D. edule* y *D. angustifolium*, el cual según la filogenia de Moretti *et al.* (1993), no presenta ningún problema de delimitación de especies. A comparación de los demás trabajos, las relaciones entre las dos especies no están delimitadas, por ejemplo *D. angustifolium* es parafilético en la filogenia propuesta por Gutiérrez-Ortega *et al.* (2018); mientras que en la propuesta de Dorsey *et al.* (2018) se encuentra sin límites bien definidos con *D. edule,* es decir, la relación filogenética no se encuentra resuelta.

IV. Justificación

Debido a que las cícadas son organismos que se encuentra en peligro de extinción, es importante que se realicen los tratamientos taxonómicos, recopilando la información existente y aportando conocimiento. De esta manera, se pueden desarrollar planes para su identificación y conservación.
Se elabora la primera revisión taxonómica del género *Dioon* Lindl., endémico de Megaméxico II, donde se resuelven los problemas de circunscripción de las especies y su nomenclatura, además de realizar descripciones por especie, amplias y claras, diseñando también una clave dicotómica que facilita la identificación de las especies.

V. Objetivos

- Realizar la revisión taxonómica del género *Dioon* Lindl., para Megaméxico II.
- Elaborar descripciones amplias y paralelas de las especies de *Dioon* presentes en Megaméxico II.
- Elaborar claves de determinación para las especies de *Dioon* de la región.
- Elaborar mapas de distribución geográfica de las especies de *Dioon*.

VI. Zona de estudio

Debido a que el género se distribuye en México, Honduras y Nicaragua, la zona de estudio será Megaméxico II (Figura 2), el cual comprende todo el territorio mexicano y el territorio de Centroamérica hasta la depresión central de Nicaragua (Rzedowski, 1991).

Figura 1. Área de estudio Megaméxico II. Modificado de Rzedowski, 1991.

Megaméxico II se encuentra limitado al norte por la frontera de Estados Unidos y al sur por la depresión central de Nicaragua, la cual abarca los lagos Managua y Nicaragua (Marquínez *et al.,* 2000). Dicha región está conformada por una gran diversidad de formas orográficas, donde existen, desde sistemas montañosos hasta valles y depresiones.

La región correspondiente a México está conformada por sierras como son la Sierra de Baja California, las Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas; sistemas volcánicos como el Eje Neovolcánico; mesetas como la Altiplanicie mexicana; y llanuras costeras como la del litoral del Golfo de México y la del Océano Pacífico (INEGI). La región que comprende a Centroamérica está conformada por la cordillera Centroamericana, que, como su nombre lo dice, abarca desde Chiapas hasta Panamá; en Guatemala continua como la Sierra de Guatemala; en el Salvador se divide en tres cadenas: Costera, Central y Fronteriza (Instituto Geográfico Nacional, 1986); mientras que en Honduras las cordilleras cambian de nombre en: Norte, Central y Sur (Gispert, 2001); finalmente en Nicaragua se divide en tres regiones: la Zona volcánica del Pacífico, la Plataforma Central y las Llanuras del Caribe.

Clima y vegetación

México cuenta con una gran variedad de climas debido a diversos factores, el primero es su localización, el segundo su relieve y un tercero, pero no menos importante, la altitud. Según el sistema de Koeppen (1948), los climas que se encuentran en México son de cuatro grupos: calientes y húmedos (A), secos (B), templados y húmedos (C) y fríos o polares (E); resaltando que los fríos solamente se encuentran en zonas de altura, es decir, algunas montañas aisladas que ocupan una superficie reducida (Rzedowski, 2006). Los climas tropicales (calientes húmedos), se encuentran en el sureste y en los lugares de baja altitud; los climas secos se localizan al norte del país, donde la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental impiden el paso de los vientos húmedos de los océanos. En la península de Baja California existen, también, climas secos. Los climas templados se distribuyen en los valles, las montañas y las mesetas de altitud media (INEGI b). En Centroamérica, solamente se encuentran climas calientes y húmedos (A) y templados y húmedos (C), predominando los primeros (Anónimo, 2017).

En cuanto a vegetación, y tomando en cuenta la clasificación de Rzedowski, para México se tienen diez tipos de vegetación; en los climas templados se encuentran (1) bosques de coníferas, (2) bosques de *Quercus* y (3) bosque mesófilo de montaña; en los climas secos se encuentran los (4) matorrales xerófilos, (5) bosques espinosos y (6) pastizales, mientras que en los climas húmedos están los bosques tropicales, (7) caducifolio, (8) perennifolio y (9) subcaducifolio. Además, se encuentra la (10) vegetación acuática y subacuática (Rzedowski, 2006).

En Centroamérica, según Vargas (1997), existen nueve tipos de vegetación: a baja altitud se distribuyen los (1) bosques tropicales lluviosos; (2) bosque tropical caducifolio por la sequía; y (3) los manglares y vegetación herbácea pantanosa. En las regiones secas y áridas resalta la (4) sabana y los matorrales espinosos. En altitud se escalonan los (5) bosques tropicales lluviosos o de baja montaña; (6) bosque tropical semicaducifolio estacional de montaña; (7) bosque de coníferas; el (8) bosque de encino; y los (9) bosques tropicales hidrófilos de alta montaña y paramo (Vargas, 1997).

VII. Método

Revisión bibliográfica

Se realizó una revisión bibliográfica, para la obtención de todas las descripciones originales de cada una de las especies descritas. Encontrándose ligas al prótologo en *Tropicos.org* y las publicaciones en: *JSTOR* (www.jstor.org) y *Biodiversity Heritage Library* (BHL) (www.biodiversitylibrary.org). Asimismo, se buscaron los ejemplares tipo, tanto en *JSTOR* Plant Science website (www.plants.jstor.org) como en los herbarios en donde se encuentran depositados, para relacionar las descripciones originales con los tipos y que no exista ninguna incongruencia. De esta forma se conoció la morfología de cada especie, tomándola directamente del material tipo.

Revisión de herbario

Después de conocer la concepción original de cada especie, se inició una revisión de los materiales depositados en distintos herbarios: FCME, MEXU, ENCB, OAX, SERO, XAL, HEM, UAMIZ, así como de los ejemplares digitales que se encuentran en *JSTOR,* y de ejemplares vivos en los invernaderos Faustino Miranda de la UNAM, Manuel Ruíz Oronoz, del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM y Francisco Javier Clavijero del INECOL. Revisando un total de 470 ejemplares de herbario y 100 ejemplares vivos. De éstos, se tomaron medidas para la realización de las descripciones, además se realizó la determinación taxonómica de todos los ejemplares examinados, corroborando o corrigiendo la determinación taxonómica previa.

Análisis estadísticos

Con el fin de poder delimitar dos especies que presentan gran variación morfológica: *Dioon angustifolium* y *D. edule,* se realizó un análisis de variables canónicas. Para lo cual se realizó una matriz de datos utilizando solo los caracteres foliares (largo, ancho del folíolo y el espacio interfoliolar), debido a la carencia de caracteres reproductivos. Se utilizó el programa R (R Core Team, 2017), con la función 'cva' del paquete 'Morpho' (Schlager, 2017), además de usar la función 'scatterplot' del paquete 'car' (Fox & Weisberg, 2011), que para poder cargarlo se solicita el paquete 'carData' (Fox, Weisberg & Price, 2018), ambos con la finalidad de conocer el diagrama de dispersión de las distintas especies y localidades; y así obtener la relación entre las distintas variables, en este caso las mismas especies. Finalmente se utilizó la función 'plot' y 'text' para realizar las gráficas aquí presentadas, las cuales muestran los distintos grupos formados y como se agrupan o separan entre ellos.

Descripción de especies y elaboración de una clave

La información obtenida de los ejemplares de herbario, de ejemplares vivos disponibles para medición, de las descripciones originales, además del resultado del análisis estadístico (para las dos

especies que presentaban gran variabilidad morfológica) permitieron la realización de las descripciones taxonómicas, tanto del género como de cada una de las especies. El formato utilizado para las descripciones fue el de la Flora de Guerrero, con algunas modificaciones.

Finalmente, se elaboró una clave dicotómica para facilitar la identificación de las especies, basada en las descripciones realizadas para cada especie.

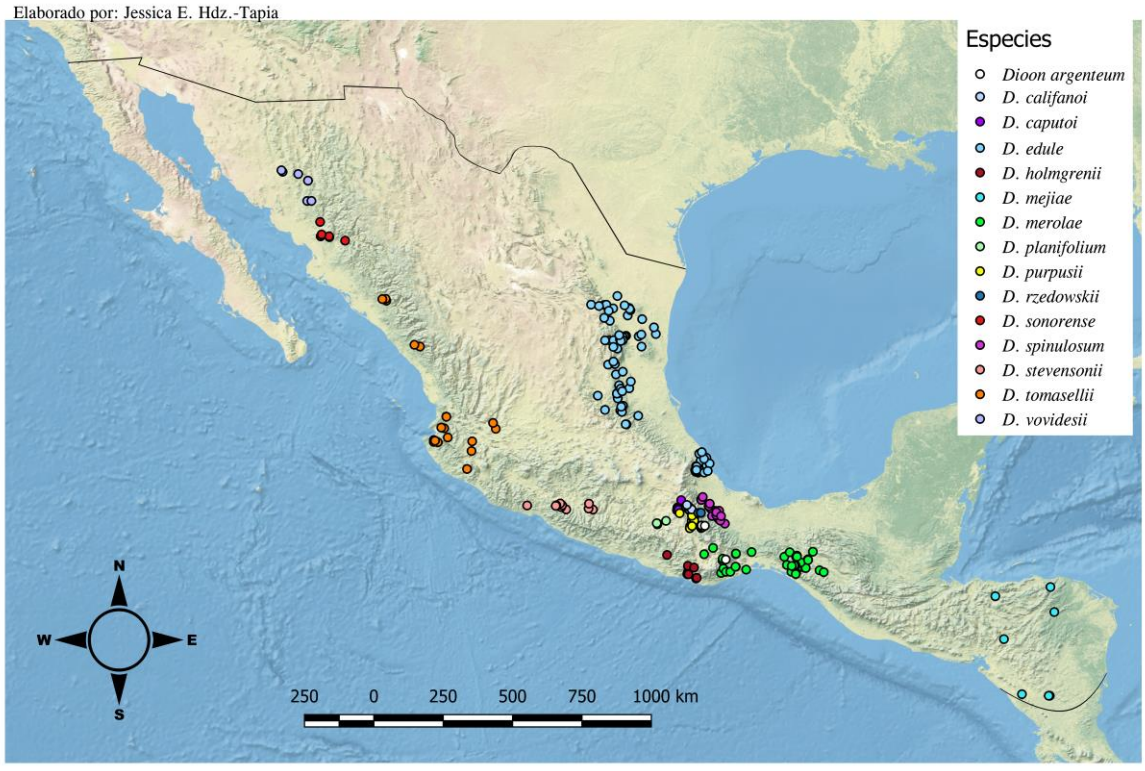
Elaboración de mapas de distribución y edición de fotos

Se realizaron mapas de distribución mediante el software QGIS, debido a que son plantas en peligro de extinción no se proporcionan las coordenadas de cada cuadrante utilizado, para evitar el saqueo de estas. Las fotos fueron tomadas de los ejemplares examinados, así como de plantas vivas, con excepción de algunas fotos que fueron tomadas de la página: The World list of Cycads, y que fueron editadas en Adobe Photoshop CC, 2017.

VIII. Resultados

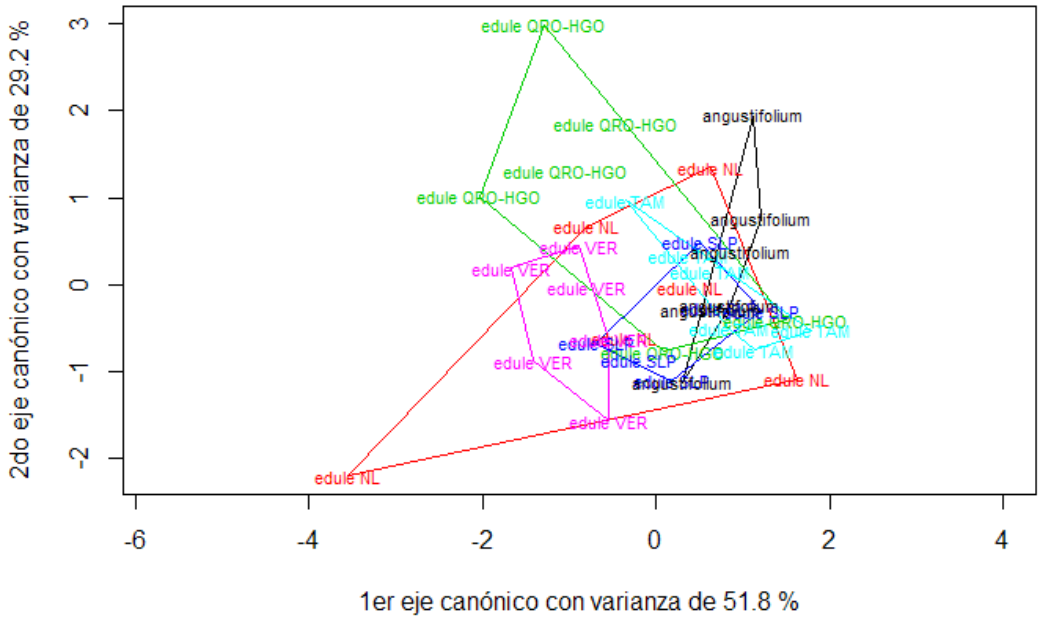
Se realizó la descripción del género *Dioon* Lindl. y se reconocieron 15 especies en total (Mapa 1):

1. *Dioon argenteum* T. J. Greg., Chemnick, Salas-Mor. & Vovides
2. *D. califanoi* De Luca & Sabato
3. *D. caputoi* De Luca, Sabato & Vázq. Torres
4. *D. edule* Lindl.
5. *D. holmgrenii* De Luca, Sabato & Vázq. Torres
6. *D. mejiae* Standl. & L. O. Williams
7. *D. merolae* De Luca, Sabato & Vázq. Torres
8. *D. planifolium* Salas-Mor., Chemnick & T. J. Greg.
9. *D. purpusii* Rose
10. *D. rzedowskii* De Luca, A. Moretti, Sabato & Vázq. Torres
11. *D. sonorense* (De Luca, Sabato & Vázq. Torres) Chemnick, T. J. Greg. & Salas-Mor.
12. *D. spinulosum* Dyer ex Eichler
13. *D. stevensonii* Nic.-Mor. & Vovides
14. *D. tomasellii* De Luca, Sabato & Vázq. Torres
15. *D. vovidesii* Gut.-Ortega & Pérez-Farr.



Mapa 2. Distribución de las especies del género *Dioon* Lindl.

Mediante el análisis de variables canónicas (CVA) y los resultados publicados sobre la filogenia de las especies del género se redefinió la circunscripción de *D. edule* y *D. angustifolium* (Gráfica 1).



Gráfica 1. Resultado del análisis de variables canónicas de *Dioon edule* y *D. angustifolium*. De color negro se presentan los valores de *D. angustifolium*. Los demás colores representan a *D. edule* en distintas localidades; de color verde se representa las localidades de Hidalgo y Querétaro; de color rosa las de Veracruz; de color rojo las de Nuevo León; de color azul agua las de Tamaulipas; finalmente de color azul las de San Luis Potosí.

En la gráfica 1 se presenta el análisis de variables canónicas (CVA) de *D. edule* y *D. angustifolium*. En este se puede observar que *D. angustifolium* no se separa de la otra especie, además de que en el caso de *D. edule* no se distingue una diferencia entre las formas de las distintas localidades. Por lo que se observa una sola agrupación, incluyendo al polígono correspondiente a *D. angustifolium*. Asimismo, los valores de varianza para los distintos ejes son bajos, resaltando que la variación de estás sea poca. Lo cual significa que no hay diferencias morfológicas entre las especies, ni de las localidades. De manera que se trata de una sola especie, la cual es polimorfa, es decir presenta una alta variación morfológica.

IX. Tratamiento taxonómico

Descripción del género

***Dioon* Lindl.,** Edwards's Bot. Reg. 29 Misc.: 59. 1843.

***Platyzamia* Zucc.**, Abh. Math- Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 4(2): 23. 1845.

Especie tipo: *Dioon edule* Lindl.

Plantas arborescentes, dioicas. **Tallos** epígeos, cilíndricos, costrosos, sin ramificaciones, en ejemplares muy viejos llegan a presentar ramificación, corteza gris, con cicatrices formadas por las catáfilas y las bases foliares. **Catáfilas** lanosas, triangulares, agudas, ampliamente caudadas, caudadas, cuspidadas, apiculadas, acuminadas a aristadas. **Hojas** pinnadas, dispuestas en espiral, formando una corona ascendente, vernación erecta a conduplicada, tomentosas a glabras, en ocasiones glabrescentes, rígidas-coriáceas. **Folíolos** linear-lanceolados, falcados a subfalcados, ápices acuminados, pungentes, ascendentes, planas, planoconvexas, ascendentes, aquilladas, convexas, reclinadas a descendentes, imbricados o no, opuestos a subopuestos, márgenes enteros, o espinoso-dentados en toda su extensión, paralelinervados, con o sin pinnacantos; **raquis** rectos o torcidos en el ápice, teretes a semiteretes; **pecíolos** teretes a semiteretes, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos a cónicos, pedúnculos cortos y tomentosos; microsporófilas levemente lanosas a tomentosas, cuneiformes, soros con 3 a 6 esporangios, dehiscencia longitudinal de cada uno de los esporangios, polen globoso liso de color amarillo**. Estróbilos femeninos** erectos, semipéndulos o péndulos, ovoides a cilíndricos, pedunculados u ocasionalmente sésiles, densamente lanosos; megasporófilas pecioladas, deltoides a truladas, subpeltadas, planas a curvadas en el ápice, lanosas en la superficie externa, glabras en la interna, en ocasiones lanosas en ambas superficies. **Semillas** subglobosas a ovoides, sarcotesta blanco-amarillenta, esclerotesta dura. Plántula con una sola hoja al germinar.

Dioon presenta 15 especies, presentes en México, Honduras y Nicaragua, principalmente en zonas cálido-húmedas a templadas. Dentro del orden Cycadales, es junto con *Cycas* de los más antiguos. Es utilizada como planta de ornato, como uso medicinal, en rituales religiosos; además de realizarse harinas con algunas de las especies para realizar tamales o tortillas. Todas las especies mexicanas se encuentran catalogadas en peligro de extinción dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Clave para identificar las especies del género *Dioon* Lindl.

1 a. Plantas con pinnacantos (folíolos reducidos a espinas conforme se acercan a la base de la hoja). **2**

2 a. Folíolos falcados, 1.3 cm o más de ancho. **3**

3 a. Folíolos con margen entero, algunas veces con 1 a 3 espinas. Plantas de Honduras y Nicaragua. ***D. mejiae***

3 b. Folíolos en el margen con más de 4 espinas. Plantas de México. ***D. spinulosum***

2 b. Folíolos no falcados, linear-lanceolados; 1.3 cm de ancho, o menos. ***D. purpusii***

1 b. Plantas sin pinnacantos. **4**

4 a. Plantas adultas generalmente de más de 5 metros de alto; folíolos convexos hacia el envés. **5**

5 a. Catáfilas con ápice largamente acuminado; folíolos falcados; 1.3 cm o más de ancho, margen en hojas maduras entero sin espinas; megasporófilas linear-truladas. ***D. rzedowskii***

5 b. Catáfilas con ápice agudo; folíolos linear lanceolados, 1.3 cm de ancho o menos; margen en hojas maduras con 3 a 4 espinas; megasporófilas truladas. ***D. holmgrenii***

4 b. Plantas adultas generalmente de menos de 5 metros de alto; folíolos no convexos hacia el envés. **6**

6 a. Hojas con pubescencia plateada. ***D. argenteum***

6 b. Hojas sin pubescencia plateada. **7**

7 a. Folíolos falcados. **8**

8 a. Catáfilas con ápice aristado; hojas maduras verdes; folíolos con ancho menor o igual a 0.6 cm; megasporófilas oblongo-truladas. ***D. sonorense***

8 b. Catáfilas con ápice acuminado; hojas maduras amarillo-parduscas; folíolos con ancho mayor a 0.6 cm; megasporófilas deltoide-alargadas. ***D. tomasellii***

7 b. Folíolos linear-lanceolados, no falcados. **9**

9 a. Folíolos no imbricados, en ocasiones (*D. stevensonii*) ligeramente imbricados. **10**

10 a. Folíolos planos, megasporófilas deltoide acuminadas. ***D. planifolium***

10 b. Folíolos planoconvexos o reclinado a descendente, megasporófilas no deltoide acuminadas. **11**

11 a. Hojas con el envés tomentoso; megasporófilas lanosas en la superficie externa, glabras hacia el ápice, superficie interna glabra. **12**

12 a. Folíolos planoconvexos, de ancho mayor a 0.6 cm; semilla con sarcotesta amarilla. ***D. stevensonii***

12 b. Folíolos reclinados a descendentes, de ancho menor o igual a 0.6 cm; semilla con sarcotesta pardo-anaranjada. ***D. vovidesii***

11 b. Hojas glabras; megasporófilas lanosas en la superficie interna y externa o solamente la superficie externa. **13**

13 a. Folíolos con el margen del tercio distal de la hoja con 1 a 3 espinas, los del resto de la hoja con margen entero, raquis recto; megasporófila subdeltoide, superficie interna y externa lanosas. ***D. edule***

13 b. Folíolos con el margen entero o con 1 espina; raquis recto torciéndose hacia el ápice; megasporófila no subdeltoide, superficie externa lanosa, la interna glabra. **14**

14 a. Folíolos con margen entero, 0.6 cm de ancho o más, espacio interfoliolar de 0.1 a 0.4 cm; catáfila con ápice cuspidado, megasporófilas no trulado acuminadas. ***D. edule***

14 b. Folíolos con margen entero o con 1 espina, 0.5 cm de ancho o menos, espacio interfoliolar de 0.41 a 0.8 cm; catáfila con ápice apiculado, megasporófilas trulado acuminadas. ***D. caputoi***

9 b. Folíolos imbricados. **15**

15 a. Catáfilas con el ápice caudado, folíolos aquillados recurvados megasporófilas truladas. ***D. merolae***

15 b. Catáfilas con el ápice largamente caudado, folíolos aquillados no recurvados, megasporófilas deltoides. ***D. califanoi***

DIOON ARGENTEUM T.J. Greg., Chemnick, Salas-Mor. & Vovides, Bot. J. Linn. Soc.,141 (4): 471-476.

Holotipo: México, Oaxaca, Sierra Norte de Oaxaca, *Salas S. et al., 4345* XAL, XAL0079889!

Plantas 3 a 4 m de alto. **Tallo** 18 a 32 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-agudas, lanosas, 6 a 8 cm de largo, 4 a 6 cm de ancho en la base. **Hojas** 15 a 41 por corona, 85 a 184 cm de largo, glabrescentes en la madurez, en ocasiones tomentosas, tricomas color plateado. **Folíolos** (50)80 a 140 pares, lineares a linear-lanceolados, acuminados, ascendentes, no convexos, generalmente no imbricados, ocasionalmente ligeramente imbricados, cubre menos de un tercio del ancho del otro folíolo, subopuestos u opuestos, margen con 1 a 5 espinas, venas 9 a 14, los apicales 1.5 a 3 cm de largo, los intermedios 6.7 a 14 cm de largo y los basales 2.2 a 5.5 cm de largo, todos 0.6 a 0.9 cm de ancho, 0.4 a 0.9 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, puberulentos en el envés; **raquis** recto, semiterete a terete, glabro, en ocasiones tomentoso en la inserción de los folíolos; **pecíolo** semiterete a terete, 7 a 23 cm de largo, 0.8 a 2 cm de ancho, lanoso en la base. **Estróbilos masculinos** elipsoidales, 21.5 a 42.5 cm de largo, 8 a 11 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 2.5 a 4 cm de largo, 1.2 a 2 cm de ancho. **Estróbilos femeninos** ovoide-cilíndricos, 29 a 60 cm de largo, 18 a 25.5 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles, lanosos; megasporófilas deltoide-acuminadas, planas, 14 cm de largo, 4.5 cm de ancho, superficie externa lanosa, la interna glabra. **Semillas** globosas a ovoides, 2.8 a 3.2 cm de largo, 2.2 a 2.7 cm de ancho, sarcotesta amarillo-anaranjada.

Altitud: 1100 a 1500 m.

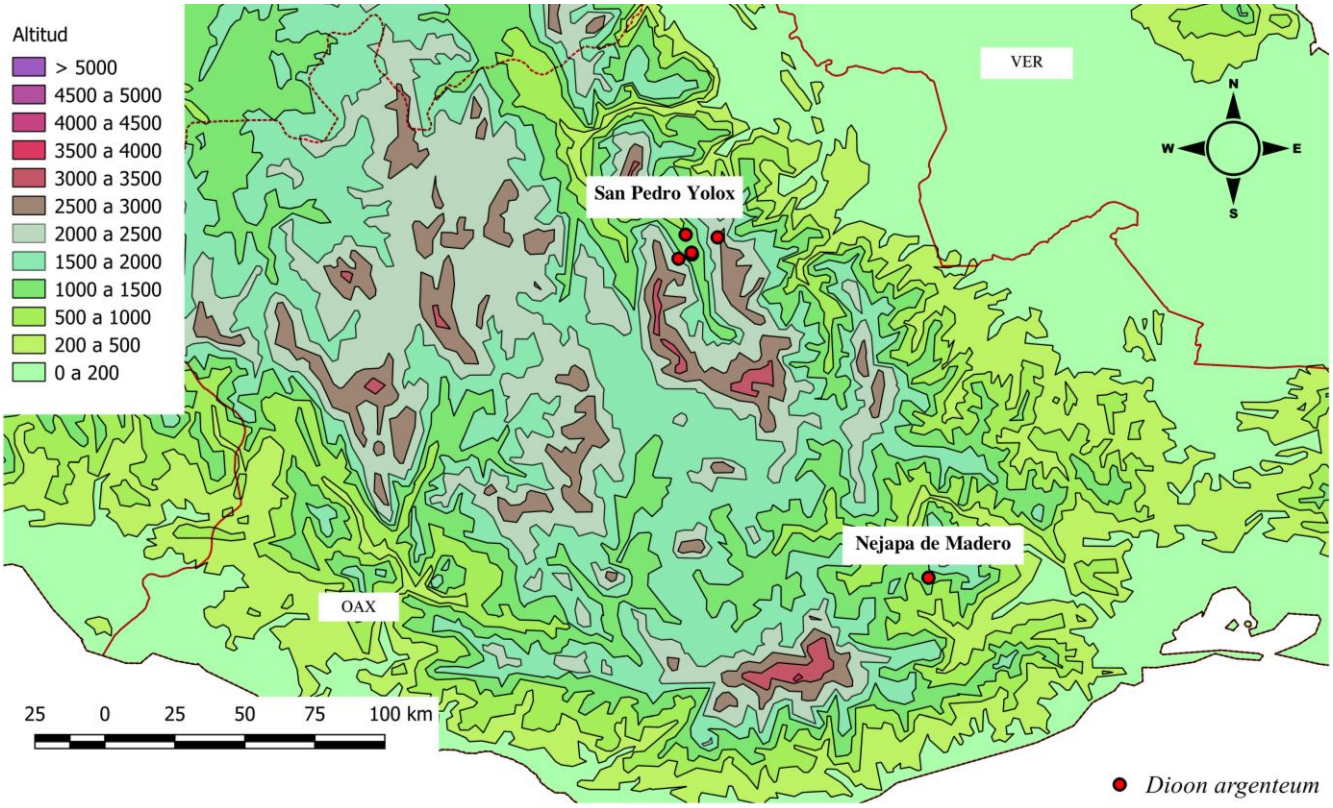
Tipo de vegetación: bosque tropical caducifolio y bosque de *Quercus.*

Distribución: Oaxaca. Los ejemplares revisados de Veracruz pertenecen a plantas cultivas.

Usos: ornamental.

Ejemplares examinados: México: Oaxaca: Municipio Nejapa de Madero: *Avendaño S. & Vázquez A. 5174 b, 5174 x* (XAL), *5174 a* (MEXU). **Municipio San Pedro Yolox:** *Martin G. J. GJM-M313* (MEXU). *Rivera Hdez. J. E. & Alcántara G. 4321* (XAL, MEXU). *Salas S. H. 4345* (OAX, SERO)*, 4343* (SERO). **Veracruz: Municipio Xalapa:** *Luna V. E. 1597, 1598, 1599, 1600* (XAL).

Es afín a *Dioon purpusii* y *D. califanoi.* Se distingue por la presencia de pubescencia plateada en estados juveniles, al madurar la pierde restringiéndose solamente a la inserción del raquis, así como de un verde plateado en las hojas, el margen de los folíolos tiene 1 a 5 espinas y no está imbricado. En contraste, *D. purpusii,* no presenta pubescencia plateada, el margen de los folíolos presenta menos de 3 espinas y llegan a estar ligeramente imbricados; y *D. califanoi* de igual forma no presenta pubescencia plateada, el margen de los folíolos es menor de 2 espinas y está fuertemente imbricado. En climas cálido-húmedos a templados.



Mapa 3. Distribución de *Dioon argenteum*.

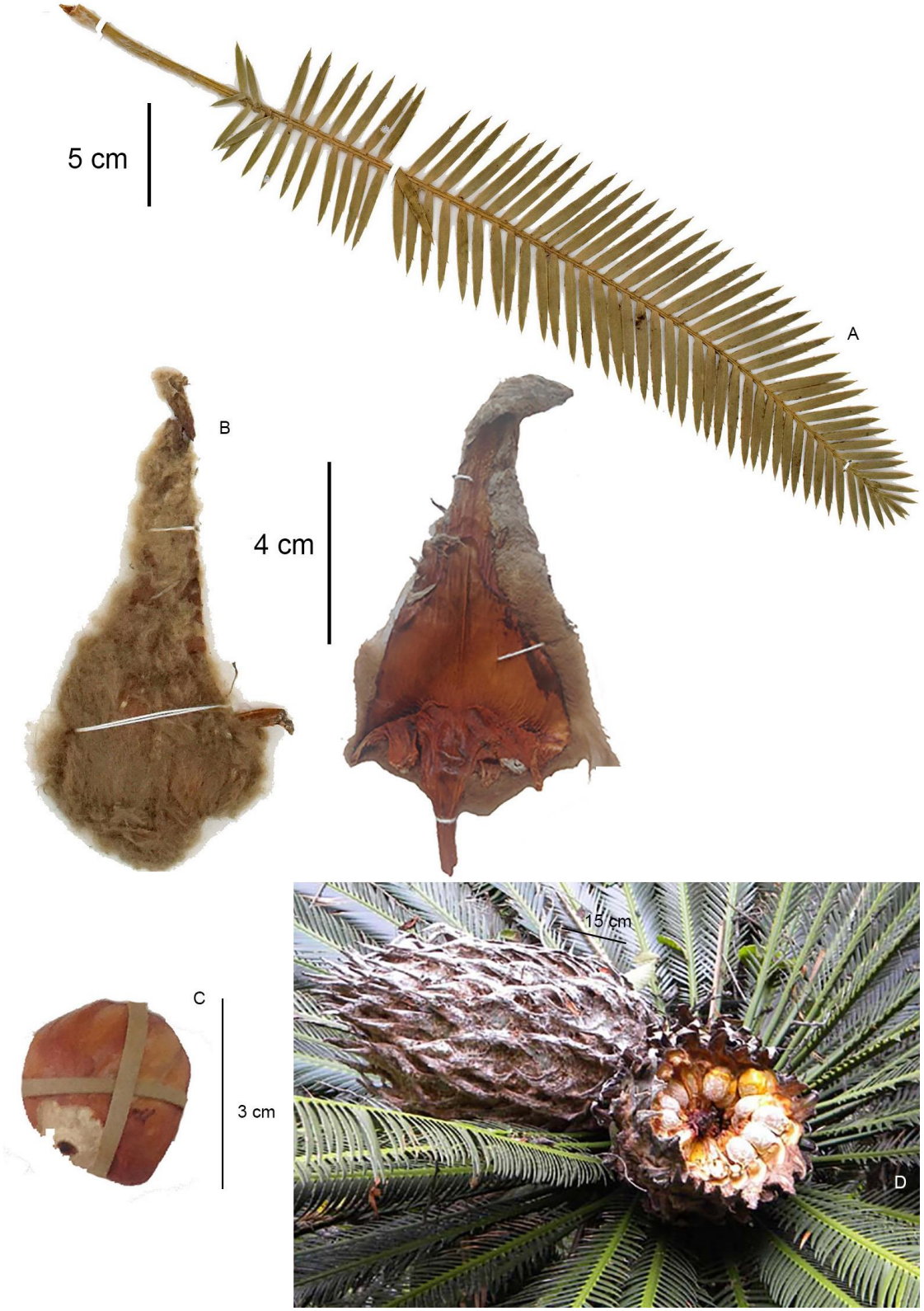


Figura 2. ***Dioon argenteum***. A) Hoja joven. B) Megasporófila superficie externa e interna. C) Semilla. D) Estróbilo femenino con semillas. Fotografías a partir de: ***V. E. Luna 1599*** (XAL) (A); ***Silvia H. Salas 4345*** (SERO, OAX); ***S. Avendaño R. & A. Vázquez 5174 b*** (XAL) (B); fotos de The Worl List of Cycads (D).

DIOON CALIFANOI De Luca & Sabato, Brittonia 31(1): 170–172, f. 2–3. 1979.

Holotipo: México, Oaxaca, Teotitlán del Camino. *De Luca & Sabato S. s.n.* NAP; **isotipo:** FI, FI005435!

Plantas 3 a 4 m de alto. **Tallo** 18 a 95 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-largamente caudadas, densamente lanosas, 8 a 10 cm de largo, 2 a 4.5 cm de ancho en la base. **Hojas** 9 a 20 por corona, 75 a 85 cm de largo, glabrescentes en la madurez, tricomas color pardo. **Folíolos** 60 a 120 pares en toda la hoja, linear-lanceolados, acuminados, aquillados, insertos al raquis oblicuos, fuertemente imbricados, cubre más de dos tercios del ancho del otro folíolo, opuestos a subopuestos, margen entero, raras vez con 1 a 2 dientes en la parte media, venas 12, los apicales 1.1 a 2.6 cm de largo, los intermedios 5.6 a 12 cm de largo, los basales 1 a 4 cm de largo, todos 0.2 a 0.98 cm de ancho, 0.2 a 0.8 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, glabros; **raquis** recto a torcido en el ápice, semiterete, tomentoso en la inserción de los folíolos; **pecíolos** semiteretes, 10 a 12 cm de largo, glabros, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 40 cm de largo, 10 cm de ancho, pedunculados; microsporófilas alargado-cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 3.5 a 4.6 cm de largo, 1.17 a 1.3 cm de ancho, soros con 4 a 5 esporangios. **Estróbilos femeninos** ovoides a cilíndricos, 40 a 50 cm largo, 20 a 25 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas deltoides, planas, 6.5 a 8.5 cm de largo, 1.5 a 4.5 cm de ancho, superficie externa lanosa, la interna glabra. **Semillas** ovoides a subglobosas, 3 a 4 cm de largo, 2 a 2.5 cm de ancho, sarcotesta amarillo claro-blanquecina.

Altitud: 1650 a 1950 m.

Tipo de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus* y matorral xerófilo.

Distribución: Oaxaca y Puebla. Los ejemplares pertenecientes a Veracruz son de individuos cultivados.

Usos: ornamental.

Ejemplares examinados: **México: Oaxaca: Municipio Huautla de Jiménez:** *García R. 1369* (XAL). **Municipio Oaxaca de Juárez:** *Avendaño S. & Vázquez A. 5169* (MEXU). *García-Mendoza A. 9201* (MEXU). **Municipio Santa María Zoquitlán:** *Avendaño S. & Vázquez A. 5169* (XAL). **Municipio Teotitlán del Camino**: *Anderson W. R. & Anderson C. 4287* (ENCB). *Anderson W. R. & Laskowski 4287* (MEXU). *Brigada T. Walters (4-1) FGT* (XAL). *Salas S. H. 5333* (SERO). *Salinas A. 5775* (MEXU). *Smith C. E. et al. 4183* (MEXU). *Tenorio P. 17189* (MEXU). *Vázquez M. et al. V-2292* (ENCB). **Puebla: Municipio Coxcatlán**, *Salas S. H. 2684* (SERO), *2686* (MEXU). **Veracruz: Municipio Xalapa:** *Luna V. E. 1574* (XAL).

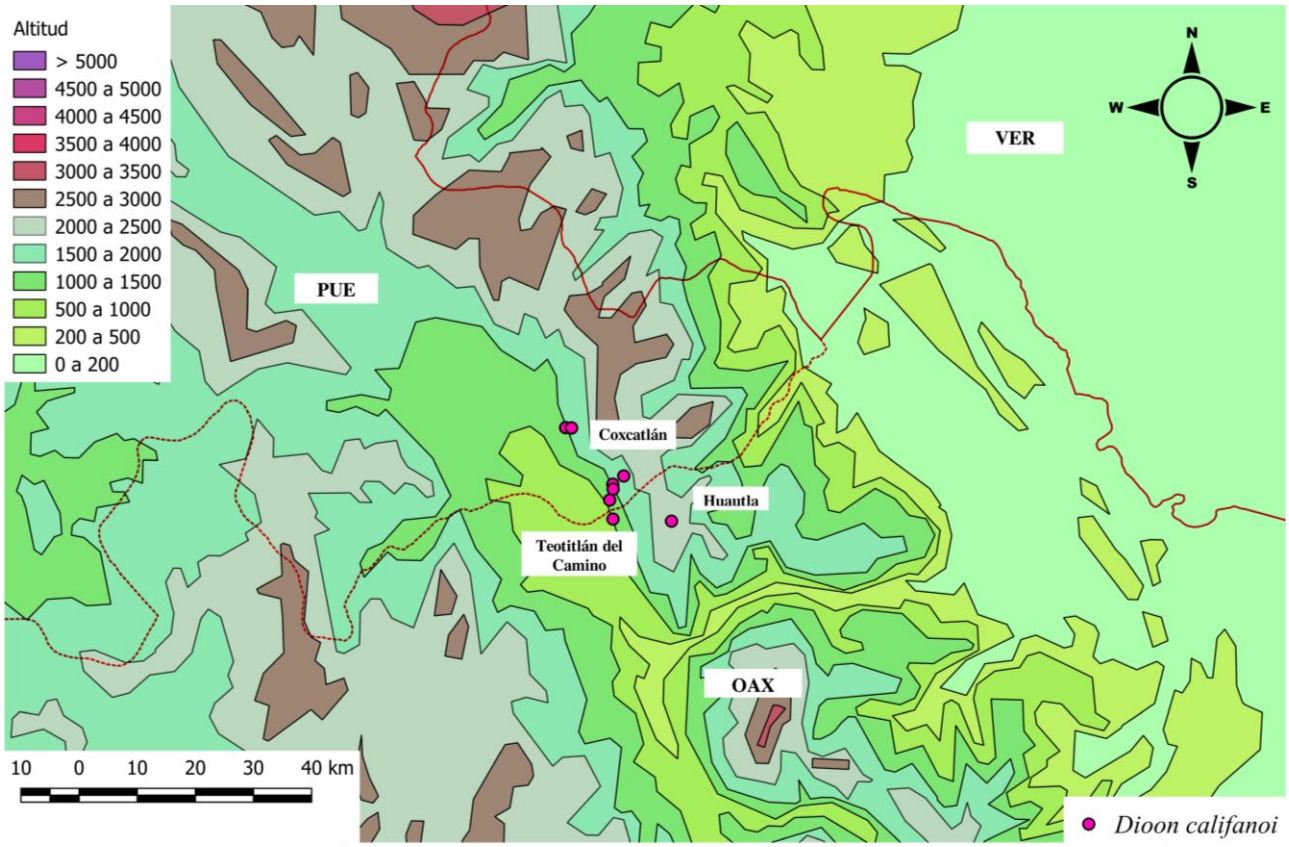
Se caracteriza por tener folíolos aquillados y las megasporófilas deltoides. Presenta, además, una gran semejanza con *D. merolae*, ya que ambas poseen folíolos fuertemente imbricados y su margen con 1 a 2 espinas, sin embargo, se distingue por presentar los folíolos aquillados recurvados y la megasporófila trulada. Se distribuyen en zonas distintas, teniendo a *D. califanoi* en Puebla y el norte de Oaxaca, mientras que *D. merolae* se encuentra en el sur de Oaxaca y en Chiapas. Encontrándose en zonas áridas a semiáridas.

Además, es parecido a *D. argenteum* y *D. purpusii* que presentan los folíolos ascendentes, así como una mayor cantidad de espinas. Mientras que *D. califanoi* presenta los folíolos aquillados y tiene

menos espinas. La primera se distribuye solamente en Oaxaca, mientras que la segunda se distribuye en Puebla y Oaxaca.

D. califanoi es polinizada por *Rhopalotria bicolor* y *Pharaxonotha sp.* (Vovides, 1991).

Se considera a *Dioon edule* var. *califanoi* un nombre no válido, debido a que no existe publicación ni algún ejemplar tipo que la verifique.



Mapa 4. Distribución de *Dioon califanoi*.

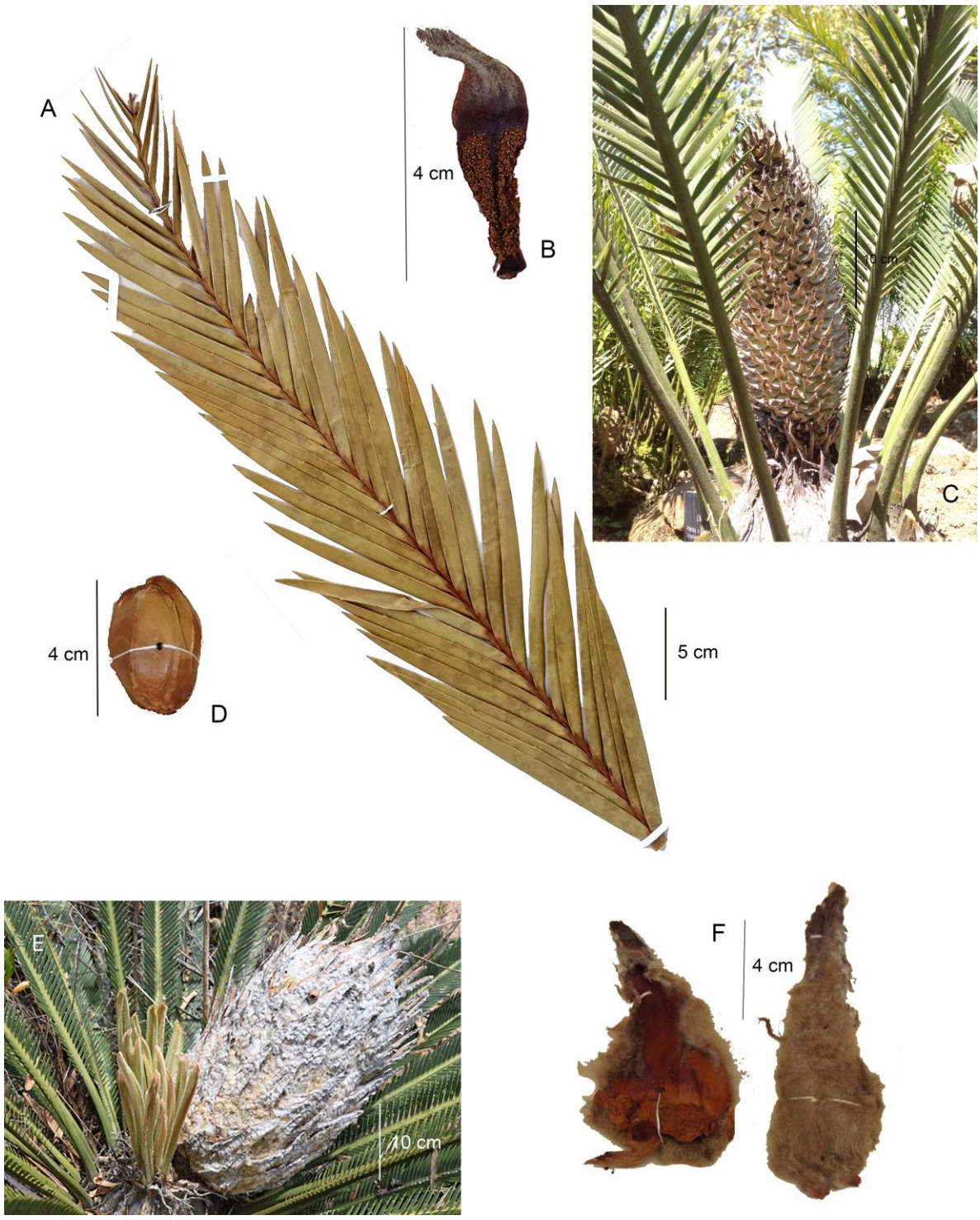


Figura 3. ***Dioon califanoi***. A) Mitad distal de la hoja. B) Microsporófila. C) Estróbilo masculino in situ. D) Semilla. E) Estróbilo femenino in situ y hojas en vernación. F) Megasporófilas superficie interna y externa. Fotografías a partir de: ***S. Avendaño & A. Vázquez 5169*** (XAL) (A); ***Antonio Salinas T. 5775*** (MEXU) (B); ***C. E. Smith, Jr., F. A. Peterson & Narcisso Tejada 4183*** (MEXU) (D y F); ejemplares vivos de la colección de cícadas INECOL (C); y fotos de The World List of Cycads (E).

DIOON CAPUTOI De Luca, Sabato & Vázq. Torres, Brittonia 32(1): 44–46, f. 2–4. 1980.

Holotipo: México, Puebla, Caltepec. *Vázquez M. & García T. F. V- 2296* XALU, XALU0008086!; **isotipo:** ENCB!

Plantas 1 m de alto. **Tallo** 20 a 25 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-apiculadas, lanosas, 6 a 14 cm de largo, 2 a 4 cm de ancho en la base. **Hojas** 17 a 40 por corona, 100 a 150 cm de largo, glabrescentes, tricomas color pardo. **Folíolos** 50 a 70 pares, linear-lanceolados, ápice acuminado-pungente, planoconvexos, no imbricados, opuestos a subopuestos, margen entero o con 1 espina, venas 6 a 12, los apicales 0.1 a 3.3 cm, los intermedios 5 a 8 cm de largo, los basales 0.6 a 2.6 cm, todos 0.4 a 0.5 cm de ancho, 0.4 a 0.8 cm espacio interfoliolar, sin pinnacantos, glabros; **raquis** recto a torcido, semiterete, glabro a tomentoso en la inserción de los folíolos; **pecíolo** semiterete, 12 a 15 cm de largo, lanoso en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 40 cm de largo, 9 a 10 cm de ancho, brevemente pedunculados aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 2.5 a 3.7 cm de largo, 1.7 a 1.3 cm de ancho, soros con 3 a 5 esporangios. **Estróbilos femeninos** ovoides a cilíndricos, 30 a 40 cm de largo, 20 a 25 cm de ancho, brevemente pedunculados; megasporófilas trulado-acuminadas, planas, 12 a 14 cm de largo, 5 cm de ancho, superficie externa lanosa, la interna glabra. **Semillas** subglobosas, 3.5 a 5 cm de largo, 2.5 a 3 cm de ancho, sarcotesta amarillo-blanquecina.

Altitud: 500 a 2100 m.

Tipo de vegetación: matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio.

Distribución: Oaxaca y Puebla. Los ejemplares que pertenecen a Veracruz son de individuos cultivados.

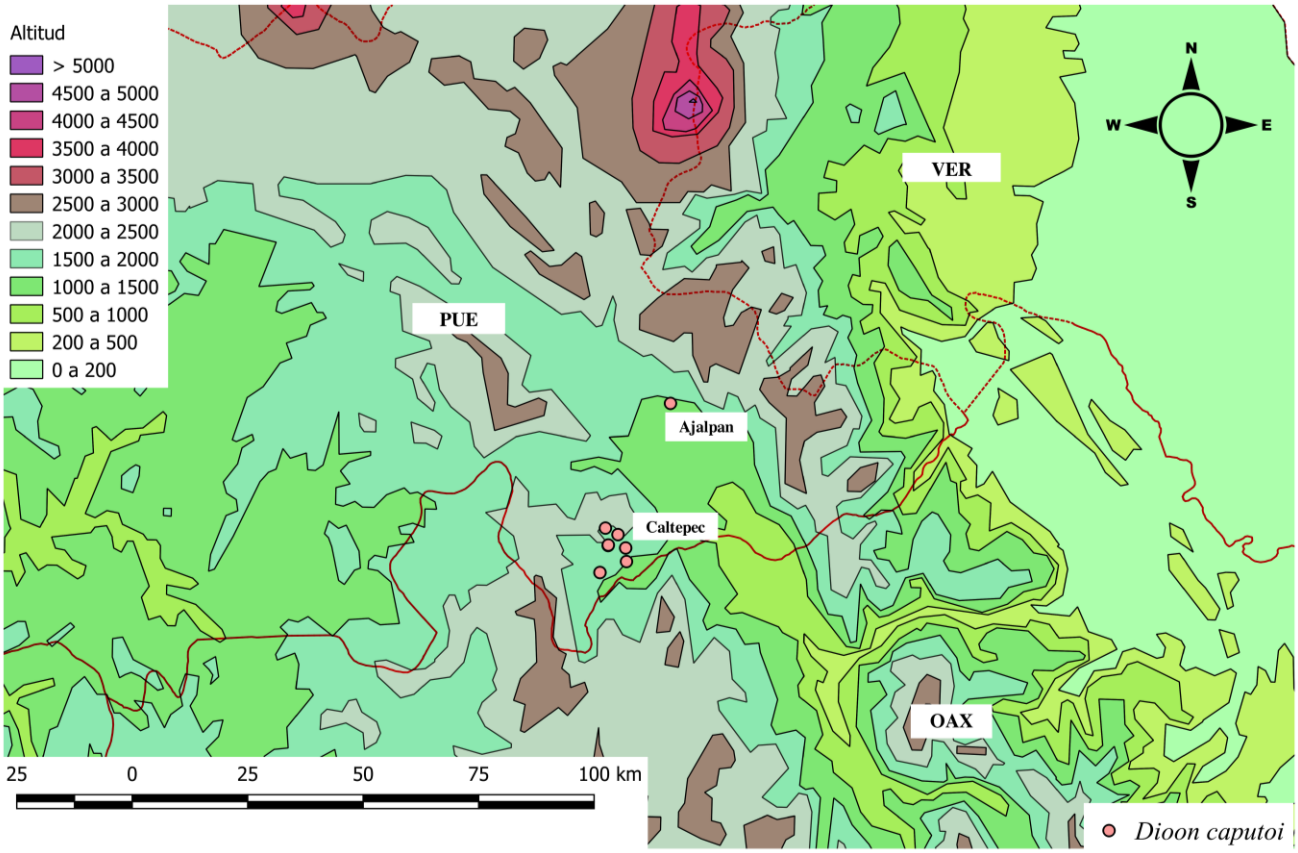
Usos: ornamental.

Nombre común: palma real.

Ejemplares examinados: **México: Oaxaca: Municipio San Gabriel Mixtepec:** *Schutzman B. M. et al. 715* (XAL). **Puebla: Municipio Caltepec:** *Avendaño S. & Vázquez 5170* (XAL, MEXU). *Ayala M. 1658* (FCME). *Brigada T. Walters (5-1) FGT, (5-2) FGT* (XAL). *Salas S. H. 2685* (OAX), *4859, 2685* (SERO). *Saynes A. 3800* (SERO, MEXU), *3799* (SERO). *4859* (MEXU). *Vázquez M. V-2297 (XALU).* **Veracruz: Municipio Xalapa:** *Luna V. E. 1576* (XAL).

Es semejante a *D. planifolium*, pero difiere de esta especie por presentar el ápice de las catáfilas apiculadas y la forma de las megasporófilas trulado-acuminadas. Los folíolos son planoconvexos y no imbricados. En contraste, *D. planifolium* presenta el ápice de las catáfilas acuminado, la forma de las megasporófilas es deltoide-acuminadas y los folíolos son planos. Se distribuye principalmente en Puebla y Oaxaca, mientras que *D. planifolium* solamente se encuentra en la región Mixteca de Oaxaca. En zonas semiáridas a áridas.

Dioon edule var. *caputoi* es en realidad un nombre no válido, al carecer de publicación y ejemplar tipo.



Mapa 5. Distribución de *Dioon caputoi*.

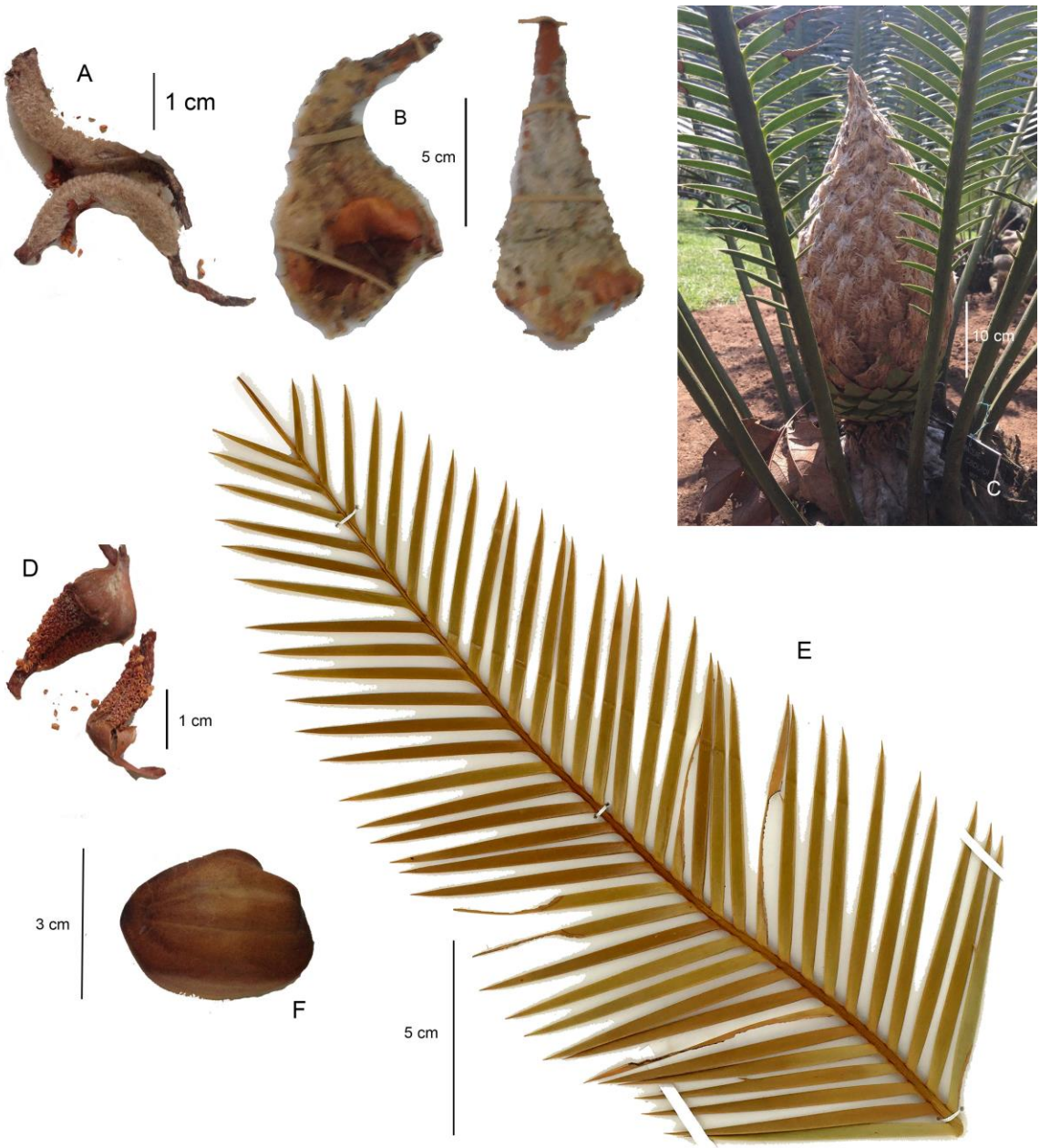


Figura 4. ***Dioon caputoi***. A) Catáfilas. B) Megasporófila superficie interna y externa. C) Estróbilo femenino in situ D) Microsporófilas. E) Mitad distal de la hoja. F) Semilla. Fotografías a partir de: ***Alfredo Saynes V. 3799*** (SERO) (B); ***S. Avendaño R. & A. Vázquez 5170*** (XAL) (E); ***M. F. Robert & J. M. Díaz Moreno 11-10-70*** (ENCB) (A y D); ***Mario Vázquez, F. García V-2296*** (ENCB) (F); y ejemplares vivos de la colección nacional de cícadas INECOL (C).

DIOON EDULE Lindl., Edward's Bot. Reg. 29 (Misc.): 59-60. 1843

Holotipo: Cultivado de material colectado en México, Lindley s.n. CGE

Zamia maeleni Miq. Linnaea 18: 97-98. 1844. (Tipo no encontrado).
Platyzamia rigida Zucc. Abh. Math-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 4:22. 1845. (HT: México. *Karwinski von Karwin W. F. s.n.*).
Dioon angustifolium Miq. Tijdschr. Wis- Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 1(1): 37. 1847. (LT: Cultivated in Hort. Amstelod, Miquel s.n. K). Basónimo: ***Dioon edule*** **var.** ***angustifolium*** (Miq.) Miq. Arch. Néerl. Sci Exact. Nat. 3: 427. 1868**.** ***Dioon edule*** **var.** ***angustifolium*** (Miq.) A. E. Murray, Kalmia 13: 5. 1983. ***Dioon edule*** **subsp.** ***angustifolium*** (Miq) A. E. Murray Kalmia 13:5. 1983.
Dioon imbricatum Miq. Tijdschr. Wis-Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 1:36. 1847. (LT: designado por Stevenson & Sabato en Taxon 35(2): 582. 1986). Basónimo:
Dioon aculeatum Lem. Ill. Hort. 2: 92. 1855. (LT: designado por Stevenson & Sabato en Taxon 35(3): 581. 1986).
Dioon edule **af.** ***angustifolium*** (Miq.) Miq. E. Murray Prodr. Syst. Cycad.: 10, 22. 1861. (Tipo no encontrado).
Dioon edule **var.** ***imbricatum*** (Miq.) Miq., Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. 3(5): 427. 1868. Homonimo: ***Dioon edule*** **var.** ***imbricatum*** Abel Wiener Ill. Gart. – Zeitung 11:167. 1886**.** Basónimo: ***Dioon edule*** **fo.** ***imbricatum*** (Miq.) Miq. Prodr. Syst. Cycad 10, 22. 1861. (Tipo no encontrado).
Dioon strobilaceum Lem. Ex A. DC. Prodr. 16(2): 537. 1868. (LT: designado por Stevenson & Sabato en Taxon 35(3): 582. 1986).
Macrozamia littoralis Liebm. ex Dyer. Hemsley Biol. Centr. Am. Bot. 3: 191. 1883. (Tipo: Icono Palmarum, lamina *51-53 s.n.*).
Macrozamia pectinata Liebm. ex Dyer Hemsley Biol. Centr. Am. Bot. 3: 191. 1883. (Tipo: Icono Palmarum, lamina *54-56 s.n.*).
Dioon edule **var.** ***lanuginosum*** Wittm. Gartenflora 48: 153-156. 1897. (LT: designado por Stevenson & Sabato en Taxon 35(3): 581. 1986). Basónimo: ***Dioon edule*** **fo.** ***lanuginosum*** (Wittm.) J. Schust. Pflanzenr. IV. (Heft 99): 127. 1932.

Plantas 1 a 3 m de alto, en ocasiones hasta 5 m. **Tallo** erecto a semipostrado en ejemplares ya viejos, 22 a 60 cm de ancho, raras veces ramificado en ejemplares ya viejos. **Catáfilas** triangular-acuminadas a triangular-cuspidadas, lanosas, 5 a 10 cm de largo, 2 a 4 cm de ancho en la base. **Hojas** 5 a 40 por corona, 55 a 150 cm de largo, glabrescentes, tricomas de color blanco-pardusco. **Folíolos** 60 a 140 pares, linear-lanceolados, ápice acuminado a puntiagudo, planoconvexos a convexos, no imbricados en ocasiones levemente imbricado, cubre menos de un tercio del ancho del otro folíolo, subopuestos a opuestos, margen entero en toda la hoja, en ocasiones en dos tercios de la hoja, el tercio apical con 1 a 3 dientes, con (6)9 a 12 venas, los apicales (0.8)1 a 3.9(5.5) cm de largo, los intermedios (4)6 a 14 cm de largo y los basales (0.6)0.9 a 5.7(7) cm de largo, todos 0.3 a 1.5 cm de ancho, 0.1 a 1.8 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos en ocasiones los presentan, tomentosos por el envés o no; **raquis** rectos a torcidos en el ápice, terete a semiterete, viloso, tomentosos a glabros, a todo lo largo y en la inserción de los folíolos; **pecíolos** semiteretes a teretes, (6.5)10 a 23(32) cm de largo, (0.3)0.5 a 1.1(2.1) cm de ancho, lanosos en la base y tomentosos a todo lo largo, algunas veces glabro. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 35 cm de largo, 3 a 8.5 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas a levemente lanosas, en ocasiones glabros, mucronadas en la parte distal, (1.8)3 a 8 cm de largo, 2 a 3 cm de ancho, soros con 3 a 4 esporangios, raras veces 5. **Estróbilos femeninos** ovoides a cilíndricos o cónicos, ovoides, (14-16)19 a 27.5(30-35) cm de largo, (6 -10)15 a 20 cm de ancho, pedunculados, en

ocasiones aparentemente sésiles; megasporófilas subdeltoides a deltoide-acuminadas, truladas, planas a curveadas, (3)7.5 a 8(9.2) cm de largo, 2 a 4 cm de ancho, lanosas por la superficie externa, la interna glabra, algunas veces el ápice glabro y la base lanosa, en ocasiones lanosas de ambas superficies exceptuando donde se desarrollan las semillas. **Semillas** ovoides a ligeramente elipsoides, en ocasiones esféricas, 1 a 3 cm de largo, 1.5 a 2.5 cm de ancho, sarcotesta amarillo brillante, amarillo medio a amarillo-anaranjado.

Altitud: 0 a 1800 m.

Tipo de vegetación: bosque de *Quercus,* bosque tropical caducifolio, dunas costeras y matorral xerófilo.

Distribución: Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz y Tamaulipas.

Usos: ornamental, las semillas se utilizan como alimento, las hojas como adorno de las iglesias en festividades religiosas y la testa vacía de las semillas como juguetes para niños, conocidos como "rezumbadores".

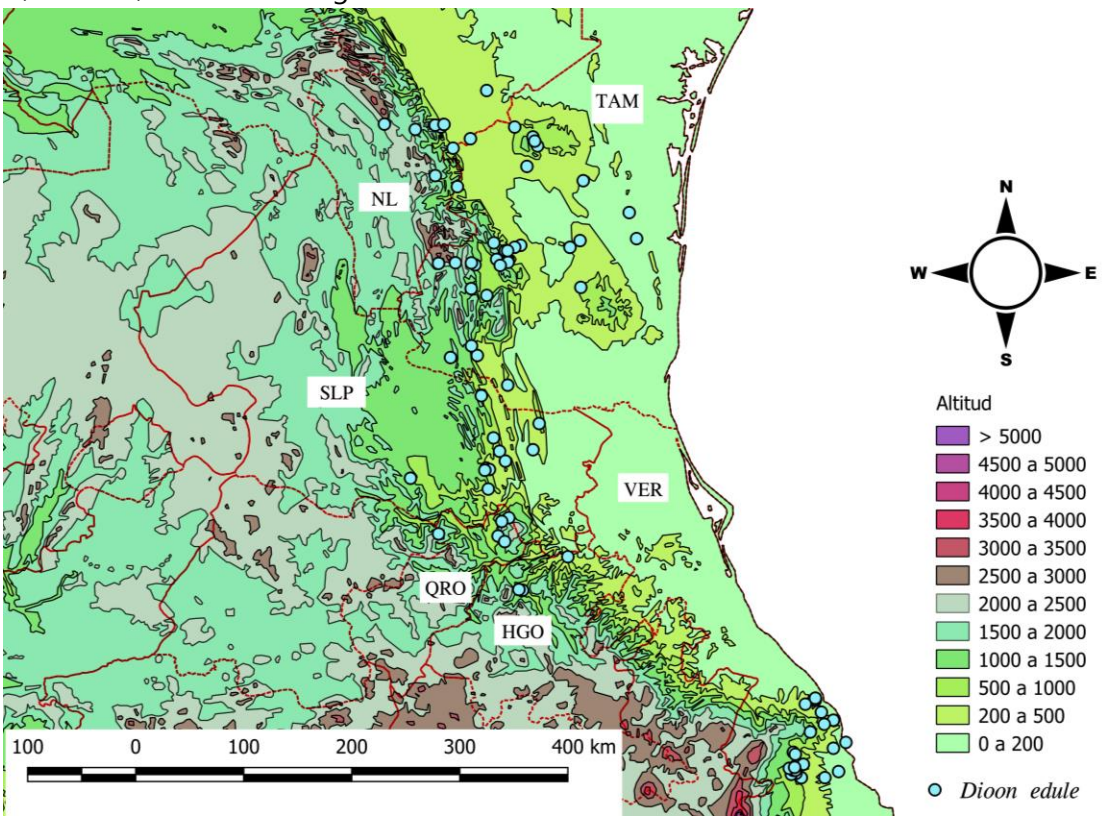
Nombre común: chamal, chamalito, palma de dolores, palma teresita y tiotamal.

Ejemplares examinados: **México: Hidalgo: Municipio Jacala:** *Contreras-Medina R. et al. 54* (MEXU, FCME), *53* (FCME). **Municipio Tlanchinol:** *Redón R. Ma. s.n.* (FCME). **CDMX:** *Carbajal R. 45* (MEXU). *Cuspinera s.n.* (FCME). **Querétaro: Municipio Aramberri:** Torres R. 1094 (MEXU). **Municipio Cadereyta de Montes:** *Walters T. et al. TW 2001-06* (XAL). **Municipio Jalpan de Serra:** *Fernández R. 2690* (ENCB). *Servín B. 428* (MEXU). *Vovides A. P. 336* (XAL). *Zirahuén-Ortega R. 565* (XAL, MEXU). **Municipio Landa de Matamoros:** *Ceja J. et al. 1793, 1794* (UAMIZ). *Walters T. W. et al. TW 2001-06* (MEXU). **Nuevo León: Municipio Linares:** *Ascencio D. 29-82* (ENCB). *Bratz. R. D. s.n.* (MEXU). *Dziekanowski D. & Bolingbroke 20158* (ENCB). *Mueller C. H. 2432* (MEXU). *Pinkava D. J. 10560* (ENCB). *Sabato L. et al. 2327* (ENCB). *1/02/1979 17712* (ENCB). *Spetzman L. & Zapien M. 1373* (MEXU). *Vovides A. P. et al. 1463* (XAL). *Ago-1953 4* (MEXU). **San Luis Potosí: Municipio Ciudad del Maíz:** *Medellín-Leal F. 611* (ENCB). *R. M. & A. F. Tryon 5157* (MEXU). *Rees J. 1612* (XAL). *Walters T. 2001-09-A, 2001-09-B* (XAL). **Municipio Tamasopo:** *Medellín-Leal F. 1307* (ENCB, MEXU), *1328* (ENCB). *Rubio-Méndez G. 2, 3, 4* (XAL). *Rzedowski J. 24570, 24434, 10627* (ENCB). *Vovides A. P. 1464* (XAL). **Municipio Rayón:** *Rubio-Méndez G. 1* (XAL). **Municipio Ciudad Valles:** *Bracamontes Ma. R. 267* (FCME). *Fryell P. & Magdill R. 2345* (ENCB). *Gibson A. C. & Gibson L. C. 2659* (ENCB). *Stevenson D. W. 564 P, 564 J, 564 O, 564 K* (MEXU). **Tamaulipas:** *De la Rosa M. E. s.n.* (FCME). *Quero H. s.n.* (FCME). *Díaz-Miranda S. s.n.* (FCME). **Municipio Altamira:** *Valiente A. 60, 52, 55,* (MEXU). **Municipio Antiguo Morelos:** *Serreno L. D. s.n.* (FCME). **Municipio Ciudad Victoria:** *Ing. Carranco 18* (MEXU). *Corona S. 3* (MEXU). *Clausen R. T. & Edwards J. L. 7377* (ENCB). *Dwyer J. et al. 64* (MEXU). *González Medrano F. 3434* (MEXU). *Jiménez J. 356* (ENCB). *M. Martínez 783* (XAL, MEXU). *Pérez E. & Zamudio S. 2087* (XAL, MEXU). *Puig H. 2352* (MEXU). *Wiggins L. 13357* (MEXU). *Zamudio-Ruíz S. 11876* (XAL, MEXU). **Municipio Hidalgo:** *González-Medrano F. 2969* (MEXU). **Municipio Jaumave:** *McGrill L. et al. 9720* (ENCB). *Mc Vaugh R. 9863* (MEXU). *Ogden E. C. et al. 43* (MEXU). *Sharp A. J. 50* (MEXU). **Municipio Nuevo Morelos:** *Luna R. M. 51* (FCME). **Municipio Ocampo:** *Walters T. 2001-12-A* (XAL). *Walters T. 2001-12-B* (MEXU). **Municipio San Carlos:** *Barlett, H. 10538* (ENCB). *Hess W. 4734* (MEXU). *Martínez M. 979* (ENCB). *Vovides A. P. et al. 1460, 1462, 1459* (XAL). **Municipio Santa Cruz de Bezana:** *Díaz-Moreno J. M. s.n.* (ENCB). **Municipio Soto la Marina:** *Ago-1935 4* (MEXU). *González-Medrano F. 985* (MEXU). *Jiménez J. 356* (MEXU). *Medrano F. G. 886* (MEXU). **Municipio Villa de Casas:** *Rodríguez I. & Lira R. 32* (MEXU). **Municipio Villa Mainero:** *Duncan T. 2398* (ENCB). *Mueller C. H. 2430* (MEXU). **Veracruz: Municipio Actopan:** *Acosta R. & Acosta N. 72* (XAL). *Nicolalde-Morejón F. et al. 1413* (XAL). *Vovides A. P. 1146, 1394* (XAL). **Municipio Alto Lucero de Gutiérrez Barrios:** *Rees J. 1638, 1674, 1639* (MEXU, XAL). *Sevilla D. DJS697* (XAL). *Vázquez M. MVT8678* (MEXU, XAL). **Municipio Coatepec:** *Nee M. & Taylor K. 26032-a* (XAL). *Rees J. 1645* (XAL). *Vovides A. P. 626* (XAL). *Zamora P. 2616* (XAL). **Municipio Colipa:** *Rees J. 1644* (XAL). **Municipio Emiliano Zapata:**

Castillo-Campos G. et al. 12408 (XAL). *Castañeda-Zárate M. & Colorada-Durán W. B. MCZ-1267* (MEXU). *Rees J. 1621, 1622* (XAL). **Municipio Fortín de las Flores:** *Nevling &Gómez-Pompa 625* (MEXU). **Municipio Jalcomulco:** *Carrillo-Reyes & Ortiz-Catedral L. 4620* (XAL). *Castillo G. & Zamora P. 7524, 8262* (XAL). *Rees J. s.n.* (XAL). **Municipio Vega de Alatorre:** *Castillo G. & Benavides A. 2114* (XAL). **Municipio Xalapa:** *Luna V. E. 1578, 1579, 1580, 1581, 1582, 1601, 1602* (XAL). *Zamora P. 3813* (XAL). *Zola M. G. 830* (XAL, MEXU).

Se distingue de las demás especies principalmente por presentar foliolos con margen entero, o con el último tercio de la hoja con 1 a 3 espinas, los foliolos no imbricados, aunque puede llegar a estarlo, las megasporófilas truladas a deltoide-acuminadas y subdeltoides. Es la única que se encuentra en la Sierra Madre Oriental; en zonas templadas, semiáridas a cálido húmedas.

Esta especie se considera polimorfa, debido a que mediante el análisis de variables canónicas (CVA), no hubo una diferenciación entre *D. angustifolium* y *D. edule,* así como de las distintas localidades para *D. edule.* Además, en la información de las filogenias recientes, (Gutiérrez-Ortega *et al.,* 2018 y de Dorsey *et al.,* 2018) (Figura 20), se observa que ambas especies se encuentran sin delimitar, es decir, la relación filogenética no se encuentra resuelta.



Mapa 6. Distribución de *Dioon edule*.

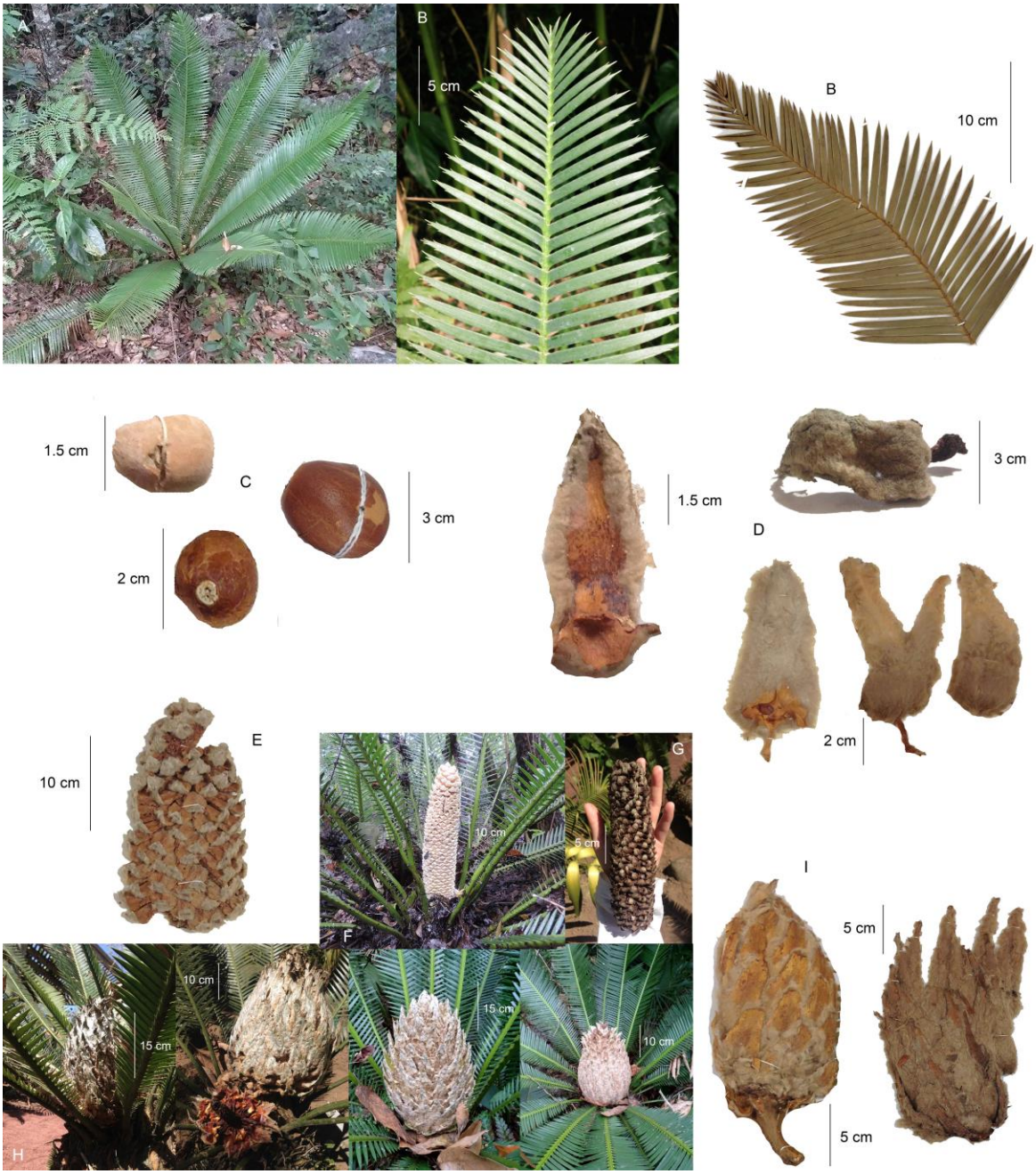


Figura 5. ***Dioon edule***. A) Planta. B) Variación de la hoja. C) Semillas. D) Megasporófila. E) Mitad del estróbilo masculino. F) Estróbilo masculino in situ. G) Estróbilo masculino maduro. H) Estróbilos femeninos in situ. I) Estróbilos femeninos separados de la planta. Fotografías a partir de: ***E. C. Ogden, C. L. Gilly & E. Hernández X. 51107*** (MEXU) (C y D); ***Rogers McVaugh 9863*** (MEXU) (D) ; ***Mahinda Martínez 00783*** (MEXU) (E); ***E. Pérez C. y S. Zamudio 2087*** (MEXU) (I); ***A. P. Vovides, C. Iglesias & J. González 1464*** (XAL) (B); ***J. Rzedowski 24570*** (ENCB) (C y D)); ***S. Zamudio Ruíz 1470*** (MEXU) (I); ***R. Zirahuén Ortega 565*** (MEXU) (C); ejemplares vivos de la colección nacional de cícadas INECOL (D, H y G) e invernadero Faustino Miranda UNAM (B); fotos de The World List of Cycads (F) y de **Bryan B. Mendoza-Hdz** (A y H).

DIOON HOLMGRENII De Luca, Sabato & Vázq. Torres, Brittonia 33(4): 552, f. 1–2. 1981.

Holotipo: México, Oaxaca, Juquila. *Vázquez Torres V-2304* XALU, XALU0019000!

Plantas 6 a 7 m de alto. **Tallo** 30 a 40 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-agudas, lanosas, 5 a 9 cm de largo, 2 a 4 cm de ancho de la base. **Hojas** 8 a 20 por corona, 100 a 150 cm de largo, glabrescentes, tricomas de color pardo-blanquecino. **Folíolos** 74 a 140 pares, linear-lanceolados, acuminados, convexos, no imbricados, subopuestos, margen espinoso con 3 a 4 espinas, rara vez de 1 a 6 espinas, venas 15, los apicales 1.5 a 5.1 cm de largo, los intermedios 7.2 a 12.5 cm de largo y los basales 1.8 a 3.3 cm de largo, todos 0.3 a 0.9 cm de ancho, 0.1 a 0.5 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos glabros; **raquis** rectos a torcidos en el ápice, semiteretes, tomentosos a glabros; **pecíolos** semiteretes, 13 a 30 cm de largo, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 40 cm de largo, 7.5 cm de ancho, brevemente pedunculados aparentando ser sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 1.2 cm de largo, 2 cm de ancho. **Estróbilos femeninos** ovoides a cilíndricos, 30 a 50 cm de largo, 20 a 30 cm de ancho, brevemente pedunculados aparentemente sésiles; megasporófilas truladas, planas, 5 a 12 cm de largo, 2.8 a 4.5 cm de ancho de la base, lanosas por la superficie externa, la interna glabra. **Semillas** subglobosas a elipsoides, 3.6 cm de largo, 3 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 450 a 1500 m.

Tipo de vegetación: bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio y bosque de pino-encino.

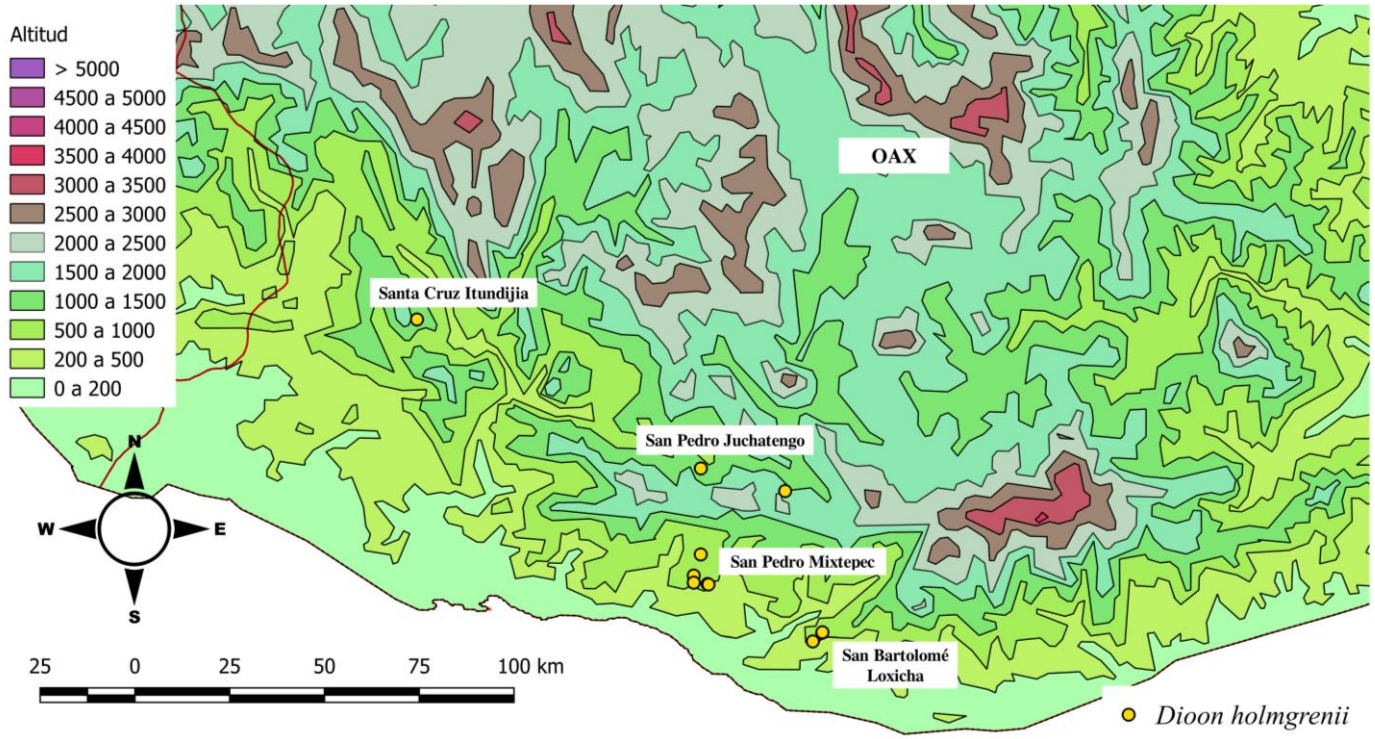
Distribución: Oaxaca. Los ejemplares de Veracruz corresponden a individuos cultivados.

Usos: ornamental.

Nombre común: mirasol, palma sol, plumilla.

Ejemplares examinados: **México: Oaxaca: Municipio San Bartolomé Loxicha:** *Nicolalde-Morejón F. et al. 1468* (XAL). *Salas-Morales S. H. 2777* (OAX, SERO, MEXU), *2779* (SERO). *Walters T. et al. TW 2004-21 A.* (XAL, MEXU). **Municipio San Gabriel Mixtepec:** *Nicolalde-Morejón et al. 1475* (XAL). *Rees J. 1602, 1604* (XAL). **Municipio San Pedro Juchatengo:** *Salas-Morales S. H. 2686* (SERO, MEXU). **Municipio San Pedro Mixtepec:** *Brigada T. Walters (7-1)* (XAL). *Walters T. et al. TW 2004-20 A* (SERO, XAL, MEXU), *TW 2004-21 B* (SERO). **Municipio Santa Cruz Itundujia:** *Salas-Morales S. H. 6366* (SERO). *Velasco-Gutiérrez 1986* (SERO, MEXU). **Municipio Zapotitlán Palmas:** *Torres R. 4286* (MEXU). **Veracruz: Municipio Xalapa**: *Luna V. E. 1583, 1584* (XAL).

Se distingue principalmente por tener los folíolos convexos, no imbricados, con 3 a 4 espinas en el margen, el ápice de las catáfilas es agudo, las hojas son enrolladas en el ápice y la megasporófila trulada. Se encuentra solamente en Oaxaca, cerca de costa; no llega al nivel del mar como *D. edule.* Presenta semejanza con *Dioon planifolium,* pero ésta presenta el ápice de las catáfilas acuminado, las hojas son planas, el margen de los folíolos es entero o con 1 espina y la forma de las megasporófilas son deltoide-acuminados, prospera en zonas cálido-húmedas a templadas.



Mapa 7. Distribución de *Dioon holmgrenii*.

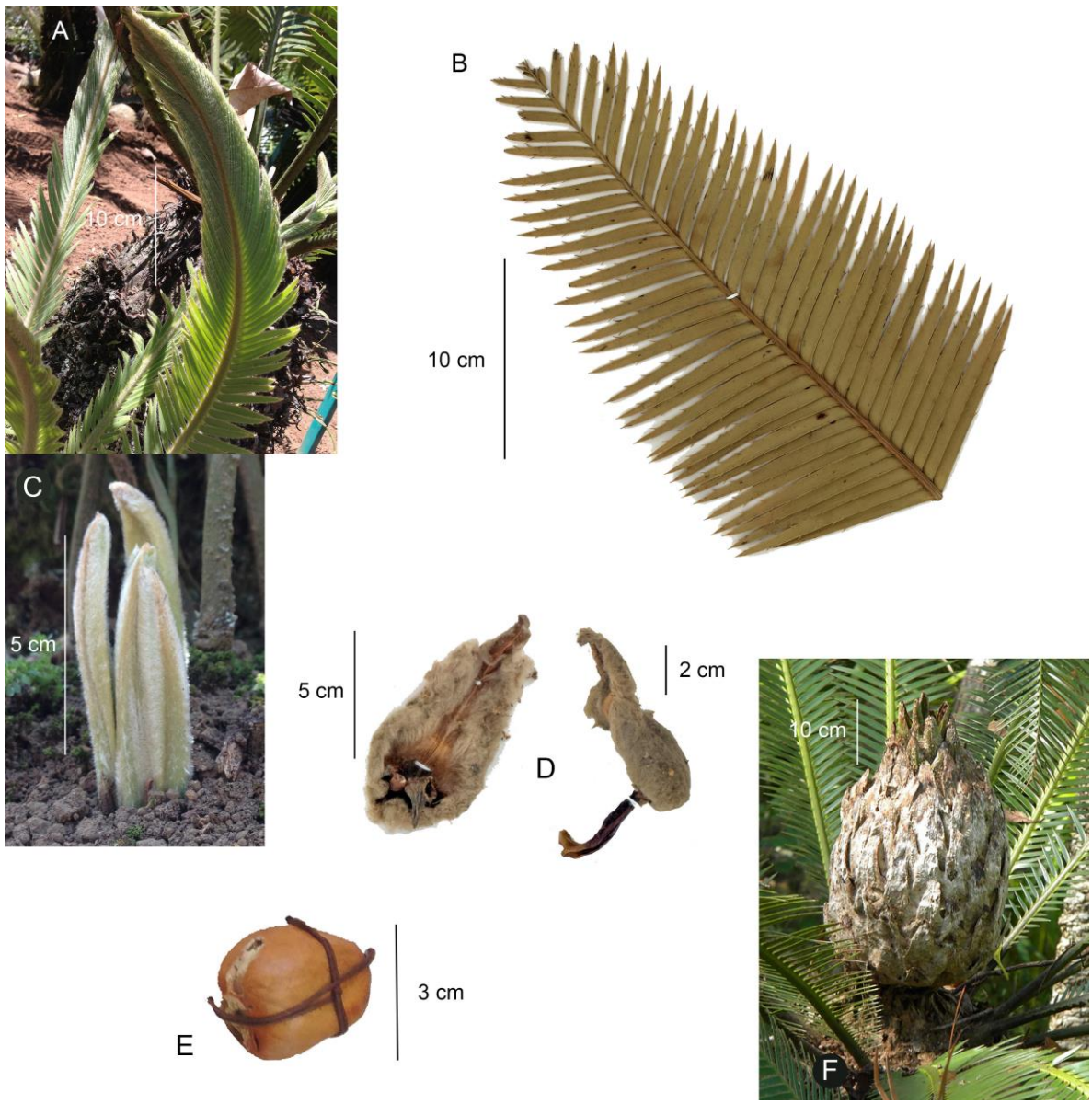


Figura 6. ***Dioon holmgrenii***. A) Hoja joven. B) Tercio distal de la hoja madura. C) Vernación de la hoja. D) Megasporófila superficie interna y externa. E) Semilla. F) Estróbilo femenino. Fotografías a partir de: ***T. Walters, T. Gregory, J. Chemnick & S. Salas Morales TW 2004-20 A, TW 2004-21 A*** (XAL) (B y D); ***Silvia H. Salas 2777*** **(**SERO) (E); ejemplares vivos de la colección nacional de cícadas INECOL (A y C); y fotos de The World List of Cycads (F).

DIOON MEJIAE Standl. & L.O. Williams, Ceiba 1(1): 37. 1950.

Holotipo: Honduras: El Paraíso: cultivado en el jardín de Dr. Isidoro Mejía H., *Standley P. C. 16756* F, F0044125F!; **isotipo:** EAP!

Dioon edule* var. *latipinnium Dyer Hermsl., Biol. Cent.– Amer., Bot. 3:191, t. 81, figs. 1-3. 1884. (Tipo: México: Cultivado en el jardín botánico de Kew. *Dyer s.n.*)
Dioon pectinatum Mast., Gard. Chron. 73 (338): 718, t. 1893. (LT: Taxon 35(3): 582. 1986; designado por Stevenson & Sabato.)

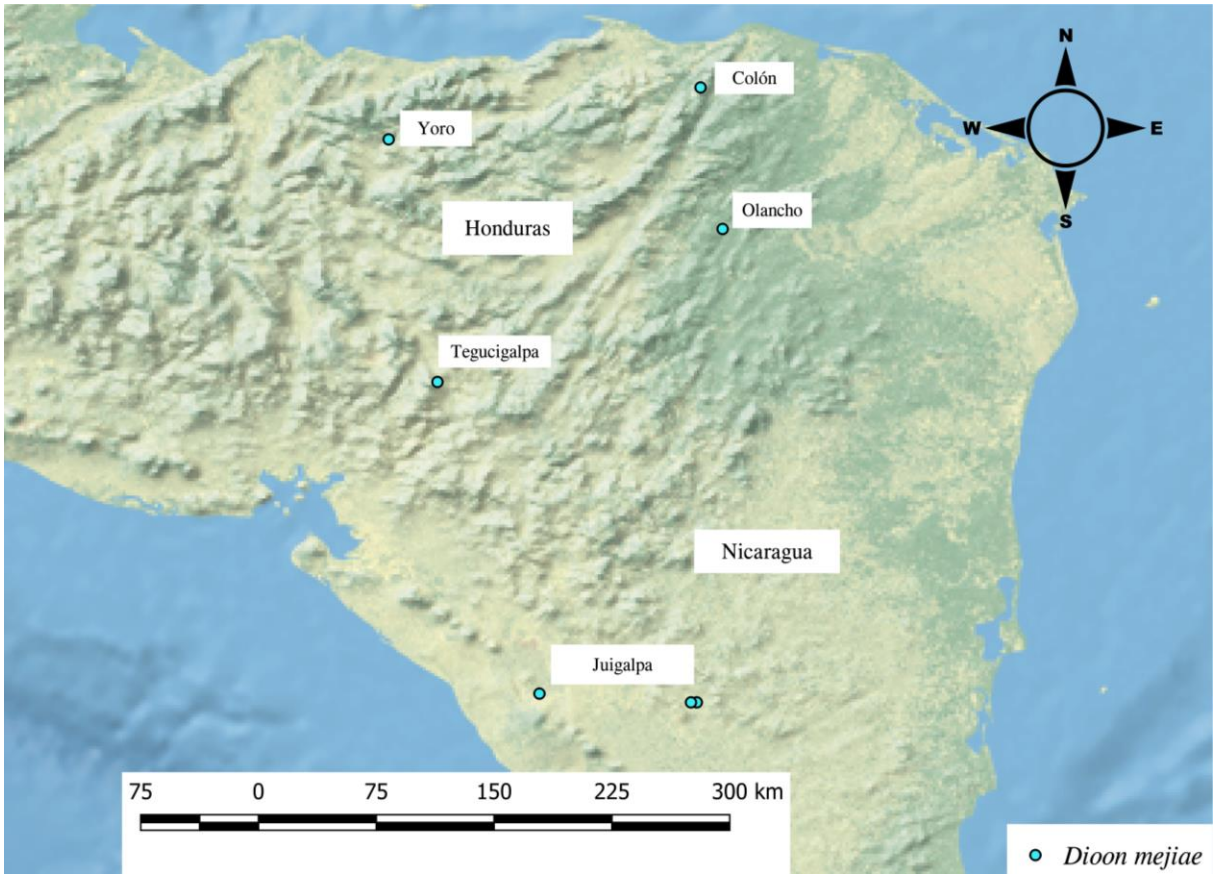
Plantas 1 a 2 m de alto. **Tallo** 30 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-largamente acuminadas, lanosas, 15 a 18 cm de largo, 4 a 5 cm de ancho de la base. **Hojas** 11 a 14 por corona, 1 a 2 m de largo, glabrescentes, tricomas de color blanco-parduzco. **Folíolos** 100 a 140 pares, falcados, agudos, planoconvexos, no imbricados, en ocasiones levemente imbricados, cubre menos de un tercio del ancho del otro folíolo, opuestos a subopuestos, margen entero rara veces con 1 a 3 espinas, nervios 17, los apicales 3.8 a 10.6 cm de largo, los intermedias 12.7 a 19.3 cm de largo, los basales 5 a 5.7 cm de largo, todos (1.2) 1.3 a 1.6 cm de ancho, 0.1 a 0.4 cm de espacio interfoliolar, con pinnacantos glabros; **raquis** rectos a semicurvados en el ápice, subteretes, glabros; **pecíolos** semiteretes, 7 a 8 cm de largo, 1.5 a 3 cm de ancho, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 30 a 80 cm de largo, 8 a 10 cm de ancho, brevemente pedunculados aparentando ser sésiles; microsporófilas cuneiformes, lanosas, mucronadas en la parte distal. **Estróbilos femeninos** ovoides, 30 a 50 cm de largo, 20 a 30 cm de ancho, pedunculados; megasporófilas deltoides, planas, 5 a 7 cm de largo, 3 a 4 cm de ancho de la base, lanosa en la superficie externa, la interna glabra, raras veces lanosa. **Semillas** globosas a subglobosas, 4 a 5 cm de largo, 3 a 4 cm de ancho, sarcotesta color crema a amarillo-blanquecino.

Altitud: 100 a 500 m.
Tipo de vegetación: bosque tropical caducifolio.
Distribución: Honduras y Nicaragua.
Usos: la planta se utiliza como ornamental, las hojas son utilizadas en rituales religiosos o en los funerales como coronas, el estróbilo femenino es fuente de alimento, con las semillas se prepara una harina con la cual se elaboran tortillas.
Nombre común: palma teosinte, teocinte.

Ejemplares revisados: Honduras: Departamento Tegucigalpa: *Molina A. 35148* (MEXU). *Rees J. 1601* (XAL). **Nicaragua: Departamento Chontales:** *Stevenson W. D. 23377* (MO).

Dioon mejiae es la única especie de este género distribuida en Centroamérica (Honduras y Nicaragua); sin embargo, la mayoría de las poblaciones que se encuentran en Nicaragua son cultivadas; a pesar de ello es muy probable que existan poblaciones silvestres en la frontera con Honduras. Para el sinónimo *D. edule* var. *latipinnium* se menciona que el ejemplar tipo es cultivado en el jardín botánico de Kew; pero en realidad no se tiene certeza de donde proviene el ejemplar, ya que la publicación original indica con inseguridad que el ejemplar procede del sur de México.

Además, es la única que se encuentra ubicada en la categoría de preocupación menor de acuerdo con los criterios de la IUCN. Se caracteriza por presentar pinnacantos, el margen entero y semillas globosas. Es afín a *D. rzedowskii,* aunque esta última se caracteriza por no presentar pinnacantos y tener las semillas ovoide-cilíndricas. Es el único del clado spinulosum que se encuentra en bosque tropical caducifolio en zonas cálido-húmedas a secas.



Mapa 8. Distribución de *Dioon mejiae*.

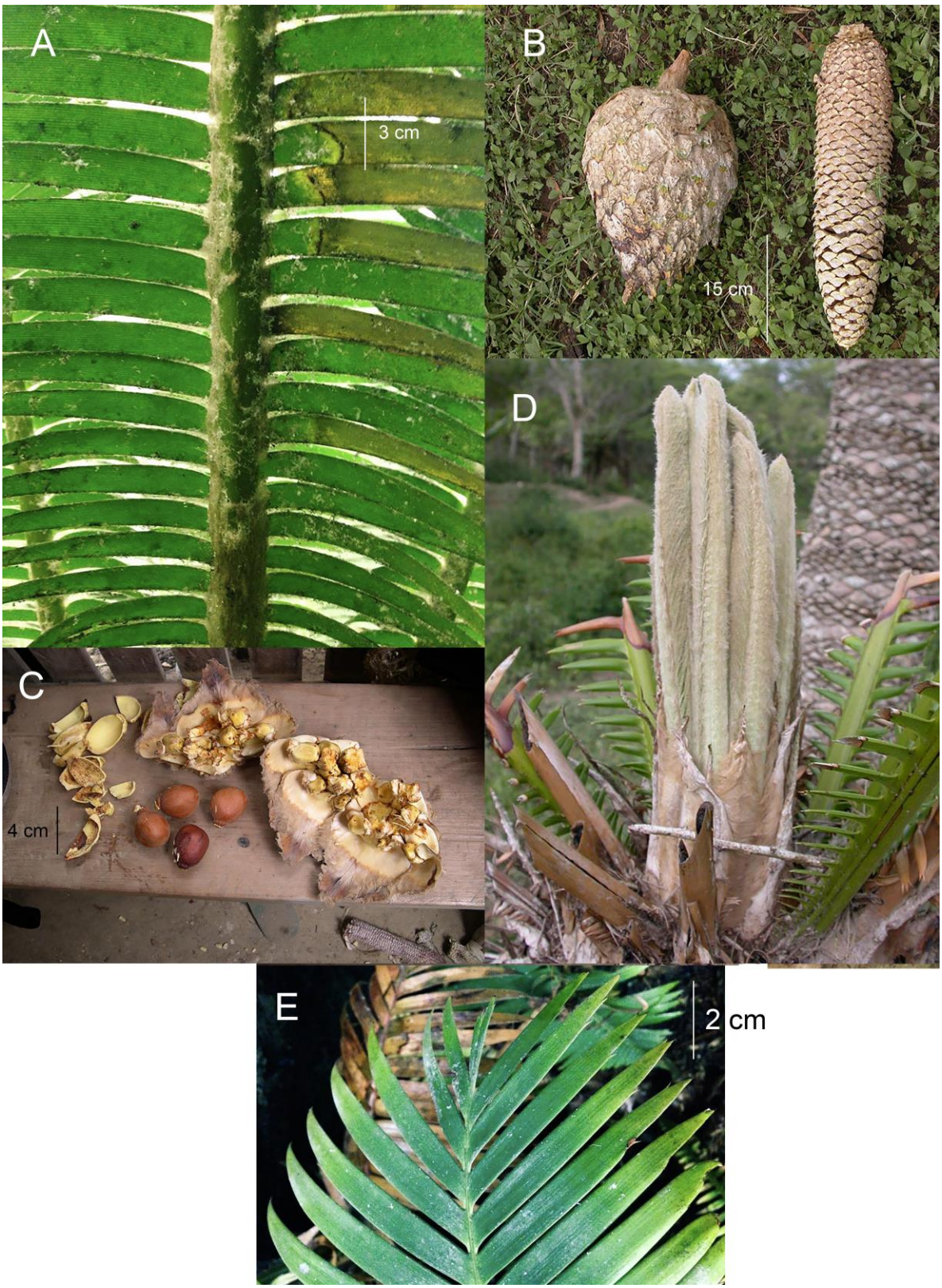


Figura 7. ***Dioon mejiae***. A) Envés de la hoja. B) Estróbilo femenino y masculino. C) Megasporófila y semilla. D) Vernación de la hoja. E) Ápice de la hoja. Fotografías a partir de: ejemplares vivos del invernadero Manuel Ruíz Oronoz UNAM (A y E); y fotos de The World List of Cycads (B, C, y D).

DIOON MEROLAE De Luca, Sabato & Vázq. Torres, Brittonia 33(2): 180–184. 1981.

Holotipo: México, Chiapas, Tonalá. *Vázquez Torres 2301* NAP, **isotipos:** NY!, XALU!

Plantas 3 m de alto. **Tallo** 25 a 40 cm de ancho, normalmente erecto a decumbente, rara vez ramifica. **Catáfila** triangular-caudadas, densamente lanosa, 6 a 10 cm de largo, 2 cm de ancho en la base. **Hojas** 12 a 25 por corona, 100 a 120 cm de largo, glabrescentes, tricomas de color pardo. **Folíolos** 90 a 120 pares, linear-lanceolados, acuminados, aquillado-recurvados, oblicuos, fuertemente imbricados, el ancho del folíolo cubre más de dos terceras partes del otro, subopuestos, margen entero o con 1 a 2 espinas, nervios 12, los apicales 0.5 a 7.4 cm de largo, los intermedios 5.8 a 13.5 cm de largo y los basales 1.3 a 5.5 cm de largo, todos 0.58 a 1.2 cm de ancho, 0.1 a 0.6 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, glabros; **raquis** torcidos en el ápice, semiteretes, tomentosos; **pecíolos** terete a subterete**,** 7.5 a 20 cm de largo, 0.5 a 2.2 cm de ancho en la base, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 30 a 40 cm de largo, 8 a 10 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 2.5 cm de largo. **Estróbilos femeninos** ovoides, 45 cm de largo, 25 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas truladas, planas, 10 a 12 cm de largo, 4 a 5 cm de ancho, lanosas en la superficie exterior, la interna glabra. **Semillas** ovoides, 3 cm de largo, 2 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 500 a 1800 m.

Tipo de vegetación: matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus* y bosque de pino-encino.

Distribución: Chiapas y Oaxaca. Los ejemplares revisados de Veracruz pertenecen a individuos cultivados.

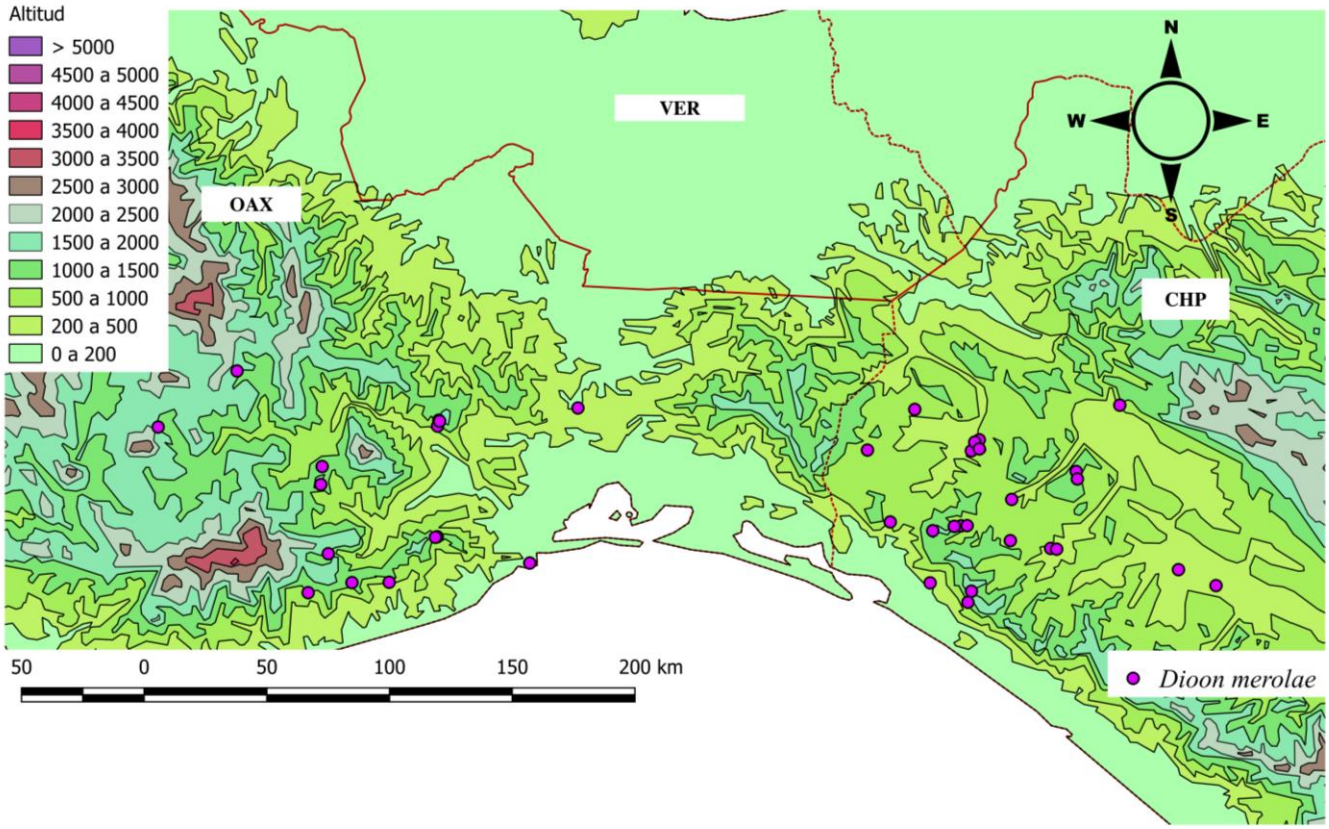
Uso: ornamental, las hojas son utilizadas en festividades religiosas.

Nombre común: espadaña.

Ejemplares examinados: México: Chiapas: Municipio Arriaga: *Farrera O. 1046* (MEXU). *Meléndez E. 260* (MEXU). **Municipio Cintalapa:** *Calzada J. & Elizondo J. 8548* (MEXU). *Castillo J. 616* (HEM). *Pérez M. A. 70* (MEXU). **Municipio Jiquipilas:** *Brigada T. Walters (25-1) FTG* (XAL). *Farrera O. 562* (HEM). *Palacios E. 286* (MEXU). *Pérez-Farrera M. A. 34* (XAL), *478* (HEM). *Vovides A. et al. AV-1240, AV-1241, AV-1242, AV-1239* (XAL). **Municipio La Concordia:** *Carrillo-Reyes P. & Cabrera-Toledo D. 5158* (XAL). *Pérez M. A. 31* (XAL). **Municipio Tonalá:** *Calzada J. I. & Elizondo J. 8548* (XAL). *Guízar E. & Castañeda A. 3708* (XAL). *Pérez M. A. 730* (XAL), *900* (HEM). **Municipio Tuxtla Gutiérrez:** *Sabato et al. V-2303* (ENCB). **Municipio Villaflores:** *Pérez M. A. 36, 33, 35* (XAL), *780, 275* (MEXU, HEM). *Sabato S. et al. V-2303* (MEXU). *Vázquez M. V-2303* (XALU). *Vovides A. & Pérez M. AV-1262* (XAL). **Oaxaca: Municipio Magdalena Tequisquitlán:** *Walters T. et al. TW 2004-27 A, TW 2004-29 B* (SERO). **Municipio Nejapa de Madero:** *Avendaño S. & Vázquez A. 5175 a, 5175 x, 5175 b* (XAL). **Municipio San Carlos Yautepec:** *Castillo J. & Amezcua F. 828* (MEXU). *Espinosa A. 327, 300* (MEXU). *Espinosa A. & Rivera J. E. 327* (XAL). **Municipio San Jerónimo Taviche:** *Salas S. H. 5159* (SERO). **Municipio San Juan Lajarcía:** *Salas S. H. 2683* (SERO, MEXU). **Municipio San Lorenzo Albarradas:** *Martin G. J. GJM-M309* (MEXU). **Municipio San Miguel Tenango:** *Salas S. 808* (XAL, SERO). **Municipio San Pedro Huamelula:** *Sánchez A. 2482* (SERO, MEXU). **Municipio Santa María Ecatepec:** *Canek J. JCLC 766, JCLC 767* (MEXU). *Velasco K. 1242* (SERO, MEXU). **Municipio Santa María Petapa:** *Salas-Morales S. H. 1098* (XAL). **Municipio Santiago Lachiguiri:** *Campos A. 3615* (MEXU). *Torres E. & Salas S. AV-421* (XAL). *Velasco K. 1891* (SERO). *Walters T. et al. TW 2004-25 A* (SERO). **Municipio Santo Domingo Tehuantepec:** *Torres R. 13855* (MEXU). **Veracruz:**

Municipio Xalapa: *Luna V. E. 1585, 1586* (XAL). **Paratipos: Chiapas: Municipio Cintalapa:** *Vázquez M. et al. V-2302* (ENCB, XALU).

Es afín a *Dioon califanoi* distinguiéndose principalmente por tener el ápice de las catáfilas caudado, los folíolos aquillados recurvados y la megasporófila trulada. Se distribuye en Oaxaca y Chiapas. En Chiapas las hojas son utilizadas en festividades religiosas, lo cual afecta el crecimiento de las plantas. En zonas cálido-húmedas y en ocasiones templadas a semiáridas.
Dioon dohenyi y *Dioon edule* var. *merolae* son en realidad nombres no válidos; al no existir publicaciones, ni ejemplares tipo que los respalden.



Mapa 9. Distribución de *Dioon merolae*.

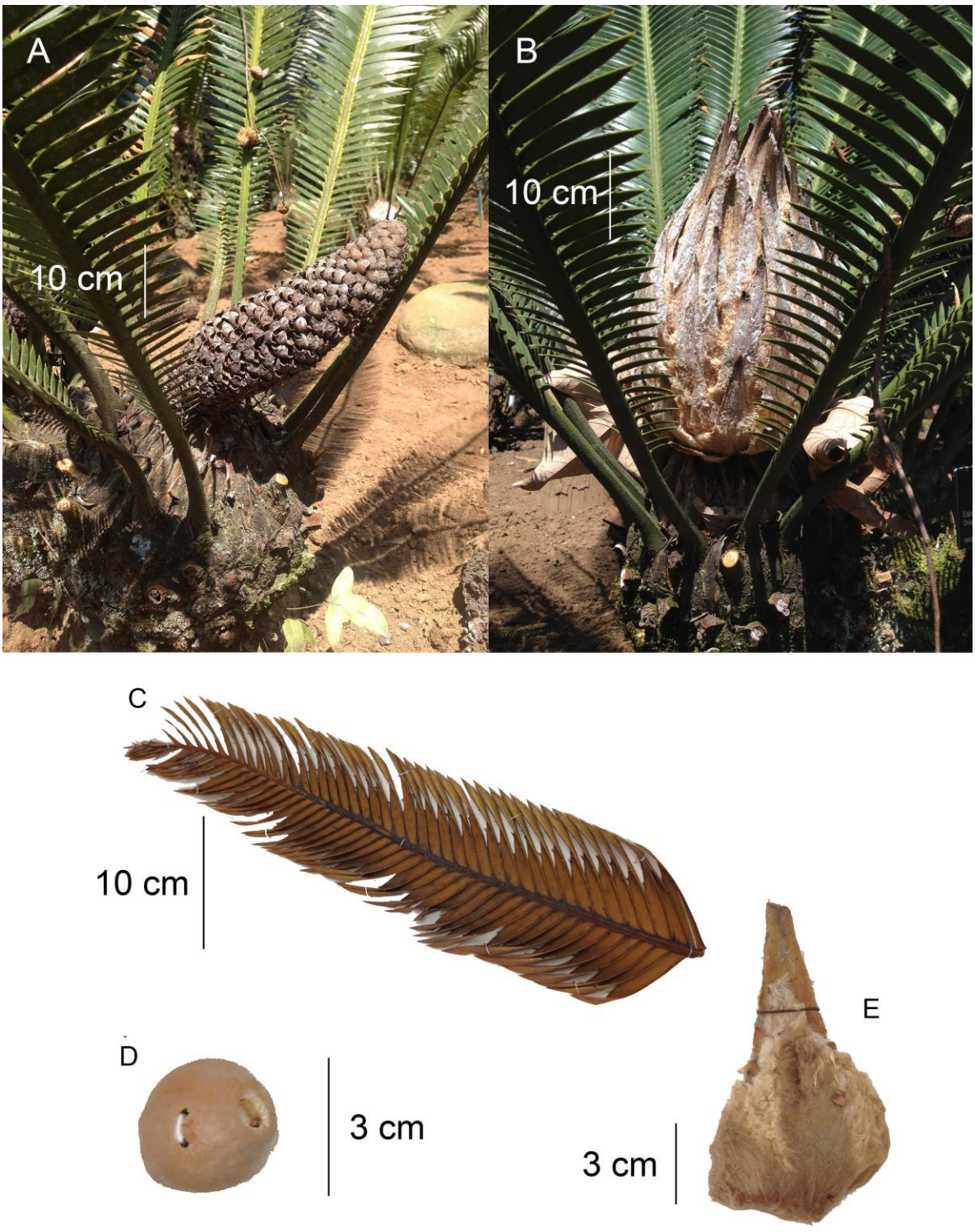


Figura 8. ***Dioon merolae***. A) Estróbilo masculino. B) Estróbilo femenino. C) Mitad distal de la hoja. D) Semilla. E) Megasporófila superficie externa. Fotografías a partir de: ***T. Walters, T. Gregory, J. Chemnick & Salas Morales TW 2004-27 A*** (SERO) (E); ***E. Palacios E. 286*** (MEXU) (D); ***Miguel A. Pérez Farrera 70*** (MEXU) (C); y ejemplares vivos de la colección nacional de cícadas INECOL (A y B).

DIOON PLANIFOLIUM Salas-Mor., Chemnick, & T.J. Greg., Cact. Succ. J. 88 (1): 35. 2016

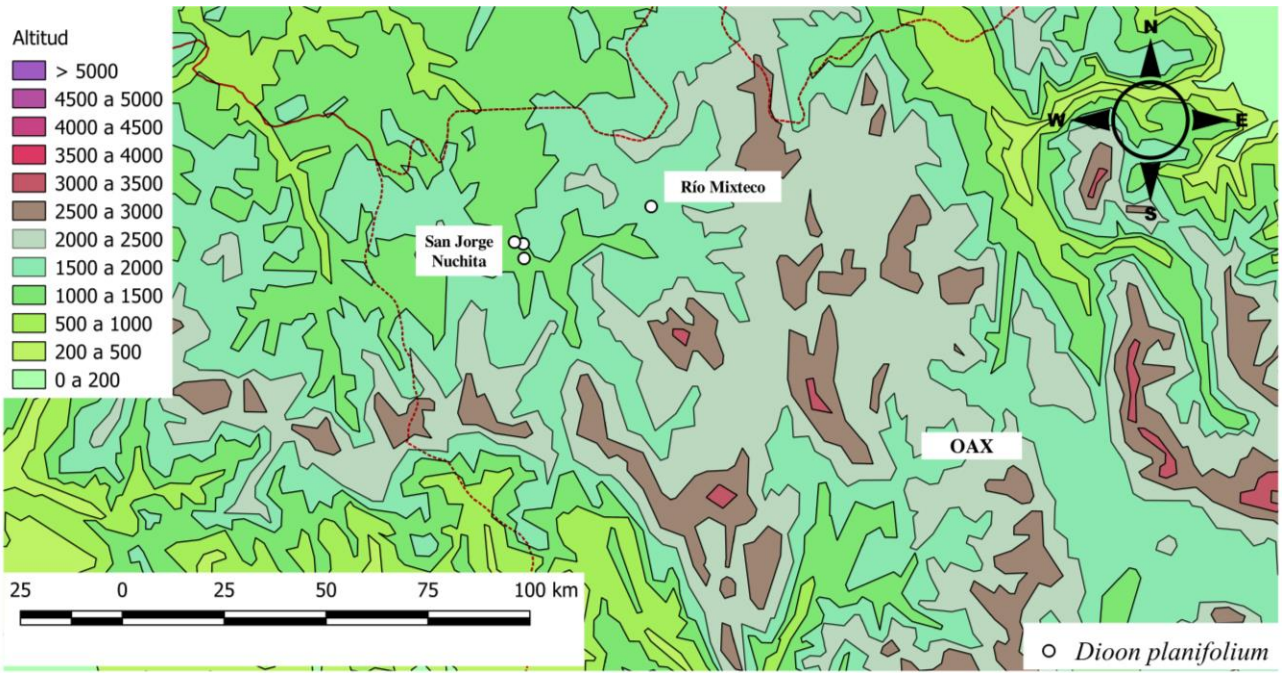
Holotipo: México, Oaxaca*. Salas-Morales S. 4344 SS* MEXU!

Plantas 1 a 4 m de alto. **Tallo** 20 a 25 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-acuminadas, lanosas. **Hojas** 25 a 40 por corona, 90 a 220 cm de largo, 13 a 24.2 cm de ancho, glabrescentes, tricomas de color pardo-blanquecino. **Folíolos** 91 a 144 pares, linear-lanceolados, acuminados, planos, no imbricados, subopuestos algunas veces opuestos, margen entero, algunas veces con 1 a 2 dientes en el margen apical, nervios 10 a 12, los apicales 2 a 5 cm de largo, los intermedios 6 a 9.5 cm de largo, los basales 1 a 6.5 cm de largo, todos 0.4 a 0.6 cm de ancho, 0.3 a 0.8 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, glabros; **raquis** rectos, semiteretes a subteretes, glabros a ligeramente pubescentes a lo largo y en la inserción de los folíolos; **pecíolos** semiteretes a subteretes, 8 a 19 cm de largo, 0.8 cm de ancho, glabros, volviéndose lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 30 a 39 cm de largo, 8 a 11.5 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente ser sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosos, mucronadas en la parte distal, 2.7 a 4 cm de largo. **Estróbilos femeninos** ovoides, 38.7 a 51 cm de largo, 19 a 20.5 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas deltoide-acuminadas, planas, 10.5 a 12.2 cm de largo, 2.6 a 3.1 cm de ancho de la base, superficie externa lanosa, la interna glabra. **Semillas** ovoides a subglobosas, 3.3 a 4.3 cm de largo, 2.6 a 3.1 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 1400 a 1650 m.
Tipo de vegetación: matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio, bosque pino-encino.
Distribución: Oaxaca.
Uso: ornamental.

Ejemplares examinados: México: Oaxaca: Municipio San Jorge Nuchita: *Avendaño S. & Vázquez A. 5171 a* (MEXU). *Salas S. H. 7529* (SEBO)*, 2687* (SERO, FCME).

Se distingue de todas las especies principalmente por presentar los folíolos planos, no imbricados, el ápice de las catáfilas es acuminado y las megasporófilas son deltoide acuminadas. Esta especie es semejante a D*. holmgrenii* y se distingue de esta principalmente por los folíolos planos, así como por presentar el margen entero a raras veces 1 a 2 dientes. En zonas cálido-húmedas, semiáridas y templadas.



Mapa 10. Distribución de *Dioon planifolium.*

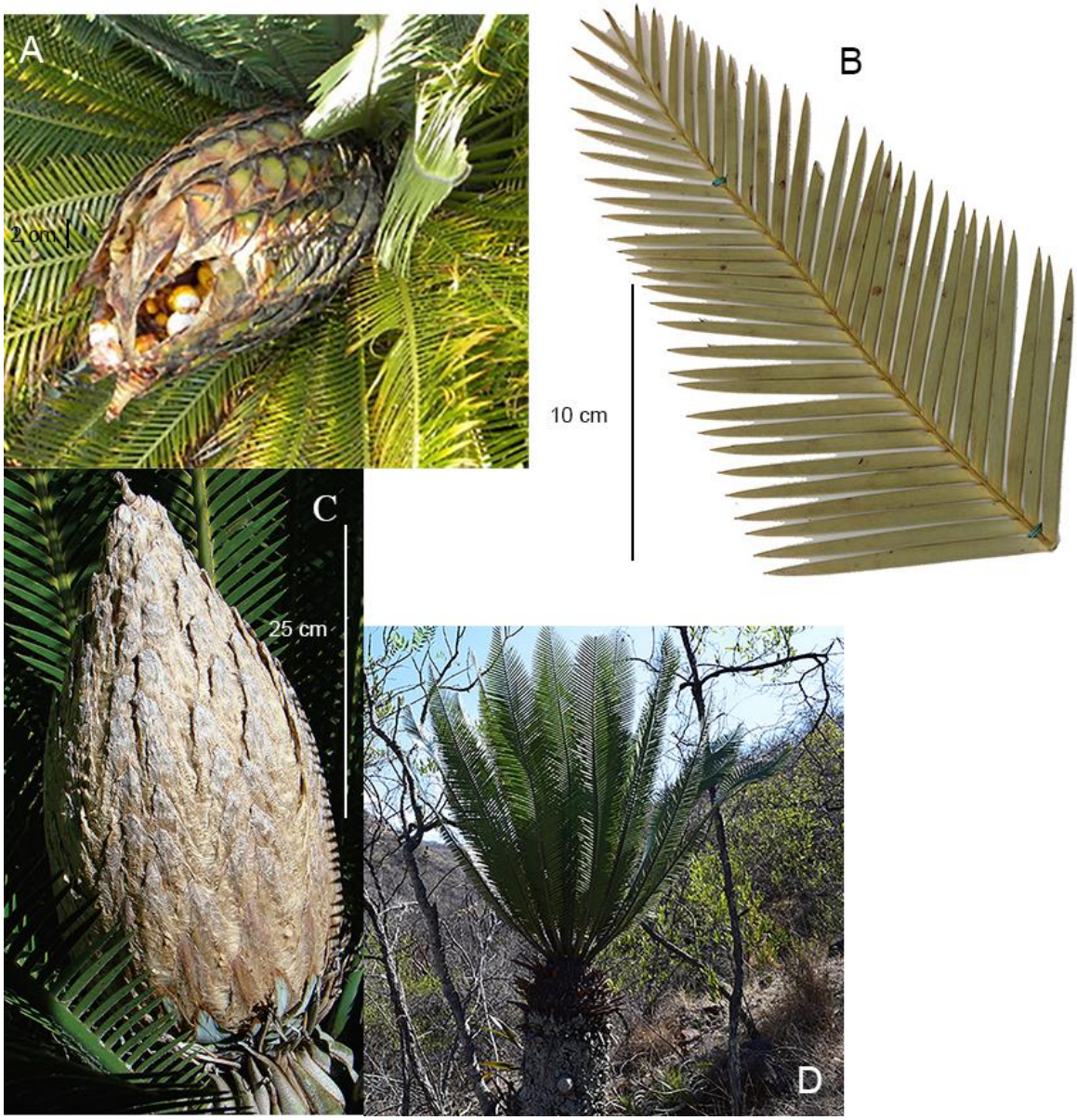


Figura 9. ***Dioon planifolium***. A) Semilla. B) Mitad distal de la hoja. C) Estróbilo femenino. D) Planta. Fotografías a partir de: ***Silvia H. Salas M. 7529*** (SERO) (B); y fotos de The World List of Cycads (A, C y D).

DIOON PURPUSII Rose, Contr. U. S. Natl. Herb. 12: 260. 1909.

Holotipo: México, Oaxaca, Cañón Tomellín *MacDougal D. T. & Rose J. N*. 11352 US, US00011990!; **isotipo:** F!

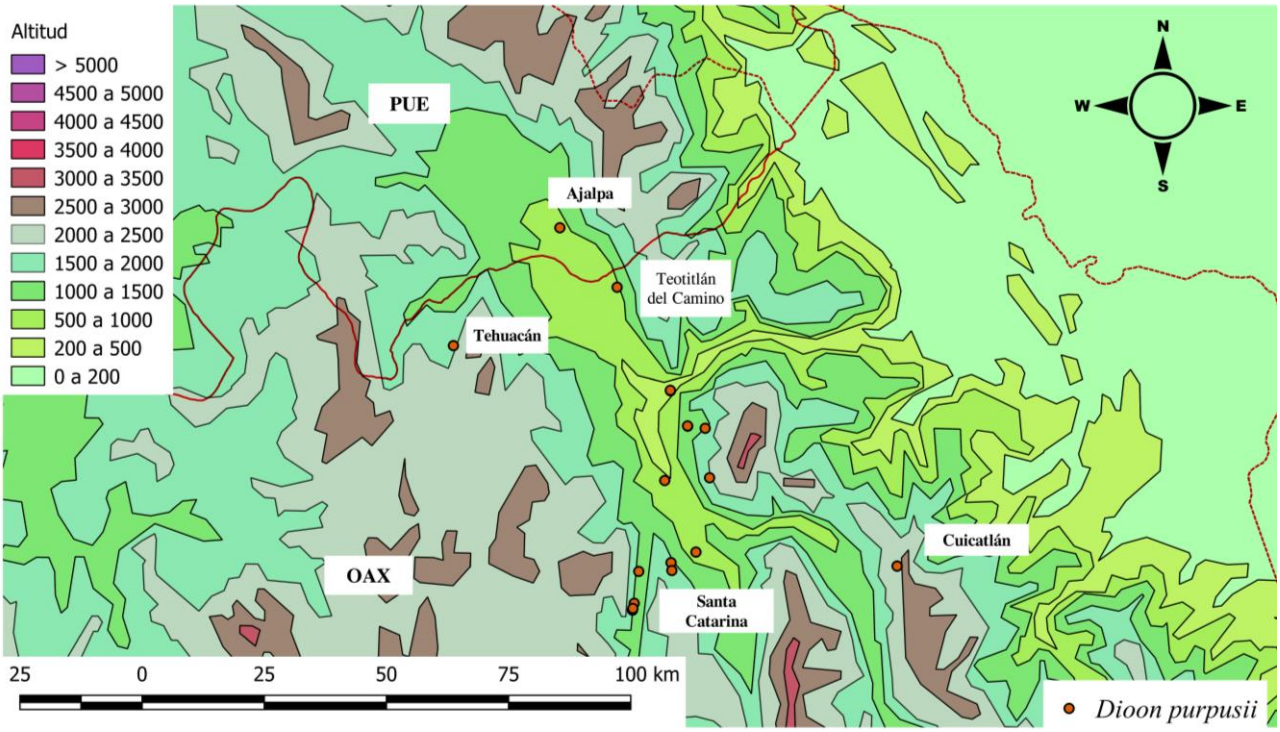
Plantas 1.5 a 2 m de alto. **Tallo** 25 a 40 cm de ancho, corto. **Catáfilas** triangular-agudas, lanosas, 6 a 12 cm de largo, 1.5 a 5 cm de ancho de la base. **Hojas** 8 a 25 por corona, 80 a 160 cm de largo, 16 cm de ancho, glabrescentes, tricomas de color pardo. **Folíolos** 75 a 130 pares, linear-lanceolados, acuminados, ascendentes, ligeramente imbricados, cubre un tercio del ancho del otro folíolo, subopuestos, rara vez opuestos, margen entero o con 2 a 3 dientes, rara vez 1, nervios 10, los apicales 1.8 a 6.4 cm de largo, los intermedios 5.1 a 15.5 cm de largo, los basales 1.4 a 4 cm de largo, todos 0.3 a 1.1 cm de ancho, 0.3 a 1 cm de espacio interfoliolar, con pinnacantos, glabros; **raquis** rectos o ligeramente torcidos en el ápice, semiteretes, glabros a tomentosos en la inserción de los folíolos; **pecíolos** teretes, 10.5 a 31 cm de largo, 0.5 a 2.1 cm de ancho, tomentosos a lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 20 a 36 cm de largo, 7 a 13 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles, 2 a 5 cm de largo; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 2.7 a 2.8 cm de largo, 1.4 a 2 cm de ancho de la base, soros con 4 a 6 esporangios. **Estróbilos femeninos** ovoides, 44 a 52.5 cm de largo, 20 a 25 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas deltoide-acuminadas, planas, 10 a 18.5 cm de largo, 5 a 9.5 cm de ancho de la base, lanosas en la superficie externa, la interior glabra, en ocasiones el ápice glabro. **Semillas** subglobosas, 3 a 4 cm de largo, 3 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 900 a 1750 m.
Tipo de vegetación: matorral xerófilo, bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio.
Distribución: Oaxaca y Puebla.
Usos: ornamental.
Nombre común: palma real.

Ejemplares examinados: **México: Oaxaca: Municipio Concepción Pápalo:** *Avendaño S. & Vázquez A. 5163, 5166, 5167, 5168* (XAL)*, 5165* (XAL, MEXU). *Ayala M. 2553* (MEXU). *Salas S. H. 2682* (SERO, MEXU). **Municipio San Jerónimo Coatlán:** *Campos A. 3546* (MEXU). **Municipio San Juan Bautista Cuicatlán:** *Dávila P. & Ruíz P. F-888, F-865* (MEXU). *García R. 865* (OAX). *Juárez G. 453* (MEXU). *Rees J. 1688* (XAL). *Salas S. 1132* (XAL). *2688* (OAX, SERO, MEXU). **Municipio San Pedro Jaltepetongo:** *Medina R. 1072* (MEXU). *Torres E. 784, 1154* (XAL)*, 133* (SERO). **Municipio Santiago Chazumba:** *5/02/1999* (UAMIZ). **Municipio Santiago Nacaltepec:** *C. C. y V. S. s.n.* (MEXU). *Cruz-Espinosa C. A. 1655* (MEXU). *Juárez G. 666* (MEXU). *Mendoza-Martínez E. s.n.* (OAX), *50* (XAL). *Sabato S. et al. 2310* (MEXU). *Salinas A. 7342* (MEXU). *Vázquez M. et al. V-2310* (ENCB, MEXU), *V- 23106* (MEXU). **Municipio Santo Domingo Tonaltepec:** *Hernández & Estrada 117* (UAMIZ). **Municipio Teotitlán de Flores Magón:** *Brigada T. Walters (6-1), (6-2)* (XAL). *Rzedowski 35670* (ENCB). **Municipio Villa de Tututepec de Melchor Ocampo:** *Purpus C. A. 2705* (XAL). **Puebla: Municipio Ajalpan:** *Robert M. F. & Díaz J. M. s.n.* (ENCB).

Se asemeja a *D. argenteum* por presentar los folíolos ascendentes, levemente imbricados, las catáfilas agudas y las megasporofilas deltoide-acuminadas; sin embargo, se distingue de esta por presentar pinnacantos, tomento de color pardo, el margen de los folíolos con 2 a 3 dientes y los folíolos son más alargados que con respecto a los de *D. argenteum*. Presente en zonas cálido-húmedas, semiáridas a áridas.

Dioon edule var. *purpusii* es un nombre inválido, ya que no existe la publicación, tampoco existe un ejemplar tipo.



Mapa 11. Distribución de *Dioon purpusii*.

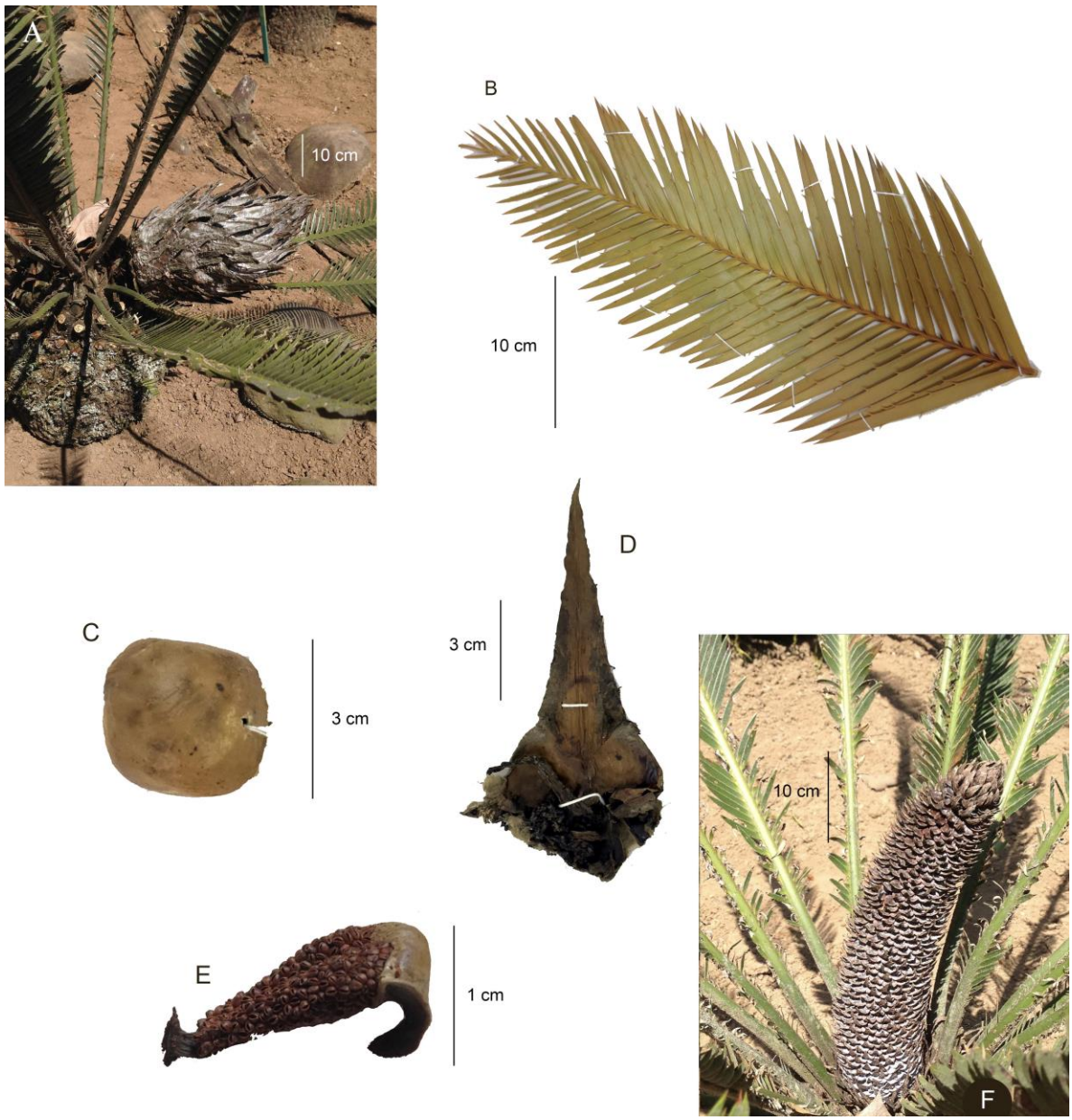


Figura 10. ***Dioon purpusii***. A) Estróbilo femenino in situ. B) Tercio distal de la hoja. C) Semilla. D) Megasporófila superficie interna. E) Microsporófila. F) Estróbilo masculino. Fotografías a partir de: ***M. Ayala 2553*** (MEXU) (B); ***J. Rees 1688*** (XAL) (D); ***Enrique Guízar y Arturo Castañeda 3708*** (XAL) (C); ***Mario Vázquez T. et al. V-2310*** (ENCB) (E); y ejemplares vivos de la colección nacional de cícadas INECOL (A y B).

DIOON RZEDOWSKII De Luca, A. Moretti, Sabato & Vázq. Torres, Brittonia 32(2): 225. 1980.

Holotipo: México, Oaxaca, Teotitlán de Flores Magón. *Vázquez Torres 2300* XALU, XALU0008087!; **isotipos:** ENCB!, NY!, K!, FI!, MEXU!

Plantas 5 a 7 m de alto. **Tallo** 25 a 40 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-largamente acuminadas, densamente lanosas, 10 a 18 cm de largo, 2 a 5 cm de ancho en la base. **Hojas** 10 a 20 por corona, 160 a 200 cm de largo, glabrescentes, tricomas de color pardo-blanquecino. **Folíolos** 60 a 80 pares, falcados, agudos, convexos, no imbricados, raras veces levemente imbricada, menos de un tercio del ancho del otro folíolo, opuestos, algunas veces subopuestos, margen entero, aunque en estado juvenil espinosos de 1 a 16 espinas a lo largo de todo el margen, nervios 12, los apicales 4.7 a 11 cm de largo, los intermedias 13.2 a 19.1 cm largo, los basales 2.5 a 6 cm de largo, todos 0.5 a 2.4 cm de ancho, 0.3 a 1.8 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, tomentosos a glabros; **raquis** rectos a semicurvados en el ápice, semiteretes, tomentosos en la inserción de los folíolos; **pecíolos** semiteretes, 20 a 13 cm de largo, 2.8 a 3.1 cm de grueso, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 30 a 35 cm de largo, 8 a 12.5 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles, 4.5 a 5 cm de largo; microsporófilas cuneiformes, levemente lanosas a tomentosas, mucronadas en la parte distal, 3 a 5 cm de largo, 1.5 a 1.7 cm de ancho de la base, soros con 3 a 5 esporangios. **Estróbilos femeninos** ovoides a cilíndricos, 60 a 75 cm de largo, 20 a 25 cm de ancho, largamente pedunculados; megasporófilas linear-truladas, planas, 11 a 15 cm de largo, 1.7 a 3 cm de ancho de la base, lanosas en la superficie externa, la interna glabra. **Semillas** ovoides a cilíndricas, 5 a 6 cm de largo, 3 cm de ancho, sarcotesta color amarillo.

Altitud: 400 a 1300 m.

Tipo de vegetación: Bosque tropical perennifolio.

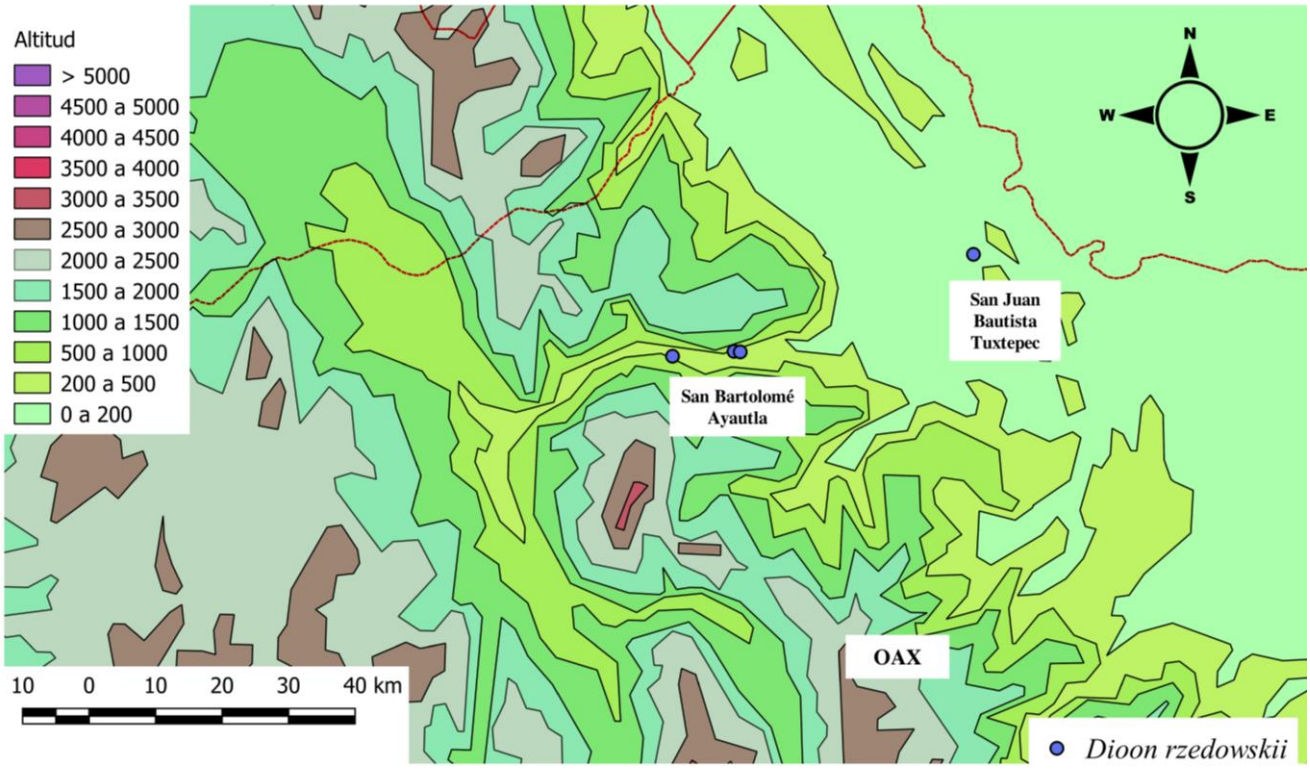
Distribución: Oaxaca. Los ejemplares de Veracruz corresponden a individuos cultivados.

Usos: ornamental.

Nombre común: Tush-kju.

Ejemplares examinados: **México: Oaxaca: Municipio San Bartolomé Ayautla:** *Walters T. et al. (28) FGT* (XAL). *Salas S. H. 5336, 7527* (SERO). **Veracruz: Municipio Xalapa:** *Luna V. E. 1589, 1590* (XAL).

Es semejante a *Dioon spinulosum*, distinguiéndose por los folíolos que no se reducen a pinnacantos, por lo que presentan un pecíolo notable, sus folíolos tienen espinas en plantas jóvenes, pero en la madurez las pierden, mientras que *D. spinulosum* presenta pinnacantos, además de presentar siempre una gran cantidad de espinas. Presente en terrenos muy húmedos.



Mapa 12. Distribución de *Dioon rzedowskii*.

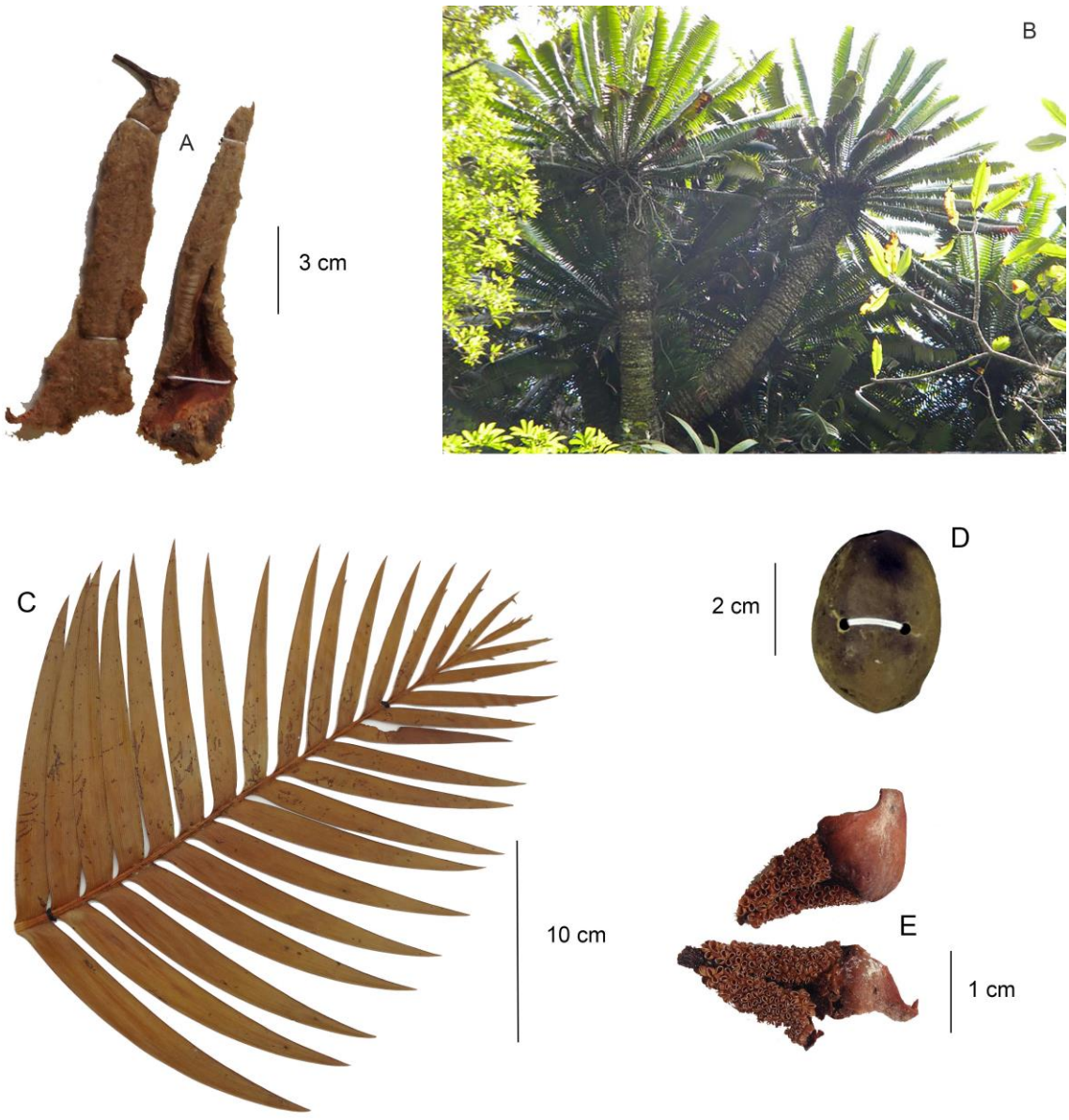


Figura 11. ***Dioon rzedowskii***. A) Megasporófilas superficie externa e interna. B) Planta. C) Tercio distal de la hoja. D) Semilla. E) Microsporófila. Fotografías a partir de: ***Silvia H. Salas M.* 5336** (SERO) (C); ***T. Walters et al. (28) FGT*** (XAL) (D); ***Mario Vázquez T. et al. V-2300*** (ENCB) (A y E); y fotos de The World List of Cycads (B).

DIOON SONORENSE (De Luca, Sabato & Vázq. Torres) Chemnick, T. J. Greg. & Salas-Mor., Phytologia 83(1): 3. 1997[1998].

Holotipo: México: Sonora, Álamos. *Vázquez-Torres 2308* XALU, XALU00088093!

Basónimo: *Dioon tomasellii* var. *sonorense* De luca, Sabato & Vázq. Torres Brittonia 36: 226-227. 1984. ***Dioon edule* var. *sonorense*** (De Luca, Sabato & Vázq. Torres) R. Mc Vaugh & Pérez de la Rosa R. Mc Vaugh, Fl. Novo- Galiciana 17: 112. 1992.

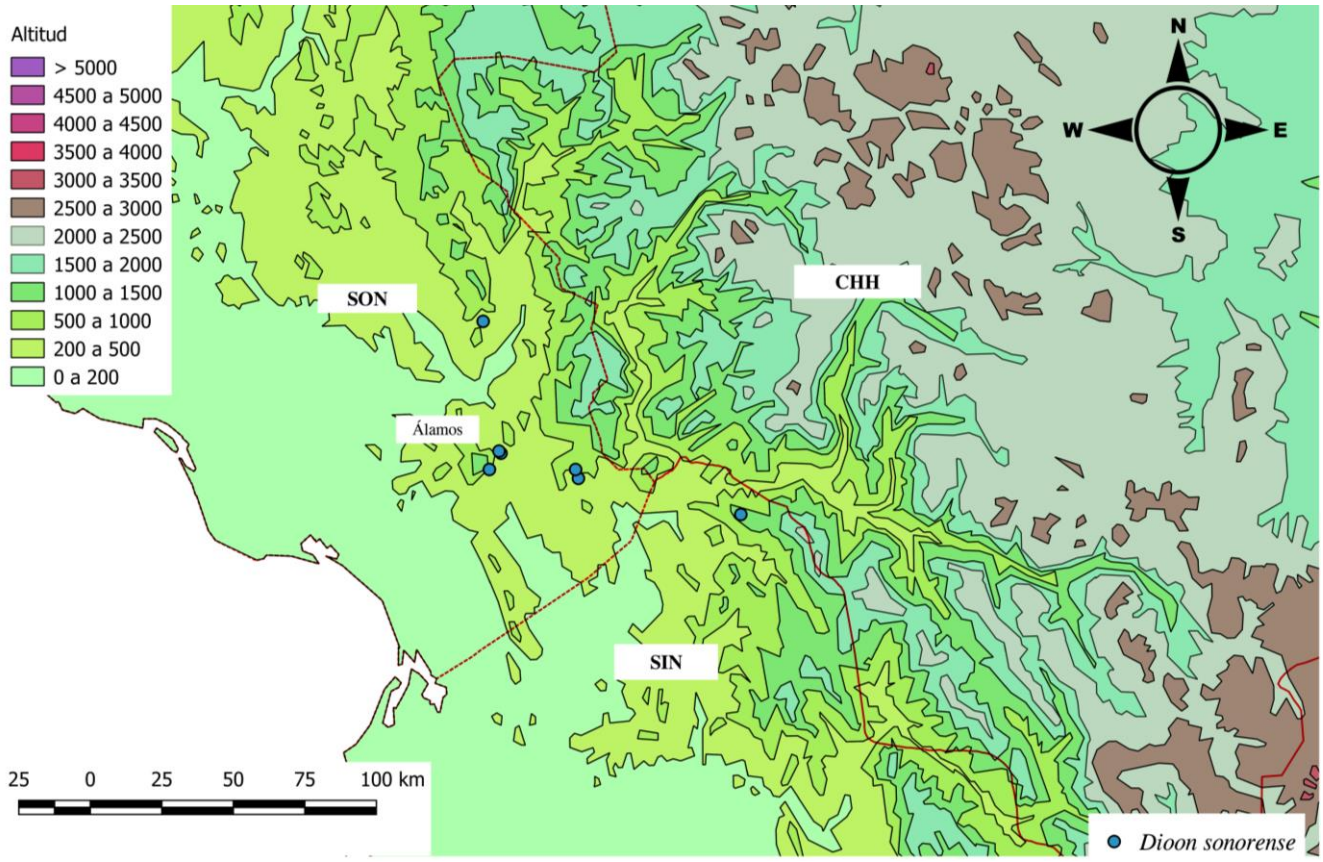
Plantas 0.3 a 0.6 m de alto. **Tallo** 22 a 25 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-aristadas, lanosas, 8 a 16 cm de largo, 3 cm de ancho de la base. **Hojas** 8 a 20 por corona, 80 a 120 cm de largo, 20 a 25 cm de ancho, tomentosas, en ocasiones glabrescentes, tricomas de color pardo claro. **Folíolos** 70 a 90 pares, falcados, acuminados, reclinados a descendentes, no imbricados, subopuestos, margen entero a veces 1 a 3 espinas, nervios 8 a 14, los apicales 2 a 6.8 cm de largo, los intermedios 7.6 a 14.6 cm de largo, los basales 1 a 5.5 cm de largo, todos 0.35 a 0.6 cm de ancho, 0.2 a 0.9 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, tomentosos; **raquis** rectos a torcidos en el ápice, semiteretes, tomentosos; **pecíolo** semiterete a terete, 8 a 16.5 cm de largo, 0.3 a 0.9 cm de ancho, lanoso en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 25 a 26.5 cm de largo, 7 a 8 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles. **Estróbilos femeninos** cilíndricos, 21 cm de largo, 15 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas oblongo-truladas, planas, 3.6 a 8.5 cm de largo, 2.4 a 4 cm de ancho de la base, lanosas en la superficie externa, la interna glabra, en ocasiones ambos lados lanosos. **Semillas** globosas, 2 a 2.1 cm de largo, 2 a 2.1 cm de ancho, sarcotesta amarilla a amarillo-anaranjada.

Altitud: 1000 a 1800 m.
Tipo de vegetación: matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y bosque tropical caducifolio.
Distribución: Sinaloa y Sonora. Los individuos recolectados en Chihuahua son ejemplares cultivados.
Usos: ornamental, el tallo se utiliza para producción de alcohol y tratamiento de picaduras de insectos y mordedura de víboras.
Nombre común: palma de la virgen, peine, peyote.

Ejemplares examinados: México: Chihuahua: Municipio Cuauhtémoc: *Bye R. 19387* (MEXU). **Sinaloa: Municipio Choix:** *Walters T. et al. TW 2004-08 A* (MEXU). **Sonora: Municipio Álamos:** *Foster R. s.n.* (MEXU). *Gentry H. S. 2955* (MEXU). *31408* (MEXU). *Vovides A. et al. 1392, 1480, 1389* (MEXU). *Walters T. et al. TW 2004-06 A* (MEXU, SERO, XAL).

Se asemeja a *D. vovidesii* por presentar los foliolos reclinados a descendentes; sin embargo, se distingue por presentar folíolos falcados, más alargados y delgados, las catáfilas aristadas y las megasporófilas oblongo-truladas. Se distribuye en zonas semiáridas. Al ser utilizada para la extracción de alcohol, se ven afectadas por completo las poblaciones de la especie, haciendo que se encuentre en peligro de extinción.

Dioon edule var. *gentryi* es considerado un nombre no valido, al carecer de publicación.



Mapa 13. Distribución de *Dioon sonorense*.

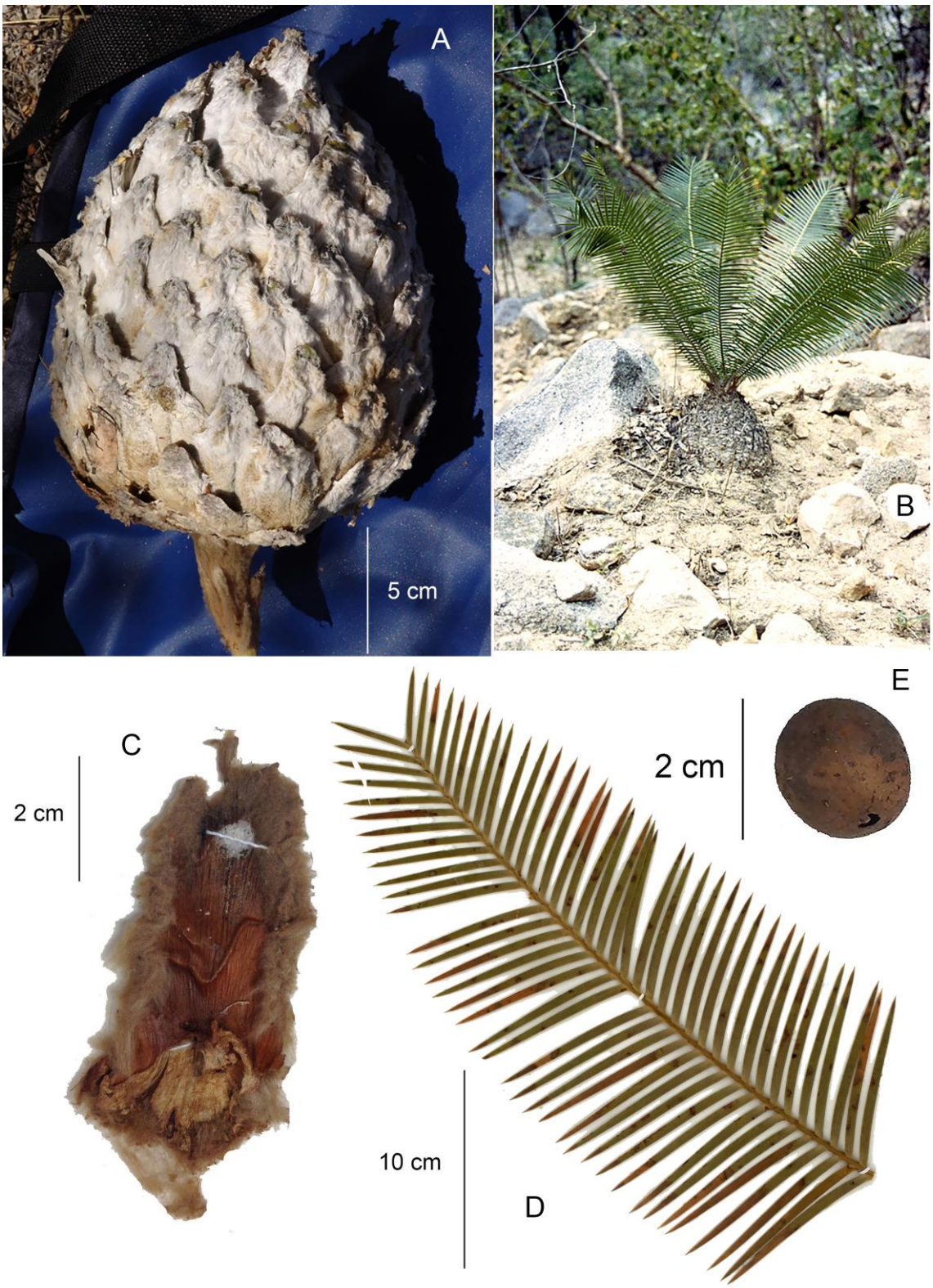


Figura 12. ***Dioon sonorense***. A) Estróbilo femenino. B) Planta in situ. C) Megasporófila superficie interna C) Tercio distal de la hoja. E) Semilla. Fotografías a partir de: ***T. Walters, T. Gregory, J. Chemnick & Salas Morales TW 2004-06 A*** (XAL) (D), ***TW 2004-08 A*** (MEXU) (E); ***Howart Scott Gentry 2955*** (MEXU) (C); y fotos tomadas de The World List of Cycads (A y B).

DIOON SPINULOSUM Dyer ex Eichler., Gart.-Zeitung (Berlin) 2 (Sig. 27): 411. 1883

Holotipo: México, Yucatán, Progreso. *Hoge C. J. s.n.* K, K001092667!

Homónimo: ***Dioon spinulosum*** Dyer Biol. Cent.-Amer., Bot. 3(16): 191–192, t. 82. 1884.

Plantas (3)5 a 16(18) m de alto. **Tallos** 18 a 25 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-acuminadas, densamente lanosas, 13 a 18 cm de largo. **Hojas** 8 a 40 por corona, 100 a 250 cm de largo, 20 a 40 cm de ancho, glabrescentes, tricomas de color pardo-blanquecino. **Folíolos** 60 a 130 pares, falcados, acuminados, convexos, no imbricados, algunas veces levemente imbricado, cubre menos de un tercio del ancho del otro folíolo, subopuestos, margen espinoso con 8 a 12 espinas, raras veces de 6 a 15, venas 12 a 30, los apicales 3.5 a 9 cm de largo, los intermedias 7.4 a 19 cm de largo, los basales 0.1 a 7 cm de largo, todos (0.8) 1.3 a 1.8 cm de ancho, 0.2 a 2 cm de espacio interfoliolar, con pinnacantos, glabros; **raquis** rectos a semicurvados en el ápice, teretes, glabros; **pecíolos** semiteretes, brevemente peciolados en plantas adultas, en plantas jóvenes largamente peciolados, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos a ovoides, 21 a 50 de largo, 1 a 1.5 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 1.4 a 2.5 cm de largo, soros con 3 a 6 esporangios. **Estróbilos femeninos** cilíndricos a ovoides, 35 a 50 cm de largo, 20 a 27 cm de ancho, largamente pedunculados; megasporófilas deltoides, planas, 6.5 a 8 cm de largo, 3.2 a 5 cm de ancho de la base, lanosos en la superficie externa, la interna glabra. **Semillas** ovoides a elipsoides, 3.4 a 4.8 cm de largo, 2.4 a 3.1 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 50 a 600 m.

Tipo de vegetación: bosque tropical perennifolio.

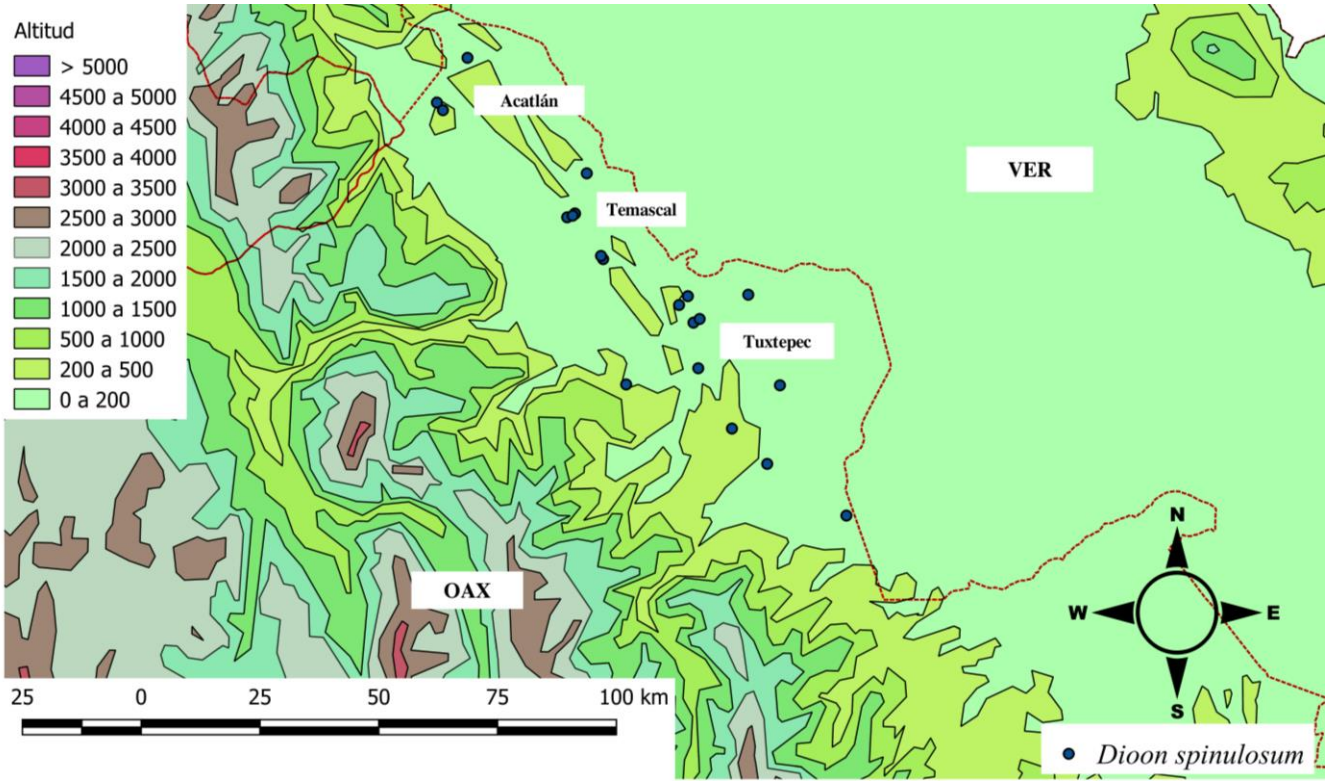
Distribución: Oaxaca y Veracruz.

Usos: ornamental.

Nombre común: palma chicalita.

Ejemplares examinados: **México: CDMX:** *Abrego E. & González H. 1* (UAMIZ). **Oaxaca: Municipio Acatlán de Pérez Figueroa:** *Guízar E. & Echeverría J. C. 5724* (MEXU, UAMIZ). *Salas S. H. 6348* (SERO). **Municipio San José Chiltepec:** *López A. R. et al. 456* (UAMIZ). **Municipio San Juan Bautista Tuxtepec:** *Alcocer J. M. & Morales C. s.n.* (ENCB, MEXU). *Febrero 1962* (FCME). *Madrigal X. 1458* (ENCB, MEXU). *Martínez M. A. 11* (ENCB). *Miranda F. 4227* (MEXU). *Sousa M. s.n.* (FCME). *Vovides A. P. 547* (MEXU). *Vovides A. P. & Pattison G. 718, 547* (ENCB). **Municipio San Juan Bautista Valle Nacional:** *Ibarra G. 3881* (MEXU). **Municipio San Soyaltepec:** *Cortes L. 379, 118* (MEXU). *Juárez G. 858* (MEXU). *Salas S. H. 7526* (SERO). *Sousa M. 1783, 268* (MEXU). **Municipio Santa María Jacatepec:** *Carrillo C. 176* (MEXU). *Torres R. 11066, 6107* (MEXU). **Municipio Santiago Jocotepec:** *Castillo-Campos G. et al. 20791* (MEXU). **Veracruz: Municipio Tezonapa:** *Rees J. 1648* (MEXU).

Es semejante a *D. rzedowskii,* sin embargo, se caracteriza por tener (6)8-12(15) de espinas en el margen de los folíolos, y las semillas son por lo general ovoides a elipsoides. Dentro del género es la especie de mayores dimensiones, pudiendo llegar a medir hasta 18 metros de alto, en ejemplares muy viejos. Se encuentran en zonas muy húmedas.



Mapa 14. Distribución de *Dioon spinulosum*.

Figura 13. ***Dioon spinulosum***. A) Planta viva en invernadero. B) Catáfilas. C) Vernación de la hoja. D) Microsporófila. E) Estróbilo masculino. F) Folíolos. G) Semillas. H) Megasporófila superficie externa e interna. I) Ápice de la hoja. J) Estróbilo femenino. Fotografías a partir de: ***Enrique Guízar Nolazco y Juan Carlos Echeverría 5724*** (XAL) (H); ***Miguel Angel Martínez A. 11*** (ENCB) (G y D); ejemplares vivos de la colección nacional de cícadas INECOL (E) e invernadero Faustino Miranda UNAM (A, B, C, F, I y J).

Holotipo: México, Guerrero. *Nicolalde-Morejón F. et al. 1551* XAL, XAL0000505!; **isotipo:** MEXU!

Plantas 1.2 m de alto. **Tallo** 26 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-acuminadas, lanosas, 6 a 7 cm de largo, 1.5 a 3 cm de ancho de la base. **Hojas** 2 a 25 por corona, 69 a 111 cm de longitud, 21 a 23 cm de ancho, tomentosas en el envés, tricomas de color pardo dorado. **Folíolos** 50 a 100 pares, linear-lanceolados, a veces subfalcados, acuminados, planoconvexos, no imbricados, en ocasiones ligeramente imbricados, cubre menos de un tercio del ancho del otro folíolo en la parte distal de la hoja, opuestos a subopuestos, margen entero a veces 1 a 4 espinas en el ápice del folíolo, venas 11 a 20, los apicales 1.1 a 4.5 cm de largo, los intermedios 4.3 a 14.5 cm de largo, los basales 1.3 a 5.8 cm de largo, todos 0.5 a 1 cm de ancho, 0.2 a 0.5 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, tomentosos; **raquis** rectos a torcidos en el ápice, semiteretes, tomentosos en la inserción del folíolo; **pecíolos** semiteretes, 8 a 19.5 cm de largo, 0.4 a 1 cm de ancho, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 16 a 25 cm de largo, 7.2 a 75 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, tomentosas, mucronadas en la parte distal, 1.6 a 2.2 cm de largo, soros con 4 a 5 esporangios. **Estróbilos femeninos** ovoides, 30 a 35 cm de largo, 10 a 15 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas deltoides, planas a curvadas en el ápice, 7.5 a 9.5 cm de largo, 3.5 a 4.5 cm de ancho de la base, lanosas en la superficie exterior, ocasionalmente el ápice glabro, la interior glabra. **Semillas** globosas a ovoides, 2.2 a 3.5 cm de largo, 2 a 3 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 400 a 1550 m.

Tipo de vegetación: bosque de *Quercus* y bosque tropical caducifolio.

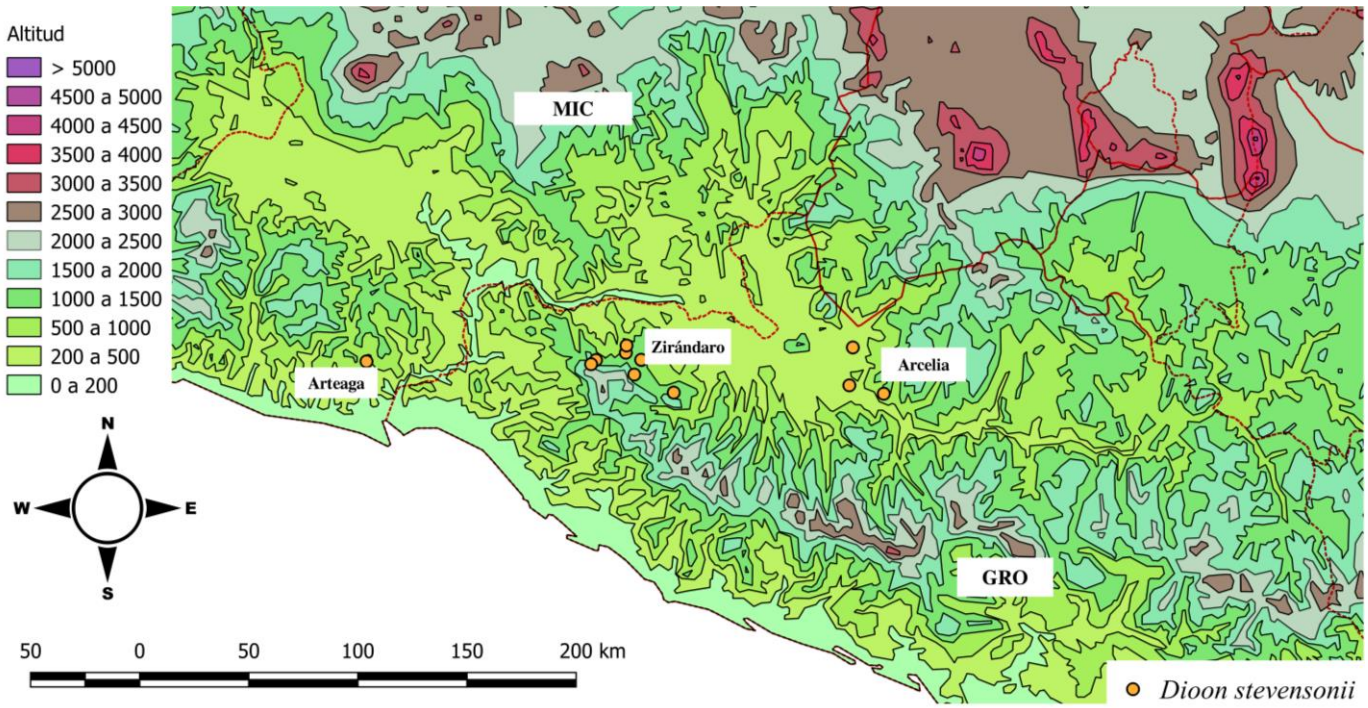
Distribución: Guerrero y Michoacán.

Usos: ornamental.

Nombre común: palma, palmita.

Ejemplares examinados: **México: Guerrero: Municipio Arcelia:** *S. Sabato et al. 2335* (MEXU). *M. Vázquez V-2305* (XALU), V-2325 (XALU). *T. Walters et al. TW2004-18B* (SERO). **Municipio Coyuca de Catalán:** *A.P. Vovides, et al. 1414* (MEXU). **Municipio Zirándaro**: *J. Calónico 12162* (FCME, MEXU), *15242* (FCME, MEXU), *15241* (FCME, MEXU). *J.L. Contreras* 2359 (FCME), *2398* (FCME), *2399* (FCME), *2397* (FCME), *2400* (FCME). *E. Martínez 1393* (MEXU). *T. Walters et al. TW2004-18A* (MEXU). *A.P. Vovides, et al. 1398* (XAL), *1399* (XAL), *1400* (XAL), *1401* (XAL), *1404* (XAL), *1405* (XAL), *1406* (XAL), *1407* (XAL). **Michoacán: Municipio Arteaga:** *Walters T. et al. TW 2004-15 A* (MEXU). **Paratipos:** *F. Nicolalde-Morejón, et al. 1554* (CIB).

La principal diferencia entre *D. stevensonii* y *D. tomasellii* es que el primero presenta el ápice de las megasporófilas plano, mientras que el resto es recurvado, los folíolos suelen ser linear-lanceolados y muy raras veces subfalcados, en cambio en el segundo caso toda la megasporófila es plana y los folíolos son falcados. *D. stevensonii* es una especie endémica del estado de Guerrero y los límites de Michoacán con Guerrero. Se encuentra en peligro crítico (CR), debido principalmente al saqueo de plantas para su venta como planta de ornato; y también por la pérdida de hábitat. En zonas templadas a cálido-húmedas.



Mapa 15. Distribución de *Dioon stevensonii*.

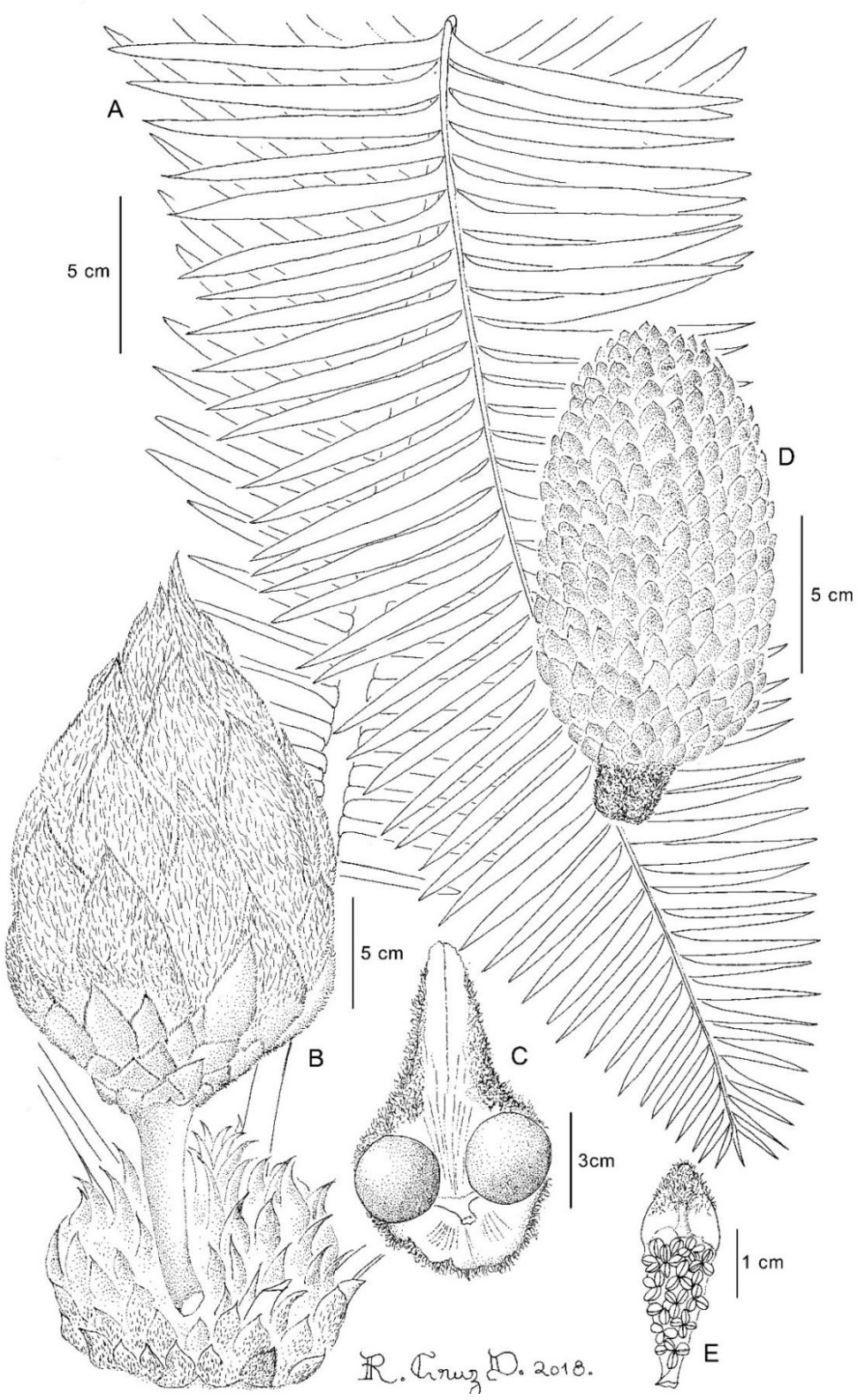


Figura 14. ***Dioon stevensonii***. A) Ápice de tallo con hoja. B) Estróbilo femenino. C) Megasporófila y semillas. D) Estróbilo masculino. E) Microsporófila. Ilustrado por Ramiro Cruz, basado en ***Contreras 2311*** (FCME).

DIOON TOMASELLII De Luca, Sabato & Vázq. Torres, Brittonia 36(3): 225. 1984.

Holotipo: México, Nayarit, Miravalles. *Vázquez-Torres 2307* NAP; i**sotipos:** ENCB!, MEXU!

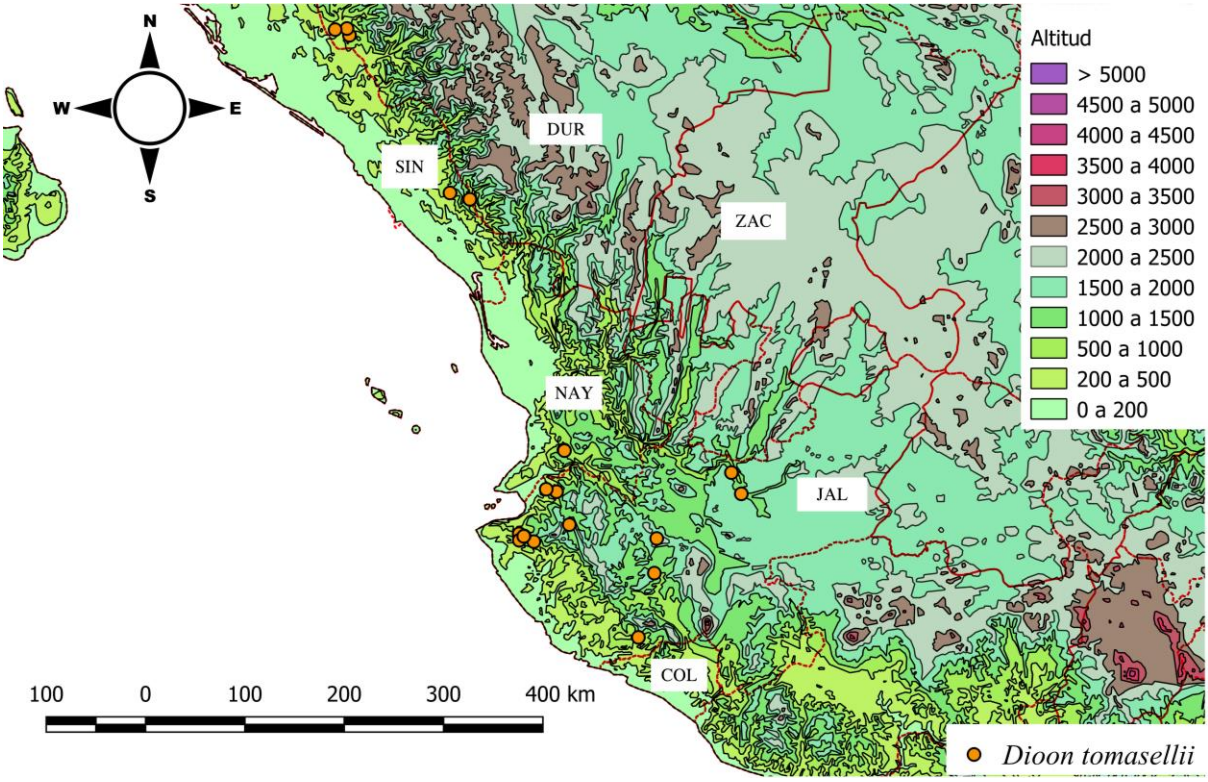
Dioon tomasellii* var. *tomasellii De Luca, Sabato & Vázquez Torres Brittonia, 36(3): 225-227. 1984. (Tipo: México, Nayarit, *Rose 2014* F, NY, US)

Plantas 1 m de alto, raras veces 2 m. **Tallo** 25 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-acuminadas, lanosas, 4 a 10 cm de largo, 4 a 5.5 cm de ancho de la base. **Hojas** 10 a 15 por corona, 100 a 150 cm de largo, glabrescentes, exceptuando el raquis y el pecíolo, tricomas de color pardo dorado. **Folíolos** 83 a 110 pares, falcados, acuminados, reclinados a descendentes, no imbricados, algunas veces ligeramente imbricados, cubre menos de un tercio del ancho del otrofolíolo, subopuestos, margen entero algunas veces con 1 a 5 espinas, nervios 11 a 18, los apicales 2.2 a 7 cm de largo, los intermedios 7.5 a 17 cm de largo, los basales 1.2 a 6.5 cm de largo, todos (0.4)0.6 a 1.1 cm de ancho, 0.15 a 0.95 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, glabras; **raquis** rectos a torcidos en el ápice, semiteretes, tomentosos; **pecíolos** semiteretes, 12.5 a 20 cm de largo, 0.8 a 1.8 cm de ancho, tomentosos volviéndose lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** cilíndricos, 35 a 50 cm de largo, 8 a 10 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; microsporófilas cuneiformes, lanosas, mucronadas en la parte distal, 2.2 a 4 cm de largo, 0.7 cm de ancho de la base. **Estróbilos femeninos** ovoides, 20 a 30 cm de largo, 15 a 20 cm de ancho, brevemente pedunculados, aparentemente sésiles; megasporófilas deltoides, alargadas, planas, 3 a 10.7 cm de largo, 2.7 a 4.5 cm de ancho, superficie externa lanosa a levemente lanoso, la interna glabra. **Semillas** ovoides a globosas, 2.4 a 3 cm de largo, 2.1 a 2.5 cm de ancho, sarcotesta amarilla.

Altitud: 600 a 1900 m.
Tipo de vegetación: bosque de pino- encino, bosque de coníferas, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subperennifolio, bosque de *Quercus.*
Distribución: Durango, Jalisco, Nayarit, Sinaloa. Los ejemplares de Veracruz son de individuos cultivados.
Uso: ornamental.
Nombre común: palma virgen, palma, palmita.

Ejemplares examinados: México: Durango: Municipio Tamazula: *Koch S. D. & Chávez J. 680* (UAMIZ). *Sabato S. et al. 2315* (MEXU). *Vázquez M. V-2315* (XALU). *Walters T. et al. TW 2004-09 A* (MEXU, XAL, SERO). **Jalisco: Municipio Cabo Corrientes:** *Avendaño S. et al. 5266* (MEXU). *Castillo G. et al. 10207, 11578* (XAL). *Nicolalde-Morejón et al. 1526* (XAL). *Pérez J. A. 1020* (XAL). *Vovides A. P. et al. 1500* (XAL). **Municipio García Barragán:** *Avendaño S. et al. 5245* (MEXU). **Municipio Guadalajara:** *Nicolalde-Morejón et al. 1430* (XAL). **Municipio Puerto Vallarta:** *Ramírez-Delgadillo R. 5207* (MEXU). *Sabato S. et al. V-2306* (MEXU). *Vázquez M. V-2306* (XALU). **Municipio San Sebastián del Oeste:** *Carrillo-Reyes P. & Cabrera-Toledo 5203* (XAL). *Pérez J. A. 1088 D* (XAL). **Municipio Talpa de Allende:** *García V. et al. s.n.* (UAMIZ). **Municipio Telocotlán:** *V-2334* (XALU). **Municipio Zapopan:** *Walters T. et al. TW 2004-11 A* (SERO, MEXU). **Nayarit: Municipio Compostela:** *Díaz C. L. 20810* (XAL). *Nicolalde-Morejón F. et al. 1519, 1520* (XAL). *Vovides A. P. et al. 1494, 1496, 1498* (XAL). **Sinaloa: Municipio Concordia:** *Vovides A. P. et al. 1481* (XAL, MEXU), *1482* (XAL). **Veracruz: Municipio Xalapa:** *Luna V. E. 1595, 1596, 1597* (XAL).

Se distingue de *D. stevensonii* por presentar los folíolos reclinados a descendentes y falcados, el ápice de las megasporófilas es plano; de *D. sonorense y D. vovidesii* se distingue por las megasporófilas deltoides, alargadas; mientras que *D. sonorense* las tiene oblongo-truladas; y las de *D. vovidesii* son deltoides. Presenta una amplia distribución, a lo largo de la costa del Océano Pacífico, principalmente en zonas cálido-húmedas a templadas.



Mapa 16. Distribución de *Dioon tomasellii*.

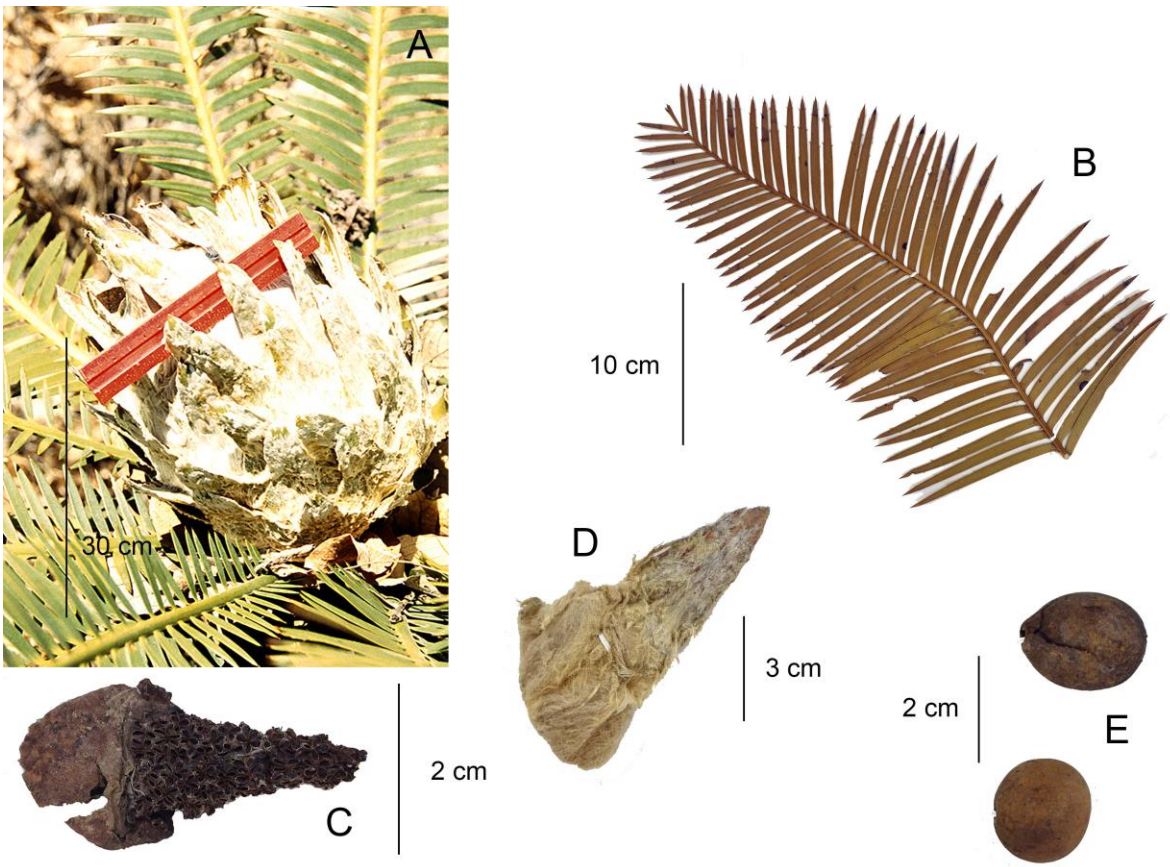


Figura 15. ***Dioon tomasellii***. A) Estróbilo femenino. B) Tercio distal de la hoja. C) Microsporófila. D) Megasporófila superficie externa. E) Semillas. Fotografías a partir de: ***S. Sabato, A. Moretti, M. Vázquez V-2306*** (MEXU) (C); ***A. P. Vovides 1482*** (XAL) (E); ***T. Walters, T. Gregory, J. Chemnick & S. Salas Morales TW 2004-15 A*** (XAL) (B y D); y fotos de The World List of Cycads (A).

DIOON VOVIDESII Gut.-Ortega & Pérez Farr., Phytotaxa 369 (2): 107-114. 2018.

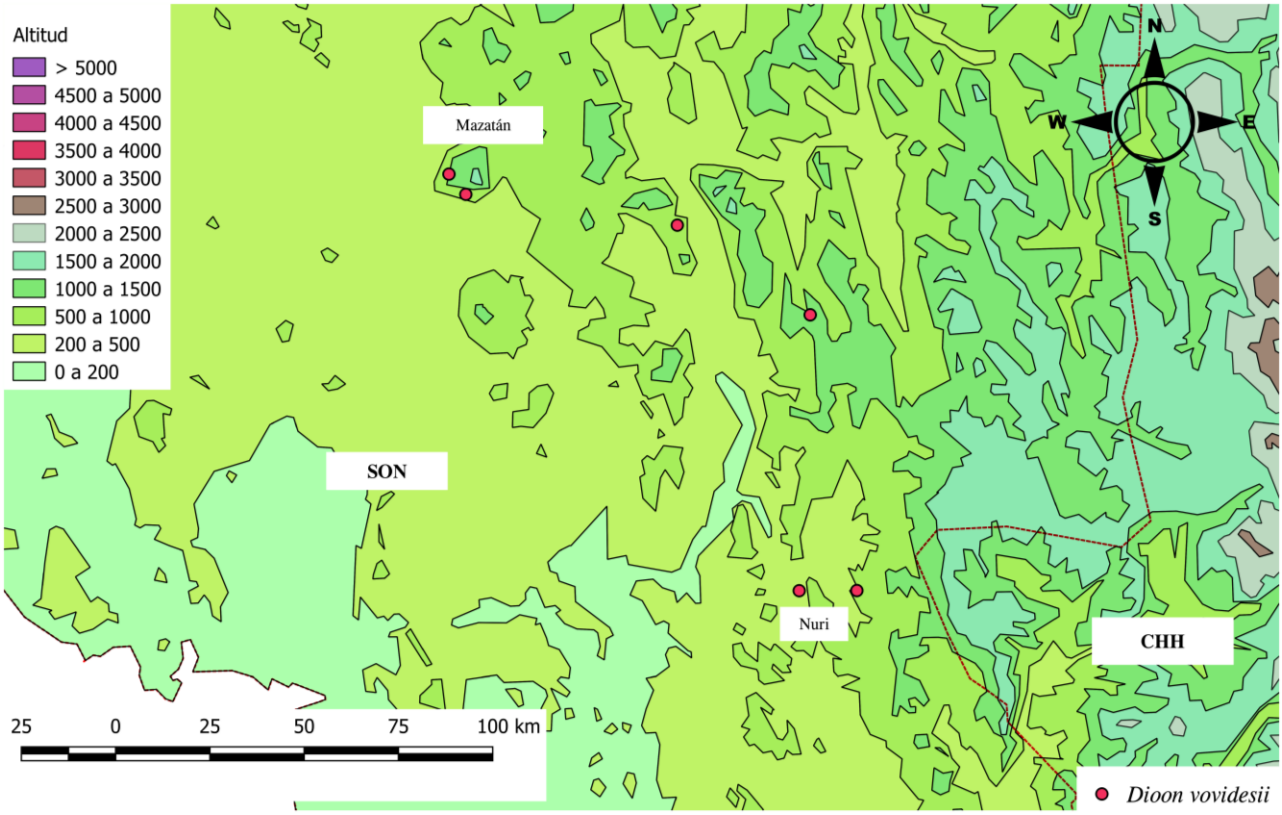
Holotipo: México. Sonora. Mazatlán. *Pérez-Farrera M. A. 3453* HEM; **isotipos:** XAL, MEXU!

Plantas 0.6 a 1.5 m. **Tallo** 19.7 a 36.09 cm de ancho. **Catáfilas** triangular-acuminadas, lanosas. **Hojas** 13 a 39 por corona, 61 a 133 cm de largo, 11 a 30 cm de ancho, tomentosas a glabrescentes, tricomas de color pardo. **Folíolos** 59 a 100 pares, linear lanceolados, acuminados, reclinados a descendentes, no imbricados, opuestos a subopuestos, margen entero a veces con 1 a 2 espinas, nervios 7 a 11, los apicales 2.2 a 6.4 cm de largo, los intermedios 7.9 a 14.7 cm de largo, los basales 2.4 a 5.3 cm de largo, todos 0.3 a 0.66 cm de ancho, 0.3 a 0.7 cm de espacio interfoliolar, sin pinnacantos, tomentosos en el envés a glabros; **raquis** rectos a torcidos en el ápice, terete a semiterete, tomentoso; **pecíolo** semiterete, 2.5 a 11 cm de largo, lanosos en la base. **Estróbilos masculinos** globoso a subgloboso, 14.9 a 15 cm de largo, 8 a 9 cm de ancho, pedunculados, 4.8 a 5 cm de largo, lanoso. **Estróbilos femeninos** ovoides, 27 a 30 cm de largo, 17 a 21 cm ancho, pedunculados; megasporófilas deltoides, planas a curvadas, 8.5 cm a 9 cm de largo, 5.2 a 6 cm ancho de la base, lanosos en la superficie externa, la interna glabra, en ocasiones el ápice glabro. **Semillas** ovoides, sarcotesta pardo-anaranjado.

Altitud: 850 a 1800 m.
Tipo de vegetación: matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio.
Distribución: Sonora.

Ejemplares examinados: **México: Sonora: Municipio Bacanora:** *Walters T. et al. TW 2004-03 A* (MEXU, SERO, MEXU). **Municipio Mazatán:** *Sabato S. et al. V-2309* (MEXU). *Vázquez M. V-2309, V-2314* (XALU). *Walters T. et al. TW 2004-01 A & B & C & D* (SERO, MEXU). **Municipio Rosario:** *Felger R. S. 3056, 4090* (MEXU). *Warren P. Gibson T. C. s.n.* (MEXU). **Municipio Soyopa:** *Vovides A. P. 1382* (MEXU).

Dioon vovidesii es una especie afín a *D. sonorense*, aunque originalmente, se consideraba como una misma especie. *Dioon vovidesii* se distribuye en el norte de Sonora y *D. sonorense* en el sur de Sonora y al norte de Sinaloa. *D. sonorense* es menor en altura, llegando a medir hasta 60 cm de alto, presenta folíolos más alargados y finos, así como megasporófilas oblongo-truladas y semilla esférica. En contraste *D. vovidesii* se caracteriza por presentar plantas más grandes, de hasta 1.5 m de alto, folíolos más cortos y gruesos, megasporófilas deltoides y semillas ovoides. Se encuentra en las zonas áridas, siendo la más norteña dentro de la distribución del género.



Mapa 17. Distribución de *Dioon vovidesii*.

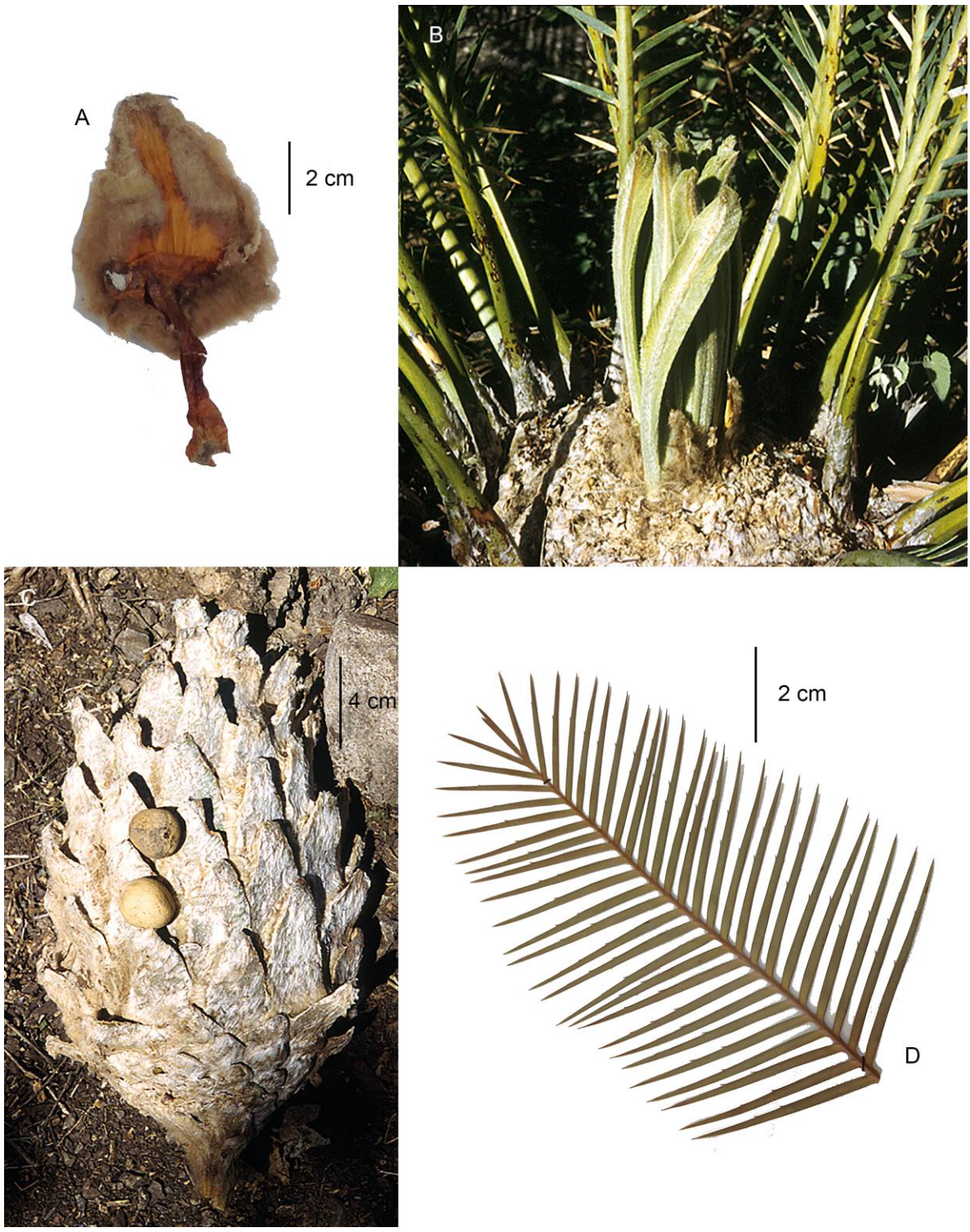


Figura 16. ***Dioon vovidesii***. A) Megasporófila superficie interna. B) Vernación de las hojas. C) Estróbilo femenino y semillas. D) Ápice de la hoja. Fotografías a partir de: ***T. Walters, T. Gregory, J. Chemnick, & S. Morales TW 2004-01 A & B & C & D*** (MEXU, SERO) (A y D); y fotos de The World List of Cycads (B y C).

X. Discusión

Aspectos taxonómicos

Hasta ahora se han realizado conteos de especies, así como propuestas de claves de identificación y sinopsis acerca del género. Jones y Moretti *et al.* (1993) proponen diez especies y cuatro variedades (Tabla 2), las variedades corresponden a *D. tomasellii*, *D. sonorense* y *D. edule;* para esa fecha, *D.* argenteum, *D. planifolium, D. stevensonii* y *D. vovidesii* no habían sido descritas aun; por otra parte, Gregory y Chemnick (2005) proponen 16 (Tabla 2), de las cuales *D. sp.* (*D. roseophylla*), *D. sp.* (*D. mixtequensis*), *D. sp.* (*D. oaxaquensis*), son nombres inválidos, pues no existe la descripción publicada, tampoco existen ejemplares tipo para ellas; *D. stevensonii, D. planifolium* y *D. vovidesii,* aun no estaban descritos, además incluyeron a *D. angustifolium*, misma que para este trabajo, se propone como sinónimo de *D. edule.*

Yáñez en 2006 propone 13 especies, sin incluir a *D. planifolium*, *D. stevensonii* ni a *D. vovidesii,* debido a que no estaban descritas en el año de publicación de su sinopsis (Tabla 2). González *et al.* incluyeron en su filogenia 13 especies y una nueva para las poblaciones de *D. tomasellii* (Tabla 2); *D. planifolium*, *D. stevensonii* y *D. vovidesii* no estaban descritas para ese momento. Villaseñor (2016) registra 13 especies nativas de México (Tabla 2), ya que el trabajo engloba solamente especies nativas del país, por lo que *D. mejiae* no es mencionada, mientras que las registradas en el país excluye a *D. stevensonii* y *D. vovidesii;* no obstante, no explica la razón por las cuales no las incluye, exceptuando *D. vovidesii* que es de reciente determinación; además, cuenta a *D. angustifolium*, la cual se propone como sinónimo de *D. edule.* Por otro lado, en la lista mundial de cícadas (The World list of Cycads), se registran 16 especies de *Dioon* (Tabla 2), en donde también se menciona a *D. angustifolium*. Finalmente, Whitelock (2004) plantea morfologías para los distintos estados en los que se distribuye *D. edule*, pero en este trabajo no se validan esas morfologías debido a que en el análisis de variables canónicas (CVA) no resultan diferenciadas, por lo tanto, no son válidas.

En este trabajo se registraron 15 especies pertenecientes en *Dioon* (Tabla 2), las cuales se distinguen entre ellas, por caracteres foliares y reproductivos.

Tabla 2. Especies registradas en los distintos trabajos.

Especies en este trabajo	Moretti, *et al.;* Jones (1993)	Gregory *et al.* (2005)	Yáñez (2006)	González *et al.* (2008)	Villaseñor (2016)	Gutiérrez-Ortega, *et al.* (2017; 2018)	The world List of Cycads (2018)	Dorsey *et al.* (2018)
D. argenteum	-	*D. argenteum*	*D. argenteum*	*D. argenteum*	*D. argenteum*	*D. argenteum*	*D. argenteum*	*D. argenteum*
D. califanoi	*D. califanoi*	*D. califanoi*	*D. califanoi*	*D. califanoi*	*D. califanoi*	*D. califanoi*	*D. califanoi*	*D. califanoi*
D. caputoi	*D. caputoi*	*D. caputoi*	*D. caputoi*	*D. caputoi*	*D. caputoi*	*D. caputoi*	*D. caputoi*	*D. caputoi*
D. edule	*D. edule var. edule* *D. edule var. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*	*D. edule* *D. angustifolium*
D. holmgrenii	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*	*D. holmgrenii*
D. mejiae	*D. mejiae*	*D. mejiae*	*D. mejiae*	*D. mejiae*	-	*D. mejiae*	*D. mejiae*	*D. mejiae*
D. merolae	*D. merolae*	*D. merolae*	*D. merolae*	*D. merolae*	*D. merolae*	*D. merolae*	*D. merolae*	*D. merolae*
D. planifolium	-	-	-	-	*D. planifolium*	-	*D. planifolium*	*D. planifolium*
D. purpusii	*D. purpusii*	*D. purpusii*	*D. purpusii*	*D. purpusii*	*D. purpusii*	*D. purpusii*	*D. purpusii*	*D. purpusii*
D. rzedowskii	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*	*D. rzedowskii*
D. sonorense	*D. tomasellii var. sonorense*	*D. sonorense*	*D. sonorense*	*D. sonorense*	*D. sonorense*	*D. sonorense*	*D. sonorense*	*D. sonorense*
D. spinulosum	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*	*D. spinulosum*
D. stevensonii	-	-	-	-	-	*D. stevensonii*	*D. stevensonii*	*D. stevensonii*
D. tomasellii	*D. tomasellii var. tomasellii*	*D. tomasellii*	*D. tomasellii*	*D. tomasellii*	*D. tomasellii*	*D. tomasellii*	*D. tomasellii*	*D. tomasellii*
D. vovidesii	-	-	-	-	-	-	*D. vovidesii*	-
		D. sp. *(D. mixtequensis)*						
		D. sp. *(D. oaxacanensis)*						
		D. sp. *(D. roseophylla)*						

Como resultado del análisis de variables canónicas (CVA) practicados a ejemplares previamente determinados como *D. edule* y *D. angustifolium;* se considera que se trata de una especie polimorfa, y no de dos especies distintas, debido a que probablemente se encuentra en un proceso muy temprano de diversificación, en consecuencia, de que el género presenta una tasa de variación baja, resultado de la distribución restringida y las poblaciones pequeñas (González-Astorga, 2003). El nombre aceptado es *D. edule*, atendiendo al principio de prioridad, del Código internacional de nomenclatura para algas, hongos y plantas (Turland, *et al.,* 2018).

En aquellos casos de sinónimos, en los que no fue posible ubicar el ejemplar tipo, se recomienda en el futuro efectuar una búsqueda más detallada y cuando sea necesario seleccionar y publicar lectotipos. Así mismo es recomendable que aquellos nombres sinónimos que no han sido publicados válidamente, no se utilicen; sin embargo, en el presente trabajo se mencionaron y se relacionaron a una especie para evitar confusiones futuras.

La clave dicotómica elaborada con base en las descripciones realizadas, considerando principalmente carácteres foliares, así como algunos reproductivos, permite determinar tanto ejemplares herborizados como vivos.

Dioon se distingue por presentar tallos epígeos, con catáfilas generalmente lanosas y coriáceas; folíolos linear-lanceolados o falcados en algunas especies, microsporófilas cuneiformes con el ápice mucronado, megasporófilas planas a curvadas, subpeltadas y lanosas; la sarcotesta de las semillas es de tonalidad amarilla a anaranjada.

El pecíolo en corte transversal presenta 60 a 62 haces vasculares, arreglados en forma de omega invertida (Figura 18), con la forma del ala en arco hasta una línea ondulada, mientras que el círculo tanto izquierdo como derecho son más estrechos a más amplios. A comparación de *Cycas* la cual presenta solamente de 25 a 33 haces vasculares (Figura 18) y su morfología es diferente presentando su ala más ondulada, la columna es más corta y el círculo asemeja más a un medio círculo (Tomlinson, *et al.* 2018).

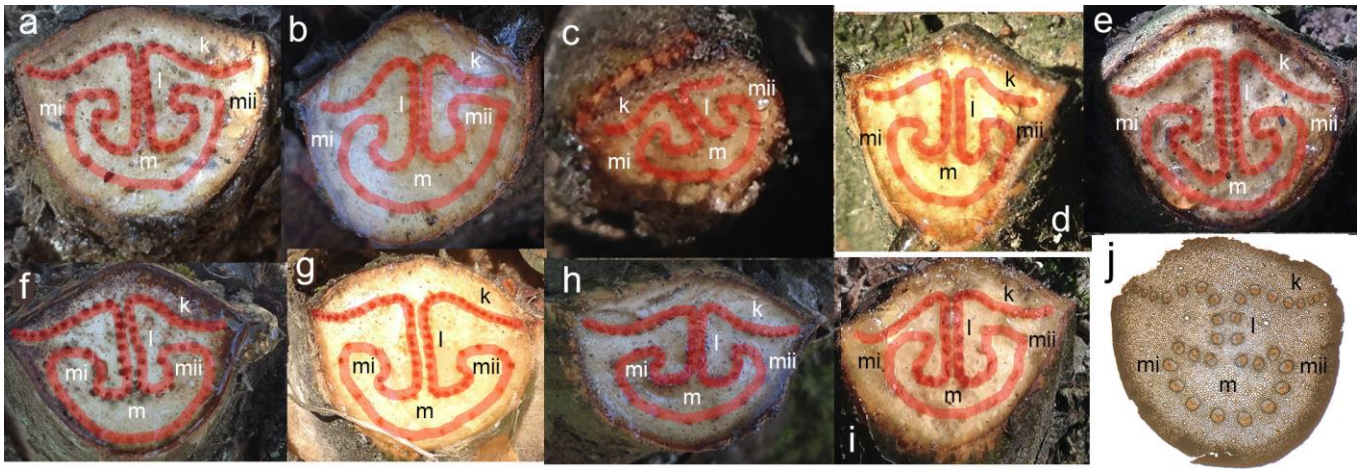


Figura 17. Cortes transversales del pecíolo de *Dioon* y de *Cycas revoluta*. a) *D. holmgrenii*. b) *D. purpusii*. c) *D. sonorense*. d) *D. caputoi*. e) *D. tomasellii*. f) *D. rzedowskii*. g) *D. mejiae*. h) *D. merolae*. i) *D. califanoi*. j) *Cycas revoluta*. k) Ala. l) Columna. m) Círculo. mi) Círculo izquierdo. mii) Círculo derecho.

Basados en la filogenia de Dorsey *et al.* (2018), el género presenta cuatro clados: spinulosum, oeste, sur y edule (Figura 19 A).

El clado spinulosum se considera tempranamente divergente dentro del género, está constituido por tres especies: *Dioon spinulosum*, *D. mejiae* y *D. rzedowskii* (Figura 19 A), mismas que se diferencian de las demás, principalmente, por desarrollarse en ambientes tropicales, *D. mejiae* se encuentra en bosque tropical caducifolio, *D. rzedowskii* y *D. spinulosum* se encuentran en bosque tropical perennifolio, así como por presentar estructuras reproductivas y hojas más grandes.

El clado oeste es el más derivado en la filogenia actual, se distingue de los demás clados por tener las hojas casi siempre tomentosas en el envés, folíolos reclinados a descendentes exceptuando *D. stevensonii* que son planoconvexas, el margen entero llegando a presentar entre 1 a 5 espinas dependiendo de la especie; además, dentro de todo el género son las que presentan las semillas más pequeñas; está integrado por *D. tomasellii, D. stevensonii* y *D. sonorense; D. vovidesii,* de reciente descripción, no está incluida en ninguna filogenia; sin embargo, debería incluirse dentro de este clado, puesto que presenta semejanzas con *D. sonorense* (Figura 19).

D. vovidesii y *D. stevensonii* se distinguen de *D. sonorense* y *D. tomasellii* por presentar los folíolos linear-lanceolados, y ápice de las megasporófilas glabro. A su vez, *D. sonorense y D. tomasellii* se distinguen principalmente de *D. stevensonii* porque sus folíolos son reclinados a descendentes, falcados y el envés de la hoja es tomentoso. *D. sonorense* se distingue de *D. tomasellii* por presentar plantas de menor altura, catáfilas triangular-aristadas, y megasporófilas oblongo-truladas, mientras que *D. tomasellii* tiene plantas más altas, catáfilas acuminadas, y megasporófilas deltoides alargadas. *D. vovidesii* se distingue de *D. stevensonii* ya que los folíolos son delgados, y reclinados a descendentes, en contraste con *D. stevensonii* con folíolos más anchos, y planoconvexos.

El clado sur está conformado por siete especies: *D. argenteum, D. califanoi, D. caputoi, D. holmgrenii, D. planifolium, D. purpusii* y *D. merolae* (Figura 19 A); en filogenias anteriores, *D. planifolium* no fue incluido debido a su reciente descripción (Figura 19 B); sin embargo, en la filogenia de Dorsey *et al.* (2018) sí está incluida.

La filogenia de Dorsey *et al.* (2018) presenta las relaciones de las especies mejor resueltas, que las de filogenias anteriores, presentando una mayor congruencia morfológica y biogeográfica (Figura 19 A); a comparación de la filogenia de Gutiérrez-Ortega *et al.* (2018), en la cual los datos moleculares no coinciden con el parecido morfológico, ni biogeográfico, ya que al comparar la topología con la morfología y su distribución se observa que no siempre coinciden las relaciones de algunas especies (Figura 19 B).

Este clado se encuentra distribuido principalmente en Oaxaca, a excepción de *D. merolae*, que está en Oaxaca y Chiapas; *D. purpusii, D. califanoi* y *D. caputoi,* se distribuye en Oaxaca y Puebla. Casi siempre presentan el ápice torcido de la hoja, microsporófilas tomentosas, megasporófilas con la superficie externa lanosa y la superficie interna glabra; sin embargo, este clado no se encuentra del todo resuelto, siendo soportado solamente por caracteres moleculares, ya que carece de caracteres morfológicos que lo soporten.

Dioon argenteum y *D. purpusii,* presentan folíolos ascendentes, ápice de las catáfilas agudo y megasporófilas deltoide-acuminadas; *D. argenteum* presenta pubescencia plateada en toda la hoja, así como de un color verde plateado en las hojas y no imbricado; en contraste, *D. purpusii* presenta folíolos levemente imbricados y pinnacantos.

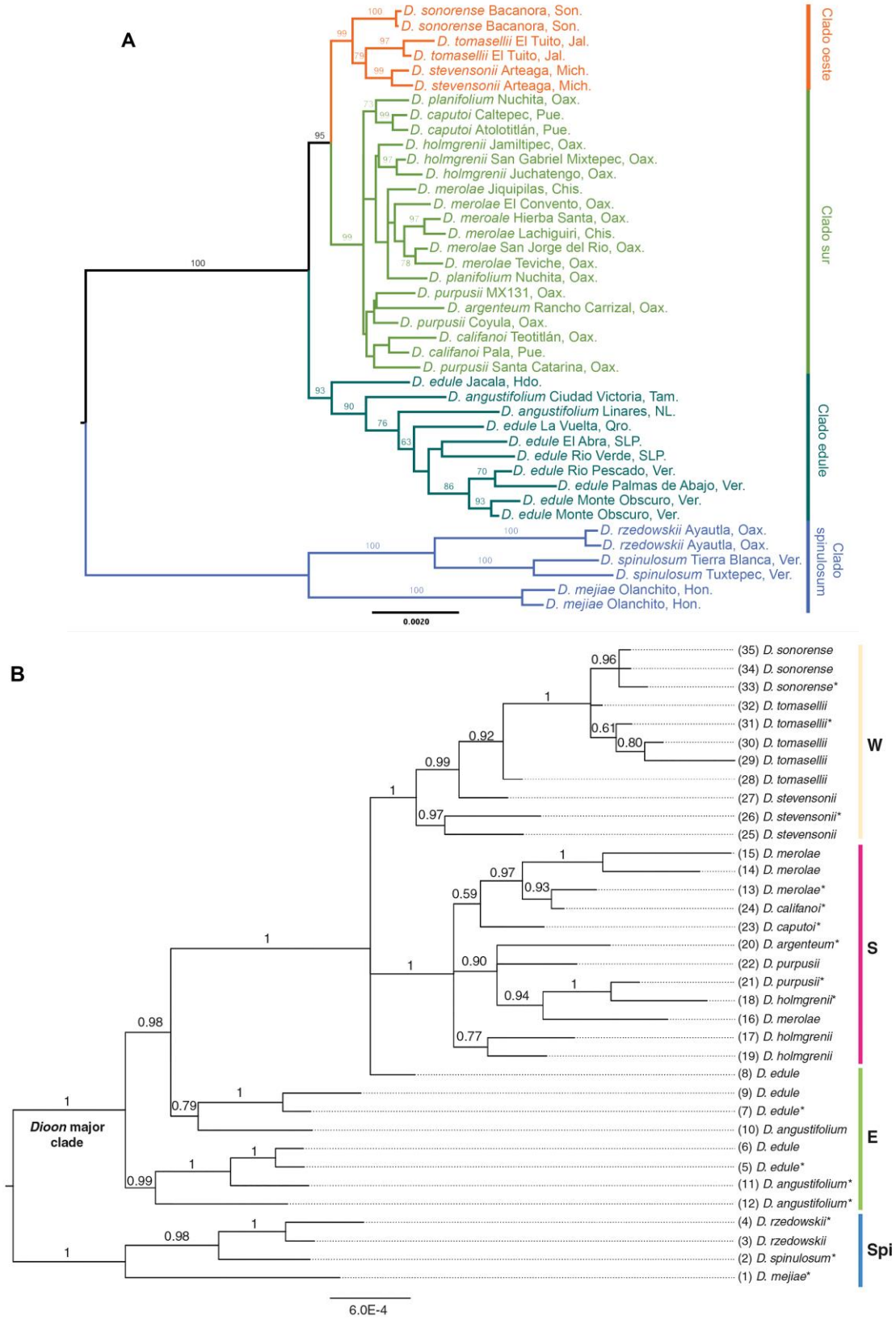


Figura 18. Filogenia de *Dioon*. **A.** Análisis de máxima verosimilitud con 84 loci nucleares. Ramas de color naranja clado oeste, de color verde clado sur, de color verde-azul clado edule, de color azul clado spinulosum. **B.** Análisis bayesiano con 7 regiones de cpDNA y una región nrDNA de 35 individuos de las 14 especies del género (W= oeste, = sur, E= este, SPI= spinulosum). Tomado y modificado de Gutiérrez-Ortega *et al*. (2018); y de Dorsey *et al*. (2018).

D. holmgrenii, D. planifolium y *D. caputoi* tienen folíolos no imbricados. El primero se caracteriza por presentar 3 a 4 espinas en el margen de los folíolos, además de ser planoconvexos, el ápice de las catáfilas agudo, las hojas tienen el ápice torcido y la megasporófila trulada. En contraste, *D. planifolium* y *D. caputoi* tienen el margen de los folíolos entero o con 1 a 2 espinas y la hoja es recta, es decir, no se tuerce en el ápice. *D. planifolium* se diferencia del segundo por tener los folíolos planos, el ápice de la catáfila acuminada y las megasporófilas deltoide-acuminadas. A diferencia de *D. caputoi* que se caracteriza por el ápice de la catáfila apiculado y la megasporófila trulado-acuminada.

Dioon califanoi y *D. merolae* presentan una gran similitud morfológica, ambas presentan folíolos fuertemente imbricados y margen con 1 a 2 espinas. La primera se distingue principalmente por el ápice de la catáfila largamente caudado, los folíolos aquillados y la megasporófila deltoide. En contraste, *D. merolae* presenta ápice de la catáfila caudado, folíolos son arqueado-aquillados y megasporófila trulada.

Dioon edule

Es la única que se distribuye en la costa del Golfo de México, presenta el margen entero de los folíolos y en ocasiones tiene la parte distal con 1 a 3 espinas, no imbricada; comparada con los demás clados no presenta características únicas, debido a que comparte carácteres con las otras especies del género, por lo tanto, se distingue y soporta por datos moleculares.

En este trabajo se propone a *D. angustifolium* como sinónimo de *D. edule*, ya que mediante el CVA (Gráfica 1) se observa que no hay separación de estas especies; además, en los trabajos biogeográficos y moleculares (Gutiérrez-Ortega *et al.,* 2018*;* Dorsey *et al.,* 2018) (Figura 20), las especies se encuentran anidadas, debido a que los datos moleculares no muestran diferencias que soporten y puedan delimitar a las dos posibles especies. Debido a que morfológica, molecular ni biogeográficamente muestren una diferencia entre ambas especies, se propone que son una misma.

Con base en el mismo análisis se plantea que no existe ninguna de las variedades propuestas por Whitelock (2004), para *D. edule*, dado que se encuentran distintas morfologías dentro de una sola localidad, de tal manera que no existe un patrón morfológico en las mismas condiciones en las localidades estudiadas (Hidalgo, Nuevo León, San Luis Potosí, Querétaro, Tamaulipas y Veracruz). Por lo que las variedades, formas y afinidades se hicieron sinónimos para esta especie.

Los datos morfológicos aquí obtenidos y los trabajos filogenéticos recientes (Gutiérrez-Ortega *et al.,* 2018*;* Dorsey *et al.,* 2018), apuntan a que la especie originalmente era una sola población o unas pocas poblaciones que se fragmentaron a causa de las glaciaciones del pleistoceno y post-pleistoceno, que en la época post-glacial volvieron a reagruparse, presentando las distintas variantes morfológicas dentro de una misma localidad. Además, estas variaciones pueden deberse a presencia de microambientes diferentes dentro de la distribución, lo que propicia de una mayor variación vegetativa y reproductiva. Funcionando como un "refugio pleistocénico" como lo propone Haffer (1969), ya que menciona que debido a las fluctuaciones del clima la vegetación se veía en constante expansión y retracción, de tal manera que las poblaciones se vieran mezcladas y fragmentadas constantemente, permitiendo una especiación completa o solo un flujo entre distintas poblaciones, dando una variabilidad en la especie.

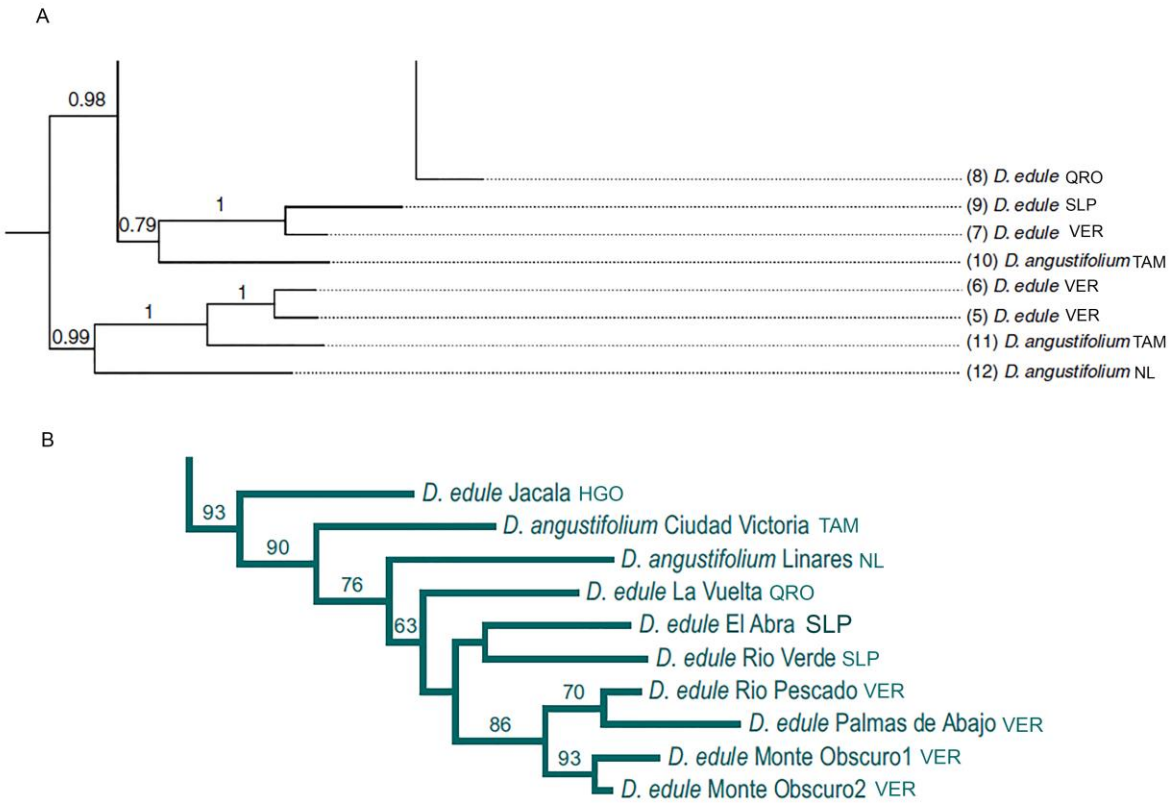


Figura 19. Acercamiento de la filogenia del clado este y clado edule. A. Clado este, modificado de Gutiérrez-Ortega *et al*. (2018). B. Clado edule, modificado de Dorsey *et al*. (2018).

Aspectos biogeográficos

En cuanto a distribución, las especies del género se presentan en una gran variedad de ambientes, distribuyéndose desde el estado de Sonora, en el norte de México, hasta la frontera de Honduras y Nicaragua. La zona con mayor diversidad de especies es Oaxaca, donde se encuentran nueve especies, representando el 60% de las 15 especies reconocidas en este trabajo (Mapa 1).

Se ha propuesto que el género surge en el Eoceno hace 56 Ma. (Condamine *et al.,* 2015), durante la expansión de las zonas tropicales; las cuales llegaban al sur de Estados Unidos de América, posteriormente los tipos de vegetación actuales se comienzan a formar en el Paleoceno-Eoceno, afectados por el vulcanismo y procesos orográficos, originando una homogeneidad en la extensión de la vegetación, permitiendo así la expansión de los grupos a zonas no propias de su distribución (Axelrod *et al.*, 1991), terminándose de formar hasta el Mioceno hace aproximadamente 23 Ma. (Leopold *et al.,* 1992; González-Medrano, 1998); sin embargo, Cevallos *et al.* (2012), mencionan que la flora mexicana se formó a partir del Mioceno, terminándose de formar en el cuaternario hace aproximadamente 1.8 Ma, no obstante ya existía vegetación relicta del Cretácico.

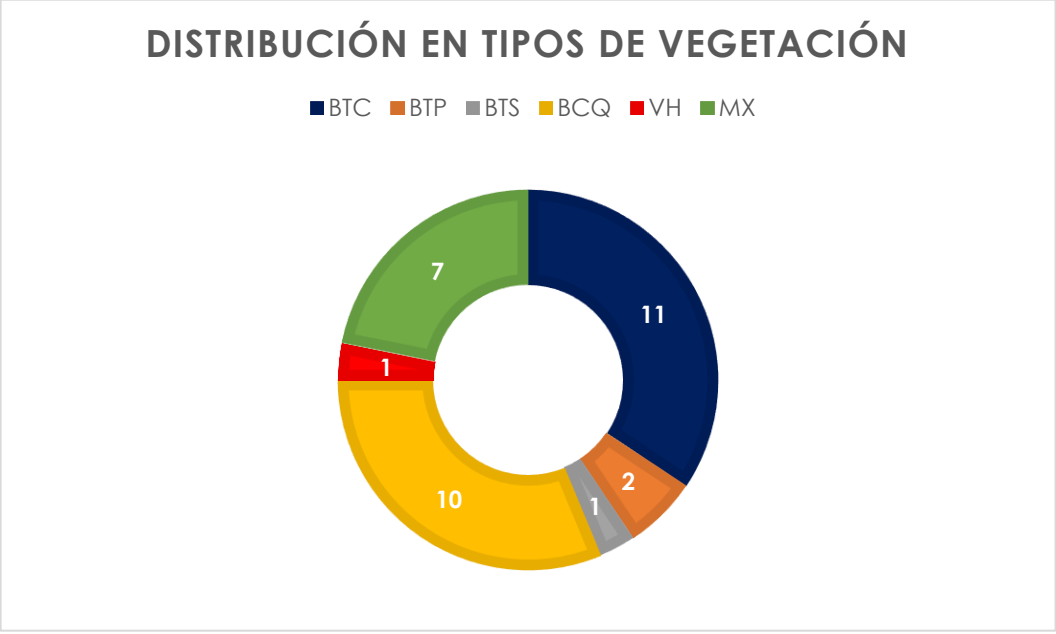
Hay dos propuestas para explicar la diversificación del género. La primera plantea que diversificó en el Mioceno, mediante procesos de aridificación, en los cuales surgen las zonas áridas, durante los periodos de transición del Mioceno-Plioceno (Coleman *et al.,* 2003). Sin embargo, la

topología propuesta, no presenta congruencia en las relaciones con respecto a su morfología, por lo que posiblemente el género no diversificó mediante la aridificación. Debido a que tenemos especies que presentan morfología semejante pero que no están cercanamente emparentadas.

La segunda propone que diversificó en el Pleistoceno medio y tardío, mediante la fragmentación de las poblaciones debido a los procesos de glaciación (Dorsey *et al.* 2018); ya que se distribuye en zonas de transición de la vegetación y presentar una alta fragmentación de las poblaciones (Goudie, 1977; González-Medrano, 1998; Dorsey, 2018). Presentando en la topología propuesta una mayor congruencia en las relaciones con respecto a su morfología, es decir, que especies que se parecen morfológicamente resultan más cercanamente emparentadas; por lo que posiblemente el género sí tuvo una diversificación más temprana.

Dioon está principalmente asociado a climas cálido-húmedos a templados, predominando en las transiciones de bosque tropical caducifolio a bosque de *Quercus* y en el bosque tropical caducifolio, con unas cuantas especies en zonas más húmedas, como el bosque tropical perennifolio (*D. spinulosum* y *D. rzedowskii)* y otras especies en zonas más áridas como el matorral xerófilo (*D. vovidesii*, *D. purpusii*, *D. caputoi* y *D. califanoi)* (Gráfica 2); aunque *D. vovidesii* se encuentra en matorral xerófilo y en la transición a bosque de *Quercus*.

Las especies de *Dioon* están distribuidas desde los 500 m hasta los 1800 m de altitud; a excepción de *D. califanoi* y *D. tomasellii*, que alcanzan hasta los 1950 m; y *D. edule*, que se desarrolla desde el nivel del mar. Favoreciendo el crecimiento del género en laderas de fuerte pendiente y sombreadas con suelos ricos en materia orgánica (UNESCO, 2015).



Gráfica 2. Distribución de las especies con respecto a los distintos tipos de vegetación según Rzedowski (). El número indica la cantidad de especies que se encuentran en cada tipo de vegetación (una misma especie pueden formar parte de distintos tipos de vegetaciones). Se puede observar que el mayor número de especies se encuentran en el bosque tropical caducifolio (BTC), seguido por el bosque de *Quercus* y bosque de coníferas (BCQ) y en los matorrales xerófilos (MX). El bosque tropical perennifolio (BTP), la vegetación halófila de dunas costeras (VH) y el bosque tropical subcaducifolio (BTS) son los tipos de vegetación con menor número de especies.

Si se compara con los fósiles cercanos al género *Dioonopsis* y *Pseudodioon* se infiere que siempre ha estado asociado a zonas cálido-húmedas y semiáridas, teniendo además una tolerancia a temperaturas frías (Erdei *et al.,* 2012; Erdei *et al.,* 2010). De los diez géneros existentes, la mitad incluyendo a *Dioon* se encuentran en el hemisferio norte (*Zamia* y *Ceratozamia* en México*, Microcycas* en Cuba y *Cycas* en Asia); sin embargo, es el único, junto con *Cycas,* que tolera zonas áridas.

Los trabajos, hasta ahora realizados respecto al origen del género en México, apuntan a que es semejante al patrón paleoamericano (Gutiérrez-Ortega *et al*., 2018), el cual se asocia a especies que tuvieron origen en el viejo mundo y que tienen penetración septentrional hacia el continente americano, teniendo una diversidad mayor en el viejo mundo (Jonhansen, 1987).

El género posiblemente se originó en Asia o en Europa, ya que los fósiles se encuentran principalmente en el norte, *Dioonopsis* en Japón, Alaska y California (Erdei *et al*., 2012) y *Pseudodioon* en Turquía (Erdei *et al.,* 2010), llegando a América mediante el estrecho de Bering (Gutiérrez-Ortega, 2014). Además, se considera que el ancestro más cercano es *Dioonopsis* siendo un intermedio entre *Pseudodioon* y *Dioon,* ya que presenta una cantidad de semejanza entre ambos (Erdei *et al*., 2012), pareciéndose a *Dioon* por la morfología de la hoja, además de la forma de las células guarda y la cutícula, mientras que *Pseudodioon* presenta semejanza con *Cycas*, *Encephalartos* y *Dioon* (Horiuchi & Kimura, 1987).

Aspectos ecológicos

Las especies de *Dioon* pueden llegar a ser utilizadas dentro de modelos para algunos estudios, como el caso de los patrones biogeográficos (patrón paleoamericano, glaciaciones y post-glaciaciones); mejorando la comprensión del comportamiento de la vegetación en estos procesos. Al ser un género tempranamente divergente, permite ser una guía para relacionar la biología de las actuales con las ya extintas. Además, al presentar polinización tanto entomófila, como anemófila, se puede enfatizar la importancia de la relación entre insectos y plantas (Terry, *et al.,* 2007) y el posible origen de esta relación.

Por otra parte, el género es endémico a Megaméxico II, y la mayoría de las especies presentan a su vez, distribución microendémica, por lo que cuidarlas y protegerlas es muy importante, ya que solo así será posible estudiarlas más a fondo y comprender los diversos aspectos de su biología.

Todas las especies del género se encuentran en alguna categoría de riesgo (Tabla 2), según la IUCN, donde el 53% se encuentra en peligro de extinción y solamente una especie se encuentra en la categoría de preocupación menor (*D. mejiae*) y otra en casi amenazadas (*D. edule*). Encontrándose todas a excepción de aquellas que todavía no eran descritas y que no se encuentran en México (*Dioon planifolium, D. stevensonii, D. vovidesii y D. mejiae)* dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010, en la categoría de peligro de extinción (Tabla 2).

Tabla 3. Categorías de riesgo para las especies propuestas por la IUCN Red List of Threatened Species y por la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Categoría (según IUCN)	Especies	Categoría (NOM-059-SEMARNAT-2010)	Especies
Preocupación menor (LC)	*D. mejiae*	Peligro de Extinción (P)	*D. argenteum* *D. califanoi* *D. caputoi* *D. edule* *D. holmgrenii* *D. merolae* *D. purpusii* *D. rzedowskii* *D. sonorense* *D. spinulosum* *D. tomasellii*
Casi amenazada (NT)	*D. edule*		
Vulnerable (VU)	*D. argenteum* *D. merolae* *D. planifolium* *D. purpusii* *D. tomasellii*		
En peligro de extinción (EN)	*D. califanoi* *D. caputoi* *D. holmgrenii* *D. rzedowskii* *D. sonorense* *D. spinulosum* *D. stevensonii* *D. vovidesii*		

La razón principal por la que las especies de *Dioon* se encuentran en alguna categoría de riesgo son la pérdida de su hábitat, así como el cambio de uso de suelo, la extracción ilegal de las plantas para su venta y el mal manejo de aquéllas que se usan como recurso, ya que las hojas son principalmente utilizadas para rituales, no se permite que la planta se reproduzca, ya que se encuentra en una alta presión para la producción de hojas (Vovides & Peters, 1987).

A pesar de que existen esfuerzos por conservarlas y algunos programas de manejo, así como UMAS, no es realmente suficiente para mejorar su situación, dado que las poblaciones continúan disminuyendo. Por lo que es necesario difundir la importancia de la conservación de las especies, así como tener un buen manejo de éstas; evitando principalmente la compra de plantas saqueadas, es decir, sin documentación acreditada por la SEMARNAT y permitiendo que las plantas se reproduzcan en su hábitat, implementando la polinización manual (Área de protección de flora y fauna sierra de Álamos Río Cuchujaqui, 2011). Aunado a eso se puede comenzar a realizar prácticas de cultivo de tejido vegetales, con más especies de cícadas (Cabrera, *et al.,* 2005; Urrea *et al*., 2012), implementar el cultivo de estas plantas dentro de UMAS, pero vendiendo otros tipos de plantas, para que el programa tenga éxito (Martínez-Domínguez & Nicolalde-Morejón, 2017), además de realizar investigaciones para optimizar su crecimiento y tener mayor producción de las plantas.

IX. Conclusiones

La realización de revisiones taxonómicas permite obtener un conocimiento integral acerca del grupo que se estudia. A través de este tipo de estudios es posible detectar aspectos de su biología que necesitan más investigación, como son su fisiología, su reproducción, su etnobiología, entre otras, pero sobre todo su conservación, ya que el género se encuentra en peligro de extinción; poder realizar planes de manejo y conservación más adecuados.

Se reconocen 15 especies para el género; proponiendo a *D. angustifolium* como sinónimo de *D. edule*, ya que mediante el análisis estadístico (CVA) y la información de las filogenias actuales, se determinó que es una misma especie; sin embargo, es necesario realizar más estudios acerca de esta especie, para poder comprenderla mejor.

Además, se elaboraron descripciones actuales y completas, a partir del examen cuidadoso de ejemplares tanto vivos como herborizados; también se elaboró una clave de identificación, con la cual se pueden determinar a qué especie corresponden, tantos ejemplares vivos como aquellos depositados en herbarios.

Se aportó conocimiento acerca de su biogeografía, concluyendo que el género es endémico al área que Rzedowski (1991) denomina Megaméxico II. También, se pudo saber que *Dioon* se distribuye principalmente en zonas de transición entre bosque tropical caducifolio y bosque de *Quercus*, y el bosque tropical caducifolio.

X. Referencias

1. Anónimo. 2017. Art 45. El clima y el tiempo en Centroamérica. Consultada el 15 de enero del 2019 de: http://www.canaltiempo21.com/art-45-el-clima-y-el-tiempo-en-centro-america/
2. Área de protección de flora y fauna sierra de Álamos Río Cuchujaqui. 2011. Monitoreo de la palma de la virgen *(Dioon sonorense)* en el área de protección de flora y fauna sierra de Álamos Río Cuchujaqui. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Consultado el 15 de enero del 2019 de: https://simec.conanp.gob.mx/pdf_monitoreo/22-APFF-alamos_Palma.pdf
3. Axelrod, D., M. T. Kalin & P. H. Raven. 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. **Rev. Chil. Hist. Nat**. 64: 413-446.
4. Cabrera, S. L., E. Sandoval, V. M. Chávez & F. C. Sosa. 2005. Estudio Histológico del estado de diferenciación de cultivos calloggénicos de *Dioon merolae* (Zamiaceae, Cycadales) especie en peligro de extinción. Poster para XI Congreso nacional de biotecnología y bioingeniería. Consultado el 15 de enero del 2019 de: https://smbb.mx/congresos%20smbb/merida05/TRABAJOS/AREA_II/CII-53.pdf
5. Chase M. W. & J. L. Reveal. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. **Bot. J. Linn. Soc.** 161: 122-127.
6. Christenhusz, M. J. M., J. L. Reveal, A. Farjon, M. F. Gardner, R. R. Mill & M. W. Chase. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. **Phytotaxa** 19: 55-70.
7. Cevallos-Ferriz, S. R. S., E. A. Gónzalez-Torres & L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. **Acta Bot. Mex.** 100: 317-350.
8. Calonge M., D. W. Stevenson & R. Osborne. **The World List of Cycads**. Consultado el 15 de enero del 2019 de: http://www.cycadlist.org.
9. CITES. 2003. Examen del comercio significativo de la CITES. Cícadas**. PC14 Doc. 9.2.2** Anexo 1.
10. Claridge, M. F. 1995. Introducing Systematics Agenda 2000. **Biodivers. Conserv.** 4: 451-454
11. Coleman, M., A. Liston, J. Kadereit & R. J. Abbott. 2003. Repeat intercontinental dispersal and Pleistocene speciation in disjunct Mediterranean and desert *Senecio* (Asteraceae). **Am. J. Bot.** 90(10): 1446-1456
12. CONANP. 2013. Monitoreo de la palma de la virgen (*Dioon sonorense*) en el Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos y Río Cuchujaqui**.** Consultada el 15 de enero del 2019 de: https://simec.conanp.gob.mx/pdf_monitoreo/22-APFF-alamos_Palma.pdf
13. Condamine, F., N. Nagalingum, C. Marshall & 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
14. De Luca P., S. Sabato & M. Vázquez Torres. 1982. Distribution of *Dion edule* (Zamiaceae). **Brittonia** 34(3): 355-362.

15. Dorsey B. L., T. J. Gregory, Ch. Sass, Ch. D. Specht. 2018. Pleistocene diversification in an ancient lineage: a role for glacial cycles in the evolutionary history of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae). **Am. J. Bot.** 105(9): 1512-1530.
16. Erdei, B., F. Akgün F. & M. R. Barone. 2010. *Pseudodioon akyoli* gen. et sp. nov., an extinct member of Cycadales from the Turkish Miocene. **Plant Syst. Evol.** 285: 33-49.
17. Erdei B., S. R. Manchester & Z. Kvaček. 2012. *Dioonopsis* Horiuchi et Kimura leaves from the Eocene of Western North America: a cycad shared with the Paleogene of Japan. **Int. J. Plant Sci.** 173(1):81-95.
18. Fox J. & Weisberg S. 2011. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. Consultado el 15 de enero de 2019 de: http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion.
19. Fox J., S. Wiesberg & B. Price. 2018. carData: Companion to Applied Regression Data Sets. R package version 3.0-1. Consultado el 15 de enero del 2019 de: https://CRAN.R-project.org/package=carData.
20. Gifford, E. M. & A. S. Foster. 1996. **Morphology and evolution of vascular plants.** Ed. W. H. Freeman and Company. USA. 630 pp.
21. Gispert, C. 2001. **Enciclopedia de Honduras (Tomo I y II)**. Madrid: Editorial Océano.
22. González-Astorga, J., A. P. Vovides, A. Cruz-Angon, P. Octavio-Aguilar & C. Iglesias. 2005. Allozyme variation in the three extant populations of the narrowly endemic cycad *Dioon angustifolium* Miq. (Zamiaceae) from North-eastern Mexico. **Ann. Bot.** 95: 999-1007.
23. González-Astorga, J., A. P.Vovides, M. M. Ferrer & C. Iglesias. 2003. Population genetics of *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales): biogeographical and evolutionary implications. **Bot. J. Linn. Soc.** 80: 457-467.
24. González, D**.,** A. P. Vovides & C. Bárcenas. 2008. Phylogenetic relationships of the neotropical genus Dioon (Cycadales, Zamiaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. **Syst. Bot.** 33(2): 229-236.
25. González-Medrano F. 1998. La vegetación de México y su historia. **Ciencias**. 52: 58-65. Consultado en línea el 15 de enero del 2019 de: http://www.revistaciencias.unam.mx/pt/107-revistas/revista-ciencias-52/936-la-vegetacion-de-mexico-y-su-historia.html
26. Goudie A. 1977. **Environmental Change**. OXFORD. Londres. pp. 244.
27. Gregory, T. J. H. & J. Chemnick. 2005. Key to the species of *Dioon.* **The Cycad Society**. Consultado el 15 de enero del 2019 de: http://www.cycadconservation.org/publications/Gregory-et-al-Dioon-Key-2008.pdf
28. Gutiérrez-Ortega, J. 2014. Origen, evolución y diversidad de las cícadas del género *Dioon*. **Nuestra Tierra** 21: 13-16.
29. Gutiérrez-Ortega, J. S., M. Salinas-Rodríguez, J. Martínez, F. Molina-Freaner, M. Pérez-Farrera, A. P. Vovides, Y. Matsuki, Y. Suyama, T. Ohsawa, Y. Watano & T. Kajita. 2017. The phylogeography of the cycad genus *Dioon* (Zamiaceae) clarifies its Cenozoic expansion and diversification in the Mexican transition zone. **Ann. Bot.** 00: 1-14

30. Gutiérrez-Ortega, J. S., T. Yamamoto, A. P. Vovides, M. A. Peréz-Farrera, J. F. Martínez, F. Molina-Freaner, Y. Watano, & T. Kajita. 2018. Aridification as a driver of biodiversity: a case study for the cycad genus *Dioon* (Zamiaceae). **Ann. Bot.** 121:47-60
31. Gutiérrez-Ortega J. S., K. Jiménez-Cedillo, M. A. Pérez-Farrera, A. P. Vovides, J. F. Martínez, F. Molina-Freaner, R. Imai, Y. Tsuda, Y. Matsuki, Y. Suyama, Y. Watano & T. Kajita. 2018 b. Considering evolutionary processes in cycad conservation: identification of evolutionarily significant units within *Dioon sonorense* (Zamiaceae) in northwestern Mexico. **Conserv. Genet. https://doi.org/10.1007/s10592-018-1079-2**
32. Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Sciencie** 165(3889): 131-137.
33. Hill, K., D. Stevenson & R. Osborne. 2004. The world list of Cycads**. Bot. Rev.** 70(2): 274-298.
34. Horiuchi J. & T. Kimura. 1987. *Dioonopsis niponica* gen. et sp. nov., a new cycad from the Paleogene of Japan. **Rev. Paleobot. Palyno.** 51: 213-225.
35. INEGIa, Conjunto de datos fisiográficos vectoriales Continuo Nacional, escala 1: 1,000,000, y continuo de elevaciones mexicano.
36. INEGIb, Carta de Vegetación Primaria. Base Cartográfica: INEGI, Marco geoestadística 2010, versión 5.0
37. Instituto Geográfico Nacional. 1986. **Diccionario Geográfico de El Salvador, Tomo I**. Ed. San Salvador: El instituto. El Salvador. 1458 pp.
38. Jones D. L. 1993. **Cycads of the world. Ancient plants in today's landscape.** Ed. Reed New Holland. Australia. 456 pp.
39. Jones S. M. 1987. **Sistemática vegetal**. Ed. McGraw-Hill. México. 536 pp.
40. Jonhansen, R. M. 1987. El género *Leptothris* Hood, 1909 (Thysanoptera, Phlaeothripidae) en el continente americano: sus sistemática, filogenia, biogeografía, biología, conducta y ecología. **Monogr. Inst. biol. Univ. Nal. Autón, México** 3:1-126.
41. Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens & M. J. Douglas. 2016. **Plant Systematics. A phylogenetic approach.** Ed. Sinauer Associates, Inc. USA. 677 pp.
42. Leopold E., L. Gengwu & C. Scott. 1992. **Low-Biomass vegetation in the Oligocene? In: Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution**. Princeton University Press. USA. 399-420 pp.
43. Lewis L. A. & R. M. McCourt. 2004. Green algae and the origin of land plants. **Am. J. Bot.** 91(10): 1535-1556.
44. Marquínez J., R. Menéndez & M. Ferrer. 2000. Peligrosidad por movimientos de ladera en Nicaragua. Cartografía piloto de la zona de la Trinidad. Consultado el 15 de enero del 2019 de: http://webserver2.ineter.gob.ni/desliza/AECI.htm
45. Martínez-Domínguez L. & F. Nicolalde-Morejón. 2017. Conservación de cícadas. **Ciencia y Luz.** Consultado el 15 de enero del 2019 de: https://www.uv.mx/cienciauv/files/2017/06/022-CYL-CONSERVACION-DE-CICADAS-00.pdf
46. Moretti, A., P. Caputo, S. Cozzolino, P. De Luca, L. Gaudio, G. Siniscalco & D. W. Stevenson. 1993. A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). **Am. J. Bot.** 80 (2): 204-214.
47. Nabors, M. 2006. **Introducción a la botánica.** Pearson Educación, S. A., Madrid. 744 pp

48. Nicolalde-Morejón F., J. González-Astorga, F. Vergara-Silva, D. W. Stevenson, O. Rojas-Soto & A. Medina-Villareal. 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México. **Rev. Mex. Biodivers.** 85: S114-S125.
49. Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Proteccion abiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Consultada el 15 de enero del 2019 de: http://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5173091
50. Norstog, K. J. & T. J. Nicholls. 1997. **The biology of the cycads**. Cornell University Press. Ithaca, New York. 363 pp.
51. QGIS Development Team, 2018. QGIS Geographic Information System. Open Source Geos patial Foundation Project. https://qgis.org.
52. R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundatio n for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.
53. Rivadeneyra-Domínguez, E., & J. F. Rodríguez-Landa. 2014. Las cícadas y su relación con algunas enfermedades neurodegenerativas. **Neurología** 29(9): 517-522.
54. Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México**. Acta Bot. Mex.** 14: 3-21.
55. Rzedowski, J. 2006. **Vegetación de México**. Ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 pp.
56. Schlager S. 2017. "Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R." In Zheng G, Li S. & Szekely G (eds.), Statistical Shape and Deformation Analysis. 217-256 pp.
57. Taylor N. Thomas & M. Krings. 2009. **Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants.** Academic Press. 1252 pp.
58. Terry, I., G. H. Walter, C. Moore, R. Roemer & C. Hult. 2007. Odor-mediated push-pull pollination in cycads. **Science** 318: 70.
59. Tomlinson, P. B., A. Ricciardi & B. A. Huggett. 2018. Cracking the omega code: hydraulic architecture of the cycad leaf axis. **Ann. Bot.** 121: 483-488.
60. **Tropicos.org**. Missouri Botanical Garden. 15 de enero del 2019.
61. Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, S. Knapp, W.-H Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T. W. May, J. McNeill, A. M. Monro, J. Prado, M. J. Price, G. F. Smith. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shezhen Code). Consultado el 15 de enero del 2019 de: https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php
62. UNESCO. 2015. **The origins of food production/Los orígenes de la producción de alimentos.** Ed. Nuria. 340 pp.
63. UNNE. 2013. GIMNOSPERMAS. **Guía de Consulta Diversidad Vegetal.** Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Argentina.
64. Urrea, A. I., S. Gomez & E. J. Naranjo. 2012. Respuesta de *Zamia incognita* L. al cultivo *in vitro*, una alternativa para su conservación. **Rev. Colomb. Biotecnol.** 14(2): 121-133.
65. Vargas, G. 1997. La vegetación de América Central: características, transformaciones y protección. **Anu. Estud. Centroam.** 23(002): 7-34.

66. Villaseñor J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. **Rev. Mex. Biodivers.** 87: 559-902.
67. Vovides A. P. 1991. Insect symbionts of some Mexican cycads in their natural habitat. **Biotropica** 23(1): 102-104.
68. Vovides, A. P. 1999. Zamiaceae. In: Rzedowski, J. & G. Calderón de Rzedowski (eds.) **Flora del Bajío y de Regiones adyacentes.** Fascículo 71. pp. 1-16.
69. Vovides A. P. 1983. Zamiaceae In: Gómez-Pompa A. (ed.) **Flora de Veracruz.** Fascículo 26. pp. 1-32.
70. Vovides, A. P. & Peters, C. M. 1987. *Dioon edule*: la planta más antigua de México**. Ciencia y desarrollo** 73: 19-24.
71. Walters T. & R. Osborne. 2004. **Cycad classification: Concepts and recommendations.** Ed. CABI. USA. 304 pp.
72. Whitelock L. M. 2004. Variation in the Mexican cycad *Dioon edule* (Zamiaceae). **Bot. Rev.** 70(2): 240-249.
73. Yáñez L. 2006. **Las Cycadas: biología y conservación en México.** Ed. Universidad Autónoma de Chapingo, División de Ciencias Forestales