

CAPÍTULO 3

LAS ZAMIAS: PLANTAS CON SEMILLAS MÁS ANTIGUAS DE LA TIERRA



CARLOS NELSON DÍAZ-PÉREZ¹, MARÍA EUGENIA MORALES-PUENTES¹

¹ Grupo Sistemática Biológica (SisBio), Herbario UPTC, Escuela de Biología y Doctorado en Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

INTRODUCCIÓN

Las zamias son un conjunto de plantas vasculares que presentan hojas pinnaticompuestas con varios foliolos, que crecen alrededor y en la parte apical del tronco. Los tallos pueden ser externos hasta de 5 m de altura (*Zamia tolimensis*) o subterráneos (llamado en ocasiones rizomatosos). Algunas especies logran presentar tallos ramificados (*Z. encephalartoides* y *Z. oblicua*); condición poco frecuente. Las hojas son variables en su desarrollo y morfología; los foliolos pueden ser membranosos o coriáceos, con margen entero o dentado y el raquis puede o no presentar aguijones (Figura 1). Las zamias son plantas que tienen individuos masculinos e individuos femeninos (= cuando una planta presenta un solo sexo por individuo, se denomina, *dioico*) (Stevenson, 2001).

Las estructuras vegetativas (tronco, hojas, foliolos y catáfilos) son las que más variación morfológica presentan, mientras que las estructuras reproductivas, denominadas como estrobilos (masculinos y femeninos), son más estables y sus diferencias se centran básicamente en el color, tamaño y forma de las partes apicales (Stevenson, 2001) (Figura 2).



Figura 1. Plantas de *Zamia*. **A-C.** Individuos sembrados de *Z. muricata* en el municipio de Aguazul, Casanare; **D.** Tronco bifurcado de *Z. encephalartoides*; **E.** Hábito; **F.** Raquis con presencia de agujones; **G.** Inserción de los folíolos en el raquis; **H.** Hojas con folíolos coriáceos; **I.** Margen del folíolo.



Figura 2. Estructuras vegetativas de *Zamia muricata*. **A-B.** Se observan los catáfilos en la base de los peciolos y protegiendo la yema; **C.** Plántula con una hoja en desarrollo; **D.** Tronco subterráneo; **E-F.** Parte aéreo del tronco, en diferentes tiempos de desarrollo; **G.** Hoja con disposición de los folíolos subopuestos.

Evolución. Estas plantas hacen parte del grupo conocido como las cicadas (orden Cycadales), que son distinguidos como el conjunto de plantas con semillas más antiguo de la Tierra, las cuales datan del periodo Carbonífero con fósiles desde hace 230 a 325 millones de años, y son llamadas "fósiles vivientes" (Brenner, Stevenson & Twigg, 2003; López-Gallego, 2015). Norstog & Nicholls (1997) mencionan que una explicación hipotética de por qué las cicadas han subsistido hasta el presente, es que están bien fortificadas contra los peligros ambientales, como la sequía, el fuego y la resistencia a patógenos y depredadores; a su vez, esta resistencia también puede ser atribuida a la biosíntesis de una variedad de compuestos protectores secundarios (Norstog & Nicholls, 1997).

Por lo anterior, han sido objeto de estudios sobre su historia evolutiva (Gómez-Parra, 2014), con el propósito de entender la evolución y desarrollo de las angiospermas y gimnospermas, porque presentan caracteres morfológicos intermedios entre las plantas más ancestrales, como los helechos y más recientes como son las angiospermas (plantas con flores). Debido a su ubicación en la evolución de las plantas terrestres, y el avance en los estudios moleculares, se espera que contribuyan a definir los orígenes de las estructuras que condujeron a la aparición de las plantas con semilla y el papel de los compuestos carcinogénicos y neurotóxicos que se encuentran en las cicadas (Brenner, Stevenson & Twigg, 2003).

Distribución. Las zamias se distribuyen desde el sureste de Norteamérica, Centroamérica y el Norte de Suramérica. Empero, una novedad en su distribución es que se encuentran en el Caribe, en las Antillas Mayores (Cuba, Jamaica, Puerto Rico,

República Dominicana, y las islas Caimán), pero no, en las Antillas Menores, lo cual ha sido propuesto como consecuencia del origen geológico de estas islas (Meerow *et al.*, 2018).

En Colombia se distribuyen en los departamentos de Amazonas, Antioquia, Bolívar, Caquetá, Chocó, Córdoba, Guainía, Huila, La Guajira, Nariño, Putumayo, Risaralda, Santander, Tolima, Valle del Cauca y Vaupés (López-Gallego, 2015); no obstante, a través de este estudio se está registrando por primera vez, para el departamento de Casanare.

La franja altitudinal donde se encuentran, oscila entre los 0 y 2000 m, e incluyen las siguientes zonas de vida: bosque húmedo premontano (bh-PM), bosque húmedo tropical (bh-T) y bosque seco tropical (bs-T). Estas especies se presentan en áreas muy particulares, con poblaciones naturales pequeñas, lo que aumenta la vulnerabilidad a la alteración de su hábitat (López-Gallego, 2015).

Polinización. Para que la polinización ocurra, los granos de polen deben viajar desde los conos masculinos hacia los conos femeninos, donde se encuentran los óvulos; sin embargo, esto implica que se encuentre en un periodo de receptividad para que pueda ocurrir la fecundación y como tal, la formación de la semilla. Este periodo puede variar entre las especies y los individuos femeninos de una misma especie, desde pocos días a pocas semanas. En *Zamia neurophyllidia* se registró receptividad entre siete y 20 días, encontrando mayor tiempo en aquellos individuos de mayor tamaño (Calonje, Kay & Griffith, 2011). Durante esta etapa los conos femeninos tienen unos esporofilos con una superficie externa gruesa y carnosa, que separan siguiendo un determinado patrón (por filas, columnas o en espiral) (Calonje, Kay & Griffith, 2011) (Figura 3).



Figura 3. Estructuras reproductivas femeninas y masculina de *Zamia*. **A-D.** Conos femeninos (megaestróbilos) en diferentes estadios de desarrollo; **E.** Cono masculino.

Como estrategia para atraer polinizadores, los conos tienen termogénesis y producen químicos volátiles (Marler, 2010; López-Gallego, 2015); en cuanto a la dispersión de las semillas se cree que es llevado por la gravedad, debido a que no se conoce si existen vectores animales (López-Gallego, 2015).

En las últimas dos décadas se ha venido estudiando la biología reproductiva de las cicadas, y en ellas se

ha encontrado que mantienen una relación simbiótica con insectos, especialmente con coleópteros (Radha & Singh, 2014). Este vínculo es tan estrecho, que en un estudio realizado por Tang (1987a) en *Zamia pumila*, encontró que cuando la polinización era realizada por el viento, esta planta no producía semillas viables, a diferencia de la efectuada por los insectos. Calonje, Kay y Griffith (2011), mencionan que los polinizadores en las especies del género

Zamia son coleópteros de los géneros *Pharaxonotha* y *Rhopalotria* (Tang, 1987a; Norstog, Stevenson & Niklas, 1986).

En la mayoría de las especies, los conos masculinos durante la liberación del polen presentan un marcado incremento en la temperatura (hasta de 15°C), acompañado de la volatilización de fragancias que pueden funcionar para atraer insectos (Tang, 1987b; 1993).

Es importante resaltar que algunas partes de las cícadas, incluyendo el polen, pueden presentar compuestos potencialmente peligrosos que pueden causar reacciones alérgicas y podrían volverse más severas con exposición subsecuente (Norstog & Nicholls, 1997; Calonje et al., 2011).

De otro lado, a pesar que Chamberlain (1926) publicó sobre la creación de híbridos intergenéricos entre *Ceratozamia mexicana* y *Zamia monticola*, actualmente ningún intento de crear híbridos entre diferentes géneros ha tenido éxito; sin embargo, Vorster (1995), notó que la hibridación es posible dentro del mismo género en *Zamia*, *Cycas*, *Ceratozamia*, *Macrozamia* y *Encephalartos*.

Propagación por semillas. Es de gran importancia en la conservación de este grupo de organismos, por la gran cantidad de semillas y plantas que son retiradas de sus hábitats naturales, gracias a la industria horticultural. Por ejemplo, en México durante los años 80' se extrajeron, cerca de 80 toneladas de semillas de la especie *Zamia furfuracea* (Donaldson, Dehgan, Vovides & Tang, 2003). Por lo anterior, su propagación contribuye a reducir la demanda de estas especies en vida silvestre, y a su vez, permitir adelantar programas de reintroducción, que evitará la pérdida de diversidad genética (Calonje et al., 2011).

La propagación por semillas, de manera manual implica la recolección, almacenamiento y prueba de viabilidad del polen, seguido de la evaluación de los periodos de receptividad de los conos femeninos, polinización, recolección, prueba de viabilidad, almacenamiento y germinación de las semillas; estos pasos son explicados en detalle por Calonje et al. (2011), destacando que para cada género de las cícadas se deben tener unas condiciones muy particulares.

Otro aspecto relevante en este grupo taxonómico es que la eliminación de la sarco-testa en las semillas de *Zamia* (que corresponde a la cubierta externa carnosa, que protege la semilla), por parte de algunas especies de la mariposa *Eumaeus* (*E. godarti*), beneficia a la planta debido a que se menciona de su efecto inhibitorio en la germinación (Dehgan, 1983; Castillo-Guevara & Rico-Gray, 2002; Calonje et al., 2011; Ruiz-García, Méndez-Pérez, Velasco-García, Sánchez de la Vega & Rivera-Nava, 2015) (Figuras 4 y 5).



Figura 4. Semillas de *Zamia muricata*. **A-B.** Semillas con sarcotesta roja, sobre el cono femenino (megaestrobilo) y suelo; **C-E.** Semillas sin sarcotesta.

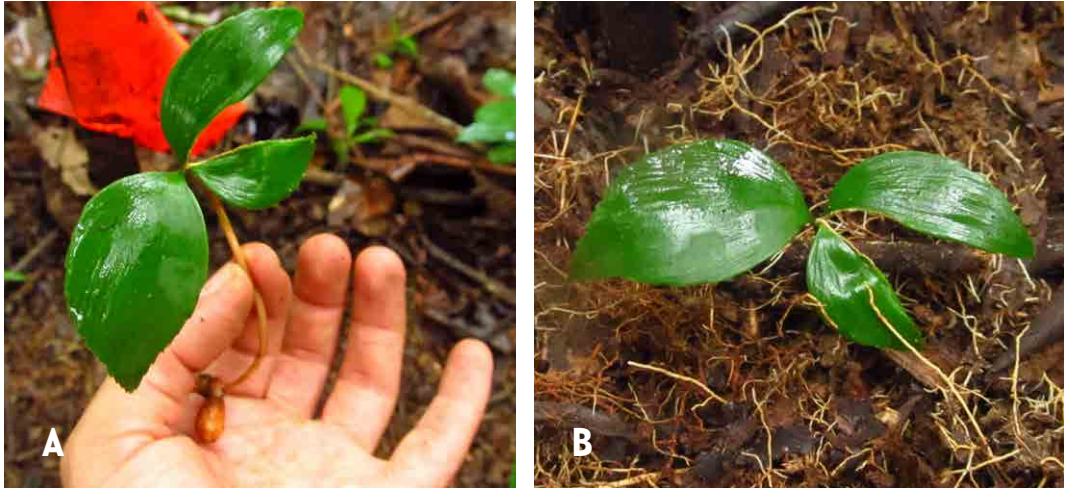


Figura 5. Plántulas de *Zamia muricata*. **A.** Individuo en desarrollo con presencia de semilla; **B.** Individuo sembrado.

Herbivoría. Sobre las especies de *Zamia* se ha observado una relación con taxones del género *Eumaeus* spp. (Lycaenidae), considerado como una larga interacción en el tiempo evolutivo (Castillo & Rico, 2002). Estos organismos son caracterizados por ser mariposas aposemáticas (que exhiben colores vivos o características que la hacen destacar del medio, para advertir a sus posibles predadores de su peligrosidad, mal sabor, etc.) (Cabellos, 2012) y presentar cycasina, un compuesto tóxico que es secuestrado desde las plantas hospederas de *Zamia* (Castillo & Rico, 2002). Se distribuyen desde el sur de México hasta Suramérica (Colombia, Ecuador, Bolivia, Brasil y Paraguay) y consta de seis especies: *E. Atala* (Poey, 1832), *E. toxea* (Godart, 1824), *E. childrenae* (G. Gray, 1832), *E. minyas* (Hübner, 1809), *E. toxana* (Boisduval, 1870) y *E. godartii* (Boisduval, 1870) (D'Abreu, 1995; Lamas, 2004).

Esta interacción se encuentra dada porque varias especies de *Eumaeus*, oviposicionan sobre las hojas, ubicando los huevos en el envés y en un solo grupo (eventualmente también en hojas tiernas o brotes jóvenes de la planta). El número de huevos varía entre 5.2ffl 0.5 en *Z. loddigesii* y 18-57 en *Z. encephalartoides* (Castillo & Rico, 2002; González, 2004; Ruiz-García et al., 2015). Cuando emergen las larvas, su alimentación se da masticando el envés y el mesófilo de las hojas, y en el tercer estadio larval, la consumen de forma completa. Las larvas, pupan también en el envés de las hojas formando un grupo compacto (Ruiz-García et al., 2015; Santos-Murgas & Abrego, 2016). Se han observado varias cohortes en una planta, y algunas consumidas hasta el 100% del área foliar, que posteriormente logran nuevamente brotar (Santos-Murgas & Abrego, 2016).

Sin embargo, se ha observado la oviposición en estróbilos femeninos, donde al eclosionar las larvas se introducen entre las microesporofilas y se alimentan inicialmente de las piezas internas, luego en los siguientes estadios se alimentan de las piezas externas de la microesporofila y la sarcotesta de la semilla. En el momento de pupar las crisálidas se desplazan y ubican en las hojas. A su vez, en los estróbilos masculinos, las larvas raspan un poco la cubierta sin ingresar donde se encuentra el polen y luego se dirigen al área foliar; aquí son observados con menor frecuencia y generalmente en época seca (Santos-Murgas & Ábrego, 2016).

La emergencia de los adultos oscila entre 46 (Castillo & Rico, 2002) y 51 días en *Eumaeus gosarti* y *E. toxea* (Santos-Murgas & Abrego, 2016; Ruíz-García et al., 2015); donde solo el 2.3% de los huevos alcanzan el estadio adulto (Ruíz-García et al., 2015). La tasa de mortalidad de estos organismos depende a su vez, de si existe o no canibalismo entre las larvas, el cual ha sido reportado para algunas especies de *Eumaeus* (Castillo & Rico, 2002; González, 2004), el ataque por hongos (Castillo & Rico, 2002) y la depredación por un cucarrón (coleóptero) del género *Dasydactylus* (Erotylidae), que ha sido observado consumiendo los exudados en la etapa de muda de todos los estadios (Ruíz-García et al., 2015).

El principal herbívoro para *Zamia manicata* en Panamá es *E. gordata* (Santos-Murgas & Abrego, 2016). *E. minyas* es depredador de *Zamia encephalartoides* (González, 2004), *Z. loddigesii* (Castillo & Rico, 2002), *Z. furfuracea*, *Z. skinnery* (DeVries, 1976; 1983; Clark & Clark, 1991); mientras que en *Zamia paucijuga* es *E. toxea* (Ruíz-García et al., 2015); en cuanto a *Z. floridana* es *E. atala* (Bowers & Farley, 1990) y *E. debora* consume *Dioon edule* (Castillo & Rico, 2002) (Figura 6).



Figura 6. Herbivoría en *Zamia muricata*. **A-B.** *Eumaeus* sp., sobre hojas marchitas de *Zamia muricata*.

Importancia biológica y de usos. A nivel internacional son importantes, por tener linaje ancestral, desde el punto de vista biológico (gimnospermas tropicales) y estar altamente amenazadas de extinción (López-Gallego, 2015). En países como Australia, Suráfrica, China y México, las zamias son significativas en la industria del ecoturismo y de la horticultura; sin embargo, en Colombia este potencial no ha sido explorado, y que podría ser una oportunidad para avanzar en acciones de conservación y uso sostenible que aporte al bienestar de las comunidades humanas donde se encuentran (López-Gallego, 2015).

A pesar de que diferentes culturas (Chocó) utilizan estas especies como fuentes de alimento, Brenner *et al.* (2003), mencionan que la identificación de los compuestos secundarios de las cicadas ha sido relacionado con desórdenes neurológicos, por el aumento de la presencia de Alzheimer y Parkinson entre las personas que consumen cicadas.

Relaciones simbióticas. Las especies de *Zamia*, así como todas las cycadas, presentan asociaciones simbióticas con hongos y cianobacterias (*Nostoc* spp.) en las raíces, donde forman nódulos que les permiten fijar nitrógeno, favoreciendo su establecimiento en suelos pobres de este elemento (Marler, 2010; López-Gallego, 2015). En *Zamia*, el entendimiento de las simbiosis es escaso, desconociendo las relaciones que estas especies presentan con otras, y a su vez, el alcance e importancia en su conservación. En otras especies, se ha observado un incremento en el "fitness" con hasta un 39% de mayor biomasa en la semilla, cuando se les ha inoculado con bacterias de diferentes genotipos; lo anterior, muestra que existe una compatibilidad diferencial entre el hospedero y el genotipo del simbiote, que puede ser un factor significativo en el control del "fitness" para la competencia de las plantas en la naturaleza (Parker, 1995).

Riqueza. Colombia alberga la mayor diversidad del género *Zamia*, de las 76 especies aceptadas actualmente en el mundo, este país cuenta con 21, de las cuales 13 son endémicas (Gómez-Parra, 2014; López-Gallego, 2015); sin embargo, la transformación e intervención del hábitat en que se desarrollan, además de la extracción de individuos para usos ornamentales, han llevado a que sea catalogada en grado de amenaza según las categorías de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Calderón, Galeano & García, 2005; UICN, 2010).

Conservación. En nuestro país, de las cicadas la única familia que hace parte de la flora nativa es Zamiaceae, con el género *Zamia*, el cual corresponde al taxón que registra la mayor diversidad morfológica y ecológica del orden cicadales. Esta condición, ha conllevado a que algunos investigadores propongan desarrollar programas de conservación para algunas especies de cicadas (López-Gallego & Idárraga, 2001; Aguirre, 2004; López-Gallego, 2008). A su vez, López-Gallego (2015), en el plan de acción para la conservación de las zamias de Colombia, invita a las diferentes autoridades ambientales a realizar estudios que implementen estrategias de conservación integrales que promuevan el control del tráfico, la protección del hábitat de poblaciones, planes de restauración y uso sostenible de algunas especies. Estas estrategias de conservación también deben ser promovidas y apoyadas por instituciones gubernamentales, establecimientos educativos, empresas que realicen actividades de uso y aprovechamiento de los recursos naturales y comunidad en general.

En Colombia se ha generado información estratégica para desarrollar programas de conservación para pocas especies de Cycadas, en las que se destacan los estudios de base para el "Plan de acción para la conservación de *Zamia encephalartoides*", especie endémica del Cañón del Chicamocha (Santander) (López-Gallego, Calonje & Idárraga, 2011). Sin embargo, es necesario continuar generando información que sirva como línea base para la implementación de medidas de conservación locales, que de acuerdo con el escenario de la especie y sumado al acompañamiento y participación de las comunidades aledañas a los sitios de distribución, aspecto que contribuirá a disminuir el comercio ilegal y consolidará los programas de conservación.

Se debe reconocer que muchas especies del género *Eumaeus* spp. (Lycaenidae), presentan una distribución geográfica relacionada con las especies de *Zamia*, lo que sugiere que su conservación es dependiente de la conservación de su hospedante (*Zamia* spp.) y de factores externos como el tipo de cobertura vegetal donde sobreviven estas poblaciones de plantas (Ruíz-García et al., 2015; Santos-Murgas & Abrego, 2016).

PRIMER HALLAZGO DOCUMENTADO DE ZAMIA EN CASANARE

En el departamento de Casanare que cuenta con una extensión de 44.640 km², se registra por primera vez, una especie de zamia (*Zamia muricata* Willd.), en la región del piedemonte llanero, en los municipios de Aguazul y Tauramena, en zonas en las que los cambios en el uso del suelo han sido frecuentes y persistentes durante largos periodos de tiempo, convirtiendo estas áreas principalmente como potreros para ganado (Figura 7). Por lo anterior, se recopila información de esta especie obtenida de trabajo en campo y literatura, para evaluar su estado actual.

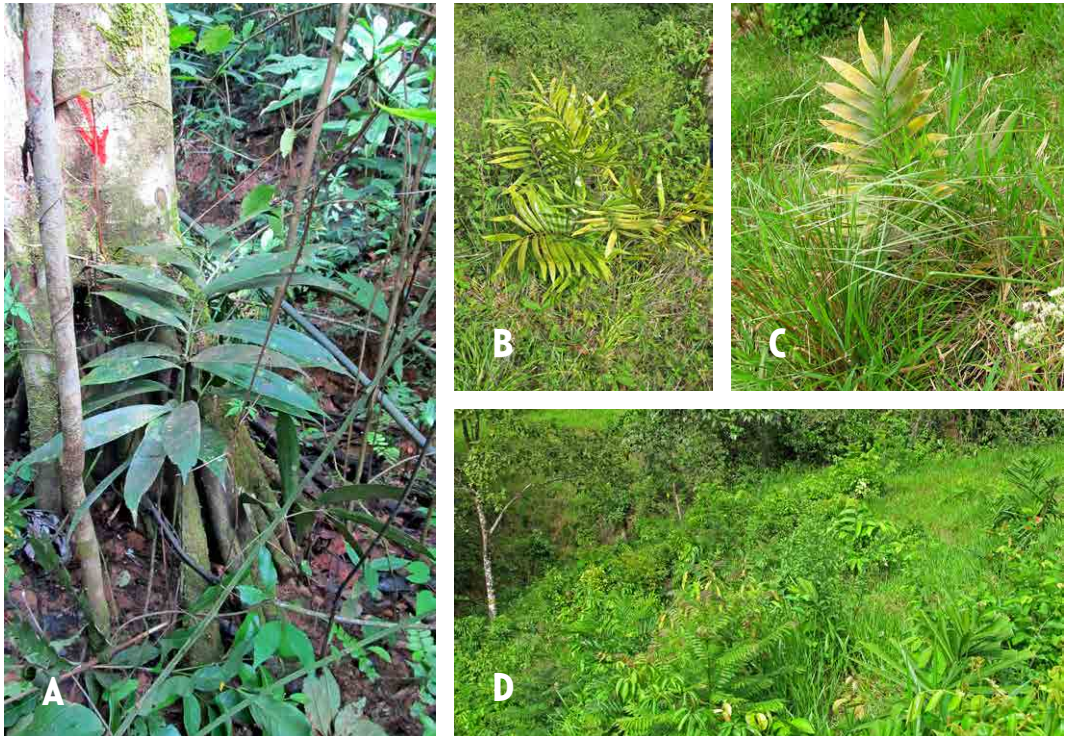


Figura 7. Hábitat donde crece *Zamia muriata*. **A.** Interior de bosque, con hojas verde oscuro; **B-C.** Individuos creciendo en zonas de abiertas (pastizales) con exposición al sol; **D.** Distribución agrupada de individuos de zamias.

***Zamia muricata* Willd.**

Dioica con tallos subterráneos y presentar en la parte superior catafilos triangulares; las hojas emergen del ápice del tallo a manera de corona como en las palmas y algunos helechos arborescentes (e.g. *Cyathea* spp.); las hojas alcanzan hasta los 1.5 m de longitud, con un raquis que presenta escasos agujones y hasta 20 pares de foliolos sésiles, cartáceos, con una base de color verde amarillento y un ápice con dientes de diferente tamaño y distancia entre ellos. Se observó dimorfismo foliar en individuos juveniles, empezando su desarrollo de forma elíptica a obovada y posteriormente se registran oblongo-lanceoladas. A su vez, hay individuos que registran predominio de alguna de estas dos formas en todas sus hojas (Figura 8). Los estróbilos femeninos son de color marrón con un leve tomento rojizo, presentan tamaños hasta de 25 X 13 cm, circunferencia en la parte media de 18 cm y pedúnculo hasta de 9 cm. Las semillas son piriformes, presentan un sarcotesta de color rojo con un tamaño de 1.5-2.5 X 1-1.5 cm. Se observaron tres conos masculinos en la misma planta, caídos y de color marrón claro (Figura 9).



Figura 8. Estructuras vegetativas de *Zamia muriata*. **A-B.** Plántulas de *Zamia*; **C-F.** Individuos en varias etapas de desarrollo, localizados en zonas con diferente luminosidad.



Figura 9. Estructuras reproductivas y semillas de *Zamia muriata*. **A.** Cono femenino juvenil; **B.** Cono femenino maduro; **C.** Germinación de *Zamia*; **D.** Semillas con testa roja; **E-F.** Conos femeninos maduros con semillas expuestas.

Las diferencias morfológicas de los individuos monitoreados con respecto a la descripción de *Zamia muricata* Willd., realizada por Stevenson (2001) y López-Gallego (2015) son:

- a) Los megaestróbilos son más largos y anchos;
- b) Las placas del cono femenino presentan un mayor ensanchamiento en la parte superior (Figura 10), y
- c) Las hojas nuevas son de color marrón, pero sin tomento abundante.



Figura 10. Estructura reproductiva femenina (megaestrobilo) de *Zamia muricata*. **A.** Vista lateral; **B.** Vista apical; **C.** Vista general.

Hábitat. La especie se considera típica de bosques secos y húmedos tropicales en el Caribe y la región Andina en Colombia; a su vez, las poblaciones han sido registradas en suelos bien drenados, en sotobosque y en zonas con buena cobertura de dosel (López-Gallego, 2015); sin embargo, se amplía a zonas de sabana continguas al piedemonte llanero, en áreas expuestas a la radiación solar directa y bosques con luminosidad de alta a media (Figura 11).



Figura 11. Hábito de *Zamia muricata*.

Funciones ecológicas. Dentro de las funciones que esta especie presenta, se destacan: recurso para artrópodos con dieta herbívora y polinizadores especialistas, fijación de nitrógeno y refugio para animales pequeños (insectos y otros artrópodos, etc.) en las bases de las hojas donde se acumula hojarasca (Figura 12). En dos individuos se observaron larvas y pupas de una especie de mariposa del género *Eumaeus*, que es frecuente en las especies de este género (López-Gallego, 2015; González, 2004).



Figura 12. Importancia ecológica de *Zamia*. **A** y **C**. Saltamonte sobre foliolo de *zamia*; **B**. Individuo sembrado de *Zamia muricata*.

Distribución. Se ha encontrado en Colombia y Venezuela, en altitudes entre los 500 y 1.400 m. en Colombia, en el municipio de Uribí, Parque Nacional Natural Macuira, en el Cerro Huanечи (región geográfica del Caribe).

En los trabajos adelantados por Gómez-Parra (2014) y Vega-Aguilar (2015), en los municipios de Tona y Bucaramanga, cerca de los Ríos Tona y Suratá (región geográfica de los Andes), se había considerado que era *Z. muricata*; no obstante, después de una revisión detallada se concluyó que correspondía a *Z. incognita* (A. Rojas, com. pers.). A pesar de esto, para López-Gallego (2015), se estima a partir de algunos especímenes observados que podría encon-

trarse en los llanos orientales. Lo anterior, es afianzado en el presente documento, registrándose para los municipios de Aguazul y Tauramenta, Casanare.

Amenazas. Las poblaciones de esta especie se localizan en fragmentos de bosque pequeños (<500 ha), con un hábitat muy degradado y su abundancia es baja a moderada (<1000 individuos en la mayoría de sus poblaciones) (López-Gallego, 2015) (Figura 13).



Figura 13. Plantas sembradas de *Zamia muricata*. **A-B.** Se observa ramoneo de los foliolos por parte de ganado bovino.

Categorización UICN. *Zamia muricata* se categorizó como vulnerable (VU) en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2010), posteriormente en la Resolución 1912 de 2017 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, se menciona dentro de las especies silvestres de plantas amenazadas de Colombia, en la categoría en peligro (EN), basada en el Plan de Acción para la Conservación de las Zamias de Colombia (López-Gallego, 2015), quien la evaluó a

partir del parámetro de distribución geográfica AOO (área de ocupación < 500 km²; menos de 5 localidades reportadas con poblaciones y disminución continua de la calidad del hábitat) (Vega, 2015). De otro lado, la presencia de esta especie en el departamento de Casanare, incrementa el área de distribución geográfica y deja ver que, a pesar del esfuerzo por conocer sobre este grupo taxonómico en el país, hace falta explorar varias zonas del país.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, D. (2004). Demografía y genética de poblaciones de *Zamia loddigessi* Mig. (Zamiaceae) en el Centro de Veracruz, México. Tesis de grado. Biología. Universidad Veracruzana. 69 p.
- Bowers M.D. & Farley, S. (1990). The behavior of grey jays, *Perisoreus canadensis*, towards palatable and unpalatable Lepidoptera. *Animal Behavior*, 39: 699-705.
- Brenner, E.D., Stevenson, D.W. & Twigg, R.W. (2003). Cycads: evolutionary innovations and the role of plant-derived neurotoxins. *TRENDS in Plant Science*, 8(9): 446-452.
- Cabellos, N. Biodiversidad Virtual [consultado: octubre 22 de 2018] en: <https://www.biodiversidadvirtual.org/taxofoto/glosario/1416>
- Calderón, E., Galeano, G. & García, N. (eds.). (2005). Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, frailejones y zamias. La serie Libros Rojos de Especies amenazadas de Colombia. Instituto Alexander Von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Calonje, M., Kay, J. & Griffith, M.P. (2011). Propagation of cycad collections from seed: applied reproductive biology for conservation. *Sibbaldia*, 9: 77-96.
- Castillo-Guevara, C. & Rico-Gray, V. (2002). Is cycasin *Eumaeus minyas* (Lepidoptera: Lycaenidae) a predator deterrent?. *Interciencia*, 27: 465-470.
- Chamberlain, C.J. (1926). Hybrids in cycads. *Botanical Gazette*, 81: 401-418.
- Clark D.B. & Clark D.A. (1991). Herbivores, herbivory, and plant phenology: patterns and consequences in a tropical rain-forest cycad. In Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W., Benson, W.W. (Eds.). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley. New York. 209-225 p.
- D'Abbrera, B. (1995). Butterflies of the Neotropical region. Part VII, Lycaenidae. Hill House, Victoria, Australia. 1098-1270 p.
- Dehgan, B. (1983). Propagation and growth of cycads. A conservation strategy. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 96: 13-139.
- DeVries, P.J. (1976). Notes on the behavior of *Eumaeus minyas* (Hübner) (Lepidoptera: Lycaenidae) in Costa Rica. *Brenesia*, 8: 103.
- DeVries, P.J. (1983). *Zamia skinneri* and *Zamia fairchildiana* (zamia, palmera siempre verde, cycad). In Janzen, D.H. (Ed.) *Costa Rican Natural History*. University Chicago Press. Chicago. 349-350 p.

- Donaldson, J.S., Dehgan, B., Vovides, A.P. & Tang, W. (2003). Cycads in trade and sustainable use of cycad populations. In: Donaldson, J. (ed.). Cycads: status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 48-53.
- Gómez-Parra, R.S. (2014). Caracterización demográfica y del hábitat de una población de *Zamia muricata* Willd. para apoyar el programa de conservación integral de especies de plantas prioritarias del bosque seco tropical. Tesis de pregrado. Programa de Biología. Universidad Industrial de Santander.
- González, F. (2004). Herbivoría en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae) por parte de *Eumaeus* (Lepidoptera: Lycaenidae). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 107: 233-243.
- Lamas, G. (2004). Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist, Part 4A: Hesperioidea Papilionoidea. Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers, Florida. 439 p.
- López-Gallego, C. & Idárraga, A. (2001). Diagnóstico del estado de conservación de las especies de Zamiaceae del Departamento de Antioquia (Colombia). Actualidades Biológicas, 23(75): 23-31.
- López-Gallego, C. (2008). Demographic variation in cycad populations inhabiting contrasting forest fragments. Biodiversity and Conservation, 17: 1213-1225.
- López-Gallego, C., Calonje, M. & Idárraga, A. (2011). Conservation action plan for *Zamia encephalartoides* in Colombia. Conservation Leadership Programme, UK.
- López-Gallego, C. (2015). Plan de acción para la conservación de las zamias de Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible – Universidad de Antioquia, Instituto de Biología. Grupo de Investigación EECO (Ecología Evolutiva y Conservación). 163 p.
- Marler, T.E. (2010). Cycad mutualist offers more than pollen transport. American Journal of Botany, 97(5): 841-845.
- Meerow, A.W., Salas-Leiva, D.E., Calonje, M., Francisco-Ortega, J., Griffith, M.P., Nakamura, K., Jiménez-Rodríguez, F., Lawrus, J. & Oberli, A. (2018). Contrasting demographic history and population structure of *Zamia* (Cycadales: Zamiaceae) on six islands of the Greater Antilles suggests a model for population diversification in the Caribbean clade of the genus. International Journal of Plant Sciences, 179(9): 730-757.
- Norstog, K.J., Stevenson, D.W. & Niklas, K.J. (1986). The role of beetles in the pollination of *Zamia furfuracea* L. fil. (Zamiaceae). Biotropica, 18: 300-306.
- Norstog, K.J. & Nicholls, T.J. (1997). The biology of the Cycads. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- Parker, M.A. (1995). Plant fitness variation caused by different mutualist genotypes. Ecology, 76(5): 1525-1535.
- Radha, P. & Singh, R. (2014). Notes on insect diversity of Indian *Cycas* species. International Journal of Interdisciplinary and Multidisciplinary Studies (IJIMS), 1(9): 78-85.
- Ruiz-García, N., Méndez-Pérez, B.Y., Velasco-García, M.V., Sánchez de la Vega, G. & Rivera-Nava, J.L. (2015). Ecología distribución, ciclo biológico y tabla de vida de *Eumaeus toxea* (Lepidoptera: Lycaenidae) en la provincia

- fisiográfica Costa de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 998-1003.
- Santos Murgas, A. & Abrego, J.C. (2016). Historia Natural de *Eumaeus godarti* (Lycaenidae, Lepidoptera) y herbivoría en *Zamia manicata*. *Revista Colón Ciencias, Tecnología y Negocios*, 3(1): 36-48.
- Stevenson, D. (2001). Cycadales. *Flora de Colombia*, 21: 1-92.
- Tang, W. (1987a). Insect pollination in the cycad *Zamia pumila* (Zamiaceae). *American Journal of Botany*, 74(1): 90-99.
- Tang, W. (1987b). Heat production in Cycad cones. *Botanical Gazette*, 148: 165-174.
- Tang, W. (1993). Heat and odour production in cycad cones and their role in insect pollination. In: Stevenson, D.W. & Norstog, K.J. (eds). *Proceedings of Cycad 90, the Second International Conference on Cycad Biology*. Milton, Queensland: Palm and cycad societies of Australia, 140-147.
- UICN, 2010. Guidelines for using the UICN Red List categories and criteria, Version 8.1. Commission on Standards and Petitions - UICN, Switzerland.
- Vega Aguilar, J. (2015). Descripción de la demografía, el hábitat y la variabilidad en rasgos funcionales de cuatro subpoblaciones de *Zamia muricata* willd. en bosques secos de Santander. Pasantía de investigación. Escuela de Biología. Universidad Industrial de Santander.
- Vorster, P. (1995). Aspects of reproduction of cycads. 2. An annotated review of known information. In: Vorster, P. (Ed.). *Proceedings of the Third International Conference of Cycad Biology*. Stellenbosch, South Africa: Cycad Society of South Africa, 379-387.