

## Análisis panbiogeográfico de *Diospyros* spp. (Ebenaceae) en México\*

## Panbiogeographic analysis of *Diospyros* spp. (Ebenaceae) in Mexico

Roger García Díaz<sup>1</sup>, Jesús Axayacatl Cuevas Sánchez<sup>2§</sup>, Sergio Segura Ledesma<sup>3</sup> y Francisco Basurto Peña<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo, Carretera México-Texcoco, km 38.5 Chapingo, Estado de México, C. P. 56230. (rfgarciadiaz@gmail.com). <sup>2</sup>Banco Nacional de Germoplasma Vegetal. Universidad Autónoma Chapingo, Carretera México-Texcoco, km 38.5 Chapingo, Estado de México, C. P. 56230. Tel. 01 595 9521614. <sup>3</sup>Centro Regional Universitario Centro Occidente (CRUCO). Universidad Autónoma Chapingo. Periférico Paseo de la República Núm. 1000, Colonia Lomas del Valle, Morelia, Michoacán, México. C. P. 58170. Tel. 01 443 3161489. (ssegura@correo.chapingo.mx). <sup>4</sup>Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Copilco, Coyoacán, México, D. F. Tel. 01 55 56228983. (abasurto@ib.unam.mx). Ciudad de México, México. <sup>§</sup>Autor para correspondencia: jaxayacatl@gmail.com.

### Resumen

*Diospyros* (Ebenaceae) está conformado por alrededor de 500 especies, 120 están en América y más de 20 en México. Su distribución es tropical y se sostiene que se originó en *Gondwana* occidental. Este estudio es un análisis de la distribución geográfica de 1 452 sitios de colecta de 20 especies integrados en Global Biodiversity Information Facility (GBIF), con un enfoque panbiogeográfico; aplicando un método combinado para el análisis de trazos y dos análisis de parsimonia de endemismos asociados al mapa de regiones bioecográficas de México y al de tipos de vegetación. La distribución principal del género es en el centro y sur del país constituyendo un elemento típicamente neotropical. Utilizando los trazos individuales se obtuvieron dos nodos principales, el primero en el centro de Veracruz y el segundo en el nororiente de la península de Yucatán. El análisis de parsimonia agrupa a las provincias de Yucatán, Petén, Golfo de México, Depresión del Balsas, Costa del Pacífico, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur, Oaxaca y Altiplano Zacatecano-Potosino en un sólo grupo. Este grupo concuerda con el dominio Mesoamericano y Antillano y con el dominio Mexicano de Montaña o Zona de Transición Mexicana. El análisis de los sitios de presencia

### Abstract

*Diospyros* (Ebenaceae) consists of about 500 species, 120 are in America and more than 20 in Mexico. Its distribution is tropical and is held to have been originated in western *Gondwana*. This study is an analysis of the geographical distribution of 1452 collection sites of 20 species integrated into the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), with a panbiogeographic perspective; using a combined method for the analysis of strokes and two parsimony analysis of endemism associated with the map of Mexico's bioecographic regions and vegetation types. The main distribution of the genus is in the centre and south of the country as a typical neo-tropical element. From the individual strokes, two main nodes were obtained, the first one in central Veracruz and the second one in north-eastern Yucatan peninsula. Parsimony analysis groups the provinces of Yucatan, Petén, Gulf of Mexico, the Balsas Depression, Pacific Coast, Sierra Madre Oriental, Volcanic Belt, Sierra Madre del Sur, Oaxaca and Zacatecas-Potosi Altiplano in one group. This group is joint with the Mesoamerican and Antillean domain and the Mexican Mountain domain or Mexican Transition Zone. The analysis of the sites

\* Recibido: junio de 2014  
Aceptado: diciembre de 2014

evidenció a los bosques tropicales como grupos basales. Los resultados soportan la tesis de su origen e ideas sobre su diversificación geográfica y biológica, involucrando eventos dispersalistas y vicariantes, relacionados con eventos geológicos como la formación del Eje Volcánico Transversal. La mayoría de estas especies son de amplia distribución ya que se encuentran en más de una provincia, siendo la Costa del Pacífico, el Golfo de México y el Eje Volcánico las que cuentan con mayor riqueza: 12 especies cada una. Se postula que *Diospyros* concuerda con la migración de especies de la región Neotropical hacia la Zona de Transición Mexicana.

**Palabras clave:** *Diospyros*, *Gondwada*, endemismos, panbiogeográfico, parsimonia.

## Introducción

El género *Diospyros* es el más representativo de la familia Ebenaceae con más de 500 especies, más de 100 en el continente americano y más de 20 en territorio mexicano. La última revisión comprensiva del género data del siglo XIX (Hiern, 1873); aunque recientemente las especies mesoamericanas han sido revisadas (Whitefoord y Knapp, 2009; Provance y Sanders, 2006; 2009; Provance *et al.*, 2008) y actualmente se lleva a cabo una revisión de las especies netropicales (Wallnöfer, 2001, 2009, 2010, 2012, 2013 y 2014). No existe un estudio biogeográfico del género en México. La distribución principal se presenta en zonas tropicales y subtropicales; muchas de las especies del género son árboles dioicos de porte bajo y medio que crecen en bosques a bajas densidades poblacionales. Pocas especies han penetrado en zonas montañosas y templadas. Muchas de estas especies crecen en regiones húmedas, cerca de ríos o zonas inundables; así como algunas prefieren tipos de vegetación secos, sabanas y bosques caducifolios (Wallnöfer, 2001).

El género estudiado cuenta con numerosos recursos de importancia económica; los de mayor reconocimiento son sus frutos y madera (ébano). *Diospyros kaki* es la especie más reconocida por su fruto, persimonia o kaki, producido a gran escala por múltiples variedades en Asia Oriental, China, Japón y Korea (Singh y Joshi, 2011). En México, la especie más aprovechada es *Diospyros nigra* (Gmel.) Perr. (*D. digyna* Jacq.), que se conoce como zapote negro o *Tlizapotl* en idioma Nahuatl; existen otras de importancia restringida a nivel local, como en el caso de *Diospyros konzattii* conocida también como zapote negro (Whitefoord y Knapp, 2009; Provance *et al.*, 2013).

showed the presence of tropical forests as basal groups. The results support the theory of their origin and ideas on their geographic and biological diversification, involving dispersalist and vicariant events related to geological events such as the formation of the Transverse Volcanic Belt. Most of these species are widely distributed and found in more than one province, being the Pacific Coast, the Gulf of Mexico and the Volcanic Belt those with greater richness: 12 species each. Our premise is that, *Diospyros* joints with the migration of species from the Neo-tropical region towards the Mexican Transitional Zone.

**Keywords:** *Diospyros*, *Gondwada*, endemisms, panbiogeographic, parsimony.

## Introduction

The genus *Diospyros* is the most representative of the Ebenaceae family, with over 500 species, more than 100 in the Americas and 20 in Mexico. The last comprehensive review of this genus dates back to the nineteenth century (Hiern, 1873); even though, Mesoamerican species have been recently reviewed (Whitefoord and Knapp, 2009; Provance and Sanders, 2006; 2009; and Provance *et al.*, 2008) and currently there is a review of neo-tropical species (Wallnöfer, 2001, 2009, 2010, 2012, 2013 and 2014). There is not a biogeographic study of this genus in Mexico. The main distribution occurs in tropical and subtropical areas; many species of the genus are dioecious trees low and medium size growing in forests at low population densities. Few species have penetrated mountainous and temperate zones. Many of these species grow in moist areas, near rivers or floodplains; and prefer some types of dry vegetation, savannas and deciduous forests (Wallnöfer, 2001).

The genus studied has many resources of economic importance; the most recognized are its fruits and wood (ebony). *Diospyros kaki* is the most recognized species by its fruit, persimmon or kaki, mass produced by many varieties in East Asia, China, Japan and Korea (Singh and Joshi, 2011). In Mexico, the most exploited species is *Diospyros nigra* (Gmel.) Perr. (*D. digyna* Jacq.), known as black or *Tlizapotl* Zapote in Nahuatl language; exist others of importance locally restricted, as in the case of *Diospyros konzattii* also known as black Zapote (Whitefoord and Knapp, 2009; Provance *et al.*, 2013).

De acuerdo a Raven y Axelrod (1974) la familia se originó en el Cretáceo en *Gondwana* occidental y presumen que se estableció y diversificó en Eurasia y América del Norte en el Paleoceno. Sin embargo, no hay un estudio panbiogeográfico congruente con esta teoría. Dada su presencia en todos los trópicos del mundo, se espera que en México haya tenido oportunidad de adecuarse a una gran variedad de condiciones ecológicas, tanto tropicales como templadas. El objetivo de este trabajo fue determinar el patrón de distribución de *Diospyros* en México, así como las provincias que se pueden considerar como áreas endémicas de importancia para su conservación.

Con el fin de trazar los patrones de distribución de las especies, se siguió la agrupación propuesta por Provance y Sanders (2006), (2009) y Provance *et al.* (2008), basados en análisis taxonómicos convencionales (Cuadro 1).

According to Raven and Axelrod (1974) the family originated in the Cretaceous in western Gondwana and presumed that was established and diversified in Eurasia and North America in the Paleocene. However, there is no panbiogeographic study consistent with this theory. Given its presence in the tropics of the world, is expected that in Mexico to have a chance to adapt to a variety of both tropical and temperate ecological conditions. In order to test this, the aim of this study was to determine the distribution pattern of *Diospyros* in Mexico as well as the provinces that can be considered as endemic areas of importance for conservation.

In order to map the distribution patterns of the species we followed the grouping proposed by Provance and Sanders (2006), (2009) and Provance *et al.*, (2008), based on conventional taxonomic analysis (Table 1).

**Cuadro 1. Especies de *Diospyros* agrupadas por (A) Provance *et al.* (2008); (B) Provance y Sanders (2006); y (C) Provance y Sanders (2009). \**Taxa* reportados en México.**

**Table 1. *Disopyros* species grouped by (A) Provance *et al.* 2008; (B) Provance and Sanders, 2006; and (C) Provance and Sanders, 2009. \**Taxa* reported in México.**

Complejo	<i>D. rosei</i> (A)	<i>D. salicifolia</i> (B)	<i>D. tetrasperma</i> (B)	<i>D. campechiana</i> (C)
Distinción morfológica	Peciolos ligeramente alados y venación arcolánguida, en donde las principales venas laterales casi forman bucles con las venas superadyacentes.	Flores femeninas solitarias, marcadamente acrescentes, 3-4 lobuladas, cáliz mitriforme persistente en el fruto.	Flores femeninas solitarias, débilmente acrescentes, 4-5 lobuladas, cáliz no mitriforme persistente en el fruto. Fruto +/- gelatinoso	Inflorescencias femeninas de 1-4 flores; cáliz débilmente unido al fruto que permanece en el pedicelo.
Especies aceptadas	<i>D. rosei</i> Standl. *, <i>D. oaxacana</i> Standl. *, <i>D. palmeri</i> Eastwood*, <i>D. californica</i> LM. Johnston*, <i>D. sonora</i> Standl. *, <i>D. texana</i> Scheele*, <i>D. conzattii</i> Standl. *, <i>D. reko</i> i Standl. *,	<i>D. salicifolia</i> Humb & Bonpl ex Wild. *, <i>D. acapulcensis</i> Kunth*, <i>D. aequoris</i> Standl. *, y <i>D. intricata</i> (A. Gray) Standl. *.	<i>D. tetrasperma</i> Sw. *, <i>D. anisandra</i> Blake *, <i>D. johnstoniana</i> Standl & Steyerm. *, <i>D. bumeloides</i> Standl. * y <i>D. yatesiana</i> Standl. Ex Lundell*.	<i>D. campechiana</i> Lundell*, <i>D. hartmanniana</i> Knapp y <i>D. panamense</i> Knapp.
Especies no aceptadas	<i>D. riojae</i> Gomez-Pompa, <i>D. gomezorium</i> Provance & Sanders, <i>D. tuxtensis</i> Provance & Sanders (= <i>D. conzattii</i> Standl.), <i>D. xolocotzi</i> Madrigal & Rzedowski (= <i>D. johnstoniana</i> Standl & Steyerm., <i>D. torresii</i> M, C. Provance & AC. Sanders ( <i>D. oaxacana</i> Standl.) y <i>D. morenoi</i> A. Pool. ( <i>D. reko</i> i Standl.).	<i>D. yucateensis</i> Lundell (= <i>D. salicifolia</i> Humb & Bonpl ex Wild.).		

En el anterior cuadro se resalta la ambigüedad en *D. johnsotniana* Standl & Steyerl. que hace parte de dos complejos, tanto del grupo de *Diospyros tetrasperma* con el nombre aceptado y como del grupo de *Diospyros rosei* con el sinónimo *D. xolocotzi* Madrigal & Rzedowski. Se analizará esta incongruencia geográficamente. Por otra parte *D. nigra* (Gmel.) Perr., la especie de mayor distribución en la república mexicana, silvestre y cultivada, no se encuentra agrupada en ninguno de los complejos publicados; si bien tiene características propias del grupo de *D. tetrasperma*, el tamaño de los frutos y la distribución geográfica no son consecuentes; además según Duangjai *et al.*, 2006, basándose en la secuenciación de regiones de ADN de los plastidios, relacionan este Zapote negro, más con especies suramericanas como *D. cayennensis* y *D. guianensis* más que con *D. yatesiana* y *D. tetrasperma* del complejo *D. tetrasperma* y *D. texana* del complejo *D. rosei*.

## Materiales y métodos

Se construyó una base de datos de la distribución de las especies de *Diospyros* a partir de los registros integrados en la Global Biodiversity Information Facility (GBIF), y se verificó su identidad taxonómica aceptada; los individuos que presentaron coordenadas de distribución geográfica completa, latitud, longitud, estado y municipio, fueron tenidos en cuenta.

Las coordenadas de distribución de cada especie se conectaron de tal forma que la distancia entre los puntos fuese mínima, teniendo en cuenta la curvatura de la Tierra, así se obtienen las redes de tendido mínimo según la teoría panbiogeográfica. Este procedimiento se realizó con el programa PASSaGE 2 (Rosenberg y Anderson, 2011) y Quantum-GIS 2.4 'Chugiak' (Sherman *et al.*, 2007), aplicando el método combinado propuesto por Liria (2008). Los trazos individuales obtenidos de cada especie se intersecaron con los demás de su complejo o grupo para generar los trazos generalizados. Estos trazos del grupo se superpusieron entre sí para obtener los nodos panbiogeográficos.

En el análisis de parsimonia de endemismos (APE) se elaboró una matriz de presencia/ausencia con los trazos individuales de cada especie sobre las provincias biogeográficas (CONABIO, 1997) escala de 1:4 000 000; además, las coordenadas de presencia se asociaron a los tipos de vegetación definidos por Rzedowski (1990, 2006) digitalizados por CONABIO (2014) con escala de 1:4 000 000. En el primero las

In the above Table, the ambiguity in *D. johnsotniana* Standl & Steyerl, highlights, considering this as part of two complexes, as part of the group *Diospyros tetrasperma* with the accepted name and also as part of the group *Diospyros rosei* with the synonymous *D. xolocotzi* Madrigal & Rzedowski. This geographical inconsistency is analysed. On the other hand, *D. nigra* (Gmel) Perr., the most widely distributed species in the Mexican republic, wild and cultivated, it is not grouped in any of the published complexes; considering that it has traits of the group *D. tetrasperma*, the fruit size and geographical distribution are not consistent; besides Duangjai *et al.* (2006), based on the sequencing of DNA regions of the plastids, this black Zapote is related more with the South American species as *D. cayennensis* and *D. guianensis* rather than *D. yatesiana* and *D. tetrasperma* of the complex *D. tetrasperma* and *D. texana* of the *D. rosei* complex.

## Materials and methods

Taking into account the information provided by the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), a database was constructed regarding the distribution of the *Diospyros* species, verifying its accepted taxonomic identity, individuals with a full geographical coordinates, latitude, longitude, State and county, were taken into account.

The coordinates of distribution of each species were connected so that the distance between points were minimal, considering the curvature of the Earth, in this way the laying minimum networks were obtained according with the panbiogeographic theory. This procedure was performed with the PASSaGE 2 software (Rosenberg and Anderson, 2011) and Quantum-GIS 2.4 'Chugiak' (Sherman *et al.*, 2007), applying the combined approach proposed by Liria (2008). The obtained individual strokes of each species were intersected with the others from its group to generate the generalized strokes. These strokes from the group overlapped with each other in order to get the panbiogeographic nodes.

In the Parsimony Analysis of Endemism (PAE) a matrix of presence/absence was developed with the individual strokes of each species on the biogeographical provinces (CONABIO, 1997) scale of 1: 4000000; also the coordinates of presence were associated with vegetation types defined by Rzedowski (1990, 2006) digitized CONABIO (2014) on a scale of 1: 4 000 000. In the first

columnas corresponden a las provincias biogeográficas y las filas el trazo individual de cada especie; la presencia se registró con 1 y la ausencia con 0. Con el fin de enraizar el cladograma se incluyó un área hipotética codificada con ceros. El PAE permite relacionar las subregiones con base en los *taxa* compartidos y así dilucidar los elementos bióticos ancestrales fragmentados por eventos tectónicos o geológicos; los clados resultantes pueden interpretarse como trazos generalizados (Escalante, 2005; Andrés *et al.*, 2006). El análisis de parsimonia se llevó a cabo con el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003) usando la opción New Technology Search (sectorial searches y tree fusing). Los árboles resultantes fueron examinados en Winclada versión 1.0 (Nixon, 2002); y en el caso de obtener varios cladogramas, también se obtuvo el de consenso estricto.

## Resultados

Se extrajeron 1 914 registros de colectas de especies del género *Diospyros* en México, de los cuales 1 452 fueron utilizados en este trabajo por contar con la información geográfica requerida; tras el cotejo del nombre científico aceptado se trabajó con 20 especies. De forma general las especies se distribuyen principalmente en la Zona Neotropical y Transición Mexicana de Montaña. La especie mejor distribuida es *D. nigra* con presencia en 12 provincias, seguida de *D. campechiana* en 10; las especies más restringidas son *D. californica*, *D. intricata*, *D. rekoii* y *D. johnstoniana*, con presencia en una sola subregión biogeográfica. Las provincias con mayor diversidad fueron el Golfo de México, la Costa del Pacífico y el Eje Volcánico, con 10 especies cada una; Baja California fue la única que no reporta ninguna especie de *Diospyros*.

Se obtuvieron 20 trazos individuales que se muestran por sección. Como se mencionó, *D. nigra* no se encuentra ubicado en ningún complejo, pese a ser el taxón de mayor distribución, y el complejo *D. campechiana* sólo cuenta con la especie homónima en México; por esto y por su homología geográfica se analizaron como un mismo grupo, ya que a pesar de sus diferencias morfológicas, ambas especies están emparentadas con otras de Centro y Sur América. Los trazos generalizados de los cuatro complejos se muestran en la Figura 1. Estos trazos convergen en un solo trazo general y dos nodos, el primero localizado en la provincia del Golfo de México alrededor de los municipios de Xalapa, Coatepec y Tlatetela, Veracruz, y el segundo en la provincia

one, the columns correspond to biogeographical provinces and rows to individual stroke of each species; register with 1 the presence and absence with 0. In order to root the cladogram it was included a hypothetical area encoded with zeros. The PAE allows relating sub-regions based on shared *taxa* and thus, elucidate the ancestral biotic fragmented by tectonic and geological events; the resulting clades can be interpreted as generalized strokes (Escalante, 2005; Andrés *et al.*, 2006). The parsimony analysis was performed with the program TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003) using the New Technology Search option (*sectorial searches and tree fusing*). The resulting trees were examined in Winclada version 1.0 (Nixon, 2002); and in the case of obtaining various cladograms, was also obtained the strict consensus.

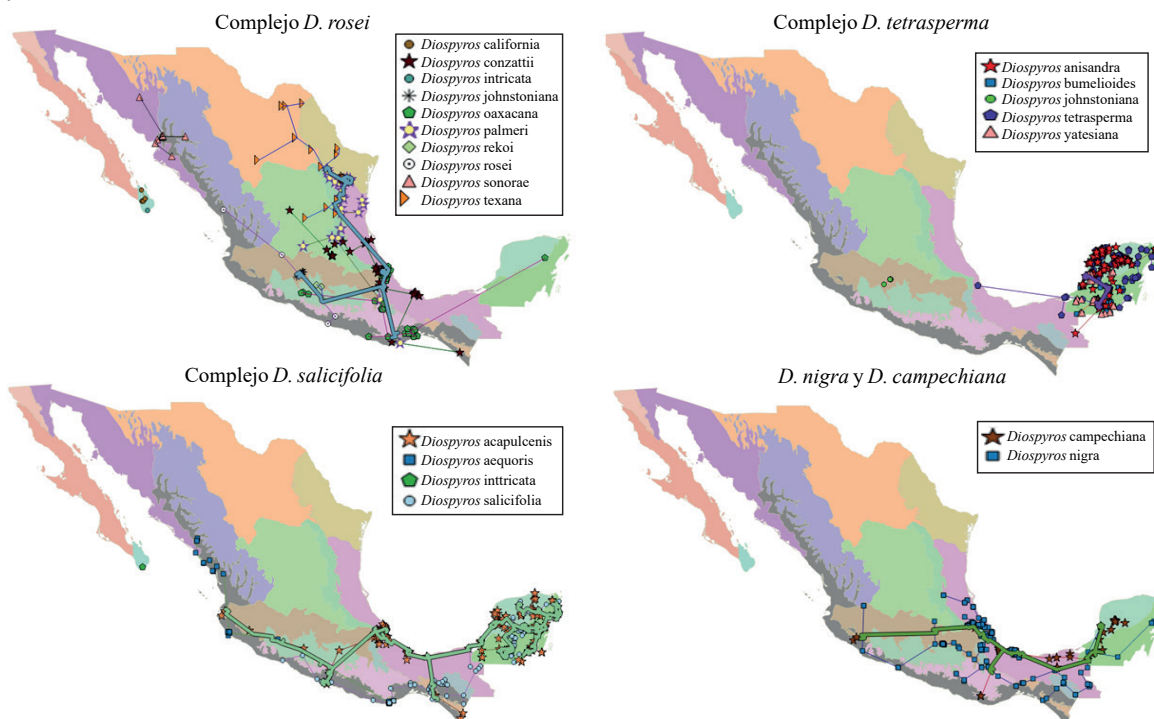
## Results

We extracted 1914 records of collections of several species of the genus *Diospyros* in Mexico, out of which 1 452 were used in this work, because they have the required geographic information. After collating the accepted scientific names, the work was made with 20 species. Generally, the species are mainly distributed in the Neo-tropical Zone and the Mexican Transitional of Mountain. The best distributed species is *D. nigra* with presence in 12 provinces, followed by *D. campechiana* registered in 10; the most restricted species are *D. californica*, *D. intricata*, *D. rekoii* and *D. johnstoniana*, which are present in a single biogeographic sub-region. The provinces with the highest diversity were: the Gulf of Mexico, the Pacific Coast and the Volcanic Belt, with 10 species each; California was the only one who does not report any kind of *Diospyros*.

Twenty individual strokes were obtained, which are showed per section. As mentioned, *D. nigra* is not located in any complex, despite being the most widely distributed taxon, and the complex *D. campechiana* only has the eponymous species in Mexico; for this and for their geographical homology were analysed as a same group, due to that, despite their morphological differences, both species are related to others from Central and South America. The generalized strokes of the four complexes are shown in the Figure 1. These lines converge into a single broad stroke and two nodes, the first one located in the province of the Gulf of Mexico near the cities of Xalapa, Coatepec and Tlatetela, Veracruz, and the second one in the province of

del Petén, municipio de Campeche, Campeche (Figura 4). El trazo generalizado inicia en el suroriente del país hacia la península de Yucatán y hacia el Golfo de México, donde se bifurca en el primer nodo para continuar hacia el norte, occidente y suroccidente.

Petén municipality of Campeche, Campeche (Figura 4). The generalized stroke starts in the southeast of the country to the Yucatan Peninsula and into the Gulf of Mexico, where it bifurcates into the first node to continue north, west and southwest.



**Figura 1. Ubicación geográfica de las especies de *Diospyros* en el mapa de regiones biogeográficas (CONABIO, 1997); así como su trazo individual y el trazo generalizado del grupo.**

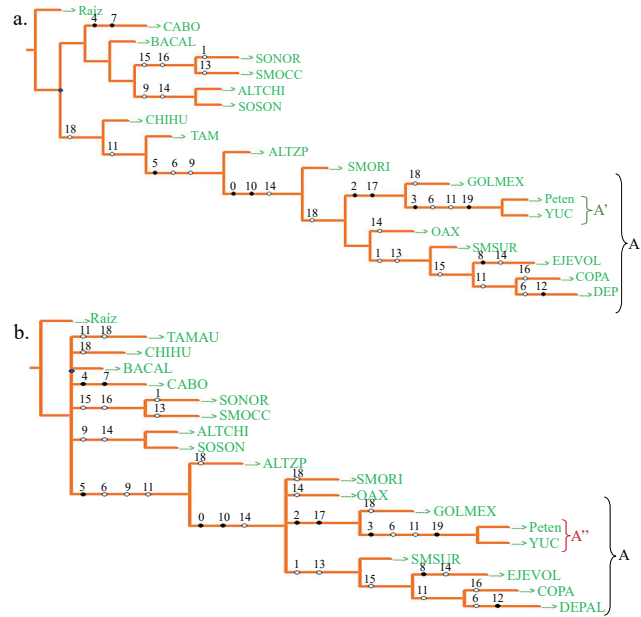
**Figure 1. Maps of *Diospyros* species in biogeographic regions (CONABIO, 1997); and individual stroke and stroke widespread group.**

La matriz de presencia/ausencia de cada trazo específico sobre las regiones biogeográficas de los 20 *taxa* en las provincias biogeográficas se muestra en el Cuadro 1. A partir del APE se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 34, un índice de consistencia de 0.54 y un índice de retención de 0.81. Se muestra uno de los cladogramas y el de consenso estricto, no difiriendo en ninguno de los clados establecidos en los de los árboles encontrados (Figura 2). El clado principal lo sustenta la especie *D. campechiana* que agrupa a las provincias de Altiplano Zacatecano-Potosino, Sierra Madre Oriental, Golfo de México, Petén, Yucatán, Oaxaca, Sierra Madre del Sur, Eje Volcánico, Costa del Pacífico y la Depresión del Balsas, en un primer clado A. Anidado a este clado principal se encuentra el grupo basal (A') que lo sustentan los *taxa* *D. anisandra* y *D. tetrasperma* asociados a las provincias del Golfo de México, Petén y Yucatán; estas últimas dos hermanadas por *D. bumeloides* y *D. yatesiana*. Por último la provincia Del Cabo presenta

The presence/absence matrix of each specific line on the biogeographical regions of the 20 *taxa* in the biogeographical provinces is shown in the Table 1. From the PAE two equally parsimonious trees were obtained with a length of 34, consistency index of 0.54, and a retention index of 0.81. It is shown one of the cladograms and also the strict consensus, not differ in any of the clades established in the trees found (Figura 2). The main clade sustains the species *D. campechiana* which groups the provinces of Zacatecas-Potosi Altiplano, Sierra Madre Oriental, Gulf of Mexico, Petén, Yucatan, Oaxaca, Sierra Madre del Sur, Volcanic Belt, Pacific Coast and Balsas Depression, in a first clade A. Nestled to this major clade is the basal group (A') supported by the *taxa* *D. anisandra* and *D. tetrasperma* associated with the provinces Gulf of Mexico, Petén and Yucatán; the latter two are twinned by *D. bumeloides* and *D. yatesiana*. Lastly the Del Cabo province has an important endemism to be the only region where *D. californica* and *D. intricata* are distributed; also *D. rekoii* is endemic to the Balsas Depression and *D. johnstoniana* to the Volcanic Belt.

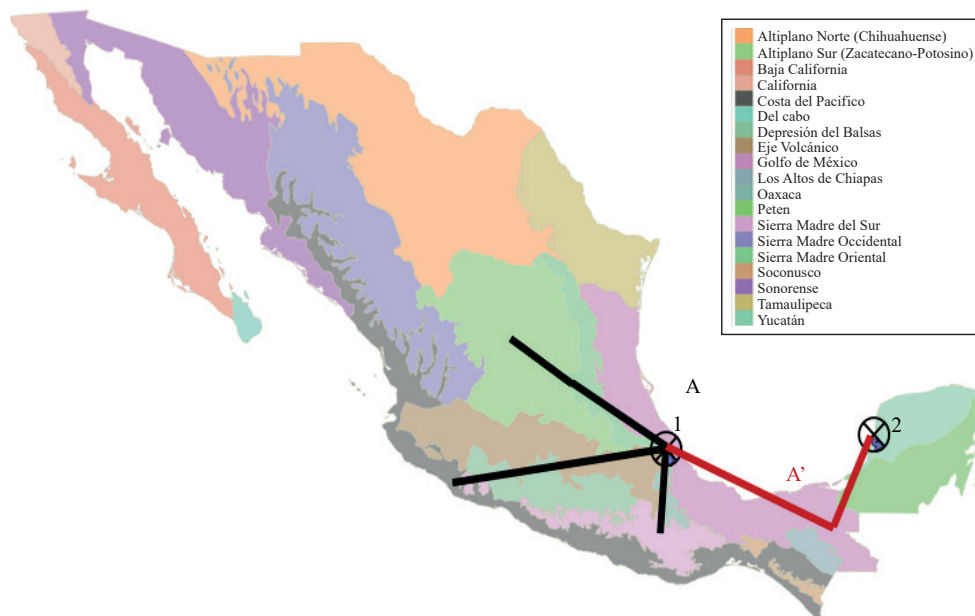
un importante endemismo al ser la única región en donde se distribuyen *D. californica* y *D. intricata*; también *D. rekoii* es endémica de la Depresión del Balsas y *D. johnstoniana* del Eje Volcánico.

La matriz de presencia/ausencia sobre los tipos de vegetación (Cuadro 2), según Rzedowsky (2006), arrojó tres árboles de longitud 36, índice de consistencia 0.55 y de retención 0.54; se muestra uno de los árboles y el de consenso estricto; longitud 44, índice de consistencia 0.45 e índice de retención de 0.31 (Figura 4). En este árbol se distingue un primer grupo con todos los tipos de vegetación a excepción del pastizal, sustentado por *D. oaxacana*. Anidado en el grupo principal, el siguiente clado, sustentado por *D. acapulcensis*, excluye al matorral xerófilo, único tipo de vegetación donde se distribuye *D. intricata*. Dentro de este grupo se separan los dos últimos clados; el de los bosques templados y secos, de coníferas y encinos y bosque espinoso, sostenido por *D. johnstoniana*, aunque éste grupo no se conserva en el cladograma de consenso estricto; el otro es el clado más basal, conformado por los bosques húmedos y subhúmedos perennifolios, subcaducifolios y caducifolios, es sustentado por *D. anisandra* y *D. tetrasperma*. Por último, la especie *D. rosei* agrupa el bosque tropical subcaducifolio y el caducifolio; este último es el único tipo de vegetación donde se presenta *D. rekoii*.



**Figura 2. a) cladogramas de provincias biogeográficas; L= 34; Ci= 58; Ri= 0.81. b) cladograma de consenso estricto; L= 37; L= 54 y L= 77.** Las terminales representan las provincias y los números las especies de *Diospyros*, tal como se describen en el Cuadro 2.

**Figure 2. a) cladograms of biogeographic provinces; L= 34; Ci= 58; Ri= 0.81. b) strict consensus cladogram; L= 37; L= 54 and L= 77.** Terminals represent the provinces and numbers of the *Diospyros* species, as described in the Table 2.



**Figura 3. Trazo generalizado y nodos obtenidos a partir del análisis de parsimonia en las regiones biogeográficas.** Regiones según la clasificación de la CONABIO (1997).

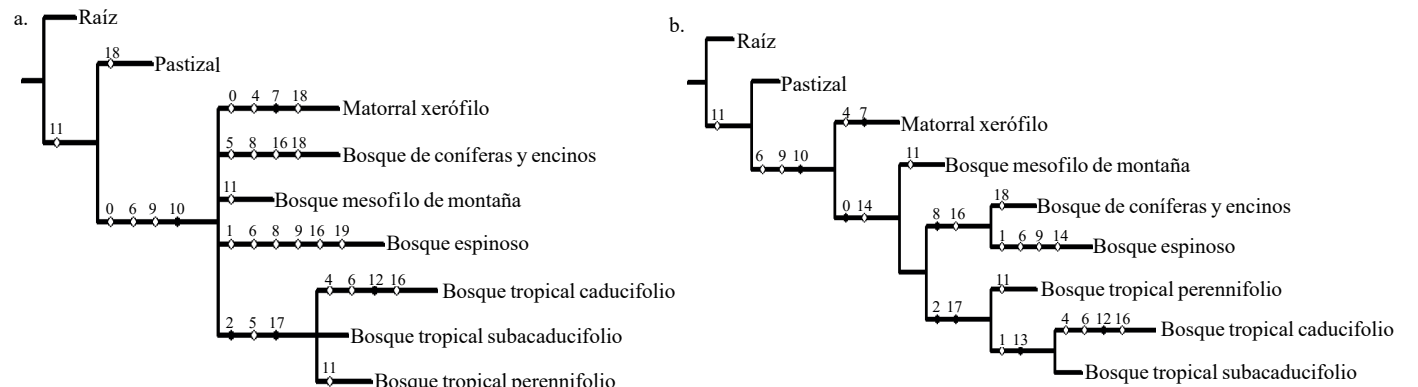
**Figure 3. Generalized stroke and nodes obtained from parsimony analysis in biogeographical regions.** Regions as rated by CONABIO (1997).

**Cuadro 2. Matriz de presencia/ausencia de los trazos individuales de las especies de *Diospyros* en las provincias biogeográficas propuestas por Rzedowski (2006).**

**Table 2. Matrix of presence/absence of individual strokes for *Diospyros* species in the biogeographic provinces proposed by Rzedowski (2006).**

Provincia	0. <i>D. acapulcensis</i>	1. <i>D. aequoris</i>	2. <i>D. anisandra</i>	3. <i>D. bumeloides</i>	4. <i>D. californica</i>	5. <i>D. campechiana</i>	6. <i>D. conzatti</i>	7. <i>D. intricata</i>	8. <i>D. johnstoniana</i>	9. <i>D. nigra</i>	10. <i>D. oaxacana</i>	11. <i>D. palmeri</i>	12. <i>D. reko</i>	13. <i>D. rosei</i>	14. <i>D. salicifolia</i>	15. <i>D. sinaloensis</i>	16. <i>D. sonorae</i>	17. <i>D. tetrasperma</i>	18. <i>D. texana</i>	19. <i>D. yatesiana</i>
Raíz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Copa	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
Peten	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
Depbal	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Yuca	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
Golmex	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0
Smori	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
Smsur	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Altchi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Ejevol	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
Oax	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Altzp	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Chihu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Tamau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Sonor	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Smocc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
Bacal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cabo	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Soson	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Copa= Costa Pacífica; Petén; Depbal= Depresión del Balsas; Yuca= Yucatán; Golmex= Golfo de México; Smori= Sierra Madre Oriental; Smsur= Sierra Madre del Sur; Altchi= Altos de Chiapas; Ejevol= Eje Volcánico; Oax= Oaxaca; Altzp= Altiplano Zacatecano-Potosino; Chihu= Chihuahense; Tamau= Tamaulipas; Sonor= Sonorensis; Smocc= Sierra Madre Occidental; Bacal= Baja California; Cabo= Del Cabo; Soson= Sosenusco.



**Figura 4. a) uno de los cladogramas más parsimoniosos para la matriz de tipos de vegetación; L= 36; Ci= 55; Ri= 0.54. b) cladograma de consenso estricto; L= 44; Ci= 0.45; Ri= 0.31.**

**Figure 4. a) one of the most parsimonious cladograms for the vegetation types matrix; L= 36; Ci= 55; Ri= 0.54. b) strict consensus cladogram; L= 44; Ci= 0.45; Ri= 0.31.**



Las terminales representan los tipos y los números las especies de *Diospyros*, tal como se describen en el Cuadro 3.

The matrix of presence/absence of vegetation types (Table 2) according with Rzedowski (2006), obtained three trees of length 36, consistency index of 0.55 and retention 0.54; one

**Cuadro 3. Matriz de presencia/ausencia de las especies de *Diospyros* en los tipos de vegetación propuestos por Rzedowski (2006).**

**Table 3. Matrix of presence/absence of *Diospyros* species in vegetation types proposed by Rzedowski (2006).**

Tipos de vegetación	0. <i>D. acapulcensis</i>	1. <i>D. aequoris</i>	2. <i>D. anisandra</i>	3. <i>D. bumelioides</i>	4. <i>D. californica</i>	5. <i>D. campechiana</i>	6. <i>D. conzattii</i>	7. <i>D. intricata</i>	8. <i>D. johnstoniana</i>	9. <i>D. nigra</i>	10. <i>D. oaxacana</i>	11. <i>D. palmeri</i>	12. <i>D. rekoii</i>	13. <i>D. rosei</i>	14. <i>D. salicifolia</i>	15. <i>D. sinaloensis</i>	16. <i>D. sonorae</i>	17. <i>D. tetrasperma</i>	18. <i>D. texana</i>	19. <i>D. yatesiana</i>
Raíz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bosque tropical caducifolio	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Bosque tropical subcaducifolio	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1
Bosque tropical perennifolio	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
Matorral xerófilo	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Bosque de coníferas y encinos	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0
Bosque mesófilo de montaña	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Bosque espinoso	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Pastizal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0

## Discusiones

La distribución del género *Diospyros* corresponde con la región Caribeña en zonas húmedas y subhúmedas de Yucatán, Golfo de México, Depresión del Balsas y Costa del Pacífico; con la región Mesoamericana de Montaña o Zona de Transición Mexicana: Eje Volcánico, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y Oaxaca; y escasamente con la región Xerofítica Mexicana en zonas secas (Altiplano Zacatecano-Potosino, del Cabo y Tamaulipeca).

Diversos autores han evidenciado la homología que presentan distintos organismos con variados sistemas de dispersión, debido a que se han visto sometidos a los mismos procesos históricos (Morrone, 2008): aves (Álvarez y Morrone, 2004), coleópteros de diferentes familias (Toledo *et al.*, 2007; Corona *et al.*, 2009). Para este caso, el género *Diospyros* concuerda con Raven y Axelrod (1974), se comporta biogeográficamente como un

of the trees and the strict consensus are shown; length 44, consistency index of 0.45 and retention index of 0.31 (Figure 4). In this tree a first group is distinguished with all vegetation types except for grassland, supported by *D. oaxacana*. Bundled in the main group, the next clade, supported by *D. acapulcensis*, excludes the *Matorral Xerofito*, unique vegetation type where *D. intricata* is distributed. Within this group, the last two clades are separated; the temperate and dry coniferous, oak and thorn-forest, supported by *D. johnstoniana*, although, this group is not retained in the strict consensus cladogram; the other is the most basal clade, consisting of rainforests and sub-humid evergreen, semideciduous and deciduous, supported by *D. anisandra* and *D. tetrasperma*. Finally, the species *D. rosei* groups the tropical deciduous forest and deciduous; the latter is the only type of vegetation which presents *D. rekoii*.

Terminals represent the types and numbers *Diospyros*, as described in Table 3.

elemento Neotropical antiguo, originalmente Gondwánico, relacionado con América Central y del Sur; con un patrón homólogo a los del género *Zanthoxylum*, familia Rutaceae (Puga-Jiménez *et al.*, 2013); a los trazos mesoamericanos del género *Piper*, familia Piperaceae (Quijano-Abril *et al.*, 2006); a los de los coleópteros, específicamente las familias *Bupresitidae* y *Cerambycidae* (Corona *et al.*, 2009; Toledo *et al.*, 2007); a la subfamilia *Charaxinae*, familia *Nymphalidae*, orden Lepidoptera (Maya-Martínez *et al.*, 2011) y las abejas de la tribu Meliponini (Yanez-Ordoñez *et al.*, 2008).

Según las agrupaciones propuestas por Provance *et al.* (2008); Provance y Sanders (2006) y (2009), se reconocen tres trazos generalizados. Las especies del complejo *D. rosei* se distribuyen en las Sierras Meridionales propuestas por Rzedowsky (2006) soportando los climas más cálidos y secos de todo el género, si bien, especies como *D. konzattii* y *D. oaxacana* también se distribuyen en bosques tropicales perennifolios, las demás especies prefieren el bosque tropical sucaducifolio, el de coníferas y encinos, el bosque espinoso y hasta el material xerófilo.

El complejo *D. tetrasperma* se restringe a las zonas húmedas y subhúmedas de la península de Yucatán y parte del Golfo de México, con excepción de *D. johnstoniana* se presenta en el Eje Volcánico Transversal; sin embargo, su especie sinónima *D. xolocotzi* también es agrupada en el complejo *D. rosei* presentando homología geográfica con las demás especies de este complejo; por lo que desde el punto de vista biogeográfico no concuerda con el complejo *D. tetrasperma*. Las especies del complejo *D. salicifolia* se distribuyen principalmente en zonas costeras en bosques tropicales perennifolios y subcaducifolios. Además, *D. campechiana* y *D. nigra* presentan gran homología geográfica y ambas presentan filiación con especies centro y suramericanas, respectivamente (Duangjai *et al.*, 2006; Provance y Sanders, 2009).

La especie de mayor distribución es *D. nigra* con presencia en 12 de las 17 provincias biogeográficas mexicanas; esto se debe, principalmente, a que es la especie de mayor interés antrópico por sus bayas comestibles y es cultivada extensamente (Whitefoord y Knapp, 2009). En el otro extremo están las especies *D. californica*, *D. intricata*, *D. johnstoniana* y *D. rekoii* que están restringidas a una sola provincia, comprometiendo su supervivencia; las dos primeras están en la provincia del Cabo, la tercera en el Eje Volcánico y la última en la Depresión del Balsas. Las

## Discussions

The distribution of *Diospyros* corresponds to the Caribea region in humid and sub-humid areas of Yucatan, Gulf of Mexico, the Balsas Depression and Pacific Coast; with the Mesoamerican Mountain or Mexican Transitional Zone: Volcanic Belt, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur and Oaxaca; and scarcely with Mexican xerophytic region in dry-lands (Altiplano Zacatecano-Potosino, Del Cabo and Tamaulipeca). Several authors have evidenced the homology having different organisms with varying dispersion systems, because they have been subjected to the same historical processes (Morrone, 2008): birds (Álvarez and Morrone, 2004), Coleoptera from different families (Toledo *et al.*, 2007; Corona *et al.*, 2009). For this case, the genus *Diospyros* agree with Raven and Axelrod (1974), it behaves as an ancient biogeographical Neotropical element originally Gondwanic, related to Central and South America; with a pattern counterpart to the genus *Zanthoxylum*, Rutaceae family (Puga-Jimenez *et al.*, 2013); to the Mesoamerican strokes *Piper* genus, Piperaceae family (Quijano-Abril *et al.*, 2006); to the Coleoptera, specifically the families *Bupresitidae* and *Cerambycidae* (Corona *et al.*, 2009; Toledo *et al.*, 2007); to the *Charaxinae* subfamily, family *Nymphalidae*, order Lepidoptera (Maya-Martínez *et al.*, 2011) and bees of the Meliponini tribe (Yanez-Ordoñez *et al.*, 2008).

According to the clusters proposed by Provance *et al.* (2008), Provance and Sanders (2006) and (2009); three generalised strokes are recognized. The species from the *D. rosei* complex are distributed in the Southern Sierras proposed by Rzedowski (2006) supporting the warmer, drier climates of the whole genus, although, species like *D. oaxacana* and *D. konzattii* also distributed in tropical evergreen forests, other species prefer *sub-deciduous* tropical forest, coniferous and oak, thorn-forest to Xerophitic shrub material (Matorral Xerofito).

The *D. tetrasperma* complex is restricted to the humid and sub-humid areas of the Yucatan Peninsula and Gulf of Mexico, except for *D. johnstoniana* presented in the Volcanic Belt (Eje Volcánico Transversal); however, its synonymous species *D. xolocotzi* is also grouped in the complex *D. rosei* presenting geographical homology with other species of this complex; so, from a biogeographical point of view, it does not match the *D. tetrasperma* complex. The species *D. salicifolia* complex are mainly

provincias de Baja California y Chihuahua son las que menos presentan especies de *Diospyros*, con 0 y 1 especies, respectivamente. Las áreas donde se restringen estas especies son valiosas para evitar su extinción (DaSilva, 2011).

En cuanto a las subregiones, las que más especies albergan son la Costa Pacífica, el Golfo de México y el Eje Volcánico, cada una con 10; seguidas de Peten, Yucatán y Depresión del Balsas con 9. En el Golfo de México y el Peten se presentan los nodos panbiogeográficos (NP); el primero nodo concuerda con el nodo oriental encontrado por Contreras-Medina y Eliosa-León (2001) para vegetales y animales, donde convergen el trazo generalizado Sudamericano con el trazo Norteamericano Oriental; también corresponde con el nodo 1 y 2 hallado por Puga-Jiménez *et al.* (2013) para el género *Zanthoxylum*; con el nodo 4 descrito por Yáñez-Ordóñez (2008) para la tribu Meliponini y con el nodo 16 de García (2003) para mamíferos terrestres.

Los NP se pueden interpretar en este caso como centros de diversidad filogenética y de afinidades biogeográficas, o bien como sus límites. Además, las zonas de transición pueden coincidir con NP, los cuales promoverían la diversificación biótica al ser zonas evolutivamente activas (Miguel-Talonia y Escalante, 2013); estas áreas representan eventos vicariantes geográficos y ecológicos que dividieron a los taxones involucrados, por lo que a cada evento de especiación corresponde uno de diversificación geográfica o ambiental (Silvia-Galicia, 2013). Estos nodos representan áreas prioritarias para la conservación de diferentes *taxa*, y especialmente, para los del género *Diospyros*.

Además, el patrón moderno se evidencia por la afinidad entre especies del norte de Suramérica y especies como *D. nigra*, que según los análisis moleculares de Duangjai *et al.* (2006) presenta cercanía con *D. guianensis* y *D. cayennensis*, ambas del nororiente suramericano. Sin embargo, las especies del complejo *D. rosei* se distribuyen ampliamente por el territorio mexicano, aún en la península de California, indicando que este grupo no encontró la barrera del Eje Volcánico y tuvo un ingreso anterior que concuerda con el patrón Neotropical Antiguo. En este complejo también se observan trazos individuales que coinciden con el patrón Mesoamericano de Montaña conformado por especies que se han diversificado en las llamadas Sierras Meridionales (Rzedowsky, 2006), específicamente especies como *D. johnstoniana*, *D. oaxacana*, *D. rosei* y *D. reko* (Morrone, 2008).

distributed in coastal areas in evergreen and semi-deciduous tropical forests. Furthermore, *D. campechiana* and *D. nigra* have large geographical homology and both have affiliation with Central and South American species, respectively (Duangjai *et al.*, 2006; Provance and Sanders, 2009).

The most widely distributed species is *D. nigra* with a presence in 12 of the 17 Mexican biogeographic provinces; this is mainly because it is the species of greatest anthropocentric interest for its edible fruits and is widely cultivated (Whitefoord and Knapp, 2009). At the other side, *D. californica*, *D. intricata*, *D. reko* and *D. johnstoniana* species are restricted to a single province, compromising their survival; the first two are in Del Cabo Province, the third in the Volcanic Belt (Eje Volcánico Transversal) and the last one in the Balsas Depression (Depresión del Balsas). The provinces of Baja California and Chihuahua present the least number of *Diospyros* species, with 0 and 1 species, respectively. The areas where these species are restricted are valuable to avoid extinction (DaSilva, 2011).

As for the sub-regions, those involving more species are: the Pacific Coast, the Gulf of Mexico and the Volcanic Belt, each with 10; followed by Peten, Yucatán and the Balsas Depression with 9. In the Gulf of Mexico and Peten the panbiogeographic nodes (PN) are present; the first node matches with the eastern node found by Contreras-Medina and Eliosa-León (2001) for plants and animals, where converge the Sudamerican generalized stroke with the Eastern American Stroke; also corresponds to node 1 and 2 found by Puga-Jiménez *et al.* (2013) for the genus *Zanthoxylum*; with node 4 described by Yáñez-Ordóñez (2008) for Meliponini tribe and the node 16 by García (2003) for terrestrial mammals.

The PN can be interpreted as phylogenetic diversity centres and biogeographic affinities, or as their limits. In addition, the transition regions may coincide with PN, which would promote diversity because they are biotic evolutionary hotspots (Miguel-Talonia and Escalante, 2013); these areas represent geographic vicariant events and/or ecological that divided the *taxa* involved, so that each speciation event corresponds one of geographic or environmental diversification (Silvia-Galicia, 2013). These nodes represent priority areas for conservation of different *taxa* and especially for those involved in the *Diospyros* genus.

Lo anterior nos lleva a suponer una presencia primera de especies del género *Diospyros* en bosques tropicales, ascendiendo desde la provincia de la Costa Este Centroamericana y desde la provincia del Caribe (Antillana) (Morrone, 2008) para ocupar tempranamente la península de Yucatán y diversificarse siguiendo procesos de dispersión. Por otro lado un ancestro común moderno continuó su distribución hacia el norte hasta encontrar el NP 1, donde convergen cuatro provincias biogeográficas (Golfo de México, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico y Oaxaca) y cuatro tipos de vegetación (bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña y bosques de coníferas y encinos).

Enfrentándose no solo a barreras fisiográficas sino biológicas, enfrentando la vegetación propia del patrón Neártico, lo que sugiere procesos de evolución vicariante. Desde este primer nodo se dispersaron algunas especies adaptadas a condiciones de poca humedad y/o de mayor elevación como *D. texana*, *D. palmeri* que continuaron con su dispersión al norte; mientras que otras especies se dispersaron al occidente y al sur por la región Mesoamericana de Montaña. Con base en estos resultados, este género puede ser considerado como prueba de la transición de especies de la región Neotropical hacia la Zona de Transición Mexicana de Montaña según el modelo que sugiere Miguez-Gutiérrez *et al.* (2013).

## Conclusiones

La amplia distribución de *Diospyros* spp. en México, evidencia gran potencial para su estudio, aprovechamiento y desarrollo

Los atributos de interés antropocéntrico evidenciados por las especies silvestres de *Diospyros* existentes en México, señalan como importante y urgente su desarrollo agronómico y conservación *in situ*.

## Literatura citada

Andrés-Hernández, A.; Morrone, J.; Terrazas, T. y López, L. 2006. Análisis de trazos de las especies mexicanas de *Rhus* subgénero *Lobadium* (Angiospermae: Anacardiaceae). *Interciencia* 12:1-11.


In addition, the modern pattern is evidenced by the affinity between species of northern South America and species as *D. nigra*, which according to molecular analysis of Duangjai *et al.* (2006) presents closeness with *D. guianensis* and *D. cayennensis*, both from the South American north-eastern. However, the species of the *D. rosei* complex are widely distributed through Mexico, even in California peninsula, indicating that this group found no barrier from the Volcanic Belt and had a previous entry that matches the old Neotropical pattern. In this complex, individual strokes were also observed matching the Mesoamerican Mountain pattern formed by species that have diversified in the called Sierras Meridionales (Rzedowski, 2006) specifically species like *D. johnstoniana*, *D. oaxacana*, *D. rosei* and *D. rekoii* (Morrone, 2008).

All of these leads us to assume an initial presence of species of *Diospyros* genus in tropical forests, ascending from the province of Centroamerican East Coast and/or from the Caribbean (Antilles) province (Morrone, 2008) for early settling in the Yucatán Peninsula following dispersion process. On the other hand a common modern ancestor continued its distribution north to find the PN 1, where four biogeographic provinces converge (Gulf of Mexico, Sierra Madre Oriental, Volcanic Belt and Oaxaca) and four vegetation types (tropical evergreen forest, tropical forest deciduous forest, cloud forest and coniferous and oak forest).

Facing not only physiographic but also biological barriers, even the Nearctic pattern vegetation, suggesting a vicariant evolution processes. From the first node they dispersed some species adapted to conditions of low humidity and/or higher elevation like *D. texana*, *D. palmeri* who continued their dispersal to the north; while other species were dispersed to the west and south by the Mesoamerican Mountain Region. Based on these results, this genus can be considered as evidence of the transition of species of the Neo-tropical region towards the Mexican Mountain Transitional Zone according with the model suggested by Miguez-Gutiérrez *et al.* (2013).

## Conclusions

The wide distribution of *Diospyros* spp. in Mexico shows great potential for its study, use and development.

- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1997. Provincias biogeográficas de México escala 1:4 000 000, México, D. F. [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rbiog4mgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rbiog4mgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no).
- Corona, A.; Toledo, V. and Morrone, J. 2009. Track analysis of the Mexican species of Buprestidae (Coleoptera): testing the complex nature of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeography* 36:1730-1738.
- DaSilva, M. B. 2011. Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? *Rev. Biología*. 12-17.
- Duangjai, S.; Wallnöfer, B.; Samuel, R.; Munzinger, J. and Chase, M. W. 2006. Generic delimitation and relationships in Ebenaceae sensu lato: evidence from six plastid DNA regions. *Am. J. Bot.* 93(12):1808-1827.
- Escalante, T.; Rodríguez, G. y Morrone, J. J. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Rev. Mex. Biod.* 76:199-205.
- Goloboff, P.; Farris, J. and Nixon, K. 2003. T. N. T. Tree analysis using new technology. [www.zmuc.dk/public/phylogen](http://www.zmuc.dk/public/phylogen).
- Hiern, W. P. 1873. A monograph of Ebenaceae. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 12:27-300.
- Liria, J. 2008. Sistemas de información geográfica y análisis espaciales: un método combinado para realizar estudios panbiogeográficos. *Rev. Mex. Biod.* 79:281-284.
- Liria, J. 2013. Guía práctica biogeografía (Parte I). Catedra: análisis espaciales y sistemas de información geográfica: aplicaciones en el estudio de la biodiversidad. Unidad Academia de Biodiversidad Animal. Departamento de Biología. Universidad de Carabobo. Venezuela. 29 p.
- Maya-Martínez, A.; Schmitter-Soto, J. J. and Pozo, C. 2011. Panbiogeography of the Yucatan Peninsula base on Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Florida Entomologist* 94(3):527-533.
- Miguel-Talonia, C. y Escalante, T. 2013. Los nodos: el aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. *Biogeografía. Bulletin of the Systematic and Evolutionary Biogeographical Association*. 6:30-42.
- Míguez-Gutiérrez, A.; Castillo, J.; Márquez, J. y Goyenechea, I. 2013. Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Rev. Mex. Biod.* 84(1):215-224.
- Morrone, J. J. 2008. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press. 304 p.
- Nixon, C. 2002. Winclada ver. 1.00.08 New York. [www.cladistic.com/about\\_winc.htm](http://www.cladistic.com/about_winc.htm).
- Nihei, S. S. 2008. Dynamic endemism and 'general' biogeographic patterns. *Biogeografía. Bulletin of the systematic and evolutionary biogeographical Association* 3:2-6.
- Parenti, L. R. and Ebach, M. C. 2009. *Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press. 291 p.
- Provance, M. C.; García-Ruiz, I. and Sanders, A. C. 2008. The *Diospyros salicifolia* complex (Ebenaceae) in Mesoamerica. *J. Bot. Res. Institute of Texas*. 2(2):1009-1100.
- Provance, M. C. and Sanders, A. C. 2006. More american black sapotes: new *Diospyros* (Ebenaceae) for Mexico and Central America. *SIDA*. 22(1):277-304.
- The anthropocentric attributes evidenced by the wild species of *Diospyros* in Mexico indicate an important and urgent development for both, agronomic and *in situ* conservation.
- End of the English version*
- 
- 
- Provance, M. C. and Sanders, A. C. 2009. An overview of the *Diospyros campechiana* complex (Ebenaceae) and descriptions of three new species. *J. Bot. Res. Institute of Texas*. 3(1):85-112.
- Provance, M.; García, R. I.; Thommes, C. and Ross-Ibarra, J. 2013. Populations genetics and ethnobotany of cultivated *Diospyros riojae* Gómez Pompa (Ebenaceae), an endangered fruit crop Mexico. *Genetic Res. Crop Evol.* 60:2171-2182.
- Puga-Jinénez, A. L.; Andrés-Hernández, A. R.; Carrillo-Ruiz, H.; Espinosa, D. y Rivas-Arancibia, S. P. 2013. Patrones de distribución del género *Zanthoxylum* L. (Rutaceae) en México. *Rev. Mex. Biod.* 84:1179-1188.
- Quijano-Abril, M. A.; Calejas-Posada, R. and Miranda-Esquivel, D. R. 2006. Distributions patterns and endemism areas of the Neotropical species of *Piper* (Piperaceae). *J. Biog.* 33:1266-1278.
- Raven, P. H. and Axelrod, D. I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 61:539-673.
- Rosenberg, M. S. and Anderson, C. D. 2011. PASSAGE: pattern analysis, spatial statistics and geographics exegesis. Version 2. *Methods and Evolution* 2:229-232.
- Rzedowski, J. 1990. Vegetación potencial. In: Instituto de Geografía. Atlas Nacional de México, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F. 2(4):8-2.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 504 p.
- Santos, Ch. M. 2011. Sobre a busca de padrões congruentes na biogeografia. *Revista da Biologia*. 6-11.
- Sherman, G. E.; Sutton, Blazek, R.; Holl, S.; Dassau, O.; Mitchell, T.; Morely, B. and Luthman, L. 2007. Quantum GIS ver. 2.4 'Chugiak'. [qgis.org](http://qgis.org).
- Silvia-Galicia, A. L. 2013. Revalorando la historia de los taxones en la reconstrucción biogeográfica. *Biogeografía, Bulletin of the Systematic and Evolutionary Biogeographical Association*. 6:20-29.
- Singh, S. and Joshi, H. 2011. *Diospyros kaki* (Ebenaceae): a review. *Asian J. Res. Pharm. Sci.* 1(3):55-58.
- Toledo, V.; Corona, A. and Morrone, J. 2007. Track analysis of the Mexican species of Cerambycidae (Insecta, Coleoptera). *Rev. Bras. Entomol.* 51:131-137.
- Wallnöfer, B. 2001. The biology and systematics of Ebenaceae: a review. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. B.* 103:485-512.
- Wallnöfer, B. 2009. A revision of neotropical *Diospyros* (Ebenaceae): part 2. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B.* 110:173-211.
- Wallnöfer, B. 2010. A revision of neotropical *Diospyros* (Ebenaceae): part 3. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B.* 111:101-133.
- Wallnöfer, B. 2012. A revision of neotropical *Diospyros* (Ebenaceae): part 5. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B.* 113:223-251.

- Wallnöfer B. 2013. A revision of neotropical Diospyros (Ebenaceae): part 6. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B.* 115:219–235.
- Wallnöfer, B. 2014. A revision of neotropical Diospyros (Ebenaceae): part 7. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B.* 116:153–179.
- Whitefoord, C. y Knapp, S. 2009. Ebenaceae. In: *flora Mesoamericana. Cucurbitaceae a Polemoniaceae.* 4(1):611-616.
- Yáñez-Ordóñez, O.; Trujano, M. y Llorente, J. 2008. Patrones de distribución de las especies de la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) en México. *Interciencia* 33:42-45.