

Patrones de distribución del género *Zanthoxylum* L. (Rutaceae) en México

Distribution patterns of the genus *Zanthoxylum* L. (Rutaceae) in Mexico

Ana Laura Puga-Jiménez¹, Agustina Rosa Andrés-Hernández^{1✉}, Hortensia Carrillo-Ruiz¹, David Espinosa²
y Sombra Patricia Rivas-Arancibia¹

¹Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Puebla, Boulevard Valsequillo y Av. San Claudio Edificio 76, Ciudad Universitaria, Col. Jardines de San Manuel 72570 Puebla, Puebla, México.

²Laboratorio de Biología Comparada, UMIEZ-Facultad de Estudios Superiores-Unidad Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla de 5 de mayo s/n, Col. Ejército de Oriente, 09230 México, D. F., México.

✉ arahdm@yahoo.com.mx

Resumen. El género *Zanthoxylum* tiene distribución pantropical y México es considerado un centro de diversificación para este género. Por tal motivo, se llevó a cabo un análisis de trazos con el programa Trazos 2004® y se realizaron 2 análisis de parsimonia de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés), uno de áreas y otro con los tipos de vegetación donde habitan las especies. Se obtuvieron 21 trazos individuales y 2 trazos generalizados en la Zona de Transición Mexicana de Montaña y Neotropical. Se obtuvieron 3 nodos, 2 se ubican en la transición de las provincias de la Sierra Madre Oriental, Golfo de México y Oaxaca y el otro se ubica en la provincia del Golfo de México. El análisis de simplicidad de endemismos (PAE) agrupa a las provincias de la Costa del Pacífico, el Eje Neovolcánico, el Golfo de México, Oaxaca, Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur, en un conjunto de clados sucesivamente anidados, sustentados por *Zanthoxylum aguilarii*, *Z. culantrillo*, *Z. liebmannianum* y *Z. purpusii* en diferentes ramas. Con el análisis de vegetación se obtuvo un cladograma, en donde los tipos de vegetación de las zonas templadas (bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus* y Coníferas) forman un clado reciente sustentado por *Z. elegantissimum*, *Z. foliolosum* y *Z. melanorhachis*.

Palabras clave: análisis de parsimonia, tipos de vegetación, trazos, *Zanthoxylum*.

Abstract. The genus *Zanthoxylum* has a pantropical distribution pattern. Mexico is considered a center of diversification. Thus, in this work, we performed a track analysis using the program Trazos 2004® and 2 Parsimony Analyses of Endemicity (PAE): the first one was applied for the areas and the second for the vegetation types where the species live. We obtained 21 individual tracks and 2 generalized ones, for the Mexican Mountain Transition Zone and Neotropical region, respectively. We also obtained 3 nodes, 2 of them are located in the transition among Sierra Madre Oriental, Mexican Gulf and Oaxaca provinces and the other one is located in the province of the Mexican Gulf. The PAE groups the provinces of the Pacific Coast, Transmexican Volcanic Belt, Mexican Gulf, Oaxaca, Balsas Basin and the Sierra Madre del Sur in a set of clades successively nested, supported by *Zanthoxylum aguilarii*, *Z. culantrillo*, *Z. liebmannianum* and *Z. purpusii* species, at different branches. The cladogram resulting by the PAE for vegetation types showed that the vegetation types of the temperate zones (cloud forest, *Quercus* and coniferous forest) are closely related in a single clade supported by 3 species *Z. elegantissimum*, *Z. foliolosum* and *Z. melanorhachis*.

Key words: parsimony analysis, vegetation types, tracks, *Zanthoxylum*.

Introducción

El género *Zanthoxylum* L. es de los más diversos de la familia Rutaceae. Se calcula que existen alrededor de 200 especies en el mundo (Reynel, 1995; Kallunki, 2004). Aunque no existe una monografía del género, Kallunki (2004) estima que la mayoría de las especies se distribuyen en Centroamérica y que son, principalmente, de distribución tropical. En la actualidad, la información

sobre estudios de distribución geográfica realizados con este género es escasa. Reynel (1995) propuso 4 zonas de distribución en América: A) andino-amazónica: que abarca Colombia y Perú, con aproximadamente 24 especies; B) México con 17 especies, considerado éste como un centro de diversificación del género; C) española (Haití y República Dominicana) con 17 especies, que asociadas con las de Cuba suman 21 especies; D) sureste de Brasil con 15 especies. Recientemente Beurton (2000) menciona que en las Antillas existen hasta 45 especies y que más del 50% son endémicas.

La última clasificación taxonómica para el género es la propuesta por Reynel (1995), quien clasificó al género en 5 secciones según su morfología floral: 1, *Macqueria* cuyas especies tienen distribución neotropical (amazoníco), con 2 centros de diversificación (Amazonia entre Colombia y Perú y Brasil, cerca de Bahía y Brasilia). Estas especies poseen un estigma discoidal y plano; 2, *Novo* que se distribuye en los trópicos del viejo mundo e incluye a especies con perianto reducido; 3, *Pterota* cuyas especies se distribuyen en el neotrópico mesoamericano (México y Centroamérica) y se caracterizan por poseer flores 4-meras y 2 gineceos con estigma globoso; 4, *Tobinia* que contiene especies endémicas del Neotrópico y se caracteriza por la presencia de flores [4-3]-meras; 5. *Zanthoxylum* que tiene especies en América y en Asia, y que poseen flores 3-meras.

A partir de diferentes estudios panbiogeográficos con distintos taxa de animales y plantas, se ha propuesto que la biota mexicana tiene un componente Laurásico, relacionado con el este y oeste de Norteamérica, y otro Gondwánico, relacionado con América Central y del Sur (Contreras-Medina y Eliosa-León, 2001; Morrone y Márquez, 2001). En particular algunos estudios panbiogeográficos revelan 3 componentes bióticos: 1) Neártico, 2) Transicional (la Zona de Transición Mexicana de Montaña) y 3) Neotropical (Morrone, 2005; Morrone, 2006; Espinosa et al., 2008).

De acuerdo con los patrones de distribución sugeridos por Halfpter et al. (2008) para la entomofauna mexicana, el género *Zanthoxylum* debería ajustar su distribución dentro de un patrón de tipo tropical antiguo. Esto es porque como se distribuye en todos los trópicos del mundo, se esperaría que en México (considerando su antigüedad en esta área) hubiera tenido oportunidad de adecuarse a una gran variedad de condiciones ecológicas, tanto templadas como tropicales. Por esto y para probar lo anterior, el objetivo de este trabajo fue determinar el patrón de distribución de *Zanthoxylum* en México.

El método panbiogeográfico fue propuesto por Croizat (1958, 1964) para representar la distribución geográfica de los taxa, por medio de trazos individuales, trazos generalizados y nodos. Los trazos individuales consisten de una línea que conecta las áreas de distribución disyuntas de los taxones, de tal forma que la distancia entre los segmentos sea mínima (Craw et al. 1999). Los trazos individuales de diferentes taxones que coinciden forman un trazo generalizado, el cual representa una biota ancestral fragmentada por eventos físicos o geológicos, y las localidades o áreas donde 2 o más trazos generalizados que convergen se denominan nodos. Éstos representan sitios con alta riqueza taxonómica, ya que representan fragmentos bióticos y geológicos ancestrales diferentes que se relacionan en el espacio-tiempo (Morrone, 2004).

Por otro lado, el análisis de parsimonia de endemismos (PAE, *sensu* Morrone, 1994) permite construir cladogramas de áreas a partir de matrices de incidencia (donde los renglones 'r' son localidades y las columnas 'c' son especies) indicando presencia (1) o ausencia (0) de especies. Los trazos individuales denotan el espacio ocupado por el taxón. Los clados sustentados por 2 o más taxa son equivalentes a trazos generalizados (Morrone y Crisci, 1995; Morrone 2001, 2004).

Los trabajos que han realizado análisis panbiogeográficos aplicados a plantas son escasos, pero podemos destacar, entre ellos, el realizado por Luna-Vega et al. (2001), quienes reconocieron 2 trazos generalizados en México, con base en 1 266 registros de gimnospermas, angiospermas y pteridofitas. El primer trazo incluye a los bosques de niebla de México y el segundo a la zona sur de México y el norte de América. Estos trazos están sustentados por los géneros *Begonia*, *Elaphoglossum*, *Epidendrum*, *Miconia* y *Peperomia*. Por otro lado, con base en un análisis de compatibilidad, Castillo et al. (2002) reconocieron un trazo generalizado, sustentado por la distribución homóloga de 130 especies de los géneros *Piper*, *Peperomia* y *Cecropia*, el cual recorre desde la península de Baja California, extendiéndose por la vertiente del Pacífico hasta el norte de Ecuador y la Amazonía Brasileña. En el caso de la familia Onagraceae, a partir de la distribución de *Oenothera*, Katinas et al. (2004) reconocieron a las provincias de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, el Cinturón Volcánico Transmexicano y el este de la región Neotropical como zonas con elevado endemismo. En estudios biogeográficos sobre Sapindales, los trabajos de Andrés-Hernández et al. (2006) con el género *Rhus* (Anacardiaceae) obtuvieron 3 trazos generalizados: 1) Baja California y California, 2) Costa del Pacífico y Sierra Madre Occidental, y 3) Tamaulipas, Sierra Madre del Sur, Eje Volcánico Transversal, Altiplano Mexicano y Sierra Madre Oriental; los trazos 2 y 3 apoyan la hipótesis de una Zona de Transición Mexicana. Utilizando como modelo de estudio al género *Bursera* (Burseraceae), Espinosa et al. (2006) reconocieron 12 áreas de endemismo sobre la vertiente del Pacífico mexicano, 6 más en las Antillas, 2 en América Central, otra en América del Sur y una más en las islas Galápagos. Además, con base en estudios panbiogeográficos de otros taxa (aves y coleópteros), los nodos con mayor diversidad filogenética se ubican en la Zona de Transición Mexicana y en la región Neotropical (Álvarez y Morrone, 2004; Corona y Morrone, 2005; Corona y Toledo, 2006; Toledo et al., 2007; Corona et al., 2009). Así también, Yáñez-Ordóñez et al. (2008) analizaron los patrones de distribución de la tribu Meliponini (Hymenoptera) y encontraron 4 trazos generalizados, de los cuales, 3 forman parte del componente Neotropical.

Materiales y métodos

Se elaboró una base de datos de la distribución de las especies del género *Zanthoxylum* L. de acuerdo con los ejemplares depositados en 2 herbarios XAL y MEXU. Asimismo, se consultaron en línea los ejemplares depositados en los herbarios ENCB-IPN, LL-TEX, IEB-BAJIO y CICY, a través de la página Web de la Conabio (www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html). Se verificó el nombre aceptado de las especies y los datos de la distribución geográfica de aquellos ejemplares que presentaron información completa de latitud, longitud, estado, municipio y localidad. Con el programa ArcView 3.2a se proyectaron los puntos de distribución geográfica para las especies registradas en México, en un mapa de las provincias biogeográficas obtenido de la página Web Conabio (1997), con una escala de 1:4000 000. Con los mapas de distribución de las especies se realizaron los trazos individuales y generalizados de las especies y sus nodos a través del programa Trazos 2004® (Rojas-Parra, 2007). Este programa construye los trazos individuales, como redes de tendido mínimo, a partir de las distancias entre localidades donde un taxón está presente, medidas como arcos tangentes sobre un geoide, ya que las distancias euclidianas pueden sobreestimar o subestimar el espacio geográfico, en función de la escala y la proyección cartográfica utilizada.

Para el análisis de parsimonia de endemismos se construyó una matriz de incidencias de las especies en las distintas provincias biogeográficas de México (Conabio, 1997). Por otro lado, se realizó otra matriz de presencia-ausencia de las especies distribuidas en los diferentes tipos de vegetación, según Rzedowski (2006). Esta información fue obtenida de las etiquetas de herbario (ver Apéndice). La información de ambas matrices se analizó por separado con los programas Nona (Goloboff, 1997) y Winclada (Nixon, 2002). Para enraizar los cladogramas se utilizó una área externa hipotética codificada por ceros en la matriz, siguiendo el criterio de Rosen (1988).

Resultados

Se obtuvo un total de 1 427 registros de 62 especies del género *Zanthoxylum* L. que se distribuyen en México, Centroamérica y Sudamérica. En México se han recolectado 25 especies, de las cuales 21 se utilizaron en este trabajo, ya que presentaban la información requerida para realizar la proyección de los puntos de distribución. Las 21 especies del género *Zanthoxylum* se distribuyen de manera general, en las áreas de la Zona Transición Mexicana de Montaña y Neotropical. La especie *Z. fagara* resultó tener la distribución más amplia, mientras que *Z.*

mazatlanum fue la especie con distribución más reducida, restringida sólo a la provincia Sonorense, igual que *Z. trichilioides*, presente sólo en la provincia del golfo de México. El estado con mayor número de especies es Veracruz con 11, mientras que los estados sin registros del género fueron Baja California y Tlaxcala. En cuanto a las provincias biogeográficas con mayor diversidad del género fueron el Golfo de México donde se registraron 19 especies, seguida de la Sierra Madre Oriental con 10, el Eje Neovolcánico con 8 especies, Oaxaca con 7 y, finalmente, la Costa del Pacífico y la Depresión del Balsas con 6 especies cada una.

Se obtuvieron 21 trazos individuales que se muestran por sección: las especies de la sección *Macqueria* se distribuyen en 11 provincias, las de la sección *Pterota* están presentes en 12 provincias, las de la sección *Tobinia* sólo se presentan en la provincia del golfo de México, mientras que las de la sección *Zanthoxylum* están presentes en 6 provincias (Figs. 1a-d). La superposición de estos trazos individuales generó 2 trazos generalizados (Fig. 2). El trazo a incluye la provincia del Golfo de México con una bifurcación; una rama que incluye la provincia de Oaxaca, la Depresión del Balsas y Eje Neovolcánico, en tanto que la otra rama se desvía hacia la Sierra Madre Oriental. Este trazo está apoyado por 14 trazos individuales que corresponden a las especies *Z. aguilarii*, *Z. caribaeum*, *Z. elegans*, *Z. elegans*, *Z. fagara*, *Z. foliolosum*, *Z. hidalgense*, *Z. kellermanii*, *Z. limoncello*, *Z. mazatlanum*, *Z. mayanum*, *Z. melanorrhachis*, *Z. melanostictum*, *Z. procerum* y *Z. trichilioides*. El trazo b recorre desde Guatemala hacia la provincia del Golfo de México, donde una rama se extiende sobre esta provincia hacia el norte y otra rama incluye el Petén y Yucatán. Este trazo resulta de la superposición de 7 trazos individuales que corresponden a las especies *Z. affine*, *Z. arborescens*, *Z. clava-herculis*, *Z. culantrillo*, *Z. liebmannianum*, *Z. mollissimum* y *Z. purpusii*. Los 2 trazos generalizados convergen en 3 nodos distintos. Los nodos 1 y 2 se localizan en la transición entre el extremo sur de la provincia de la Sierra Madre Oriental, la provincia del Golfo de México y la provincia de Oaxaca, a la altura de las sierras del norte de Oaxaca; mientras que el nodo 3 se localiza en la provincia del Golfo de México colindando con la Sierra Madre del Sur, a la altura de los Chimalapas (Fig. 2).

Con base en los trazos individuales se construyó una matriz de presencia-ausencia de los 21 taxa en las distintas provincias biogeográficas (Cuadro 1). A partir del PAE se obtuvieron 2 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 46, un índice de consistencia de 0.45 y un índice de retención de 0.59. Se muestra uno de los árboles más parsimoniosos y el de consenso (Figs. 3a, b), en el cual *Z. arborescens* sustenta el clado principal, donde se

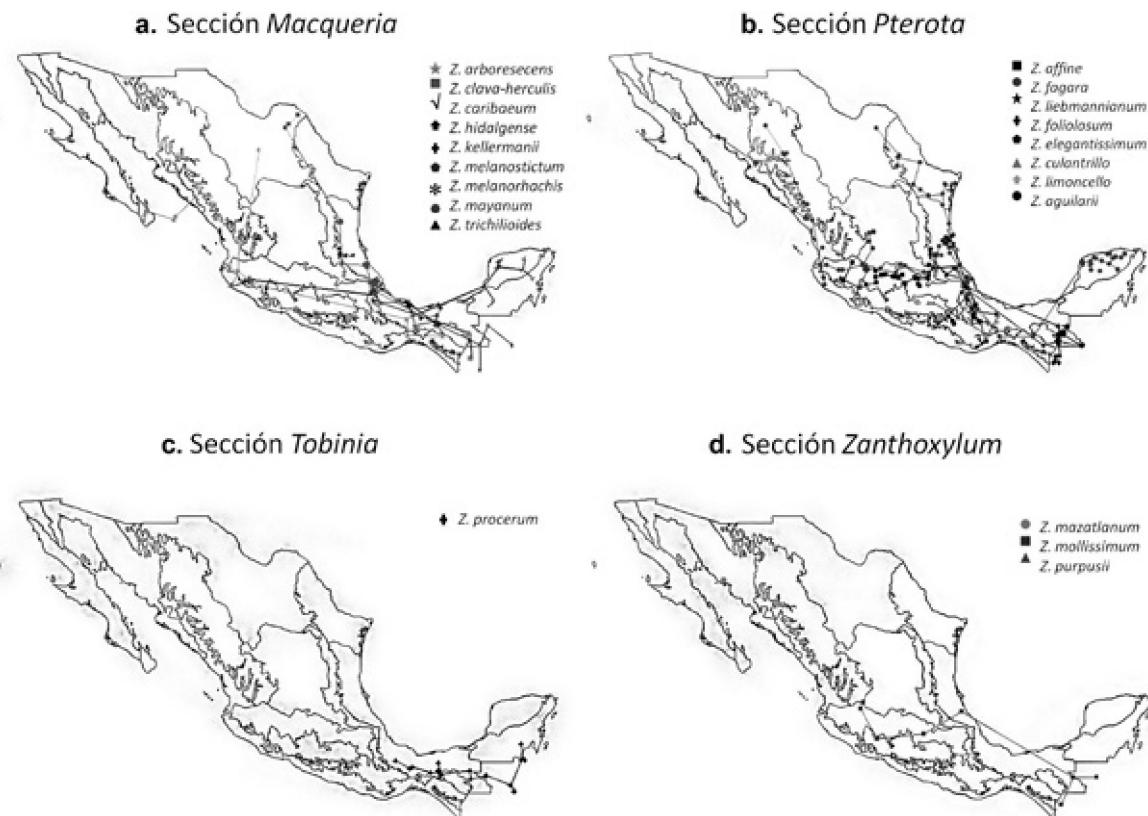


Figura 1. Trazos individuales de las especies del género *Zanthoxylum* por sección.



Figura 2. Trazos generalizados y nodos generados con el programa Trazos 2004®.

encuentran la mayoría de las provincias biogeográficas con excepción del Petén y Yucatán. Anidado en el clado principal, se encuentra un segundo clado A sustentado por *Z. culantrillo* (5) que agrupa 6 provincias (la Costa

del Pacífico, el Eje Neovolcánico, el Golfo de México, Oaxaca, la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur). Por otro lado, las especies *Z. liebmannianum* (11) y *Z. purpusii* (19) sustentan un clado que incluye a 5 provincias,

Cuadro 1. Matriz de presencia/ausencia de las especies de *Zanthoxylum* en las provincias biogeográficas

Provincias biogeográficas	0. <i>Z. arborescens</i>	1. <i>Z. affine</i>	2. <i>Z. aguilarii</i>	3. <i>Z. caribaem</i>	4. <i>Z. clava-herculis</i>	5. <i>Z. culantrillo</i>	6. <i>Z. elegantissimum</i>	7. <i>Z. fagara</i>	8. <i>Z. foliolosum</i>	9. <i>Z. hidalgense</i>	10. <i>Z. kellemannii</i>	11. <i>Z. liebmanniianum</i>	12. <i>Z. limoncello</i>	13. <i>Z. mayanum</i>	14. <i>Z. mazatlanum</i>	15. <i>Z. melanosticum</i>	16. <i>Z. melanorhachis</i>	17. <i>Z. mollissimum</i>	18. <i>Z. procerum</i>	19. <i>Z. purpusii</i>	20. <i>Z. trichilioides</i>
RAÍZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Altiplano norte	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Altiplano sur	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Depresión del Balsas	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Costa Pacífico	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Altos de Chiapas	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Del Cabo	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eje Neovolcánico	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Golfo de México	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Oaxaca	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
Petén	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Sierra Madre Occidental	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sierra Madre Oriental	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
Sierra Madre del Sur	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Soconusco	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sonorense	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Tamaulipecana	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yucatán	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

excluyendo sólo a la de la Costa del Pacífico. Finalmente se encontró que, basado en la presencia compartida de *Z. aguilarii* (2), la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur son provincias hermanas (Fig. 3a). Sin embargo, esta relación no se sostiene en el cladograma de consenso (Fig. 3b).

Para el caso de los tipos de vegetación (Cuadro 2), se obtuvo un cladograma con una longitud de 34, y con índices de consistencia y retención de 0.61 (Fig. 4). En este cladograma se forma un primer clado integrado por 9 tipos de vegetación, de acuerdo con la propuesta de Rzedowski (2006). La especie *Z. fagara* (7) se distribuye en todos los tipos de vegetación, con excepción del pastizal; el subclado A está sustentado por *Z. culantrillo* (5) y mantiene como hermanos al bosque espinoso y al matorral xerófilo, los cuales se desarrollan sobre la parte más seca de la distribución del género. Por su parte, el subclado B, sostenido por *Z. procerum* (18) y *Z. clava-herculis* (4) mantiene unidos en un subclado B' a la vegetación

menos seca, tanto tropical como templada (bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo, bosque de *Quercus* y coníferas). Por otro lado, el subclado B'', sostenido por 3 especies *Z. elegantissimum* (6), *Z. foliolosum* (8) y *Z. melanorhachis* (16) incluye a todos los bosques templados (bosque mesófilo, *Quercus*, coníferas y mixtos). Las especies exclusivas de bosque tropical subcaducifolio perennifolio son *Z. mayanum* (13), *Z. mazatlanum* (14) y *Z. trichilioides* (20); mientras *Z. aguilarii* (2) sólo se encuentra en el bosque tropical caducifolio y *Z. purpusii* (19) sólo en matorral xerófilo (Fig. 4).

Discusión

La mayor diversidad para el género *Zanthoxylum* se encontró en la región Neotropical húmeda y subhúmeda (Golfo de México, Depresión del Balsas y Costa del Pacífico) y en la Zona de Transición Mexicana de Montaña,

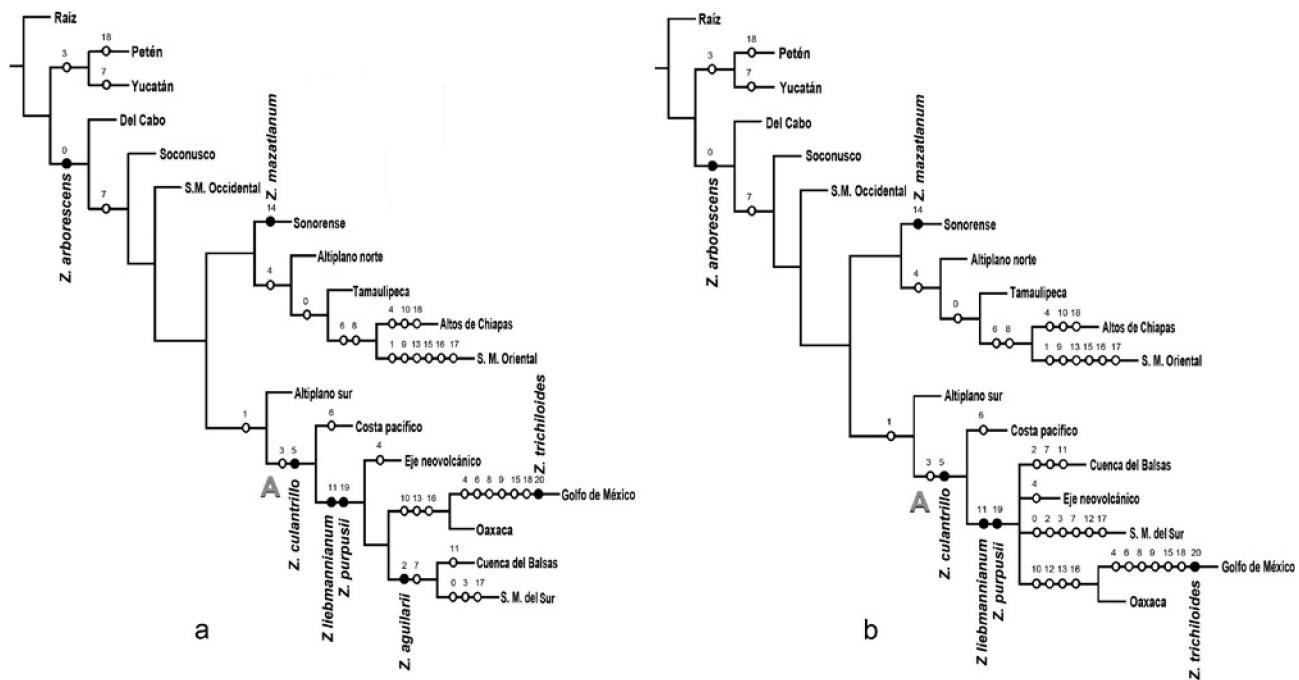


Figura 3. Cladogramas resultado del análisis de PAE de las especies de *Zanthoxylum* en las provincias biogeográficas. a, uno de los 2 cladogramas más parsimoniosos; Log.= 46, IC= 0.45, RI= 0.59; b, cladograma de consenso estricto.

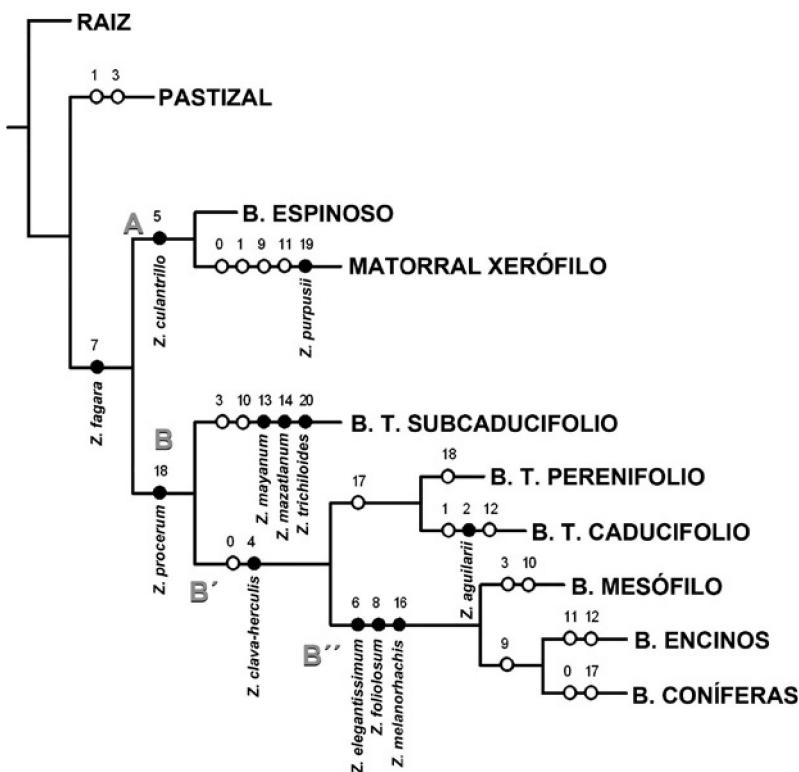


Figura 4. Cladograma resultado del análisis de PAE de las especies de *Zanthoxylum* en los diferentes tipos de vegetación, Log.= 34, IC= 0.61, RI= 0.61.

Cuadro 2. Matriz de presencia/ausencia de las especies de *Zanthoxylum* en los tipos de vegetación propuestos por Rzedowski (2006)

Tipos de vegetación

	0. <i>Z. arborescens</i>	1. <i>Z. affine</i>	2. <i>Z. aguilarii</i>	3. <i>Z. caribaicum</i>	4. <i>Z. clava-herculis</i>	5. <i>Z. culantrillo</i>	6. <i>Z. elegansissimum</i>	7. <i>Z. fagara</i>	8. <i>Z. foliolosum</i>	9. <i>Z. hidalgense</i>	10. <i>Z. kellermanii</i>	11. <i>Z. liebmannianum</i>	12. <i>Z. limoncello</i>	13. <i>Z. mayanum</i>	14. <i>Z. mazatlanum</i>	15. <i>Z. melanostictum</i>	16. <i>Z. melanorhachis</i>	17. <i>Z. mollissimum</i>	18. <i>Z. procerum</i>	19. <i>Z. purpusii</i>	20. <i>Z. trichoides</i>
RAÍZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bosque tropical perennifolio	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Bosque tropical subcaducifolio	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
Bosque tropical caducifolio	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
Bosque espinoso	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pastizal	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Matorral xerófilo	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Bosque de <i>Quercus</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
Bosque de coníferas	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
Bosque mesófilo de montaña	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0

en las Sierras Meridionales (el Eje Neovolcánico, Sierra Madre Oriental, Oaxaca y Sierra Madre del Sur). Esto coincide con otros estudios basados en la diversidad de aves (Álvarez y Morrone, 2004) y con la de coleópteros, específicamente con la familia Buprestidae (Corona y Morrone, 2005; Corona y Toledo, 2006; Corona et al., 2009), así como con la familia Cerambycidae (Toledo et al., 2007). Por otro lado, el género *Zanthoxylum* se comporta biogeográficamente como un elemento del componente Neotropical antiguo, originalmente Gondwánico, relacionado específicamente con América Central y del Sur, con un patrón homólogo con el observado con las especies de abejas de la tribu Meliponini (Yáñez-Ordóñez et al., 2008).

Aunque la mayoría de las especies se encuentran en la provincia del Golfo del México, se observa una tendencia muy marcada a establecerse en las provincias del Eje Neovolcánico y Sierra Madre del Sur, junto con las sierras del norte de Oaxaca, lo que apoya el agrupamiento de éstas en una sola provincia, la cual corresponde a la de las ‘Serranías Meridionales’ propuesta por Rzedowski (2006). Aunque se tienen registros del género en México, es un grupo poco recolectado. Sin embargo, para el presente trabajo se usaron los registros con nombres confirmados y depositados, los cuales contaban con por lo menos 5 registros.

Los análisis realizados, panbiogeográficos y de PAE, sugieren la estrecha relación histórica que hay entre la

Zona de Transición Mexicana de Montaña y la región Neotropical. En distintas ramas del cladograma de áreas se observa esta relación (Fig. 3). Por ejemplo, *Z. liebmannianum* (11), *Z. purpusii* (19) y *Z. aguilarii* (20) mantienen la relación biogeográfica entre las provincias del Eje Neovolcánico, Golfo de México, Oaxaca, Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur.

En el caso de los trazos generalizados, éstos recorren las 2 áreas biogeográficas, coincidiendo con la distribución del género *Oenothera* (Katinas et al., 2004) y con el trazo C encontrado por Luna-Vega et al. (2001). Así también, el trazo a de *Zanthoxylum* coincide con el trazo C, generado para el género *Rhus* (Anacardiaceae), reportado por Andrés-Hernández et al. (2006).

Por otro lado, el análisis de PAE generado a partir de los tipos de vegetación muestra que en el cladograma general de áreas, las más secas, que incluyen el pastizal, el bosque espinoso y el matorral xerófilo, son basales, manteniéndose el matorral xerófilo y el bosque espinoso como ambientes hermanos (con climas BW y BS). Esto está apoyado por la presencia de la especie *Z. culantrillo*. Con base en ello, consideramos la presencia primaria del género en los ambientes secos, en especial en el matorral xerófilo (Fig. 4). Este tipo de vegetación sólo tiene una especie, *Z. purpusii* (19), mientras que por ejemplo *Z. arborescens* (0), *Z. hidalgense* (9) y *Z. liebmannianum* (11) se presentan tanto en el matorral xerófilo como en los tipos de vegetación templada (Fig. 4).

Las especies *Z. mayanum* (13), *Z. mazatlanum* (14) y *Z. trichilioides* (20) resultaron en el análisis ser exclusivas del bosque tropical subcaducifolio. Es posible que, a partir de este tipo de vegetación, *Z. kellermani* (10) se haya dispersado hacia zonas templadas. De acuerdo con nuestros resultados, el matorral xerófilo y el bosque tropical subcaducifolio son los tipos de vegetación en donde probablemente evolucionó la especie ancestral de *Zanthoxylum* y, a partir de ahí, el linaje se expandió y diversificó más recientemente en la historia del género. Las especies derivadas de estos eventos han ido ocupando las zonas templadas, incluyendo las más húmedas (bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus* y coníferas). Lo que confirma nuestra predicción acerca de la distribución ecológica del género, es decir, *Zanthoxylum* tiene un patrón típicamente paleotropical, *sensu* Halfpfer et al. (2008).

La mayoría de las especies de *Zanthoxylum* son de amplia distribución geográfica, ya que se encuentran por los menos en 2 provincias, siendo la del Golfo de México en donde se localizan la mayoría de las especies. Con base en los resultados obtenidos, este género puede ser propuesto como una prueba de la transición de las especies de la región Neotropical hacia la Zona de Transición Mexicana de Montaña (en Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Eje Neovolcánico y Oaxaca).

Agradecimientos

Los autores agradecen al Programa para el Mejoramiento del Profesorado el apoyo para el desarrollo del trabajo de campo del presente estudio, mediante el proyecto PROMEP/1035/08/1641; así como la beca otorgada a la primera autora. A Eloy Herrera por la elaboración de las figuras.

Literatura citada

- Andrés-Hernández, A., J. Morrone, T. Terrazas y L. López. 2006. Análisis de trazos de las especies mexicanas de *Rhus* subgénero *Lobadium* (Angiospermae: Anacardiaceae). *Interciencia* 12:1-11.
- Álvarez, E. y J. Morrone. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* 29:112-120.
- Beurton, C. 2000. Notes on *Zanthoxylum* (Rutaceae) from the Antilles. *Willdenowia* 30:125-130.
- Castillo, M., M. Quijano, S. Rodríguez y D. Miranda-Esquível. 2002. PAE y análisis de compatibilidad de trazos para los géneros *Barnadesia*, *Cecropia*, *Peperomia* y *Piper* en el Neotrópico. *Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica*. Cartagena, Colombia, 2002.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1997. Provincias biogeográficas de México escala 1:4000000. México, D. F.
- Contreras-Medina, R. y H. Eliosa-León. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. In *Introducción a la biogeografía en Latinoamerica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*, J. Llorente y J. Morrone (eds.). México, Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 197-211.
- Corona, A. y J. Morrone. 2005. Track Analysis of the Species of *Lampetis* (Sphingoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*. 41: 37-41
- Corona, A. M. y V. H. Toledo. 2006. Patrones de distribución de la familia Buprestidae (Coleoptera). In *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 333-391
- Corona, A., V. Toledo y J. Morrone. 2009. Track analysis of the Mexican species of Buprestidae (Coleoptera): testing the complex natura of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 36:1730-1738.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. Oxford Biogeography series 11, New York and Oxford. 229 p.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Published by the author, Caracas. 1731 p.
- Croizat, L. 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Published by the author, Caracas. 881 p.
- Espinosa, D., J. Llorente y J. J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography* 33:1945-1958.
- Espinosa, D., S. Ocegueda, C. Aguilar, O. Flores, J. Llorente y B. Vázquez. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In *El capital natural de México*, Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, D. F. p. 33-65.
- Goloboff, P. 1997. Non a parsimony program. www.Cladistic.com/abatnona.htm; última fecha de consulta: 05.X.2013.
- Halfpfer, G., J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. In *Capital natural de México*, Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad, J. Soberón, G. Halfpfer y J. Llorente-Bousquets (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. p. 67-86
- Kallunki, J. 2004. Rutaceae. In *Flowering plants of the Neotropics*, S. S. Nathan, A. Mori, D. W. Henderson y S. heald (eds.). The New York Botanical Garden, Princeton University Press, New Jersey. p. 333-335.
- Katinas, L., J. Crisci, W. Wagner y P. Hoch. 2004. Geographical diversification of tribes Epilobiaeae, Gongylocarpaceae y Onagraceae (Onagraceae) in North America, base on parsimony and track compatibility analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91:159-185.
- Luna-Vega, I., J. J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 228:229-239.

- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.
- Morrone, J. J. 2001. Sistemática, biogeografía, evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 124 p.
- Morrone, J. J. 2004. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 199 p.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:1-72.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin American and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373-401.
- Morrone, J. J. y R. Márquez. 2001. Halfaster's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28:635-650.
- Nixon, C. 2002. Winclada ver. 1.00.08 New York. www.cladistic.com/about_winc.htm; última consulta: 05.X.2011.
- Reynel, C. 1995. Systematics of Neotropical *Zanthoxylum* L. (Rutaceae) with account on the wood anatomy of genus. Tesis doctoral. University of Missouri-St. Louis, Missouri. 657 p.
- Rojas-Parra, C. 2007. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía* 1:31-33.
- Rosen, B. 1988. From fossil to earth history: applied historical biogeography. In *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. A. A. Myers y P. Giller (eds.), A. Giller (eds.). Chapman and Hall. Londres. p. 437-481.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 p.
- Toledo, V., A. Corona y J. Morrone. 2007. Track analysis of the Mexican species of Cerambycidae (Insecta, Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia* 51:131-137.
- Yáñez-Ordóñez, O., M. Trujano y J. Llorente. 2008. Patrones de distribución de las especies de la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) en México. *Interciencia* 33:41-45.

Apéndice. Lista de las especies de *Zanthoxylum* L. y su distribución en los distintos tipos de vegetación con datos del colector y número de colecta; consultadas en los herbarios (MEXU y XAL).

- Z. affine* Kunth. Bosque tropical caducifolio: E. Enríquez 310; A. Navarro y S. Pérez 516; (MEXU). Matorral xerófilo: Díaz 17; P. Hiriart et al. 98; R. Cruz et al. 4656; C. Soto y L. Cortés 2437; M. Díaz-Barrios 6307; J. Labat 1002; X. Madrigal-Sánchez 4282; J. Santos-Martínez 1663; E. Pérez y E. García 1415; J. Santos-Martínez 1834; H. Díaz-Barriga 1098 (MEXU). Pastizal: J. Santos-Martínez 1663; P. Carrillo-Reyes y L. Ortiz-Catedral 2415; M. Nee y K. Taylor 26956; R. Ornelas 975; E. Pérez y E. García 1415 (MEXU); S. Zamudio 4160 (XAL).
- Z. aguilarii* Standl. and Steyermark. Bosque tropical caducifolio: M. Rojas 27; A. Castañeda-Mendoza 324; J. Linares et al. 5413; U. Urquijo 5; E. Palacios 104; E. Martínez 8577; K. Velasco-Gutiérrez 314; A. Saynes 4019; E. Palacios 304 (MEXU).
- Z. arboreascens* Rose. Bosque tropical perennifolio: G. Flores 2133, 2394; E. Martínez 4086; E. Guizar-Nolasco 2715; R. Ramírez 1013; (MEXU). Bosque tropical caducifolio: J. Solís 2634; W. López 1063; G. Castillo et al. 10656 (MEXU). Matorral xerófilo: Ballesteros 441; A. Castañeda 139 (MEXU); P. Tenorio 16562, 16594; G. Flores 2416 (XAL). Bosque de encino: M. Hernández 1; F. Quigley 642; F. Santana et al. 3478; Calónico-Soto et al. 4055. Bosque mesófilo de montaña: L. Estrada 1710; C. Enríquez 1326; J. León 2756; D. Breedlove 43215; L. León 2589; I. Trejo 2562 (XAL).
- Z. caribaeum* Lam. Bosque tropical subcaducifolio: J. Soto 9589; C. Gallardo et al. 348; J. Magallanes 1587; E. Lott 1723, 2282; G. Manríquez-Ibarra 5812; G. Flores 1853; C. Gutiérrez y C. Zola 1206; C. Gutiérrez 3477; J. Calónico 21678; P. Álvaro 161 (MEXU); G. Castillo 6988 (XAL). Pastizal: F. Moreno 598; E. Palacios y G. López 64 (MEXU); G. Castillo et al. 5391 (XAL). Bosque mesófilo de montaña: E. Cabrera 10870; D. Breedlove 27418 (MEXU); M. Magaña 1881 (XAL).
- Z. clava-herculis* L. Bosque tropical perennifolio: R. Ortega 1322; J. García 281; L. Orea 553; J. Calzada 16913 (MEXU). Bosque tropical caducifolio: R. Vega 3756; F. González-Medrano 4287; L. Hernández 3056; J. Calzada et al. 1907 (MEXU); R. Ortega 828; C. Durán et al. 1241 (XAL). Bosque de encino: A. Gómez-Pompa 1500 (MEXU); J. Calzada et al. 1907; S. Avendaño 1687 (XAL). Bosque de coníferas: R. Hernández 5799 (MEXU); R. Hernández 6404; G. Castillo-Campos et al. 5610; M. Nee y G. Diggs 27209 (XAL). Bosque mesófilo de montaña: R. Hernández 6406; C. Durán, M. Escamilla y S. Avendaño 1241bis; K. Fabián 326 (MEXU).
- Z. culantrillo* Kunth. Bosque espinoso: S. Duery y J. Linares 115, 128; J. Soto 13256; M. Chávez 34; A. Reyes-García 1834; E. Martínez 20225; A. Reyes 339,1105 (MEXU). Matorral xerófilo: J. Linares 4538; D. Breedlove 30029; J. Linares 5217 (MEXU); Rzedowski 34947 (XAL).
- Z. elegantissimum* P. Wilson. Bosque de encino: E. González 680; Rzedowski 7100; F. Ventura 18535, 19115, 17347, 11240, 19846, 12272, 13928 (MEXU). Bosque de coníferas: Hernández 5612; R. Hernández 4334,5780; Miranda 3112; B. Servín 1037; E. Carranza 3879 (MEXU). Bosque mesófilo de montaña: M. Cházaro et al. 5567, 6147; E. Carranza y D. Ramos 3879; S. Zamudio y L. Hernández 12633; S. Zamudio

- y E. Pérez 10165; E. Carranza 2355 (MEXU).
- Z. fagara* Sarg. Bosque tropical perennifolio: M. Quigley 626; E. Lott 1444, 1724; B. Guerrero 787; A. Reyes-García 3100; Van Devender 98-12 (MEXU); R. Acevedo y F. Vázquez 461; J. Dorantes et al. 1978; E. Torquebia 1027; M. Sousa 3422; G. Ibarra 1626 (XAL). Bosque tropical subperennifolio: E. Martínez 2623; D. Breedlove 42292, 42142; 48718, 50512; E. Cabrera 6813, 8691; A. Valiente 5; F. González 2623 (MEXU); M. Nee 20039 (XAL). Bosque tropical caducifolio: C. Gallardo et al. 464; E. Martínez 39765; J. Rzedowski 39844; M. Cházaro 5749; M. Cházaro y M. Zavala 7322; A. Flores et al. 982; P. Carrillo y R. Ramírez 35; F. Santana et al. 4727; Grupo de ordenamiento ecológico-aspecto 184; E. Guizar y A. Miranda 4391; P. Tenorio 10808; C. Castillo-Campos et al. 1817B; J. Dorantes et al. 05215; J. Calzada y W. Márquez 04444; M. Sousa 4769; A. Valiente 488 (MEXU). Bosque espinoso: R. Fernández 1621; J. Gutiérrez 742; R. Vega 3572; C. Gutiérrez 2123, 1822; M. Martínez 162; L. Hernández 894, 805; F. González et al. 2623 (MEXU); A. Flores 1790 (XAL). Matorral xerófilo: E. Guizar 5372; R. Cruz et al. 5528; R. Torres 3021; C. Serrano et al. 151; L. de Puga y S. Carvajal 10375; M. Flores 2064; T. Croat y D. Hannon 62665; H. Puig 6735; R. Torres 14568, 15552; E. Martínez 164, 271; F. Ventura 13172, 11795, 10612; F. Chiang 430; M. Martínez 166, 476; F. González-Medrano 6289, 2055 (MEXU). Bosque de encino: D. Breedlove 63375; D. Chicharo 241; V. Toledo y F. González-Medrano 2774; R. Torres 3448; J. Dorantes et al. 897; C. Vázquez 744 (MEXU). Bosque de coníferas: J. Villarreal 4005; T. Wendt 1636; Q. Jiménez 1325; F. González-Medrano 3252 (MEXU). Bosque mesófilo de montaña: D. Breedlove 27424; F. Miranda 6043, 6386; M. García 708 (MEXU).
- Z. foliolosum* Donn. Sm. Bosque de encino: L. Zelaya 33; Rzedowski 43377, 44089, 46703; A. Méndez 6646; L. Soto 1693 (MEXU). Bosque de coníferas: M. Martínez et al. 39; D. Breedlove 50973, 32693, 33537; L. Webster et al. 17795; E. Palacios y D. Breedlove 434 (MEXU); M. González-Espinosa et al. 520 (MEXU). Bosque mesófilo de montaña: E. Martínez 3917, 14261; E. Vargas 6; F. Barkley 45032; I. Martínez 81; J. Soto 13486; E. Lathrop 6784; E. Vergara y F. Barkley 43032; P. Tenorio 15529 (MEXU); E. Martínez 14216 (XAL).
- Z. hidalgense* Lundell. Matorral xerófilo: Rzedowski 46703, 44086 (MEXU). Bosque de encino: H. Rubio 907; E. González 312, 523; J. Contreras 4901 (MEXU). Bosque de coníferas: H. Rubio 625; B. Servín 32, 1639, 733, 170; G. Toris 383 (XAL).
- Z. kellermanii* P. Wilson. Bosque tropical subcaducifolio: F. González-Medrano 7392; L. López-García 96; J. Linares 5550; E. Martínez et al. 25558; S. Levy y A. Durán 460; G. Ibarra 2076, 1068 (MEXU); G. Domínguez 552; P. Zamora 1575 (XAL). Bosque mesófilo de montaña: E. González 312; M. Nee 23717; G. Ibarra 1088, 1111, 2076, 2135; J. Contreras 4900 (XAL).
- Z. liebmannianum* P. Wilson. Matorral xerófilo: F. Medrano y A. Chimal 11752; E. Matuda et al. 31709; R. Torres 1712; P. Tenorio 5426; F. González y P. Hiruart 12042 (MEXU); M. Nee 33143; R. Torres 1712 (XAL). Bosque de encino: F. Ramos 345; P. Tenorio 7108 (MEXU).
- Z. limoncello* Planch. and Oerst. Bosque de encino: A. Reyes-García 220; E. Martínez 36261; D. Breedlove 3340 (MEXU). Bosque tropical caducifolio: E. Garibay y R. Acosta 42; I. García 742; F. Núñez 366 (MEXU).
- Z. mayanum* Standl. Bosque tropical subcaducifolio: S. Levy y A. Durán 69; R. Felger 85-868 (MEXU) M. Cházaro 3637; J. Dorantes 3422 (XAL).
- Z. mazatlanum* Sandwith. Bosque tropical subcaducifolio: R. Felger 014433; A. Bojórquez 94-252, 92-1025; R. Felger 85-1226; R. Felger 85-252 (MEXU).
- Z. melanostictum* Schtdl. and Cham. Bosque tropical subcaducifolio: P. Ventura 11475; S. Avendaño et al. 358; J. Calzada 05398, 05398 (MEXU); A. Rincón 1597; J. Beaman 6149; C. Gutiérrez 3630; F. Vázquez 1866 (XAL). Bosque de encino: M. Gómez et al. 1758; E. Cabrera 3794 (MEXU); E. Cabrera 3794; J. Calzada et al. 9168; A. Lot 1192; R. Ortega; C. Gallardo 1772 (XAL). Bosque de conífera: D. Breedlove 30047; I. Navarro 353 (MEXU); R. Ortega et al. 249; M. Zola 412; H. Narave 353 (XAL). Bosque mesófilo de montaña: M. Heath y A. Lono 425; E. Palacios y D. Breedlove 590; C. González 352; A. Blanco 460 (MEXU); P. Zamora 2820; J. Pérez y L. Mendoza 359 (XAL).
- Z. melanorhachis* (Hoyle) Little. Bosque de encino: L. Dorantes 345; F. Ventura 6570; S. García 5468; T. Went 6580, 6082 (MEXU). Bosque de coníferas: L. Dorantes 288; 331. (MEXU). Bosque mesófilo de montaña: J. López 2488; L. Dorantes 569 (MEXU).
- Z. mollissimum* P. Wilson. Bosque tropical perennifolio: J. López 75; P. Osorio 277 (MEXU). Bosque tropical caducifolio: R. Torres y M. Ramírez 13644; J. Calzada 05389 (MEXU). Bosque de coníferas: J. López 389, 476 (MEXU).
- Z. procerum* Donn. Sm. Bosque tropical subperennifolio: E. Cabrera 5170; Sinaca-Colín 2031; E. Martínez 30482-A; 30154, 9449; O. Téllez 1997; A. Pascual 645 (MEXU); E. Cabrera 5580; T. Wendt et al. 3355 (XAL). Bosque tropical caducifolio: C. Gutiérrez 4047; J. Sarukhán et al. 430; M. Martínez 447; C. Perino 3214 (XAL). Bosque de encino: U. Baches y R. Rojas 887; F. Ventura 3507; 3791; Rzedowski 37890; M. Cházaro y P. Hernández 1015; M. González 1499; F. Ventura 3791 (XAL). Bosque de coníferas: D. Breedlove 72578; 49676, 24730; E. Martínez 30484-A, 30487; F. Ventura 3417; J. López 389 (MEXU). Bosque mesófilo de montaña: T. Went et al. 3355 (XAL).
- Z. purpusii* Brandegee. Matorral xerófilo: E. Guizar y G. Herrera 4115, 4075; S. Carvajal et al., 3282 (MEXU). E. Guizar y G. Herrera 4115; H. Ramos 260 (XAL).
- Z. trichilioides* Standl. Bosque tropical subcaducifolio: J. Beaman 4183; J. Calzada 1565; M. Vázquez 819; E. Cabrera 4233 (MEXU).