

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Análisis espacial y corológico de las angiospermas en el bosque tropical
estacionalmente seco: la Depresión del Balsas como caso de estudio

TESIS

Para obtener el título de:

DOCTORA EN CIENCIAS NATURALES

PRESENTA

M. en C. MAYRA FLORES TOLENTINO

DIRECTOR DE TESIS

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez

CO-DIRECTOR

Dr. José Luis Villaseñor Ríos

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Cuernavaca, Morelos. Junio, 2023

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. José Luis Villaseñor, le agradezco por estos años de trabajo en los que he aprendido muchísimo, he aprendido que trabajar duro siempre tiene recompensas. Gracias por facilitarme la información que fue indispensable para llevar a cabo este proyecto, por su paciencia y apoyo incondicional que siempre me ha brindado. A *Pili*, su esposa, que siempre nos escucha y que está pendiente de nosotros, gracias por los postres deliciosos.

Al Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez, que sin conocerme acepto amablemente dirigir este proyecto y siempre me impulso a cumplir con mis objetivos.

Al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, te agradezco todos estos años de trabajo en los que ha aprendido muchísimo, a ti te debo mi gusto por las plantas, a más de 12 años desde que llegué a tu laboratorio sigo aprendiendo. Infinitas gracias por ser parte de mi crecimiento profesional, por enseñarme el valor del compromiso al trabajo y la entrega. Gracias por siempre que me ando “rascando la panza”, me involucras en tus proyectos, y por el apoyo y la confianza que me has brindado en todos estos años. No tengo palabras para expresarte toda mi gratitud por todo lo que has hecho por mí, gracias Memo.

A los miembros de mi comité tutor y revisor de tesis, Dr. *Jonas Morales Linares*, Dr. *Óscar Dorado Rodríguez*, Dra. *Angélica María Corona López* y la Dra. *Rosa Cerros Tlatilpa*. Gracias por los comentarios críticos y acertados que hicieron a este trabajo, los cuales lo mejoraron y enriquecieron sustancialmente.

Al Dr. *Ramón Suárez Rodríguez* coordinador del Posgrado en Ciencias Naturales, por las facilidades otorgadas con los diversos trámites durante el doctorado.

A la M. en B. *María del Rocío Rodríguez Hernández* y a Lic. *Sandra Guadalupe Martínez Sánchez*, por su apoyo con los trámites durante el doctorado. Gracias por su tiempo y paciencia.

A *Enrique Ortiz Bermúdez*. Gracias por tu apoyo, por resolver mis dudas, en la realización de diversos análisis, en revisar mis escritos. Muchas gracias por tu tiempo y por compartir tus conocimientos conmigo.

A C. a Dra. *Ana Susana Estrada Márquez*, por aceptar revisar mi tesis, por esas pláticas académicas y no académicas, por las experiencias y los viajes compartidos.

A todos mis compañeros del cubículo A218 del Instituto de Biología de la UNAM: *Ana, Enrique, Joselyn, Lupita, Miguel, Luis, y Diego*, por escucharme en todas mis presentaciones y darme sus tan constructivas críticas. Gracias por compartir tantas sus experiencias, cariño y su tiempo. He aprendido mucho de ustedes.

A mis compañeros del doctorado del CIByC: *Norma, Eli, Susi, Faby, Fer, Naye, Bárbara, Roberto y Fidel*, por hacer amena mi estancia en esta institución, por brindarme su amistad y cariño. Gracias por enseñarme lo bonito que es Morelos.

A mis amigos: *Franceli Macedo, Ana Susana, Magali Capilla, Marisol Martínez, Mónica Ramos, Susana Trejo, Fabiola Mena, Cinthya*, soy afortunada por siempre contar con su apoyo incondicional. Gracias por escuchar mis frustraciones, por tantas experiencias compartidas, por largas pláticas, por estar siempre que las he necesitado. Infinitas gracias por su tiempo.

A mi familia; *Sayd, Cristina, Ezequiel, Sofia, Janet, mis abues, Caro, Yoni, Elia, tía Edelia, tía Ciri, Monce, tía Leti, Tadeo, tía Sara, tío Eufemio*. Gracias por

todo su cariño y apoyo incondicional, por siempre darme ánimos para concluir con mis objetivos, por siempre creer en mí.

DEDICATORIA

A mis papás, porque nunca han dejado de apoyarme, por su incansable dedicación y por siempre recordarme que puedo lograr lo que me proponga.

Por dejarme creer que todo es posible.

AGRADECIMIENTOS

Primero agradezco al Posgrado en Ciencias Naturales de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios de doctorado.

Así mismo, agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me otorgó durante mis estudios de posgrado.

Agradezco a mi tutor principal, el Dr. José Luis Villaseñor por la acertada dirección que tuvo a lo largo de este proyecto, y todo el apoyo que me brindó. A mi director de tesis el Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez por aceptar dirigir este trabajo y su apoyo brindado a lo largo de estos cuatro años. También agradezco a los miembros de mi comité tutor, el Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, Dr. Jonas Morales Linares y al Dr. Óscar Dorado Ramírez, quienes me acompañaron de cerca con una gran disposición y compromiso, en todo el proceso de investigación que implicó la realización de esta tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. José Luis Villaseñor, le agradezco por estos años de trabajo en los que he aprendido muchísimo, he aprendido que trabajar duro siempre tiene recompensas. Gracias por facilitarme la información que fue indispensable para llevar a cabo este proyecto, por su paciencia y apoyo incondicional que siempre me ha brindado. A *Pili*, su esposa, que siempre nos escucha y que está pendiente de nosotros, gracias por los postres deliciosos.

Al Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez, que sin conocerme acepto amablemente dirigir este proyecto y siempre me impulso a cumplir con mis objetivos.

Al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, te agradezco todos estos años de trabajo en los que ha aprendido muchísimo, a ti te debo mi gusto por las plantas, a más de 12 años desde que llegué a tu laboratorio sigo aprendiendo. Infinitas gracias por ser parte de mi crecimiento profesional, por enseñarme el valor del compromiso al trabajo y la entrega. Gracias por siempre que me ando “rascando la panza”, me involucras en tus proyectos, y por el apoyo y la confianza que me has brindado en todos estos años. No tengo palabras para expresarte toda mi gratitud por todo lo que has hecho por mí, gracias Memo.

A los miembros de mi comité tutor y revisor de tesis, Dr. *Jonas Morales Linares*, Dr. *Óscar Dorado Rodríguez*, Dra. *Angélica María Corona López* y la Dra. *Rosa Cerros Tlatilpa*. Gracias por los comentarios críticos y acertados que hicieron a este trabajo, los cuales lo mejoraron y enriquecieron sustancialmente.

Al Dr. *Ramón Suárez Rodríguez* coordinador del Posgrado en Ciencias Naturales, por las facilidades otorgadas con los diversos trámites durante el doctorado.

A la M. en B. *María del Rocío Rodríguez Hernández* y a Lic. *Sandra Guadalupe Martínez Sánchez*, por su apoyo con los trámites durante el doctorado. Gracias por su tiempo y paciencia.

A *Enrique Ortiz Bermúdez*. Gracias por tu apoyo, por resolver mis dudas, en la realización de diversos análisis, en revisar mis escritos. Muchas gracias por tu tiempo y por compartir tus conocimientos conmigo.

A C. a Dra. *Ana Susana Estrada Márquez*, por aceptar revisar mi tesis, por esas pláticas académicas y no académicas, por las experiencias y los viajes compartidos.

A todos mis compañeros del cubículo A218 del Instituto de Biología de la UNAM: *Ana, Enrique, Joselyn, Lupita, Miguel, Luis, y Diego*, por escucharme en todas mis presentaciones y darme sus tan constructivas críticas. Gracias por compartir tantas sus experiencias, cariño y su tiempo. He aprendido mucho de ustedes.

A mis compañeros del doctorado del CIByC: *Norma, Eli, Susi, Faby, Fer, Naye, Bárbara, Roberto y Fidel*, por hacer amena mi estancia en esta institución, por brindarme su amistad y cariño. Gracias por enseñarme lo bonito que es Morelos.

A mis amigos: *Franceli Macedo, Ana Susana, Magali Capilla, Marisol Martínez, Mónica Ramos, Susana Trejo, Fabiola Mena, Cinthya*, soy afortunada por siempre contar con su apoyo incondicional. Gracias por escuchar mis frustraciones, por tantas experiencias compartidas, por largas pláticas, por estar siempre que las he necesitado. Infinitas gracias por su tiempo.

A mi familia; *Sayd, Cristina, Ezequiel, Sofia, Janet, mis abues, Caro, Yoni, Elia, tía Edelia, tía Ciri, Monce, tía Leti, Tadeo, tía Sara, tío Eufemio*. Gracias por

todo su cariño y apoyo incondicional, por siempre darme ánimos para concluir con mis objetivos, por siempre creer en mí.

DEDICATORIA

A mis papás, porque nunca han dejado de apoyarme, por su incansable dedicación y por siempre recordarme que puedo lograr lo que me proponga.

Por dejarme creer que todo es posible.

ÍNDICE

Resumen	2
Abstract	4
Capítulo I. Introducción general	6
Preguntas y organización del proyecto de tesis	10
Objetivos	12
General	12
Particulares	12
Literatura citada	13
Capítulo II. Área de estudio	19
Literatura citada	22
Capítulo III. Delimitación geográfica y florística de la provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el Bosque Tropical Estacionalmente Seco	25
Capítulo IV. Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal	48
.....	48
Capítulo V. Regionalization of the Seasonally Dry Tropical Forest in the Balsas Depression, Mexico, Using Ecological Niche Models	73
Capítulo VI. Discusión y conclusiones generales	111
La complejidad de delimitar la Depresión del Balsas	111
Regionalización biogeográfica de la Depresión del Balsas	112
Conclusiones generales	117
Literatura citada	118

Resumen

La regionalización biogeográfica es fundamental para entender la distribución espacial de la diversidad biológica y para identificar áreas importantes por su riqueza de especies y endemismos, por ejemplo, en el Bosque Tropical Estacionalmente Seco (BTES) de la Depresión del Balsas (DB), México. Las herramientas utilizadas en la regionalización permiten identificar conjuntos de especies con la misma distribución o corotipos, y son un recurso ideal para reconocer categorías corológicas (unidades biogeográficas). En México, la delimitación y regionalización, considerando tanto aspectos fisiográficos como florísticos, han sido poco explorados, por lo que surge la necesidad de formular estrategias metodológicas que permitan definir, con mayor precisión y replicabilidad, los límites geográficos de regiones de interés, a partir de análisis espaciales. En este contexto, en los capítulos que integran esta tesis se hace una propuesta metodológica con el fin de homogenizar el proceso de regionalización, haciendo uso de información contenida en bases de datos y recursos cartográficos disponibles en línea, como los datos de ocurrencia de las especies o variables fisiográficas y ambientales.

En el Capítulo I se presenta una introducción general sobre el marco conceptual de la regionalización biogeográfica y los enfoques desde la cual se ha abordado, planteando, además, la problemática de la regionalización en México, considerando como caso de estudio la DB. En el Capítulo II se describe brevemente el área de estudio, en la cual se llevaron a cabo los análisis biogeográficos.

Con la finalidad de circunscribir el área de estudio, en el Capítulo III se presenta una propuesta de delimitación geográfica y florística de la DB, basada en un método sistemático, considerando análisis de información cartográfica y análisis estadísticos de los datos

florísticos disponibles para la región. Como resultado se obtuvo que la DB tiene una extensión de 178,393 km².

Una vez definidos los límites geográficos de la provincia DB, en el Capítulo IV se propuso una regionalización biogeográfica del BTES en la DB, al identificar distritos al interior de la provincia mediante el análisis de los patrones espaciales de la riqueza de especies de la familia Asteraceae. Los análisis espaciales permitieron delimitar dos regiones florísticas (oriental y occidental). Esta última región muestra mayor heterogeneidad en su composición de especies por celda. Sin embargo, la región Oriental, aunque más homogénea en su composición florística por celda, registró un mayor número de especies restringidas.

Uno de los problemas para realizar análisis biogeográficos es la ausencia de registros en áreas particulares, además de que generalmente el muestreo no es homogéneo. Por esta razón, en el Capítulo V se evaluó el uso de modelos de nicho ecológico (MNE) para conocer, de una manera más precisa, la distribución de las especies y precisar los resultados de los análisis biogeográficos. Para un conjunto de 134 especies características y/o endémicas del BTES en la DB, se elaboraron MNE para llevar a cabo análisis espaciales y contar con una nueva propuesta de regionalización. Se obtuvieron cuatro subregiones florísticas, dos ubicadas en la parte occidental de la DB y dos en la región oriental. El uso de MNE en la regionalización de áreas de alta riqueza de especies permitió determinar con más detalle las subregiones y los patrones de distribución de las especies que definen sus límites, proporcionando así una base teórica más sólida para la investigación de patrones biogeográficos. Finalmente, en el Capítulo VI se presenta una síntesis de la tesis y las conclusiones generales.

Abstract

Biogeographic regionalization is essential to understand the spatial distribution of biological diversity and to identify important areas due to their species richness and endemism, such as the Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF) in the Balsas Depression (BD). The tools used in biogeographic regionalization allow the identification of sets of species with the same distribution or chorotypes and are the ideal resource for recognizing chorological categories (biogeographic units). In Mexico, the delimitation and regionalization, considering both physiographic and floristic aspects, has been little explored; for this reason, there is a need to formulate methodological strategies that allow defining with greater precision and replicability the geographical limits of regions of interest based on spatial analyses. In this context, in the chapters of this thesis, a methodological proposal is made in order to homogenize the regionalization process, making use of information contained in databases and cartographic resources available online, such as species occurrence records, physiographic and environmental variables. Chapter I includes a general introduction, in which the conceptual framework of biogeographic regionalization and the approaches to address it are developed, also pointing out the problem of regionalization in Mexico, considering the BD as a case study. Chapter II briefly describes the study area on which the biogeographic analyzes were carried out.

In order to circumscribe the study area, Chapter III comprises a proposal for the geographical and floristic delimitation of the BD based on a systematic method, considering analysis of cartographic information and statistical analysis of the floristic data available for the region. As a result, it was achieved that the BD has an extension of 178,393 km².

Once the geographical limits of the BD province defined, through analysis of spatial patterns of the species richness of the Asteraceae family in Chapter IV the districts within the province were identified. In this way a biogeographic regionalization of the SDTF in the BD is proposed. The spatial analyzes allowed to delimit two floristic regions (eastern and western). The Western region shows greater floristic heterogeneity in its composition of species per grid cell. However, the Eastern region, although more homogeneous in its floristic composition per grid cell, recorded a higher number of restricted species.

One of the problems in carrying out biogeographical analyses is information gaps since sampling is not always homogeneous in the study area. For this reason, in Chapter V the use of ecological niche models (ENM) was evaluated to better understand the distribution of species in a particular region and improve the results of the biogeographic analyses. For a set of 134 characteristic species to SDTF and/or endemic to DB their ENMs were generated and used to carry out spatial analyzes to obtain a new proposal of regionalization of the SDTF in the BD. As a result, four floristic subregions were obtained, two located in the Western part of the BD and two in the Eastern region. The use of ENM in the regionalization of areas of high species richness, allowed to determine more precisely the subregions and the distribution patterns of the species that define their limits, thus providing a more solid theoretical basis for the biogeographic patterns research. Finally, Chapter VI comprises a synthesis of the thesis and the general conclusions.

Capítulo I. Introducción general

El conocimiento acerca de la distribución geográfica de las especies en el espacio y tiempo, y su respuesta ante condiciones ambientales, es un enfoque primordial para comprender las causas que la afectan, así como el cambio y la persistencia de la biodiversidad, en un sitio determinado (Magurran y Dornelas, 2010). Los primeros biogeógrafos comenzaron a dividir el mundo en regiones faunísticas y reinos florísticos, utilizando información sobre la distribución de las especies obtenida en sus expediciones (e.g., observaciones directas de la composición y distribución de las especies en campo y los intervalos elevaciones de las especies) (e.g., von Humboldt y Bonpland, 1805; De Condolle, 1820; Wallace, 1876). Sin embargo, estos estudios presentan restricciones en su utilidad, ya que están basados en el conocimiento adquirido por los autores durante sus expediciones, los cuales no siguen un proceso metodológico sistemático y por lo tanto no son replicables. Por otro lado, Takhtajan (1986) propuso un sistema biogeográfico jerárquico para plantas, utilizando el endemismo como criterio para distinguir las unidades biogeográficas en diferentes niveles jerárquicos: reino, región, provincia, sector y distrito. Recientemente, la disponibilidad de información geoespacial contenida en las bases de datos (e.g., el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad, SNIB-REMIB), Datos abiertos UNAM (UNIBIO-MEXU) o el Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF por sus siglas en inglés)) y los métodos estadísticos multivariados, han permitido un escrutinio cuantitativo y una delimitación más fina de las regionalizaciones biogeográficas (Rueda et al., 2010; González-Orozco et al., 2014).

La regionalización biogeográfica es un sistema jerárquico que clasifica las áreas geográficas en términos de sus taxones endémicos, es decir, que se restringen a un área

específica y su permanencia generalmente se debe a su corta edad de origen (Cain, 1944; Vilhena y Antonelli, 2015; Ebach y Michaux, 2017; Morrone, 2018). De esta manera, es posible identificar regiones homogéneas generadas a partir de conjuntos de especies o taxones supraespecíficos y evaluar los factores que potencialmente influyen en su distribución (Rodrigues et al., 2015). Además, se pueden estudiar las interrelaciones filogenéticas entre las especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo a partir del reconocimiento de patrones biogeográficos en biogeografía histórica (Llorente et al., 2000). La regionalización biogeográfica es fundamental para entender la distribución espacial de la diversidad biológica (Holt et al., 2012), así como para identificar áreas importantes por su riqueza de especies y endemismos, que permitan plantear estrategias para su conservación (Jetz et al., 2004; Laffan et al., 2016). Por lo tanto, los conjuntos de especies con la misma distribución o corotipos, son el recurso ideal para reconocer categorías corológicas o unidades biogeográficas (Fattorini, 2015).

Las regionalizaciones biogeográficas, como las regiones fitogeográficas o zoogeográficas, los reinos florísticos o las ecorregiones, representan categorizaciones centrales para muchas preguntas básicas y aplicadas en disciplinas de investigación, como biogeografía, conservación, ecología y evolución (Morrone, 2009; Kreft y Jetz, 2010). En los últimos años, con la creciente disponibilidad de grandes bases de datos de ocurrencia de las especies, se ha enfatizado la importancia del uso de metodologías más robustas para identificar patrones biogeográficos (Kreft y Jetz, 2010). Esta información, más el desarrollo de métodos cuantitativos, como los análisis multivariados, han promovido que el proceso de regionalización biogeográfica sea sistemático a diferentes escalas (Rueda et al., 2010; González-Orozco et al., 2014; Gámez et al., 2014; Morrone, 2014; Villaseñor et al., 2020).

La delimitación de regiones biogeográficas es ahora el paso inicial para la planificación del manejo y la conservación de especies.

Actualmente, la regionalización biogeográfica se basa en sofisticados modelos geoespaciales y de distribución de especies, centrándose en cómo las áreas se relacionan con las especies (Ebach y Parenti, 2015). Los estudios biogeográficos basados en datos geoespaciales y de distribución de especies utilizan métodos correlativos, tales como los modelos de nicho ecológico (MNE) y de distribución de especies. Los modelos de distribución de especies se utilizan ampliamente para examinar la relación entre los registros de ocurrencia de especies y las condiciones ambientales (Guisan y Zimmermann, 2000, Franklin, 2013, Guisan et al., 2017) y así identificar áreas idóneas para que una especie prospere (Elith et al., 2010; Warren et al., 2010). De este modo, los MNE conforman otra herramienta eficaz para el análisis de los patrones de distribución de las especies (Estrada et al., 2012; Villaseñor et al., 2013).

La distribución de las especies está influenciada por factores bióticos y abióticos que determinan sus intervalos geográficos de distribución (Pearson y Dawson, 2003; Soberón y Peterson, 2005). La importancia de conocer la distribución de las especies radica en comprender los factores que promueven la variación geográfica en la riqueza de especies, con el objetivo de preservarlas frente a la actual crisis de la pérdida de biodiversidad (Whittaker et al., 2005). Ante estos escenarios, se han desarrollado herramientas que permiten estimar de forma más robusta la distribución de las especies. Por ejemplo, los MNE han sido utilizados para diferentes enfoques biológicos, entre los que destacan estudios biogeográficos, ecológicos, evolutivos, cambio climático y de conservación (Anderson, 2012). En biogeografía, el ensamble de los MNE individuales ayuda a identificar la congruencia en la distribución de las especies, por lo que constituyen un recurso fundamental

para el reconocimiento de unidades biogeográficas (e.g., reinos, regiones y provincias, Espinosa-Organista et al., 2008).

Es urgente dirigir investigaciones que hagan uso de enfoques integrativos sobre el análisis de la diversidad utilizando la información y herramientas disponibles, tales como las bases de datos digitales, análisis multivariados y los MNE o de distribución de especies (Vaz et al., 2015). Las propuestas de regionalización pueden usarse como base de comparación para el análisis espacial de la biodiversidad, mediante métodos cuantitativos. Las provincias biogeográficas, por ejemplo, pueden ser áreas de estudio ideales para estos análisis biogeográficos mencionados anteriormente. En México, una de las propuestas de regionalización aún vigente es la de Rzedowski (1978), quien reconoce 17 provincias florísticas, entre ellas la Depresión del Balsas (DB) que destaca por su riqueza de especies y endemismo. Se estima que la flora de la DB comprende entre 4,442 a 6,800 especies de plantas vasculares, de las cuales 337 son endémicas (Rzedowski, 1978; Fernández-Nava et al., 1998; Rodríguez-Jiménez et al., 2005). En la DB se diferencian dos zonas: la zona tropical y la zona templada, la zona tropical o bosque tropical estacionalmente seco (BTES) es el que mayor superficie ocupa (72% de su territorio, Espinosa-Organista et al., 2008), el cual destaca también por su alto número de especies endémicas (Rzedowski, 1991). El BTES es considerado uno de los biomas más diversos florísticamente en el mundo; en México alberga más de 6,000 especies de plantas, de las cuales 45% son endémicas (Rzedowski, 1991; Villaseñor y Ortiz, 2014). El recambio de especies en este bioma, es decir, el cambio en la composición de las comunidades de una unidad de muestreo a la otra a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (Vellend, 2001; Moreno y Rodríguez, 2010), es alto debido a su alta diversidad florística, su alto grado de endemismos, su importancia ecológica,

así como la heterogeneidad ambiental y topográfica que lo caracterizan (Rzedowski, 1991; Dirzo y Gómez, 1996; Trejo, 1996; Trejo y Dirzo, 2002).

Al menos 8 estudios reconocen a la DB como provincia biogeográfica y algunos de ellos la subdividen en dos distritos: Balsas Inferior y Balsas Superior (Smith, 1941) o Balsas Occidental y Balsas Oriental (Espinosa-Organista et al., 2008). Sin embargo, existen discrepancias en los límites geográficos establecidos, debido a los métodos utilizados en su circunscripción, lo que dificulta la toma de decisiones al definir un área de estudio, por lo que la homogenización y la definición de los límites geográficos de las subdivisiones al interior de la provincia es crucial para contrastar los resultados de estudios futuros en la DB.

Preguntas y organización del proyecto de tesis

El BTES en la DB constituye un excelente área de estudio para plantear preguntas como: 1) ¿El uso de grupos taxonómicos específicos puede brindar información adicional sobre los límites ya establecidos de las provincias biogeográficas?; 2) ¿Esta provincia puede subdividirse en regiones más pequeñas a partir de análisis cuantitativos?; o 3) ¿Los análisis cuantitativos con la riqueza de especies conocida recuperan un mismo patrón de distribución de las especies, que utilizando ensambles de modelos de distribución potencial de especies?

Los BTES de México presentan una amplia variación en las condiciones ambientales (Trejo, 1996), alta diversidad de especies (Lott et al., 1987), y por lo tanto un alto recambio de especies debido no sólo a la heterogeneidad ambiental, sino al accidentado perfil topográfico que da como resultado la variación en su estructura de este bioma (Trejo y Dirzo, 2002; Rzedowski y Calderón-de Rzedowski, 2013; DRYFLOR, 2016). En este contexto, se ha planteado la siguiente hipótesis: En el BTES de la DB existe un alto recambio de especies, lo que permitirá identificar áreas con una composición única que permite delimitar distintos distritos biogeográficos.

La investigación de esta tesis está conformada por seis Capítulos. El primero de ellos comprende el marco conceptual de la regionalización biogeográfica y los enfoques desde la cual se abordó esta investigación, considerando como caso de estudio a la DB. El segundo Capítulo describe atributos como ubicación geográfica, riqueza de especies, temperatura y precipitación que caracterizan al área de estudio. El Capítulo III incluye una propuesta de delimitación geográfica y florística de la DB, basada en un método sistemático, que consiste en análisis cuantitativos que puedan ser replicados, para resolver o mejorar las regionalizaciones fitogeográficas actuales de México (Kreft y Jetz, 2010; Ebach y Parenti, 2015). En el cuarto Capítulo se evaluó el potencial de regionalización al interior del BTES, utilizando las especies de la familia Asteraceae como subrogado de la biodiversidad. Asteraceae es uno de los grupos de angiospermas más estudiados taxonómicamente e importante por su riqueza de especies en México (Villaseñor, 2018). Para el análisis se consideraron 571 especies, que corresponden al 72% presentes en la DB. Para el quinto Capítulo se elaboraron los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial de un conjunto de especies características y/o endémicas del BTES de la DB, que contaron con al menos cinco registros de recolecta (número mínimo requerido por Maxent, algoritmo usado para la generación de los modelos), con la finalidad de obtener un mejor conocimiento de la distribución de dichas especies en la DB. La información obtenida de los modelos de nicho ecológico se usó para los análisis de ordenación y clasificación que dieron como resultado una propuesta de regionalización (Figura 1). En el último Capítulo, se discuten aspectos generales de los resultados obtenidos en los capítulos anteriormente mencionados y se incluyen conclusiones generales de la tesis.

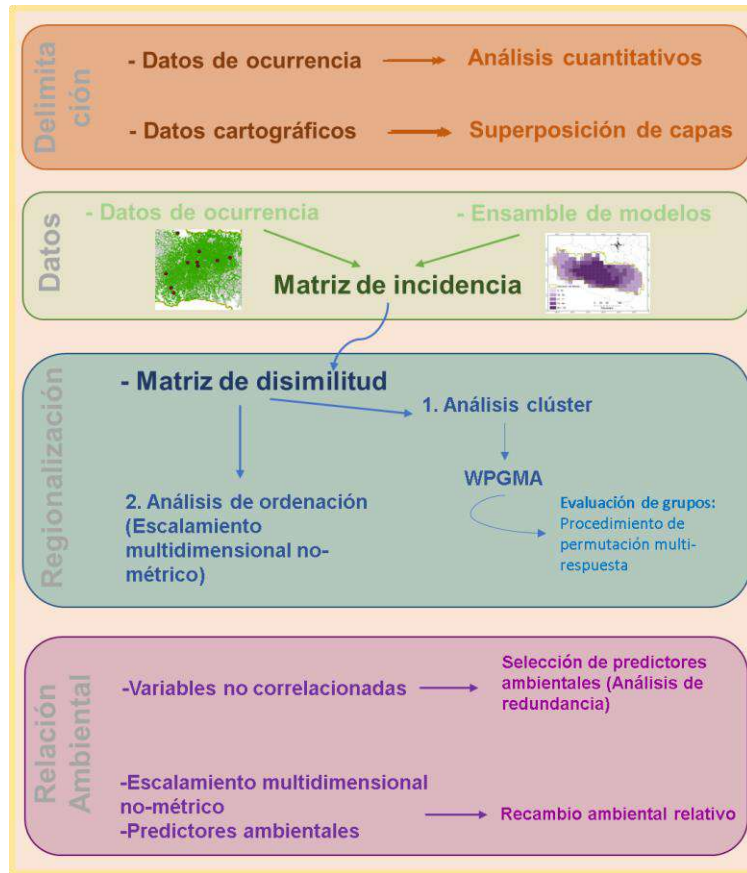


Figura 1. Esquema de los procesos metodológicos utilizados en los Capítulos III, IV y V de esta tesis.

Objetivos

General

Definir límites geográficos de la DB y posteriormente del BTES para analizar la distribución espacial de la riqueza florística del BTES en la DB. Para ello se utilizan métodos multivariados y correlativos para identificar patrones de distribución de las especies de plantas con flor (angiospermas) y proponer unidades fitogeográficas.

Particulares

1. Definir los límites fisiográficos de la DB.

2. Delimitar fisiográfica y florísticamente al BTES y hacer una propuesta de regionalización biogeográfica.
3. Regionalizar al BTES en la DB, utilizando como subrogado de biodiversidad a las especies de la familia Asteraceae.
4. Estimar la distribución potencial de las especies características y/o endémicas del BTES mediante el uso de la modelación de nicho ecológico, para posteriormente proponer una regionalización biogeográfica del BTES en la DB.

Literatura citada

- Anderson, R. P. (2012). Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1260, 66–80.
- Cain, S. A. (1944). *Foundations of plant geography*. Harper & Brothers, New York y Londres. 556 pp.
- De Candolle, A. P. 1820. Geographie botanique. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, 18, 359–422.
- Dirzo R., y Gómez G. (1996). Ritmos temporales de la investigación taxonómica de plantas vasculares en México y una estimación del número de especies conocidas. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 83, 396–403.
- DRYFLOR. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353, 1383–1387.
- Ebach, M. C., y Parenti, L. R. 2015. The dichotomy of the modern bioregionalization revival. *Journal of Biogeography*, 42, 1801–1808.
- Ebach, M. C., y Michaux, B. (2017). Establishing a Framework for a Natural Area Taxonomy. *Acta Biotheoretica*, 65, 167–177.

- Elith, J., Kearney, M., y Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330–342.
- Espinosa-Organista, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., y Llorente-Bousquets, J. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In *Capital natural de México, vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. México. D. F.
- Estrada, Y. Q., Luna, R. A., y Escalante, T. (2012). Patrones de distribución de los mamíferos en la Provincia Oaxaca-Tehuacanense, México. *Therya*, 3, 33–51.
- Fattorini, S. (2015). On the concept of chorotype. *Journal of Biogeography*, 42, 2246–2251.
- Fernández-Nava R., Rodríguez-Jiménez C., Arreguín S. M. de la L., y Rodríguez-Jiménez A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9, 1–151.
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19, 1217–1223.
- Gámez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguiarte, L. E., y Morrone, J. J. (2014). Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: A case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, 41, 871–881.
- González-Orozco, C. E., Thornhill, A. H., Knerr, N., Laffan, S. W., y Miller, J. M. (2014). Biogeographical regions and phytogeography of the Eucalypts. *Diversity and Distributions*, 20, 46–58.
- Guisan A., y Zimmermann N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186.
- Guisan, A., Thuiller, W., y Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat suitability and distribution models with applications in R*. Cambridge: Cambridge University Press. 478 pp.

- Holt, B. G., Lessard, J.-P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araujo, M. B., Dimitrov, D., Fabre, P.-H., Graham, C. H., Graves, G. R., Jonsson, K. A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R. J., Fjeldsa, J., y Rahbek, C. (2012). An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339, 74–78.
- Jetz, W., Rahbek, C., y Colwell, R. K. (2004). The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7, 1180–1191.
- Kreft, H., y Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37, 2029–2053.
- Laffan, S. W., Rosauer, D. F., Di Virgilio, G., Miller, J. T., González-Orozco, C. E., Knerr, N., Thornhill, A. H., y Mishler, B. D. (2016). Range-weighted metrics of species and phylogenetic turnover can better resolve biogeographic transition zones. *Methods in Ecology and Evolution*. 7, 580–588.
- Llorente B. J., Papavero, N., y Bueno, H. A. (2000). Síntesis histórica de la biogeografía. *Revista Academia Colombiana de Ciencias*, 24, 255–278.
- Lott, E. J., Bullock, S. H., y Solís-Magallanes, A. (1987). Floristic diversity structure of upland and arroyo forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, 19, 228–235.
- Magurran, A. E., y Dornelas, M. (2010). Biological diversity in a changing world. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3593–3597.
- Moreno, C. E., y Rodríguez, P. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia*, 163, 279–282.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press. 301 pp.

- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1–110.
- Morrone, J. J. (2018). The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography*, 45, 282–288.
- Pearson, R. G., y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361–371.
- Rodrigues, P., Figueira, R., Pinto P.V., Araújo, M. B., y Beja, P. (2015). A biogeographical regionalization of Angolan mammals. *Mammal Review*, 45, 103–116.
- Rodríguez-Jiménez C., Fernández-Nava R., Arraguín-Sánchez M. de la L., y Rodríguez-Jiménez A. (2005). Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20, 73–99.
- Rueda, M., Rodríguez, M. Á., y Hawkins, B. A. (2010). Towards a biogeographic regionalization of the European biota. *Journal of Biogeography*, 37, 2067–2076.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa, Mexico City, 432 pp.
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana*, 14, 3–21.
- Rzedowski, J., y Calderón-de Rzedowski, G. (2013). Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botanica Mexicana*, 102, 1–23.
- Smith, H. (1941). Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 2, 103–110.

- Soberón, J. M., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
- Takhtajan, A. (1986). *Floristic regions of the world*. University of California Press, Berkeley. 522 pp.
- Trejo, I. (1996). Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. Investigaciones Geográficas. Boletín Instituto de Geografía. *Número Especial*, 4, 95–110.
- Trejo, I., y Dirzo R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063–2084.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12, 545–552.
- Vaz, U. L., Cunha, H. F., y Nabout, J. C. (2015). Trends and biases in global scientific literature about ecological niche models. *Brazilian Journal of Biology*, 75, 17–24.
- Vilhena, D., y Antonelli, A. (2015). A network approach for identifying and delimiting biogeographical regions. *Nature Communications*, 6, 6848.
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Cadena, J. y Estrada, A. S. (2013). Patrones de riqueza florística en el estado de Jalisco: la tribu Senecioneae (Asteraceae) como estudio de caso. *Ibugana*, 4, 63–78.
- Villaseñor, J. L., y Ortiz, E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 134–142.
- Villaseñor, J. L. (2018). Diversity and distribution of the Asteraceae family in Mexico. *Botanical Sciences*, 96, 332–358.

- Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Delgadillo-Moya, C., y Juárez, D. (2020). The breadth of the Mexican Transition Zone as defined by its flowering plant generic flora. *PLoS ONE*, 15, e0235267.
- von Humboldt, A. y Bonpland, A. (1805). *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d' un tableau physique des régions équinoxiales*. París. 155 pp.
- Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals*. Macmillan, London. 565 pp.
- Warren, D. L., Glor, R. E., y Turelli, M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33, 607–611.
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson J. E. M., y Willis, K. J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3–23.

Capítulo II. Área de estudio

La provincia florística de la Depresión del Balsas (DB), es una de las 17 provincias reconocidas por Rzedowski (1978), una de las primeras propuestas fitogeográficas para México. La DB incluye tierras con elevaciones bajas, situadas básicamente entre la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur, en las que se registran climas predominantemente semiáridos y subhúmedos (Rzedowski, 1978; Fernández-Nava et al., 1998). Geográficamente se ubica entre los paralelos 17° y 20° de latitud N y los meridianos 97° y 103° de longitud O, en los estados de Jalisco (3 % de su territorio), Michoacán (27 %), Guerrero (33 %), México (8 %), Morelos (5 %), Oaxaca (1 %) y Puebla (23 %) (Rzedowski, 1978; Fernández-Nava et al., 1998; Morrone, 2005; Figura 1). Las partes más bajas de la provincia se sitúan entre los 300 y los 1,600 m de elevación, mientras que las partes altas pueden alcanzar los 2,600 m (Fernández-Nava et al., 1998). Las temperaturas promedio anuales de la provincia oscilan entre los 28-30 °C (Morrone, 2005), mientras que la precipitación promedio anual se estima en 991 mm, la cual alcanza su máximo en los meses de julio a septiembre (Valencia-Vargas, 2015).

Se reconocen dos regiones que de acuerdo con Rzedowski (1978) han sido denominadas como Bajo Balsas o Alto Balsas y/o Balsas Occidental y Balsas Oriental (Espinosa-Organista et al., 2008). Las dos regiones se diferencian por sus cotas altitudinales y especies endémicas, principalmente del género *Bursera* (Miranda, 1947; Rzedowski, 1978; Espinosa-Organista et al., 2008). El Bajo Balsas o Balsas Occidental se caracteriza por presentar las elevaciones más bajas y las temperaturas más altas (hasta 40 °C) de toda la Depresión del Balsas (Steinmann, 2021). Mientras que el Alto Balsas o Balsas Oriental, se

separa del Balsas Occidental por la Sierra de Taxco, presentando elevaciones mayores (hasta 2,700 m) y extensas serranías y lomeríos (Miranda, 1947).

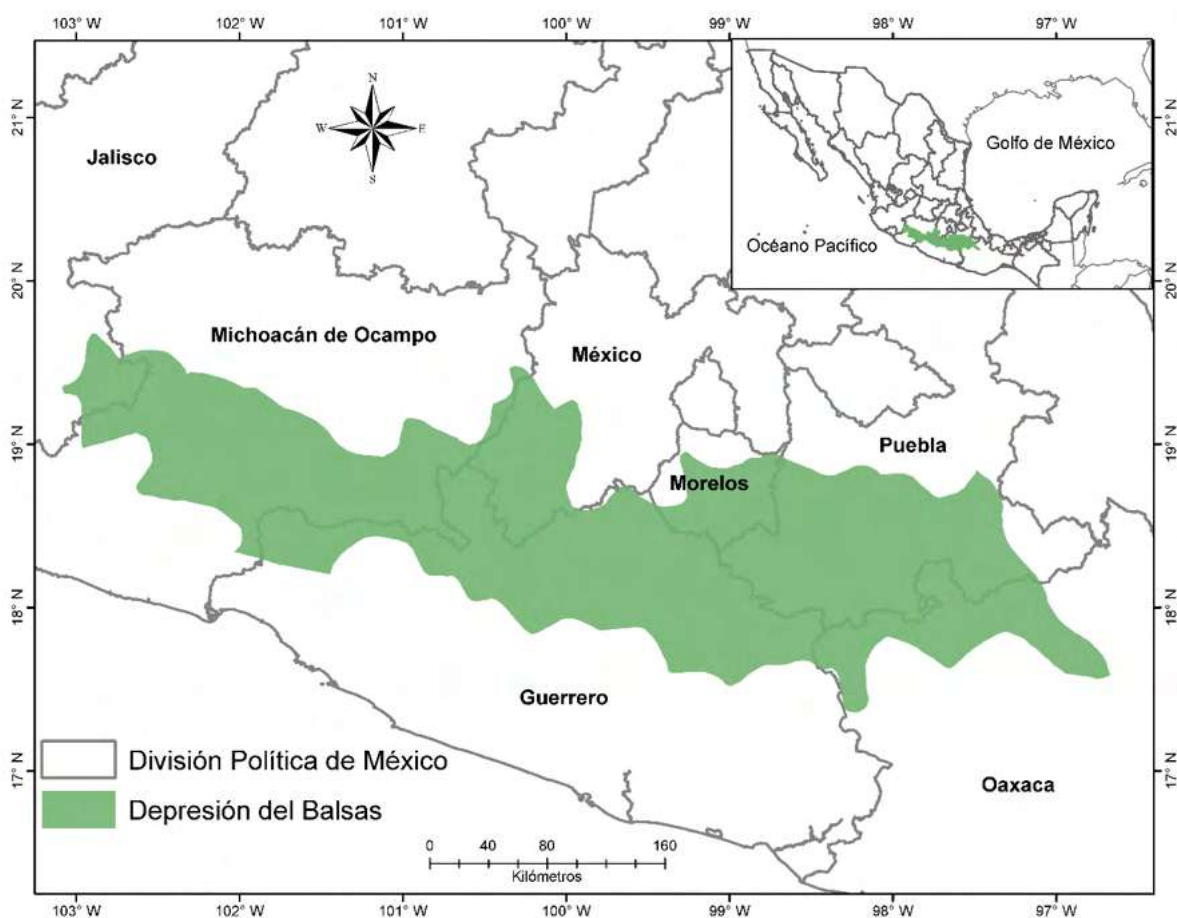


Figura 1. Localización geográfica de la Provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, con base en la propuesta de Rzedowski (1978).

La DB alberga un importante acervo florístico, estimado entre 4,442 a 6,800 especies de plantas vasculares, de las cuales 45 % son endémicas de México (Rzedowski, 1978; Fernández-Nava et al., 1998; Villaseñor y Ortiz, 2014) y 337 son endémicas de la DB (Rodríguez-Jiménez et al., 2005). Entre las familias que destacan por su número de especies y endemismos son Asteraceae (573 especies/48 endémicas respectivamente), Fabaceae (486/30) y Orchidaceae (197/24; Fernández-Nava et al., 1998; Rodríguez-Jiménez et al.,

2005). La DB es considerada centro de diversificación de géneros como *Bursera* (Burseraceae; Rzedowski et al., 2005) y *Brongniartia* (Fabaceae); del primero se reportan especies exclusivas de la DB como *Bursera chemapodicta*, especie endémica del Cañón del Zopilote (Espinosa-Organista et al., 2008) y del segundo género, al menos nueve especies se registran como restringidas a la DB (Dorado et al., 2022), entre las que se encuentran *Brongniartia montalvoana*, endémica de la región central de la DB, del sur de Morelos al suroeste de Puebla (Dorado y Arias, 1992) y *Brongniartia bicornuta*, que se distribuye en el suroeste de Puebla y el norte de Guerrero (Dorado et al., 2019).

El tipo de vegetación principal que caracteriza a la DB es el bosque tropical estacionalmente seco (BTES; 72% de todo el territorio; Espinosa-Organista et al., 2008), el cual sobresale por su alto número de plantas endémicas (73 %; Olson et al., 2001; DRYFLOR, 2016) y sus altas tasas de diversificación de plantas respecto a otras regiones de bosques secos (DRYFLOR, 2016). Hay dos estaciones bien marcadas, la lluviosa que comprende los meses de junio a octubre, en cuyo periodo se acumula más del 90 % de la precipitación anual, y la seca de noviembre a mayo, donde la precipitación es prácticamente nula (Steinmann, 2021). El BTES se caracteriza por su dominancia de árboles bajos (5-15 m de altura), que pierden sus hojas en las temporadas secas (Villaseñor y Ortiz, 2014). La familia más importante registrada para este bioma es Fabaceae, una de las familias más emblemáticas de los BTES; esta familia es usualmente registrada como la más diversa, seguida por las familias Asteraceae y Poaceae (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2013; Ibarra-Manríquez et al., 2021; Steinmann, 2021). Entre los géneros del estrato arbóreo que caracterizan a este bioma se encuentran *Amphipterygium*, *Bursera*, *Lysiloma* o *Plumeria*, entre otros (Ibarra-Manríquez et al., 2021). Debido a la fragmentación del bioma en la DB,

es considerado por Dinerstein et al. (1995) como en peligro, con alta prioridad para su conservación.

Literatura citada

Dinerstein, E., Olson, B. M., y Graham, D. J. (1995). A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. Washington, DC: World Bank. 126 pp.

Dorado, O., y Arias, D. M. (1992). *Brongniartia montalvoana* (Fabaceae: Faboideae), una especie nueva de la Cuenca del Río Balsas. *Acta Botanica Mexicana*, 17, 13–17.

Dorado, O., Arias, D. M., y Jesús-Almonte, J. M. (2019) *Brongniartia bicornuta* (Leguminosae, Papilionoideae), a new species from the Seasonally Dry Tropical Forests of the Balsas River Basin, México. *Systematic Botany*, 44, 139–143.

Dorado, O., Cruz-Durán, R., y García, R. B. (2022): Two new closely related species of *Brongniartia* (Fabaceae, Faboideae) from the Sierra Madre del Sur in Guerrero, México. *Phytotaxa*, 544, 1–10.

DRYFLOR. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353, 1383–1387.

Espinosa-Organista, D., Ocegueda, C. S., Aguilar, Z. C., Flores, V. O., y Llorente-Bousquets, J. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: J. Sarukhán. (Ed.). *Capital natural de México*. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad (pp. 33–65). Conabio. Ciudad de Mexico.

Fernández-Nava R., Rodríguez-Jiménez C., Arreguín S. M. de la L., y Rodríguez-Jiménez A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9, 1–151.

- Ibarra-Manríquez, G., Cornejo-Tenorio, G., Hernández-Esquivel, K. B., Rojas-López, M., y Sánchez-Sánchez, L. (2021). Vegetación y flora vascular del ejido Llano de Ojo de Agua, Depresión del Balsas, municipio de Churumuco, Michoacán, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92, e923482.
- Miranda, F. (1947). Estudios sobre la vegetación de México V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8, 95–114.
- Morrone J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76, 207–252.
- Olson, D. M., Dinerstei, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., y Kassem, K.R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience*, 51, 933–938.
- Rodríguez-Jiménez, C., Fernández-Nava, R., Arreguín-Sánchez, M. de la L., y Rodríguez-Jiménez A. (2005). Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20, 73–99.
- Rzedowski, J. (1978). *La vegetación de México*. Editorial Limusa, Mexico City, 432 pp.
- Rzedowski, J., Medina, L. R., y Calderón de Rzedowski, G. (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana*, 70, 85–111.
- Rzedowski, J., y Calderón-de Rzedowski, G. (2013). Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botanica Mexicana*, 102, 1–23.

- Steinmann, V. W. (2021). Flora y Vegetación de la Reserva de la Biosfera Zicuirán-Infiernillo, Michoacán, México. *Botanical Sciences*, 99, 661–707.
- Valencia-Vargas, J. C. (2015). Desarrollo de la región hidrológica del Balsas mediante la modificación de su veda. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 6, 81–97.
- Villaseñor, J. L., y Ortiz, E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 134–142.

Capítulo III. Delimitación geográfica y florística de la provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el Bosque Tropical Estacionalmente Seco

Flores-Tolentino, M., Ramírez-Rodríguez, J. R., Morales-Linares, J., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, Ó., & Villaseñor, J. L. (2023). Delimitación geográfica y florística de la provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el bosque tropical estacionalmente seco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94, e945088.

<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.4985>

Biogeografía

Delimitación geográfica y florística de la provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el bosque tropical estacionalmente seco

Geographical and floristic delimitation of the Balsas Depression physiographic province, Mexico, with emphasis on the seasonally dry tropical forest

Mayra Flores-Tolentino ^a, J. Rolando Ramírez-Rodríguez ^a,
Jonas Morales-Linares ^b, Guillermo Ibarra-Manríquez ^c,
Óscar Dorado ^d y José Luis Villaseñor ^{e, *}

^a Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México

^b Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Facultad de Ciencias Biológicas, Bv. Valsequillo y Av. San Claudio s/n, Col. Jardines de San Manuel, 72570 Puebla, Puebla, México

^c Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Antigua carretera a Pátzcuaro Ním. 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta, 59180 Morelia, Michoacán, México

^d Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México

^e Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Apartado postal 70-233, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: vrios@ib.unam.mx (J.L. Villaseñor)

Recibido: 6 abril 2022; aceptado: 19 octubre 2022

Resumen

Las regiones biogeográficas están definidas por especies endémicas o características, así como por rasgos fisiográficos particulares. La delimitación geográfica y florística de la provincia Depresión del Balsas (México) y sus biomas se llevó a cabo a partir del uso de capas cartográficas (subcuencas y elevación) y de registros de herbario de las plantas vasculares presentes en la región. La Depresión del Balsas tiene una extensión de 115,007 km². El bosque tropical estacionalmente seco constituye el bioma con mayor superficie (74,548 km²) y se registra desde el nivel del mar hasta los 1,627 m. Utilizando a las plantas vasculares como objeto de estudio, la circunscripción de los biomas con base en un análisis biogeográfico reveló la existencia de 10 grupos florísticos (fitocorias), los biomas más relevantes fueron los bosques tropicales estacionalmente secos y los bosques templados. Esta delimitación y regionalización,

tanto fisiográfica como florística, permitió proponer una estrategia metodológica que puede ser de utilidad para definir límites geográficos en otras áreas de interés.

Palabras clave: Plantas vasculares; Análisis de conglomerados; Delimitación de biomas; Regionalización biogeográfica; Trazos biogeográficos

Abstract

Biogeographic regions are defined by endemic or characteristic species and particular physiographic features. The floristic delimitation of the Balsas Depression province in central-western Mexico and the biomes was carried out using cartographic layers (sub-basins and elevation) and herbarium records of its vascular flora. The Balsas Depression has an extension of 115,007 km². The elevation threshold that delimits the seasonally dry tropical forest, the biome with the largest area in the Balsas Depression (74,548 km²), is found from sea level to 1,627 m of elevation. The circumscription of the biomes based on a biogeographical analysis using vascular plants revealed the existence of 10 floristic groups (Phytochoria), 2 of which stand out, and delimit the tropical seasonally dry and temperate forests, respectively. The flora's delimitation both physiographically and floristically and its regionalization allowed us to propose a methodological strategy potentially useful for defining geographic limits in other areas of interest.

Keywords: Vascular plants; Cluster analysis; Delimitation of biomes; Biogeographical regionalization; Biogeographical tracks

Introducción

México se ubica entre los reinos florísticos Neártico y Neotropical, caracterizados por la presencia de familias endémicas (Rzedowski, 1978; Villaseñor et al., 2020), tales como Iteaceae y Setchellanthaceae en el reino Neártico o Achatocarpaceae y Alstroemeriaceae en el reino Neotropical (Villaseñor et al., 2020). A su vez, estos reinos se dividen en regiones y provincias, caracterizadas cada una por sus composiciones florísticas, faunísticas, fisiográficas, hidrológicas y/o rasgos morfotectónicos (Arriaga et al. 1997; Ferrusquía-Villafranca, 1990; Morrone 2019; Smith, 1941; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990; Rzedowski, 1978). En México, el reino Neotropical incluye provincias florísticamente importantes debido a su número de géneros y especies endémicas, en las que destacan la Depresión del Balsas (1,244 géneros) y la Costa del Pacífico (1,381; Morrone, 2014, 2017; Rzedowski, 1978; Villaseñor, 2004; Villaseñor et al., 2020).

Existen al menos 8 estudios que reconocen a la Depresión del Balsas (DB) como una provincia biogeográfica (tabla 1). Uno de los trabajos pioneros fue el de Smith (1941), quien la dividió en Balsas Superior, que incluye la parte superior de la cuenca del río Balsas que conecta la región Neártica y Neotropical (Villaseñor et al., 2020), así como el Balsas Inferior, que corresponde a la porción sur que se extiende hacia las costas del océano Pacífico, desde el sur de la ciudad de Mazatlán en Sinaloa hasta el río Verde en Oaxaca.

Las discrepancias encontradas entre las propuestas que delimitan la DB son el resultado del tipo de datos y métodos utilizados en su circunscripción. Estas diferencias dificultan la toma de decisiones al intentar elegir una de ellas como área de estudio. Generalmente, los estudios favorecen una u otra, dependiendo del grupo biológico de interés o de los objetivos planteados. La homogenización de la circunscripción de un área, al menos para un grupo de especies, como las plantas, es crucial para contrastar los resultados (Kreft y Jetz, 2010).

Fisiográficamente, la DB se ubica entre la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur, en los estados de Jalisco, Michoacán, Guerrero, México, Morelos, Oaxaca y Puebla, con una extensión estimada de 112,320 km² (Fernández-Nava et al., 1998). Las partes más bajas se sitúan entre los 300 y los 1,600 m donde predominan los bosques tropicales estacionalmente secos, mientras que las partes altas se encuentran por arriba de los 1,600 y hasta los 2,000 m, caracterizadas por bosques templados. Las temperaturas de la provincia oscilan entre los 28-30 °C (Morrone, 2005) y los intervalos altitudinales no sobrepasan los 2,000 m. (Fernández-Nava et al., 1998; Morrone et al., 2002; Rzedowski, 1978). La riqueza florística de la provincia se estima entre 4,442 a 6,800 especies de plantas vasculares, de las cuales 337 son endémicas (Fernández-Nava et al., 1998; Rodríguez-Jiménez et al., 2005; Rzedowski, 1978). El bioma que ocupa la mayor superficie de la DB es el Bosque Tropical Estacionalmente Seco (72%; Espinosa-Organista et al.,

Tabla 1

Propuestas de regionalización de la provincia Depresión del Balsas y principales criterios bióticos y abióticos utilizados para su definición.

Propuesta	Denominación	Criterios
Smith (1941)	Balsas Inferior y Balsas Superior	Lagartijas
Rzedowski (1978) / Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990)	Depresión del Balsas	Flora
Ramírez-Pulido y Castro-Campillo (1990)	Del Balsas	Mamíferos
Ferrusquía-Villafranca (1990)	Jalisqueño-Guerrerense	Morfotectónico
Escalante et al. (1993)	Cuenca del Balsas O y Cuenca del Balsas E	Aves
Arriaga et al. (1997)	Depresión del Balsas	Consenso varios grupos biológicos
Morrone (2001, 2004, 2014)	Cuenca del Balsas	Flora y fauna
Espinosa-Organista et al. (2008)	Balsas occidental y Balsas oriental	Flora y fauna

2008), el cual sobresale también en esta provincia por su alto número de plantas endémicas (Rzedowski y Calderón de Rzedowski 2013; Sosa et al., 2018; Trejo y Dirzo 2002).

Villaseñor y Ortiz (2014) indican que el bioma Bosque Tropical Estacionalmente Seco (BTES) incluye 2 tipos de vegetación: el bosque tropical caducifolio y el bosque espinoso. El BTES presenta una distribución pantropical que se caracteriza por factores climáticos como localidades en las que no se registran heladas, con temperaturas promedio anuales mayores de 17 °C, precipitaciones medias anuales entre 600 y 2,000 mm, o con 3-8 meses secos, que derivan en aspectos fisionómicos y funcionales particulares de las especies vegetales que lo conforman (Banda-R. et al., 2016; Cortés-Flores et al., 2017; Ibarra-Manríquez et al., 2022; Murphy y Lugo, 1986). El BTES es considerado uno de los biomas más diversos y distintivos mundialmente, en especial por la gran cantidad de especies endémicas que contiene (Olson et al., 2000). En México, se estima que el BTES alberga más de 6,000 especies de plantas, de las cuales 45% son endémicas del país (Rzedowski, 1991; Villaseñor y Ortiz, 2014). La distribución del BTES en México incluye principalmente las regiones cálidas tanto en la vertiente del Pacífico, desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, como en la del golfo de México desde Tamaulipas hasta la Península de Yucatán, en altitudes que van desde los 0 hasta los 1,900 m. (Rzedowski, 1978; Villaseñor y Ortiz, 2014). El estrato arbóreo del BTES se caracteriza por la dominancia de árboles bajos (5-15 m de altura), que en una proporción mayor a 75% pierden sus hojas durante la temporada seca (Cortés-Flores et al., 2017; Méndez-Toribio et al., 2014; Rzedowski, 1978; Trejo y Dirzo, 2002).

La conjunción de la información cartográfica digital y grandes bases de datos con información acerca de la

distribución de las especies facilita la circunscripción de regiones ricas en especies, lo cual es fundamental para promover estrategias adecuadas para su conservación. Por lo tanto, los objetivos de este estudio fueron: 1) proponer una delimitación fisiográfica de la DB mediante el uso de recursos cartográficos, como subcuencas, modelo digital de elevación y el sistema ripario, y 2) delimitar fisiográfica y florísticamente la DB a partir de análisis espaciales cuantitativos.

Materiales y métodos

Para generar el mapa de los límites de la DB se utilizó el consenso de capas de ríos y subcuencas hidrológicas (Conabio, 1998; Maderey y Torres-Ruata, 1990). El procedimiento para definir los límites de la DB consistió en seleccionar las subcuencas hidrológicas que coinciden con el sistema de ríos que desembocan en el río Balsas. Esta selección permitió obtener un polígono acotado del sistema ripario.

Delimitación fisiográfica de los biomas al interior de la Depresión del Balsas

Considerando que el BTES ocupa 72% de la superficie de la DB, se procedió a definir sus límites geográficos. Para ello se utilizaron registros de presencia de especies de la familia Asteraceae. Se seleccionaron los registros de las especies que cumplieran con los siguientes criterios: 1) que las especies estuvieran reportadas en los estados que incluye la DB, 2) que en la etiqueta del ejemplar se indicara algún tipo de vegetación que incluye el bioma BTES, como el bosque tropical caducifolio, selva baja caducifolia o bosque espinoso, y 3) que contaran con coordenadas geográficas (latitud y longitud). Estos

registros fueron procesados en ArcMap 10.5 (ESRI, 2019), se eliminaron aquellos registros que salieran de los límites geográficos de la DB delimitada en la sección anterior. Adicionalmente, se obtuvo el valor de elevación de cada registro utilizando un modelo digital de elevación (INEGI, 1999). A partir del proceso anterior se obtuvieron 12,000 registros, los cuales fueron divididos por estados.

Los datos obtenidos después de los filtros aplicados fueron evaluados con estadística descriptiva, mediante un diagrama de caja en el programa estadístico R (R Development Core Team, 2017). Se realizó un diagrama para cada estado y uno para el total de los datos. Estos análisis exploratorios fueron realizados para establecer un umbral de corte (la media más una desviación estándar de los valores de elevación) que permitiera separar las zonas tropical y templada dentro de la DB.

Delimitación florística de la Depresión del Balsas

Los registros de ocurrencia de las especies analizadas provienen principalmente de 2 bases de datos, del Sistema Nacional de Información Biótica (SNIB-REMIB) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) (www.snib.mx) y el repositorio digital del Herbario Nacional de México (MEXU-UNIBIO) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (www.ibdata.abaco3.org). La información recopilada de ambas bases de datos fue depurada eliminando lo siguiente: los registros duplicados; los que no contaban con coordenadas geográficas fueron, en la medida de lo posible, georeferenciados o eliminados; para la depuración taxonómica, se aceptaron los nombres de las especies incluidas en el checklist de la flora de México (Villaseñor, 2016).

Los análisis de recambio de especies y conglomerados de la flora vascular de la DB se realizaron en el programa Biodiverse v2.99 (Laffan et al., 2010), a partir de una matriz de incidencias de las especies y una retícula con celdas de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ de latitud y longitud. En este programa se obtuvo una matriz de disimilitudes.

La matriz de disimilitud se calculó para todas las combinaciones de pares de celdas, usando el índice de disimilitud β -Simpson (Tuomisto, 2010), este índice reduce el efecto del desbalance del número de especies entre las celdas y se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$\beta sim_{i,j} = 1 - \frac{a}{a + \min(b, c)}$$

donde a es el número de especies compartidas en las celdas i y j , b es el número encontrado en i pero no en j , y c es el número encontrado en j pero no en i . Un valor cercano a 0

de βsim indica que muchos taxones son compartidos (bajo recambio), mientras que un valor cercano a 1 significa una baja proporción de taxones compartidos (alto recambio) entre 2 celdas.

Igualmente, en Biodiverse se usó la matriz de disimilitudes para realizar un análisis de conglomerados utilizando el método de agrupamiento WPGMA (método de grupos de pares ponderados utilizando la media aritmética). Este método evalúa las contribuciones de los conglomerados por el número de nodos terminales (celdas del conjunto de datos) que contienen y que permite que cada celda contribuya por igual a cada fusión de la que forma parte (González-Orozco et al., 2014). Los resultados del análisis de conglomerados permitieron identificar grupos de celdas con conjuntos de especies similares que podrían subdividir a la DB. Biodiverse muestra el agrupamiento de las celdas en un espacio geográfico, para que, posteriormente, pueda visualizarse en un sistema de información geográfica.

Como análisis complementario para el consenso de los grupos de conglomerados se hicieron trazos biogeográficos individuales de las especies exclusivas registradas en las celdas que constituyen cada grupo. Los trazos se hicieron utilizando la herramienta “minimum spanning tree tools”/EMST, del programa ArcMap 10.5 (ESRI, 2019).

Resultados

El polígono elaborado en este trabajo y que circunscribe a la DB, comprende parte de los estados de Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla (fig. 1), y sus límites geográficos están definidos por las subcuencas hidrológicas que incluyen todo el sistema acuífero que desemboca al río Balsas y abarca un área de 115,007 km².

Delimitación fisiográfica de los biomas al interior de la Depresión del Balsas

El promedio global de elevación de los datos para la DB fue de 1,063.7 (\pm 563.8) m. Se identificaron 2 regiones fisiográficas: región tropical, con un umbral de elevación de 0 a 1,627 m (74,548 km²) y la región templada, que comprende elevaciones entre 1,627 y 2,800 m con una extensión de 40,459 km² (fig. 2).

Delimitación florística de la Depresión del Balsas

Para toda la DB se analizaron 179,123 puntos de presencia de las plantas vasculares registradas en la base de datos. Estos registros corresponden a 8,294 especies, de las cuales 3,791 son endémicas de México y, dentro de este último grupo, 237 son consideradas endémicas de la DB. Se identificaron 10 grupos florísticos (fitocorias),

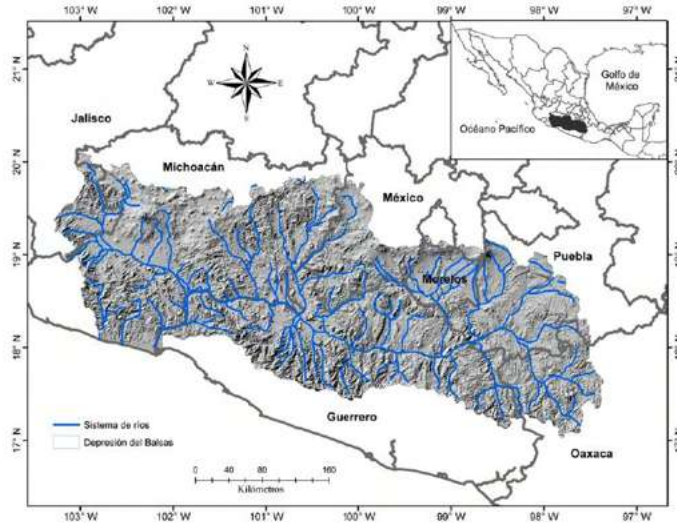


Figura 1. Provincia Depresión del Balsas, acotada al sistema acuifero que desemboca al río Balsas. Las líneas azules representan los ríos que pertenecen al sistema acuifero del Balsas.

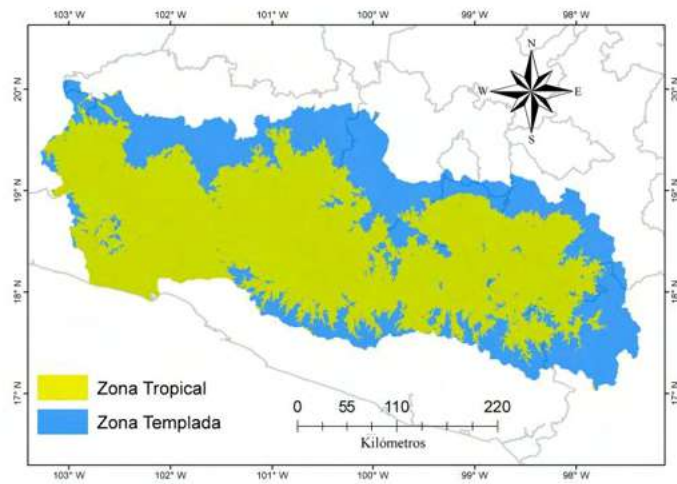


Figura 2. División fisiográfica de la Depresión del Balsas con base en intervalos altitudinales de las zonas tropical y templada.

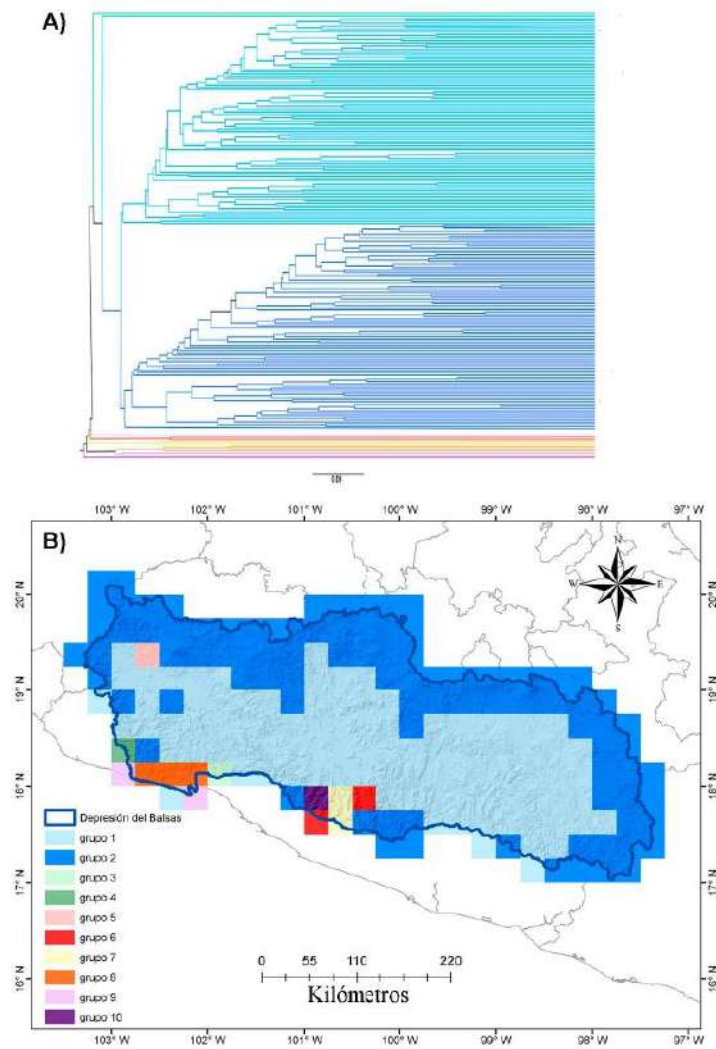


Figura 3. Análisis de agrupamiento que muestra la disimilitud florística de la Depresión del Balsas y su representación en el espacio geográfico. A), Dendrograma que muestra el agrupamiento de las especies; B), distribución geográfica de los grupos florísticos (fitocorias) identificados para la provincia.

los cuales se agruparon en primera instancia en 2 regiones florísticas principales (fig. 3). La primera de ella coincide cercanamente con la región fisiográfica templada (color azul oscuro de la figura 3), caracterizada por especies de los géneros *Arbutus*, *Buddleja*, *Clethra*, *Pinus* y *Quercus*, mientras que la segunda región (color azul claro de la

figura 3) determinó la región fisiográfica tropical de la DB, caracterizada por géneros como *Acaciella*, *Bursera*, *Ipomoea* y *Lysiloma* (ver apéndice).

La porción occidental y sur de la región tropical de la DB mostraron una marcada heterogeneidad en su composición florística. En tales áreas se identificaron 8

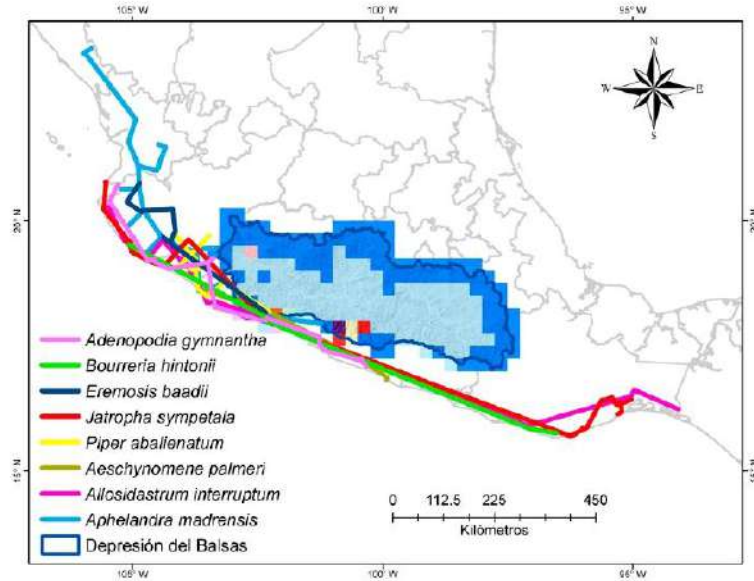


Figura 4. Trazos individuales que muestran la distribución conocida de especies registradas en las celdas que comprenden la desembocadura del río Balsas.

grupos florísticos, cada uno determinado por especies de amplia distribución en México, pero que en la DB mostraron una distribución restringida. Los grupos 3, 4, 8 y 9 (fig. 3) se ubicaron hacia la desembocadura del río Balsas, donde comparten especies con la provincia biogeográfica de la Costa del Pacífico como lo muestran los trazos biogeográficos de la figura 4. Por otra parte, los grupos 6, 7 y 10, ubicados en la parte centro-sur de la DB, concentran 3, 2 y 1% del total de las especies consideradas en este estudio. Estos grupos se ubican en la parte centro-sur de la DB y concentran en conjunto alrededor de 6% del total de las especies consideradas en este estudio, los cuales se segregan por contener una representación florística baja comparados con la de los grupos 1 y 2 que concentran 69% (5,734) y 82% (6,799 especies) de las especies analizadas, respectivamente.

Las fitocorias que concentraron el mayor número de especies fueron también las más ricas en endemismos. El grupo 2 registró 3,701 especies endémicas de México, mientras que el grupo 1 incluye un total de 2,481 especies. El endemismo estricto de la DB presentó una relación inversa, pues el grupo 1 incluye un mayor número de estas endémicas restringidas a la DB (121), en tanto que el grupo 2 solo registra 61 de ellas. Por otro lado, estas 2 fitocorias incluyen taxones endémicos conocidos únicamente en su

territorio, es decir, que no se comparten con el resto de los grupos (apéndice). El grupo 2 incluyó el mayor número de ellos (2,458), mientras que en el grupo 1 se identificaron 1,313 taxones.

Discusión

Este trabajo presenta una propuesta de delimitación geográfica de la DB basada en las subcuencas hidrológicas, que incluyen al sistema de ríos que desemboca al río Balsas. Igualmente se identifican 2 regiones climáticas, una templada y otra tropical. Tomando en cuenta que la Depresión del Balsas es considerada una región de importancia biológica debido a su alta diversidad florística y de endemismos (Fernández-Nava et al., 1998; Miranda, 1947; Rzedowski, 1978), la propuesta de regionalización biogeográfica de la DB de este análisis se basó en un método sistemático considerando análisis de información cartográfica y análisis estadísticos de datos florísticos disponible para la región.

La delimitación fisiográfica que se obtuvo en este estudio concuerda con la descripción propuesta por Miranda (1947), quien menciona que la DB es una región geográfica bien caracterizada, ubicada transversalmente de este a oeste inmediatamente después del Faja Volcánica

Transmexicana, en Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla. Esta propuesta fue respaldada posteriormente por otros autores, tales como Rzedowski (1978), Arriaga et al. (1997); Morrone (2001, 2004, 2014); Espinosa-Organista et al. (2008) y Morrone et al. (2017). Sin embargo, los límites geográficos que circunscriben a la DB no son equivalentes entre todos los estudios previos, debido en gran medida al grupo taxonómico considerado o al conocimiento empírico de cada uno de ellos. Por ejemplo, Morrone (2017) circunscribe a la DB con base en el mapa de ecorregiones de Challenger y Soberón (2008), identificando sus áreas de endemismo; su propuesta considera las cuencas del río Atoyac y del río Salado como parte de la DB, lo cual difiere de otros autores quienes consideran a dichas cuencas como parte de la provincia Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana, respectivamente (Conabio, 1997). En este estudio se determinó que el BTES, en promedio, se distribuye hasta 1,625 m de elevación, en tanto que Rzedowski (1978) lo ubica por debajo de la cota de los 1,550, aunque en otras partes de México puede llegar hasta 1,900 m.

La regionalización propuesta por Miranda (1947) divide a la DB en 2 zonas. La primera denominada "declives altos de las sierras que la circundan", encuentra su límite inferior a 1,800 m y es equivalente a la región templada identificada en este trabajo (fig. 2), aunque con un límite altitudinal a 1,625 m. Los géneros que caracterizan esta zona templada son *Arbutus*, *Ceanothus*, *Cenchrus*, *Juniperus*, *Pinus* y *Quercus*, los cuales incluyen especies citadas por Miranda (1947) como *Arbutus xalapensis*, *Ceanothus coeruleus* y *Pinus montezumae*. En contraste, la segunda región propuesta por Miranda (1947) corresponde a la zona tropical, la cual es caracterizada principalmente por especies del género *Bursera* y considerada también como su principal centro de diversificación (Becerra, 2005; De Nova et al., 2012; Gámez et al., 2014; Miranda, 1947; Rzedowski, 1978; Rzedowski et al., 2005). En el presente estudio se registran 72 especies del género *Bursera*, 83% de ellas consideradas endémicas de la DB. Por lo tanto, las 2 regiones fitogeográficas identificadas en la DB están representadas por especies que responden a un clima, a una geología, una geomorfología y a suelos peculiares encontrados en cada una de ellas (Schimper, 1898).

Smith (1941), utilizando como grupo biológico a las lagartijas del género *Sceloporus*, delimitó a la DB en 2 regiones, Balsas Superior y Balsas Inferior, que corresponden con las regiones oriental y occidental reconocidas en este trabajo. Sin embargo, la propuesta de regionalización de Smith (1941) extiende la parte occidental de la DB hasta el río Verde en Oaxaca y hasta el sur de Mazatlán, Sinaloa.

Considerando como límites geográficos de la DB a las subcuencas hidrológicas, que comprenden todo el sistema ripario y que desemboca en el río Balsas, esta propuesta incluye la desembocadura del río Balsas al océano Pacífico (fig. 1). Sin embargo, al evaluar las disimilitudes florísticas (recambio de especies) entre las celdas en que se dividió la DB, las celdas que corresponden a la desembocadura del río Balsas destacan como una zona florísticamente compleja definida por 4 grupos florísticos (fig. 3). La heterogeneidad florística observada sugiere que la desembocadura constituye una zona de transición (en particular la fitocoria 9 de la figura 3), donde se mezclan elementos propios de la DB con especies más afines en su distribución con la provincia de la Costa del Pacífico. Ejemplo de estas especies son *Allosidastrum interruptum*, *Aphelandra madrensis* o *Jatropha sympetala*, con una distribución más acotada hacia la provincia costera (fig. 4). De igual manera, los grupos 6, 7, 8 y 10 ubicados en el extremo centro-sur de la provincia (fig. 3) se segregan por presentar un número bajo de especies; sin embargo, se consideran como parte de la DB debido a que la mayoría (> 50%) de sus especies se comparten con el grupo 1.

Actualmente, la disponibilidad de grandes bases de datos, que incluyen información geográfica de la flora, son un recurso trascendental para el análisis cuantitativo de la diversidad florística y su arreglo espacial (Sporbert et al., 2019). La información que contienen es útil para la identificación de patrones florísticos y biogeográficos, destacando su gran utilidad en estudios a escalas regional o continental (Jiménez-Alfaro et al., 2018). La delimitación y regionalización, considerando tanto aspectos fisiográficos como florísticos, ha sido poco explorado en México, por lo que surge la necesidad de formular estrategias metodológicas que permitan definir con mayor precisión y replicabilidad los límites geográficos de regiones de interés. Una de las estrategias más plausibles es el uso de la información cartográfica disponible y de análisis espaciales de la flora. Estos recursos digitales favorecen su circunscripción, haciéndolos refutables (Ebach et al., 2015), y están orientados a definir mejor las áreas naturales con el objetivo de plantear preguntas y estrategias que coadyuven en la conservación y en propuestas de investigación alternativas. En este estudio, el uso de tales recursos ayudó a la regionalización de una provincia, cuyos límites han diferido por los criterios usados para delimitarla (tabla 1). La flora vascular demostró ser un buen subrogado en la delimitación de la Depresión del Balsas y del bioma particular que caracteriza a su porción tropical. La estrategia metodológica propuesta puede servir para definir de manera más clara y objetiva los límites geográficos en otras áreas de interés.

Agradecimientos

Este estudio fue posible gracias a la beca de doctorado (05608) otorgada a Mayra Flores-Tolentino por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt)

y la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Agradecemos a Enrique Ortiz y a todo el grupo de discusión del laboratorio A218 del Instituto de Biología, UNAM, que han aportado sus comentarios para el enriquecimiento del manuscrito.

Apéndice. Especies características de la Depresión del Balsas representadas en los grupos del dendrograma (ver Fig. 3).

Grupo 1. *Abutilon abutiloides*, *A. bracteosum*, *A. divaricatum*, *A. haenkeanum*, *A. incanum*, *A. mucronatum*, *A. palmeri*, *A. percaudatum*, *A. straminicarpum*, *Acaciella bicolor*, *A. rosei*, *A. sousae*, *Acalypha arvensis*, *A. comonduana*, *A. euphrasiostachys*, *A. filipes*, *A. lagopus*, *A. melochiifolia*, *A. microphylla*, *A. polystachya*, *A. purpurascens*, *A. trilaciniata*, *Acer skutchii*, *Achatocarpus gracilis*, *A. oaxacanus*, *Achimenes mexicana*, *Acourtia bravohollistiana*, *Acrostichum danaeifolium*, *Adenaria floribunda*, *Adiantum galeottianum*, *A. lunulatum*, *A. trapeziforme*, *Aeschynomene amorphoides*, *A. elegans*, *A. lyonnetii*, *A. paniculata*, *A. rudis*, *A. simulans*, *A. unijuga*, *A. virginica*, *Agalinis peduncularis*, *Agave kirchmeriana*, *A. pedunculifera*, *A. schidigera*, *A. striata*, *A. x glomeruliflora*, *Ageratina glischra*, *A. josepaneroi*, *Ageratum conyzoides*, *Agrostis liebmannii*, *Aldama perennans*, *A. torresii*, *Allosidastrum hilarianum*, *A. pyramidatum*, *Allotoonia woodsoniana*, *Almutaster pauciflorus*, *Alomia ageratoides*, *A. callosa*, *Aloysia chiapensis*, *Alternanthera flava*, *A. stellata*, *Amaranthus dubius*, *A. polygonoides*, *A. scariosus*, *Ambrosia confertiflora*, *Ammannia auriculata*, *A. robusta*, *Amoreuxia gonzalezii*, *Amphipterygium glaucum*, *Amphitecna apiculata*, *Amyris sylvatica*, *Anagallis pumila*, *Andinocleome pilosa*, *Andira inermis*, *A. jaliscensis*, *Andropogon leucostachyus*, *Anemia pastinacaria*, *A. speciosa*, *Annona glabra*, *A. lutescens*, *A. rensoniana*, *Anoda palmata*, *A. paniculata*, *A. pentaschista*, *Anthericum humboldtii*, *Anthurium halmoorei*, *Anticlea neglecta*, *Antigonon cinerascens*, *Apatzingania arachnoidea*, *Aphyllon californicum*, *A. tuberosum*, *Aralia scopulorum*, *Archibaccharis intermedia*, *Argythamnia moorei*, *Aristida arizonica*, *A. capillacea*, *A. hitchcockiana*, *Aristolochia angustica*, *A. buntingii*, *A. cardiantha*, *A. carterae*, *A. glossa*, *A. littoralis*, *A. mutabilis*, *A. pentandra*, *Arthrostemma alatum*, *Ateleia truncata*, *Augusta rivalis*, *Aulosepalum nelsonii*, *Axonopus centrales*, *Ayenia abutilifolia*, *A. glabra*, *A. jaliscana*, *A. magna*, *A. mirandae*, *A. neglecta*, *A. palmeri*, *A. pusilla*, *A. wrightii*, *Baccharis lancifolia*, *Barkeria naevosa*, *B. shoemakeri*, *Bartlettia karvinskiana*, *Bastardia bivalvis*, *B. viscosa*, *Bastardiastrium gracile*, *Bauhinia cookii*, *B. pauletia*, *B. pringlei*, *B. purpurea*, *B. seleriana*, *Ballophytum andrieuxii*, *Beaucarnea hiriartiae*, *Beaumontia grandiflora*, *Begonia barkeri*, *B. cucullata*, *B. franconis*, *B. lindleyana*, *B. michoacana*, *B. nemoralis*, *B. ornithocarpa*, *B. rhodochlamys*, *Beilschmiedia mexicana*, *Berberis lanceolata*, *B. trifolia*, *Berrya cubensis*, *Bidens carpodonta*, *B. gracillima*, *B. holwayi*, *B. minensis*, *Bignonia hyacinthina*, *Blutaparon vermiculare*, *Boehmeria caudata*, *B. radiata*, *Boerhavia spicata*, *B. torreyana*, *Bolbitis portoricensis*, *Bonania elliptica*, *B. sulphurea*, *Bonellia nervosa*, *Bothriochloa edwardsiana*, *B. springfieldii*, *B. wrightii*, *Bouchea dissecta*, *B. nelsonii*, *Bourreria ovata*, *B. purpusii*, *B. rowellii*, *B. sonorae*, *B. superba*, *Bouteloua alamosana*, *B. juncea*, *B. rigidiseta*, *B. scabra*, *B. scorpioides*, *Bouvardia borhidiana*, *B. capitata*, *Bravaisia integerrima*, *Brickellia filipes*, *B. huahuapana*, *B. jimenezii*, *Briquetia spicata*, *Bromelia karatas*, *B. pinguin*, *Brongniartia cuneata*, *B. glabrata*, *B. guerrerensis*, *B. hirsuta*, *B. inconstans*, *B. mortonii*, *B. proteranthera*, *B. vazquezii*, *Brosimum alicastrum*, *Buceragenia hirsuta*, *Bunchosia cornifolia*, *B. glandulosa*, *B. nitida*, *Bursera arborea*, *B. citronella*, *B. instabilis*, *B. odorata*, *B. paradoxa*, *B. rzedowskii*, *B. staphyleoides*, *B. stenophylla*, *B. subtrifoliata*, *B. tecomaca*, *B. toledoana*, *B. tomentosa*, *Byttneria catalpifolia*, *Calanthe calanthioides*, *Calathea ovandensis*, *C. soconuscum*, *Calea jamaicensis*, *Callaem macropterum*, *Calliandra sinaloana*, *Callianthe striata*, *Calopogonium galactioides*, *Campsis radicans*, *Canavalia brasiliensis*, *Cantinoa pinetorum*, *Caperonia palustris*, *Capparidastrum discolor*, *Capraria frutescens*, *Cardamine longipedicellata*, *Carex planostachys*, *C. standleyana*, *Carlwrightia hintonii*, *C. torreyana*, *Carthamus tinctorius*, *Cascabela gaumeri*, *Casearia aculeata*, *C. commersoniana*, *Cassia fistula*, *Castilleja longiflora*, *Catasetum pendulum*, *Ceiba acuminata*, *Celastrus tetramerus*, *Celosia argentea*, *C. virgata*, *Cenchrus multiflorus*, *C. setaceus*, *Centratherum punctatum*, *Centrosema galeottii*, *C. plumieri*, *Cephalocereus fulviceps*, *C. nudus*, *Cestrum sotonmezii*, *Chaetocalyx scandens*, *Chalarothyrsus amplexicaulis*, *Chalema synanthera*, *Chamaecrista fagonioides*, *C. flexuosa*, *C. hispida*, *C. pilosa*, *C. rufa*, *Chamaedorea pochutlensis*, *Chamaesaracha cernua*, *Chiococca parviflora*, *Chloracantha spinosa*, *Chlorophytum comosum*, *Chrysanthellum filiforme*, *C. involutum*,

C. keilii, *C. michoacanum*, *Chrysophyllum cainito*, *C. mexicanum*, *Cinnamomum velvetii*, *C. zapatae*, *Cipura campanulata*, *Cissus biformifolia*, *C. erosa*, *C. gossypifolia*, *C. microcarpa*, *C. subtruncata*, *Cladocolea cupulata*, *C. inorna*, *C. stricta*, *Cleobulia crassistyla*, *Cleome chapalaensis*, *C. fosteriana*, *C. parvisepala*, *Cleoserrata serrata*, *Clerodendrum coulteri*, *C. x speciosum*, *Clowesia dodsoniana*, *C. glaucoglossa*, *Cnidioscolus autlanensis*, *C. liebmanni*, *C. spinosus*, *Coccoloba acapulcensis*, *C. cozumelensis*, *C. jurgenseni*, *Cochlospermum vitifolium*, *Colubrina greggii*, *C. heteroneura*, *C. sordida*, *Comarostaphylis arbutoides*, *Combretum decandrum*, *Commelina rzedowskii*, *C. scabra*, *Commicarpus praetermissus*, *Comocladia macrophylla*, *Conoclinium betonicifolium*, *Corchorus aestuans*, *Cordia boissieri*, *C. diversifolia*, *C. guerckean*, *C. macvaughii*, *C. seleriana*, *C. sonora*, *Coreopsis pinnatisecta*, *Corynapuntia schottii*, *Cosmos atrosanguineus*, *C. caudatus*, *C. matfeldii*, *Couepia polyandra*, *Coursetia hintonii*, *C. mollis*, *Crimum americanum*, *Crossopetalum managuaatillo*, *C. uragoga*, *Crotalaria gloriosa*, *Croton alamosanus*, *C. argenteus*, *C. balsensis*, *C. glandulosus*, *C. guerreranus*, *C. ramillatus*, *C. repens*, *C. sonora*, *Cryosophila nana*, *Cryptostegia grandiflora*, *C. madagascariensis*, *Ctenitis submarginalis*, *Cucumis anguria*, *C. dipsaceus*, *Cumila leucantha*, *C. polyantha*, *Cuphea alaniana*, *C. axilliflora*, *C. calophylla*, *C. ferrisiae*, *C. flavovirens*, *C. retroscabra*, *C. roseana*, *C. subuligera*, *C. utriculosa*, *Cupressus arizonica*, *Cuscuta americana*, *C. macvaughii*, *C. pentagona*, *C. saccharata*, *C. yucatan*, *Cyathea myosuroides*, *Cyclanthera jonesii*, *Cynophora accedens*, *Cynanchum unifarium*, *Cynometra oaxacana*, *Cynophalla flexuosa*, *C. verrucosa*, *Cyperus compressus*, *C. dioicus*, *C. elegans*, *C. fugax*, *C. tenuis*, *Cypringlea analecta*, *Cyrtocarpa kruseana*, *Cyrtopodium macrobulbon*, *Dahlia cordifolia*, *D. parvibracteata*, *Dalbergia glabra*, *D. melanocardium*, *Dalea brachystachys*, *D. cinnamomea*, *D. erythrorhiza*, *D. gypsophila*, *D. hegewischiana*, *D. hintonii*, *D. holwayi*, *D. insignis*, *D. mexiae*, *Damburneya ambigens*, *Dandya balsensis*, *D. hannibali*, *D. ihadhowardii*, *Datura kymatocarpa*, *D. lanosa*, *Dendranthema morifolium*, *Dendropanax leptopodus*, *Dendroviguiera guerrerana*, *D. pringlei*, *D. sharpii*, *Deppea hintonii*, *Desmanthus balsensis*, *D. leptophyllus*, *Desmodium ambiguum*, *D. barbatum*, *D. ghiesbreghtii*, *D. lindheimeri*, *D. michelianum*, *D. painteri*, *D. plectocarpum*, *D. urarioides*, *Dichantheium dichotomum*, *D. ovale*, *Dichondra brachypoda*, *Dichorisandra hexandra*, *Diactiptera membranacea*, *D. sciadephora*, *Didymochlaena truncatula*, *Digitaria nuda*, *Dinebra scabra*, *Diodia rigida*, *Dioon caputoi*, *D. edule*, *D. tomasellii*, *Dioscorea floribunda*, *D. insignis*, *D. longirhiza*, *D. palmeri*, *D. pantojensis*, *D. polygonoides*, *Diospyros acapulcensis*, *D. aequoris*, *D. ebenaster*, *Diphragmus scaber*, *Diphysa americana*, *D. ormocarpoides*, *D. spinosa*, *Ditaxis manzanilloana*, *D. micrandra*, *D. serrata*, *Doyerea emetocathartica*, *Dryopteris feei*, *Dyschoriste rosei*, *D. saltuensis*, *Echeandia albiflora*, *E. formosa*, *E. hintonii*, *E. tenuis*, *Echinodorus tenellus*, *Echinopepon paniculatus*, *Eichhornia azurea*, *Elaphoglossum revolutum*, *Electranthera cuneifolia*, *Eliomurus barbiculmis*, *Encyclia adenocarpa*, *E. hanburyi*, *E. oestlundii*, *E. papilloso*, *Entadopsis polystachya*, *Epidendrum guerrerense*, *E. rowleyi*, *Epiphyllum oxypetalum*, *Eragrostis excelsa*, *E. hypnoides*, *E. spectabilis*, *E. viscosa*, *Eremosis leiocarpa*, *E. villaregalis*, *Eriochloa polystachya*, *E. punctata*, *E. sericea*, *Eriosema multiflorum*, *Eryngiophyllum pinnatisectum*, *Eryngium purpusii*, *Erythrina herbacea*, *E. oliviae*, *Erythrostemon acapulcensis*, *E. caladenia*, *E. epifanii*, *E. laxus*, *E. macvaughii*, *E. oyamae*, *Erythroxyllum havanense*, *Esenbeckia velutina*, *Espejoa mexicana*, *Eugenia guatemalensis*, *E. hintonii*, *Euphorbia albomarginata*, *E. arteagae*, *E. californica*, *E. caperata*, *E. capitellata*, *E. colorata*, *E. cymosa*, *E. dressleri*, *E. grammata*, *E. hindiana*, *E. humayensis*, *E. infernidialis*, *E. leucantha*, *E. leucocephala*, *E. lineata*, *E. linguiformis*, *E. loitiae*, *E. lucismithii*, *E. macvaughii*, *E. militi*, *E. oaxacana*, *E. rzedowskii*, *E. serpens*, *E. serrula*, *E. sonora*, *E. terracina*, *E. tithymaloides*, *E. trilata*, *Evohulus nummularius*, *Eysenhardtia adenostylis*, *Fagonia scoparia*, *Fernaldia pandurata*, *Ferocactus lindseyi*, *Flaveria cronquistii*, *F. kochiana*, *F. ramosissima*, *Fleischmannia capillipes*, *F. holwayana*, *F. pycnocephaloides*, *Forchhammeria hintonii*, *F. sessilifolia*, *F. watsonii*, *Forestiera reticulata*, *Fridericia costaricensis*, *F. dichotoma*, *F. mollissima*, *F. patellifera*, *Fuirena umbellata*, *Fumastrium cynanchoides*, *F. odoratum*, *Galactia dubia*, *G. striata*, *Galium aparine*, *Galphimia mirandae*, *Gaudichaudia confertiflora*, *Gaya occidentalis*, *Genipa americana*, *Gentiana mirandae*, *Gentianella microcalyx*, *Glinum radiatus*, *Gochmatia obtusata*, *Gomphrena parviceps*, *Gonolobus arizonicus*, *G. barbatus*, *G. megalocarpus*, *G. sororius*, *G. spiranthus*, *Gossypium laxum*, *G. lobatum*, *G. schwendiniani*, *Gouania konzattii*, *G. rosei*, *Grindelia hirtella*, *Guadua amplexifolia*, *G. longifolia*, *Guardiola pappifera*, *G. stenodonta*, *Guatteria amphifolia*, *Guettarda combsii*, *G. elliptica*, *G. macrosperma*, *Gynandropsis gynandra*, *Gypsacanthus nelsonii*, *Gyrandra pauciflora*, *G. pterocaulis*, *Haematoxyllum campechianum*, *H. sousanum*, *Havardia campylacantha*, *Hebecarpa barbeyana*, *H. costaricensis*, *H. platycarpa*, *Hechtia caulescens*, *H. colossa*, *H. galeottii*, *H. hintoniana*, *H. melanocarpa*, *H. montana*, *H. mooreana*, *H. pringlei*, *H. pumila*, *H. reflexa*, *H. reticulata*, *H. rosea*, *Heliconia latspatha*, *Helicotropis linearis*, *Helietta loitiae*, *H. parvifolia*, *Heliocarpus mexicanus*, *H. parvimontis*, *Heliopsis brachactis*, *Heliotropium cremnogenum*, *H. fallax*, *H. filiforme*, *H. lagoense*, *H. macrostachyum*, *H. michoacanum*, *Hemarthria altissima*, *Hemionitis palmata*, *H. subcordata*, *Henrya scorpioides*,

Heterocentron elegans, *H. laxiflorum*, *Heteroflorum sclerocarpum*, *Hibiscus kochii*, *H. tenorii*, *H. tiliaceus*, *Hilaria annua*, *H. hintonii*, *H. simplei*, *Hochreutinera amplexifolia*, *Hoffmannia cryptoneura*, *H. excelsa*, *Holographis argyrea*, *H. hintonii*, *Hunnemannia fumariifolia*, *Hyparrhenia hirta*, *Hypenia violacea*, *Hyperbaena ilicifolia*, *Hypericum galinum*, *H. pratense*, *Hyptis conferta*, *H. macrocephala*, *Indigofera fruticosa*, *I. jamaicensis*, *I. pueblensis*, *I. tumidula*, *Ipomoea cairica*, *I. clavata*, *I. hederacea*, *I. hirta*, *I. ignava*, *I. indica*, *I. lindenii*, *I. lutea*, *I. meyeri*, *I. microsepala*, *I. muricata*, *I. oocarpa*, *I. pedicellaris*, *I. pruinosa*, *I. punctulata*, *I. sescossiana*, *I. temascaltepecensis*, *I. tenuiloba*, *I. tiliacea*, *I. variabilis*, *Ischaemum latifolium*, *Itzaea sericea*, *Ixora finlaysoniana*, *Jacobinia roseana*, *Jacquemontia abutiloides*, *J. mexicana*, *J. polyantha*, *J. pringlei*, *J. pycnocephala*, *J. smithii*, *Jatropha alamanii*, *J. bartlettii*, *J. cordata*, *J. gossypifolia*, *J. jaimejimenezii*, *J. mirandana*, *J. pseudocurcas*, *J. riojae*, *J. rufescens*, *J. stephanii*, *J. websteri*, *Juglans olanchana*, *Justicia angustiflora*, *J. leucothamna*, *J. lucindae*, *J. pectoralis*, *J. reflexiflora*, *Kalanchoe flammea*, *Kallstroemia californica*, *K. caribaea*, *K. grandiflora*, *K. longipes*, *K. pubescens*, *Karwinskia latifolia*, *K. umbellata*, *Koanophyllum palmeri*, *K. solidaginifolium*, *Kosteletzkya depressa*, *Krameria bicolor*, *K. lanceolata*, *Laelia anceps*, *Lagascea angustifolia*, *Lagrezia monosperma*, *Lanourouxia dependens*, *L. microphylla*, *L. ovata*, *Lantana hintonii*, *L. macropoda*, *L. urticoides*, *Lasiacis rhizophora*, *L. scabrior*, *Lasiantha squarrosa*, *L. zinnoides*, *Lawsonia inermis*, *Leiboldia guerreriana*, *Lemma obscura*, *Leochilus johnstonii*, *Lepanthus guerrerensis*, *Lepidagathis daniehlii*, *Leptochloa virgata*, *Leptospron gentryi*, *Leucothoe pinetorum*, *Liabellum palmeri*, *Libidibia sclerocarpa*, *Licania platypus*, *Licaria excelsa*, *L. quercina*, *Lindernia anagallidea*, *Linum cruciatum*, *L. longipes*, *Lippia cardiostegia*, *L. mcvaughii*, *Litsea parvifolia*, *Lobelia setulosa*, *Loeselia ciliata*, *L. ramosissima*, *Lonchocarpus acuminatus*, *L. atropurpureus*, *L. balsensis*, *L. cochleatus*, *L. constrictus*, *L. epigaeus*, *L. guatemalensis*, *L. hermannii*, *L. hondurensis*, *L. longipedicellatus*, *L. longipedunculatus*, *L. parviflorus*, *L. punctatus*, *L. rugosus*, *L. schiedeana*, *L. spectabilis*, *Lopezia riesenbachia*, *Ludwigia clavellina*, *L. erecta*, *L. hyssopifolia*, *L. leptocarpa*, *Luffa operculata*, *Lupinus glabratus*, *Lycianthes chiapensis*, *L. heteroclita*, *L. pilifera*, *L. purpusii*, *L. starbuckii*, *Lygodium venustum*, *Lysiloma auritum*, *Mabea occidentalis*, *Machaerium arboreum*, *M. biovulatum*, *M. isadelphum*, *Machura tinctoria*, *Macroptilium lathyroides*, *M. pedatum*, *Macrosepis pleistantha*, *Magnolia dealbata*, *M. mexicana*, *Malachra alceifolia*, *Malaxis reichei*, *Malpighia hintonii*, *Mammillaria beneckeii*, *M. crucigera*, *M. duoformis*, *M. guerrerensis*, *M. nunezii*, *M. tonalensis*, *M. uncinata*, *Mandevilla acutiloba*, *M. exilicaulis*, *M. lanuginosa*, *M. subsessilis*, *M. tubiflora*, *Manettia reclinata*, *Manfreda elongata*, *M. guerrerensis*, *M. parva*, *Manihot chlorosticta*, *M. crassisejala*, *M. esculenta*, *M. mcvaughii*, *M. michaelis*, *M. obovata*, *Maranta divaricata*, *Margaritopsis microdon*, *Marina gemmea*, *M. gracillima*, *M. howayi*, *M. melilotina*, *Mariosousa millefolia*, *Marsdenia bourgaeana*, *M. callosa*, *Matelea atrocoronata*, *M. calcicola*, *M. suberifera*, *Matudaea trinervia*, *Maxillaria rhombea*, *Maytenus matudae*, *M. schippii*, *Megaliabum andrieuxii*, *Meiracyllium trinasutum*, *Melampodium longipes*, *Melochia glandulifera*, *M. tomentella*, *M. tragiifolia*, *Menodora jaliscana*, *Mentzelia asperula*, *M. sinuata*, *Merremia aegyptia*, *M. palmeri*, *Miconia heterothrix*, *Microlobius foetidus*, *Microspermum flaccidum*, *Mikania micrantha*, *M. tonduzii*, *Milla magnifica*, *M. mexicana*, *M. mortoniana*, *Mimosa arenosa*, *M. chaetocarpa*, *M. diplotricha*, *M. distachya*, *M. dysocarpa*, *M. egregia*, *M. palmeri*, *M. spirocarpa*, *M. tejupilcana*, *M. tenuiflora*, *M. xochipalensis*, *Mitracarpus falcatus*, *M. linearis*, *Montanoa laskowskii*, *Moringa oleifera*, *Mormodes tezonile*, *Muhlenbergia brevivaginata*, *M. speciosa*, *Murraya paniculata*, *Myrospermum frutescens*, *Nama jamaicensis*, *Nephtunia oleracea*, *N. olerecea*, *N. pubescens*, *Nissolia platycarpa*, *N. ruddiae*, *Notholaena affinis*, *N. lemmonii*, *Nuttallanthus canadensis*, *Nymphaea pulchella*, *Ocellochloa biglandulare*, *Ocimum carnosum*, *Ocotea chiapensis*, *O. psychotrioides*, *O. salvini*, *Odontocarya mexicana*, *Odomosoria schlehtendalii*, *Olyra glaberrima*, *Operculina platyphylla*, *Opuntia dillemii*, *O. durangensis*, *O. karwinskiana*, *O. rileyi*, *O. spraguei*, *O. wilcoxii*, *Oreopanax capitatus*, *Ornithocephalus inflexus*, *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Orihrosanthus monadelphus*, *Oryza latifolia*, *Otopappus verbesinoides*, *Oxalis angustifolia*, *O. discolor*, *O. magnifica*, *Pachecoa prismatica*, *Pachycereus tepamo*, *Palicourea elata*, *P. minarum*, *Panicum alatum*, *P. dichotomiflorum*, *P. miliaceum*, *P. pilosum*, *Parathesis vulgata*, *Parkinsonia aculeata*, *P. x carterae*, *Parmentiera millspaughiana*, *Paspalum acuminatum*, *P. cymbiforme*, *P. lineare*, *P. multicaule*, *P. virlettii*, *Passiflora coriacea*, *P. juliana*, *P. mcvaughiana*, *Paullinia cururu*, *P. tomentosa*, *Pavonia fixxellii*, *P. macdougallii*, *P. paneroi*, *P. paniculata*, *P. schiedeana*, *P. uniflora*, *Pectis canescens*, *P. decemcarinata*, *P. diffusa*, *P. exserta*, *P. filipes*, *P. holochaeta*, *P. luckoviae*, *P. propetes*, *Peniocereus lazaro-cardenasii*, *P. maculatus*, *P. zopilotesensis*, *Peperomia cordovana*, *P. dorstenioides*, *P. peltimbba*, *P. schizandra*, *P. succulenta*, *P. urocarpa*, *Pereskiaopsis blakeana*, *P. kellermanii*, *Pteriptera ctenotricha*, *Perityle microglossa*, *Persea chamissonis*, *P. chrysantha*, *Perymenium episcopale*, *P. subsquarrosus*, *P. uxoris*, *Phalaris paradoxa*, *Phaulothamnus spinescens*, *Phinaea multiflora*, *Phoradendron crassifolium*, *P. dipterum*, *P. dolichocarpum*, *P. olae*, *P. oliverianum*, *P. palmeri*, *P. perredactum*, *P. treleaseanum*,

Phyla fruticosa, *P. strigulosa*, *Phyllanthus coalcomanensis*, *P. galeottianus*, *P. hexadactylus*, *P. liebmannianus*, *P. oaxacanus*, *P. peninsularis*, *P. tenellus*, *Phyllostachys aurea*, *Phyllostylon brasiliense*, *Phymosia rzedowskii*, *P. umbellata*, *Physalis acutifolia*, *P. glutinosa*, *P. hirsuta*, *P. michoacanensis*, *P. minimaculata*, *Physostemon hemsleyanum*, *Picramnia guerrerensis*, *P. tetramera*, *Pilea herniarioides*, *Pilosocereus collinsii*, *P. leucocephalus*, *Pinguicula lilacina*, *P. orchidioides*, *Piper fallens*, *P. mexicanum*, *P. muelleri*, *P. novogalicianum*, *P. pseudoasperifolium*, *P. tuberculatum*, *P. uhdei*, *P. unguiculatum*, *Piptadenia obliqua*, *P. viridiflora*, *Piptochaetium pringlei*, *Piqueria laxiflora*, *Pitcairnia cylindrostachya*, *P. flexuosa*, *P. hintoniana*, *P. imbricata*, *P. puberula*, *P. roseana*, *Pithecellobium oblongum*, *P. velutinum*, *Pittocaulon filare*, *Pityrogramma dealbata*, *Plectranthus scutellarioides*, *Pluchea odorata*, *Poeppegia procerca*, *Poikilacanthus capitatus*, *Poiretia punctata*, *Polanisia trachysperma*, *Polianthes tuberosa*, *Polygala crinita*, *P. oedophylla*, *P. russelliana*, *P. velata*, *Polygonum persicaria*, *Polypodium fissidens*, *P. liebmannii*, *P. longepinnulatum*, *Polystachya mcvaughiana*, *Polystemma viridiflorum*, *Portulaca halimoides*, *Pouzolzia pringlei*, *Prionosciadium acuminatum*, *Proboscidea altheifolia*, *P. diversifolia*, *Prosopis tamaulipana*, *Prosthechea chacaoensis*, *P. micropus*, *P. neurosa*, *P. ochracea*, *Prosthecidiscus guatemalensis*, *Primus tuberculata*, *Psacalium eriocarpum*, *P. mollifolium*, *P. sharpii*, *Pseudabutylon orientale*, *P. umbellatum*, *Pseuderanthemum standleyi*, *Pseudogynoxys chenopodioides*, *Pseudosmodium barkleyi*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pterostemon bravoanus*, *Quadrella indica*, *Quercus firfiracea*, *Quisqualis indica*, *Ramirezella calcoma*, *Randia cinerea*, *R. guerrerensis*, *R. laevigata*, *R. monantha*, *R. rhagocarpa*, *R. tetracantha*, *Ranunculus mexiae*, *Rhamnus biglandulosa*, *R. sharpii*, *Rhinotropis nitida*, *Rhodosciadium dissectum*, *Rhus galeottii*, *Rhynchosia reticulata*, *R. tarphantha*, *Rhynchospora eximia*, *R. marisculus*, *Rhynchosstele madrensis*, *R. stellata*, *Robinsonella mirandae*, *Rorippa indica*, *Rosa banksiae*, *Roseodendron donnell-smithii*, *Rourea glabra*, *Ruellia amoena*, *R. donnell-smithii*, *R. geminiflora*, *R. guerrerensis*, *R. malacosperma*, *R. metziae*, *R. nudiflora*, *R. oaxacana*, *R. palmeri*, *R. petiolaris*, *R. sororia*, *Ruppia maritima*, *Ruprechtia costata*, *R. standleyana*, *Russelia chiapensis*, *R. equisetiformis*, *R. lanceifolia*, *R. parvifolia*, *Sabal pumos*, *Sagittaria montevidensis*, *Salix gooddingii*, *Salmea palmeri*, *Salpianthus standleyi*, *Salvia alamosana*, *S. cyanantha*, *S. decora*, *S. diegoae*, *S. eizi-matudae*, *S. fallax*, *S. farnacea*, *S. fusca*, *S. glabra*, *S. involucreta*, *S. mcvaughii*, *S. modesta*, *S. nelsonii*, *S. parryi*, *S. recurva*, *S. rostellata*, *S. rubiginosa*, *S. rupicola*, *S. shannonii*, *S. turneri*, *Samyda mexicana*, *Sapium lateriflorum*, *Sapranthus microcarpus*, *Sarcophallus mexicana*, *Saururus cernuus*, *Scaphyglottis imbricata*, *Schaefferia frutescens*, *Schizocarpum attenuatum*, *Scleria bracteata*, *S. ciliata*, *S. macrophylla*, *S. oligantha*, *S. setuloso-ciliata*, *Scoparia mexicana*, *Scutellaria multiflora*, *S. orizabensis*, *S. purpurascens*, *Sechtopsis tetraptera*, *Securidaca diversifolia*, *Selaginella bigelovii*, *S. pilifera*, *S. reflexa*, *S. ribae*, *S. rzedowskii*, *S. sellowii*, *S. silvestris*, *Semialarium mexicanum*, *Senecio picridis*, *Senegalia berlandieri*, *S. sororia*, *S. tenella*, *Senna alexandrina*, *S. quinqueangulata*, *S. reticulata*, *Serjania grosii*, *S. macrocarpa*, *S. paniculata*, *S. rhytidococca*, *Sesbania macrocarpa*, *Setaria adhaerens*, *S. scandens*, *S. vulpiseta*, *Sicyos guatemalensis*, *Sida abutifolia*, *S. anodifolia*, *S. cordifolia*, *S. jussieana*, *S. viarum*, *Sideroxylon celastrinum*, *S. eriocarpum*, *S. foetidissimum*, *S. lanuginosum*, *S. obtusifolium*, *S. occidentale*, *Sigmoidotropis speciosa*, *Simira rhodoclada*, *Simsia ghesbreghtii*, *S. spooneri*, *S. tenuis*, *Sinclairia liebmannii*, *Siphonoglossa sessilis*, *Sisyrinchium exalatum*, *S. micranthum*, *S. subcernuum*, *Sloanea terniflora*, *Smilax bona-nox*, *S. cordifolia*, *S. regelii*, *Sobralia galeottiana*, *Solanum aturense*, *S. donianum*, *S. ehrenbergii*, *S. glaucescens*, *S. malacothrix*, *Solenophora obscura*, *Sotoa confusa*, *Spartina patens*, *Specklinia marginata*, *Spermacoce confusa*, *S. ovalifolia*, *Sphenoclea zeylanica*, *Sphinctospermum constrictum*, *Spigelia mexicana*, *S. nicotianiflora*, *S. palmeri*, *S. trispicata*, *Sporobolus hintonii*, *S. viscidus*, *Stachys pacifica*, *Stachytarpheta jamaicensis*, *S. miniacea*, *Stelis jalapensis*, *S. rufobrunnea*, *Stemodia peduncularis*, *Stenocereus alamosensis*, *S. kerberi*, *S. quevedonis*, *Stenorrhynchos speciosus*, *Stevia chilapensis*, *S. liebmannii*, *S. mitopoda*, *S. neurophylla*, *S. perfoliata*, *S. triangularis*, *Steviopsis amblyolepis*, *Stillingia acutifolia*, *Struthanthus haenkeanus*, *S. inconspicuus*, *Tabernaemontana amygdalifolia*, *T. divaricata*, *Tagetes arenicola*, *Talinum attenuatum*, *Tamarix gallica*, *Tanaecium pyramidatum*, *Tapirira mexicana*, *Tephrosia abbotiae*, *T. cinerea*, *T. lanata*, *T. nitens*, *T. quercetorum*, *T. sinapou*, *T. submontana*, *T. vernicosa*, *T. watsoniana*, *Ternstroemia hemsleyi*, *Tetramerium abditum*, *T. aureum*, *T. butterwickianum*, *T. emilyanum*, *T. guerrerense*, *Tetrapteryx heterophylla*, *Thalictrum johnstonii*, *T. stevermarkii*, *Thevetia ahouai*, *T. gaumeri*, *T. pinifolia*, *Thompsonella mixtecana*, *T. xochipalensis*, *Thouinia paucidentata*, *Thyrsanthemum goldianum*, *Tibouchina connata*, *T. longifolia*, *T. nanifolia*, *T. rufipilis*, *Tigridia hintonii*, *T. latifolia*, *T. moritonii*, *T. orthantha*, *Tillandsia argentea*, *T. carlsontae*, *T. fascifolia*, *T. jalisco-monticola*, *T. lydiae*, *T. magnusiama*, *T. pentasticha*, *T. streptophylla*, *T. supermexicana*, *T. traumeri*, *Tithonia koelzii*, *Tournefortia umbellata*, *Tradescantia mirandae*, *T. orchidophylla*, *T. poelliae*, *T. schippii*, *T. zanonii*, *T. zebrina*, *Tragia yucatanensis*, *Trianthema portulacastrum*, *Trichocentrum brachyphyllum*, *T. microchilum*, *Trichosalpinx nageliana*, *Tridax bilabiata*, *T. tenuifolia*, *Trigonidium egertonianum*, *Trigonospermum adenostemmoides*,

Triodanis perfoliata, *Tripogandra grandiflora*, *T. saxicola*, *T. serrulata*, *Tripsacum intermedium*, *T. jalapense*, *T. latifolium*, *T. maizar*, *Triumfetta acracaniha*, *T. coriacea*, *T. polyandra*, *Trixis calcicola*, *T. grandibracteata*, *T. imula*, *T. pterocaulis*, *T. silvatica*, *Urochloa brizantha*, *U. mutica*, *U. reptans*, *U. ruzizensis*, *U. venosa*, *Utricularia hintonii*, *Vachellia collinsii*, *V. guanacastensis*, *V. pringlei*, *V. rigidula*, *V. sphaerocephala*, *V. villaregalis*, *Valeriana albonervata*, *Vallisneria americana*, *Varronia foliosa*, *V. guanacastensis*, *V. macrocephala*, *Verbena ehrenbergiana*, *Verbestna chilapana*, *V. culminicola*, *V. furfuracea*, *V. nelsonii*, *V. oaxacana*, *V. oxylepis*, *Vernonanthura sinclairii*, *Vigna peduncularis*, *V. umbellata*, *Villadia recurva*, *Viridantha mauryana*, *Vitex trifolia*, *Waltheria conzattii*, *W. fryxellii*, *W. preslii*, *Wamalchitania strigosa*, *Wedelia purpurea*, *W. rosei*, *Wimmeria microphylla*, *Witheringia solanacea*, *Wolffia columbiana*, *Wolffiella wehvietschii*, *Xanthosoma mendozae*, *X. mexicanum*, *Zahuzania augusta*, *Zanthoxylum ciliatum*, *Z. foliolosum*, *Z. melanostictum*, *Zeugites capillaris*, *Z. himonii*, *Z. latifolius*, *Z. latifolius*, *Zinnia bicolor*, *Z. maritima*, *Z. microglossa*, *Z. purpusii*, *Z. venusta*, *Z. zinnioides*, *Zuelania guidonia*.

Grupo 2. *Abelia floribunda*, *Abildgaardia mexicana*, *Abutilon andrieuxii*, *A. dugesii*, *A. hypoleucum*, *Acacia nerifolia*, *Acaciella holwayi*, *Acaena elongata*, *Acalypha brevicaulis*, *A. cuspidata*, *A. fourmieri*, *A. infesta*, *A. multispicata*, *A. neomexicana*, *A. nubicola*, *A. rhombifolia*, *A. schiedeana*, *A. schlechtendahlana*, *A. trachyloba*, *Acanthogilia gloriosa*, *Acanthothanum aphyllus*, *Acanthus mollis*, *Acca sellowiana*, *Acer negundo*, *Achimenes longiflora*, *A. pedunculata*, *Achnatherum constrictum*, *A. eminens*, *Achyrocline guerreroana*, *Acnistus arborescens*, *Acourtia caltepecana*, *A. discolor*, *A. erioloma*, *A. fruticosa*, *A. hooveri*, *A. lepidopoda*, *A. michoacana*, *A. moschata*, *A. nelsonii*, *A. rzedowskii*, *A. simulata*, *A. tenoriensis*, *Aechmea mexicana*, *Agapanthus africanus*, *Agastache mexicana*, *Agave americana*, *A. atrovirens*, *A. collina*, *A. dasylirioides*, *A. filifera*, *A. hookeri*, *A. karwinskii*, *A. lurida*, *A. macroacantha*, *A. mapisaga*, *A. maximiliana*, *A. obscura*, *A. parryi*, *A. peacockii*, *A. salmiana*, *A. scaposa*, *A. triangularis*, *A. yuccifolia*, *Ageratina amblyolepis*, *A. atrocordata*, *A. blepharilepis*, *A. calaminthifolia*, *A. calophylla*, *A. cerifera*, *A. chiapensis*, *A. enixa*, *A. etlensis*, *A. geminata*, *A. glauca*, *A. halbertiana*, *A. havanensis*, *A. juxtilahuacensis*, *A. lasioneura*, *A. lucida*, *A. moorei*, *A. neohintoniorum*, *A. oaxacana*, *A. oreithales*, *A. pelotropha*, *A. perezii*, *A. photina*, *A. prunellifolia*, *A. ramireziorum*, *A. rhomboidea*, *A. riparia*, *A. rivalis*, *A. rubricaulis*, *A. scorodonioides*, *A. thyrsoflora*, *A. vernalis*, *Ageratum albidum*, *A. microcephalum*, *A. paleaceum*, *A. platypodium*, *A. tehuacanum*, *Agonandra obtusifolia*, *Agrimonia pringlei*, *Agrostis bourgeai*, *A. calderoniae*, *A. ghiesbreghtii*, *A. hyemalis*, *A. pereinmans*, *A. schaffneri*, *A. subpatens*, *A. toluensis*, *Ainea conzattii*, *Alamania punicea*, *Alansmia spathulata*, *Albizia adinocephala*, *Alchornea latifolia*, *Aldama hispida*, *A. pachycephala*, *Alibertia edulis*, *Allowissadula pringlei*, *A. rosei*, *Aloysia citriodora*, *Alpinia speciosa*, *Alternanthera caracasana*, *A. pungens*, *A. pycnantha*, *Amaranthus acutilobus*, *A. fimbriatus*, *A. retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *A. canescens*, *A. cumanensis*, *Ampelopsis cordata*, *Amyris balsamifera*, *A. thyrsoflora*, *Anacardium occidentale*, *Anathallis involuta*, *A. minutalis*, *Andinocleone magnifica*, *Andropogon pringlei*, *A. ternarius*, *A. virginicus*, *Anemia multiplex*, *A. recondita*, *Angelica polycarpa*, *Angelonia angustifolia*, *Anisacanthus puberulus*, *A. pumilus*, *Anoda albiflora*, *A. hintoniorum*, *Anogramma chaerophylla*, *Anredera baselloides*, *A. ramosa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Anthurium andicola*, *A. pentaphyllum*, *A. scandens*, *A. schlechtendalii*, *Anticlea frigida*, *A. volcanica*, *Antiphytum heliotropioides*, *A. paniculatum*, *A. parryi*, *Aphelandra aurantiaca*, *Aphyllon dugesii*, *Arachnothyx buddleioides*, *A. laniflora*, *Arbutus occidentalis*, *A. tessellata*, *Arceuthobium abietis-religiosae*, *A. vaginatum*, *Archibaccharis almedana*, *A. hieracioides*, *Arctostaphylos angustifolia*, *A. pungens*, *Ardisia mexicana*, *A. pellucida*, *Arenaria bryoides*, *A. guatemalensis*, *A. lycopodioides*, *A. megalantha*, *A. oresbia*, *A. paludicola*, *A. parvifolia*, *Argemone platyceras*, *Argyranthemum frutescens*, *Argyrochosma pallens*, *A. pilifera*, *Aristida pansa*, *Aristolochia conversiae*, *A. flexuosa*, *A. luzmariana*, *A. oaxacana*, *Arracacia compacta*, *A. ebracteata*, *A. fruticosa*, *A. quadrifida*, *A. rigida*, *A. toluensis*, *Artemisia klozschiana*, *Asanihus thyrsoflorus*, *Asclepias fourmieri*, *A. otarioides*, *A. pratensis*, *A. vinosa*, *Asparagus officinalis*, *A. setaceus*, *Asplenium abscissum*, *A. auriculatum*, *A. cristatum*, *A. fibrillosum*, *A. minimum*, *A. miradoreense*, *A. munchii*, *A. myriophyllum*, *A. polyphyllum*, *A. potosinum*, *A. serra*, *A. soleirolloides*, *Astragalus cenorrhynchus*, *A. esperanzae*, *A. hintonii*, *A. lyonnietii*, *A. micranthus*, *A. nuttallianus*, *A. oxyrhynchus*, *A. radicans*, *A. strigulosus*, *Astranthium laetificum*, *A. orthopodium*, *A. purpurascens*, *A. xanthocomoides*, *A. xylopodum*, *Astrocasia tremula*, *Ateleia mcvaughii*, *A. pterocarpa*, *Athyrium palmense*, *Atriplex patula*, *Aulonemia laxa*, *Aulosepalum ramentaceum*, *A. riodelayense*, *Avena fatua*, *A. sativa*, *Axonopus deludens*, *A. rosei*, *Baccharis brevipappa*, *B. glandulifera*, *B. macrocephala*, *Bacopa salzmanii*, *Bahia absinthifolia*, *Balmea stormiae*, *Bambusa vulgaris*, *Bartlettina cronquistii*, *Bauhinia variegata*, *Beaucarnea gracilis*, *B. hookeri*, *B. purpusii*, *B. stricta*, *Begonia abaculooides*, *B. cristobalensis*, *B. cuernavacensis*, *B. fusibulba*, *B. glabra*, *B. incarnata*, *B. lachaoensis*, *B. oaxacana*, *B. porillana*, *B. sandii*, *B. sartorii*, *Bejaria guatemalensis*, *Beloperone longibracteata*,

Berberis alpina, *B. gracilis*, *B. ilicina*, *B. quinquefolia*, *Bernardia chiangii*, *B. fonsecae*, *Beschorneria calcicola*, *Beta vulgaris*, *Bidens bicolor*, *B. chiapensis*, *B. cynapiifolia*, *B. ferulifolia*, *B. laevis*, *B. pueblensis*, *B. rosemaniana*, *B. serrulata*, *Bignonia potosina*, *Billia hippocastanum*, *Blechnum divergens*, *B. gracile*, *B. lehmannii*, *B. polypodioides*, *B. stoloniferum*, *Bletia similis*, *Bocconia integrifolia*, *Boehmeria ramiflora*, *B. umifolia*, *Bolboschoenus maritimus*, *Bommeria ehrenbergiana*, *B. subpaleacea*, *Borreria densiflora*, *Bothriochloa alta*, *B. longipaniculata*, *Bouchetia erecta*, *Bougainvillea spectabilis*, *Bourreria pulchra*, *Bouteloua distans*, *B. purpurea*, *B. simplex*, *Bouvardia erecta*, *B. gracilipes*, *B. hintoniiorum*, *B. oaxacana*, *B. xestosperma*, *Bowlesia flabilis*, *Brahea berlandieri*, *Brassica napus*, *B. oleracea*, *Brickellia californica*, *B. lanata*, *B. leonis*, *B. monocephala*, *B. oligadena*, *B. orizabaensis*, *B. pedunculosa*, *B. problematica*, *B. tomentella*, *Briza minor*, *Bromus arizonicus*, *B. attenuatus*, *B. catharticus*, *B. diandrus*, *B. dolichocarpus*, *B. exaltatus*, *Brongniartia alamosana*, *B. mollis*, *B. sousae*, *B. vicioides*, *Brugmansta sanguinea*, *Brunellia mexicana*, *Bryophyllum pinnatum*, *Bucerogenia minutiflora*, *Buchnera retrorsa*, *Buddleja perfoliata*, *B. scordioides*, *Bulbophyllum nagelii*, *B. sordidum*, *Bulbostylis funckii*, *B. hirta*, *Burmeistera virescens*, *Bursera altijuga*, *B. epinnata*, *B. esparzae*, *B. madrigalii*, *B. martae*, *B. microphylla*, *Caesalpinia pringlei*, *Cajanus cajan*, *Calamagrostis eriantha*, *C. mcvaughii*, *C. orizabae*, *C. recta*, *C. toluensis*, *Calandrinia acaulis*, *Calceolaria virgata*, *Calendula officinalis*, *Calliandra arborea*, *C. calothyrsus*, *C. erythrocephala*, *C. peninsularis*, *Callianthe purpusii*, *Callicarpa acuminata*, *Callisia fragrans*, *C. insignis*, *C. multiflora*, *C. navicularis*, *Callitriche heterophylla*, *Calochortus foliosus*, *C. hartwegii*, *C. nigrescens*, *Cahypranthes schiedeana*, *Camellia japonica*, *Campyloneurum ensifolium*, *C. tenuipes*, *Canavalia dura*, *Canna x generalis*, *Carex alirostachya*, *C. chordalis*, *C. ciliaris*, *C. comosa*, *C. cortesii*, *C. curvicultis*, *C. echinata*, *C. hermannii*, *C. humboldtiana*, *C. interjecta*, *C. involucreta*, *C. longicaulis*, *C. lurida*, *C. marianensis*, *C. orizabae*, *C. peucophila*, *C. praegracilis*, *C. psilocarpa*, *C. rzedowskii*, *C. toluensis*, *C. tuberculata*, *C. turbinata*, *C. wootonii*, *Carissa grandiflora*, *Carrema americana*, *Carya illinoensis*, *Casearia arguta*, *Casiniroa calderoniae*, *Castilleja angustata*, *C. angustifolia*, *C. integra*, *C. macrostigma*, *C. nervata*, *C. pectinata*, *C. stipifolia*, *C. toluensis*, *Casuarina equisetifolia*, *Catalpa bignonioides*, *Catopsis compacta*, *C. sessiliflora*, *Cenchrus americanus*, *C. clandestinus*, *C. michoacanus*, *C. myosuroides*, *Cenostigma gauderi*, *Centella erecta*, *Cephalocereus columna-trajanii*, *C. macrocephalus*, *Cerastium brachypodium*, *C. orithales*, *C. purpusii*, *C. ramigerum*, *C. toluense*, *C. vulcanicum*, *Cordia virescens*, *Cestrum alternifolium*, *C. elegans*, *C. fasciculatum*, *C. fulvescens*, *C. morotianum*, *C. racemosum*, *C. regelii*, *Chaboissaea ligulata*, *Chaerophyllum orizabae*, *C. toluacum*, *Chamaecrista desvauxii*, *C. diphylla*, *C. kunthiana*, *Chamaedorea elegans*, *C. mibium*, *C. schiedeana*, *Chamaesaracha coronopus*, *Chaptalia piloselloides*, *C. pringlei*, *C. transiliens*, *Chascolytrum subaristatum*, *Cheilanthes bolborrhiza*, *Chenopodium bipinnatifidum*, *C. giganteum*, *C. macrospermum*, *C. nuttalliae*, *Chione venosa*, *Chionolaena concinna*, *C. lavandulifolia*, *Chiroptatum schiedeanaum*, *Chloris gayana*, *C. radiata*, *C. submutica*, *Choisya mollis*, *Chromolaena bigelovii*, *C. haenkeana*, *Chromolepis heterophylla*, *Chrysactinia mexicana*, *Chusquea bilimekii*, *C. galeottiana*, *C. liebmanni*, *Cinna poliformis*, *Cionosicyos macranthus*, *Cirsium acantholepis*, *C. cernuum*, *C. faucium*, *C. horridulum*, *C. jorullense*, *C. lomatolepis*, *C. nivale*, *C. pascuarensis*, *C. pinetorum*, *C. raphilepis*, *C. subuliforme*, *C. toluacum*, *C. velatum*, *C. vulgare*, *Cissus cucurbitina*, *Citharexylum affine*, *C. glabrum*, *C. hidalgense*, *C. oleinum*, *C. tetramerum*, *Citrus limetta*, *Cladoclea diversifolia*, *C. mcvaughii*, *C. tehuacanensis*, *Claytonia perfoliata*, *Clematis grahamii*, *Clerodendrum bungei*, *Clethra breedlovei*, *C. kenoyeri*, *Clidemia capitellata*, *C. hirta*, *C. petiolaris*, *C. sericea*, *Clinochloa selerianum*, *Cnidioscolus tehuacanensis*, *Coaxana bambusoides*, *C. purpurea*, *Colina convoluta*, *Colobanthus quitensis*, *Cologania glabrior*, *C. rufescens*, *C. tenuis*, *Colubrina viridis*, *Columnnea nervosa*, *Comarostaphylis spinulosa*, *Commelina elliptica*, *C. jaliscana*, *C. orchioides*, *C. texcocana*, *Compsoeura sprucei*, *Condalia fasciculata*, *C. mexicana*, *C. velutina*, *Condea albida*, *Conium maculatum*, *Conostegia icosandra*, *Consolida ajacis*, *Convolvulus arvensis*, *C. equitans*, *Corallorhiza bulbosa*, *C. odorhiza*, *C. striata*, *C. williamsii*, *C. wisteriana*, *Corchorus stliquosus*, *Cordia gracilipes*, *Coreocarpus ixtapanus*, *Coreopsis oaxacensis*, *C. pringlei*, *C. rhyacophila*, *Coryphantha pallida*, *C. pycnacantha*, *C. reductispina*, *Cosmos nitidus*, *C. sessilis*, *Cotoneaster pannosus*, *Coitula australis*, *C. mexicana*, *Coultierophytum holwayi*, *Cranichis subumbellata*, *Crasula aquatica*, *C. longipes*, *Crataegus rosei*, *Cremnophila linguifolia*, *C. nutans*, *Crinum powellii*, *Crococsmia aurea*, *Crossoliparis wendlandii*, *Crossopetalum parviflorum*, *Crotalaria mexicana*, *C. nayaritensis*, *C. nitens*, *Croton flavens*, *C. hypoleucus*, *C. lasiopetaloides*, *Crusea calcicola*, *Cucurbita okeechobeensis*, *C. pedatifolia*, *Cunila lythrifolia*, *Cupania dentata*, *C. glabra*, *Cuphea decandra*, *C. humifusa*, *C. hyssopifolia*, *C. intermedia*, *C. mimuloides*, *C. ornithoides*, *C. paucipetala*, *C. racemosa*, *C. salvadorensis*, *C. schumannii*, *Cuscuta applanata*, *C. cockerellii*, *C. costaricensis*, *C. mitriflora*, *C. potosina*, *C. rugosiceps*, *C. strobilacea*, *Cyathea fulva*, *Cyclanthera dioscoreoides*, *C. steyermarkii*, *Cydonia oblonga*, *Cylindropuntia imbricata*, *C. rosea*, *Cynara cardunculus*, *Cynodon nlemfuensis*, *Cyperus arsenei*, *C. haspan*, *C. laevigatus*, *C. michoacensis*, *C. pallidicolor*,

C. papyrus, *C. perennis*, *C. proluxus*, *Cyphomeris crassifolia*, *C. gypsophiloidea*, *Cypringlea evadens*, *Cyrtocarpa edulis*, *Cystopteris millefolia*, *Dahlia atropurpurea*, *D. barkerae*, *D. excelsa*, *D. imperialis*, *D. neglecta*, *D. pteropoda*, *D. scapigera*, *Dalea bacchantum*, *D. botterii*, *D. caeciliae*, *D. eriophylla*, *D. mcvaughii*, *D. mucronata*, *D. mutans*, *D. pectinata*, *D. plantaginoides*, *D. reclinata*, *D. thoutii*, *Daphnopsis purpusii*, *Datura wrightii*, *Daucus carota*, *Davilanthus hypargyreus*, *Deiregyne albovaginata*, *D. densiflora*, *D. diaphana*, *D. eriophora*, *D. pseudopyramidalis*, *D. rhombilabia*, *Delphinium pedatisectum*, *Dendroviguiera adenophylla*, *D. mirandae*, *Dennstaedtia cicutaria*, *D. cornuta*, *Deppea guerrerensis*, *Dermatophyllum secundiflorum*, *Deschampsia elongata*, *D. liebmanna*, *Descurainia impatiens*, *D. virletii*, *Desmanthus pumilus*, *Desmodium adscendens*, *D. cordistipulum*, *D. decipiens*, *D. leptoclados*, *D. macropodium*, *D. novogalicianum*, *D. polystachyum*, *D. psilophyllum*, *Deutzia occidentalis*, *Dichaea trichocarpa*, *Dichondra argentea*, *D. sericea*, *Dicksonia sellowiana*, *Dicliptera inutilis*, *D. nervata*, *Dictyanthus hamatus*, *Didymaea alsinoides*, *D. floribunda*, *Digitalis purpurea*, *Digitaria californica*, *D. obtusa*, *Dioscorea bulbifera*, *D. juxtlahuacensis*, *D. oaxacensis*, *D. puniceicola*, *D. sanchez-colinii*, *D. tancitaroensis*, *D. toluca*, *Diospyros xolocotzii*, *Diphysa macrocarpa*, *D. sennoides*, *D. villosa*, *Diplazium cristatum*, *D. hians*, *D. werckleanum*, *Dipsacus sativus*, *Disakisperma dubium*, *Disciphania mexicana*, *Disocactus ackermannii*, *Distichlis spicata*, *Ditaxis heterantha*, *Dolichandra quadrivalvis*, *Dombeya wallichii*, *Donnellsmithia cordata*, *D. pinnatisecta*, *Draba jorullensis*, *D. nivicola*, *Drymaria effusa*, *D. excisa*, *D. glandulosa*, *D. gracilis*, *D. leptophylla*, *D. malachioidea*, *D. minuscula*, *D. molluginea*, *D. multiflora*, *Dryopteris futura*, *Dugesia mexicana*, *Dyschoriste capitata*, *D. pinetorum*, *D. schiedeana*, *Dyssodia decipiens*, *Ebenopsis ebano*, *Echeandia conzattii*, *E. durangensis*, *E. hallbergii*, *E. hirticaulis*, *E. longipedicellata*, *E. michoacensis*, *E. nana*, *E. oaxacana*, *E. occidentalis*, *E. scabrella*, *E. taxacana*, *E. tenuifolia*, *E. udipratensis*, *E. vestita*, *Echeveria alata*, *E. calycosa*, *E. coccinea*, *E. crenulata*, *E. fulgens*, *E. gracilis*, *E. heterosepala*, *E. longissima*, *E. megacalyx*, *E. nodulosa*, *E. patriotica*, *E. purhepecha*, *E. rosea*, *E. setosa*, *E. spectabilis*, *E. subcorymbosa*, *E. subrigida*, *Echinocactus platyacanthus*, *Echinocloa holeciformis*, *E. jaliscana*, *E. polystachya*, *E. walteri*, *Edithea floribunda*, *E. guerrerensis*, *Elaphoglossum engelii*, *E. glaucum*, *E. hartwegii*, *E. manantlanense*, *E. mcvaughii*, *E. pallidum*, *E. rufescens*, *E. setigerum*, *E. squarrosum*, *E. tenuifolium*, *Elatine brachysperma*, *Eleocharis bonariensis*, *E. dombeyana*, *E. palustris*, *E. rostellata*, *E. schaffneri*, *E. svensoni*, *Eleusine multiflora*, *E. tristachya*, *Elionurus tripsacoides*, *Elleanthus teotepecensis*, *Elymus elymoides*, *Encyclia spatella*, *Enneapogon desvauxii*, *Ephedra compacta*, *Epidendrum anisatum*, *E. cardiophorum*, *E. clowesii*, *E. cusii*, *E. dorsocarinatum*, *E. falcatum*, *E. galeotianum*, *E. gonzalez-tamayoi*, *E. lignosum*, *E. longipetalum*, *E. lowilliamsii*, *E. magnoliae*, *E. miserum*, *E. nitens*, *E. polyanthum*, *E. propinquum*, *E. radioferens*, *E. succulentum*, *Epilobium ciliatum*, *Epiphyllum crenatum*, *E. phyllanthus*, *Equisetum laevigatum*, *E. x haukeanum*, *Eragrostis atrovirens*, *E. barrelieri*, *E. curvula*, *E. lehmanniana*, *E. plumbea*, *E. pringlei*, *E. tenuifolia*, *E. utioloidea*, *Erechites valerianifolius*, *Eremosis heydeana*, *E. pallens*, *E. solozanoana*, *Erigeron annuatus*, *E. delphinifolius*, *E. exilis*, *E. janivultus*, *E. modestus*, *E. morelensis*, *E. vehutipes*, *E. veracruzensis*, *E. versicolor*, *Eriocaulon jaliscanum*, *E. microcephalum*, *Eriogonum wrightii*, *Erioneuron avenaceum*, *E. pilosum*, *Eriosorus hirtus*, *Erycina echinata*, *E. pusilla*, *Eryngium carlinae*, *E. cervantesii*, *E. crassisquamosum*, *E. deppeanum*, *E. galeottii*, *E. granineum*, *E. humile*, *E. jaliscense*, *E. longifolium*, *E. mexicanum*, *E. monocephalum*, *E. phyteumae*, *E. proteiflorum*, *E. scaposum*, *E. serratum*, *E. subacaule*, *Erysimum asperum*, *E. macradenium*, *Erythranthe pallens*, *E. rupestris*, *Erythrina chiapasana*, *E. crista-galli*, *E. flabeliformis*, *E. oaxacana*, *Erythrostemon exostemma*, *E. hughesii*, *E. melanadenius*, *E. nelsonii*, *Escobedia grandiflora*, *E. laevis*, *E. longiflora*, *Esenbeckia vazquezii*, *Eucnide grandiflora*, *Eugenia acapulcensis*, *E. axillaris*, *E. cantuana*, *E. michoacanensis*, *E. pleurocarpa*, *Euphorbia adenoptera*, *E. calderoniae*, *E. chamaesula*, *E. cymbifera*, *E. esuliformis*, *E. fircillata*, *E. jaliscensis*, *E. lacera*, *E. muscicola*, *E. nocens*, *E. potosina*, *E. serpyllifolia*, *E. tricolor*, *E. velleriflora*, *E. vermiculata*, *E. xalapensis*, *Euphrosyne partheniifolia*, *Euploca confertifolia*, *Evolvulus nuttallianus*, *Exhalimolobos berlandieri*, *E. polyspermus*, *Exothea paniculata*, *Eysenhardtia orthocarpa*, *Faramea occidentalis*, *Ferocactus flavovirens*, *F. latispinus*, *F. macrodiscus*, *F. recurvus*, *F. robustus*, *Festuca aguana*, *F. hephaestophila*, *F. jaliscana*, *F. livida*, *F. lugens*, *F. orizabensis*, *F. perennis*, *F. rosei*, *F. rubra*, *F. rzadowskiana*, *F. tancitaroensis*, *F. tolucaensis*, *F. willdenowiana*, *Ficus aurea*, *F. benghalensis*, *F. carica*, *F. elastica*, *F. retusa*, *Fimbristylis argillicola*, *F. pentastachya*, *Fleischmannia imitans*, *Florestina purpurea*, *F. simplicifolia*, *Forestiera rotundifolia*, *Forsteronia myriantha*, *Fragaria vesca*, *Frangula betulifolia*, *F. mcvaughii*, *F. mucronata*, *F. palmeri*, *Fuchsia bacillaris*, *F. minutiflora*, *Fuertesimulva jacens*, *F. limensis*, *Fuirena incompleta*, *Fumaria parviflora*, *Funkiaella hvernalis*, *F. minutiflora*, *F. parasitica*, *F. rubrocallosa*, *Furcraea longae*, *F. martinezii*, *F. parmentieri*, *Gaillardia mexicana*, *Galactia brachystachya*, *Galeoglossum thysanochilum*, *Galianthe angulata*, *Galium nelsonii*, *G. orizabense*, *G. praetermissum*, *G. seatonii*, *G. sphagnophyllum*, *G. trifidum*, *Galphimia grandiflora*, *G. radialis*, *G. speciosa*, *Gamochaeta falcata*, *G. sphacelata*, *Gaudichaudia chasei*, *G. hexandra*,

G. hirtella, *Gaultheria angustifolia*, *Gaura drummondii*, *G. mutabilis*, *Gaya hermannioides*, *Gentiana bicuspidata*, *G. ovatiloba*, *G. perpusilla*, *Gentianella anarella*, *G. hariwegii*, *Gentianopsis lanceolata*, *Gentlea penduliflora*, *Geranium andicola*, *G. bellum*, *G. cruceoense*, *G. dissectum*, *G. hernandesii*, *G. latum*, *G. lozanoii*, *G. potentillifolium*, *G. repens*, *G. schiedeana*, *Gibasis karwinskyana*, *G. venustula*, *Gigasoides laxiflora*, *Glandularia polyantha*, *Glebionis coronaria*, *Glyceria fluitans*, *Gomphrena elegans*, *G. pilosa*, *Gongylocarpus rubricaulis*, *Gonolobus chloranthus*, *G. fuscus*, *G. nemorosus*, *Govenia capitata*, *Graptopetalum pentandrum*, *Gratiola oresbia*, *Grevillea robusta*, *Grindelia inuloides*, *G. nelsonii*, *G. palmeri*, *G. subdecurrens*, *Gutierrezia alamanii*, *Gypsophila elegans*, *Gyrandra brachycalyx*, *Gyrocarpus mocinoi*, *Gyrotænia microcarpa*, *Habenaria alata*, *H. calicis*, *H. diffusa*, *H. flexuosa*, *H. oreophila*, *H. repens*, *H. rosulifolia*, *H. schaffneri*, *H. subauriculata*, *Hagsatera brachycolumna*, *Halenia conzattii*, *H. crassiuscula*, *H. hintonii*, *Hamelia calycosa*, *Hampea mexicana*, *H. nutricia*, *Harpalyce arborescens*, *H. macrobotrya*, *H. pringlei*, *H. sousae*, *Hebecarpa americana*, *Hechtia argentea*, *H. chichinautzensis*, *H. confusa*, *H. glomerata*, *H. matudae*, *Hedeoma piperita*, *Hedera helix*, *Hedyotis wrightii*, *Helonium scorzoniferolium*, *Helianthemum chihuahuense*, *Helianthus annuus*, *H. laciniatus*, *Heliocarpus attenuatus*, *Heliomeris obscura*, *Heliopsis procumbens*, *Heliotropium axillare*, *Helleriella guerrerensis*, *Helminthoheca echinoides*, *Hemerocallis fulva*, *Hemichaena levigata*, *Hemiphylacus latifolius*, *Henrya tuberculosperra*, *Hernandia sonora*, *Heterosperma mexicanum*, *Heuchera hemsleyana*, *H. longipetala*, *H. mexicana*, *Hibiscus furcellatus*, *H. mutabilis*, *H. spiralis*, *H. uncinellus*, *Hieracium fendleri*, *H. pringlei*, *H. schultzei*, *Hiraea barclayana*, *Histiopteris incisa*, *Hoffmannia conzattii*, *H. culminicola*, *Hoffmannseggia glauca*, *Holcus lanatus*, *Holmskioldia sanguinea*, *Holodiscus fissus*, *H. pachydiscus*, *Holographis ehrenbergiana*, *H. pueblensis*, *Homalocladium platycladum*, *Homalopetalum pumilio*, *Hordeum jubatum*, *H. vulgare*, *Hyacinthus orientalis*, *Hymenocallis graminifolia*, *H. guerrerensis*, *H. leavenworthii*, *H. vasconcelosii*, *Hymenophyllum fragile*, *H. hirsutum*, *H. lanatum*, *H. polyanthos*, *H. tegularis*, *H. undulatum*, *Hymenostephium guatemalense*, *H. woronowii*, *Hypericum gnidioides*, *H. oaxacanum*, *Hypoestes phyllostachya*, *Hypolepis munchii*, *H. repens*, *Hypoxis lucens*, *H. micrantha*, *Hyptis brevipes*, *Ichnanthus pallens*, *Ilex anodonta*, *Impatiens walleriana*, *Indigofera constricta*, *I. conzattii*, *Inga inicuil*, *I. laurina*, *I. oerstedia*, *Istaplana madrensis*, *Ipomoea cristulata*, *I. glovera*, *I. hartwegii*, *I. proxima*, *I. pubescens*, *I. schaffneri*, *I. sylvicola*, *I. spectata*, *I. urbinii*, *Iresine nitens*, *I. pringlei*, *I. rotundifolia*, *I. schaffneri*, *I. stricta*, *Isachne arumainacea*, *Isochilus chiriquensis*, *Isocoma veneta*, *Isoetes montezumae*, *I. pringlei*, *Isotrema malacophyllum*, *Jacquiniella cernua*, *J. leucomelana*, *Jaegeria bellidiflora*, *J. glabra*, *Jaltomata grandiflora*, *J. repandidentata*, *Jarilla caudata*, *J. heterophylla*, *Jatropha chameleensis*, *J. cinerea*, *J. contrerasii*, *J. integerrima*, *J. mevaughii*, *J. neopauciflora*, *J. oaxacana*, *J. rzedowskii*, *Jefea gnaphalioides*, *J. pringlei*, *Juncus balticus*, *J. bufonius*, *J. dichotomus*, *J. imbricatus*, *Jungia pringlei*, *Juniperus angosturana*, *J. blancoi*, *J. compacta*, *J. monticola*, *Justicia adenothyrsa*, *J. carthaginensis*, *J. hians*, *J. palmeri*, *J. soliana*, *Kalanchoe daigremontiana*, *K. pinnata*, *Kalinia obtusiflora*, *Kallstroemia hirsutissima*, *Karwinskia tehucana*, *Kionophyton sawyeri*, *Kniphofia varia*, *Koanophyllum gracilicaule*, *K. longifolium*, *K. pittieri*, *K. revealii*, *Koeleria macrantha*, *K. pyramidata*, *Kosteletzkya blanchardii*, *Kraenzlinella hintonii*, *Krugiodendron ferreum*, *Kyrsteniopsis eriocarpa*, *Lachemilla orbiculata*, *L. sibalidifolia*, *L. vulcanica*, *Lactuca brachyrrhyncha*, *L. graminifolia*, *L. serriola*, *Laelia evermanniana*, *L. furfuracea*, *L. speciosa*, *Laennecia gnaphalioides*, *L. schiedeana*, *Lamoureauxia gracilis*, *L. longiflora*, *L. macrantha*, *L. parayana*, *L. pringlei*, *L. smithii*, *Lantana langlassei*, *Lapsana communis*, *Lasiantha palmeri*, *Lasiocarpus ferrugineus*, *Leandra multipinervis*, *Lechea tripetala*, *Leersia hexandra*, *Lemaireocereus hollianus*, *Lemma minuta*, *L. valdiviana*, *Lens culinaris*, *Lepanthes brachystele*, *L. cryptostele*, *Lepechinia flammea*, *L. glomerata*, *L. mexicana*, *Lepidaploa diazhumana*, *L. salzmännii*, *Lepidium didymum*, *L. lasiocarpum*, *L. latifolium*, *L. oblongum*, *L. sordidum*, *Lepidonia callilepis*, *L. mexicana*, *Leucaena confertiflora*, *L. cuspidata*, *L. pulverulenta*, *Leucanthemum lacustre*, *Leucophyllum pringlei*, *Liabellum angustissimum*, *Liabum bourgeauii*, *Licaria cervantesii*, *Limnium laevigatum*, *Limonium simatum*, *Limosella aquatica*, *Linaria canadensis*, *Lindleya mespiloides*, *Linum australe*, *L. rzedowskii*, *L. scabrellum*, *L. usitatissimum*, *Liparis cordiformis*, *L. draculoides*, *L. fantastica*, *L. greenwoodiana*, *L. volcanica*, *Lippia inopinata*, *L. mexicana*, *L. nutans*, *Liriodendron tulipifera*, *Lithospermum johnsonii*, *L. viride*, *Lobelia ehrenbergii*, *L. hartwegii*, *L. irasuensis*, *L. jaliscensis*, *L. nana*, *L. sartorii*, *L. xalapensis*, *Lobularia maritima*, *Loeselia purpusii*, *L. tancitaroensis*, *Lonchocarpus pittieri*, *Lonicera japonica*, *L. pilosa*, *Lopezia hintonii*, *L. longiflora*, *L. smithii*, *L. trichota*, *Louisiella elephantipes*, *Ludwigia adscendens*, *L. peruviana*, *Luehea speciosa*, *Lupinus aralloius*, *L. aschenbornii*, *L. decaschistus*, *L. hintonii*, *L. octablomus*, *L. persistens*, *L. quercuum*, *L. reflexus*, *L. rhodanthus*, *L. semiaequus*, *L. simulans*, *L. taurimortuus*, *L. uncinatus*, *L. vernicius*, *L. versicolor*, *Luzula denticulata*, *L. racemosa*, *L. vulcanica*, *Lychnis mexicana*, *Lycianthes ceratocalycia*, *L. geminiflora*, *L. peduncularis*, *L. pilosissimum*, *Lycopodium clavatum*, *Lyonia squamulosa*, *Lythrum album*, *Machaerium salvadorensis*, *Macroclinium lezarzanum*, *Magnolia*

grandiflora, *M. guerrerensis*, *M. iltisiana*, *M. schiedeana*, *Malaxis abieticola*, *M. corymbosa*, *M. espejoi*, *M. lyonnetii*, *M. maianthemifolia*, *M. nyurus*, *M. ochreatea*, *M. streptopetala*, *Malpighia galeottiana*, *Malva assurgentiflora*, *M. nicaeensis*, *M. sylvestris*, *Malvaviscus drummondii*, *M. oaxacanus*, *Mammea americana*, *Mammillaria carnea*, *M. crinita*, *M. discolor*, *M. knippeliana*, *M. kraehenbuehlii*, *M. lanata*, *M. magnifica*, *M. mathildae*, *M. mercadensis*, *M. meyranii*, *M. napina*, *M. oteroi*, *M. pectinifera*, *M. rhodantha*, *M. solisioides*, *M. sphacelata*, *M. spinosissima*, *Mandevilla apocynifolia*, *M. convolvulacea*, *Manfreda galvamae*, *M. jaliscana*, *M. malinaltenangensis*, *M. revoluta*, *M. variegata*, *Manihot oaxacana*, *M. pauciflora*, *Marathrum tenue*, *Marattia excavata*, *Marina unifoliolata*, *Mariosousa compacta*, *M. mammiifera*, *M. sericea*, *M. usumacintensis*, *Marsdenia coulteri*, *M. tubularis*, *Marsilea ancylopoda*, *M. deflexa*, *Matelea nummularia*, *M. pedunculata*, *M. pueblensis*, *M. velutina*, *Matricaria chamomilla*, *Maurandya antirrhiniflora*, *M. barclayana*, *Mayaca fluviatilis*, *Mecardonia vandellioides*, *Medicago lupulina*, *Melaleuca leucadendra*, *Melampodium aureum*, *M. bibracteatum*, *M. glabrum*, *M. repens*, *M. sericeum*, *Melilotus albus*, *Meliosma oaxacana*, *Melpomene xiphopteroides*, *Mentha canadensis*, *M. citrata*, *M. spicata*, *Mentzelia conzattii*, *Mesadenus polyanthus*, *Metastelma macropodium*, *M. pringlei*, *Metcalfia mexicana*, *Mexerion sarmentosum*, *Miconia chrysoeura*, *M. doniana*, *M. mexicana*, *M. minutiflora*, *M. mirabilis*, *M. moorei*, *M. redowskii*, *M. schlechtendalii*, *M. smaragdina*, *M. teotepecensis*, *Microdactylon cordatum*, *Microspermum gonzalezii*, *M. gracillimum*, *M. michoacanum*, *Mikania pyramidata*, *M. vitifolia*, *Milla filifolia*, *M. oaxacana*, *Mimosa bahamensis*, *M. calcicola*, *M. candollei*, *M. ionema*, *M. monancistra*, *Mirabilis aggregata*, *M. albida*, *M. glabrifolia*, *M. hintoniorum*, *M. nyctaginea*, *Mitracarpus linearifolius*, *Mnesithea ramosa*, *Mollinedia viridiflora*, *Moluccella laevis*, *Monarda citriodora*, *Monnina wrightii*, *Monochaetum alpestre*, *Monotropia uniflora*, *Monstera deliciosa*, *M. pertusa*, *Montanoa liebmamii*, *Montia chamissoi*, *M. fontana*, *Morella lindeniana*, *Mortonia diffusa*, *Muhlenbergia breviseta*, *M. durangensis*, *M. glauca*, *M. hintonii*, *M. nigra*, *M. orophila*, *M. peruviana*, *M. phalaroides*, *M. plumbea*, *M. repens*, *M. schmitzii*, *M. spiciformis*, *M. stricta*, *M. tricholepis*, *M. vaginata*, *M. virletii*, *M. watsoniana*, *Myosotis scorpioides*, *Myriophyllum farwellii*, *M. heterophyllum*, *M. hippuroides*, *M. pinnatum*, *Myriopteris allosuroides*, *M. lendigera*, *M. marsupianthes*, *Myroxylon balsamum*, *Myrtillocactus schenckii*, *Nahuatlea purpusii*, *Nama dichotoma*, *N. prostrata*, *N. spatulata*, *Nassella lepida*, *N. tenuissima*, *Nemaconia pellita*, *Neobrittonia acerifolia*, *Neomarica variegata*, *Nernstia mexicana*, *Nicotiana rustica*, *Nierembergia angustifolia*, *Niphidium crassifolium*, *Nolina parviflora*, *Notholaena ferruginea*, *N. ochracea*, *N. schaffneri*, *N. standleyi*, *N. sulphurea*, *Nothoscordum gracile*, *N. inodorum*, *Nymphaea gracilis*, *N. mexicana*, *N. odorata*, *Nymphoides fallax*, *Ocotea candidovillosa*, *O. rubriflora*, *Oenothera deserticola*, *O. elata*, *O. laciniata*, *O. pubescens*, *O. suffrutescens*, *O. tubifera*, *Oldenlandia microtheca*, *Omlentia longipes*, *Oncaglossum pringlei*, *Oncidium microstigma*, *O. tigrinum*, *Ophioglossum engelmannii*, *O. nudicaule*, *O. reticulatum*, *Opuntia ficus-indica*, *O. huajuapensis*, *O. leucoiricha*, *O. macrocentra*, *O. nejapensis*, *O. robusta*, *O. tehuacana*, *Origanum majorana*, *O. vulgare*, *Orthilia secunda*, *Orthosia angustifolia*, *Osmorhiza mexicana*, *Otatea transvolcanica*, *Oteiza acuminata*, *Otopappus curviflorus*, *O. mexicanus*, *Oftoa oenanthoides*, *Oxalis lasiandra*, *O. morelosii*, *O. nelsonii*, *O. pes-caprae*, *Oxylobus adscendens*, *O. arbutifolius*, *Pachira aquatica*, *Painteria leptophylla*, *Palicourea chiapensis*, *P. padifolia*, *P. tetragona*, *Paneroa stachyofolia*, *Panicum mertensii*, *P. vaseyanum*, *Papaver rhoeas*, *Parascyos dieterleae*, *Parathesis cubana*, *Parietaria debilis*, *P. macrophylla*, *Paronychia mexicana*, *Paspalum candidum*, *P. conspersum*, *P. crinitum*, *P. erectum*, *P. lentiginosum*, *P. minus*, *P. prostratum*, *P. pygmaeum*, *P. scrobiculatum*, *P. tinctum*, *P. urvillei*, *Passiflora adenopoda*, *P. edulis*, *P. filipes*, *P. goniosperma*, *P. helleri*, *P. karwinski*, *P. ligularis*, *P. mananilanensis*, *P. membranacea*, *P. serratifolia*, *Paullinia fuscescens*, *Pavonia candida*, *Pechluna consimilis*, *P. plumula*, *Pectis multisetata*, *Pedicularis angustifolia*, *P. orizabae*, *P. tripinnata*, *Pediomelum rhombifolium*, *Pelargonium zonale*, *Pellaea ovata*, *Peltogyne mexicana*, *Peltostigma pteleoides*, *Pennellia longifolia*, *P. micrantha*, *P. patens*, *Penstemon amphorellae*, *P. gentianooides*, *P. hartwegii*, *P. imberbis*, *P. isophyllus*, *Pentacalia parasitica*, *Peperomia astyla*, *P. blanda*, *P. donaguiana*, *P. glutinosa*, *P. hintonii*, *P. hispiduliformis*, *P. humilis*, *P. maculosa*, *P. obtusifolia*, *P. pseudopereskiiifolia*, *P. rotundifolia*, *P. tuerckheimii*, *P. umbilicata*, *Peponopsis adhaerens*, *Pereskia aculeata*, *Pereskiaopsis aquosa*, *P. porteri*, *Pernettya prostrata*, *Persea liebmamii*, *Persicaria capitata*, *P. hispida*, *P. nepalensis*, *P. pennsylvanica*, *Perymenium alticola*, *P. discolor*, *P. ghiesbreghtii*, *P. ibarrarum*, *P. ovatum*, *P. paneroi*, *P. rognacvaughii*, *P. tehuacanum*, *Peteravenia schultzii*, *Petroselinum crispum*, *Peyritschia koelerioides*, *P. pringlei*, *Phacelia heterophylla*, *Phalaris canariensis*, *P. minor*, *Phanerophlebia remotispora*, *Phaseolus dumosus*, *P. grayanus*, *P. jaliscanus*, *P. marechalii*, *P. nelsonii*, *P. pedicellatus*, *P. perplexus*, *P. polymorphus*, *Phemeranthus napiformis*, *Pherotrichis leptogenia*, *P. mixteca*, *Philactis fayi*, *P. zimmermannii*, *Philadelphus karwinskyanus*, *Philodendron mexicanum*, *P. radiatum*, *P. sagittifolium*, *P. tripartitum*, *Phlegmarium cuernavacensis*, *P. myrsinites*, *Phleum alpinum*, *Phoradendron annulatum*, *P. brevifolium*, *P. californicum*, *P. falcifer*,

P. galeoitii, *P. lanatum*, *P. pedicellatum*, *P. robustissimum*, *P. spathulatum*, *Photinia mexicana*, *P. microcarpa*, *P. oblongifolia*, *Phyllanthus grandifolius*, *P. petaloideus*, *P. subcuneatus*, *P. tequitlensis*, *Phymosia anomala*, *Physalis angustior*, *P. angustiphysa*, *P. cordata*, *P. coztomatl*, *P. crassifolia*, *P. microcarpa*, *P. solanacea*, *P. sordida*, *P. sulphurea*, *P. turbinatoides*, *P. viscosa*, *P. volubilis*, *Physaria pueblensis*, *Phytolacca rivinoides*, *Pilea quercifolia*, *Pilostyles mexicana*, *Pimenta dioica*, *Pinaropappus spathulatus*, *Pinguicula acuminata*, *P. caudata*, *P. colimensis*, *P. macrophylla*, *P. medusina*, *P. oblongiloba*, *Pinus cembroides*, *P. durangensis*, *P. patula*, *P. praetermissa*, *P. radiata*, *P. rzedowskii*, *P. strobiformis*, *Piper bourgeanii*, *P. pseudofulgineum*, *P. psilorhachis*, *P. sanctum*, *P. verbascifolium*, *Pippenalia delphinifolia*, *Piptochaetium angustifolium*, *P. seleri*, *Pisum sativum*, *Pitcairnia modesta*, *P. palmeri*, *P. vallisoletana*, *Pityrogramma trifoliata*, *Plantago alismatifolia*, *P. floccosa*, *P. lanceolata*, *P. nivea*, *P. toluensis*, *P. tubulosa*, *Platanthera calderoniae*, *Platanus mexicana*, *Pleopeltis alan-smithii*, *P. astrolepis*, *P. bradeorum*, *P. crassinervata*, *P. pyrrolepis*, *P. thysanolepis*, *Plumbago auriculata*, *Poa calycina*, *P. compressa*, *P. nemoralis*, *P. orizabensis*, *P. pratensis*, *P. scaberula*, *Polanisia dodecandra*, *Polemonium grandiflorum*, *P. mexicanum*, *Polygonum polianthes bicolor*, *P. longiflora*, *P. sessiliflora*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Polygala aparinoides*, *P. brachytrypis*, *P. conferta*, *P. cuspidata*, *P. decida*, *P. dolichocarpa*, *P. oophylla*, *P. pierocarya*, *P. serpens*, *P. vergrandis*, *Polygonum argyrocoleon*, *P. convolvulus*, *P. scabrum*, *Polyphlebium capillaceum*, *P. echinolepis*, *P. fraternum*, *P. martensii*, *P. pleurosorum*, *Polyogon monspeliensis*, *Polystichum muricatum*, *P. ordnatum*, *P. rachichlaena*, *P. turrialbae*, *Ponthieva ephippium*, *Populus mexicana*, *Portulaca mexicana*, *P. rzedowskiana*, *Posoqueria coriacea*, *Potamogeton amphifolius*, *P. diversifolius*, *P. illinoensis*, *P. natans*, *P. nodosus*, *Potentilla candicans*, *P. comaroides*, *P. haematochrous*, *P. indica*, *P. ramunculoides*, *P. richardii*, *P. rivalis*, *P. rubra*, *P. staminea*, *Prescottia stachyodes*, *Primula malacoides*, *Prinosciadium linearifolium*, *P. megacarpum*, *Priva grandiflora*, *Prochyanthes mexicana*, *Prockia oaxacana*, *Prosthechea chondylobulbon*, *P. cretacea*, *P. ghiesbreghtiana*, *P. hastata*, *P. obpiribulbon*, *P. pringlei*, *P. semiaperta*, *Protium copal*, *Prunus armeniaca*, *P. domestica*, *P. microphylla*, *P. zinggii*, *Psacaliopsis purpusii*, *Psacalium calvum*, *P. hintonii*, *P. latilobum*, *P. palmeri*, *P. paucicapitatum*, *P. perezii*, *P. purpusii*, *P. schillingii*, *P. sinuatum*, *P. tabulare*, *Pseudechinolaena polystachya*, *Pseuderanthemum axillare*, *P. fasciculatum*, *P. hispidulum*, *Pseudognaphalium altamiranum*, *P. conoideum*, *P. greenmanii*, *P. inornatum*, *P. leucocephalum*, *P. nubicola*, *P. semiamplexicaule*, *Pseudomillettia filisepala*, *Psidium cattleianum*, *P. salutare*, *Psilactis asteroides*, *P. brevilingulata*, *P. gentryi*, *Psychotria trichotoma*, *Pterocarpus rohrii*, *Pterospora andromedea*, *Pyraecantha koidzumii*, *Pyrola angustifolia*, *Pyrostegia venusta*, *Pyrrhopappus pauciflorus*, *Pyrus communis*, *P. malus*, *Quadrifolia pringlei*, *Quercus chariacea*, *Q. cortesii*, *Q. crassifolia*, *Q. frutescens*, *Q. greggii*, *Q. hypoxantha*, *Q. macdougallii*, *Q. nixoniana*, *Q. oleoides*, *Q. opaca*, *Q. paxtalensis*, *Q. praeco*, *Q. praineana*, *Q. repanda*, *Q. sebifera*, *Q. segoviensis*, *Q. sideroxyla*, *Q. vaseyana*, *Q. vicentensis*, *Q. xalapensis*, *Quetzalia contracta*, *Ramirezella lozani*, *Randia canescens*, *R. cookii*, *R. obcordata*, *Ranunculus aquatilis*, *R. cymbalaria*, *R. forreri*, *R. hydrocharoides*, *R. macranthus*, *R. multicaulis*, *R. peruvianus*, *R. pueblensis*, *Raphanus sativus*, *Rapsirum rugosum*, *Rebunium hypocarpium*, *R. laevigatum*, *Rhamnus macrocarpa*, *Rhinotropis purpusii*, *Rhipidocladum racemiflorum*, *Rhipsalis baccifera*, *Rhodochiton hintonii*, *Rhododendron indicum*, *Rhodosciadium montanum*, *R. toluense*, *R. tuberosum*, *Rhus andrieuxii*, *R. aromatica*, *R. mollis*, *R. virens*, *Rhynchosia longeracemosa*, *R. senna*, *Rhynchospora brevirostris*, *R. holoschoenoides*, *R. jaliscensis*, *Rhynchoatele candidula*, *Ribes affine*, *R. ciliatum*, *R. microphyllum*, *Robinsonecio gerberifolius*, *Robinsonella Chiangii*, *R. cordata*, *R. discolor*, *R. speciosa*, *Roldana aschenborniana*, *R. calzadana*, *R. glinophylla*, *R. guadalajarensis*, *R. heracleifolia*, *R. hintonii*, *R. langlassei*, *R. lanicaulis*, *R. oaxacana*, *R. platanifolia*, *R. sartorii*, *R. schaffneri*, *R. sessilifolia*, *R. suffulta*, *R. tlacotepecana*, *Romanschulzia arabiformis*, *R. orizabae*, *R. subclavata*, *Rorippa palustris*, *Rosa canina*, *R. centifolia*, *Rosmarinus officinalis*, *Rottboellia cochinchinensis*, *Rubus hadrocarpus*, *R. ideois*, *R. irasuenis*, *R. pringlei*, *R. pumilus*, *R. sapidus*, *R. schiedeanus*, *R. trilobus*, *R. urticifolius*, *Ruellia californica*, *R. rosea*, *R. simplex*, *R. tuberosa*, *Rumex conglomeratus*, *R. flexicaulis*, *R. pulcher*, *Rumfordia guatemalensis*, *Russelia longifolia*, *Sabatia stellaris*, *Sabazia lapsensis*, *S. leavenworthii*, *S. microspermoides*, *S. multiradiata*, *Sacciolepis myuros*, *Sageretia mexicana*, *Sagina procumbens*, *S. saginoides*, *Sagittaria lancifolia*, *S. macrophylla*, *S. platyphylla*, *Salix aeruginosa*, *S. babylonica*, *S. cana*, *S. hartwegii*, *S. jaliscana*, *Salpiglossis arniatera*, *Salvia adglutinans*, *S. aspera*, *S. assurgens*, *S. candicans*, *S. capillosa*, *S. chamaedryoides*, *S. chazarana*, *S. elarkcovanii*, *S. clinopodioides*, *S. connivens*, *S. curviflora*, *S. firma*, *S. forreri*, *S. guadalajarensis*, *S. igualensis*, *S. karwinskii*, *S. languidula*, *S. lineata*, *S. littae*, *S. micrantha*, *S. monocloensis*, *S. muscarioides*, *S. oaxacana*, *S. pannosa*, *S. pulchella*, *S. pusilla*, *S. sanctae-luciae*, *S. santanae*, *S. stachyoides*, *S. thymoides*, *S. tricuspidata*, *S. urolepis*, *S. vazquezii*, *Sanicula liberta*, *Saponaria officinalis*, *Sarcococca conzattii*, *Sarcoglossis rosulata*, *S. sceptorodes*, *Saurauia villosa*, *Schiedeella crenulata*, *S. durangensis*, *Schinus terebinthifolius*, *Schistocarpha bicolor*, *Schizachyrium mexicanum*, *S. scoparium*,

Schoenocaulon calicicola, *S. comatum*, *S. madidorum*, *S. mortonii*, *S. oaxacense*, *S. pellucidum*, *S. pringlei*, *S. rzedowskii*, *S. tenorioi*, *S. tenue*, *Schoenoplectus acutus*, *S. californicus*, *Sciadodendron excelsum*, *Scoliosorus ensiformis*, *Scopulophila parryi*, *Scutellaria formosa*, *S. petersoniae*, *S. potosina*, *S. pseudocoerulea*, *S. racemosa*, *S. seleriana*, *Sebastiania jaliscensis*, *Secale cereale*, *Sechium edule*, *Sedum allantoides*, *S. calcaratum*, *S. calicicola*, *S. clavatum*, *S. goldmanii*, *S. greggii*, *S. griseum*, *S. jurgensii*, *S. liebmannaeanum*, *S. minimum*, *S. neovolcanicum*, *S. oculense*, *S. oteroi*, *S. oxypetalum*, *S. pentastamineum*, *S. praealtum*, *S. versadense*, *Selaginella apoda*, *S. landii*, *S. lineolata*, *S. peruviana*, *Selloa plantaginea*, *Senecio argutus*, *S. deformis*, *S. helodes*, *S. inaequidens*, *S. iodanthus*, *S. maireianus*, *S. mulgediifolius*, *S. multidentatus*, *S. orizabensis*, *S. polypodioides*, *S. procumbens*, *S. roseus*, *S. vulgaris*, *Senegalia crassifolia*, *S. hayesii*, *S. polyphylla*, *Senna arida*, *S. didymobotrya*, *S. koelziana*, *S. multijuga*, *S. x floribunda*, *Serjania brachycarpa*, *S. punctata*, *S. subtriplicervis*, *Serpocaulon falcaria*, *Sesuvium portulacastrum*, *Setaria latifolia*, *Seymeria decurva*, *Sicyos laciniatus*, *Sida linearis*, *S. neomexicana*, *S. pueblensis*, *Sidastrum paniculatum*, *Sideroxylon tepicense*, *Sidneya pinnatilobata*, *Silene gallica*, *S. laciniata*, *Sinapis arvensis*, *Sinclairia broomeae*, *S. discolor*, *S. manriquei*, *Sinclairiopsis klattii*, *Simingia incarnata*, *Sisymbrium irio*, *S. officinale*, *Sisyrinchium abietum*, *S. bracteatum*, *S. concattii*, *S. johnstonii*, *S. macrophyllum*, *S. pringlei*, *S. quadrangulatum*, *S. tenuifolium*, *S. tinctorium*, *Smilax spinosa*, *Smithiantha zebrina*, *Sobralia macrantha*, *Solandra grandiflora*, *S. guttata*, *Solanum betaceum*, *S. brevipedicellatum*, *S. dasyadenium*, *S. edinense*, *S. guerrerense*, *S. ionidium*, *S. lanceifolium*, *S. marginatum*, *S. morelliforme*, *S. pedunculare*, *S. pinnatisectum*, *S. polyadenium*, *S. stenophyllidium*, *S. stoloniferum*, *S. tampicense*, *S. tribulosum*, *S. trifidum*, *S. tuberosum*, *S. x vallis-mexici*, *Solidago paniculata*, *Soliva anthemifolia*, *Sorghastrum nudipes*, *Spartium junceum*, *Specklinia tribuloides*, *Spermacoce haenkeana*, *Sphaeralcea angustifolia*, *Spiraea cantoniensis*, *Spiranthes nebulorum*, *Spirodela polyrrhiza*, *Sporobolus atrovirens*, *S. pyramidatus*, *S. wrightii*, *Stachys collina*, *S. eriantha*, *S. globosa*, *S. grahamii*, *S. inclusa*, *S. jamehintonii*, *S. keerlii*, *S. nepetifolia*, *S. parvifolia*, *S. pilosissima*, *S. radicans*, *S. rotundifolia*, *S. sanchezii*, *Stachytarpheta angustifolia*, *Stanhopea hernandezii*, *S. maculosa*, *Stegnosperma sanchezii*, *Steinchisma hians*, *Stelis hymenantha*, *S. nigriflora*, *S. resupinata*, *S. xerophila*, *Stellaria graminea*, *S. umbellata*, *Stemodia bartsioides*, *S. tenuifolia*, *Stenandrium verticillatum*, *Stenocactus crispatus*, *Stenostephanus guerrerensis*, *S. haematodes*, *Stevia calthepecana*, *S. clinopodioides*, *S. dictyophylla*, *S. eupatoria*, *S. jaliscensis*, *S. micradenia*, *S. nelsonii*, *S. phlebophylla*, *S. porphyrea*, *S. pyrrolifolia*, *S. revoluta*, *S. rzedowskii*, *S. salicifolia*, *S. scabrella*, *S. stolonifera*, *S. tephra*, *S. tomentosa*, *S. vernicosa*, *Steviopsis rapunculoides*, *Sticherus bifidus*, *S. palmatus*, *S. underwoodianus*, *Stillingia bicarpellaris*, *Strelitzia reginae*, *Struthanthus deppianus*, *S. johnstonii*, *Styrax gentryi*, *Svenkoeltzia congestiflora*, *Swietenia macrophylla*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Symphytotrichum falcatum*, *S. potosinum*, *S. trilineatum*, *Symphlocos hintonii*, *S. limoncillo*, *S. longipes*, *Syngonium sagittatum*, *Tabebuia heterophylla*, *Tabernaemontana alba*, *T. grandiflora*, *Tagetes linifolia*, *T. pringlei*, *T. terniflora*, *Tamayorkia ehrenbergii*, *Tarasa geranioides*, *Tauschia alpina*, *T. beruloides*, *T. martiana*, *T. moorei*, *T. neglecta*, *Tecoma capensis*, *Telanthophora liebmannaeanii*, *T. uspanianensis*, *Tephrosia diversifolia*, *T. multifolia*, *T. pringlei*, *Terminalia amazonia*, *Terstroemia sylvatica*, *Terpsichore semihirsuta*, *Teucrium cubense*, *Thalictrum grandifolium*, *T. pudicum*, *T. roseanum*, *Thelypteris balbisii*, *T. hispidula*, *T. lanosa*, *T. linkiana*, *T. mortonii*, *T. rudis*, *Thymeda quadrivalvis*, *Thenardia galeottiana*, *Thlaspi arvense*, *Thompsonella garcia-mendozae*, *Thoreauea guerrerensis*, *T. paneroi*, *Thymophylla aurantiaca*, *T. setifolia*, *Tibouchina durangensis*, *T. longispala*, *T. naudiniana*, *T. urvilleana*, *Tidestromia lanuginosa*, *Tigridia alpestris*, *T. augusta*, *T. bicolor*, *T. flammea*, *T. galanthoides*, *T. gracielae*, *T. huajuapansensis*, *T. illecebrosa*, *T. matudae*, *T. pulchella*, *T. tepoxilana*, *T. venusta*, *Tillandsia andreuxii*, *T. brachycaulos*, *T. bulbosa*, *T. calothyrsus*, *T. chaetophylla*, *T. cossonii*, *T. erubescens*, *T. langlasseana*, *T. oaxacana*, *T. polita*, *T. pringlei*, *T. quaquaflorifera*, *T. sessemocinoi*, *T. tehuacana*, *T. utriculata*, *T. variabilis*, *T. vicentina*, *T. violacea*, *T. weberi*, *Tiquilia canescens*, *Tithonia longiradiata*, *Tournefortia bicolor*, *T. elongata*, *Tovaria pendula*, *Townsendia mexicana*, *Tradescantia tepoxilana*, *Tragus berteronianus*, *Trichilia glabra*, *T. martiana*, *Trichocentrum chrysops*, *Trichocoronis sessilifolia*, *Trichomanes capillaceum*, *T. hymenoides*, *T. pinnatum*, *T. polypodioides*, *T. reptans*, *Trichosalpinx ciliaris*, *Trichostema purpusii*, *Tridax hirsuta*, *T. oaxacana*, *T. palmeri*, *T. trilobata*, *Trifolium repens*, *Trigonospermum alexandri*, *Triniochloa gracilis*, *Triodanis biflora*, *Triphora trianthophora*, *Tripsacum laxum*, *Trisetum irazuense*, *Trumfetta speciosa*, *Trophis noraminervae*, *Turnera pumilea*, *Ulmus ismaelis*, *Uncinia hamata*, *Urera alceifolia*, *U. martiniana*, *U. verrucosa*, *Urochloa discifera*, *U. mexicana*, *Urtica dioica*, *U. mexicana*, *U. praetermissa*, *U. spiralis*, *U. urens*, *Utricularia macrorrhiza*, *U. petersoniae*, *Vaccinium caespitosum*, *V. consanguineum*, *V. geminiflorum*, *V. leucanthum*, *V. stenophyllum*, *Vachellia constricta*, *V. cornigera*, *V. schaffneri*, *Valeriana ceratophylla*, *V. clematidis*, *V. deltaidea*, *V. emmanuelii*, *V. laciniosa*, *V. palmatiloba*, *V. pulchella*, *V. vaginata*, *Varronia stellata*, *Verbena canescens*, *V. gentryi*, *V. halei*, *Verbesina alcabreranae*, *V. calzadae*, *V. crassipes*, *V. elgalloana*, *V. fayii*, *V. gigantea*, *V. juxtlahuacensis*,

V. mollis, *V. neotenoriensis*, *V. pantoptera*, *V. parviflora*, *V. pietatis*, *V. purpusii*, *V. reyesii*, *V. seatonii*, *V. villasenorii*, *Vernonanthura serratuloides*, *Vernonia bealliae*, *Veronica americana*, *V. arvensis*, *V. persica*, *V. polita*, *V. serpyllifolia*, *Viburnum acutifolium*, *V. discolor*, *V. hartwegii*, *V. membranaceum*, *V. microcarpum*, *Vicia americana*, *V. faba*, *V. hirsuta*, *V. ludoviciana*, *V. sativa*, *V. sessei*, *Vigna lonchophylla*, *Viguiera sulstepecana*, *V. tepoxtlensis*, *Villadia albiflora*, *V. levis*, *V. minutiflora*, *Villanova achillaeoides*, *Vinca major*, *Viola hemsleyana*, *V. hookeriana*, *V. humilis*, *V. odorata*, *V. painteri*, *V. scandens*, *V. tricolor*, *V. umbraticola*, *Viridantha leptodosepala*, *V. tortilis*, *Vitis blancoi*, *V. vinifera*, *Vulpia bromoides*, *V. octoflora*, *Wedelia keilii*, *Wimmeria bartlettii*, *Woodsia canescens*, *Woodwardia radicans*, *Xanthisma gymnocephalum*, *X. spinulosum*, *Xanthocephalum benthamianum*, *Xerospiraea hartwegiana*, *Ximenia americana*, *X. pubescens*, *Xylobium elongatum*, *Xyris mexicana*, *Yucca jaliscensis*, *Y. mixteca*, *Zaluzania subcordata*, *Z. triloba*, *Zandera blakei*, *Zantedeschia aethiopica*, *Zelmeria martinii*, *Z. setacea*, *Z. stricta*, *Zephyranthes brevipes*, *Z. carinata*, *Zeugites sagittatus*, *Zinnia leucoglossa*.

Grupo 3. *Encyelia pollardiana*, *Euphorbia coalcomanensis*.

Grupo 4. *Campyloneurum phyllitidis*, *Dendrosida sharpiana*, *Dioscorea mitis*, *Dirhamphis mexicana*, *Galphimia tuberculata*, *Lagascea palmeri*, *Lycianthes stephanocalyx*, *Megalastrum subincisum*, *Meliosma idiopoda*, *Ocotea betazensis*, *Phenax mexicanus*, *Platymiscium jejumum*, *Salvia subhastata*.

Grupo 5. *Lasiacis oaxacensis*, *Leandra melanodesma*, *Opuntia dejecta*, *Selaginella extensa*.

Grupo 6. *Asplenium auritum*, *Clethra macrophylla*, *Gonolobus fraternus*, *Gonzalagunia panamensis*, *Kosteletzkya thurberi*, *Palicourea pubescens*, *Picramnia xalapensis*, *Piper jacquemontianum*, *Posoqueria latifolia*, *Sicyos galeotii*.

Grupo 7. *Annona palmeri*, *Batis maritima*, *Canavalia rosea*, *Cyperus ligularis*, *Chloris barbata*, *Mexacanthus mcvaughii*, *Mitracarpus schizangius*, *Salvinia auriculata*, *Serjania emarginata*, *Tetracera portobellensis*.

Grupo 8. *Adenopodia gymnantha*, *Aeschynomene palmeri*, *Aldama kingii*, *Allosidastrum interruptum*, *Aphelandra madrensis*, *Bastardiastrum incanum*, *Bourreria hintonii*, *Cinnamomum zeylanicum*, *Eremosis baadii*, *Euphorbia calcarata*, *Jatropha sympetala*, *Ohyra latifolia*, *Passiflora holosericea*, *Pavonia arachnoidea*, *Piper abalienatum*, *Ramirezella occidentalis*.

Grupo 9. *Bulbophyllum cirrhosum*, *Combretum argenteum*, *Croton guatemalensis*, *Cuitlauzina egertonii*, *Cyathea costaricensis*, *Exchelia mexicana*, *Meiracyllium gemma*, *Mimosa leptocarpa*, *M. psilocarpa*, *Solanum minensis*.

Grupo 10. *Didymoglossum reptans*, *Karwinskia calderonii*, *Peniocereus fosterianus*.

Referencias

- Arriaga, L., Aguilar, C., Espinosa, D. y Jiménez, R. (1997). *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Ciudad de México: Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio).
- Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D. et al. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353, 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Becerra, J. X. (2005). Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 19–23. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409127102>
- Conabio. (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (1997). Provincias biogeográficas de México. Escala 1: 4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (1998). 'Subcuencas hidrológicas'. Extraído de Boletín hidrológico. (1970). Subcuencas hidrológicas en Mapas de regiones hidrológicas. Escala más común 1:1000000. México D.F.: Secretaría de Recursos Hídricos, Jefatura de Irrigación y control de Ríos, Dirección de Hidrología.
- Challenger, A. y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En *Capital natural de México, Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad*. Ciudad de México: Conabio.
- Cortés-Flores, J., Hernández-Esquivel, K. B., González-Rodríguez, A. e Ibarra-Manríquez, G. (2017). Flowering

- phenology, growth forms, and pollination syndromes in a tropical dry forest species: influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany*, 104, 39–49. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600305>
- De-Nova, J. A., Medina, R., Montero, J. C., Weeks, A., Rosell, J. A., Olson, M. E. et al. (2012). Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *The New Phytologist*, 193, 276–287. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03909.x>
- Ebach, M. C., González-Orozco, C. E., Miller, J. T. y Murphy, D. J. (2015). A revised area taxonomy of phytogeographical regions within the Australian Bioregionalisation Atlas. *Phytotaxa*, 208, 261–277. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.208.4.2>
- Escalante, P., Navarro, A. G. y Peterson, A. T. (1993). A geographic, ecological, and historical analysis of land birds diversity in Mexico. En T. P. Ramamoorthy, R. Bye y A. Lot (Eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution* (pp. 281–307). Nueva York: Oxford University Press.
- Espinosa-Organista, D., Ocegueda-Cruz, S., Aguilar-Zúñiga, C., Flores-Villela, O. y Llorente-Bousquets, J. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En J. Sarukhán (Ed.), *Capital natural de México, Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 33–65). Ciudad de México: Conabio.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). (2019). ArcGIS Desktop: release 10.5. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA.
- Fernández-Nava, R., Rodríguez-Jiménez, C., Arreguín, S. M. L. y Rodríguez-Jiménez, A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9, 1–151.
- Fernández-Villafraña, I. (1990). *Regionalización biogeográfica*. Mapa IV.8.10. Atlas Nacional de México. Vol. III. Ciudad de México: Instituto de Geografía, UNAM.
- González-Orozco, C. E., Ebach, M. C., Laffan, S., Thornhill, A. H., Knerl, N. J., Schmidt-Lebuhn, A. N. et al. (2014). Quantifying phytogeographical regions of Australia using geospatial turnover in species composition. *Plos One*, 9, e92558. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092558>
- Gómez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguarte, L. E. y Morrone, J. J. (2014). Areas of endemism under climatic change: a case of the Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, 41, 871–881. <https://doi.org/10.1111/jbi.12249>
- Ibarra-Manríquez, G., Cortés-Flores, J., Sánchez-Coronado, M. E., Soriano, D., Reyes-Ortega, I. Orozco-Segovia, A. et al. (2022). Climate change and plant regeneration from seeds in tropical dry forests. En C. C. Baskin y J. M. Baskin (Eds.), *Plant regeneration from seeds*. San Diego, CA: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823731-1.00018-4>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (1999). Topografía. Datos vectoriales. Escala 1:1000000. Revisado el 11 de agosto de 2019. <http://www.inegi.org.mx>
- Jiménez-Alfaro, B., Girardello, M., Chytrý, M., Svenning, J. C., Willner, W., Gégout, J. C. et al. (2018). History and environment shape species pools and community diversity in European beech forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 483–490. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0462-6>
- Kreft, H. y Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37, 2029–2053. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x>
- Laffan, S. W., Lubarsky, E. y Rosauer, D. F. (2010). Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33, 643–647. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x>
- Maderey, R. L. E. y Torres-Ruata, C. (1990). 'Hidrografía'. Extraído de Hidrografía e hidrometría, IV.6.1 (A). Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1: 4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, F. J. e Ibarra-Manríquez, G. (2014). Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tzitzicuaru, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 1117–1128. <https://doi.org/10.7550/rmb.43457>
- Miranda, F. (1947). Estudios sobre la vegetación de México V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8, 95–114.
- Morrone, J. J. (2001). Toward a cladistic model for the Caribbean subregion: delimitation of areas of endemism. *Caldasia*, 23, 43–76.
- Morrone, J. J. (2002). Biogeographic regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29, 149–152. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00662.x>
- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48, 149–162. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000200001>
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76, 207–252. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>
- Morrone, J. J. (2017). *Neotropical biogeography: regionalization and evolution*. Boca Raton: CRC Press.
- Morrone, J. J., Escalante, T. y Rodríguez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277, 277–279. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Morrone, J. J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902980. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>

- Olson, D. M., Dinerstein, E., Abell, R., Alnutt, T., Carpenter, C., McClenachan, L. et al. (2000). *The global 200: a representation approach to conserving the Earth's distinctive ecoregions*. Washington D.C.: Conservation Science Program, World Wildlife Fund-USA.
- R Development Core Team. (2017). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>
- Ramirez-Pulido, J. y Castro-Campillo, A. (1990). Regionalización mastofaunística (mamíferos). Mapa IV.8.8.A. En *Atlas Nacional de México, Vol. III*. Ciudad de México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Rodríguez-Jiménez, C., Fernández-Nava, R., Arreguín-Sánchez, M. L. y Rodríguez-Jiménez, A. (2005). Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20, 73–99.
- Rzedowski, J. (1978). *La vegetación de México*. Ciudad de México: Editorial Limusa.
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana*, 14, 3–21. <https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- Rzedowski, J. y Calderón-de Rzedowski, G. (2013). Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botanica Mexicana*, 102, 1–23. <https://doi.org/10.21829/abm102.2013.229>
- Rzedowski, J., Medina L. y Calderón-de Rzedowski, G. (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana*, 70, 85–111. <https://doi.org/10.21829/abm70.2005.989>
- Rzedowski, J. y Reyna-Trujillo, T. (1990). Tópicos biogeográficos. Mapa IV.8.3. En *Atlas Nacional de México, Vol. III*. Ciudad de México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Schimper, A. F. W. (1898). *Plant-geography upon a physiological basis*. Oxford: Clarendon Press.
- Smith, H. (1941). Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 2, 103–110.
- Sosa, V., De-Nova, J. A. y Vázquez-Cruz, M. (2018). Evolutionary history of the flora of Mexico: dry forests cradles and museums of endemism. *Journal of Systematics and Evolution*, 56, 523–536. <https://doi.org/10.1111/jse.12416>
- Sporbert, M., Bruehlheide, H., Seidler, G., Keil, P., Jandt, U., Austrheim, G. et al. (2019). Assessing sampling coverage of species distribution in biodiversity databases. *Journal of Vegetation Science*, 30, 620–632. <https://doi.org/10.1111/jvs.12763>
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063–2048. <https://doi.org/10.1023/A:1020876316013>
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>
- Villaseñor, J. L. (2004). Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75, 105–135.
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Villaseñor, J. L. y Ortiz, E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (Supl.), S134–S142. <https://doi.org/10.7550/rmb.31987>
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Delgadillo-Moya, C. y Juárez, D. (2020). The breadth of the Mexican Transition Zone as defined by its flowering plant generic flora. *Plos One* 15, e0235267. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235267>

Capítulo IV. Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal

Flores-Tolentino, M., Beltrán-Rodríguez, L., Morales-Linares, J., Ramírez-Rodríguez, J. R., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, Ó., & Villaseñor, J. L. (2021). Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal. *PLoS ONE*, 16, e0253152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152>

RESEARCH ARTICLE

Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal

Mayra Flores-Tolentino¹, Leonardo Beltrán-Rodríguez², Jonas Morales-Linares¹, J. Rolando Ramírez Rodríguez¹, Guillermo Ibarra-Manríquez³, Óscar Dorado⁴, José Luis Villaseñor^{5*}

1 Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, Mexico, **2** Jardín Botánico-Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, Mexico, **3** Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico, **4** Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, Mexico, **5** Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico

* vrios@ib.unam.mx



OPEN ACCESS

Citation: Flores-Tolentino M, Beltrán-Rodríguez L, Morales-Linares J, Ramírez Rodríguez JR, Ibarra-Manríquez G, Dorado O, et al. (2021) Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal. PLoS ONE 16(6): e0253152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152>

Editor: Ji-Zhong Wan, Qinghai University, CHINA

Received: January 13, 2021

Accepted: May 29, 2021

Published: June 15, 2021

Peer Review History: PLOS recognizes the benefits of transparency in the peer review process; therefore, we enable the publication of all of the content of peer review and author responses alongside final, published articles. The editorial history of this article is available here: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152>

Copyright: © 2021 Flores-Tolentino et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the manuscript and its [Supporting Information files](#).

Abstract

Regionalization through the analysis of species groups offers important advantages in conservation biology, compared to the single taxon approach in areas of high species richness. We use a systematic framework for biogeographic regionalization at a regional scale based on species turnover and environmental drivers (climate variables and soil properties) mainly of herbaceous plant species richness. To identify phytogeographic regions in the Balsas Depression (BD), we use Asteraceae species, a family widely distributed in Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF) and the most diverse of the vascular plants in Mexico. Occurrence records of 571 species were used to apply a quantitative analysis based on the species turnover, the rate of changes in their composition between sites (β -Simpson index) and the analysis of the identified environmental drivers. Also, the environmental predictors that influence species richness in the SDTF were determined with a redundancy analysis. We identified and named two phytogeographic districts within the SDTF of the BD (Upper Balsas and Lower Balsas). According to the multi-response permutation procedure, floristic composition of the two districts differs significantly, and the richness of exclusive species in Upper Balsas was higher (292 species) than in the Lower Balsas (32 species). The proportion of Mg and Ca in the soil and the precipitation of the driest three-month period were the environmental factors with greatest positive influence on species richness. The division of geographic districts subordinated to the province level, based on diverse families such as Asteraceae, proved to be appropriate to set up strategies for the conservation of the regional flora, since at this scale, variation in species richness is more evident. Our findings are consistent with a growing body of biogeographic literature that indicates that the identification of smaller biotic districts is more efficient for the conservation of biodiversity, particularly of endemic or rare plants, whose distribution responds more to microhabitats variation.

Funding: The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) provided financial support to MFT (scholarship 732218) to carry out her doctoral studies.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Introduction

The geographical distribution of biodiversity shows patterns that repeat in different taxa [1, 2]. These biogeographic patterns allow the recognition of biotic components, defined as sets of spatio-temporally integrated taxa due to a common history, which characterize geographic areas or biogeographic regions [2–4]. A biogeographic regionalization is a hierarchical system that classifies geographic areas in terms of their endemic biota [2, 5, 6], allowing the definition of homogeneous regions generated from sets of species and the identification of factors that potentially influence their distribution [7]. Biogeographic regionalization is essential to understand the spatial distribution of biodiversity [8], as well as to identify important areas for their richness of species and endemisms, which allow to propose strategies for their conservation [9, 10]. Consequently, sets of species with the same distribution are the ideal model to recognize biotic components, biogeographic regions, and provinces [11, 12].

At present, the availability of databases such as the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) or the National System of Information on Biodiversity (SNIB-CONABIO), has contributed to improving both our understanding of the distribution of species and the analyzes that allow classifying biogeographic patterns [13, 14]. These databases also allow the application of other methods focused on evaluating species turnover, an equally important component of biogeographic regionalization [6, 15]. Measures of similarity and differentiation of species are essential tools to assess the effects of isolation by distance or geographic barriers, and to describe changes in species composition along environmental gradients [16]. Regionalization derived from quantitative methods can result in the division of biogeographic districts that other stakeholders can evaluate and replicate [17].

Regionalization through the analysis of species groups offers important advantages in conservation biology, compared to the single taxon approach, especially in areas rich in species, such as tropical dry seasonal forests (SDTF) [18–22]. In these forests, the conservation of threatened bioregions is more successful when the remaining fragments are protected rather than individual species [19, 23]. In this sense, bioregions may act as Biodiversity Hotspots, a concept based on species richness, endemism and threat [24, 25].

In Mexico, several studies address biogeographic regionalizations using different groups of species (e.g., [26–29]). Despite the interest in regionalization at global scales [13], little is known about regionalization at the provincial level or even at the district or sector level (e.g., [30]). Recently, Morrone [31] in a Mexico's regionalization analysis recognized two regions (Nearctic and Neotropical) and 14 provinces, which allows a general perspective of how different species have assembled in the different geological and climatic conditions. However, biogeographic regionalization, at levels lower than regions or provinces, using groups of representative species, should be more efficient for the application of conservation strategies [32].

The Balsas Depression (BD), in central western Mexico, is one of the provinces characterized by the dominance of the seasonally dry tropical forest (SDTF; 65%) and constitutes a center of diversification and endemism, as well as the biogeographic transition between the Neotropical and Nearctic regions [11, 28]. The complex environmental and biogeographic history of the SDTF conceives it as a heterogeneous biome and difficult to circumscribe [33]. In México, the SDTF is distributed mainly in the Pacific slope from southern Sonora and southwestern Chihuahua to Chiapas and on the gulf slope from Tamaulipas to the Yucatán Peninsula [34]. Different studies carried out in the SDTFs at local scales, have shown that the patterns of plant species diversity and richness are driven by the water availability and the soil properties [35–38]. However, currently few studies (e.g., [39–42]) have focused on the study of the richness' drivers of the SDTF at regional or global scales.

An ideal group for regionalization studies in Mexico is the Asteraceae family, worldwide recognized for its high species diversity [43] and found also among more diverse families in the neotropical SDTF [43]. In Mexico, it is among the most diverse and comprehensively studied families of Angiosperms [44] with 3,057 species [45]. In addition, its species show a significant correlation with the total floristic richness. Therefore, it can be considered as a good biodiversity surrogate in Mexico [46]. These characteristics also place it as a good surrogate for defining biogeographic subregions in areas poorly explored floristically, such as the SDTF in the BD.

Considering that in the BD the most representative biome is the SDTF, in which the Asteraceae are widely distributed, our objectives were: 1) to determine a biogeographic regionalization of the SDTF in the BD, based on the Asteraceae species turnover, 2) identify the environmental predictors that determine the Asteraceae species richness in the SDTF and, 3) analyze the relationship between turnover species patterns with environmental predictors. It is known that the changes in the environmental conditions of each region explain the patterns of species turnover [47]. Therefore, we hypothesize that an environmental differentiation will occur in the SDTF of the BD, which will cause the species turnover of the Asteraceae and will allow us to identify biogeographic regions. The regionalization in the BD will make it possible to understand the distribution patterns of the Asteraceae, improve the understanding of their spatial distribution and identify areas with greater relevance due to their species richness, this information will be useful for future conservation studies.

Materials and methods

Study area

The BD is one of the 17 provinces proposed by Rzedowski [28], located in central Mexico, with an area of 115,005 km²; it includes part of the states of Guerrero, Jalisco, Mexico, Michoacán, Morelos, Puebla, and Oaxaca. The BD stands out for its species richness and endemism, the flora comprises 4,442 to 6,800 species of vascular plants, of which 337 are endemic [28, 48, 49]. The biome characteristic in the province is the SDTF [11], with a surface area of 74,753 km² (65% of the total surface of BD). In Mexico, the SDTF is considered one of the most distinctive and diverse biomes with more than 6,000 species of plants, 45% endemic [34, 50].

Taxonomic study group

The Asteraceae family stands out worldwide for its species richness; with more than 23,000 species, ranks among the most diverse of flowering plants [43]. In Mexico, Asteraceae is found in practically all terrestrial ecosystems, which is due to its great species richness and its wide range of altitudinal distribution (from sea level to high mountain moorlands). Most of the Asteraceae species are herbaceous, and this life form is the richest in species in the SDTF [51]. However, most of the ecological studies in SDTF have focused on tree species [41, 52]. Therefore, evaluating the herbaceous life form would provide new information on the environmental factors that drive species richness and plant composition in the SDTF. This bias must be eliminated since herbs constitute the growth form with the highest species richness in this biome [51].

Spatial data

All records of the Asteraceae family reported for the BD were extracted from the SNIB-REMIB and MEXU-UNIBIO databases. A total of 60,005 records were obtained from this search, which were systematically cured following the recommendations of Castillo et al. [53] and

Chapman [54]: as 1) the records that did not have coordinates were georeferenced in Google Earth (<https://www.google.com/earth/>), using locality name and description of the herbarium specimen, 2) exclude the records that were outside the limits of the BD, and 3) eliminate the records that could not be georeferenced. We reviewed and corrected spatial errors, such as the coordinates of erroneously georeferenced locations, using the ArcGis 10.2 program [55]. After the curatorial evaluation, the BD final database consisted of 21,501 Asteraceae records, corresponding to 789 species. From these records, only 7,479 belong to the tropical portion or SDTF and the others to the temperate zone; they record 571 species, of which 15% are trees, 27% shrubs, and 58% herbs.

Spatial analysis

The process for the biogeographic regionalization of the SDTF of the BD consisted of a series of analyzes that are detailed in the following sections. Fig 1 shows the workflow for the different analyzes carried out that resulted in regionalization and the relationship of the groups identified with environmental predictors.

Cluster analysis

With the use of the Biodiverse v.2.1 program [56], we identified floristic districts within the tropical portion of the BD [56]. This program is a tool for the spatial analysis of diversity that uses indices based on taxonomic relationships. The refined database, including the geographic coordinates and the taxonomic identification of each record, registered in a set of grid-cells of $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ size was imported into Biodiverse.

We calculated a species turnover matrix for all cell pair combinations, using the β -Simpson (βSim) dissimilarity index [57]. This index reduces the effect of the species richness imbalance among the grid-cells, calculated through the following expression:

$$\beta Sim_{ij} = 1 - \frac{a}{a + \min(b, c)}$$

Where a is the number of common species shared in cells i and j , b is the number found in i but not in j , and c is the number found in j but not in i . A value close to 0 for βSim indicates that high proportion of taxa are shared (low turnover), while a high value (>0.8) means a low proportion of shared taxa (high turnover) between two cells.

Grid cells containing fewer than five records were excluded from the analysis, as small sample sizes can potentially cause considerable distortions in dissimilarity analyzes [58, 59]. We integrated the data from the excluded grid cells into their neighboring ones; these exclusion criteria reduced the number from 159 (original subdivision) to only 122 grid cells (Fig 2).

The dissimilarity matrix was used (βSim) for cluster analysis, using WPGMA clustering method (weighted pairing groups method using arithmetic mean) by means of the Biodiverse program. Results of cluster analysis made it possible to identify groups of cells with sets of similar species, used to subdivide the SDTF in the BD. The WPGMA algorithm evaluates the contributions of the clusters by the number of terminal nodes (grid cells of the data set) they contain, ensuring that each cell contributes equally to each fused group of which it is part [60].

We reassigned the unrepresented grid cells to those groups with higher representation. We evaluated statistically the resulting groups by the Multi-response Permutation Procedure (MRPP) analysis [61]. This analysis allowed determining if the floristic composition of the regions differed significantly within the SDTF.

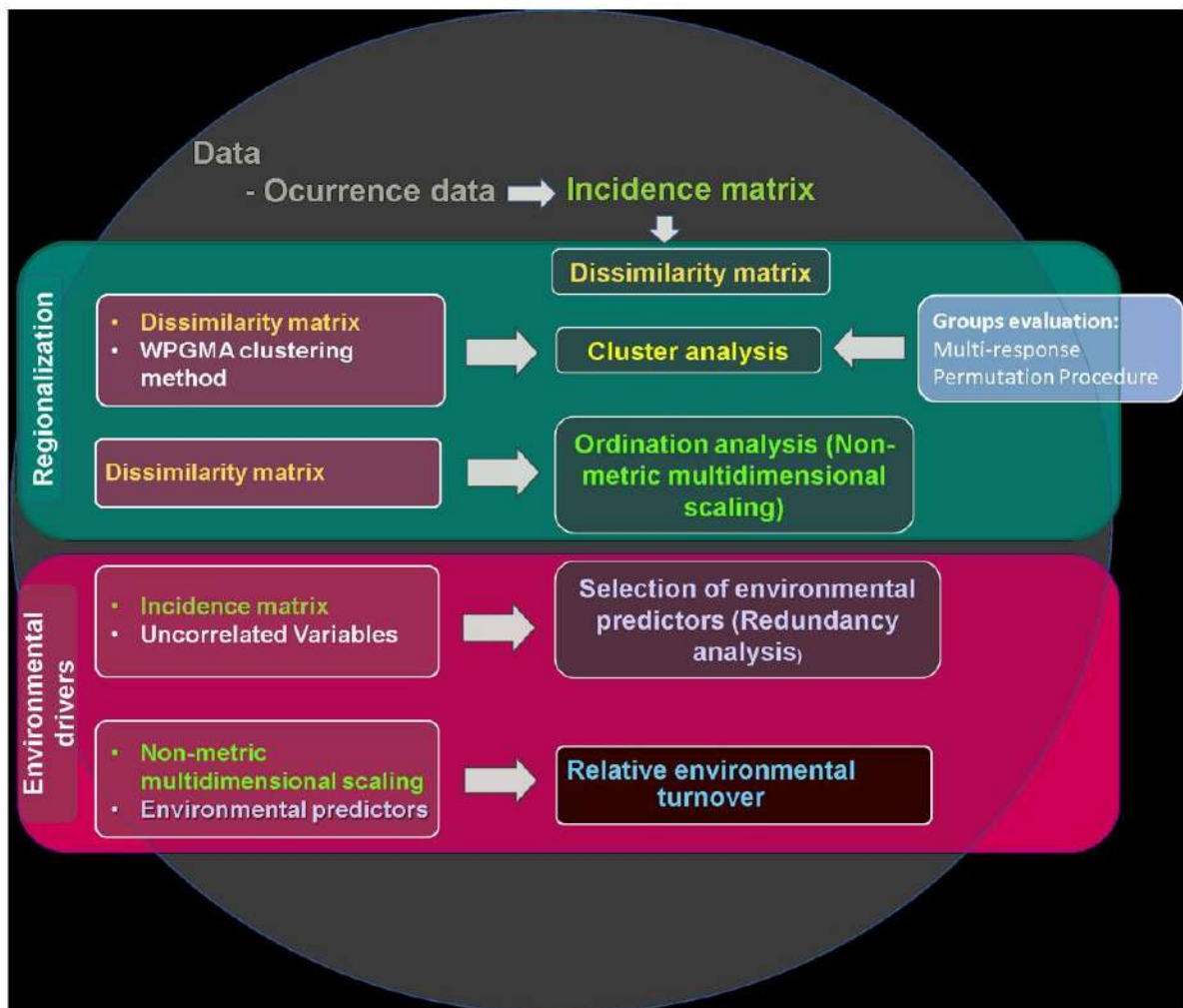


Fig 1. Schematic workflow of the proposed framework for biogeographic regionalization and spatial analysis at the regional level. Each panel shows the analysis carried out and the inputs used.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.g001>

Ordination analysis

Ordination using non-metric multidimensional scaling (NMDS) is a widely used technique to obtain low-dimensional projections of multivariate data, by organizing objects (in this case, a set of grid cells) along the reduced axes according to the taxonomic composition [60]. We carried out the NMDS analysis using the 'metaMDS' function from the Vegan package in R statistical software. Pairwise distances were calculated using βSim . Among the statistics provided by the analysis is a stress value, which reflects the amount of error in the correlation between pairwise distances in the original matrix and a matrix calculated with the NMDS. Stress values of ≤ 0.1 indicate excellent representation in reduced dimensions, ≤ 0.2 good and values ≥ 0.3

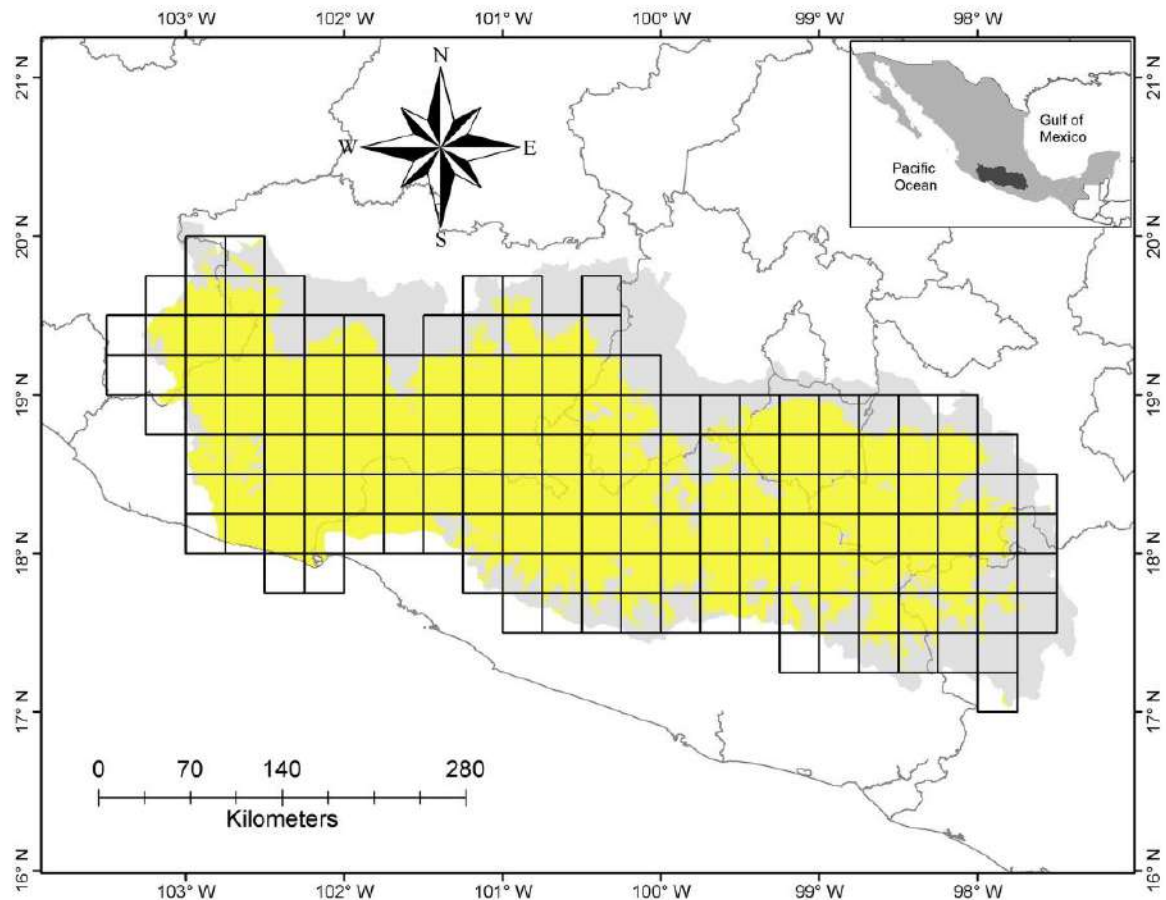


Fig 2. Location of the Floristic Province of Balsas Depression in Mexico (dark grey area). Distribution of seasonally dry tropical forest (yellow area) in this floristic province, divided in squares of $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ arc-min.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.g002>

provide a poor representation [62]. We extracted and projected on a map in ArcGIS the values of each cell of the first and second axis of the NMDS.

Selection of SDTF environmental predictors

First, we considered a set of 58 environmental variables at a resolution of 1 km^2 : 26 climatic [63], 9 edaphic, 9 topographic, and 14 that include remote sensing data [64]. Subsequently, we performed a Pearson correlation analysis to rule out variables with high collinearity values. Once selected the uncorrelated variables, we extracted the values of each 1 km^2 pixel using ArcGIS 10.2. These environmental values were added to a $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ grid cell (122 cells in total), using the average values of each cell.

We identified the environmental predictors with the highest explanatory value of the species richness of the SDTF in the BD. This method allows extracting and summarizing the

variation in a set of response variables that can account the set of explanatory variables [65]. For this analysis, we used both an incidence matrix of 571 Asteraceae species and another with environmental data of 32 uncorrelated variables (S1 Table). The data were standardized to z-values, based on the mean and standard deviation [66], which is used to standardize values to the same scale. We performed a Redundancy analysis (RDA) using the “rda” function of the Vegan package [67] in the statistical software R 3.6.3 [68]. Finally, we selected the most parsimonious model and the variables with the greatest significance ($p < 0.001$, 999 permutations).

Relative environmental turnover. To calculate the relationship between environmental predictors and species turnover, we applied the relative environmental turnover (RET) method. For this, we adjusted the NMDS results with the matrix of previously selected environmental predictors, using the vector adjustment of the *envfit* function of the Vegan package in the statistical software R. The significantly related environmental predictors to the turnover patterns ($p < 0.001$, 999 permutations) were shown as vectors in the NMDS plot.

Results

Cluster analysis

Although the clustering identified eight groups in the BD (Fig 3A), two are the main floristic groups considering the number of squares that encompassed, named Upper Balsas and Lower Balsas (groups three and four, respectively). The spatial patterns of the species characterizing each group showed a significant correlation between them. The Lower Balsas had a greater dissimilarity in its species composition, allowing recognition of other four poorly differentiated groups (groups 5–8, Fig 3B). The differentiated groups shown in the dendrogram (Fig 3A) are represented by species exclusive to these groups (S2 Table).

According to the results of the MRPP, the floristic composition was statistically different ($p < 0.001$) between the two consensuses, which from now on we will refer to as Upper Balsas and Lower Balsas districts or biogeographic districts (Fig 4). The exclusivity of the species within the districts is greater in the first ($\delta = 16.66$, $N = 292$ restricted species) than in the last one ($\delta = 11.75$, $N = 32$ restricted species).

The biogeographic tracks (collecting points linked by a minimum spanning tree) of the exclusive species of each biogeographic districts support the subdivision obtained by the classification methods (Fig 4). Each identified biogeographic districts meets environmental and orographic conditions that have allowed the differentiation in its species composition. For example, the species exclusive to the Lower Balsas district (western biogeographic track; Fig 4) show a preference for geographical areas at lower altitude (<750 m). The opposite situation occurs with the species that make up the eastern biogeographic track in the Upper Balsas district, because these species prefer higher altitudes (>750 m).

Ordination analysis

The NMDS analysis provides two dimensions, where the first axis (NMDS1; Fig 5) indicates a geographic break that differentiates the BD in two geographic areas (Fig 5A); both areas coincide relatively well with the pattern obtained in the classification method. The second axis (NMDS2) shows an abrupt turnover in the Lower part of BD (Fig 5B), distinguishing a different area at the east-central part.

SDTF environmental predictors

The redundancy analysis allowed selecting the most important variables that influence the Asteraceae species richness in BD. The most parsimonious model provided nine variables that

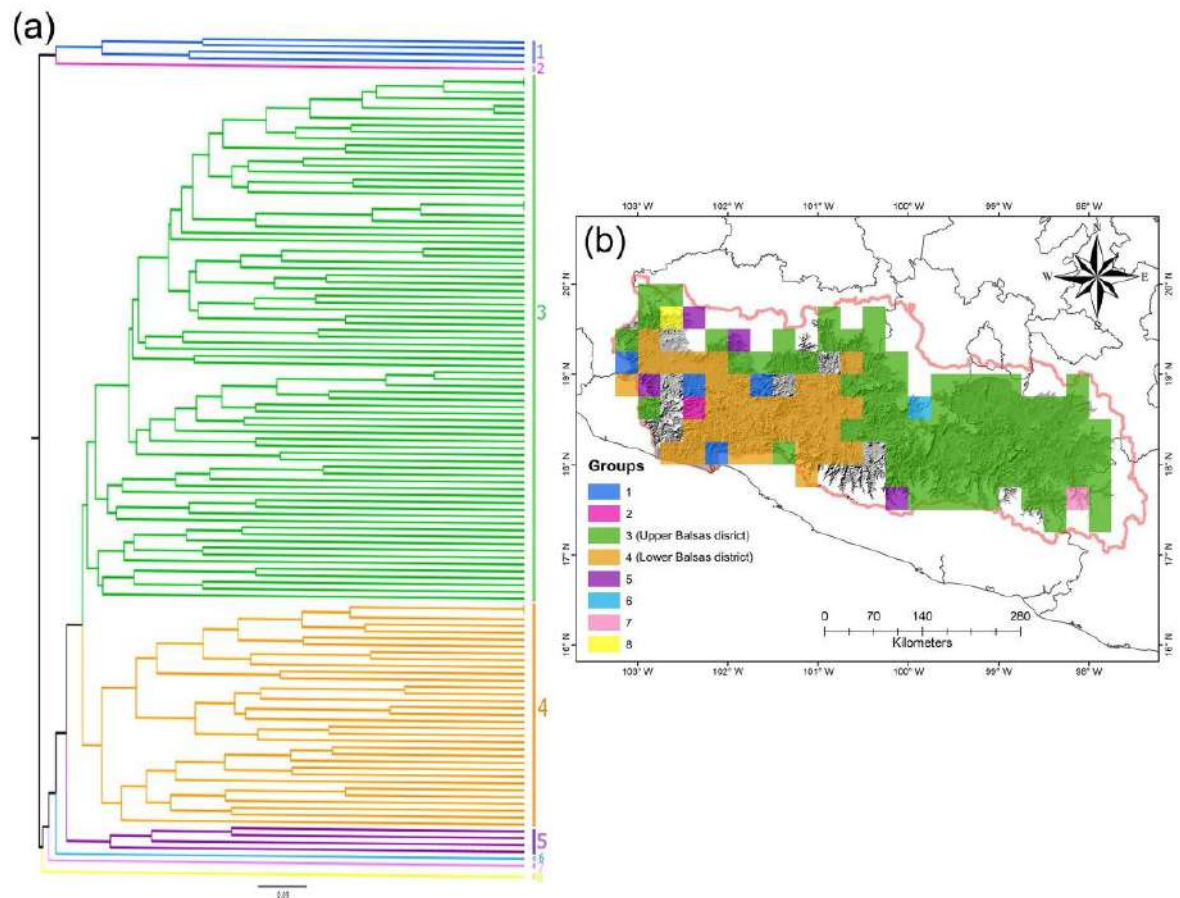


Fig 3. Cluster analysis (β -Simpson dissimilarity coefficient) showing the floristic dissimilarity of the grid squares with the Asteraceae species from the seasonally dry tropical forest in the Balsas Depression, Mexico. (a) Dendrogram showing floristic dissimilarity. (b) Balsas Depression where the colors correspond to the groups shown in the dendrogram.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.g003>

explained 39.65% ($p = 0.05$) of total accumulated variance, while the combination of the variables with greatest significance explained 28.01% ($p = 0.001$).

Relative environmental turnover (RET)

The RET analysis suggests an acceptable fit of the environmental data, with a stress value of 1.18, in relation to the species turnover in the NMDS' ordination (Fig 6). The results suggest that precipitation availability and soil properties (Mg and Ca nutrients) play an important role in the Asteraceae richness of SDTF in the BD (Table 1). The species composition of each district was influenced by the availability of Ca and Mg in the soil. The most diverse district (Upper Balsas) registered a higher Ca concentration (mean 0.93 mg, $sd \pm 0.49$) than the Lower Balsas (0.40 mg ± 0.16). In contrast, Mg is slightly higher in the Lower Balsas (0.32 mg ± 0.07) than in the Upper (0.29 mg ± 0.08).

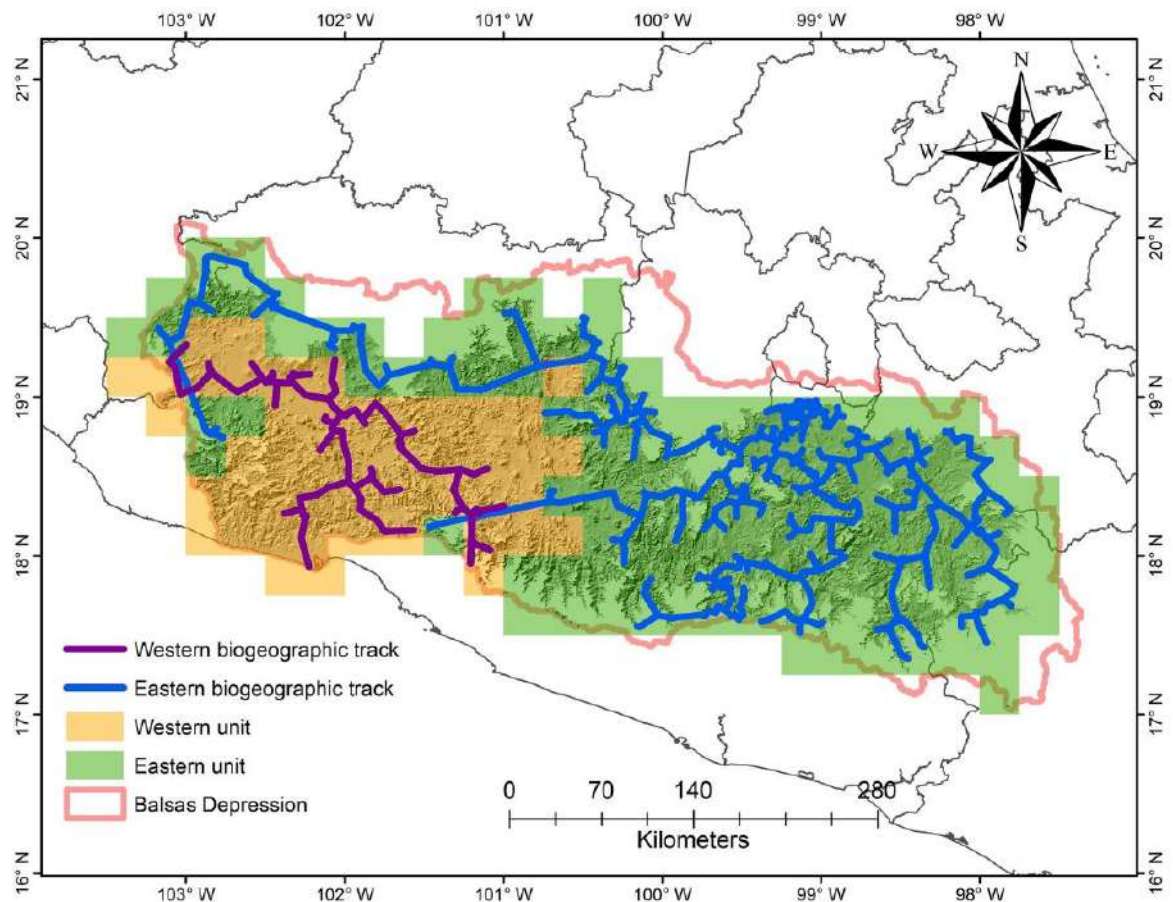


Fig 4. Phytogeographic subdivision of the seasonally dry tropical forest in the Balsas Depression, Mexico. The purple biogeographic track links by means of a minimum spanning tree the collecting points of the species exclusive to the Lower Balsas and the blue line those of the Upper Balsas.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.g004>

Discussion

Our results agree with previous biogeographic studies developed in the BD, using the *Bursera* (Burseraceae) trees [28, 41, 52], which recognize two districts. The difference with these studies, except for Gámez et al. [41], is that they do not provide a geographic delimitation that circumscribes these two phytogeographic districts. Gámez et al. [41] identified three areas of endemism for *Bursera*, two of them including part of BD (*sensu* [69]): i) the Balsas Occidental and ii) the Balsas Oriental-Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec. Despite the discrepancy in the geographic boundaries and the names of the districts with the work of Gámez et al. [41], the district located in the East of the BD, is the region with the highest number of species.

Some studies have shown that precipitation and soil properties affect current patterns of species diversity in the tropical dry forest (e.g., [35, 70, 71]); in this sense, our results also indicate that precipitation seasonality is the most important variable for explaining species

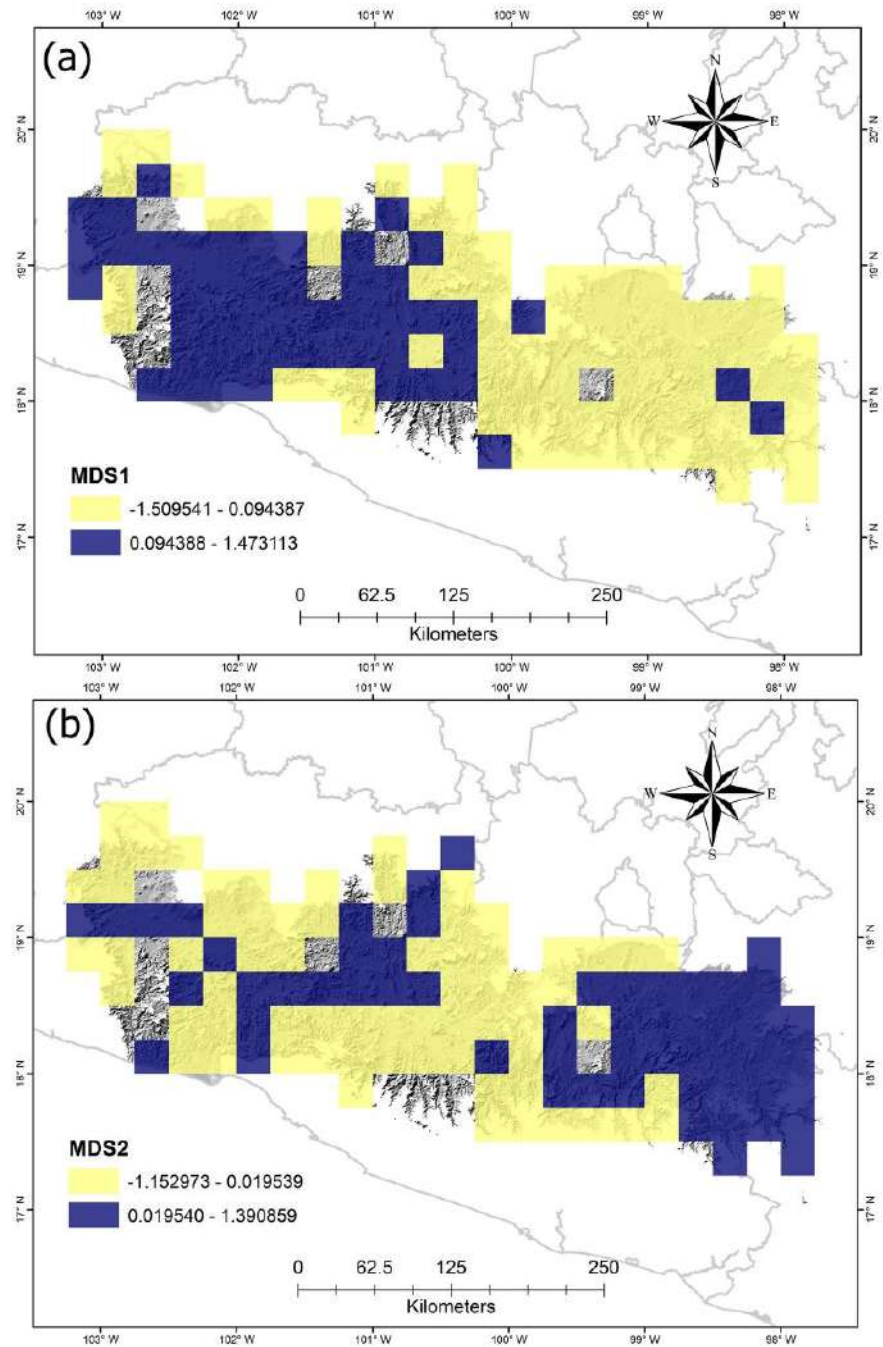


Fig 5. Asteraceae species turnover measured with the non-metric multidimensional scaling method (NMDS) for (a) axis 1 (NMDS1) and (b) axis 2 (NMDS2). The colors mark the two turnover ordering classes.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.g005>

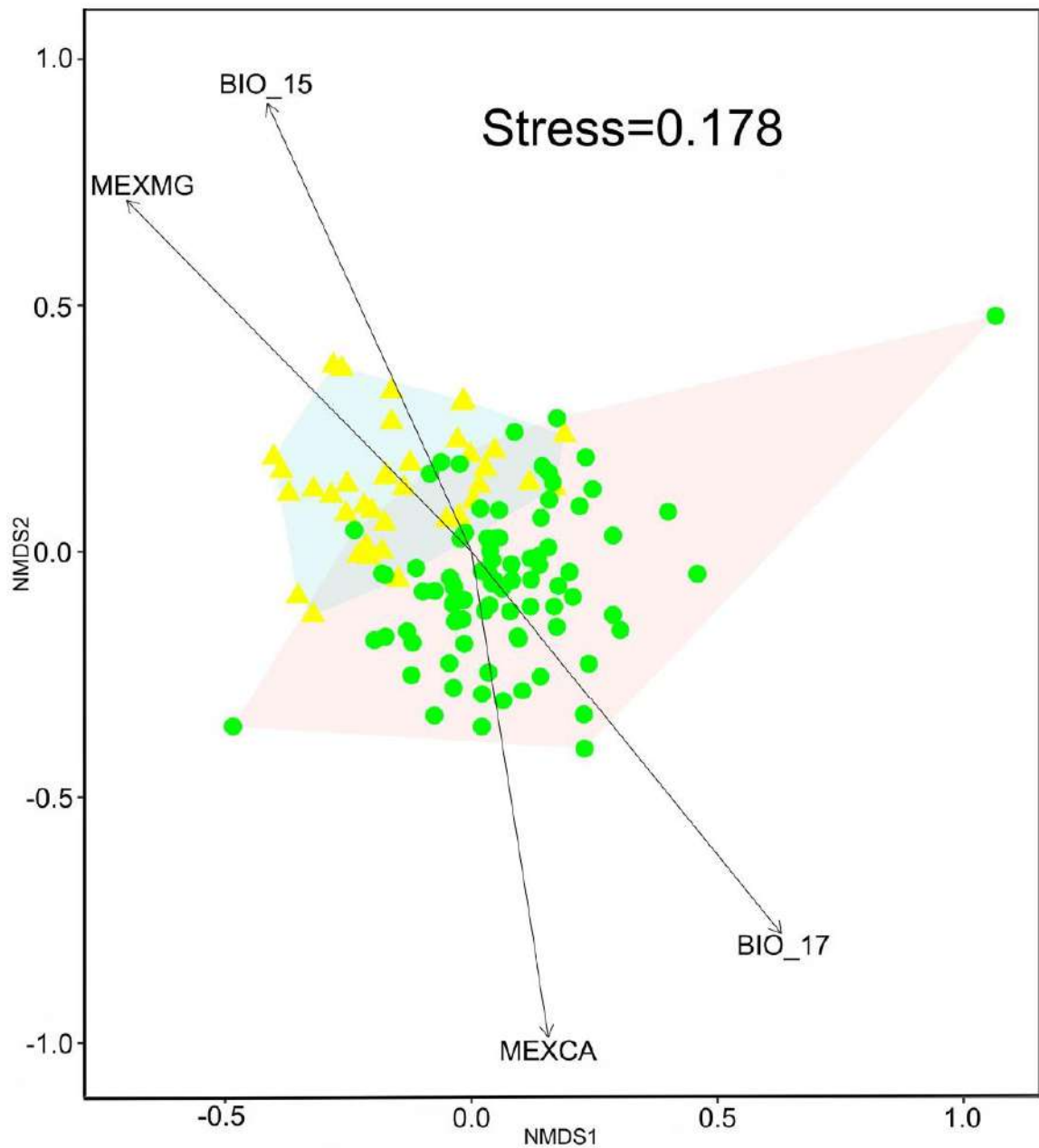


Fig 6. NMDS ordination and environmental predictors (vectors) as predictors of environmental turnover, calculated for 122 grid cells, distributed along the Balsas Depression, Mexico. The vectors shown include only the variables with a significant effect ($p < 0.001$) on the NMDS ranking. BIO_15: Precipitation Seasonality (coefficient of variation in %); BIO_17: Precipitation of the driest four-month period; MEXMG: Magnesium content; MEXCA: Calcium content. The circles correspond to the grid cells of the Upper Balsas and the triangles to the cells of the Lower Balsas.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.g006>

Table 1. Variables that constitute the most parsimonious model of redundancy analysis.

	Df	AIC	F
MEXMG	1	621.35	9.8698**
MEXCA	1	620.48	8.9947**
BIO_17	1	614.96	3.6486**
BIO_15	1	614.32	3.0444**
BIO_02	1	613.7	2.4598*
MEXPH	1	613.69	2.4462*
MODISDIC	1	613.66	2.4148*
EVAANUAL	1	613.21	2.0007.
MEXDEM	1	612.76	1.5746.

MEXMG: Magnesium, MEXCA: Calcium, BIO_17: Precipitation of driest quarter, BIO_15: Precipitation seasonality, BIO_02: Mean diurnal range, MEXPH: pH, MODISDIC: Normalized vegetation index December, EVAANUAL: Annual real evapotranspiration, MEXDEM: Elevation digital model.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152.t001>

richness in the SDTF. Therefore, the highest Asteraceae richness values concentrate in relatively high and stable humidity conditions, such as those found in the Upper Balsas district. The precipitation of the driest quarter showed a negative correlation with the Asteraceae species richness, suggesting that precipitation stability in the driest months is an important factor determining species richness. These results are similar with those found by Zhang et al. [72], who found a positive correlation between rainfall and the richness of woody plant species in China.

The SDTF plants are subject to a marked rainfall seasonality that varies between years and imposes an important abiotic restriction for secondary stem growth and phenology, especially in the arboreal component [73]. In the case of Asteraceae, the effect of the precipitation seasonality could also be of great relevance; 58.5% of the SDTF Asteraceae species are herbaceous, thus the rainy season must regulate several aspects of their life cycle, for example reproductive phenology [74, 75]. In SDTF, precipitation pulses trigger the biological cycle of many herbaceous taxa, especially the annual species that germinate and reproduce in short periods in synchronization with the climatic patterns [76, 77].

At a global level, different studies carried out in the Neotropics highlight the importance of precipitation in the SDTF's dynamics (e.g., [20, 78, 79]). In Mexico, the studies focused on evaluating the effect of precipitation on the distribution patterns of SDTF species at regional scales [39–42, 70], have also highlighted its importance, results that coincide with what was found in this study.

Some eco-physiological traits of Asteraceae species, such as the development of underground water storage systems, are related to the appearance of secretory tissues efficient in maintaining individuals during droughts. For example, *Ageratina adenophora* develops rhizomes that allow to store water, while *Pittocaulon praecox* and *Roldana lobata*, show abscission of the leaves during the driest season and the accumulation of mucilage and perennial structures that allow regrowth [80]. In this way, the combination of mesomorphic foliar traits and vegetative propagation provide resistance to extreme climatic variation [80, 81], as occurs in the SDTF [77].

It has been observed that most of the Asteraceae species, for example some members of the Eupatorieae tribe forming part of group three (Fig 3), especially distributed in the BD's eastern portion, show a high growth rate, due to its ability to absorb nutrients [80]. This attribute gives them a competitive advantage [80, 82], but there is no information about the functional

strategies of Asteraceae species in tropical-dry environments. Nevertheless, the approaches made for other taxonomic groups with predominantly arboreal growth forms [76, 83] may be useful to explain the patterns observed in the species members of group 4 whose distribution is restricted to Lower Balsas. These Asteraceae species have developed mechanisms for survival to drought that may include deep rooting, loss of leaves during the dry season or face this last unfavorable season for their survival in the seed bank.

Another relevant factor accounting for the spatial distribution of Asteraceae species richness of the SDTF in BD were the soil components, although their importance was less than of precipitation. However, it has been documented that the abundance and different functional aspects of the SDTF species correlate with the chemical composition of soil [37, 38]. Werden et al. [38] found that distribution of 94% of the tree species in the SDTF of Costa Rica responds to the chemical characteristics of the soil. Richness and diversity of rare species in warmer soils of tropical forests in Hainan Island, China, correlate significantly with Ca and Mg content [84]. Therefore, in addition to the precipitation regime, Ca and Mg in the soil should influence the floristic differentiation of the Asteraceae family in BD, which is represented mainly by herbaceous species (58%) that are typical indicators of these elements [85]. In summary, there seems to be some correlation between the SDTF phytogeographic areas, and some soil properties, especially at the Upper Balsas, which concentrates the higher proportion of species.

Previous research suggests that other soil components, such as P, Cu, N, and Al, also contribute significantly to soil fertility in the SDTF of Neotropics [34, 36, 37, 86]. However, in our results these elements were not relevant to explain the Asteraceae species richness. One possible explanation lies in the study group (herbaceous versus trees), since nutrients as P and N are known to be key elements for the growth and reproduction of many tropical trees [38, 84], but in high concentrations they can inhibit these physiological functions, especially in species with herbaceous growth form [87].

Both NMDS and clustering analyses proved to be efficient tools to identify floristic assemblages of the SDTF in BD. The analyzes carried out in this study support the hypothesis that species turnover patterns are driven by changes in environmental conditions [47] and that the mechanisms causing the dissimilarity pattern may differ between biogeographic districts. In this research, each biogeographic district showed both climatic (precipitation) and edaphic characteristics, which can explain the differentiation in species composition. In particular, the Lower Balsas shows greater climatic variation (temperature) than the Upper Balsas, which is more stable.

This study applied quantitative and correlative methods that increasingly provide better guides to identify the geographic limits of areas that combine different assemblages of species of the Asteraceae family in the BD. On the other hand, the relevance of this contribution lies in the fact that the applied methods can be replicable with other groups of species and biogeographic regions. In this way, future studies will be able to integrate various groups of biological interest, to know in a more comprehensive way their influence on the formation of phytogeographic regions.

The SDTF is one of the most important biomes due to its high degree of endemism, but also the one most threatened by human activities such as land use change and climate change [88, 89]. Therefore, this approach can be the starting point for the analysis of the effect of environmental predictors on the species, such as the soils of biogeographic districts.

Conclusion

The use of environmental predictors and representative taxa of biodiversity improves the definition of biogeographic regions. Both the classification and ordination methods used for

regionalization within the BD coincide in the identification of two different floristic district (Upper Balsas and Lower Balsas). On the other hand, the SDTF climatic variation influences the grouping of species and promotes the high diversity of Asteraceae species of the SDTF in the BD. Mapping the geographic patterns of species richness and identifying the relationship between richness and environmental factors is essential to help conserve biodiversity in highly threatened and highly species-diverse environments, such as SDTF. The species richness partitioning into smaller biogeographic districts will allow planning more efficient conservation strategies, for example, focusing on those areas with greater species richness or endemism. Finally, this approach to the study of the spatial patterns that use plants with different growth forms are complementary and probably reflect different evolutionary processes and ecological relationships that have not been fully explored.

Supporting information

S1 Table. Variables used for the selection of environmental predictors in the seasonally dry tropical forest of the Balsas Depression, Mexico.

(DOCX)

S2 Table. Characteristic species of phytogeographic groupings of Fig 3.

(DOCX)

Acknowledgments

CONABIO and the Instituto de Biología, UNAM, are grateful for access to the information stored in the SNIB-REMIB and UNIBIO databases, respectively, which formed a fundamental part of the analysis presented here. M.F.T. is grateful to the Doctorado en Ciencias Naturales of the Universidad Autónoma del Estado de Morelos and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the scholarship support to carry out her doctoral studies. This paper is a product of M.F.T.'s PhD degree at the Doctorado en Ciencias Naturales of the Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Mexico. We all are also grateful to Enrique Ortiz for his advice throughout this project and to the work team of cubicle A218 of the Institute of Biology of UNAM for their great ideas that always enrich the discussion sessions.

Author Contributions

Conceptualization: Mayra Flores-Tolentino, José Luis Villaseñor.

Formal analysis: Mayra Flores-Tolentino, Leonardo Beltrán-Rodríguez, Jonas Morales-Linares, José Luis Villaseñor.

Funding acquisition: J. Rolando Ramírez Rodríguez.

Investigation: Mayra Flores-Tolentino, José Luis Villaseñor.

Methodology: Mayra Flores-Tolentino, José Luis Villaseñor.

Project administration: Mayra Flores-Tolentino, José Luis Villaseñor.

Supervision: Mayra Flores-Tolentino, Leonardo Beltrán-Rodríguez, J. Rolando Ramírez Rodríguez, Guillermo Ibarra-Manríquez.

Visualization: Mayra Flores-Tolentino, José Luis Villaseñor.

Writing – original draft: Mayra Flores-Tolentino.

Writing – review & editing: Mayra Flores-Tolentino, Leonardo Beltrán-Rodríguez, Jonas Morales-Linares, J. Rolando Ramírez Rodríguez, Guillermo Ibarra-Manríquez, Óscar Dorado, José Luis Villaseñor.

References

1. Antonelli A. Biogeography: Drivers of bioregionalization. *Nature Ecology & Evolution*. 2017; 1: 0114. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0114> PMID: 28812664
2. Morrone JJ. The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography*. 2018; 45(2): 282–288. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4532.2.10> PMID: 30647371
3. Escalante T. A natural regionalization of the world based on primary biogeographic homology of terrestrial mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2017; 120: 349–362. <https://doi.org/10.1111/bj.12898>.
4. González-Orozco CE, Ebach MC, Laffan S, Thornhill AH, Knerr NJ, Schmidt-Leubuh AN, et al. Quantifying phylogeographical regions of Australia using geospatial turnover in species composition. *PLoS ONE*. 2014b; 9: e92558. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092558>.
5. Ebach MC, Michaux B. Establishing a framework for anatural area taxonomy. *Acta Biotheoretica*. 2017; 65: 167–177. <https://doi.org/10.1007/s10441-017-9310-y> PMID: 28493088
6. Vilhena DA, Antonelli A. A network approach for identifying and delimiting biogeographical regions. *Nature Communications*. 2015; 6: 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms7848> PMID: 25907961
7. Rodrigues P, Figueira R, Pinto PV, Araújo MB, Beja P. A biogeographical regionalization of Angolan mammals. *Mammal Review*. 2015; 45(2): 103–116. <https://doi.org/10.1111/mam.12038>.
8. Holt BG, Lessard J-P, Borregaard MK, Fritz SA, Araújo MB, Dimitrov D, et al. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science*. 2013; 339(6115): 74–78. <https://doi.org/10.1126/science.1228282> PMID: 23258408
9. Jetz W, Rahbek C, Colwell RK. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*. 2004; 7(12): 1180–1191. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00678.x>.
10. Laffan SW, Fosauer DF, Di Virgilio G, Miller JT, González-Orozco CE, Knerr N, et al. Range-weighted metrics of species and phylogenetic turnover can better resolve biogeographic transition zones. *Methods in Ecology and Evolution*. 2016; 7(5): 580–588. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12513>.
11. Espinosa D, Ocegueda S, Aguilar C, Flores O, Lorente-Bousquets J. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In *Capital natural de México*, vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio; 2008.
12. Morrone JJ. Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany*. 2015; 28(3): 81–90. <https://doi.org/10.1071/sb14042>.
13. Kreft H, Jetz WA. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*. 2010; 37(11): 2029–2053. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x>.
14. Ribeiro GC, Santos CMD, Olivieri LT, Santos D, Berbert JM, Eterovic A. The world's biogeographical regions revisited: global patterns of endemism in Tipulidae (Diptera). *Zootaxa*. 2014 3847(2): 241–258. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3847.2.4> PMID: 25112336
15. Di Virgilio G, Laffan SW, Ebach MC. Fine-scale quantification of floral and faunal breaks and their geographic correlates, with an example from south-eastern Australia. *Journal of Biogeography*. 2012; 39: 1862–1876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02739.x>.
16. Jost L, Chao A, Chazdon RL. Compositional similarity and beta diversity. In: *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, Magurran AE, McGill BJ. (eds), Oxford University Press; 2011.
17. Huang C, Ebach MC, Ahyong ST. Bioregionalisation of the freshwater zoogeographical areas of mainland China. *Zootaxa*. 2020; 4742(2): 271–298. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4742.2.3> PMID: 32230377
18. DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. 2016; 353: 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080> PMID: 27708031
19. Sánchez-Azofeifa A, Powers JS, Fernandes GW, Quesada M. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. CRC Press, Boca Raton, FL; 2013.
20. Singh JS, Chaturvedi R. *Tropical Dry Deciduous Forest: Research Trends and Emerging Features*. Springer Nature Singapore Pte Ltd; 2017. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-7260-4>.

21. Thomhill AH, Baldwin BG, Freyman WA, Nosratinia S, Kling MM, Morueta-Holme N, et al. Spatial phylogenetics of the native California flora. *BMC Biology*. 2017; 15(1): 96. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0435-x> PMID: 29073895
22. Trejo I, Dirzo R. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*. 2002; 11(1): 2063–2084. <https://doi.org/10.1023/A:1020876318013>.
23. Quesada M, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Añorve M, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J, et al. Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and New Perspectives. *Forest Ecology and Management*. 2009; 258(6): 1014–24. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023>.
24. Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C. *Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots*. In: Zochos F., Habel J. (eds) *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg; 2011.
25. Myers N. Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. *Environmentalist*. 1988; 8(3): 187–208. <https://doi.org/10.1007/BF02240252> PMID: 12322582
26. Arriaga L, Aguilar C, Espinosa D, Jiménez R. (Eds.). *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO); 1997.
27. Morrone JJ. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2005; 76(2): 207–252. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>.
28. Rzedowski J. *Vegetación de México*. Limusa. México, D. F.; 1978.
29. Smith H. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 1941; 2(1): 103–110.
30. Ibarra-Manríquez G, Villaseñor JL, Durán R, Meave J. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*. 2002; 29: 17–29. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00648.x>.
31. Morrone JJ. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2019; 90: e902980. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>.
32. Whittaker RJ, Araujo MB, Jepson P, Ladle RJ, Watson JEM, Willis KJ. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*. 2005; 11(1): 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
33. Méndez-Toribio M, Martínez-Cruz J, Cortés-Flores J, Rendón-Sandoval FJ, Ibarra-Manríquez G. Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tzirtzicuar, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2014; 85(4): 1117–1128. <https://doi.org/10.7550/rmb.43457>.
34. Villaseñor JL, Ortiz E. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2014; 85: S134–S142. <https://doi.org/10.7550/rmb.31987>.
35. Gei M, Rozendaal DMA, Poorter L, Bongers F, Sprent JI, Garner MD, et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nature Ecology & Evolution*. 2018; 2(7): 1104–1111. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0559-6> PMID: 29807995
36. Méndez-Toribio M, Ibarra-Manríquez G, Paz H, Lebrija-Trejos E. Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a Tropical Dry Forest. *Journal of Ecology*. 2020; 108(4): 1347–1357. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13355>.
37. van Breugel M, Craven D, Lai HR, Ballon M, Turner BL, Hall JS. Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales. *Journal of Ecology*. 2018; 107(2): 566–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13126>.
38. Werden LK, Becknell JM, Powers JS. Edaphic factors, successional status, and functional traits drive habitat associations of trees in naturally regenerating tropical dry forests. *Functional Ecology*. 2018; 32(12): 2766–2776. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13206>.
39. Estrada-Medina H, Santiago LS, Graham RC, Allen MF, Jiménez-Osorio JJ. Source water, phenology and growth of two tropical dry forest tree species growing on shallow karst soils. *Trees*. 2013; 27(5): 1297–1307. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0878-9>.
40. Galicia L, López-Blanco J, Zarco-Arista A, Filips V, García-Oliva F. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena*. 1999; 36(1–2): 153–164. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(98\)00121-0](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(98)00121-0).
41. Gámez N, Escalante T, Espinosa D, Eguiarte LE, Morrone JJ. Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: A case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*. 2014; 41: 871–881. <https://doi.org/10.1111/jbi.12249>.

42. Valdez-Hernández M, Andrade JL, Jackson PC, Rebolledo-Vieyra M. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*. 2009; 329(1–2): 155–171. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0142-7>.
43. Funk VA, Susanna A, Stuessy TF, Bayer RJ. Systematics, evolution, and biogeography of Compositae. Vienna: International Association for Plant Taxonomy; 2009.
44. Villaseñor JL. Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*. 2018; 96(2): 332–358. <https://doi.org/10.17129/botsci.1872>.
45. Villaseñor JL. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2016; 87: 559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>.
46. Villaseñor JL, Maeda P, Rosell JA, Ortiz E. Plant families as predictors of plant biodiversity in Mexico. *Diversity and Distributions*. 2007; 13: 871–876. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00385.x>.
47. González-Orozco CE, Laffan SW, Knerr N, Miller JT. A biogeographical regionalisation of Australian *Acacia* species. *Journal Biogeography*. 2013; 40: 2156–2166. <https://doi.org/10.1111/jbi.12153>.
48. Fernández-Nava R, Rodríguez-Jiménez C, Arreguín-Sánchez ML, Rodríguez-Jiménez A. Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*. 1998; 9: 1–151.
49. Rodríguez-Jiménez C, Fernández-Nava R, Arreguín-Sánchez de la L, Rodríguez-Jiménez A. Plantas vasculares endémicas de la Cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica*. 2005; 20: 73–99.
50. Rzedowski J. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*. 1991; 14: 3–21.
51. Ibarra-Manríquez G, Comejo-Tenorio G, Hernández-Esquivel KB, Rojas-López M, Sánchez-Sánchez L. Vegetación y flora del Ejido Llano de Ojo de Agua, municipio de Churumuco, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2020; Accepted.
52. Espinosa D, Lorente J, Morrone JJ. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography*. 2006; 33: 1945–1958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01566.x>.
53. Castillo M, Michán L, Martínez AL. La biocuración en biodiversidad: proceso, aciertos, errores, soluciones y perspectivas. *Acta Botánica Mexicana*. 2014; 108: 81–103.
54. Chapman AD. Principles and methods of data cleaning. Report for the Global Biodiversity Information Facility 2004. Copenhagen: GBIF; 2005.
55. ESRI. ArcGIS: Environmental Systems Research Institute. Redlands, California, USA; 2013. <https://www.esri.com/es-es/home>.
56. Laffan SW, Lubarsky E, Rosauer DF. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*. 2010; 33(4): 643–647. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x>.
57. Tuomisto H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*. 2010; 33(1): 2–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>.
58. Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*. 2003; 72: 367–382. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>.
59. Lennon JJ, Koleff P, Greenwood JJD, Gaston KJ. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*. 2001; 70: 966–979. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x>.
60. González-Orozco CE, Thornhill AH, Knerr N, Laffan SW, Miller JM. Biogeographical regions and phyto-geography of the Eucalypts. *Diversity and Distributions*. 2014a; 20: 46–58. <https://doi.org/10.1111/ddi.12129>.
61. Mielke PW Jr, Berry KJ. *Permutation methods: A distance function approach*. Springer-Verlag; 2001.
62. Clarke KR, Warwick RM. An approach to statistical analysis and interpretation. 1st edition. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, U.K.; 1994.
63. Fick SE, Hijmans RJ. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 2017; 37(12): 4302–4315.
64. Cruz-Cárdenas G, López-Mata L, Ortiz-Solorio CA, Villaseñor JL, Ortiz E, Teodoro SJ, Estrada-Godoy F. Interpolation of Mexican soil properties at a scale of 1:1,000,000. *Geoderma*. 2014; 213: 29–35.
65. McCune B, Grace JB. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design; 2002.
66. Mendenhall WM, Sincich TL. *Statistics for Engineering and the Sciences*. CRC Press; 2016.
67. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, et al. *Vegan: Community ecology package*. R package version 2.5–6. [cited 2020 Mar 2020]. Available from: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

68. R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [cited 2020 Mar 2020]. Available from: <http://www.R-project.org>.
69. Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*. 2017; 4277(2): 277–279. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8> PMID: 30308652
70. Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G. *Seasonally Dry Tropical Forests ecology and conservation*. Island Press; 2011.
71. González-MR, Norden N, Posada JM, Pizano C, García H, Idárraga-Piedrahita Á, et al. Climate severity and land-cover transformation determine plant community attributes in Colombian dry forests. *Biotropica*. 2019; 51(6): 826–837. <https://doi.org/10.1111/btp.12715>.
72. Zhang M-G, Siik JWF, Ma K-P. Using species distribution modeling to delineate the botanical richness patterns and phytogeographical regions of China. *Scientific Reports*. 2016; 6(1): 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-016-0001-8> PMID: 28442746
73. Wagner FH, Hérault B, Bonal D, Stahl C, Anderson LO, Baker TR, et al. Climate seasonality limits leaf carbon assimilation and wood productivity in tropical forests. *Biogeosciences*. 2016; 13(8): 2537–2562. <https://doi.org/10.5194/bg-13-2537-2016>.
74. Cortés-Flores J, Hernández-Esquivel KB, González-Rodríguez A, Ibarra-Manríquez G. Flowering phenology, growth forms, and pollination syndromes in tropical dry forest species: Influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany*. 2016; 104(1): 39–49. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600305> PMID: 28031168
75. Cortés-Flores J, Comejo-Tenorio G, Urrea-Galeano LA, Andresen E, González-Rodríguez A, Ibarra-Manríquez G. Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia*. 2019; 189(1): 159–169. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4295-z> PMID: 30411150
76. Cortés-Flores J, Comejo-Tenorio G, Sánchez-Coronado ME, Orozco-Segovia A, Ibarra-Manríquez G. Disentangling the influence of ecological and historical factors on seed germination and seedling types in a Neotropical dry forest. *PLoS ONE*. 2020; 15(4): e0231526. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231526> PMID: 32298323
77. Rzedowski J, Calderón G. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botánica Mexicana*. 2013; 102: 1–23.
78. Portillo-Quintero C, Sánchez-Azofeifa A, Calvo-Alvarado J, Quesada M, do Espírito Santo MM. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change*. 2015; 15(6): 1039–1049. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0689-6>.
79. Stan K, Sánchez-Azofeifa A. Tropical Dry Forest Diversity, Climatic Response, and Resilience in a Changing Climate. *Forests*. 2019; 10(5): 443. <https://doi.org/10.3390/f10050443>.
80. Rivera P, Villaseñor JL, Terrazas T. Meso- or xeromorphic? Foliar characters of Asteraceae in a xeric scrub of Mexico. *Botanical Studies*. 2017; 58(1): 1–16. <https://doi.org/10.1186/s40529-016-0155-5> PMID: 28510184
81. Appezato-da-Glória B, Da Costa FB, da Silva VC, Gobbo-Neto L, Rehder VLG, Hayashi AH. Glandular trichomes on aerial and underground organs in *Chrysolaena* species (Vernoniae–Asteraceae): Structure, ultrastructure and chemical composition. *Flora—Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2012; 207(12): 878–887. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.10.003>.
82. Santiago LS, Silvera K, Andrade JL, Dawson TE. Functional strategies of tropical dry forest plants in relation to growth form and isotopic composition. *Environmental Research Letters*. 2017; 12(11): 115006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa8959>.
83. Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*. 2010; 164: 881–890. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1725-y> PMID: 20658152
84. Xu H, Matteo D, Fang S, Li Y, Zang R, Liu S. Habitat hotspots of common and rare tropical species along climatic and edaphic gradients. *Journal of Ecology*. 2015; 103(5): 1325–1333. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12442>.
85. Mantilla-Contreras J, Schirmel J, Zerbe S. Influence of soil and microclimate on species composition and grass encroachment in heath succession. *Journal of Plant Ecology*. 2011; 5(3): 249–259. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr031>.
86. Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez L, Cummings DL, Ellingson LJ. Biomass, Carbon, and Nitrogen Pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes. *Ecosystems*. 2003; 6(7): 609–629. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0195-4>.

87. Razaq M, Zhang P, Shen H, Salahuddin. Influence of nitrogen and phosphorous on the growth and root morphology of *Acer mono*. PLOS ONE. 2017; 12(2): e0171321. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171321> PMID: 28234921
88. Banda RK, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. Science. 2016; 353(6306): 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080> PMID: 27708031
89. Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravillious C, May I, Blyth S, et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. Journal of Biogeography. 2006; 33(3): 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>.

S1 Table. Variables used for the selection of environmental predictors in the seasonally dry tropical forest of the Balsas Depression, Mexico.

Type	Variable
<i>Climatic</i>	Bio02 (Mean diurnal range)
	Bio03 (Isothermality)
	Bio04 (Seasonality of Temperature)
	Bio05 (Maximum temperature of the warmest month)
	Bio12 (Annual rainfall)
	Bio14 (Precipitation of Driest Month)
	Bio15 (Seasonality of precipitation)
	Bio17 (Precipitation of Driest Quarter)
	Bio18 (Precipitation of the warmest quarter)
	Bio19 (Precipitation of the coldest quarter)
	evaannual (Annual real evapotranspiration)
	Evasecos (Real evapotranspiration of dry months)
<i>Topographic</i>	Aspect (Orientation 0° to 90°)
	Convergin (Convergence index)
	Dah (Diurnal anisotropic heating)
	Mexdem (Digital model of elevation)
	Mexslope (Slope)
	Runoff (Flow)
	TwI (Topographic moisture index)
	Vrm (Vector's rugosity measure)
<i>Edaphic</i>	
	Cruz-
	Cárdenas et
	al. (2014)
	Mexca (Calcium)
	Mexco (Organic carbon)
	Mexk (Potassium)
	Mexna (Sodium)

Type	Variable
	Mexmg (Magnesium)
	Mexmo (Organic material)
	Mexph (Ph)
	Mexras (Sodium absorption radius)
*MODIS	Modisdic (Normalized vegetation index December)
	Modismay (Normalized vegetation index May)
	Modisabr (Normalized vegetation index April)
	hum_modis2009 (Spectroradiometer wet months 2009)

* Variables obtained with remote perception data (MODIS web): Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer; December, February, March, and April 2009.

S2 Table. Characteristic species of phytogeographic groupings of Fig 3.

Groups	Species	Biogeographic districts
1	<i>Aldama kingii</i> , <i>Melampodium tenellum</i> , <i>Packera bellidifolia</i> , <i>Sigesbeckia jorullensis</i> .	Lower Balsas
2	-----	Lower Balsas
3	<i>Acourtia bravohollisiana</i> , <i>A. cordata</i> , <i>A. cuernavacana</i> , <i>A. dugesii</i> , <i>A. glomeriflora</i> , <i>A. humboldtii</i> , <i>A. lepidopoda</i> , <i>A. lobulata</i> , <i>A. ovatifolia</i> , <i>A. reticulata</i> , <i>A. turbinata</i> , <i>Adenophyllum cancellatum</i> , <i>A. glandulosum</i> , <i>Ageratina bellidifolia</i> , <i>A. brevipes</i> , <i>A. cremasta</i> , <i>A. dolichobasis</i> , <i>A. espinosarum</i> , <i>A. glabrata</i> , <i>A. isolepis</i> , <i>A. josepaneroi</i> , <i>A. liebmannii</i> , <i>A. ligustrina</i> , <i>A. ramireziorum</i> , <i>A. rubricaulis</i> , <i>A. tomentella</i> , <i>Ageratum conyzoides</i> , <i>A. tehuacanum</i> , <i>Aldama buddleiiformis</i> , <i>A.a excelsa</i> , <i>A. hypochlora</i> , <i>A. morelensis</i> , <i>A. pachycephala</i> , <i>Alomia alata</i> , <i>Alloispermum michoacanum</i> , <i>Ambrosia confertiflora</i> , <i>Aphanostephus ramosissimus</i> , <i>Archibaccharis asperifolia</i> , <i>A. auriculata</i> , <i>A. schiedeana</i> , <i>A.</i>	Upper Balsas

Groups	Species	Biogeographic districts
	<p><i>serratifolia</i>, <i>Astranthium xylopodum</i>, <i>Axiniphyllum corymbosum</i>, <i>Baccharis conferta</i>, <i>B. sordescens</i>, <i>Bartlettina oresbia</i>, <i>Bidens alba</i>, <i>B. aurea</i>, <i>B. bigelovii</i>, <i>B. gracillima</i>, <i>B. gypsophila</i>, <i>B. serrulata</i>, <i>Brickellia eupatorioides</i>, <i>B. filipes</i>, <i>B. huahuapana</i>, <i>B. jimenezii</i>, <i>B. oliganthes</i>, <i>B. paniculata</i>, <i>B. scoparia</i>, <i>B. secundiflora</i>, <i>B. tomentella</i>, <i>Calyptocarpus vialis</i>, <i>C. wendlandii</i>, <i>Carminatia alvarezii</i>, <i>C. tenuiflora</i>, <i>Centaurea rothrockii</i>, <i>Cirsium conspicuum</i>, <i>C. ehrenbergii</i>, <i>C. mexicanum</i>, <i>C. raphilepis</i>, <i>Conyza coronopifolia</i>, <i>C. sumatrensis</i>, <i>Coreopsis petrophiloides</i>, <i>C. rhyacophila</i>, <i>Cosmos caudatus</i>, <i>Cymophora pringlei</i>, <i>Chaptalia hintonii</i>, <i>C. nutans</i>, <i>C. salicifolia</i>, <i>Chromolaena glaberrima</i>, <i>Chrysactinia mexicana</i>, <i>Chrysanthellum involutum</i>, <i>Dahlia apiculata</i>, <i>D. cordifolia</i>, <i>D. merckii</i>, <i>D. parvibracteata</i>, <i>Dendroviguiera eriophora</i>, <i>D. guerrerana</i>, <i>D. insignis</i>, <i>D. oaxacana</i>, <i>Desmanthodium ovatum</i>, <i>Digitacalia cripta</i>, <i>D. jatrophioides</i>, <i>Dyssodia pinnata</i>, <i>Elephantopus mollis</i>, <i>Erechtites hieracifolius</i>, <i>Eremosis macvaughii</i>, <i>Eremosis tomentosa</i>, <i>Erigeron delphinifolius</i>, <i>E. tephropodus</i>, <i>Eryngiophyllum pinnatisectum</i>, <i>Flaveria angustifolia</i>, <i>F. trinervia</i>, <i>Fleischmannia holwayana</i>, <i>Florestina platyphylla</i>, <i>Flourensia glutinosa</i>, <i>Galinsoga triradiata</i>, <i>Gamochaeta americana</i>, <i>Gymnolaena oaxacana</i>, <i>Heliopsis buphthalmoides</i>, <i>Hieracium abscissum</i>, <i>Hymenostephium woronowii</i>, <i>Hymenothrix greenmanii</i>, <i>Hymenoxys integrifolia</i>, <i>Iostephane heterophylla</i>, <i>I. trilobata</i>, <i>Isocoma veneta</i>, <i>Laennecia filaginoides</i>, <i>Lasianthaea squarrosa</i>, <i>Leiboldia guerreroana</i>, <i>Liabellum hintoniorum</i>, <i>Megaliabum andrieuxii</i>, <i>Melampodium montanum</i>, <i>M. repens</i>, <i>Microspermum debile</i>, <i>M. michoacanum</i>, <i>Montanoa leucantha</i>, <i>M. mollissima</i>, <i>M. revealii</i>,</p>	

Groups	Species	Biogeographic districts
	<p><i>M. tomentosa</i>, <i>Otopappus imbricatus</i>, <i>O. verbesinoides</i>, <i>Packera toluccana</i>, <i>Parthenium bipinnatifidum</i>, <i>P. tomentosum</i>, <i>Pectis repens</i>, <i>P. saturejoides</i>, <i>Perymenium discolor</i>, <i>P.</i> <i>episcopale</i>, <i>P. mendezii</i>, <i>P. rogmavaghii</i>, <i>Piqueria pilosa</i>, <i>Pittocaulon praecox</i>, <i>Porophyllum calcicola</i>, <i>P. coloratum</i>, <i>P.</i> <i>linaria</i>, <i>P. warnockii</i>, <i>Psacaliopsis paneroi</i>, <i>Psacalium</i> <i>amplifolium</i>, <i>P. guerreroanum</i>, <i>P. matudae</i>, <i>P. mollifolium</i>, <i>P.</i> <i>peltatum</i>, <i>Pseudognaphalium bourgovii</i>, <i>P. canescens</i>, <i>P.</i> <i>oxyphyllum</i>, <i>P. purpurascens</i>, <i>P. semilanatum</i>, <i>P. viscosum</i>, <i>Pseudogynoxys chenopodioides</i>, <i>Roldana angulifolia</i>, <i>R. barba-</i> <i>johannis</i>, <i>R. ehrenbergiana</i>, <i>R. eriophylla</i>, <i>R. hederifolia</i>, <i>R.</i> <i>lobata</i>, <i>R. platanifolia</i>, <i>R. suffulta</i>, <i>Salmea oligocephala</i>, <i>S.</i> <i>scandens</i>, <i>Sanvitalia fruticosa</i>, <i>Senecio cinerarioides</i>, <i>S.</i> <i>deformis</i>, <i>S. depeanus</i>, <i>Simsia amplexicaulis</i>, <i>S. rhombifolia</i>, <i>Sinclairia glabra</i>, <i>S. moorei</i>, <i>Stevia clinopodioides</i>, <i>S. deltoidea</i>, <i>S. elatior</i>, <i>S. hypomalaca</i>, <i>S. incognita</i>, <i>S. jorullensis</i>, <i>S. lita</i>, <i>S.</i> <i>lucida</i>, <i>S. microchaeta</i>, <i>S. mitopoda</i>, <i>S. neurophylla</i>, <i>S. pilosa</i>, <i>S. porphyrea</i>, <i>S. seemannioides</i>, <i>S. serrata</i>, <i>S. suaveolens</i>, <i>S.</i> <i>triflora</i>, <i>S. viscida</i>, <i>Steviopsis amblyolepis</i>, <i>S. vigintiseta</i>, <i>Symphyotrichum potosinum</i>, <i>Tagetes coronopifolia</i>, <i>T.</i> <i>jaliscensis</i>, <i>T. persicifolius</i>, <i>T. tenuifolia</i>, <i>Tridax brachylepis</i>, <i>Trigonospermum annuum</i>, <i>Trixis calcicola</i>, <i>T. pringlei</i>, <i>Verbesina abscondita</i>, <i>V. auriculata</i>, <i>V. breedlovei</i>, <i>V. gigantea</i>, <i>V. gracilipes</i>, <i>V. hypomalaca</i>, <i>V. klattii</i>, <i>V. myriocephala</i>, <i>V.</i> <i>oaxacana</i>, <i>V. oncophora</i>, <i>V. serrata</i>, <i>V. virgata</i>, <i>Vernonia</i> <i>bealliae</i>, <i>Wedelia hintoniorum</i>, <i>W. purpurea</i>, <i>Xanthium</i> <i>strumarium</i>, <i>Zaluzania montagnifolia</i>, <i>Z. pringlei</i>, <i>Zandera</i> <i>andersoniae</i>, <i>Zinnia purpusii</i>.</p>	

Groups	Species	Biogeographic districts
4	<i>Adenophyllum aurantium</i> , <i>Ageratina oligocephala</i> , <i>Aldama perennans</i> , <i>Alloispermum longiradiatum</i> , <i>Bidens acrifolia</i> , <i>B. esmartinezii</i> , <i>Bidens hintonii</i> , <i>Cirsium subcoriaceum</i> , <i>Cosmos mattfeldii</i> , <i>Chrysanthellum filiforme</i> , <i>C. keilii</i> , <i>C. michoacanum</i> , <i>Decachaeta incompta</i> , <i>Heliopsis brachactis</i> , <i>Hymenostephium hintonii</i> , <i>Mikania micrantha</i> , <i>Pectis decemcarinata</i> , <i>P. diffusa</i> , <i>P. multiflosculosa</i> , <i>Perymenium hintonii</i> , <i>Roldana sessilifolia</i> , <i>Simsia tenuis</i> , <i>Stevia micradenia</i> , <i>Trixis hyposericea</i> , <i>Wamalchitamia strigosa</i> , <i>Wedelia keilii</i> , <i>Zinnia zinnioides</i> .	Lower Balsas
5	<i>Acourtia simulata</i> , <i>Ageratina geminata</i> , <i>A. macvaughii</i> , <i>Archibaccharis hirtella</i> , <i>Astranthium orthopodum</i> , <i>Bidens pringlei</i> , <i>Carphochaete grahamii</i> , <i>Dahlia sorensenii</i> , <i>Hieracium hintonii</i> , <i>Kyrsteniopsis nelsonii</i> , <i>Montanoa andersonii</i> , <i>Psacalium palmeri</i> , <i>P. silphifolium</i> , <i>Pseudognaphalium stramineum</i> , <i>Roldana glinophylla</i> , <i>Stevia serrata</i> , <i>Tagetes foetidissima</i> , <i>Verbesina furfuracea</i> , <i>Zandera blakei</i> .	Upper Balsas
6	<i>Archibaccharis hieracioides</i> , <i>Cosmos nitidus</i> , <i>C. schaffneri</i> , <i>Roldana langlassei</i> .	Upper Balsas
7	<i>Flaveria kochiana</i> , <i>Vernonia karvinskiana</i> .	Upper Balsas
8	<i>Sinclairiopsis klattii</i>	Upper Balsas

Capítulo V. Regionalization of the Seasonally Dry Tropical Forest in the Balsas Depression, Mexico, Using Ecological Niche Models

Sometido el 17 de mayo de 2023 a Journal Vegetation Science

Regionalization of the Seasonally Dry Tropical Forest in the Balsas Depression, Mexico, Using Ecological Niche Models

Regionalization using Ecological Niche Models

Mayra Flores-Tolentino¹, José Luis Villaseñor^{2*}, Guillermo Ibarra-Manríquez³, J. Rolando Ramírez Rodríguez¹, Jonas Morales-Linares⁴, Óscar Dorado⁵

Mayra Flores-Tolentino: <https://orcid.org/0000-0002-4554-1666>

José Luis Villaseñor: <https://orcid.org/0000-0002-0781-8548>

Guillermo Ibarra-Manríquez: <https://orcid.org/0000-0002-3739-8660>

J. Rolando Ramírez Rodríguez: <http://orcid.org/0000-0003-1536-4934>

Jonas Morales-Linares:

Óscar Dorado: <https://orcid.org/0000-0001-9068-9232>

¹Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, Mexico.

²Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico.

³Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, Mexico.

⁴Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, Puebla, Mexico

⁵Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, Mexico.

Correspondence

*José Luis Villaseñor, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico.

vrios@ib.unam.mx

Funding information

The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) provided financial support (scholarship 732218) to carry out the doctoral studies of the first author.

Abstract

Aim

Biogeographic regionalization classifies zones in terms of their biotas and contributes to understanding the ecological and historical factors that affect the distribution of species. We use Ecological Niche Modeling (ENM) complements missing information on the distribution of species and the implementation of biogeographic analysis.

Location

Balsas Depression Province, Mexico

Methods

Based on parameters documented in previous collections and environmental variables, ecological niche modeling was carried out to determine the most suitable environmental conditions for a species to thrive (i.e., the species' ecological niche). They were used to obtain the biogeographic regionalization of the Seasonally dry tropical forest (SDTF) in the Balsas Depression (BD), Mexico, through spatial analysis. We constructed ENM of 134 flowering plant species distributed preferentially in the SDTF (characteristic species) and endemic to the BD using Maxent algorithm. Subsequently, we obtained an incidence matrix based on the information from the 134 ENM, which was used to analyze the turnover of species in Biodiverse software. The turnover matrix was used for Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination and clustering analyses. Finally, the

environmental predictors most related to species turnover were identified using the relative environmental turnover method.

Results

The clustering analysis divided the SDTF in the BD into four floristic districts—two located in its western part and two in the eastern region. The NMDS differentiated, in the first component, two districts in the western region and one in the eastern. Seven environmental variables contributed significantly to explaining the turnover of species in these districts; the most significant were the elevation, pH, and precipitation of the coldest quarter.

Main conclusions

The use of ENM for the regionalization of areas with high species richness allows for a more detailed determination of subregions and the distribution patterns of the species that define the limits of those subregions. This provides a more solid theoretical basis for the investigation of biogeographic patterns.

Keywords: Angiosperms, Biodiverse, Endemism, Maxent, Phytogeography, Precipitation, Species distribution, Turnover species.

Introduction

Knowing the distribution of species is essential to understand the factors that promote geographic variation in species richness, as well as preserving species in the face of the current crisis of biodiversity loss (Whittaker et al., 2005). The development of tools that relate occurrence data with environmental variables has allowed for more precise knowledge of species' geographic distributions (Nix, 1986; Soberón & Nakamura, 2009). Ecological niche models (ENM) make it possible to determine the most suitable environmental conditions for a species to thrive (i.e., the species' ecological niche, *sensu* Grinnell, 1924), based on parameters documented in previous collections and environmental variables. ENM thus fill gaps towards a better understanding of biogeographic patterns.

The recognition of biogeographic regions is the basis for biodiversity and conservation studies (Myers et al., 2000; Abell et al., 2008; Kissling et al., 2012; Baker & Couvreur, 2013; Vilhena & Antonelli, 2015), as biogeographic regions represent the biogeographic history that has shaped the distribution of species communities. The taxa that are most frequently used to define biogeographic regions are vertebrates (Wallace, 1876; Holt et al., 2013) and vascular plants (Takhtajan, 1986; Slik et al., 2018). The biogeographic regions of animals (zoogeographic regions) and plants (phytogeographic regions) show many similarities, but also important differences that reflect their responses and interactions with the environment (Cox, 2001).

In Mexico, the Balsas Depression (BD) has been used in various biogeographic regionalizations that include groups of fauna and flora (Flores-Tolentino et al., 2021). Based on the work of Smith (1941) with lizards of the genus *Sceloporus*, to that of Gámez et al. (2014) with trees of the genus *Bursera*, it has been proposed that the province be

divided into two districts: Balsas Superior and Balsas Inferior. However, the geographic limits of these districts remain controversial due to the complex biogeographic history of the biological groups used in the former studies. In a previous study, Flores-Tolentino et al. (2021) proposed the regionalization of the BD, considering the data of the species of the Asteraceae family as a surrogate for biodiversity. Their results consider two phytogeographic districts, called Balsas Oriental and Balsas Occidental (generally comparable to the Balsas Inferior and Balsas Superior of previous authors, respectively).

The BD is one of the 17 provinces recognized by Rzedowski (1978), with an important richness of species and endemisms (Rzedowski, 1991, 1991a). This is a result of, among other factors, its rugged orography and climatic heterogeneity (Fernández-Nava et al., 1998). Despite the importance of the BD, it has not been easy to circumscribe its geographical limits (Pérez-García et al., 2012; Méndez-Toribio et al., 2014). The importance of the regionalization of the BD lies mainly in the identification of important phytogeographic areas due to species sharing and richness of endemic species, in which further studies can be carried out aimed at their protection and management. In the present study, the use of ENM in a broad taxonomic spectrum of species from the SDTF is expected to provide more detailed biogeographic boundaries than those obtained with the records of Asteraceae species.

To test the hypothesis that ENM helps refining finer limits on BD regionalization, we used a group of endemic and SDTF-characteristic Angiosperm species. “Characteristic” species refers to species that are preferentially distributed in the biome, with more than 50 % of their records falling within it. The distribution of these species was estimated using ENM, and the information obtained was used in the spatial analyses to propose the phytogeographic regionalization of the BD.

Methods

Study area

The BD is located between the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Sierra Madre del Sur in southwestern Mexico and includes part of the states of Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, and Puebla, with an average altitude of 1,000 m asl (Ferrusquía- Villafranca, 1993, Fernández-Nava et al., 1998). The climate in the study area is dry-warm, with rains in the summer. The average annual temperature is 27.1 °C, reaching its maximum in May, with temperatures up to 30.2 °C. The average annual precipitation is 978 mm, 80 % of which falls between the months of June and September, with a marked dry season from October to May (Fernández-Nava et al., 1998). The type of vegetation present in the area is SDTF (tropical deciduous forest *sensu* Rzedowski, 1978). The BD is characterized by presenting a significant number of endemic plant species (Rzedowski, 1991a; Rodríguez-Jiménez et al., 2005) and is considered a center of diversification of the genus *Bursera* (Rzedowski et al., 2005).

Species selection

Consultation of the databases of the World Network of Information on Biodiversity (REMIB) (www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html) and of the Biodiversity Informatics Unit (UNIBIO-UNAM; www.unibio.unam.mx/html/unibio.htm) detected 5,104 records belonging to 134 species, 112 of which are endemic to the BD and 22 considered characteristic of the SDTF. The species nomenclature follows Tropicos.org. The species included in the analysis had at least five records, the minimum number suggested to make a satisfactory ENM (Pearson et al., 2007).

Environmental variables

A total of 58 environmental variables were used, with a resolution of 30 arc seconds and a cell size of $\sim 1 \text{ km}^2$. Twenty-six were climatic variables (Fick & Hijmans, 2017), nine were edaphic, nine topographic, and 14 include data from remote sensors (Cruz-Cárdenas et al., 2014). To avoid collinearity among the variables, Pearson correlation tests were performed, and only uncorrelated (Pearson correlation less than 0.7) variables were retained, which synthesize the environmental variability of the species studied (Dormann et al., 2013). It is important to eliminate collinearity to increase the efficiency of the models and to decrease their uncertainty (De Marco & Nóbrega, 2018).

Ecological niche models (ENM)

The process of obtaining the ENM of the selected species consisted of first mapping the points to detect inconsistencies with the known distribution of the species and georeferencing the locations that add information on the distribution of the species. Subsequently, spatial autocorrelation of the points was eliminated in order to increase the pressure of the models (Veloz, 2009), taking a distance of 5 km as the separation distance between them. A 5 km distance threshold was defined because there is similar environmental heterogeneity between records, whereas, at a greater distance, environmental conditions show significant variation (Graham et al., 2008). In addition, the BD polygon (Flores-Tolentino et al., 2023) was defined as the accessible area (M) for all species (Barve et al., 2011). The spatial autocorrelation of the points and ENM were constructed using the ENMHTML package (Andrade et al., 2020) in R 4.0.3 (R Core Team, 2021), implemented in RStudio 1.3.1093 (RStudio Team, 2020).

The following process was carried out in ENMTML. The occurrence data for each species were divided using the Bootstrap method for species with 5 to 20 records and k-fold cross-validation for species with 20 or more records (Merow et al., 2013). The algorithm used for modeling was Maxent v3.4.3 (Phillips et al., 2020). The configuration of the models was carried out with the default configuration implemented by the modeling algorithm. The models were converted to binary using the lowest presence threshold (LPT), which is a conservative threshold and identifies pixels that are at least as suitable as the lowest value associated with the presence of a species (Pearson et al., 2007). The evaluation of the performance of the ENM was based on the values of AUC (Area under the curve), which is an independent matrix of the threshold that varies from 0 to 1. AUC is considered to indicate good performance when it is above 0.8 (Allouche et al., 2006). The True Skill Statistics (TSS) values were also used; it is a threshold-dependent metric, whose values vary between -1 and +1, in which values greater than 0.5 are acceptable and values greater than 0.7 are considered good (Allouche et al., 2006).

Biogeographic regionalization of the seasonally dry tropical forest

Classification analysis

Species turnover analysis was carried out in Biodiverse software version 2.1 (Laffan et al., 2010), using the information from the ENM of the 134 species. An incidence matrix was obtained for each species, considering as a base a grid network of $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$ (159 grid cells). For each grid cell, the incidences per species were summed to obtain their richness values (alpha diversity), as were their dissimilarity values using the β Simpson (β Sim) dissimilarity index (Tuomisto, 2010). This index reduces the effect of the imbalance in the number of species between cells and is calculated using the following formula:

$$\beta sim_{i,j} = 1 - \frac{a}{a + \min(b, c)}$$

where a is the number of shared species between cells i and j , b is the number found in i but not j , and c is the number found in j but not i . A value close to 0 of βsim indicates that many taxa are shared (low turnover), while a value close to 1 means a low proportion of shared taxa (high turnover) between two cells.

The dissimilarity matrix (βSim) was used for cluster analysis, using the WPGMA clustering method (weighted pairwise group method using the arithmetic mean), using the Biodiverse program (Laffan et al., 2010). The results of the cluster analysis allowed us to identify groups of cells with similar sets of species. The WPGMA algorithm evaluates the contributions of the groups by the number of terminal nodes (grid cells of the data set) they contain, ensuring that each grid cell contributes equally to each grouping it belongs to (González-Orozco et al., 2014).

Ordination analysis

Ordination analysis was performed using Nonmetric multidimensional scaling (NMDS). This analysis is a widely used technique to obtain projections in two dimensions of multivariate data, from the organization of objects (in our case, a set of grid cells), along reduced axes according to taxonomic composition (González-Orozco et al., 2014). For this analysis, we first needed to identify the environmental predictors with the highest explanatory value of the species richness studied for the STDF in the DB; we did this using a redundancy analysis. This method extracts and summarizes the variation in a set of

response variables that explain the variation in the data (McCune & Grace, 2002). These analyses were carried out in the statistical program R 4.0.3 (R Core Team, 2021). In the analysis, one incidence matrix of the 134 modeled species and another with environmental data of 23 environmental variables (climatic, edaphic, and topographic) selected by means of a correlation analysis from a total set of 58 covariates ($p < 0.7$) were used. As a result of the redundancy analysis, 15 variables were obtained, explaining 22 % ($p = 0.001$) of the total accumulated variance (Table 1).

Once selected the predictor variables, the NMDS analysis was carried out. This analysis used the 'metaMDS' function from the Vegan package in R 4.0.3 (Oksanen et al., 2020; R Core Team, 2021). The results obtained from the NMDS were used to calculate the relationship between environmental predictors and species turnover using the relative environmental turnover (RET method, using the vector adjustment of the *envfit* function of the Vegan package in R (Oksanen et al., 2020; R Core Team, 2021), which calculates the relationship between environmental predictors and species turnover and groups the cells accordingly.

Results

The 134 species for which we constructed ENMs included, among others, *Brongniartia cuneata* (Fabaceae) and *Cosmos mattfeldii* Sherff (Asteraceae), used as examples of the endemic species, as well as *Bursera crenata* (Burseraceae) and *Bursera mirandae* (Burseraceae), as examples of two characteristic species (Figure 1). Based on the AUC evaluation metric, 70 % of the ENMs showed an average AUC of 0.8, while for the TSS,

74 % presented values >0.5. Therefore, the models obtained had good predictive value (Supplementary Material 1).

The stacking of the ENM (Figure 2) was considered to represent the potential distribution of the SDTF flora and was used to perform the biogeographic regionalization analysis. Figure 3 provides a more detailed regionalization of the SDTF in the DB. The dendrogram illustrates six groups, four of which are clearly differentiated (1, 2, 5, and 6), defining phylogeographic units or phytochoria (Figure 3).

The four main groups defined in the dendrogram (considered floristic districts) were characterized by species with specific climatic or topographic requirements. The phylogeographic unit located in the west of the province (Group 2, Figure 3B), which we will refer to as the Western Balsas district, included areas between 0 and 1,600 m asl, with high average temperatures (up to 29.5 °C) and an average rainfall of 533 to 1,625 mm. This district was characterized by species such as *Acalypha pippenii* McVaugh, *Bidens esmartinezii* Villaseñor, and *Bursera paradoxa* Guevara & Rzed., whose distribution in the BD is restricted to this district.

Towards the center of the province (Group 1, Figure 3B) is the Central Balsas district, which ranged from 354 to 1,614 m, had average temperatures ranging from 18.6 °C to 28.1 °C and rainfall between 774 mm and 1,506 mm. Its exclusive species included *Brongniartia cuneata* L.B. YE. & B.G. Schub., *Brongniartia funiculata* L.B. YE. & B.G. Schub., and *Brongniartia proteranthera* L.B. YE. & B.G. Schub.

The Eastern Balsas Depression district (Group 5, Figure 3B) had the highest altitudes, ranging from 826 to 1,622 m, average temperature between 19.7 °C and 25.5 °C

and an average annual rainfall between 486 mm and 1,712 mm. This district was characterized by species such as *Brongniartia alvarezii* Cruz Durán, Bustam. & Dorado, *Bursera bolivarii* Rzed., *Bursera bonetii* Rzed., and *Bursera mirandae* C.A. Toledo. Group 6 (Figure 3B) was considered a subgroup of this Eastern Balsas Depression district because it shared 98 % of its species.

The first NMDS axis (NMDS 1) indicated a geographic break that divided the BD into three geographic areas (Figure 4A). Unlike the pattern found by the classification method, in the eastern part of the BD, only one district was formed. The pattern produced by the second axis (NMDS 2; Figure 4B) differed both from the first axis and from the classification analysis. This eastern BD section shows two groups but their circumscription do not match those of the classification analysis.

In the Relative Environmental Turnover (RET) analysis, the stress value (0.07) suggested a good fit of the environmental data in relation to the species composition change values in the NMDS ordination (Figure 5). Of the 15 variables obtained in the redundancy analysis with the greatest significance, seven were significantly related to species turnover ($p \leq 0.001$). The turnover in the NMDS1 (Figure 5) was positively correlated with the digital elevation model (MEXDEM; $r^2=0.11$, $p<0.001$), Magnesium (MEXMG, $r^2=0.16$, $p<0.001$) and pH (MEXPH; $r^2=0.16$, $p<0.001$), while the variables with strongest negative correlation were organic carbon (MEXCO; $r^2=-0.15$, $p<0.001$) and the precipitation of the coldest quarter (BIO_19, $r^2=0.13$, $p<0.001$). In dimension 2 of the NMDS (Figure 5), the variables that presented the highest correlation values were real annual evapotranspiration (EVANUAL, $r^2=0.30$, $p<0.001$) and Sodium (MEXNA; $r^2=-0.12$, $p<0.001$).

Discussion

ENM covers the limitations in the data available about the presence of species in some of the sparsely sampled grid cells throughout the study area. The sum (stacking) of the ENMs of the modeled species also contributed to identifying biogeographic regions and indicator species for each region. Therefore, as the distributions of the species are modeled individually, compiling the models the species richness of each square can be estimated to refine incomplete information on the distributions of species (Algar et al., 2009; Guisan & Rahbek, 2011). These tools provided a good approximation of the current potential distribution of the species.

The distribution analysis with the set of species analyzed identifies more regions than those reported in studies carried out with the genus *Bursera* (Gómez et al., 2014) or Asteraceae (Flores-Tolentino et al., 2021). In the present work, the focus was the regionalization of the biome that characterizes this province (i.e., SDTF), where six floristic groups (phytochoria) were identified. Four of these floristic groups stand out (Figure 3A) in that they are defined by species that respond to physiographic and environmental characteristics of the rugged orography of the BD. For example, group 2, called the Western district (also known as the Upper Balsas; Rzedowski, 1978; Gómez et al., 2014), has the most extreme temperature conditions in the BD, with average temperatures reaching 28.1 °C. It also contains lower altitudes than the other groups (average altitude 1,692 m).

Two of the four phytochoria identified in the dendrogram—the Western district and the Eastern district—correspond to the districts previously identified and recognized (Rzedowski, 1978; Espinosa et al., 2006; Gómez et al., 2014). These previous proposals are comparable with the one obtained here in terms of geographical position, but not on

occupied surface. Our results differ from previous studies in that we found evidence of a central area (Group 1 in Figure 3B), characterized by species of the genus *Brongniartia*, such as *B. cuneata*, *B. funiculata*, and *B. proteranthera*. This is why Dorado et al. (1992) identified the BD as a diversification center of the *Brongniartia* genus, also the case for *Bursera*.

The central-eastern district could be considered a transition zone due to the convergence of physical barriers, such as the Zopilote Canyon to the southeast, the Sierra de Taxco, and the sierras of Sultepec and Teloloapan in the center. Miranda (1947) considered these mountains to mark the limit between the upper and lower basins of the Balsas River. In addition, these orographic characteristics allowed us to differentiate the floristic composition of the Western and Eastern districts. Group 6 (Figure 3B) was considered part of the Eastern district because they share 98 % of their species, resulting in quite similar floristic composition. In addition, both Eastern and Western districts harbor more than two endemic species, which is a rule to define them as define them as endemism and/or biogeographic areas (Escalante, 2009).

Environmental variables that correlate with species turnover—particularly the digital elevation model—play an important role in differentiating species composition. Gentry (2001) considered elevation a deterministic variable in species composition at different elevation gradients. Thus, at lower altitudinal floors, the species richness is greater, then tends to decrease as the elevation increases (Vázquez & Givnish, 1998; Cui & Zheng, 2016; Quintero & Jetz, 2018). Our results were consistent with those findings; districts with low altitudes recorded a higher number of species (for example, the Central Balsas district; 120 species; Supplementary material 2).

Real annual evapotranspiration is another variable that was positively correlated with species turnover in the area called Balsas Central. This covariate is a crucial indicator of atmospheric drought stress, which promotes changes in species turnover (Trejo & Dirzo, 2002; Lebrija-Trejos et al., 2010; Méndez-Toribio et al., 2020). This explains the importance of real annual evapotranspiration in this area, characterized by the occurrence of important topographic accidents, such as the Sierra de Taxco or the Zopilote Canyon.

Other covariates that influenced the species grouping were the physicochemical characteristics of the soil, such as the sodium or magnesium content and the pH. They help to explain the grouping of species in more humid environments, such as the BD's Eastern district (Daly et al., 2015). Despite the positive correlation of the soil physicochemical variables with species turnover, the role of soils in the distribution of species is unclear, unlike precipitation (Dattaraja et al., 2018). On the other hand, organic carbon, which was important in the western zone of the BD, indicating a negative correlation with species turnover, which is probably a result of the fact that carbon levels tend to increase in sites with water deficit (Campo et al., 2016). The importance of the soil physicochemical variables accounting for the species richness in the SDTF at regional scales are hypotheses that need to be tested in further studies, due to the scarcity or poor quality of information on its participation in the grouping of species in this biome. Precipitation is the most relevant variable in this seasonally dry biome in determining the distribution of species (Dirzo et al., 2011; Zhang et al., 2016; Gei et al., 2018).

Ecological niche models, as demonstrated here, can be used in biogeographic studies at regional scales. In this study, they complemented the collection efforts, enriching the knowledge of the distribution of the species studied. The use of endemic and

characteristic plant species reflected in a better resolution of the phytogeographic districts circumscription, compared to previous regionalization (Rzedowski, 1978, Gámez et al., 2014; Flores-Tolentino et al., 2021). The physicochemical variables of the soil also turned out to be of great importance in circumscribing districts recognized in the BD. Regarding the grouping methods used (classification and ordination), the cluster turned out to be the most appropriate method for defining the districts, since it is the one that best suited the known data and the distribution patterns of the species in the BD. This method could thus be used to delimit other regions of interest.

Acknowledgments

M.F.T. is grateful to the Doctorado en Ciencias Naturales of the Universidad Autónoma del Estado de Morelos and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the scholarship support to carry out her doctoral studies. This paper is a product of M.F.T.'s PhD degree at the Doctorado en Ciencias Naturales of the Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Mexico. We are also grateful to Enrique Ortiz for his advice throughout this project and to the working team of Lab A218 of the Institute of Biology of UNAM for their great ideas that always enrich discussion sessions. We thank CONABIO and the Instituto de Biología, UNAM, for allowing access to the information stored in the SNIB-REMIB and UNIBIO databases, respectively, which were a fundamental part of the analysis presented here. We thank Lynna M. Kiere for the language review.

Data Availability Statement

All data used for this study are provided in Supplementary Information.

Conflict of Interest

The authors have no conflict of interest to declare.

References

Abell, R. Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Boutsikaya, N., et al. (2008).

Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, 58(5), 403-414.

<https://doi.org/10.1641/B580507>

Algar, A. C., Kharouba, H. M., Young, E.R. & Kerr, J. T. (2009). Predicting the future of

species diversity: macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography*, 32(1), 22-33.

<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05832.x>

Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species

distribution models: Prevalence, Kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223-32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>

Andrade, A. F. A., Velazco S. J. E. & De Marco Júnior, P. (2020). ENMTML: an R

package for a straightforward construction of complex ecological niche models. *Environmental Modelling & Software*, 125(1), 104615.

<https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615>

Baker, W. J. & Couvreur, T. L. P. (2013). Global biogeography and diversification of

palms sheds light on the evolution of tropical lineages. II. Diversification history and origin of regional assemblages. *Journal of Biogeography*, 40(2), 286-298.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02794.x>

Barve, N., Barve, V., Jiménez, V. A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T.,

Soberón, J. & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in

- ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Campo, J., García-Oliva, F. & Navarrete-Segueda, A. (2016). Almacenes y dinámica del carbono orgánico en ecosistemas forestales tropicales de México. *Terra Latinoamericana*, 34(1), 31-38.
- Cox, C. B. (2001). The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28(4), 511-523. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00566.x>
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Ortiz-Solorio, C. A., Villaseñor, J. L., Ortiz, E. & Teodoro, S. J., Estrada-Godoy, F. (2014). Interpolation of Mexican soil properties at a scale of 1:1,000,000. *Geoderma*, 213(1), 29-35. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.07.014>
- Cui, W. & Zheng, X-X. (2016). Spatial Heterogeneity in Tree Diversity and Forest Structure of Evergreen Broadleaf Forests in Southern China along an Altitudinal Gradient. *Forests*, 7(10), 216. <https://doi.org/10.3390/f7100216>
- Daly, K., Styles, D., Lalor, S. & Wall, D. P. (2015). Phosphorus sorption, supply potential and availability in soils with contrasting parent material and soil chemical properties. *European Journal of Soil Science*, 66(4), 792-801. <https://doi.org/10.1111/ejss.12260>
- Dattaraja, H. S., Pulla, S., Suresh, H. S., Nagaraja, M. S., Murthy, C. A. S. & Sukumar, R. (2018). Woody plant diversity in relation to environmental factors in a seasonally dry tropical forest landscape. *Journal of Vegetation Science*, 29(4), 704- 714. <https://doi.org/10.1111/jvs.12652>
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A. & Ceballos, G. (2011). Seasonally Dry Tropical Forests ecology and conservation. Island Press, Washington, DC 20009, USA.
- Dorado, O., Bonilla, J. & Burgos, A. (1992). A new species of *Brongniartia* (Fabaceae: Faboideae) from Guerrero, Mexico. *Novon*, 2(4), 330-332. <https://doi.org/10.2307/3391489>

- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., et al. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(2), 551-560. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.002.627>
- Espinosa, D., Llorente, J. & Morrone, J. J. (2006). Historical bio geographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography*, 33(11), 1945-1958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01566.x>
- Fernández-Nava, R., Rodríguez-Jiménez, C., Arreguín, S. M. L. & Rodríguez-Jiménez, A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9(1), 1–151.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1993). *Geology of Mexico: a synopsis*. In Biological diversity of Mexico: origins and distribution, T. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press, New York. pp. 3–107.
- Fick, S. E. & Hijmans R. J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flores-Tolentino, M., Beltrán-Rodríguez, L., Morales-Linares, J., Ramírez-Rodríguez, J. R., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, Ó. & Villaseñor, J. L. (2021). Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal. *PLoS ONE*, 16(6), e0253152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253152>

- Flores-Tolentino, M., Ramírez-Rodríguez, J. R., Morales-Linares, J., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, Ó. & Villaseñor, J. L. (2023). Delimitación geográfica y florística de la provincia fisiográfica de la Depresión del Balsas, México, con énfasis en el bosque tropical estacionalmente seco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94(), e945088. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.4985>
- Gámez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguiarte, L. E. & Morrone, J. J. (2014). Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: A case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, 41(5), 871-881. <https://doi.org/10.1111/jbi.12249>.
- Gei, M., Rozendaal, D. M. A., Poorter, L., Bongers, F., Spret, J. I., Garner, M. D., et al. (2018). Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2(7), 1104-1111.
- Gentry, A. H. (2001). Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. In: M. Kapelle y A.D. Brown, eds. Bosques nublados del Neotrópico. INBio. San José. Pp. 85–123.
- González-Orozco, C. E., Ebach, M. C., Laffan, S., Thornhill, A. H., Knerr, N. J., Schmidt-Lebuhn, A. N. et al. (2014). Quantifying phytogeographical regions of Australia using geospatial turnover in species composition. *PLoS ONE*, 9(3), e92558. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092558>
- Graham, C. H., Elith, J., Hijmans, R. J., Guisan, A., Peterson, A. T. & Loiselle, B. A. (2008). The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 239-247. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01408.x>

- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, 5(3), 225-229.
<https://doi.org/10.2307/1929447>
- Guisan, A. & Rahbek, C. (2011). SESAM – a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal Biogeography*, 38(8), 1433 -1444.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02550.x>
- Holt, B. G., Lessard, J.-P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araújo, M. B., Dimitrov, D., Fabre, P.-H., Graham, C. H., Graves, G. R., Jønsson, K.A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R.J., Fjeldså, J. & Rahbek, C. (2013) An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115), 74– 77.
<https://doi.org/10.1126/science.1228282>
- Kissling, W. D., Eiserhardt, W. L., Baker, W. J., Borchsenius, F., Couvreur, T. L. P., Balslev, H. & Svenning, J.-C. (2012). Cenozoic imprints on the phylogenetic structure of palm species assemblages worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(19), 7379-7384.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1120467109>
- Laffan, S. W., Lubarsky, E. & Rosauer, D. F. (2010). Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33(4), 643-647.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x>.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91(2), 386-398. <https://doi.org/10.1890/08-1449.1>
- McCune, B. & Grace, J. B. (2002). Analysis of ecological communities. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design.

- Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Paz, H. & Lebrija-Trejos, E. (2020). Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a Tropical Dry Forest. *Journal of Ecology*, *108*(4), 1347-1357.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13355>
- Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, F. J. & Ibarra-Manríquez, G. (2014). Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*(4), 1117-1128.
<https://doi.org/10.7550/rmb.43457>
- Merow, C., Smith, M. J., Silander, J. A., & Jr (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, *36*(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Miranda, F. (1947). Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, *8*(1), 95-114.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(1), 853-858.
- Nix, H. A. (1986). A biogeographic analysis of the Australian elapid snakes. In: R. Longmore (ed.) Atlas of elapid snakes. Australian Flora and Fauna Series. pp. 4–15.
- De Marco, P. & Nóbrega, C. C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *PloS one*, *13*(9), e0202403. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., et al. (2020). Vegan: Community ecology package. R package version 2.5–6. Available from: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. & Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal Biogeography*, *34*(1), 102-117.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>

- Pérez-García, E. A., Meave, J. A. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2012). Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 149-193.
- Phillips, S. J., Dudík, M. & Schapire, R. E. (2020) [Internet] Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.3). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Accessed on 2021-11-28.
- Quintero, I. & Jetz, W. (2018). Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555(1), 246-250. <https://doi.org/10.1038/nature25794>
- Rodríguez-Jiménez, C., Fernández-Nava, R., Arreguín-Sánchez, M. L. & Rodríguez-Jiménez, A. (2005). Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20(1), 73-99.
- R Development Core Team. (2021). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA.
- Rzedowski, J. (1978). La vegetación de México. Editorial Limusa, Mexico City, 432 p.
- Rzedowski, J. (1991a). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana*, 14(1), 3-21. <https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- Rzedowski, J. (1991b). El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana*, 15(1), 47-64. <https://doi.org/10.21829/abm15.1991.620>

- Rzedowski, J., Medina Lemos, R. & Calderón de Rzedowski, G. (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana*, 70(1), 85-111. <https://doi.org/10.21829/abm70.2005.989>
- Slik, J. W., Franklin, J., Arroyo-Rodríguez, V., Field, R., Aguilar, S., Aguirre, N. & Zang, R. (2018). Phylogenetic classification of the world's tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1837-1842. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714977115>
- Soberón, J. & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, 106(2), 19644-19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Smith, H. (1941). Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 2(1), 103-110.
- Takhtajan, A. (1986). Floristic regions of the world. University of California Press. Berkeley. 544 pp.
- Trejo, I. & Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11(1), 2063-2084. <https://doi.org/10.1023/A:1020876316013>
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), 2-22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>

- Veloz, S. D. (2009). Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, 36(12), 2290-2299.
- Vázquez, J. A. & Givnish, T. J. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86(6), 999-1020. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>
- Vilhena, D. A. & Antonelli, A. (2015). A network approach for identifying and delimiting biogeographical regions. *Nature Communications*, 6(1), 6848. <https://doi.org/10.1038/ncomms7848>.
- Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals*, 2 vols. Macmillan, London.
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson J. E. M. & Willis, K. J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11(1), 3-23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
- Zhang, M-G., Slik, J.W.F. & Ma K-P. (2016). Using species distribution modeling to delineate the botanical richness patterns and phytogeographical regions of China. *Scientific Reports*, 6(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep22400>

Table 1. Variables that constitute the most parsimonious model from the redundancy analysis. Variables are ordered based on their F value (Fisher's statistic), from smallest to largest. Df = degrees of freedom, AIC = Akaike Information Criterion. Significance codes: 0.001 “***” 0.01 “**” 0.05 “.”.

Variable	Df	AIC	F	NMDS1	NMDS2	r ²
Sodium absorption radius (MEXRAS)	1	-376.5	3.0389**	-	0.053	0.179**
Potassium (MEXK)	1	-376.21	3.2965**	0.92783	-0.373	0.0661**
Diurnal anisotropic heating (DAH)	1	-376.18	3.3192**	0.20726	0.97829	0.0067*
Moderate resolution imaging spectroradiometer May 2009 (MODISMAY)	1	-376.15	3.3474**	0.66445	0.74733	0.0512*
Calcium (MEXCA)	1	-375.76	3.6799**	0.96968	0.24439	0.4461**
Isothermality (BIO02/BIO07) (* 100) (BIO_03)	1	-376.4	3.1324**	0.85665	0.51591	0.0216*
pH (MEXPH)	1	-376.11	3.3776**	0.91591	0.40139	0.1599***
Magnesium (MEXMG)	1	-375.91	3.5547**	0.71044	0.70376	0.1636***
Moderate resolution imaging spectroradiometer April 2009 (MODISABR)	1	-375.83	3.6164**	0.99866	0.05173	0.1133**
Digital elevation model (MEXDEM)	1	-373.7	5.4745**	0.98592	0.16723	0.1093***
Organic carbon (MEXCO)	1	-373.42	5.7168**	0.95191	0.30637	0.1516***
Sodium (MEXNA)	1	-373.35	5.7829**	0.56249	0.8268	0.1187***
Precipitation of the warmest quarter (BIO_18)	1	-373.12	5.9812**	0.39932	0.91681	0.0128*
Precipitation of the coldest quarter (BIO_19)	1	-371.98	6.9927**	0.94673	0.32203	0.1329***
Actual annual evapotranspiration (EVAANUAL)	1	-371.41	7.4979**	0.58145	0.81358	0.3007***

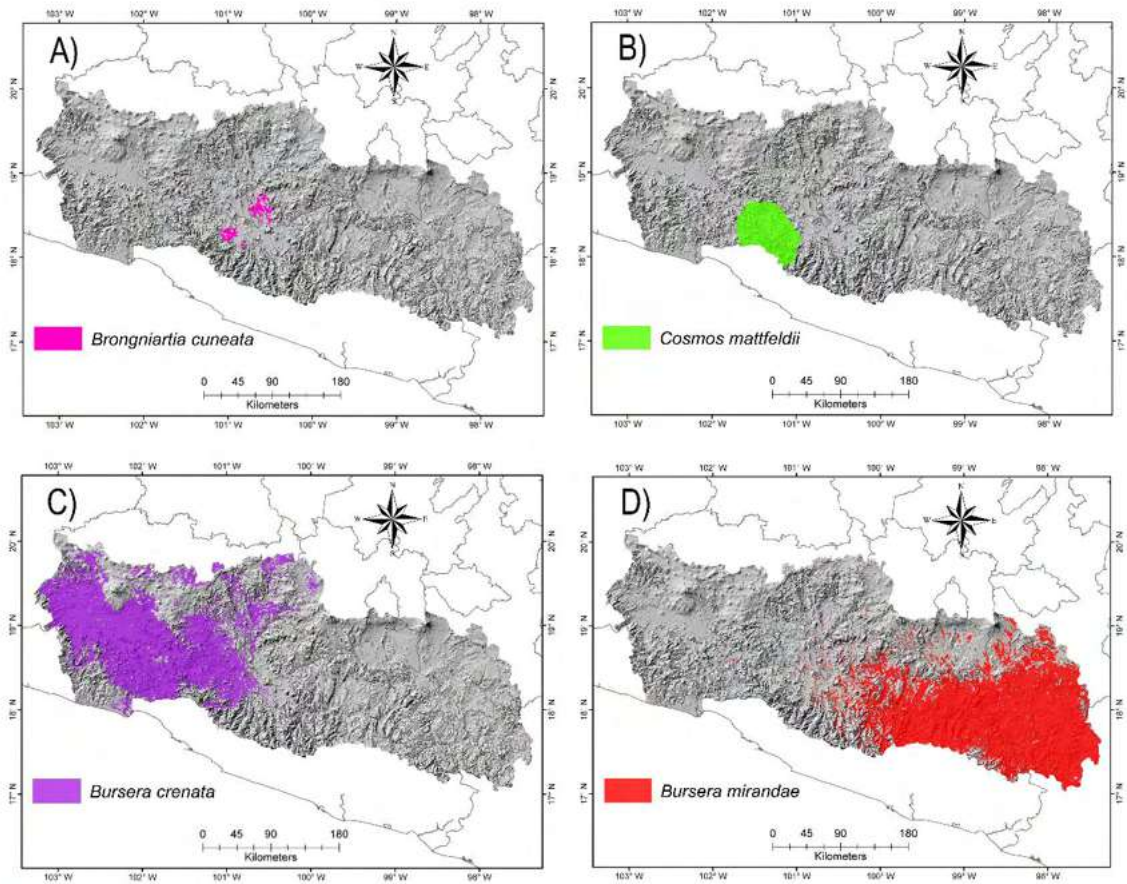


Figure 1. Ecological niche models of two endemic species of the Balsas Depression (A and B) and two characteristic species of the seasonally dry tropical forest (C and D).

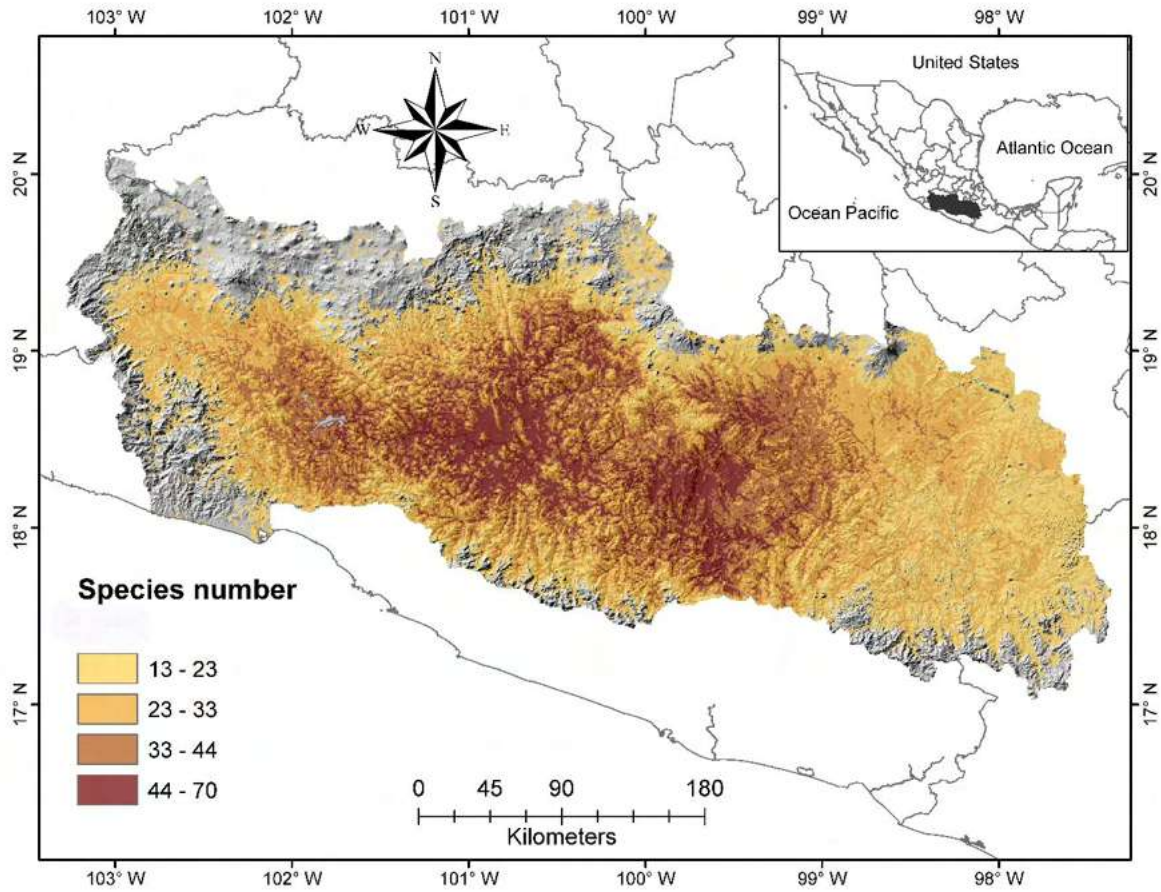


Figure 2. The sum of 134 ecological niche models of endemic and/or characteristic species of the Balsas Depression.

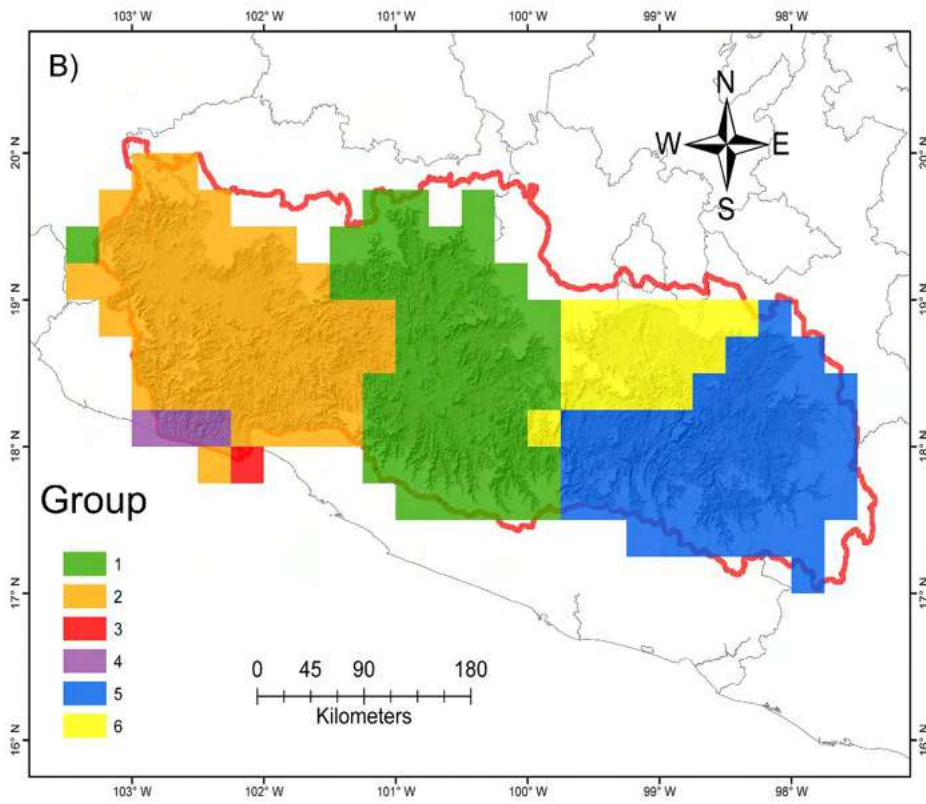
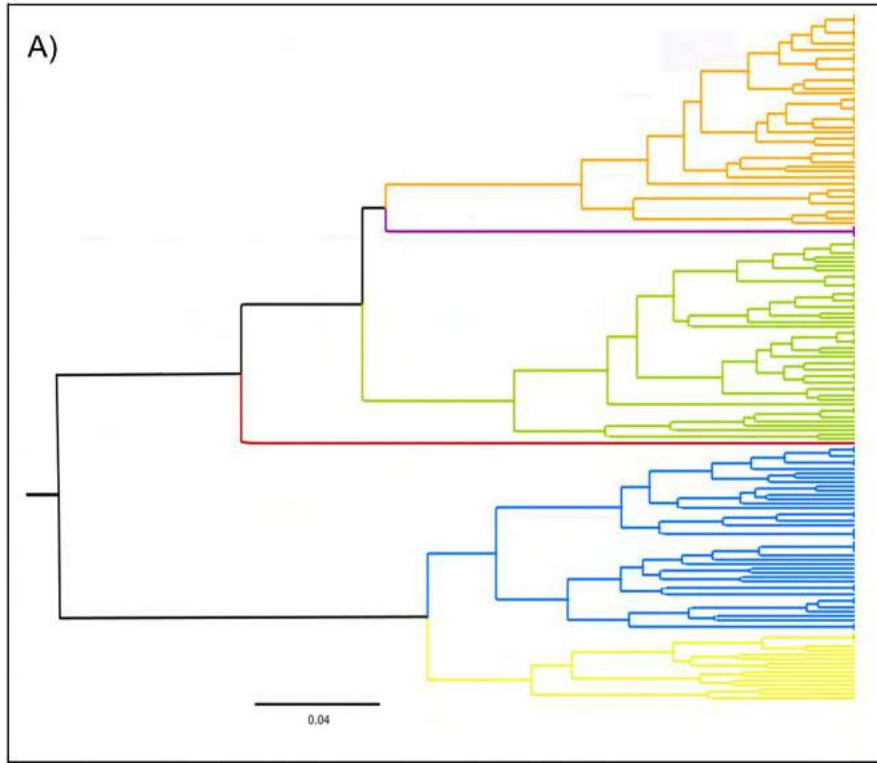


Figure 3. Floristic districts identified using angiosperm species from the Seasonally dry tropical forest of the Balsas Depression. (A) Dendrogram showing floristic similarity. (B) Geographical distribution of the groups identified in the dendrogram; the colors on the map correspond to the groups shown on the dendrogram. (Used dissimilarity coefficient: β Simpson; clustering method: WPGMA: weighted pairwise group method using the arithmetic mean).

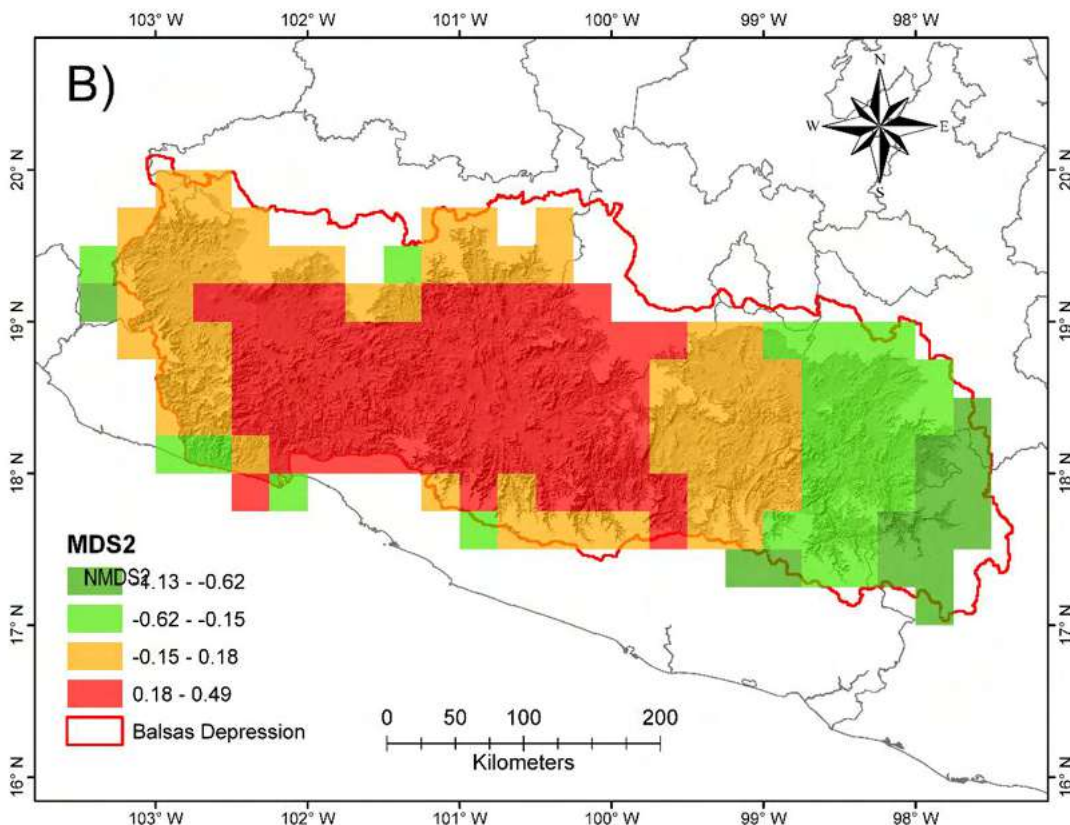
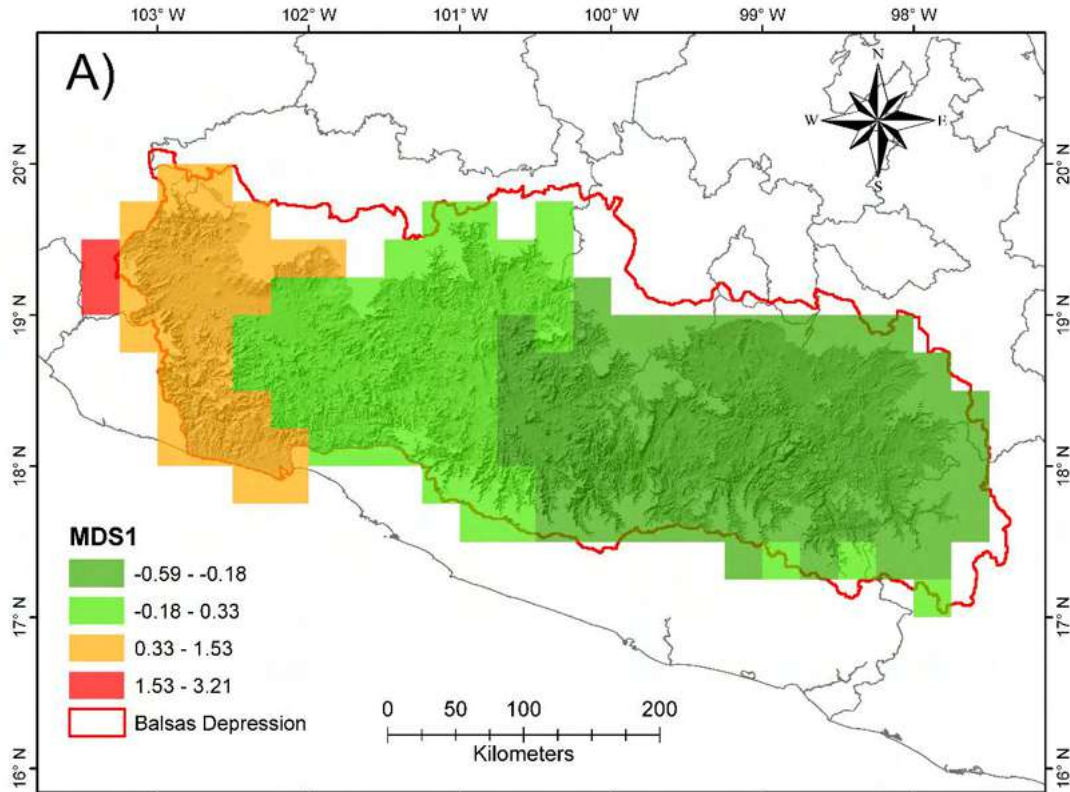


Figure 4. Floristic districts of the Seasonally dry tropical forest, based on the Non-metric multidimensional scaling (NMDS) method. A) Results shown on axis 1 of the NMDS. B) Results shown on axis 2 of the NMDS. Colors indicate the four species turnover classes.

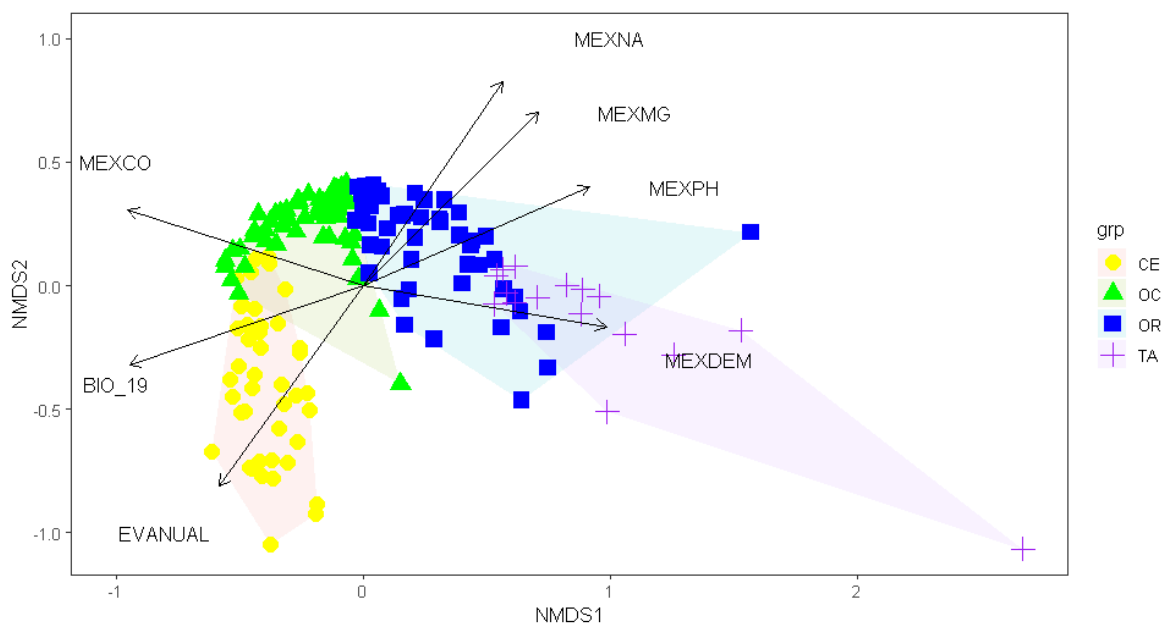


Figure 5. Environmental variables plotted as predictors of environmental turnover, calculated for the 134 study species. Vectors are shown only for highly significant variables ($p < 0.001$) inferred from Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination. Real annual evapotranspiration (EVANUAL), Sodium (MEXNA), pH (MEXPH), digital elevation model (MEXDEM), precipitation of the coldest quarter (BIO_19), Magnesium (MEXMG) and organic carbon (MEXCO). OC: Western Balsas Depression district, CE: Central Balsas Depression district, OR: Eastern Balsas Depression district, and TA: Taxco Balsas Depression district.

Appendix S1. Modeled species used in biogeographic regionalization analyses (N = 134). For each species, the number of records used for the modeling (occurrences) is indicated, like the performance value of the model estimated through the AUC and True Skill Statistics (TSS).

Species	Occurrence	AUC	TSS
<i>Abutilon mucronatum</i>	9	1.000	1.000
<i>Acaciella igualensis</i>	24	0.601	0.208
<i>Acalypha pippinii</i>	6	1.000	1.000
<i>Aeschynomene hintonii</i>	10	0.944	0.833
<i>Aeschynomene paucifoliolata</i>	10	0.944	0.833
<i>Agave angustiarum</i>	16	0.720	0.600
<i>Alloispermum longiradiatum</i>	8	0.500	0.000
<i>Aphelandra lineariloba</i>	5	1.000	1.000
<i>Aphelandra verticillata</i>	14	0.766	0.000
<i>Aulosepalum tenuiflorum</i>	8	0.500	0.250
<i>Backebergia militaris</i>	15	0.780	0.200
<i>Begonia cylindrata</i>	11	0.889	0.833
<i>Bidens hintonii</i>	8	0.750	0.500
<i>Bidens mexicana</i>	6	0.875	0.750
<i>Bonellia pringlei</i>	13	0.969	0.875
<i>Brongniartia bicornuta</i>	5	1.000	1.000
<i>Brongniartia cuneata</i>	6	1.000	1.000
<i>Brongniartia funiculata</i>	8	1.000	1.000
<i>Brongniartia inconstans</i>	5	1.000	1.000
<i>Brongniartia lupinoides</i>	28	0.816	0.429
<i>Brongniartia montalvoana</i>	21	0.983	0.909
<i>Brongniartia mortonii</i>	5	0.500	0.500
<i>Brongniartia oligosperma</i>	16	0.960	0.700
<i>Brongniartia podalyrioides</i>	69	0.782	0.188
<i>Brongniartia vazquezii</i>	8	1.000	1.000

<i>Bursera aspleniifolia</i>	22	1.000	1.000
<i>Bursera bolivarii</i>	37	0.869	0.368
<i>Bursera bonetii</i>	13	1.000	1.000
<i>Bursera chemapodicta</i>	12	1.000	1.000
<i>Bursera confusa</i>	10	1.000	1.000
<i>Bursera coyucensis</i>	38	0.827	0.447
<i>Bursera crenata</i>	37	0.879	0.649
<i>Bursera discolor</i>	61	0.905	0.545
<i>Bursera infernidialis</i>	27	0.976	0.783
<i>Bursera kerberi</i>	39	0.759	0.263
<i>Bursera laxiflora</i>	11	0.722	0.667
<i>Bursera mirandae</i>	45	0.906	0.468
<i>Bursera paradoxa</i>	23	0.961	0.693
<i>Bursera sarcopoda</i>	12	1.000	1.000
<i>Bursera sarukhanii</i>	39	0.944	0.591
<i>Bursera submoniliformis</i>	96	0.869	0.479
<i>Bursera suntui</i>	25	0.984	0.840
<i>Bursera tecomaca</i>	5	1.000	1.000
<i>Bursera toledoana</i>	5	1.000	1.000
<i>Bursera trifoliolata</i>	19	0.931	0.917
<i>Bursera trimera</i>	46	0.885	0.413
<i>Bursera vejar-vazquezii</i>	50	0.845	0.440
<i>Calycobolus nutans</i>	59	0.773	0.361
<i>Castilleja aurea</i>	20	0.755	0.300
<i>Chrysanthellum involutum</i>	8	1.000	1.000
<i>Cissus tuberosa</i>	9	0.833	0.833
<i>Cnidoscolus rostratus</i>	22	0.777	0.273
<i>Cordia globulifera</i>	11	0.889	0.667
<i>Cordia igualensis</i>	12	0.750	0.375
<i>Cosmos mattfeldii</i>	5	1.000	1.000

<i>Cosmos pacificus</i>	30	0.664	0.233
<i>Crossopetalum managuatillo</i>	16	0.880	0.800
<i>Crusea psyllioides</i>	18	0.800	0.700
<i>Cuphea glossostoma</i>	12	1.000	1.000
<i>Cuphea viscosa</i>	7	0.750	0.500
<i>Cymophora pringlei</i>	5	1.000	1.000
<i>Dalea cinnamomea</i>	5	0.500	0.500
<i>Dendroviguiera guerrerana</i>	6	1.000	1.000
<i>Dendroviguiera puruana</i>	18	0.920	0.800
<i>Desmodium painteri</i>	9	0.833	0.500
<i>Dicliptera haenkeana</i>	19	0.750	0.333
<i>Dioscorea gallegosi</i>	13	0.625	0.250
<i>Dioscorea morelosana</i>	15	0.540	0.200
<i>Dioscorea platycolpota</i>	10	0.889	0.333
<i>Erythrina oliviae</i>	6	0.750	0.500
<i>Erythroxylum pringlei</i>	8	0.875	0.750
<i>Euphorbia apatzingana</i>	8	1.000	1.000
<i>Euphorbia calcicola</i>	9	1.000	1.000
<i>Euphorbia umbellulata</i>	15	0.840	0.600
<i>Fernaldia asperoglottis</i>	27	0.888	0.629
<i>Galphimia paniculata</i>	36	0.585	0.167
<i>Gaudichaudia diandra</i>	10	0.389	0.167
<i>Gossypium laxum</i>	10	0.861	0.500
<i>Gossypium lobatum</i>	11	1.000	1.000
<i>Gossypium schwendimanii</i>	6	1.000	1.000
<i>Guardiola pappifera</i>	5	0.000	0.000
<i>Heliopsis parviceps</i>	7	0.500	0.500
<i>Hilaria hintonii</i>	8	0.875	0.750
<i>Jatropha galvanii</i>	5	1.000	1.000
<i>Jatropha stephanii</i>	10	1.000	1.000

<i>Karwinskia johnstonii</i>	17	0.600	0.200
<i>Lasianthaea squarrosa</i>	15	0.980	0.900
<i>Lonchocarpus andrieuxii</i>	15	0.880	0.600
<i>Lonchocarpus balsensis</i>	9	1.000	1.000
<i>Lonchocarpus epigaeus</i>	6	1.000	1.000
<i>Lonchocarpus obovatus</i>	26	0.867	0.538
<i>Lonchocarpus parviflorus</i>	6	1.000	0.750
<i>Lonchocarpus schubertiae</i>	15	0.960	0.900
<i>Lonchocarpus spectabilis</i>	6	1.000	1.000
<i>Malaxis urbana</i>	6	0.625	0.500
<i>Manihot mcvaughii</i>	7	1.000	1.000
<i>Manihot tomatophylla</i>	13	0.969	0.875
<i>Marina holwayi</i>	10	1.000	1.000
<i>Matelea caudata</i>	10	0.778	0.333
<i>Melampodium dicoelocarpum</i>	17	0.800	0.500
<i>Melampodium nutans</i>	13	0.844	0.500
<i>Mimosa egregia</i>	10	1.000	1.000
<i>Mimosa rhododactyla</i>	30	0.584	0.100
<i>Mimosa rosei</i>	19	0.903	0.667
<i>Nissolia hintonii</i>	7	1.000	1.000
<i>Pavonia chlorantha</i>	7	0.625	0.500
<i>Pavonia oxyphylla</i>	14	0.844	0.500
<i>Pectis decemcarinata</i>	12	1.000	1.000
<i>Pectis exilis</i>	6	0.750	0.500
<i>Pectis holochaeta</i>	17	0.860	0.600
<i>Pectis linifolia</i>	19	1.000	1.000
<i>Phoradendron dolichocarpum</i>	5	1.000	1.000
<i>Physodium adenodes</i>	15	0.560	0.000
<i>Polianthes bicolor</i>	6	1.000	1.000
<i>Porophyllum pringlei</i>	12	0.781	0.375

<i>Ruellia foliosepala</i>	10	0.944	0.500
<i>Rumfordia revealii</i>	5	1.000	1.000
<i>Rytidostylis longisepala</i>	14	0.844	0.625
<i>Senna multifoliolata</i>	8	1.000	1.000
<i>Sida michoacana</i>	5	1.000	1.000
<i>Simira mexicana</i>	15	0.900	0.600
<i>Solanum grayi</i>	17	0.860	0.600
<i>Stenocereus chrysocarpus</i>	6	0.625	0.500
<i>Stevia mitopoda</i>	5	1.000	1.000
<i>Steviopsis amblyolepis</i>	5	1.000	1.000
<i>Suberogerens cyclophylla</i>	12	0.750	0.625
<i>Tephrosia abbottiae</i>	5	1.000	1.000
<i>Tetramerium glutinosum</i>	19	0.750	0.417
<i>Tetramerium rubrum</i>	14	0.406	0.000
<i>Thevetia pinifolia</i>	5	0.500	0.500
<i>Triumfetta mexiae</i>	9	0.889	0.667
<i>Trixis alata</i>	19	0.694	0.333
<i>Waltheria pringlei</i>	48	0.780	0.146
<i>Waltheria tridentata</i>	16	0.980	0.900

Appendix S2. Taxonomic distribution of the Angiosperms in the groups in Balsas Depression. Groups: OC: Western Balsas Depression district, CE: Central Balsas Depression district, OR: Eastern Balsas Depression district and TA: Taxco Balsas Depression district.

Groups	Families	Genera	Species	Endemics	Elevation	Temperature (°C)	Precipitation (mm)
--------	----------	--------	---------	----------	-----------	------------------	--------------------

OC	24	59	104	5	0-1600	17.9-29.5	533-1625
CE	26	68	120	2	354-1614	18.6-28.1	774-1506
OR	26	68	112	1	826-1622	19.7-25.5	486-1712
TAX	26	67	109	1	1030-1587	21.0-24.8	799-1162
TOTAL	27	74	134				

Capítulo VI. Discusión y conclusiones generales.

La complejidad de delimitar la Depresión del Balsas

La Depresión del Balsas (DB) cuenta con al menos una decena de propuestas de regionalización como provincia biogeográfica, aunque sus límites están definidos atendiendo diferentes estrategias metodológicas y grupos de estudio (Smith, 1941; Rzedowski, 1978; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990; Ferrusquía Villafranca, 1990; Escalante et al., 1993; Arriaga et al., 1997; Espinosa et al., 2008; Morrone, 2004, 2014; Morrone et al., 2017). Por esta razón se plantea la pregunta de ¿cuál es la mejor propuesta para realizar estudios biológicos y/o ecológicos o de otra índole sobre las especies que ahí habitan? La respuesta quizás dependerá del grupo de estudio. En la presente investigación se planteó una propuesta de regionalización enfocada a las plantas, con el propósito de homogenizar la estrategia metodológica de regionalización que pueda ser utilizada en estudios futuros. En este contexto, en el Capítulo III se hace una propuesta de delimitación geográfica y florística de la DB, basada en un método sistemático, considerando análisis de información cartográfica (subcuencas hidrológicas, que incluyen al sistema de ríos que desemboca al Río Balsas) y análisis estadísticos de datos florísticos disponibles para la región. Estos análisis muestran una circunscripción de la DB acotada por los límites de las subcuencas hidrológicas y se propone entonces a la DB como una región geográfica de tierras bajas, ubicada entre el Eje Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur.

Un aspecto importante que se debe destacar es la posición biogeográfica de la desembocadura del Río Balsas al Océano Pacífico como parte de la provincia. Al evaluar las disimilitudes florísticas (recambio de especies) de las celdas que corresponden a la desembocadura del Río Balsas, se concluye que es un área compleja y su heterogeneidad

florística sugiere que la desembocadura constituye una zona de transición, en donde se mezclan elementos propios de la DB, con especies más afines en su distribución con la Provincia de la Costa del Pacífico (e.g., *Aphelandra madrensis* o *Jatropha sympetala*).

Otro resultado relevante del Capítulo III fue la circunscripción del BTES, como el bioma mejor representado en la DB (72% de su superficie). Con información de las especies de la familia Asteraceae como subrogado, familia que es considerada de las más importantes por su representatividad en cuanto al número de especies en la DB (Rzedowski, 1978; Villaseñor, 1987; Fernández-Nava et al., 1998; Rodríguez-Jiménez et al., 2005), se determinó el límite altitudinal superior de lo que aquí se denomina BTES. Dicho límite se estableció a los 1,627 m, cota de elevación similar (1,600 m) a la propuesta por Fernández-Nava et al. (1998).

Regionalización biogeográfica de la Depresión del Balsas

Partiendo de que la regionalización biogeográfica en México es un tema poco explorado, se pretendió proporcionar estrategias metodológicas para este propósito. La primera de ellas es abordada en el Capítulo IV, la cual permitió corroborar que la DB puede subdividirse en dos distritos, Balsas Oriental y Balsas Occidental, mismos que han sido reconocidos en estudios anteriores (Espinosa et al., 2008; Gámez et al., 2014; Morrone et al., 2017). Además, se propone una serie de pasos a seguir para la delimitación futura de regiones biogeográficas. Otro aporte importante es que a partir de esta propuesta se pueden trazar límites geográficos de los dos distritos reconocidos para la DB, que anteriormente no habían sido establecidos.

Como estrategia metodológica de este capítulo se usó información cartográfica disponible y análisis espaciales (análisis multivariados) para definir o corroborar límites geográficos previamente establecidos (Ebach et al., 2015). Estos recursos digitales y enfoques analíticos favorecen las circunscripciones, haciéndolas más refutables y permiten

plantear preguntas y estrategias que coadyuven en la conservación y la propuesta de hipótesis de investigación alternativas. En el presente estudio, el uso de tales recursos ayudó a la regionalización de una provincia, cuyos límites han diferido por los criterios usados para delimitarla (e.g., Smith, 1941; Rzedowski, 1978; Ferrusquía-Villafranca, 1990; Escalante et al., 1993; Arriaga et al., 1997; Espinosa et al., 2008). De esta manera, se apoya la idea de que la flora vascular es un buen subrogado en la delimitación de la DB y del bioma particular que caracteriza a su porción tropical. La estrategia metodológica propuesta puede servir para definir de manera más clara y objetiva los límites geográficos en otras áreas de interés.

La segunda propuesta para la regionalización (Capítulo V) consistió en el uso de MNE, los cuales permitieron cubrir las limitaciones de la disponibilidad de datos de presencia de especies en algunas de las celdas poco muestreadas a lo largo del área de estudio. La suma de las distribuciones potenciales de las especies modeladas también contribuyó a identificar regiones biogeográficas y especies indicadoras para cada región. Dado que los modelos de distribución de las especies se generan individualmente, la riqueza de especies de cada cuadro puede estimarse (con la suma de los modelos elaborados), a partir de información incompleta sobre las distribuciones de especies (Algar et al., 2009; Guisan y Rahbek, 2011). Estas herramientas proporcionaron una aproximación adecuada de la actual distribución potencial de las especies.

El análisis de la distribución del conjunto de especies analizadas resolvió más regiones que las reportadas en trabajos realizados previamente basados en el estudio del género *Bursera* (Gámez et al., 2014) o Asteraceae (Flores-Tolentino et al., 2021). Las cuatro fitocorias obtenidas están definidas por especies que responden a características fisiográficas y ambientales particulares de la accidentada orografía de la DB. Además, tres de ellas albergan endemismos restringidos, por lo que pueden ser considerados áreas de endemismo

y unidades biogeográficas distintas (Escalante, 2009). La diferencia de los estudios previos con respecto al presente radica en el reconocimiento de un distrito denominado centro oriental, caracterizado por especies del género *Brongniartia*. El distrito centro oriental se podría considerar una zona de transición (áreas de superposición de especies, donde la composición florística cambia gradual o abruptamente), debido a que allí confluyen barreras físicas, como el cañón del Zopilote al sureste, la sierra de Taxco y las sierras de Sultepec y de Teloloapan al centro. Miranda (1947) consideró a estas sierras como límite entre las cuencas alta y baja del río Balsas, además de que permiten diferenciar la composición florística del distrito Occidental (cuenca alta) y el Oriental (cuenca baja).

Un aspecto importante en la estrategia metodológica aquí seguida es la identificación de predictores ambientales importantes que influyen en el agrupamiento de las especies, que, si bien varían dependiendo del grupo de especies, algunos mostraron consistencia entre las fitocorias encontradas, como la precipitación, la evapotranspiración y las características del suelo, importantes en la agrupación tanto de las Asteráceas (Capítulo IV) como de la flora representativa (Capítulo V). En ambos estudios se encontró que, a precipitaciones mayores, mayor número de especies. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Gentry (1982), en muestreos de 0.1 ha de árboles y lianas ≥ 2.5 cm de DAP, en bosques tropicales censados a lo largo del Neotrópico. Zhang et al. (2016) encontraron una relación igual al trabajar con los modelos de distribución de 6828 especies de plantas vasculares leñosas en China. Estudios previos destacan el efecto de la precipitación y las propiedades del suelo en la configuración de los patrones actuales de diversidad de especies del BTES en la DB (Gei et al., 2018; González et al., 2019). En la mayoría de los estudios llevados a cabo en los BTES se ha evaluado la precipitación de manera indirecta (e.g., Gei et al., 2018; Raymundo et al.,

2019; Méndez-Toribio et al., 2020), a través de la disponibilidad de agua en el suelo, sugiriendo que es una variable que promueve la riqueza de especies en suelos con mayor disponibilidad de este recurso (van der Heijden y Phillips, 2009). Cuando la precipitación ha sido evaluada como evapotranspiración o disponibilidad de agua, estacionalidad o variación interanual, también ha resultado ser importante en la regeneración, crecimiento y supervivencia de las comunidades de plántulas, el ensamble y dinámica de la comunidad, rasgos estructurales de las plantas y riqueza de especies (Trejo y Dirzo, 2002; Lebrija-Trejos et al., 2010; Zhang et al., 2016; Singh y Chaturvedi, 2018; Méndez-Toribio et al., 2020). A pesar de la escala del estudio, la información obtenida es consistente con estudios sistematizados realizados a escalas locales. En repetidas ocasiones se ha mencionado a la precipitación como impulsor no sólo de la riqueza de especies, sino de la funcionalidad de los BTES (Pineda-García et al., 2016; Cortés-Flores et al., 2017; Méndez-Toribio et al., 2020). A nivel global, diferentes estudios realizados en el Neotrópico fundamentan la importancia de la precipitación en la dinámica del BTES (e.g., Portillo-Quintero et al., 2015; Singh y Chaturvedi, 2018; Stan y Sanchez-Azofeifa, 2019). Cabe destacar que en México son pocos los estudios enfocados a evaluar el efecto de la precipitación sobre los patrones de distribución de las especies en los BTES a escalas regionales (Galicia et al., 1999; Valdez-Hernández et al., 2010; Dirzo et al., 2011; Estrada-Medina et al., 2013; Gámez et al., 2014).

Por otro lado, las variables edáficas mostraron una correlación más limitada en comparación con la precipitación. Sin embargo, se ha demostrado que la composición química del suelo en BTES influye en la abundancia y diferentes aspectos funcionales de las especies (van Breugel et al., 2018; Werden et al., 2018). Werden et al. (2018) encontraron que 94 % de las especies de árboles en el BTES de Costa Rica respondieron a las características químicas del suelo; particularmente el calcio, magnesio, sodio y pH se han

reportado como promotores en la riqueza y diversidad de especies raras (Daly et al., 2015; Xu et al., 2016).

Los análisis realizados en el presente estudio confirman la hipótesis de que los patrones de recambio de especies son promovidos por los cambios en las condiciones ambientales (González-Orozco et al., 2013) y que los mecanismos que causan el patrón de disimilitud pueden diferir entre las unidades biogeográficas. Asimismo, en esta investigación se identificó que cada unidad biogeográfica presenta características tanto climáticas como edáficas que se relacionan con la diferenciación en su composición de especies. Por ejemplo, en la unidad Occidental se identificaron condiciones climáticas más extremas que en la Oriental.

El BTES es uno de los biomas más importantes por su alto grado de endemismos, pero también el más amenazado por las actividades humanas, como el cambio de uso de suelo y el cambio climático (Miles et al., 2006). Las propuestas de su regionalización biogeográfica aquí mostradas pueden ser el punto de partida para el análisis del efecto de su amenaza sobre las especies que conforman las unidades biogeográficas e identificar especies vulnerables que deben tener acciones prioritarias para dirigir propuestas hacia su conservación.

Este estudio contribuye novedosamente en la aplicación de métodos cuantitativos y correlativos que pueden proporcionar una guía para identificar los límites geográficos de áreas constituidas por una alta riqueza de especies, como el caso de las Asteraceae o de los endemismos en la DB. La relevancia de esta contribución también reside en que el método desarrollado puede ser replicable para otros grupos de especies y en otras regiones biogeográficas, con el objetivo final de integrar los diversos grupos de interés biológico, como serían los grupos representativos de la flora de un sitio o bioma en particular y conocer su influencia en la conformación de áreas fitogeográficas.

Conclusiones generales

La disponibilidad actualmente de grandes bases de datos, que incluyen información geográfica de la flora, son un recurso trascendental para el análisis cuantitativo de la diversidad florística y su arreglo espacial (Sporbert et al., 2019). La información que estas contienen es útil para la identificación de patrones florísticos y biogeográficos, destacando su gran utilidad en estudios a escalas regional o continental (Jiménez-Alfaro et al., 2018).

El uso de recursos ambientales y taxones representativos de la biodiversidad permite precisar la determinación de los límites de las áreas geográficas de interés. Los dos métodos de clasificación y ordenación utilizados para la regionalización al interior de la DB coinciden en la identificación de dos áreas florísticas distintas. Por otro lado, la variación climática y edáfica del BTES desempeña un papel importante en la agrupación de las especies. Esta heterogeneidad ambiental es uno de los factores que ha propiciado que en la DB se concentre una alta riqueza de especies.

El mapeo de los patrones geográficos de la riqueza de especies y la detección de la relación entre la riqueza de especies y los factores ambientales, son fundamentales para ayudar a conservar la biodiversidad en regiones con una alta diversidad de especies, pero también altamente amenazados, como el BTES. La partición de la riqueza en áreas geográficas más pequeñas (distritos) permitirá planear estrategias de conservación más eficientes enfocadas a la conservación de la mayor riqueza en áreas determinadas. Finalmente, esta aproximación de las propuestas de regionalización del BTES en la DB, utilizando tanto un subgrupo de biodiversidad (Asteraceae) como un grupo de plantas representativas (especies características y/o endémicas del BTES), puede estar influenciada por el grupo considerado. Por ejemplo, si se consideraran familias de plantas que estén caracterizadas por hierbas o árboles preferentemente, la forma de crecimiento probablemente

refleje diferentes procesos evolutivos y relaciones ecológicas. Por lo tanto, se esperarían resultados diferentes en el agrupamiento de estas especies obteniendo regionalizaciones diferentes. En ese caso, será importante interpretar los resultados considerando la influencia de estos criterios.

Literatura citada

- Algar, A. C., Kharouba, H. M., Young, E.R., y Kerr, J. T. (2009). Predicting the future of species diversity: macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography*, 32, 22–33.
- Arriaga, L., Aguilar, C., Espinosa, D., y Jiménez, R. (1997). *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), Ciudad de Mexico.
- Cortés-Flores, J., Hernández-Esquivel, K. B., González-Rodríguez, A., y Ibarra-Manríquez, G. (2017). Flowering phenology, growth forms, and pollination syndromes in tropical dry forest species: influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany*, 104, 39–49.
- Daly, K., Styles, D., Lalor, S., y Wall, D. P. (2015). Phosphorus sorption, supply potential and availability in soils with contrasting parent material and soil chemical properties. *European Journal of Soil Science*, 66, 792–801.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., y Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Tropical Forests ecology and conservation*. Island Press, Washington, DC 20009, USA.
- Ebach, M. C., y Michaux, B. (2017). Establishing a framework for a natural area taxonomy. *Acta Biotheoretica*, 65, 167–177.
- Escalante, P., Navarro, A. G., y Peterson, A. T. (1993). A geographic, ecological, and historical analysis of land birds diversity in Mexico. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye

- & A. Lot (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (pp. 281–307). Oxford University Press, Nueva York.
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 551-560.
- Espinosa Organista, D., Ocegueda Cruz, S., Aguilar Zúñiga, C., Flores Villela, O., y Llorente-Bousquets, J. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: J. Sarukhán. (Ed.). *Capital natural de México*. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad (pp. 33–65). Conabio. Ciudad de Mexico.
- Estrada-Medina, H., Graham, R. C., Allen, M. F., Jiménez-Osornio, J. J., y Robles-Casolco, S. (2013). The importance of limestone bedrock and dissolution karst features on tree root distribution in northern Yucatán, México. *Plant Soil*, 362, 37-50.
- Fernández-Nava R., Rodríguez-Jiménez C., Arreguín S. M. de la L., y Rodríguez-Jiménez A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9, 1–151.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1990). *Regionalización biogeográfica*. Mapa IV.8.10. En: Atlas Nacional de México. Vol. III. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de Mexico.
- Flores-Tolentino, M., Beltrán-Rodríguez, L., Morales-Linares, J., Ramírez-Rodríguez, J. R., Ibarra-Manríquez, G., Dorado, Ó., y Villaseñor, J. L. (2021). Biogeographic regionalization by spatial and environmental components: Numerical proposal. *PLoS ONE*, 16, e0253152.
- Galicia, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, A.E., Filips, V., y García-Oliva, F. (1999). The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena*, 36, 153–164.

- Gómez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguiarte, L. E., y Morrone, J. J. (2014). Areas of endemism under climatic change: a case of the Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, 41, 871–881.
- Gei, M., Rozendaal, D. M. A., Poorter, L., Bongers, F., Sprent, J. I., Garner, M. D., et al. (2018). Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1104-1111.
- González-M., R., Norden, N., Posada, J. M., Pizano, C., García, H., Idárraga-Piedrahita, A., y Salgado-Negret, B. (2019). Climate severity and land-cover transformation determine plant community attributes in Colombian dry forests. *Biotropica*, 51, 826–838.
- Guisan, A., y Rahbek, C. (2011). SESAM – a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal Biogeography*, 38, 1433 –1444.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F., y Poorter, L. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386–398.
- Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Paz, H., y Lebrija-Trejos, E. (2020). Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a Tropical Dry Forest. *Journal of Ecology*, 108, 1347-1357.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., y Gordon, J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491-505.

- Miranda, F. (1947). Estudios sobre la vegetación de México V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8, 95–114.
- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48, 149–162.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1–110.
- Morrone, J. J. (2017). *Neotropical biogeography: Regionalization and evolution*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F.C., y Angeles, G. (2016). Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology*, 36, 208-217.
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., y do Espirito Santo, M. M. (2015). The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Reg Environ Change*, 15, 1039–1049.
- Ramírez-Pulido, J., y Castro-Campillo, A. (1990). Regionalización mastofaunística (mamíferos). Mapa IV.8.8.A. En: *Atlas Nacional de México*. Vol. III. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de Mexico.
- Raymundo, D., Prado-Junior, J., Carvalho, F. A., do Vale, V. S., Oliveira, P. E., y van der Sande, M. T. (2018). Shifting species and functional diversity due to abrupt changes in water availability in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 107, 253–264.

- Rodríguez-Jiménez C., Fernández-Nava R., Arraguín-Sánchez M. de la L., y Rodríguez-Jiménez A. (2005). Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 20, 73–99.
- Rzedowski, J. (1978). *La vegetación de México*. Editorial Limusa, Mexico City, 432 pp.
- Smith, H. (1941). Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 2, 103–110.
- Singh, J. S., y Chaturvedi, R. K. (2018). *Tropical dry deciduous forest: Research trends and emerging features*. Springer, Singapore.
- Stan, K., y Sanchez-Azofeifa, A. (2019). Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*, 10, 443.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J. L., Jackson, P. C., y Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, 329, 155–171.
- van der Heijden, G. M. F., y Phillips, O. L. (2009). Environmental effects on Neotropical liana species richness. *Journal of Biogeography*, 36, 1561–1572.
- Villaseñor, J. L. (1987). Clave genérica para las compuestas de la Cuenca del Río Balsas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 47, 65-86.
- Villaseñor, J. L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*, 96, 332–358.
- Xu, X., Medvigy, D., Powers, J. S., Becknell, J. M., y Guan, K. (2016). Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytologist*, 212, 80–95.

Zhang, M-G., Slik, J. W. F., y Ma K-P. (2016). Using species distribution modeling to delineate the botanical richness patterns and phytogeographical regions of China. *Scientific Reports*, 6, 1–9.

Cuernavaca, Morelos, a 07 de junio del 2023.

VOTOS APROBATORIOS DE TESIS

Los integrantes de la Comisión Revisora de la tesis titulada: **“Análisis espacial y corológico de las angiospermas en el bosque tropical estacionalmente seco: la Depresión del Balsas como caso de estudio”**, que presenta la **C. Mayra Flores Tolentino**, del Programa de Posgrado Doctorado en Ciencias Naturales, bajo la dirección del DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS, han determinado que el documento reúne los requisitos académicos para su defensa oral en el examen de grado, por lo que emiten su **VOTO APROBATORIO**.

Comisión Revisora de tesis (firma electrónica)

DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS (CODIRECTOR DE TESIS, IB UNAM)

DR. OSCAR ROBERTO DORADO RAMIREZ (EESJ UAEM)

DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ (IIES UNAM)

DR. JONAS MORALES LINARES (FCB BUAP)

DRA. ANGELICA MARIA CORONA LOPEZ (CIBYC UAEM)

DRA. ROSA CERROS TLATILPA (FCB UAEM)

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ROSA CERROS TLATILPA | Fecha:2023-06-08 11:09:36 | Firmante

qp5yWEh7FkEQzU7VoFPMqOM4o360vTqD51UKICI/3I8k2yYLdCIHntQaWMMG/lcenqEReE9dO6hShL/GfG3JMB3hhhJPGdsZUD5dZXx7wQdK5cvT4D+4Ow3U7gQNs4ev1OVcN8adpNsKz0eaKdHgCy0CqHlIS8xf/iCldjLPErT+pgIPkMCA4zbmaG1AQpmR3eRFB1rMsv/9qXPqxze0zn/3LlhrLD+0aZQTQe/oeugBF0I/6a8gQQVAlxQo5eEpC60r7XagsnvGqWYyrl8ld8nk/CCKg01/TZZI0yrcuKwSZrK6/awS1AVmiu1CfEduaMPcA+X+5Hwlu3mott4IA==

GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ | Fecha:2023-06-08 11:31:55 | Firmante

LQJQCgDTsLstm1AZpw/D8JZ1/idK7V+G55qMDpMlfgwaVKgexwiQij0POqCAucG9S8begl1Xvvy8P1x+n0Aw4+0QjbQpUUEhxzCUc3jlxhO1ocWCwPqazDJ59b/WOfndueQhOC8gga/+ET9IPHcb5h++OPhfwH9ZDebzALQzRqPZe4htN5GeCMA/1WGIxnxNeLou9HwEp3vgIRxz7cdtetd7y6oDE3QFOvBUvJYSvu2cVfNfHflwe1EUr245AQM2HHK171WUsLeeWNdV58V3zjs2A2uz8TwYU816Gab7R7OL3YIkP4yO8WmBulpeSb0dKR7844mc3BgF55TfDUw==

JONAS MORALES LINARES | Fecha:2023-06-08 11:55:39 | Firmante

0bwFmYXEJloYUIDd8vkdPv/xUDbjS3yVmOAuSOUtCmSDN0bYCVO7ZwchUH5jGDJHmLIAAFU53Iru7Mokjr2/GA1Y4ZXL8L38mZJk6sHBU9uc4/poMG/ZKduRu6gTqhMX7cU ELXq1lBdCNrz4kdiLdMnRnDB7aqS5xNQUuPiL5s0Mmgbu1YXKkNy88Xq10WkiMI2QKodG4plYVaaq1/XTUuefA7GuoyXvfM3FNLqBJEalAeownxw6zRldoc1nE+9Q9CRxjNRAOsWyxD+XfhYNSZUSC+AQXQ654icEful7BkxmxyQQpyCcqASHw6S137DhwExNbi89Oebv1DB8UA==

OSCAR ROBERTO DORADO RAMIREZ | Fecha:2023-06-08 14:13:11 | Firmante

hzxdEKUC0gBePzG030IIZVla7pauXLI/1hV9X21F0jV5vAU0LoUGYR5cPS0WQ1wwsVwj/DYuoYrDC87W4/sAbSrDD7cuAvrq8XUc2L4L9VpwZtLY4zVFCB2Z5Gj8zb8dCfNq+7/FLIRuWjBRMqKqSfIQ8A8YFOSdiB/LVwtqUO8NaM/9sfgKsLhAeyXCTunurAstJ67CZC0Nsu/uev4GINFbnTQn0s4auvGAYZ0svkh4F6XZ1twmkcwHffBYu7oL51av3a+a8OzMGZmJ44pdtkgtbco7R9X/jfRDSR4rBxKDMtLhLokkXrO2NVdk0Ntpg+xYrpm8+NqpUF6fRwSA==

ANGELICA MARIA CORONA LOPEZ | Fecha:2023-06-08 21:49:47 | Firmante

e+anqFMmpuSGJSRljZgolZuFv9gAFtoqzhoUErd+7y2116eZ8AxbWQVIJXekdoOEDgeFm49Lsj8EBWf2ApHHf3bx3wFTLuY6bq3u2E6PR9SpM6jWjX517nnpSTFzX2f3b4X7VfIDPocKfRsc02SHD/PEZPP/ZBhvxgy0MzbBNiLoNzu6rlK4q+IEI7ccHYgcvzT+QjoF5mBx/BVS/jOfNqZMf9ZuOLZfmbkRGSPb0WDPokQ3lgHtM6CrDbLCM60Z5rVD7JDG5Qv1+Lyt0WpNTSL8O/CDErIjzS6MmKgH97x2+/2U7zNS5Wf3q4Z63TARLTwnk4cUvRwC+ZQ==

JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS | Fecha:2023-06-09 08:48:28 | Firmante

na2qEXCYuREPClQojNB5UyyKwCG3WsnqSfUPN03i2za3h9O467106tE7ENfnqtepW/inVDGxh+laAXWmla0B2RNRdoMg9o+/XgHhQqfUajd97CdaSBUvvyYeO5u5dc4HBtHXgn8rVDjcnngAr5ZRhtQq4L5dgyFNfoXLYFJ+uo6ww6j3ThfG/1vOnkBQPzu/a4/NpBIPilxCvFUC6iy769vn9DAbI92t3k+lpU2fS9YOMS5D7mOFTu3plxu6ujUAbuv2d/uyQnGmyVjfqm1wBaYU1qJy01QgJWjxHVR/uUQzVPF6k9v18U4HLONlajCthZns+jRE0C2AFwOfsfg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



7fmp0RMjO

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/B9HqcJxtx9SLVPFO6YBdW5e98P51DC2G>