

## PANBIOGEOGRAFÍA DE LOS MATORRALES DE LA REGIÓN XEROFÍTICA MEXICANA PANBIOGEOGRAPHY OF SCRUBS OF THE MEXICAN XEROPHYTIC REGION

 LUIS MORALES-GARDUÑO<sup>1</sup>,  ELOY SOLANO<sup>1\*</sup>,  JOSÉ LUIS VILLASEÑOR<sup>2</sup>,  GENARO MONTAÑO-ARIAS<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo. Ciudad de México, México.

<sup>2</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica. Ciudad de México, México.

<sup>3</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Unidad de Investigación en Biología Comparada. Ciudad de México, México.

\*Autor para la correspondencia: [solacael@yahoo.com.mx](mailto:solacael@yahoo.com.mx)

### Resumen

**Antecedentes:** Los matorrales xerófilos de México se han estudiado florística y ecológicamente, pero pocos estudios incluyen el método panbiogeográfico para describir los patrones de distribución de sus especies.

**Hipótesis:** La Región Xerofítica Mexicana contiene una riqueza alta de especies endémicas de México que se relacionan con el bioma matorral xerófilo, la mayoría son propias de esta región. Con base en estas especies se puede proponer una regionalización de las zonas áridas de México.

**Área de estudio:** Región Xerofítica Mexicana.

**Métodos:** Se realizó un estudio panbiogeográfico con base en un análisis de parsimonia de endemismos y eliminación progresiva de caracteres de 21 áreas mexicanas con matorral xerófilo, incluida una localidad al noroeste de Metztitlán, Hidalgo, con un inventario florístico reciente. La matriz de datos contiene 248 especies de plantas vasculares endémicas de México, distribuidas principalmente en el bioma matorral xerófilo.

**Resultados:** Se identificaron 11 trazos generalizados ubicados en las provincias biogeográficas de Baja California, Sonora, Altiplano Norte, Altiplano Sur y Eje Volcánico. Se registraron 13 nodos biogeográficos, la mayoría ubicados en el Altiplano Sur. Las especies endémicas analizadas son características del matorral xerófilo, algunas de ellas se comparten con los bosques templados.

**Conclusiones:** Se reconocieron cinco zonas áridas de México: Desierto de Sonora, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Desierto Chihuahuense, zona árida Guanajuato-Jalisciense y zona árida Queretano-Hidalgense. Es probable que las últimas cuatro áreas constituyeran una zona árida continua, fragmentada por eventos geológicos y climáticos recientes. Los nodos registrados permitieron reconocer áreas con riqueza alta de endemismos que deben ser conservadas.

**Palabras clave:** Altiplanicie Mexicana, biomas, endemismos, PAE, trazos generalizados.

### Abstract

**Background:** The xeric scrublands of Mexico have been studied floristic and ecologically, but few studies include the panbiogeographic method to describe their species distribution patterns.

**Hypotheses:** The Mexican Xerophytic Region contains a high richness of endemic species of Mexico restricted to the xeric scrubland's biome, most of them typical of this region. Based on these species a regionalization of the arid zones of Mexico can be proposed.

**Study site:** Mexican Xerophytic Region.

**Methods:** A panbiogeographic study was carried out based on a parsimony analysis of endemism and progressive elimination of characters from 21 Mexican areas with xeric scrublands, including a locality in northwest of Metztitlán, Hidalgo, with a recent floristic inventory. The data matrix contains 248 species of vascular plants endemic to Mexico, distributed mainly in the xeric scrubland biome.

**Results:** Eleven generalized tracks located in the floristic provinces of Baja California, Sonora, Northern Plateau, Southern Plateau and Volcanic Belt were identified. Additionally, 13 biogeographic nodes were recorded, most of them in the Southern Plateau. The analyzed endemic species are particular to the xeric scrublands, although some of them are shared with temperate forests.

**Conclusions:** Five arid zones of Mexico are recognized: Sonora Desert, Tehuacán-Cuicatlán Valley, Chihuahuan Desert, Guanajuato-Jalisciense arid zone and Queretano-Hidalgense arid zone. The last four areas are likely to have constituted a continuous arid zone, fragmented by recent climatic and orographic events. The nodes obtained allowed us to recognize areas with a high richness of endemism that must be conserved.

**Keywords:** Biomes, endemism, Mexican Plateau, PAE, track analysis.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



En México las zonas áridas y semiáridas se localizan principalmente en el norte del país, cubriendo 30 % del territorio nacional (CONABIO 2020). En estas áreas predomina el bioma matorral xerófilo que ocupa el segundo lugar en riqueza de especies y endemismos de angiospermas (Villaseñor & Ortiz 2014), únicamente superado por el bosque templado. Este bioma se distribuye desde Baja California a Tamaulipas, el Altiplano Mexicano, hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla y Oaxaca. Esta gran área biogeográficamente se conoce como Región Xerofítica Mexicana (Rzedowski 2006). Ocupa altitudes desde el nivel del mar hasta los 3,000 m. En el matorral xerófilo predomina una vegetación arbustiva, donde se han inventariado unas 6,852 especies de plantas con flores, de las cuales 2,879 son endémicas de México (Villaseñor & Ortiz 2014).

El matorral xerófilo de México se ha estudiado principalmente desde un punto de vista florístico y ecológico (Dávila *et al.* 2002, Delgadillo-Rodríguez & Macías-Rodríguez 2002, Hernández & Gómez-Hinostrosa 2005, Rzedowski 2006, González-Zamora *et al.* 2007, Gutiérrez & Solano 2014, Villarreal-Quintanilla *et al.* 2017), pero son pocos los estudios biogeográficos donde se analicen los patrones de distribución de sus especies y su riqueza de endemismos (Rzedowski 1973, González-Zamora *et al.* 2007, Balleza & Villaseñor 2011, Suárez-Mota *et al.* 2017). Estudios recientes se enfocan en la identificación de zonas prioritarias para la conservación, con base en la riqueza de especies y endemismos de plantas vasculares y sus relaciones filogenéticas (Sosa & De Nova 2012, Sosa *et al.* 2018).

Los estudios realizados sobre el matorral xerófilo mexicano no incluyen el análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés) como una herramienta de la Panbiogeografía, para establecer los patrones de distribución de sus plantas endémicas. En sus inicios, este enfoque fue desarrollado por Croizat (1973) para analizar cómo la biota y la tierra evolucionan conjuntamente; posteriormente fue usado como un instrumento para proponer zonas prioritarias para la conservación (Grehan 2001, Luna-Vega *et al.* 1999), además para plantear hipótesis sobre procesos evolutivos y ecológicos (Platnick & Nelson 1988, Crisci *et al.* 2000, Crisci 2001, Morrone 2001a, b) y regionalizar áreas desde un punto de vista biogeográfico con base en sus endemismos (Morrone 2018).

La Panbiogeografía involucra tres conceptos básicos, el trazo individual, el trazo generalizado y el nodo. El primero es una línea que une las localidades donde se distribuye un taxón, la cual se obtiene por medio de un árbol de tendido mínimo y biogeográficamente permite intuir el

espacio en el que ha evolucionado un taxón (Page 1987, Grehan 2001). El trazo generalizado es la superposición de dos o más trazos individuales, que conectan áreas de distribución con historias biológicas compartidas (Zunino & Zullini 1995); estos trazos generalizados representan conjuntos de especies con una historia común, fragmentados posteriormente por eventos geológicos o ecológicos. Los nodos son sitios donde se intersectan dos o más trazos generalizados, los cuales permiten reconocer áreas con alta riqueza biológica e historia geológica compleja (Morrone 2004). Algunos autores consideran a los nodos como *hot spots* de diversidad (Craw *et al.* 1999, Heads 2004, Miguel-Talonia & Escalante 2013).

El PAE identifica sistemas jerarquizados de áreas de endemismo, con el apoyo de algunos programas para hacer análisis filogenéticos. En este contexto, las especies se consideran como caracteres y las áreas como taxones. El PAE ha tenido algunas modificaciones metodológicas, una de ellas es la Eliminación Progresiva de Caracteres (PAE-PCE por sus siglas en inglés), que consiste en realizar varios análisis consecutivos, donde se desactivan los trazos individuales (taxones) que actúan como sinapomorfias y soportan los cladogramas previos, para encontrar cladogramas alternativos (Luna-Vega *et al.* 2000, García-Barros *et al.* 2002). Los cladogramas de áreas se utilizan para identificar trazos generalizados en un mapa, al unir la distancia geográfica mínima entre las localidades incluidas en el mismo clado (Rosen 1988, Escalante *et al.* 2018).

La Región Xerofítica Mexicana contiene una riqueza alta de especies endémicas que se relacionan con el bioma matorral xerófilo. Con base en algunos de los endemismos de esta región, contenidos en diferentes listados florísticos, en este artículo se identifican cuáles y cuántas especies restringen su distribución a esta región florística. Además, se sugiere una regionalización de las zonas áridas de México y se analiza la afinidad ecológica de estas especies.

## Materiales y métodos

Se utilizaron 21 inventarios florísticos ubicados en zonas áridas y semiáridas de México pertenecientes al bioma matorral xerófilo (Tabla 1, Figura 1). Se calcularon los centroides de cada área estudiada, los cuales corresponden a los puntos centrales donde se intersectan las distancias más largas y anchas de las áreas estudiadas. De cada uno de los inventarios florísticos se seleccionaron las especies endémicas de México para conformar la matriz de datos del PAE. La definición de endémica se basó en el espacio

**Tabla 1.** Listados florísticos utilizados en el PAE-PCE y provincias biogeográficas donde se ubican. Los números corresponden a los centroides de la [Figura 1](#).

Localidades	Provincias biogeográficas ( <a href="#">Arriaga et al. 1997</a> )
1) San Felipe, Baja California ( <a href="#">Delgadillo-Rodríguez &amp; Macías-Rodríguez 2002</a> ), 4) El Vizcaíno, Baja California Sur ( <a href="#">León de la Luz et al. 1995</a> ), 5) Cañón Nacapule, Sonora ( <a href="#">Felger 1999</a> ).	Baja California y Sonora
2) Centro de Chihuahua, Chihuahua ( <a href="#">Estrada-Castillón &amp; Villarreal Quintanilla 2010</a> ), 3) Ocampo, Coahuila ( <a href="#">Villarreal-Quintanilla 2001</a> ), 6) Mapimí, Durango ( <a href="#">García-Arévalo 2002</a> ), 7) Cuatro Ciénegas, Coahuila ( <a href="#">Pinkava 1984</a> ), 8) Lampazos de Naranjo, Nuevo León ( <a href="#">Briones 1986</a> ).	Altiplano Norte y Tamaulipeca
9) Sierra de Órganos, Zacatecas ( <a href="#">Enríquez-Enríquez et al. 2003</a> ), 10) Concepción del Oro, Zacatecas ( <a href="#">Vázquez et al. 1996</a> ), 11) Ojuelos, Jalisco ( <a href="#">Harker et al. 2008</a> ), 12) San Miguel de Allende, Guanajuato ( <a href="#">Meagher 1994</a> ), 13) Río Laja, Guanajuato ( <a href="#">Quero 1984</a> ), 14) Río Estórax, Querétaro ( <a href="#">Zamudio 1984</a> ), 15) Barranca de Tolantongo, Hidalgo ( <a href="#">Hiriart 1983</a> ), 16) Porción noroeste de Metztlán, Hidalgo ( <a href="#">Morales-Garduño 2019</a> ), 17) La Cañada, Querétaro ( <a href="#">Cabrera-Luna &amp; Gómez-Sánchez 2005</a> ), 18) Tecozautla, Hidalgo ( <a href="#">Rojas et al. 2013</a> ), 19) Valle del Mezquital, Hidalgo ( <a href="#">López 1996</a> ).	Altiplano Sur
20) Zona Árida Veracruzana, Veracruz ( <a href="#">Ramos &amp; González 1972</a> ), 21) Zapotitlán Salinas, Puebla ( <a href="#">Arias et al. 2001</a> ).	Eje Volcánico

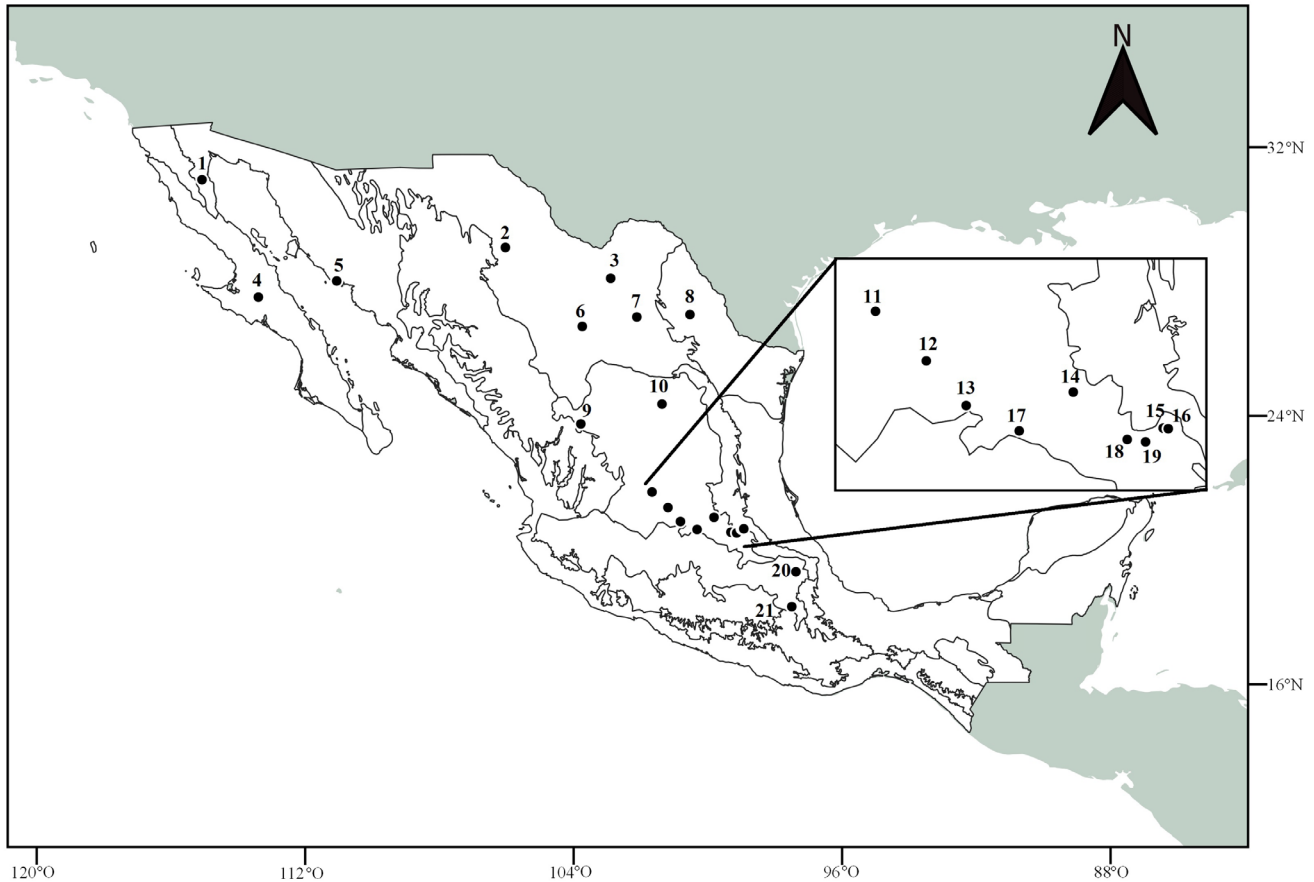
geográfico que ocupa un determinado taxón, considerando la propuesta de [Rzedowski \(1991\)](#), quien reconoció cuatro patrones de endemismo para la flora mexicana, delimitados por regiones naturales y definidos por condiciones fisiográficas, climáticas y edáficas, entre otras. Uno de estos inventarios fue realizado durante esta investigación, cuya área se localiza al noroeste del municipio de Metztlán, Hidalgo, en el ejido de San Pablo Tetlapayac.

Para el análisis PAE se construyó una matriz a partir de presencias-ausencias, donde las columnas correspondieron a las especies y las filas a los 21 centroides de los inventarios florísticos. Para enraizar los cladogramas se incluyó un área externa hipotética codificada con "0". Las especies consideradas como plesiomorfias y autapomorfias geográficas fueron excluidas. La matriz se analizó en el programa NONA ([Goloboff 1999](#)), con una búsqueda heurística, seleccionando un máximo de 1,000 árboles y 100 repeticiones. Para visualizar los cladogramas más parsimoniosos se utilizó WINCLADA ([Nixon 2002](#)), siguiendo el método de Eliminación Progresiva de Caracteres (PAE-PCE) ([Luna-Vega et al. 2000](#), [García-Barros et al. 2002](#)), en la cual se realizaron réplicas donde se elimi-

naron especies de cada clado con índices de consistencia y retención igual que 1, para que otras especies pudieran formar clados nuevos. Finalmente, se obtuvieron él o los árboles de consenso estricto.

Con base en los árboles de consenso estricto se reconocieron en los clados las especies consideradas como homologías geográficas, para las cuales se elaboraron los trazos individuales con el programa ArcView ([ESRI 1999](#)) y la extensión Trazos 2004 ([Rojas 2004](#)) en función de los centroides de cada área analizada. Los trazos generalizados se obtuvieron a partir de la superposición de los trazos individuales obtenidos de los clados del PAE-PCE. Para estudiar los patrones biogeográficos de los matorrales que se localizaron en la Región Xerofítica Mexicana de [Rzedowski \(2006\)](#), se empleó la propuesta de las provincias biogeográficas de la CONABIO ([Arriaga et al. 1997](#)). Cada trazo generalizado se ubicó en estas provincias y se nombraron de acuerdo con las áreas de los listados florísticos correspondientes; además, se relacionaron con las áreas de endemismo ya propuestas por otros autores.

Los nodos se establecieron donde dos o más trazos generalizados se superponen, los cuales se colocaron



**Figura 1.** Ubicación geográfica de los centroides de las floras estudiadas.

sobre el mapa de las provincias biogeográficas referido. La riqueza florística de cada nodo se calculó sumando el número de especies presentes en cada trazo generalizado. Con base en los tipos de vegetación donde se distribuyen, a las especies endémicas utilizadas en el PAE se les determinó su afinidad ecológica, ubicándolas en biomas secos, templados o tropicales, *sensu* Villaseñor & Ortiz (2014).

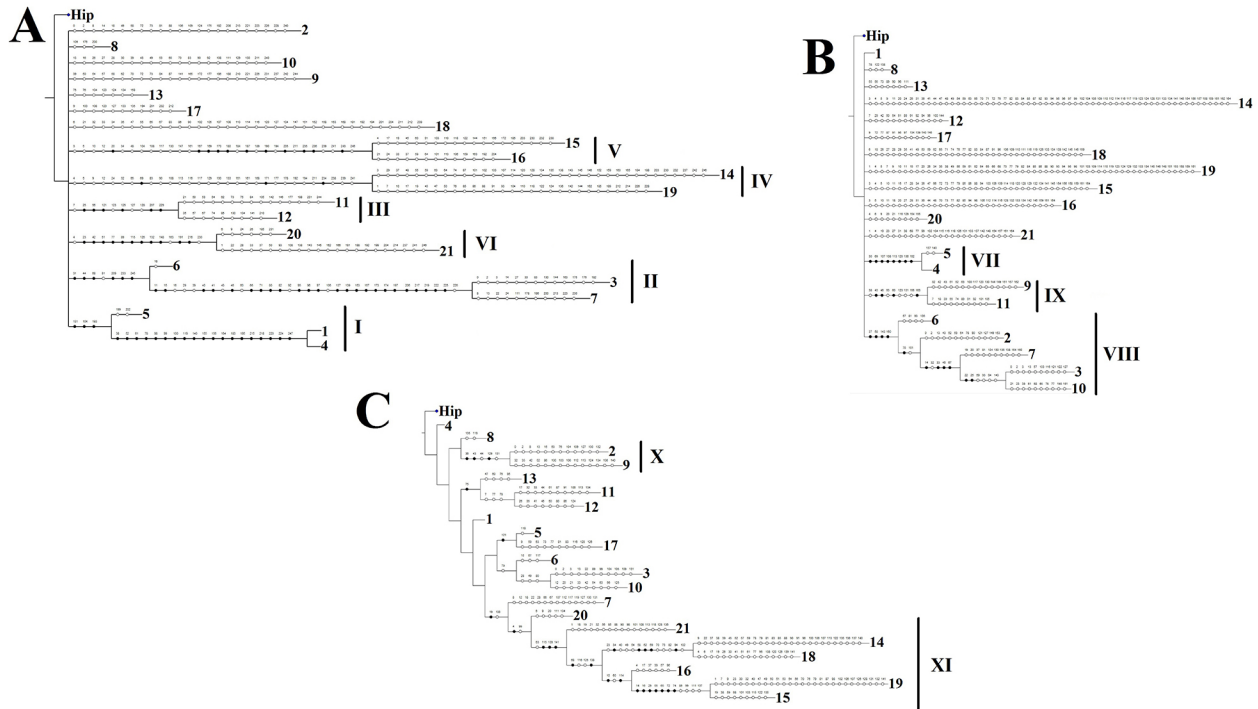
## Resultados

La base de datos quedó conformada inicialmente por 3,466 especies nativas de México, incluidas las inventariadas en este estudio. De éstas se seleccionaron 1,305 especies endémicas del territorio nacional que se distribuyen exclusivamente en el matorral xerófilo o que se comparten con al menos otro bioma; al excluir las autapomorfias (especies restringidas a un solo inventario) y plesiomorfias (especies distribuidas en todos los inventarios), la matriz quedó finalmente conformada por 248 especies, ordenadas de acuerdo con la clasificación de PPG I (2016), Chris-

tenhusz *et al.* (2011) y APG (2016) para los helechos, las gimnospermas y angiospermas respectivamente (Material suplementario, Tabla S1).

En un primer análisis del PAE-PCE con las 248 especies, se obtuvieron 18 árboles igualmente parsimoniosos (448 pasos, IC = 0.55, IR = 0.47). El árbol de consenso estricto tuvo una longitud de 476 pasos, con índices de consistencia y retención de 0.52 y 0.40 respectivamente. A partir de estos resultados se reconocieron 82 especies informativas. En un segundo análisis con 165 especies se registraron cinco árboles más parsimoniosos (341 pasos, IC = 0.48, IR = 0.39). El árbol de consenso estricto tuvo una longitud de 415 pasos e índices de consistencia y retención de 0.39 y 0.14; en esta réplica 23 especies resultaron informativas. Un tercer análisis incluyó 142 especies, con un árbol más parsimonioso (307 pasos, IC = 0.46, IR = 0.35); en esta réplica 22 especies fueron informativas (Figura 2).

Con base en las especies de los clados recuperados del PAE-PCE, se obtuvieron 11 trazos generalizados,



**Figura 2.** A, B. Árboles de consenso estricto de los dos primeros análisis. C. Árbol más parsimonioso del tercer análisis. 1 = San Felipe, Baja California; 2 = Centro de Chihuahua, Chihuahua; 3 = Ocampo, Coahuila; 4 = El Vizcaíno, Baja California Sur; 5 = Cañón Nacapule, Sonora; 6 = Mapimí, Durango; 7 = Cuatro Ciénegas, Coahuila; 8 = Lampazos de Naranjo, Nuevo León; 9 = Sierra de Órganos, Zacatecas; 10 = Concepción del Oro, Zacatecas; 11 = Ojuelos, Jalisco; 12 = San Miguel de Allende, Guanajuato; 13 = Río Laja, Guanajuato; 14 = Río Estórax, Querétaro; 15 = Barranca de Tolantongo; 16 = Porción noroeste de Metztlán, Hidalgo; 17 = La Cañada, Querétaro; 18 = Tecozautla, Hidalgo; 19 = Valle del Mezquital, Hidalgo; 20 = Zona Árida Veracruzana, Veracruz; 21 = Zapotitlán Salinas, Puebla; Hip = Área hipotética. Los números romanos indican los trazos generalizados de la [Figura 3](#) y [Tabla 2](#).

sustentados por al menos dos sinapomorfias geográficas. En el primer análisis se reconocieron seis trazos generalizados: 1) Nacapule-Vizcaíno-San Felipe, 2) Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo, 3) San Miguel Allende-Ojuelos, 4) Mezquital-Río Estórax, 5) Metztlán-Tolantongo y 6) Salinas-Zona Árida Veracruzana. En el segundo análisis se reconocieron tres: 1) Nacapule-Vizcaíno, 2) Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua y 3) Ojuelos-Sierra de Órganos. Finalmente, en el tercero se obtuvieron dos trazos generalizados: 1) Sierra de Órganos-Chihuahua y 2) Salinas-Metztlán-Tolantongo-Mezquital-Tecozautla-Río Estórax ([Figura 3](#), [Tabla 2](#)).

Los trazos generalizados Nacapule-Vizcaíno-San Felipe y Nacapule-Vizcaíno se ubicaron en las provincias de Baja California y Sonora. Los trazos generalizados Sierra de Órganos-Chihuahua, Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo y Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua, este último conforma clados anidados. Estos tres trazos se localizaron en Altiplano Norte, el primero al este de esta provincia y los otros dos en su parte central.

Los trazos generalizados San Miguel de Allende-Ojuelos, Ojuelos-Sierra de Órganos, Mezquital-Río Estórax, Metztlán-Tolantongo y Salinas-Metztlán-Tolantongo-Mezquital-Tecozautla-Río Estórax, se situaron en la provincia Altiplano Sur, los dos primeros al oeste y los otros tres al sureste. Finalmente, el trazo generalizado Salinas-Zona Árida Veracruzana se ubicó al este del Eje Volcánico. Además, se identificaron 13 nodos ([Figura 4](#)), cuya riqueza florística y lugar donde se localizaron se indican en la [Tabla 3](#).

La afinidad ecológica de las especies analizadas, el porcentaje correspondiente a cada bioma y su relación con cada trazo generalizado se muestran en la [Tabla 4](#). Un tercio de ellas se distribuye únicamente en el bioma matorral xerófilo (MXE). Las especies restantes se comparten entre el MXE, el bosque templado (BTEM) y el bosque tropical estacionalmente seco (BTES). Ninguna especie del MXE analizadas se comparte con el bosque tropical húmedo (BTH) o el bosque húmedo de montaña (BHM).



Panbiogeografía de matorrales mexicanos

**Tabla 2.** Especies que definen los trazos generalizados del PAE-PCE y su ubicación en las provincias biogeográficas. I. Nac-Viz-SFe=Nacapule-Vizcaíno-San Felipe. II. Map-Cc-Oca=Mapimi-Cuatrociénegas-Ocampo. III. SMA-Oju=San Miguel Allende-Ojuelos. IV. Mez-Est=Mezquital-Río Estórax. V. Metz-Tol=Metztitlán-Tolantongo. VI. Sal-ZAV=Salinas-Zona Árida Veracruzana. VII. Nac-Viz= Nacapule-Vizcaíno. VIII. Con-Map-Cc-Oca-Chih=Concepción del Oro-Mapimi-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua. IX. Oju-SÓrg=Ojuelos-Sierra de Órganos. X. SÓrg-Chih=Sierra de Órganos-Chihuahua. XI. Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est=Salinas-Metzitlán-Tolantongo-Mezquital-Tecoautla-Río Estórax. \* Especies endémicas de las provincias biogeográficas correspondientes.

Trazos generalizados	Riqueza	Especies	Áreas de endemismo	Provincias biogeográficas (Arriaga et al. 1997)
<b>Primer análisis</b>				
Nac-Viz-SFe	22	<i>Ambrosia carduacea*</i> , <i>Astragalus magdalenae*</i> , <i>A. prorifer*</i> , <i>Atriplex barclayana*</i> , <i>Bryantiella palmeri*</i> , <i>Bursera hindsiana</i> , <i>Coreocarpus parthenioides*</i> , <i>Drymaria holosteoides*</i> , <i>Eriogonum orcuttianum*</i> , <i>Erazzurizia megacarpa*</i> , <i>Eucnide cordata*</i> , <i>Euphorbia tomentulosa*</i> , <i>Galvezia juncea*</i> , <i>Mammillaria hutchinsoniana*</i> , <i>Mentzelia adhaerens*</i> , <i>Nicolletia trifida*</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> , <i>Passiflora palmeri</i> , <i>Phacelia pauciflora*</i> , <i>Sibara angelorum*</i> , <i>S. brandegeana*</i> y <i>Viscainoa geniculata*</i> .	Desierto Sonorense (Rzedowski 1973)	Baja California-Sonora
Map-Cc-Oca	30	<i>Abelia coriacea</i> , <i>Acleisanthes purpusiana*</i> , <i>Astragalus sanguineus</i> , <i>Atriplex prosopidum*</i> , <i>A. stewartii*</i> , <i>Calcicola sericea</i> , <i>Dasyllirion cedrosanum</i> , <i>Drymaria coahuilana</i> , <i>Dryopetalon paysonii*</i> , <i>Erigeron pinkavii*</i> , <i>Euphorbia scopulorum*</i> , <i>Fagonia scoparia*</i> , <i>Flaveria palmeri</i> , <i>Gaillardia gypsophila*</i> , <i>Hemichaena spinulosa*</i> , <i>Milla bryani*</i> , <i>Nerisyrenia castillonii*</i> , <i>Penstemon henricksonii*</i> , <i>Physaria mexicana*</i> , <i>Polygala parrasana*</i> , <i>Portulaca johnstonii*</i> , <i>Randia pringlei</i> , <i>Senna demissa</i> , <i>S. monozyx*</i> , <i>Sphaeralcea endlichii</i> , <i>Sporobolus spiciformis</i> , <i>Sartwellia mexicana</i> , <i>Thelesperma subaequale*</i> , <i>Tidestromia gemmata*</i> y <i>Villarrealia calcicola*</i> .	Desierto Chihuahuense (Rzedowski 1973)	Altiplano Norte (centro)
SMA-Oju	6	<i>Bahia schaffneri</i> , <i>Cyperus calderoniae</i> , <i>Mammillaria rettigiana*</i> , <i>Opuntia cochinerana*</i> , <i>PheMERanthus napiformis</i> y <i>Prunus microphylla</i> .	Zona árida Guanajuato-Jalisciense (en este estudio)	Altiplano Sur (oeste)
Mez-Est	3	<i>Florestina liebmannii*</i> , <i>Painteria revoluta*</i> y <i>Randia purpusii*</i> .	Zona árida Querétaro-Hidalguense (Hernández & Gómez-Hinostrosa 2005)	Altiplano Sur (sureste)
Metz-Tol	10	<i>Fouquieria fasciculata*</i> , <i>Leucaena cuspidata</i> , <i>Meximalva venusta</i> , <i>Mimosa leucaenoides*</i> , <i>M. puberula*</i> , <i>Polyaster boronioides</i> , <i>Salvia hidalgensis*</i> , <i>Syringantha coulteri*</i> , <i>Stachytarpheta acuminata</i> y <i>Tillandsia albida*</i> .	Zona árida Tolantongo-Metzitlán (Hernández & Gómez-Hinostrosa 2005)	Altiplano Sur (sureste)
Sal-ZAV	11	<i>Ageratum tehuacanum*</i> , <i>Echeveria heterosepala*</i> , <i>Gibasis consobrina*</i> , <i>Hemichaena levigata*</i> , <i>Iresine rotundifolia</i> , <i>Mammillaria discolor</i> , <i>Nahuatlea obtusata*</i> , <i>Opuntia huajuapensis*</i> , <i>Pilosocereus chrysacanthus*</i> , <i>Salvia oaxacana*</i> y <i>Zaluzania subcordata*</i> .	Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski 1973)	Eje Volcánico (este)
<b>Segundo análisis</b>				
Nac-Viz	8	<i>Adelia brandegeei*</i> , <i>Calliandra californica*</i> , <i>Colubrina viridis</i> , <i>Cottsia californica</i> , <i>Fouquieria diguetii*</i> , <i>Johnstonella grayi*</i> , <i>Ibervillea sonora*</i> y <i>Ruellia californica*</i> .	Desierto Sonorense (Rzedowski 1973)	Baja California-Sonora

Continúa Tabla 2

Trazos generalizados	Riqueza	Especies	Áreas de endemismo	Provincias biogeográficas (Arriaga <i>et al.</i> 1997)
Con-Map-Cc-Oca-Chih	11	<i>Acourtia parryi</i> , <i>Berberis pinifolia</i> , <i>Bouteloua karwinskii</i> , <i>Calanticaria greggii</i> , <i>Coryphantha poselgeriana*</i> , <i>Leucophyllum laevigatum</i> , <i>Muhlenbergia villiflora</i> , <i>Nama stenophylla</i> , <i>Nolina cespitifera</i> , <i>Sartwellia puberula*</i> y <i>Suaeda palmeri</i> .	Desierto Chihuahuense (Rzedowski 1973)	Altiplano Norte (centro) - Altiplano Sur (norte)
<b>Tercer análisis</b>				
Oju-SÓrg	4	<i>Baccharis occidentalis</i> , <i>Coreopsis rudis</i> , <i>Tridax balsioides</i> y <i>Viola barroetana</i> .	Zona árida Zacatecano-Jalisciense (en este estudio)	Altiplano Sur (oeste)
SÓrg-Chih	3	<i>Brickellia spinulosa*</i> , <i>Gutierrezia conoidea</i> e <i>Ipomopsis pinnata</i> .	Desierto Chihuahuense (Rzedowski 1973)	Altiplano Norte (oeste) - Altiplano Sur (noroeste)
Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est	19	<i>Agave xylonacantha</i> , <i>Bahia pringlei*</i> , <i>Berberis alpina*</i> , <i>Citharexylum oleinum*</i> , <i>Coryphantha delaetiana</i> , <i>Ditaxis heterantha</i> , <i>Echinocactus grusonii*</i> , <i>Ferocactus glaucescens</i> , <i>Hechtia argentea*</i> , <i>Mammillaria compressa*</i> , <i>M. decipiens</i> , <i>M. gracilis*</i> , <i>M. schiedeana</i> , <i>Morkillia mexicana*</i> , <i>Nolina nelsonii</i> , <i>Leucophyllum ambiguum*</i> , <i>Linum scabrellum*</i> , <i>Rhus andrieuxii</i> y <i>Salvia coulteri</i> .	Zona árida Querétaro-Hidalguense y Valle de Tehuacán-Cuicatlán (este estudio)	Altiplano Sur (sureste) - Eje Volcánico (este)

## Discusión

**Análisis panbiogeográfico.** De las 248 especies endémicas de México analizadas, 80 % son propias de la Región Xerofítica Mexicana, una estimación similar ya propuesta por Rzedowski (2006). De las especies analizadas, 127 formaron patrones biogeográficos, de las cuales 79 son exclusivas de alguna provincia de la región estudiada; por otra parte, 48 se comparten entre dos o más provincias, de las cuales 31 se asocian a provincias de la Región Xerofítica y el resto se reparten entre las regiones Caribeña o la Mesoamericana de Montaña *sensu* Rzedowski (2006). Finalmente, de las 121 especies endémicas que no conformaron algún trazo generalizado, 87 son exclusivas de la Región Xerofítica Mexicana.

Los trazos generalizados Nacapule-Vizcaíno-San Felipe y Nacapule-Vizcaíno se ubicaron en el Desierto Sonorense (Rzedowski 1973), en las Provincias biogeográficas de Baja California y Sonora; están definidos por 22 y ocho especies endémicas respectivamente, que se distribuyen principalmente en los estados de Baja California, Baja California Sur y Sonora. Algunas de estas especies son *Ambrosia carduacea*, *Astragalus magdalenae*, *A. prolifer*, *Calliandra californica*, *Fouquieria diguetii*, *Ibervillea sonora*, *Johnstonella grayi*, *Mammillaria hutchinsoniana*, *Ruellia californica* y *Sibara angelorum*. Las zonas áridas de la Península de Baja California tienen una

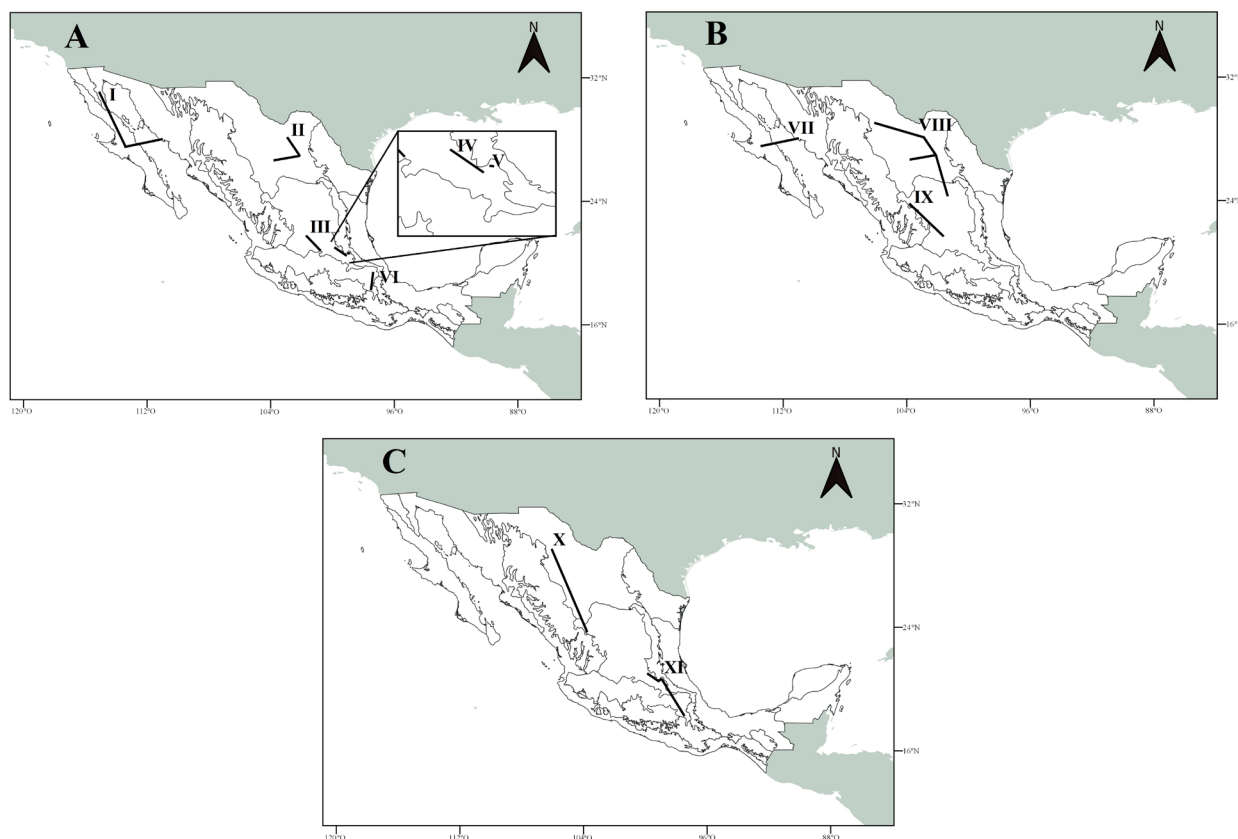
historia vicariante con el desierto de Sonora (Zink *et al.* 2000, Riddle & Hafner 2006). El relativo aislamiento de esta provincia florística del resto de Norteamérica originó la diversificación de muchas especies de distribución restringida, dando a la flora de esta provincia un aspecto peculiar, donde predominan principalmente los matorrales xerófilos (Rzedowski 2006). Sin considerar las especies contenidas en las islas de la península de Baja California, esta provincia florística contiene 348 especies endémicas de plantas vasculares, derivadas en parte por la transición ecotonal de los diferentes tipos de vegetación y los cambios de altitud (Riemman & Ezcurra 2007). El desierto de Sonora comparte 52 % de sus géneros con el Desierto Chihuahuense y 41 % con la zona árida de Hidalgo; estas diferencias se relacionan con factores ecológicos, más que con su aislamiento geográfico, pues el desierto de Sonora es más cálido (Rzedowski 1973).

En la parte central del Desierto Chihuahuense se localizaron los trazos generalizados Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo, Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua y Sierra de Órganos-Chihuahua, este último se extiende hasta la zona árida Guanajuato-Jalisciense. Cabe señalar que el trazo generalizado Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua se ubica en el centro del Altiplano Norte y se obtuvo de clados anidados. Estos trazos contienen 43 especies que se reparten esencialmente en el Altiplano Norte, como *Brick-*

*ellia spinulosa*, *Dryopetalon paysonii*, *Gaillardia gypsophilla* y *Milla bryani*; algunas de las especies que conforman estos trazos se distribuyen hasta Zacatecas, San Luis Potosí y Nuevo León, como *Villarrealia calcicola* (Villaseñor *et al.* 2020) y *Coryphantha poselgeriana*. El Desierto Chihuahuense también destaca por su riqueza de especies endémicas correspondientes a las familias Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae y Cactaceae (Hernández & Gómez-Hinostrosa 2005, Balleza & Villaseñor 2011, Villarreal-Quintanilla *et al.* 2017). Los trazos generalizados San Miguel de Allende-Ojuelos y Ojuelos-Sierra de Órganos, se ubicaron en el oeste del Altiplano Sur, en los límites con la provincia Sierra Madre Occidental. Cada trazo se define por seis y cuatro especies respectivamente, que se relacionan principalmente con las zonas templadas de la Sierra Madre Occidental y el Eje Volcánico, más que con otras zonas áridas del Altiplano; entre estas especies están *Baccharis occidentalis*, *Coreopsis rudis* y *Prunus microphylla*. Los trazos generalizados Mezquital-Río Es-

tórax, Metztitlán-Tolantongo y Salinas-Metztitlán-Tolantongo-Mezquital-Tecoautla-Río Estórax, se situaron en el sureste del Altiplano Sur y el este del Eje Volcánico; están constituidos por 32 especies que se distribuyen primordialmente en la zona árida de Querétaro e Hidalgo, entre ellas *Echinocactus grusonii*, *Leucophyllum ambiguum*, *Nolina nelsonii* y *Painteria revoluta*.

Los últimos ocho trazos generalizados se ubicaron en áreas que otros autores como Rzedowski (2006) y Morrone *et al.* (2017) reconocen como una sola provincia florística, denominada, Altiplanicie o Desierto Chihuahuense, que se extiende desde Chihuahua y Coahuila, hasta Tlaxcala y Puebla. Esta provincia es la de mayor superficie en México y el número de especies endémicas es considerable; su riqueza se debe a la gran diversidad de sustratos, entre ellos los suelos gipsófilos. En esta provincia florística predominan los matorrales xerófilos, seguidos de los pastizales y los bosques espinosos (Rzedowski 2006). Estudios filogeográficos en plantas y animales indican que tanto el



**Figura 3.** Trazos generalizados del PAE-PCE, proyectados sobre el mapa de provincias biogeográficas de Arriaga *et al.* (1997). A. I = Nacapule-Vizcaíno-San Felipe, II = Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo, III = San Miguel Allende-Ojuelos, IV = Mezquital-Río Estorax, V = Metztitlán-Tolantongo, VI = Salinas-Zona Árida Veracruzana. B. VII = Nacapule-Vizcaíno, VIII = Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua, IX = Ojuelos-Sierra de Órganos. C. X = Sierra de Órganos-Chihuahua, XI = Salinas-Metztitlán-Tolantongo-Mezquital-Tecoautla-Río Estórax.



**Tabla 3.** Especies, trazos generalizados que definen los nodos y floras donde se localizan.

Nodos	Trazos generalizados	Riqueza	Especies	Flora donde se encuentra el nodo
Vizcaíno	Nac-Viz-SFe y Nac-Viz	30	<i>Adelia brandegeei</i> , <i>Ambrosia carduacea</i> , <i>Astragalus magdalenae</i> , <i>A. proriger</i> , <i>Atriplex barclayana</i> , <i>Bryantiella palmeri</i> , <i>Bursera hindsiana</i> , <i>Calliandra californica</i> , <i>Colubrina viridis</i> , <i>Coreocarpus parthenioides</i> , <i>Cottsia californica</i> , <i>Drymaria holosteoides</i> , <i>Eriogonum orcuttianum</i> , <i>Errazurizia megacarpa</i> , <i>Eucnide cordata</i> , <i>Euphorbia tomentulosa</i> , <i>Fouquieria diguetii</i> , <i>Galvezia juncea</i> , <i>Johnstonella grayi</i> , <i>Ibervillea sonora</i> , <i>Mammillaria hutchinsoniana</i> , <i>Mentzelia adhaerens</i> , <i>Nicotletia trifida</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> , <i>Passiflora palmeri</i> , <i>Phacelia pauciflora</i> , <i>Ruellia californica</i> , <i>Sibara angelorum</i> , <i>S. brandegeana</i> y <i>Viscainoa geniculata</i> .	El Vizcaíno, Baja California Sur ( <a href="#">León de la Luz et al. 1995</a> ).
Nacapule	Nac-Viz-SFe y Nac-Viz	11	<i>Adelia brandegeei</i> , <i>Calliandra californica</i> , <i>Cottsia californica</i> , <i>Eucnide cordata</i> , <i>Euphorbia tomentulosa</i> , <i>Fouquieria diguetii</i> , <i>Johnstonella grayi</i> , <i>Ibervillea sonora</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> y <i>Ruellia californica</i> .	Cañón Nacapule, Sonora ( <a href="#">Felger 1999</a> ).
Chihuahua	Con-Map-Cc-Oca-Chih y SÓrg-Chih	7	<i>Acourtia parryi</i> , <i>Brickellia spinulosa</i> , <i>Coryphantha poselgeriana</i> , <i>Gutierrezia conoidea</i> <i>Ipomopsis pinnata</i> , <i>Leucophyllum laevigatum</i> y <i>Sartwellia puberula</i> .	Centro de Chihuahua, Chihuahua (Estrada-Castillón & Villarreal-Quintanilla 2010).
Ocampo	Con-Map-Cc-Oca-Chih y Map-Cc-Oca	39	<i>Abelia coriacea</i> , <i>Acleisanthes purpusiana</i> , <i>Acourtia parryi</i> , <i>Astragalus sanguineus</i> , <i>Atriplex prosopidum</i> , <i>A. stewartii</i> , <i>Berberis pinifolia</i> , <i>Calanticaria greggii</i> , <i>Calcicola sericea</i> , <i>Coryphantha poselgeriana</i> , <i>Dasyliirion cedrosanum</i> , <i>Drymaria coahuilana</i> , <i>Dryopetalon paysonii</i> , <i>Erigeron pinkavii</i> , <i>Euphorbia scopulorum</i> , <i>Fagonia scoparia</i> , <i>Flaveria palmeri</i> , <i>Gaillardia gypsophila</i> , <i>Hemichaena spinulosa</i> , <i>Leucophyllum laevigatum</i> , <i>Milla bryani</i> , <i>Nama stenophylla</i> , <i>Nerisyrenia castillonii</i> , <i>Nolina cespitifera</i> , <i>Penstemon henricksonii</i> , <i>Physaria mexicana</i> , <i>Polygala parrasana</i> , <i>Portulaca johnstonii</i> , <i>Randia pringlei</i> , <i>Senna demissa</i> , <i>S. monozyx</i> , <i>Sphaeralcea endlichii</i> , <i>Sporobolus spiciformis</i> , <i>Sartwellia mexicana</i> , <i>S. puberula</i> , <i>Suaeda palmeri</i> , <i>Thelesperma subaequale</i> , <i>Tidestromia gemmata</i> y <i>Villarrealia calcicola</i> .	Ocampo, Coahuila ( <a href="#">Villarreal-Quintanilla 2001</a> ).
Mapimí	Con-Map-Cc-Oca-Chih y SÓrg-Chih	10	<i>Acleisanthes purpusiana</i> , <i>Acourtia parryi</i> , <i>Fagonia scoparia</i> , <i>Flaveria palmeri</i> , <i>Leucophyllum laevigatum</i> , <i>Nama stenophylla</i> , <i>Randia pringlei</i> , <i>Sartwellia puberula</i> , <i>Sporobolus spiciformis</i> y <i>Tidestromia gemmata</i> .	Mapimí, Durango ( <a href="#">García-Arévalo 2002</a> )

Panbiogeografía de matorrales mexicanos

Continúa Tabla 3

Nodos	Trazos generalizados	Riqueza	Especies	Flora donde se encuentra el nodo
Cuatrociénegas	Con-Map-Cc-Oca-Chih y SÓrg-Chih	36	<i>Abelia coriacea</i> , <i>Acleisanthes purpusiana</i> , <i>Astragalus sanguineus</i> , <i>Atriplex prosopidum</i> , <i>A. stewartii</i> , <i>Berberis pinifolia</i> , <i>Calanticaria greggii</i> , <i>Calcicola sericea</i> , <i>Coryphantha poselgeriana</i> , <i>Dasyllirion cedrosanum</i> , <i>Drymaria coahuilana</i> , <i>Dryopetalon paysonii</i> , <i>Erigeron pinkavii</i> , <i>Euphorbia scopulorum</i> , <i>Fagonia scoparia</i> , <i>Flaveria palmeri</i> , <i>Gaillardia gypsophila</i> , <i>Hemichaena spinulosa</i> , <i>Milla bryani</i> , <i>Nama stenophylla</i> , <i>Nerisyrenia castillonii</i> , <i>Nolina cespitifera</i> , <i>Penstemon henricksonii</i> , <i>Physaria mexicana</i> , <i>Polygala parrasana</i> , <i>Portulaca johnstonii</i> , <i>Randia pringlei</i> , <i>Sartwellia mexicana</i> , <i>S. puberula</i> , <i>Senna demissa</i> , <i>S. monozyx</i> , <i>Sphaeralcea endlichii</i> , <i>Sporobolus spiciformis</i> , <i>Suaeda palmeri</i> , <i>Thelesperma subaequale</i> , <i>Tidestromia gemmata</i> y <i>Villarrealia calcicola</i> .	Cuatrociénegas, Coahuila ( <a href="#">Pinkava 1984</a> )
Ojuelos	Oju-SÓrg y SMA-Oju	7	<i>Baccharis occidentalis</i> , <i>Brickellia spinulosa</i> , <i>Coreopsis rudis</i> , <i>Gutierrezia conoidea</i> , <i>Ipomopsis pinnata</i> , <i>Tridax balbisioides</i> y <i>Viola barroetana</i> .	Ojuelos, Jalisco ( <a href="#">Harker et al. 2008</a> ).
Órganos	SÓrg-Chih y Oju-SÓrg	10	<i>Baccharis occidentalis</i> , <i>Bahia schaffneri</i> , <i>Cyperus calderoniae</i> , <i>Coreopsis rudis</i> , <i>Mammillaria rettigiana</i> , <i>Opuntia cochinerana</i> , <i>Phemeranthus napiformis</i> , <i>Prunus microphylla</i> , <i>Tridax balbisioides</i> y <i>Viola barroetana</i> .	Sierra de Órganos, Zacatecas ( <a href="#">Enriquez Enriquez et al. 2003</a> ).
Estórax	Mez-Est y Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est	7	<i>Citharexylum oleinum</i> , <i>Florestina liebmannii</i> , <i>Linum scabrellum</i> , <i>Leucophyllum ambiguum</i> , <i>Mammillaria compressa</i> , <i>Morkillia mexicana</i> , <i>Painteria revoluta</i> y <i>Randia purpusii</i> .	Río Estórax, Querétaro ( <a href="#">Zamudio 1984</a> ).
Mezquital	Mez-Est y Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est	14	<i>Berberis alpina</i> , <i>Citharexylum oleinum</i> , <i>Ferocactus glaucescens</i> , <i>Florestina liebmannii</i> , <i>Hechtia argentea</i> , <i>Leucophyllum ambiguum</i> , <i>Linum scabrellum</i> , <i>Mammillaria compressa</i> , <i>M. gracilis</i> , <i>M. schiedeana</i> , <i>Nolina nelsonii</i> , <i>Painteria revoluta</i> , <i>Randia purpusii</i> , y <i>Rhus andrieuxii</i> .	Valle del Mezquital, Hidalgo ( <a href="#">López 1996</a> ).
Tolantongo	Metz-Tol y Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est	21	<i>Agave xylonacantha</i> , <i>Berberis alpina</i> , <i>Citharexylum oleinum</i> , <i>Ferocactus glaucescens</i> , <i>Fouquieria fasciculata</i> , <i>Leucaena cuspidata</i> , <i>Leucophyllum ambiguum</i> , <i>Mammillaria gracilis</i> , <i>M. schiedeana</i> , <i>Meximalva venusta</i> , <i>Mimosa leucaenoides</i> , <i>M. puberula</i> , <i>Morkillia mexicana</i> , <i>Nolina nelsonii</i> , <i>Polyaster boronioides</i> , <i>Rhus andrieuxii</i> , <i>Salvia coulteri</i> , <i>S. hidalgensis</i> , <i>Syringantha coulteri</i> , <i>Stachytarpheta acuminata</i> y <i>Tillandsia albida</i> .	Barranca de Tolantongo, Hidalgo ( <a href="#">Hiriart 1983</a> ).
Metztitlán	Metz-Tol y Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est	17	<i>Agave xylonacantha</i> , <i>Citharexylum oleinum</i> , <i>Fouquieria fasciculata</i> , <i>Leucophyllum ambiguum</i> , <i>Leucaena cuspidata</i> , <i>Linum scabrellum</i> , <i>Mammillaria compressa</i> , <i>Meximalva venusta</i> , <i>Mimosa leucaenoides</i> , <i>M. puberula</i> , <i>Morkillia mexicana</i> , <i>Polyaster boronioides</i> , <i>Salvia coulteri</i> , <i>S. hidalgensis</i> , <i>Syringantha coulteri</i> , <i>Stachytarpheta acuminata</i> y <i>Tillandsia albida</i> .	Porción noroeste de Metztitlán, Hidalgo ( <a href="#">Morales-Garduño 2019</a> ).

Continúa Tabla 3

Nodos	Trazos generalizados	Riqueza	Especies	Flora donde se encuentra el nodo
Salinas	Sal-Metz-Tol-Mez-Teco-Est y Sal-ZAV	14	<i>Ageratum tehuacanum</i> , <i>Citharexylum oleinum</i> , <i>Echeveria heterosepala</i> , <i>Gibasis consobrina</i> , <i>Hemichaena levigata</i> , <i>Iresine rotundifolia</i> , <i>Linum scabrellum</i> , <i>Mammillaria discolor</i> , <i>Morkillia mexicana</i> , <i>Nahuatlea obtusata</i> , <i>Opuntia huajuapensis</i> , <i>Pilosocereus chrysacanthus</i> , <i>Salvia oaxacana</i> y <i>Zaluzania subcordata</i> .	Zapotitlán Salinas, Puebla ( <a href="#">Arias et al. 2001</a> ).

norte como el sur del Altiplano, se relacionan con la historia evolutiva de algunos taxones, como *Agave lechuguilla* ([Scheinvar et al. 2017](#)), *Berberis trifoliolata* ([Angulo et al. 2017](#)), *Ephedra compacta* ([Loera et al. 2017](#)), *Larrea tridentata* ([Duran et al. 2005](#)) y el clado *Leucophyllum pringlei* ([Gándara & Sosa 2014](#)), entre otros.

Cabe resaltar que en este análisis no se registraron especies que identifiquen a la Altiplanicie Mexicana como una sola área fitogeográfica ([Rzedowski 2006](#)); no obstante, algunas especies, como *Achnatherum editorum*, *Callisia navicularis*, *Dalea melantha*, *Echinocactus platyacanthus*, *Juniperus angosturana*, *Opuntia azurea*, *O. stenopetala*, *Townsendia mexicana*, *Tradescantia brachyphylla* y *Xerospiraea hartwegiana*, indicarían que han evolucionado tanto en el norte como en el sur de esta provincia, e incluso en las regiones montañosas de México, como las sierras Madre Occidental, Oriental y el Eje Volcánico.

El trazo generalizado Salinas-Zona Árida Veracruzana, se localizó al este de la provincia Eje Volcánico; contiene 11 especies endémicas que se distribuyen principalmente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, como *Ageratum tehuacanum*, *Mammillaria discolor*, *Nahuatlea obtusata*, *Opuntia huajuapensis* y *Salvia oaxacana*. El Eje Volcánico aisló esta provincia de las zonas áridas ubicadas en el Altiplano Mexicano ([Halffter et al. 2012](#), [Halffter & Morrone 2017](#)). La flora del Eje Volcánico se relaciona más con la Depresión del Balsas, aunque también se vincula con las regiones áridas del centro y norte de México ([Rzedowski 1973, 2006](#)). En aproximadamente 10,000 km<sup>2</sup>, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán alberga entre 10 y 13 % de la flora vascular mexicana, con más de 3,000 especies y 365 endemismos ([Pérez-Valladares et al. 2019](#)).

El PAE realizado en este estudio sobre las zonas áridas de México, sugiere que su flora tiene una mayor afinidad con el reino Neártico, resultado que también apoya [Morrone \(2005, 2019\)](#), quien relaciona este patrón con un clima templado. Sin embargo, [Rzedowski \(2006\)](#) con-

sidera que esta flora tiene mayor afinidad con el reino Neotropical. Un estudio reciente sobre las relaciones florísticas de México indica que su flora contiene 772 géneros neotropicales, 704 neárticos, 323 con distribución en América y 904 son cosmopolitas ([Villaseñor et al. 2020](#)). De acuerdo con estos datos, la flora mexicana tiene una mayor afinidad con el Neotrópico; sin embargo, el número mayor de géneros endémicos (232) de la Región Xerofítica Mexicana son de afinidad neártica, excepto en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se plantea que las zonas áridas y semiáridas forman una barrera ecológica entre los reinos Neártico y Neotropical, que en América es compleja debido a que tiene una temperatura media anual heterogénea ([Ficetola et al. 2017](#), [Echeverría-Londoño et al. 2018](#)).

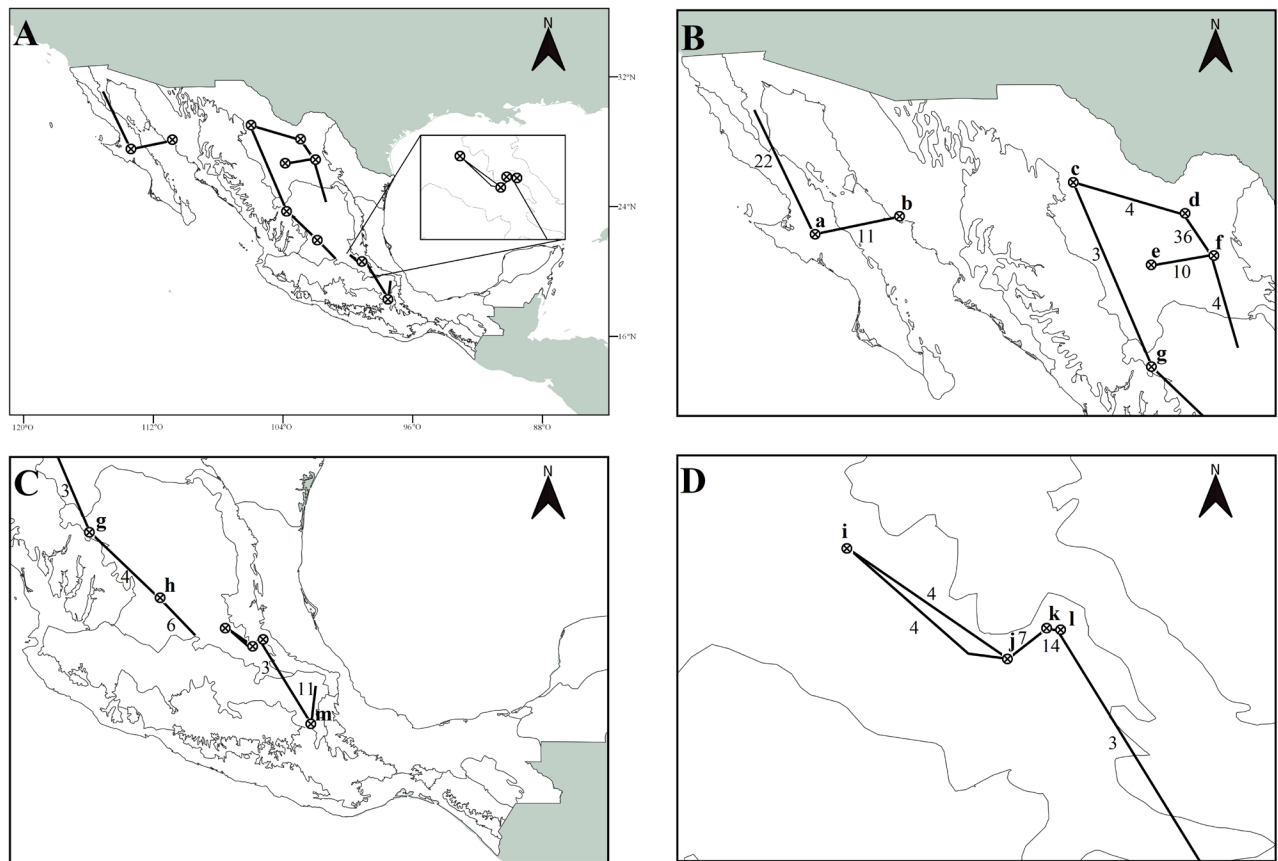
Los patrones sobre la distribución geográfica de las zonas áridas de México obtenidos en este estudio son similares a los propuestos por otros autores. [Rzedowski \(1973\)](#) delimitó el Desierto Sonorense, Desierto Chihuahuense (Altiplano Norte), Valle del Mezquital y Valle de Tehuacán-Cuicatlán; en este estudio además se reconoció la zona árida Guanajuato-Jalisciense. En el Desierto Chihuahuense [Morafka \(1977\)](#) reconoció cuatro subprovincias: Transpecos, Mapimí, Salado y Río Pánuco; cuatro de los trazos generalizados de este estudio se agruparon en estas subprovincias y apoyan en parte la regionalización del autor. Mapimí está definida principalmente por el trazo Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua e incluyen a *Nerisyrenia castilloni* y *Sartwellia mexicana*, que también indica Morafka; estos trazos se prolongan hacia el norte y sur, e incluyen las subprovincias Transpecos y Salado, aunque no se registraron especies propias para estas dos subprovincias. Río Pánuco está delimitada por los trazos Mezquital-Río Estórax, Metztlán-Tolantongo, Salinas-Zona Árida Veracruzana y Salinas-Metztlán-Tolantongo-Mezquital-Tecoautla-Río Estórax y que [Morafka \(1977\)](#) consideró como un refugio pleistocénico.

En función de las especies endémicas de Cactaceae, el Desierto Chihuahuense se dividió en tres subregiones: Central, Oriental y Meridional (Hernández *et al.* 2004). Se ha considerado que este desierto es difícil de delimitar. Morrone (2005) señaló que esta provincia podría separarse en dos distritos, norte y sur, y la considera como una ecorregión denominada Desierto Chihuahuense (Morrone *et al.* 2017), con dos distritos, el Chihuahuense que corresponde a la parte norte y el Zacatecano a la porción sur. Los resultados de este estudio apoyan esta propuesta, para el distrito Chihuahuense se encuentran *Acleisanthes purpusiana*, *Atriplex prosopidum*, *A. stewartii*, *Dryopetalon paysonii*, *Erigeron pinkavii*, *Euphorbia scopulorum*, *Fagonia scoparia*, *Gaillardia gypsophila*, *Hemichaena spinulosa*, *Milla bryani*, *Nerisyrenia castillonii*, *Penstemon henricksonii*, *Physaria mexicana*, *Polygala parrasana*, *Portulaca johnstonii*, *Senna monozyx*, *Thelesperma subaequale*, *Tidestromia gemmata* y *Villarrealia calcicola*; y para el distrito Zacatecano *Echinocactus grusonii*, *Flo-*

*restina liebmannii*, *Fouquieria fasciculata*, *Hechtia argentea*, *Leucophyllum ambiguum*, *Mimosa leucaenoides*, *M. puberula*, *Painteria revoluta*, *Randia purpusii*, *Salvia hidalgensis*, *Syringantha coulteri* y *Tillandsia albida*.

Los trazos generalizados del suroeste de la Altiplanicie sugieren otra zona árida que tiene una estrecha relación con las especies del centro de Chihuahua, y se extiende hasta Jalisco y Guanajuato. Este trazo no se había identificado en otros estudios, pero probablemente compartan una historia evolutiva con las regiones montañosas de México, principalmente con la Sierra Madre Occidental y el Eje Volcánico. Los trazos registrados en este estudio refuerzan y apoyan la propuesta de dividir la provincia biogeográfica Desierto Chihuahuense, en al menos tres distritos, Chihuahuense, Guanajuato-Jalisciense y Quere­tano-Hidalguense.

**Nodos.** Los nodos se ubicaron en las provincias biogeográficas de Baja California, Sonora, Altiplano Norte, Alti-



**Figura 4.** A. Localización de los nodos en el mapa de provincias biogeográficas de Arriaga *et al.* (1997). B, C, D. Riqueza florística de los trazos generalizados. a = Vizcaíno, b = Nacapule, c = Chihuahua, d = Ocampo, e = Mapimí, f = Cuatrociénegas, g = Ojuelos, h = Órganos, i = Estórax, j = Mezquitlan, k = Tolantongo, l = Mezquitlán, m = Salinas. ⊗ = Nodos. Los números indican la riqueza de especies de cada trazo.

plano Sur y Eje Volcánico. Los nodos Vizcaíno, Ocampo y Cuatrociénegas registraron la mayor riqueza de endemismos, con 30, 39 y 36 especies respectivamente, y se ubicaron en las provincias de Baja California y Altiplano Norte. Si bien estas zonas comparten una gran cantidad de especies, sólo 24 de ellas son propias del Desierto Sonorense, mientras que 23 son endémicas del Altiplano Norte. La riqueza de especies endémicas de estos nodos se relaciona con su aislamiento geográfico y las adaptaciones de las plantas a la aridez, como ocurre en El Vizcaíno, Baja California Sur y en Cuatrociénegas, Coahuila.

En el Altiplano Sur la riqueza de endemismos varía entre 7 y 21 y en el Eje Volcánico únicamente se registró el nodo Salinas con 14 especies endémicas. Las áreas de las provincias biogeográficas Altiplano Norte y Sur, donde se ubicaron la mayoría de los nodos son más complejas, pues contienen especies con diferentes historias, ya que se comparten entre dos o más provincias. Por ejemplo, *Gutierrezia conoidea*, *Ipomopsis pinnata*, *Tridax balbisioides* y *Viola barroetana* también se distribuyen en la Sierra Madre Occidental y *Citharexylum oleinum*, *Iresine rotundifolia*, *Linum scabrellum*, *Mammillaria discolor* y *Morkillia mexicana* incluso están en el Eje Volcánico. Estos nodos probablemente indican relaciones entre las provincias biogeográficas Sierra Madre Occidental y Altiplano Sur en su parte oeste, donde se ubican los nodos Órganos y Ojuelos. Los nodos Tolantongo y Metztitlán vinculan la Sierra Madre Oriental y el Altiplano Sur en su porción este.

*Las especies endémicas y su relación con los biomas.* Los endemismos se distribuyen de manera particular en cada uno de los trazos generalizados y en diferentes biomas. Las especies de los trazos generalizados Nacapule-Vizcaíno-San Felipe y Nacapule-Vizcaíno, se relacionan con climas secos a muy secos y se distribuyen principalmente en MXE y BTES; para el primer bioma se pueden indicar *Astragalus magdalенаe*, *Bryantiella palmeri*, *Drymaria holosteoides*, *Nicolletia trifida* y *Sibara angelorum*, para el segundo *Bursera hindsiana*, *Euphorbia tomentulosa*, *Fouquieria diguetii*, *Ibervillea sonoraе* y *Ruellia californica*. Las especies de los trazos generalizados Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo, Concepción del Oro-Mapimí-Cuatrociénegas-Ocampo-Chihuahua y Sierra de Órganos-Chihuahua, se encuentran esencialmente en el MXE y tienen una menor relación con el BTEM, por ejemplo, *Atriplex prosopidum*, *Bouteloa karwinskii*, *Drymaria coahuilana*, *Fagonia scoparia* y *Milla bryani*. Por otro lado, las especies de los trazos restantes se reparten fundamentalmente entre el MXE y BTEM, entre ellas *Baccharis occidentalis*, *Cyperus calderoniae*, *Leucaena cuspidata*, *Leucophyllum ambiguum* y *Opuntia huajuapensis*. Cabe destacar que ninguna de las especies endémicas analizadas del MXE se comparten con el BHM y el BTH.

Con base en este análisis panbiogeográfico se apoya el reconocimiento de cinco zonas áridas de México: Desierto Sonorense, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Desierto Chihuahuense, zona árida Guanajuato-Jalisciense y la zona

**Tabla 4.** Número de especies endémicas que definen los trazos generalizados y su distribución en biomas tropicales y secos. MXE=matorral xerófilo, BTEM=bosque templado, BHM=bosque húmedo de montaña, BTES=bosque tropical estacionalmente seco, BTH=bosque tropical húmedo. Los números romanos corresponden a los trazos generalizados de la [Tabla 2](#) y [Figura 2](#).

Biomas	Número de especies	Trazos generalizados										
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
MXE	85	15	18	2	1	7	1	0	7	0	2	3
MXE+BTEM	130	1	12	4	2	2	9	0	4	4	1	14
MXE+BHM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MXE+BTES	33	6	0	0	0	1	1	8	0	0	0	2
MXE+BTH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



árida Queretano-Hidalguense. Es probable que las últimas cuatro áreas constituyeran un desierto único, el cual se fragmentó por eventos geológicos y climáticos. En estas zonas áridas se han diversificado especies propias de matorral xerófilo, algunas de ellas se comparten con el bosque templado y el bosque tropical estacionalmente seco. Los nodos indicados en este estudio permitieron reconocer zonas complejas porque contienen especies con diferentes historias que se comparten entre dos o más provincias biogeográficas. Algunas áreas identificadas contienen riqueza alta de endemismos que deberían ser conservadas.

### Agradecimientos

Esta investigación fue respaldada por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, DGAPA, UNAM, convenio IN214318, cuyo responsable fue el segundo autor. También se agradece a las autoridades ejidales de San Pablo Tetlapayac, Metztlán, Hidalgo, por permitirnos el acceso a la zona de estudio. A Ramiro Ríos por su apoyo en el trabajo de campo, y a dos revisores anónimos cuyos comentarios mejoraron sustancialmente el escrito final.

### Material suplementario

El material suplementario de este trabajo puede ser consultado en la siguiente liga: <https://doi.org/10.17129/botsci.2773>.

### Literatura citada

- Angulo DF, Amarilla LD, Anton AM, Sosa V. 2017. Colonization in North American arid lands: The journey of agarito (*Berberis trifoliolata*) revealed by multilocus molecular data and packrat midden fossil remains. *Plos One* **12**: e0168933. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168933>
- APG [Angiosperm Phylogeny Group] 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**: 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Arias TAA, Valverde M, Reyes J. 2001. *Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. México, DF: Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 968-8174580
- Arriaga L, Aguilar C, Espinosa-Organista D, Jiménez R. 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. México, DF: Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Balleza JJ, Villaseñor JL. 2011. Contribución del estado de Zacatecas (México) a la conservación de la riqueza florística del Desierto Chihuahuense. *Acta Botanica Mexicana* **94**: 61-89. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm94.2011.271>
- Briones OL. 1986. *Notas geográficas sobre la vegetación y flora de Lampazos de Naranjo, Nuevo León, México. Reporte Científico No. 4*. Linares: Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Silvicultura y Manejo de Recursos Renovables, Unidad Linares.
- Cabrera-Luna J, Gómez-Sánchez AM. 2005. Análisis florístico de La Cañada, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **77**: 35-50. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1711>
- Christenhusz MJ, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* **19**: 55-70. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.3>
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad] 2020. *Matorral*. <https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/Matorral> (accessed August 18, 2020).
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. New York: Oxford University Press. ISBN: 0195074416.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Argentina, Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica. ISBN 987-97012-4-0
- Crisci JV. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* **28**: 157-168. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00523.x>
- Croizat L. 1973. La "panbiogeographia" in breve. *Webbia* **28**: 189-226. DOI: <https://doi.org/10.1080/00837792.1973.10669999>
- Dávila P, Arizmendi M del C, Valiente-Banuet A, Villaseñor JL, Casas A, Lira R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **11**: 421-442. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1014888822920>
- Delgadillo-Rodríguez J, Macías-Rodríguez MA. 2002. Componente florístico del Desierto de San Felipe, Baja California, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **70**: 45-65. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1654>

- Duran KL, Lowrey TK, Parmenter RR, Lewis PO. 2005. Genetic diversity in Chihuahuan Desert populations of creosotebush (Zygophyllaceae: *Larrea tridentata*). *American Journal of Botany* **92**: 722-729. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.92.4.722>
- Echeverría-Londoño S, Enquist BJ, Neves DM, Violle C, Boyle B, Kraft NJ, Maitner BS, McGill B, Peet RK, Sandel B, Smith SA, Svenning J-C, Wiser SK, Kerkhoff AJ. 2018. Plant functional diversity and the biogeography of biomes in North and South America. *Frontiers in Ecology and Evolution* **6**: 219. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00219>
- Enríquez-Enríquez ED, Koch SD, González-Elizondo MS. 2003. Flora y vegetación de la Sierra de Órganos, Municipio de Sombrerete, Zacatecas, México. *Acta Botanica Mexicana* **64**: 45-89. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm64.2003.928>
- Escalante T, Noguera-Urbano EA, Corona W. 2018. Track analysis of the Nearctic region: Identifying complex areas with mammals. *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research* **56**: 466-477. DOI: <https://doi.org/10.1111/jzs.12211>
- ESRI [Environmental Systems Research Institute]. 1999. ArcGIS 10.1. Redlands, California.
- Estrada-Castillón E, Villarreal-Quintanilla JA. 2010. Flora del centro del estado de Chihuahua, México. *Acta Botanica Mexicana* **92**: 51-118. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm92.2010.283>
- Felger RS. 1999. The flora of Cañón de Nacapule: a desert-bounded tropical canyon near Guaymas, Sonora, Mexico. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* **35**: 1-42.
- Ficetola GF, Mazel F, Thuiller W. 2017. Global determinants of zoogeographical boundaries. *Nature Ecology and Evolution* **1**: 0089. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0089>
- Gándara E, Sosa V. 2014. Spatio-temporal evolution of *Leucophyllum pringlei* and allies (Scrophulariaceae): a group endemic to North American xeric regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **76**: 93-10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.02.027>
- García-Arévalo A. 2002. Vascular plants of the Mapimí Biosphere Reserve, México: a checklist. *Sida* **20**: 797-807.
- García-Barros E, Gurrea P, Lucíañez MaJ, Martín CJ, Munguira ML, Moreno JC, Sainz H, Sanz MaJ, Simón JC. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* **29**: 109-124. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00653.x>
- Goloboff PA. 1999. Nona, v.2.0. Program and documentation.
- González-Zamora A, Luna-Vega I, Villaseñor JL, Ruíz-Jiménez A. 2007. Distributional patterns and conservation of species of Asteraceae (asters etc.) endemic to eastern Mexico: A panbiogeographical approach. *Systematics and Biodiversity* **5**: 135-144. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1477200006002192>
- Grehan JR. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida. In: Jorge LIB, Juan JM, eds. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. México, DF: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 181-195. ISBN: 970-32-0498-8.
- Gutiérrez J, Solano E. 2014. Afinidades florísticas y fitogeográficas de la vegetación del municipio de San José Iturbide, Guanajuato, México. *Acta Botanica Mexicana* **107**: 27-65. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm107.2014.203>
- Halføter G, Verdú JR, Moreno CE, Halføter V. 2012. Historical and ecological determinants of dung beetle assemblages in two arid zones of central Mexico. *Journal of Arid Environments* **76**: 54-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.06.013>
- Halføter G, Morrone JJ. 2017. An analytical review of Halføter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa* **4226**: 1-46. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4226.1.1>
- Harker M, García-Rubio LA, Riojas-López ME. 2008. Composición florística de cuatro hábitats en el Rancho Las Papas de Arriba, Municipio de Ojuelos de Jalisco, Jalisco, México. *Acta Botanica Mexicana* **85**: 1-29. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm85.2008.1069>
- Heads M. 2004. What is a node? *Journal of Biogeography* **31**: 1883-1891. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01201.x>
- Hernández HM, Gómez-Hinostrosa C, Goettsch B. 2004. Checklist of Chihuahuan Desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* **9**: 51-68.
- Hernández HM, Gómez-Hinostrosa C. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region. In: Jean-Luc EC, Gerardo C, Richard SF. eds. *Biodiversity, Ecosystems and Conservation in Northern Mexico*. New York: Oxford University Press, pp. 264-275. ISBN: 9780195156720.
- Hiriart VP. 1983. *Vegetación y fitogeografía de la Ba-*

- rranca de Tolantongo, Hidalgo, México. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- León de la Luz JL, Coria BR del C, Cansino J. 1995. Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, Baja California Sur. In: Instituto de Biología, ed. *Listados Florísticos de México XI*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Loera I, Ickert-Bond SM, Sosa V. 2017. Pleistocene refugia in the Chihuahuan Desert: The phylogeographic and demographic history of the gymnosperm *Ephedra compacta*. *Journal of Biogeography* **44**: 2706-2716. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13064>
- López BVH. 1996. *Estudio sinicológico de los bosques piñoneros del Valle del Mezquital, Hidalgo*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Espinosa-Organista D, Morrone JJ. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* **26**: 1299-1305. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00361.x>
- Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Morrone JJ, Espinosa-Organista D. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* **6**: 137-143. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00079.x>
- Meagher WL. 1994. Lista de la flora espontánea del Jardín Botánico "El Charco del Ingenio", San Miguel de Allende, Guanajuato (México). *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. **V**: 1-36
- Miguel-Talonia C, Escalante T. 2013. Los nodos: el aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. *Biogeografía* **6**: 30-42.
- Morafka DJ. 1977. *A biogeographic analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna*. USA: Springer Netherlands. ISBN: 978-94-010-1318-5.
- Morales-Garduño L. 2019. Flora y análisis panbiogeográfico de un matorral xerófilo del centro de México. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone JJ. 2001a. *Sistemática, biogeografía y evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. México DF: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 978-968-36-8600-8.
- Morrone JJ. 2001b. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* **7**: 297-300. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1366-9516.2001.00116.x>
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* **48**: 149-162. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000200001>
- Morrone JJ. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* **4277**: 277-279. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Morrone JJ. 2018. The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography* **45**: 282-288. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13135>
- Morrone JJ. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **90**: e902980. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Nixon KC. 2002. WinClada ver. 1.0000 New York: Published by the author.
- Page RDM. 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology* **46**: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.2307/2413304>
- Pérez-Valladares CX, Velázquez A, Moreno-Calles AI, Mas J-F, Torres-García I, Casas A, Rangel-Landa S, Blancas J, Vallejo M, Téllez-Valdés O. 2019. An expert knowledge approach for mapping vegetation cover based upon free access cartographic data: The Tehuacan-Cuicatlan Valley, Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* **28**: 1361-1388. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01723-w>
- Pinkava DJ. 1984. Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas Region, Coahuila, Mexico: IV. Summary, endemism and corrected catalogue. *Journal of Arizona-Nevada Academy of Science* **19**: 23-47.
- Platnick NI, Nelson G. 1988. Spanning-tree biogeography: shortcut, detour, or dead-end? *Systematic Biology* **37**: 410-419. DOI: <https://doi.org/10.2307/2992201>
- PPG I [Pteridophyte Phylogeny Group]. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* **54**: 563-603. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Quero HJ. 1984. La vegetación de las serranías de la cuenca alta del Río de la Laja, Guanajuato. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **47**: 73-99.
- Ramos ACH, González MF. 1972. La vegetación de la zona árida veracruzana. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **43**: 77-99.

- Riemman H, Ezcurra E. 2007. Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **18**: 327-336. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02544.x>
- Riddle BR, Hafner DJ. 2006. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* **66**: 435-461. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.014>
- Rojas C. 2004. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía* **1**: 31-33.
- Rojas S, Castillejos-Cruz C, Solano E. 2013. Florística y relaciones fitogeográficas del matorral xerófilo en el Valle de Tecozautla, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* **91**: 273-294. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.8>
- Rosen BR. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Alan AM, Paul SG, eds. *Analytical Biogeography*. Londres: Chapman and Hall. pp. 437-481. ISBN: 978-94-009-0435-4.
- Rzedowski J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. In: Alan G, ed. *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America Papers*. New York: Elsevier. pp. 61-72. ISBN: 0444410562.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerógama de México. *Acta Botanica Mexicana* **14**: 3-21. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. 1a. Edición digital. México: Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Scheinvar E, Gámez N, Castellanos-Morales G, Aguirre-Planter E, Eguiarte LE. 2017. Neogene and Pleistocene history of *Agave lechuguilla* in the Chihuahuan Desert. *Journal of Biogeography* **44**: 322-334. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12851>
- Sosa V, De Nova JA. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Botanica Mexicana* **100**: 293-316. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.38>
- Sosa V, De Nova JA, Vásquez-Cruz M. 2018. Evolutionary history of the flora of Mexico: Dry forests cradles and museums of endemism. *Journal Systematics and Evolution* **56**: 523-536. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12416>
- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL, López-Mata L. 2017. Dominios climáticos de la Sierra Madre Oriental y su relación con la diversidad florística. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **88**: 224-233. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.020>
- Vázquez AR, Villarreal JA, Vásquez M, Sosa EE, Meza R. 1996. Las plantas de pastizales del campo experimental de zonas áridas ‘Noria de Guadalupe’, municipio de Concepción del Oro, Zacatecas. Buenavista, Saltillo: Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. *Folleto de Divulgación* **3**: 25.
- Villarreal-Quintanilla JA. 2001. Flora de Coahuila. In: Instituto de Biología, ed. *Listados Florísticos de México XXIII*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villarreal-Quintanilla JA, Bartolomé-Hernández JA, Estrada-Castillón E, Ramírez-Rodríguez H, Martínez-Amador SJ. 2017. El elemento endémico de la flora vascular del Desierto Chihuahuense. *Acta Botanica Mexicana* **118**: 65-96. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm118.2017.1201>
- Villaseñor JL, Ortiz E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: S134-S142. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.31987>
- Villaseñor JL, Ortiz E, Delgadillo-Moya C, Juárez D. 2020. The breadth of the Mexican Transition Zone as defined by its flowering plant generic flora. *Plos One* **15**: e0235267. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235267>
- Zamudio RS. 1984. La vegetación de la cuenca del Río Estórax, en el estado de Querétaro y sus relaciones fitogeográficas. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zink RM, Blackwell-Rago RC, Ronquist F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings Royal Society of London* **267**: 497-503. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1028>
- Zunino M, Zullini A. 1995. *Biogeografía: La dimensione spaziale dell'evoluzione*. Milan: Casa Editrice Ambrosiana. ISBN: 9788840808673

**Editor de sección:** Eduardo Ruiz Sánchez

**Contribución de los autores:** LMG y ES diseñaron la investigación, recolectaron, determinaron los especímenes y escribieron el manuscrito. JLV realizó la curación de las especies contenidas en los listados florísticos y proporcionó el catálogo de las especies endémicas de México, complementó el método y revisó la versión final del escrito. GMA verificó el método y revisó el manuscrito.