

Capítulo 5. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora*

A. Riqueza florística de México y sus causas

La flora de México no está bien estudiada aún y hay serias deficiencias tanto en el conocimiento de muchos grupos que la componen, como, sobre todo, en el grado de exploración de algunas partes del territorio de la República. En tal virtud no se puede definir, ni siquiera con aproximación, el número de especies que intervienen en la composición de la flora del país. Kotschy (1852), quien intentó aparentemente la primera recopilación, obtuvo la cifra de 6 642 especies de fanerógamas. En la monografía de Hemsley (1879-1888) se enumeran alrededor de 8 000 plantas vasculares de la mitad meridional de México y más de 3 000 de la mitad boreal, que son las dos partes en que ese autor divide el país. En su manual de plantas leñosas de México, Standley (1920-1926) reconoció 6 784 especies y se juzga que el número de elementos herbáceos debe ser aproximadamente equivalente, lo que daría un total de 13 000 a 14 000 para las plantas vasculares. Sin embargo, muchas personas que han trabajado sobre las plantas mexicanas creen que estas cifras aumentarán considerablemente, quizá 50%, a medida que se explore mejor y se estudie más profundamente la flora. Es posible que tal evaluación no esté lejos de la realidad, si se toma en cuenta que la flora fanerogámica de la vecina Guatemala se estima sobre bases firmes en unas 10 000 especies (Williams, com. pers.) y, sólo la flora de Texas tiene cerca de 5 000 especies de plantas vasculares (Correll y Johnston, 1970).

Con respecto a la participación de algunos grupos de criptógamas en la flora mexicana pudieron obtenerse las siguientes estimaciones:

Algas (exceptuando las microscópicas)	1 500 especies
Briofitas	2 000 especies
Pteridofitas	1 000 especies

Con sus más de 20 000 especies probables de plantas vasculares, México tiene una flora más vasta que la de la Unión Soviética y del mismo orden que la de Estados Unidos de América y Canadá juntos. Por esta razón el territorio del país y, en particular, su mitad meridional se considera en la categoría de las zonas florísticamente más ricas del mundo (Wulff, 1937) a la par con Malasia, Centroamérica y ciertas partes de Sudamérica.

Es evidente que la principal razón de la riqueza florística de México reside en su amplia variedad de condiciones fisiográficas y climáticas. A este respecto es preciso

* Bajo un título análogo, el autor (Rzedowski, 1965) publicó un trabajo esencialmente de revisión bibliográfica. De este artículo se transcriben aquí muchos datos y se remite al mismo al lector interesado en una información más amplia sobre el tema.

señalar que no solamente es importante la existencia de una gran diversidad de climas, sino también su distribución geográfica. Así, por ejemplo, las numerosas sierras y cadenas montañosas aisladas, al igual que las zonas de clima árido y semiárido, separadas las unas de las otras, contribuyen a la génesis y al mantenimiento de endemismos y por lo tanto a la riqueza de la flora.

Por otra parte, la situación de México sobre el puente continental entre las dos Américas es por demás "estratégica" y se ha demostrado (Sharp, 1953: 378; Dressler, 1954: 81; Martin y Harrell, 1957, y otros) que el territorio de la República ha sido escenario, en el pasado geológico, de intensas migraciones de plantas de procedencia diversa y hoy constituye una zona de influencia mixta de los elementos florísticos neotropical y holártico. No menos significativo es el hecho de que México es considerado como centro importante de evolución de floras, sobre todo, durante el Cenozoico (Hemsley, 1879-1888, IV: 309-310, 315; Rzedowski, 1965: 155-160; Tryon, 1972; etc.).

Todos estos factores, en conjunto, deben haber contribuido a la gran riqueza florística que puede contemplarse hoy.

B. Afinidades geográficas generales de la flora

En función de la ubicación de México con respecto al resto del continente americano, las relaciones geográficas de su flora se manifiestan fundamentalmente en dos direcciones opuestas: hacia el sur y hacia el norte. Existen afinidades también con la flora de las Antillas y en mucho menor cuantía con las de otras partes del mundo.

a) Afinidades meridionales. Los elementos de afinidad meridional son proporcionalmente los más importantes en la composición de la flora de la República, pero los pormenores de las interrelaciones florísticas entre México, Centroamérica y Sudamérica se han estudiado poco y quedan aún importantes aspectos por explorar. Después de las contribuciones fundamentales de Engler (1882) y de Hemsley (1879-1888, IV: 217-315) los trabajos más sobresalientes sobre el tópico son, indudablemente, los de Johnston (1940) y de Miranda (1960b).

Son tan grandes las similitudes entre la flora del sur de México y la de América Central, que comúnmente se les considera formando parte de una sola área fitogeográfica. En efecto, la continuidad fisiográfica, climática y florística entre Chiapas y Guatemala excluye la posibilidad de considerar la frontera política como límite de significación biológica alguna. Lo mismo sucede a nivel de muchas otras repúblicas centroamericanas, ya que en general, las variaciones florísticas son muy graduales y paulatinas, salvo una más repentina que opera a nivel de la Depresión de Nicaragua, misma que separa por un lado las altas montañas de Costa Rica y por el otro las de Guatemala, El Salvador y Honduras. Este es el límite meridional de la distribución geográfica de *Pinus* y de todas las demás coníferas boreales, así como de muchos otros elementos holárticos, como, por ejemplo: *Acer*, *Arbutus*, *Arceuthobium*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Ostrya*, *Platanus*. La misma depresión constituye también el límite septentrional de las áreas de una serie de plantas características de las montañas sudamericanas, entre las cuales destacan algunos elementos propios de los páramos andinos. De este grupo cabe citar: *Arcytophyllum*, *Dysopsis*, *Escallonia*, *Koellikeria*, *Lomaria*, *Monopyle*, *Psamisia*, *Puya*, *Symbolanthus*, *Thibaudia*.

Para los vegetales de clima cálido no existe una barrera similar en Centroamérica y, en consecuencia, muchas plantas han podido extender libremente su distribución desde América del Sur hasta México y viceversa. Este tipo de área es característico de muy numerosos representantes del elemento neotropical, francamente dominante en la vegetación de las áreas cálidas y húmedas a semihúmedas del territorio del país, pero que penetra también, más o menos intensamente, en las zonas áridas y en las de clima templado. Un gran número de taxa marca la afinidad florística en cuestión; como ejemplo pueden citarse varias familias de fanerógamas (Bromeliaceae, Brunelliaceae, Cyclanthaceae, Tovariaceae, Vochysiaceae, etc.), así como los siguientes géneros: *Anthurium*, *Aspidosperma*, *Brosimum*, *Byrsonima*, *Castilla* (Fig. 47), *Cecropia*, *Chamaedorea*, *Jacobinia*, *Lasiacis*, *Maranta*, *Maxillaria*, *Piptadenia*, *Pseudolmedia*, *Psidium*, *Theobroma*, *Zamia*.



Figura 47. Distribución geográfica conocida del género *Castilla*.

Asimismo muchos de estos elementos existen en las Antillas, cuya flora es, en sus afinidades, esencialmente neotropical.

Dentro del conjunto de las relaciones florísticas meridionales de la flora de la "tierra caliente" de México se han podido distinguir algunas facetas parciales. Así, por ejemplo, resulta evidente que en las zonas más húmedas casi todas las especies que constituyen las comunidades vegetales tienen áreas de distribución relativamente amplias, en su mayoría extendiéndose hasta Centroamérica o más al sur. Sin embargo, a medida que disminuye el grado de humedad, dentro de la misma zona de climas cálidos, decrece también la importancia de estas especies comunes con América Central, que van siendo substituidas por otras de distribución más restringida.

También es notable que el área de la gran mayoría de los componentes de las comunidades clímax, propias en México de clima caliente, no trasciende más allá de Centroamérica. Éste es, por ejemplo, el caso de: *Andira galeottiana*, *Brosimum alicastrum*, *Bucida buceras*, *Bursera excelsa*, *Celtis monoica*, *Hura polyandra*, *Lonchocarpus castilloi*, *Lysiloma bahamensis*, *Manilkara zapota*, *Mortoniendron guatemalense*, *Orbignya cohune*, *Protium copal*, *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Fig. 48), *Rollinia rensoniana*, *Sickingia salvadorensis*, *Sloanea ampla*, *Sterculia mexicana*, *Vatairea lundellii*, *Virola guatemalensis*, *Vochysia hondurensis*.



Figura 48. Distribución geográfica conocida de *Pseudolmedia oxyphyllaria*.

En cambio, entre las especies cuya distribución geográfica es ininterrumpida desde Sudamérica hasta México, las más abundantes corresponden a elementos propios de la vegetación secundaria y de lugares perturbados, como *Apeiba tibourbou*, *Arundinella berteroniana*, *Byttneria aculeata*, *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora*, *Didymopanax morototoni*, *Guazuma ulmifolia*, *Lasiacis ruscifolia*, *Muntingia calabura*, *Ochroma lagopus*, *Pluchea odorata*, *Psidium guajava*, *Sapindus saponaria*, *Schizolobium parahybum*, *Spondias mombin*, *Tabebuia rosea*, *Thevetia peruviana*, *Trema micrantha*, *Trichilia havanensis*, *Urera caracasana*.

A su vez el número de géneros típicamente neotropicales que no se conocen de México es muy grande. Entre los que son comunes en las tierras bajas de Centroamérica, pero que no se han encontrado en este país, pueden mencionarse los siguientes: *Carpotroche*, *Caryocar*, *Chimarris*, *Couratari*, *Duguetia*, *Gustavia*, *Herrania*, *Iriartia*, *Jacaranda*, *Ladenbergia*, *Macrocnemum*, *Mayua*, *Minquartia*, *Mora*, *Perebea*, *Pourouma*, *Pseudima*, *Sacoglottis*, *Socratea*, *Vantanea*.

La participación del elemento austral en la vegetación de las regiones de clima templado y frío de México no es tan abrumadora como en el caso de la "tierra caliente", pero no deja de manifestarse en casi todas las zonas montañosas del país. Las ligas en este caso son en general con la flora de las cordilleras centroamericanas y sudamericanas, en particular con la región andina, aunque en muchos casos también con las sierras del sur del Brasil.

Dentro de este conjunto destaca un grupo de géneros característicos en México del bosque mesófilo de montaña y de comunidades afines, que ocupan, por lo general, el mismo tipo de habitat en Sudamérica. Pueden mencionarse aquí: *Alloplectus*, *Billia*, *Brunellia*, *Cavendishia*, *Centropogon*, *Clusia*, *Deppea*, *Drymonia*, *Fuchsia*, *Hedyosmum*, *Hoffmannia*, *Hypocyrtia*, *Macleania*, *Oreopanax*, *Podocarpus*, *Roupala*, *Satyria* (Fig. 49), *Tibouchina*, *Topobea*, *Weinmannia*.



Figura 49. Distribución geográfica conocida del género *Satyria*.

Ecológicamente un poco aparte, pero también con el mismo tipo de área, quedan algunas plantas herbáceas, propias de la vegetación alpina de las más altas cumbres de México, y que existen también en los páramos y en las punas andinas. Con frecuencia se trata de las mismas especies que presentan una disyunción notable en su distribución geográfica.

Es el caso de: *Alchemilla pinnata* (Fig. 50), *Cardamine flaccida*, *Colobanthus crassifolius*, *Cotula mexicana*, *Gentiana sedifolia*, *Luzula racemosa*, *Oxylobus glanduliferus*, *Plantago tubulosa*, *Polypodium heteromorphum*, *Ranunculus sibbaldioides*, así como de un importante contingente de musgos (Delgadillo, 1971: 337-338) y tal vez de otros taxa, cuya identidad a nivel específico no se ha reconocido aún.



Figura 50. Distribución geográfica conocida de *Alchemilla pinnata*.

Finalmente, debe asentarse la existencia de un buen número de géneros esencialmente mexicano-centro-sudamericanos de montaña, que no acusan una gran especialización ecológica y muchos de ellos contienen incluso especies propias de climas cálidos y de climas secos. Son principalmente plantas arbustivas y herbáceas y la participación cuantitativa de algunas de ellas en la vegetación natural es muy significativa en las zonas de clima templado de México. Salvo pocas excepciones, los representantes mexicanos difieren, a nivel de especie, de los propios de Sudamérica. Algunos de los ejemplos

sobresalientes de este elemento son: *Baccharis*, *Calceolaria*, *Calea*, *Cestrum*, *Chaptalia*, *Eupatorium*, *Lamourouxia*, *Orthrosanthus*, *Perezia*, *Pernettya*, *Salvia* subg. *Calosphace*, *Stevia*, *Tagetes*, *Tigridia*, *Tillandsia*, *Triniochloa*, *Ugni*, *Viguiera*.

Las zonas de clima árido de Sudamérica, sobre todo las de Argentina y de Bolivia, poseen también una serie de elementos florísticos comunes con las de México, a pesar de los miles de kilómetros de distancia que separan en la actualidad estas dos regiones. Tal hecho plantea un interesante problema fitogeográfico, del cual se han ocupado ya varios autores (véanse págs. 101, 102 y 103), proponiendo diferentes hipótesis para explicar la disyunción. Para los propósitos de esta discusión es importante señalar que algunos de los elementos en cuestión parecen ser de extracción sudamericana, como, por ejemplo: *Allenrolfea*, *Larrea*, *Maytenus*, *Nicotiana*, *Pappophorum*, *Porlieria*, *Prosopis*, *Tillandsia*.

En cambio, otro grupo de plantas presentes en ambas áreas debe haberse originado en Norteamérica, a juzgar por la distribución de las especies con las que están íntimamente emparentadas. A este conjunto pertenecen en su gran mayoría plantas herbáceas; algunos géneros que ilustran esta distribución y procedencia son los siguientes: *Celtis*, *Cryptantha*, *Erazurizia*, *Hoffmannseggia*, *Hymenoxys*, *Nama*, *Parthenium*, *Pectis*, *Porophyllum*, *Proboscidea*, *Sanvitalia*.

La lista total de las especies comunes a las zonas áridas de Norte y Sudamérica tendría que ser muy larga; a continuación se mencionan algunas de las que más impresionan por sus áreas disyuntas: *Atamisquea emarginata*, *Bouteloua aristidoides*, *Bouteloua barbata*, *Cercidium praecox*, *Cryptantha albida*, *Enneapogon desvauxii*, *Koerberlinia spinosa*, *Leptochloa dubia*, *Nama undulatum*, *Pappophorum mucronulatum*, *Scleropogon brevifolius*, *Selaginella peruviana* (Fig. 51), *Solanum elaeagnifolium*, *Sporobolus pyramidatus*. Entre las que poseen taxa vicariantes al sur del ecuador cabe citar: *Allenrolfea occidentalis*, *Celtis pallida*, *Cheilanthes brandegei*, *Flourensia resinosa*, *Larrea tridentata* (Fig. 52), *Maytenus phyllanthoides*, *Notholaena incana*, *Notholaena limitanea*, *Parthenium fruticosum*, *Porlieria angustifolia*, *Prosopis globosa* var. *mexicana*, *Prosopis reptans* var. *cinerascens*.

b) Afinidades boreales. Los bosques de *Pinus* y de *Quercus*, los de *Abies*, *Alnus*, *Cupressus*, *Juniperus* y *Liquidambar*, así como otras comunidades vegetales características de las montañas de México acusan significativas semejanzas florísticas con las regiones de clima templado y frío de las latitudes medias y altas del Hemisferio Boreal, sobre todo de los Estados Unidos de América y de Canadá. Estas analogías llamaron la atención de los viajeros y de los botánicos desde hace mucho tiempo, pero fue Hemsley (1879-1888, IV: 138-315) quien las estudió a fondo en forma cualitativa y cuantitativa. Más recientemente Miranda y Sharp (1950), Crum (1951), Dressler (1954), Martin y Harrell (1957), Delgadillo (1971), así como algunos otros autores contribuyeron con nuevos datos y también con ideas para interpretar este aspecto fitogeográfico.

Al analizar las relaciones florísticas de México con los Estados Unidos de América pueden desglosarse algunas afinidades parciales de mayor importancia. En primer lugar cabe precisar que son más las similitudes que ligan a la flora de la República con la del oeste que con la del este norteamericano, hecho que se explica tanto en virtud de la colindancia más directa, como también a causa de mayores similitudes fisiográficas y climáticas con la parte occidental del vecino país. A su vez, dentro de las relaciones con el oeste norteamericano deben distinguirse cuando menos dos grupos de elementos de

afinidad ecológica y procedencia diferentes. Por una parte, existe la flora de los matorrales xerófilos y de los pastizales, propios de clima árido y semiárido de grandes extensiones del norte y centro de México, que se extiende también a sectores similares y contiguos del suroeste de los Estados Unidos de América. Con frecuencia se trata de especies, cuya área de distribución incluye porciones de ambos países y que en su mayoría pertenecen a linajes que deben haberse originado y evolucionado en esta zona árida. Tal conjunto florístico se discutirá más ampliamente en el inciso f) del presente capítulo.



Figura 51. Distribución geográfica conocida de *Selaginella peruviana*

Por otra parte, con ligas hacia el oeste norteamericano, pero a la vez con afinidades holárticas definidas y profundas, se manifiesta la flora de las zonas semihúmedas y montañosas de México, que comúnmente prevalece en altitudes superiores a 1 500 m, siendo los bosques de coníferas y los de *Quercus* su exponente ecológico más común. Los siguientes géneros son muy representativos de estas relaciones: *Arbutus*, *Arceuthobium*,

Arctostaphylos, *Calochortus*, *Ceanothus*, *Cercocarpus*, *Chimaphila*, *Cupressus*, *Garrya*, *Holodiscus*, *Lewisia*, *Mimulus*, *Muhlenbergia*, *Penstemon*, *Phacelia*, *Pseudotsuga* (Fig. 53), *Sidalcea*, *Tauschia*.

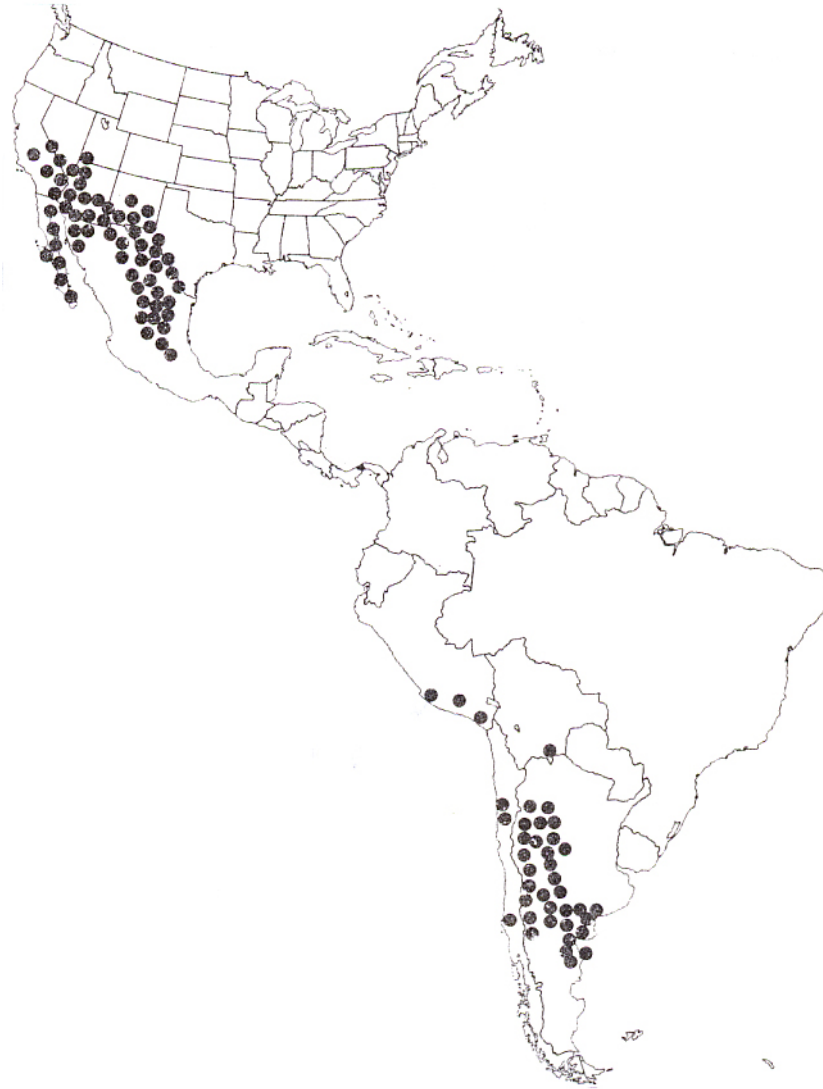


Figura 52. Distribución geográfica conocida de *Larrea tridentata* (Norteamérica) y de *L. divaricata* (Sudamérica).

Las relaciones de la flora de las zonas montañosas mexicanas con la del este de Norteamérica son las que más llamaron la atención de los botánicos. Tal hecho obedece principalmente a la naturaleza discontinua de la distribución geográfica de los elementos que establecen esta afinidad. Por lo general son especies más o menos ampliamente extendidas a través del bosque caducifolio del oriente de Estados Unidos, que reaparecen disyuntiva y muchas veces esporádicamente en sitios más húmedos de las cadenas montañosas de México. Son frecuentes en particular, aunque no exclusivas, de la Sierra Madre Oriental y de las sierras de Chiapas. Muchas llegan también a Guatemala. En su gran mayoría son componentes en México del bosque mesófilo de montaña y con

frecuencia se trata de árboles que pierden la hoja en el periodo frío del año. Los exponentes más conocidos de este elemento fitogeográfico son:

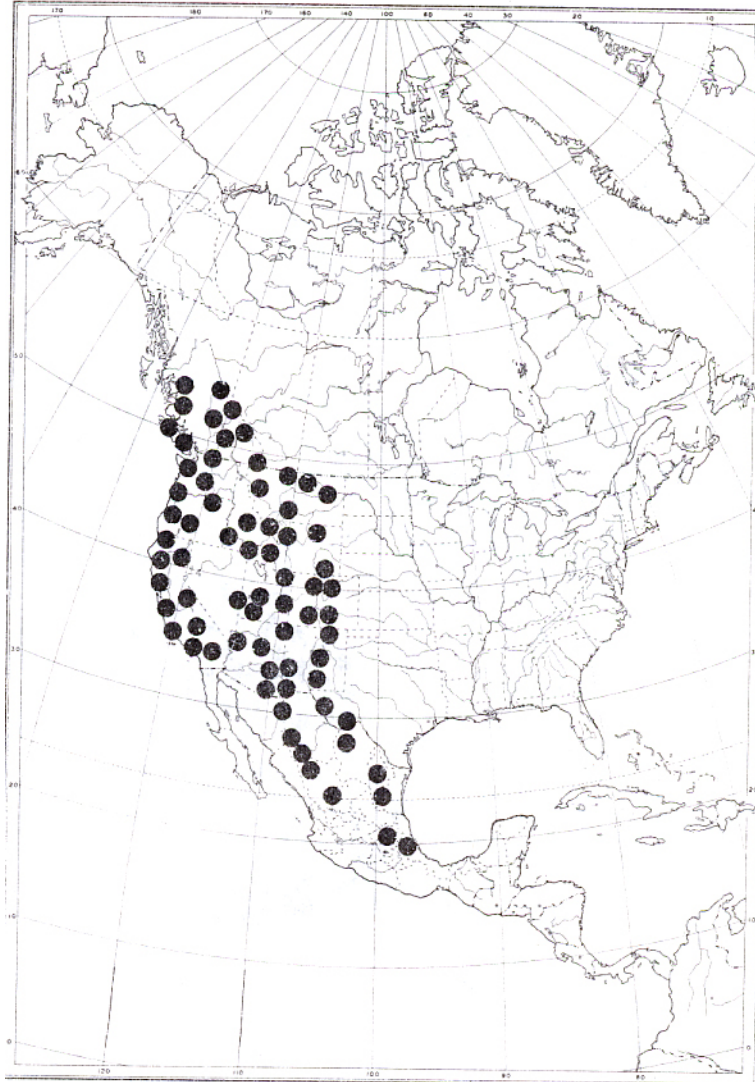


Figura 53. Distribución geográfica conocida del género *Pseudotsuga* en América.

Berchemia scandens, *Carpinus caroliniana*, *Epifagus virginiana*, *Gelsemium sempervirens*, *Hamamelis virginiana*, *Illicium floridanum*, *Liquidambar styraciflua* (Fig. 54), *Mitchella repens*, *Myrica cerifera*, *Nyssa sylvatica*, *Osmanthus americana*, *Ostrya virginiana*, *Polygonum virginianum*, representados aparentemente por la misma especie en Estados Unidos y en este país. Además, los siguientes taxa mexicanos de afinidad ecológica semejante poseen en el este norteamericano un vicariante estrechamente emparentado: *Acer negundo* var. *mexicanum*, *Acer skutchii*, *Carya ovata* var. *mexicana*, *Cornus florida* var. *urbiniana*, *Epidendrum conopseum* var. *mexicanum*, *Fagus mexicana* (Fig. 55), *Magnolia schiedeana*, *Morus celtidifolia*, *Pinus strobus* var. *chiapensis*, *Rhamnus capraeifolia*, *Taxus globosa*, *Tilia mexicana*.

Es particularmente notable la ausencia casi total de estas especies en el oeste norteamericano, lo cual no impide que muchas de ellas posean a su vez vicariantes muy allegados en el este de Asia.

Asimismo, es de gran interés el hecho que la gran mayoría de las plantas en cuestión son árboles, muchos de los cuales se comportan como dominantes o codominantes en los bosques. Arbustos y fanerógamas herbáceas de esta afinidad son relativamente pocos, aunque Crum (1951) señala la existencia de musgos con similar distribución geográfica y Sharp (1948) y Guzmán (1973) mencionan también hongos que presentan áreas análogas.

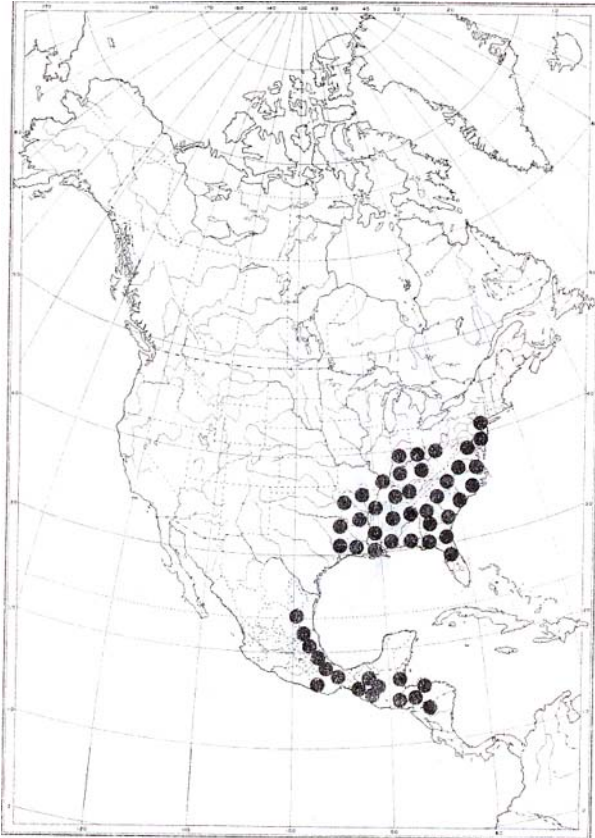


Figura 54. Distribución geográfica conocida de *Liquidambar styraciflua*.



Figura 55. Distribución geográfica conocida de *Fagus mexicana* (México) y de *F. grandifolia* (Estados Unidos de América y Canadá).

Un importante grupo de géneros característicos de la flora de las zonas montañosas de México con afinidades holárticas se encuentra representado tanto en el oeste como en el este de Estados Unidos y casi todos trascienden asimismo a Eurasia. Cabe mencionar entre estos:

Abies (Fig. 56), *Alnus*, *Amelanchier*, *Cirsium*, *Claytonia*, *Crataegus*, *Delphinium*, *Fraxinus*, *Heuchera*, *Juniperus*, *Pedicularis*, *Philadelphus*, *Pinus*, *Platanus*, *Populus*, *Pyrola*, *Quercus*, *Salix*.

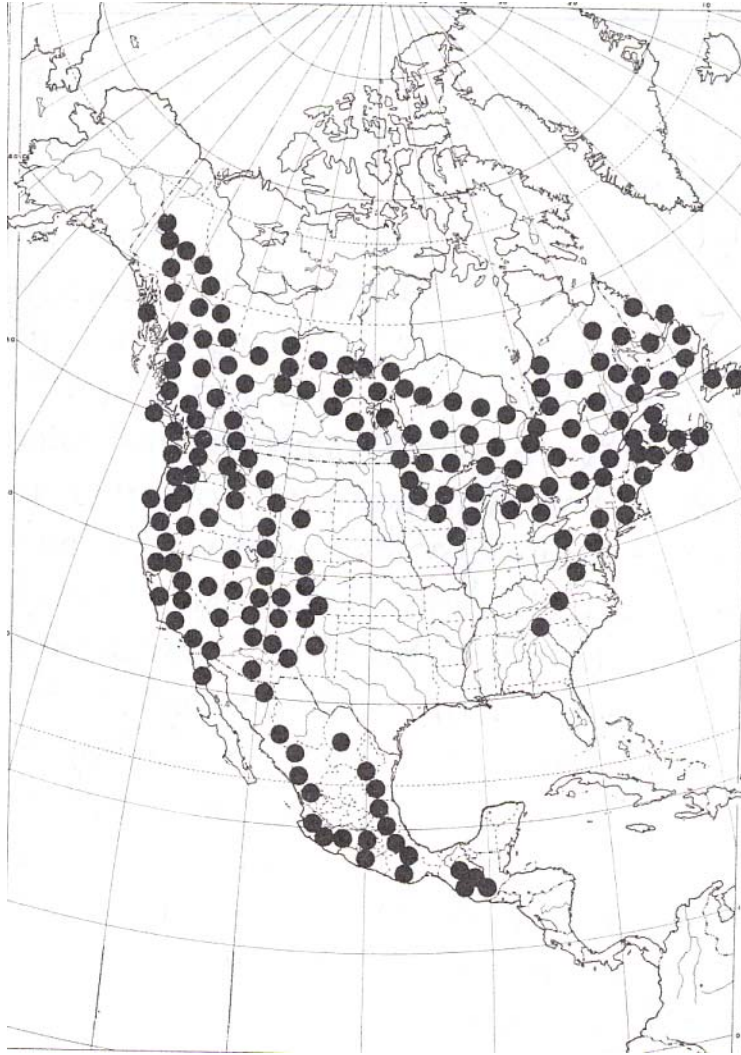


Figura 56. Distribución geográfica conocida del género *Abies* en América.

De ordinario los géneros enumerados en esta lista, así como los de la pág. 84, están representados en México por especies endémicas, cuyas áreas de distribución con alguna frecuencia se extienden a Centroamérica, pero pocas veces a Estados Unidos. Algunos de estos géneros poseen en la República numerosas especies, como por ejemplo *Quercus* (± 150), *Pinus* (± 35), *Penstemon* (± 30), *Cirsium* (± 25), *Arctostaphylos* (± 20), *Calochortus* (± 20), *Salix* (± 15), *Arceuthobium* (± 10), *Abies* (± 8), etc.; otros están representados por una o pocas especies. Por regla general se les encuentra distribuidos a lo largo de todas las cadenas montañosas del país, pero algunos (por ejemplo *Heuchera* y *Pedicularis*), no se han encontrado en Chiapas y *Saxifraga* no parece ir más allá del sur de Durango, aun cuando reaparece en Sudamérica. Estos géneros alcanzan en su gran mayoría el límite meridional de su distribución geográfica en América Central; sin embargo, *Quercus*, *Alnus* y *Salix* poseen algunos representantes más al sur.

Es de llamar la atención el hecho de que entre los mencionados elementos florísticos también predominan los leñosos sobre los herbáceos. Esta desproporción es en realidad mucho más significativa de lo que aparenta a primera vista, pues

resulta que en la gran mayoría de los bosques de coníferas y encinares de México todos o casi todos los árboles son de afinidades boreales, mientras que en el estrato herbáceo la proporción de plantas con este vínculo geográfico es con frecuencia escasa.

Si bien es cierto que la participación de plantas de afinidad boreal se concentra en México en la flora de las zonas de clima templado y frío y más o menos húmedo, éstas se encuentran también en la vegetación de lugares cálidos y de lugares secos, aunque en mucho menor proporción. El caso más notable de esta relación fitogeográfica es la existencia de árboles y de bosques de *Quercus* en altitudes cercanas al nivel del mar, así como de arbustos del mismo género en zonas de clima árido, donde pueden formar extensos matorrales. También es significativo el hecho de que algunos árboles de afinidades boreales, como, por ejemplo, especies de *Platanus*, *Populus*, *Salix* y *Taxodium*, descienden con frecuencia a lo largo de las corrientes de agua hasta elevaciones cercanas al nivel del mar.

Es interesante notar, a su vez, que a grandes altitudes disminuye un poco la importancia relativa de este elemento geográfico y según el análisis de Gadow (1907-1909) en el sur de México el máximo de especies vegetales con afinidad septentrional se registra a unos 2 100 m de altitud.

Los discutidos patrones de distribución geográfica indudablemente no incluyen todos los tipos de áreas que presentan taxa comunes a México y los Estados Unidos de América y posiblemente quedan aún otras regularidades fitogeográficas por descubrir.

c) Afinidades con las Antillas. La flora de las Antillas es esencialmente neotropical en cuanto a sus afinidades geográficas y por consiguiente tiene numerosas similitudes con la de las zonas de clima caliente de México. Tales similitudes, sin embargo, no son tan pronunciadas como podría esperarse por la cercanía de las dos áreas, lo cual probablemente se debe al carácter insular y a la complicada historia geológica de la región del Caribe, que ha propiciado ahí el desarrollo de un gran número de endemismos.

Desde los trabajos de Grisebach (1877 -1878, II: 515) y de Hemsley (1879-1888, IV: 227-228) se ha establecido que la mayoría de las especies vegetales comunes a México y las Antillas también se encuentran en Sudamérica y, generalmente, tienen una distribución vasta.

La influencia de los elementos antillanos deja observarse en la flora de la Península de Yucatán más que en cualquier otro sitio de la República, hecho fácilmente explicable en virtud de su cercanía con Cuba. Sin embargo, en un análisis reciente, Miranda (1958: 217-221) encontró que muchas de las especies comunes están limitadas a la faja costera del norte de la Península y son, al parecer, de introducción relativamente reciente. Los siguientes son los géneros antillanos que extienden su área de distribución a la Península de Yucatán (según Miranda, loc. cit.): *Acoelorrhapha*, *Cameraria*, *Coccothrinax*, *Drejerella*, *Erithalis*, *Ernodea*, *Metopium*, *Pseudophoenix* (Fig. 57), *Rachichallis*, *Strumpfia*, *Thrinax*. Resulta interesante comentar que cuatro de ellos pertenecen a la familia Rubiaceae y otros cuatro a la familia Palmae.

Standley (1936: 16) señaló el curioso hecho de que hay mayor cantidad de elementos antillanos en la flora de la costa pacífica de México que en la del Golfo, si se exceptúa la Península de Yucatán. La observación de Johnston (1931: 30-34) sobre la presencia en las Islas Revillagigedo de algunos taxa relacionados con la flora del Caribe no deja de ser interesante y sugestiva en el mismo sentido.

d) Afinidades con el este de Asia. Las similitudes entre la flora del este de Asia y la de México han llamado la atención de los fitogeógrafos desde hace mucho tiempo. Estas similitudes no son del mismo orden que las discutidas en los párrafos anteriores, pero se consideran significativas dada la distancia que separa actualmente a ambas regiones.

Este aspecto, después del análisis inicial realizado por Hemsley (1879-1888, IV: 228-229), fue abordado más específicamente por Sharp (1951, 1953, 1966), por Matuda (1953) y por Miranda (1960b).

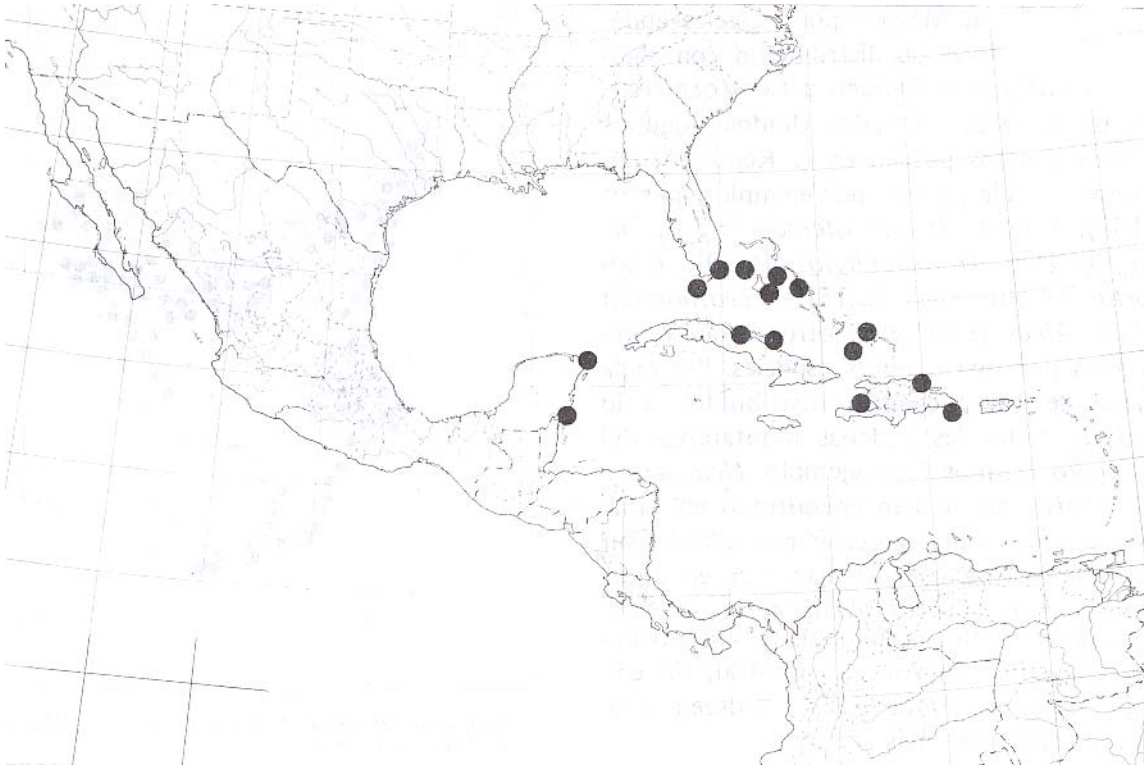


Figura 57. Distribución geográfica conocida de *Pseudophoenix sargentii*.

Las afinidades asiáticas se dejan sentir sobre todo en la flora de las partes más húmedas de México, tanto en las montañas como en altitudes bajas. En la mayor parte de los casos se trata de taxa que también existen o existían en el este de Estados Unidos (se marcan con +), en Sudamérica (se marcan con ++), o en ambas áreas (se marcan con +++). Entre los elementos del bosque tropical perennifolio con estas relaciones geográficas pueden mencionarse: *Calophyllum* ++, *Cephalanthus* +++, *Phoebe* ++, *Protium* ++, *Sageretia* +++, *Sapindus* +++, *Sloanea* ++, *Spondias* ++.

En el bosque mesófilo de montaña es quizá donde el porcentaje de plantas de afinidad asiática resulta más significativo. Algunos ejemplos son: *Clethra* +, *Cleyera*, *Deutzia*, *Distylium*, *Drimys* ++, *Engelhardtia*, *Gaultheria* ++, *Laplacea* ++, *Litsea* ++, *Magnolia* +++, *Meliosma* ++, *Microtropis*, *Mitrastemon* (Fig. 58), *Perrottetia* ++, *Saurauia* ++, *Staphylea* +, *Symplocos* +, *Turpinia* ++. Hay además una larga serie de briofitas mencionadas por Sharp e Iwatsuki (1965) y por Sharp (1966),

algunas de las cuales son idénticas a nivel específico, como, por ejemplo: *Anomodon minor* +, *Brothera leana* +, *Entodon macropodum* +, *Grimmia pilifera* +, *Homaliadelphus sharpii* +, *Hookeria acutifolia* +, *Macrocoma hymenostoma* +.

e) Afinidades con África. Las relaciones florísticas con África son remotas, al menos a nivel de plantas vasculares. Hemsley (1879-1888, IV: 230-232) reunió una lista de 96 géneros comunes entre ese continente y la región mexicano-centroamericana, de los cuales 69 no se conocen fuera de América y África. En su gran mayoría se trata de elementos característicos de la vegetación de clima caliente, aunque existe también un grupo de xerófitas. Con excepción de unos pocos, todos estos géneros existen también en Sudamérica y algunos rasgos de su distribución fueron señalados por Engler (1905; 1914: 619-620) y por Miranda (1960b).

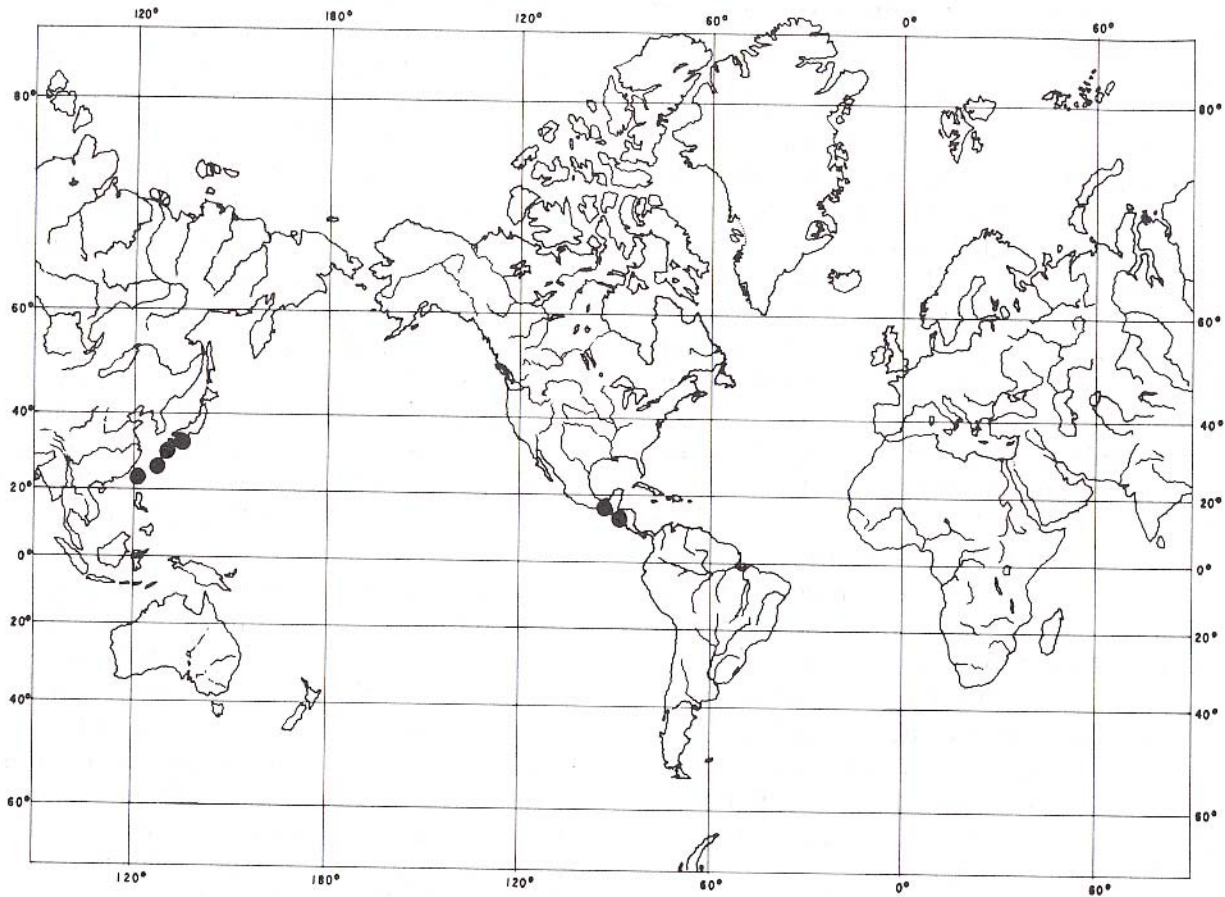


Figura 58. Distribución geográfica conocida del género *Mitrastemon*.

Los siguientes son algunos de los elementos de esta afinidad geográfica, propios de los bosques tropicales de México: *Carpodiptera*, *Ceiba*, *Chlorophora*, *Erblichia*, *Guarea*, *Hirtella*, *Lonchocarpus*, *Lippia*, *Swartzia*, *Trichilia*, *Urera*, *Vismia*.

En cambio, entre los característicos de los matorrales xerófilos, sólo pueden enumerarse: *Menodora*, *Oligomeris*, *Peganum* y *Thamnosma*.

f) Endemismo. A pesar de no ser tan altamente especializada como la australiana o la sudafricana, la flora de México presenta un significativo porcentaje de endemismos que le confieren un sello particular y son en gran parte los exponentes de su riqueza florística.

Hemsley (1879-1888, IV: 211) determinó que los géneros restringidos en su distribución al territorio del país constituyen aproximadamente 11% de su número total en la flora, siendo más de la mitad de ellos monotípicos. Según los cálculos del mismo autor esta cifra se reduce a $\pm 5\%$ al considerarse sólo la región de climas templados y fríos no áridos, aun cuando en esta misma área 85% de las especies presenta áreas limitadas a México.

La participación de elementos endémicos alcanza su mínima expresión en la zona cálida lluviosa, ubicada en el este y el sureste de la República, donde la flora es de neta afinidad meridional y casi todas sus especies existen también en Centroamérica y muchas se extienden aún más al sur.

Rzedowski (1962) realizó un análisis de la variación de la abundancia de géneros endémicos en la flora leñosa de México y de zonas inmediatamente adyacentes, en función de la distribución de la humedad y obtuvo los siguientes resultados:

Géneros	Endémicos	Totales	% de endémicos
Existentes en zonas de clima árido de México	93	217	43
Existentes en zonas de clima semiárido de México	113	410	28
Existentes en zonas de clima semihúmedo de México	74	660	11
Existentes en zonas de clima húmedo de México	19	503	4
Difíciles de definir, inciertos y cultivados	5	31	

El cuadro señala una evidente correlación entre la aridez y el endemismo, aun cuando su expresión cuantitativa se considera un tanto superior a la que probablemente caracterice al conjunto de la flora vascular, debido a la inclusión de la familia Cactaceae en el cómputo.

Entre los taxa restringidos en su distribución a las zonas áridas y semiáridas de México y áreas inmediatamente contiguas de Estados Unidos se cuentan dos (o cuatro) familias de angiospermas, a mencionar: las Crossosomataceae y las Fouquieriaceae, y también las Pterostemonaceae y Simmondsiaceae, si se sigue a los autores que reconocen la validez de estas últimas. Entre los numerosos géneros limitados a esta región muchos son monotípicos, pero de *Echinocereus* se reconocen unas 60 especies, de *Coryphantha* 37, de *Ferocactus* 30, etc. Algunos de los representantes de este grupo son: *Cowania*, *Dasyllirion*, *Lindleyella* (Fig. 59), *Machaerocereus*, *Mortonia*, *Nerisyrenia*, *Olneya*, *Pachycormus*, *Psilostrophe*, *Sartwellia*, *Sericodes*, *Venegasia*, *Viscainoa* (Fig. 59), *Xylonagra*.

Como ya se indicó con anterioridad, la flora de las partes del país caracterizadas por el clima semihúmedo a húmedo y templado o frío es rica en endemismos a nivel de

especies, pero los géneros de distribución restringida son más escasos y su participación en la vegetación es, en general, poco significativa. Pueden citarse por ejemplo: *Chiranthodendron*, *Iostephane* (Fig. 60), *Jaliscoa*, *Milla*, *Nolina*, *Weldenia*.

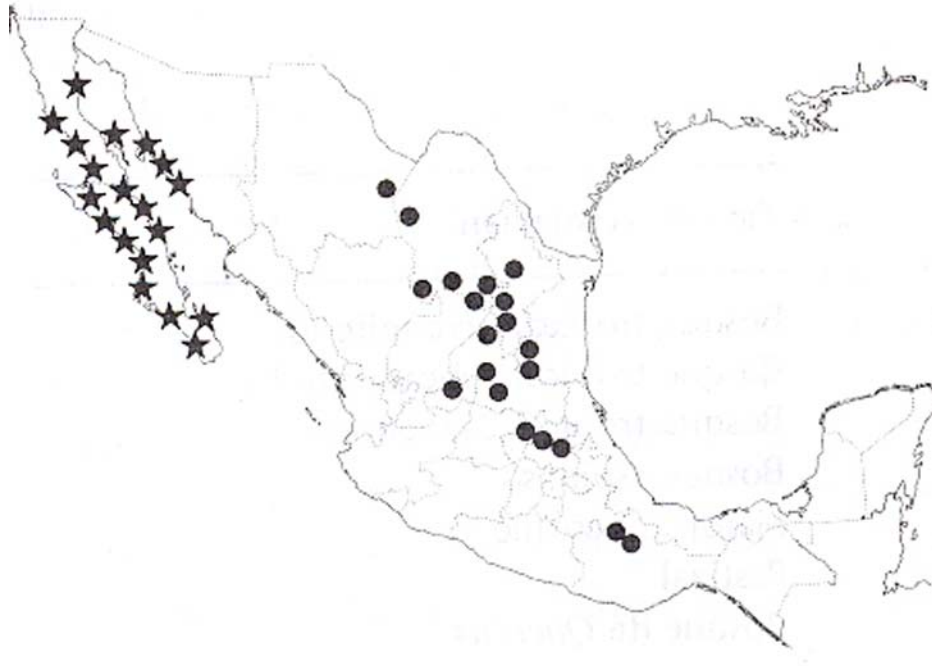


Figura 59. Distribución geográfica conocida de los géneros *Viscainoa* (estrellas) y *Lindleyella* (círculos).



Figura 60. Distribución geográfica conocida del género *Iostephane*: *I. heterophylla* (círculos). *I. trilobata* (semicírculos verticales). *I. papposa* (semicírculos horizontales).

En las regiones de clima caliente y húmedo la flora se diferenci6 poco de los antecesores de afinidad meridional. La proporci6n de elementos de distribuci6n restringida es ordinariamente baja en estas partes del pa6s, pero en la vertiente del Pac6fico, en la Pen6nsula de Yucat6n y en otros sitios caracterizados por el bosque tropical caducifolio, al menos a nivel de especie, los endemismos cobran mucha importancia, como puede verse, por ejemplo, en el g6nero *Bursera* (McVaugh y Rzedowski, 1965).

Entre los escasos g6neros de 6rea aparentemente limitada a M6xico, propios de las porciones calientes del pa6s, pueden enumerarse: *Beltrania*, *Celaenodendron*, *Conzattia*, *Eryngiophyllum*, *Plagiolophus*, *Pseudosmodingium*.

g) Ensayo de evaluaci6n de la participaci6n de los principales elementos geogr6ficos en los diferentes tipos de vegetaci6n de M6xico. De lo expuesto anteriormente puede deducirse que son tres los elementos geogr6ficos que juegan papel de primera importancia en la composici6n de la flora de M6xico: el meridional, el boreal y el end6mico. El cuadro que se presenta a continuaci6n es un ensayo de evaluaci6n de la relativa importancia que cada uno de estos elementos, a nivel de g6nero, posee en los principales tipos de vegetaci6n que se reconocen en este trabajo.

Elementos geogr6ficos

Tipo de vegetaci6n	meridional	boreal	end6mico
Bosque tropical perennifolio	xxxxxxx	●	●
Bosque tropical subcaducifolio	xxxxxxx	●	x
Bosque tropical caducifolio	xxxxxx	●	xx
Bosque espinoso	xxxxx	●	xxx
Matorral xer6filo	xxx	x	xxxx
Pastizal	xxx	xx	xxx
Bosque de <i>Quercus</i>	xxx	xxx	xx
Bosque de con6feras	xxx	xxx	xx
Bosque mes6filo de montaa	xxxxx	xx	x

Es importante seaaalar que la elaboraci6n del cuadro se bas6 en relativamente pocos recuentos y por consiguiente las proporciones s6lo pueden considerarse como aproximadas.

Los signos x indican las proporciones de cada uno de los elementos. Con el signo ● se seaaala la presencia de los elementos, pero en cantidad poco significativa.

Puig (1974: 540) tambi6n ha realizado una evaluaci6n similar, relativa a las comunidades vegetales que reconoce para el noreste de M6xico (Fig. 61). Los resultados de sus c6mputos son, a grandes rasgos, an6logos a los que se presentan aqu6, pero es notorio que los valores correspondientes al componente meridional son por lo general sensiblemente superiores a los que calcul6 el mencionado autor para su "elemento tropical". Es posible que tales discrepancias se deban en parte a diferencias en la definici6n y delimitaci6n de las unidades usadas de an6lisis fitogeogr6fico, pero, sobre todo, han de derivar del hecho de que Puig s6lo consider6 las especies leaaosas en sus proporciones.

C). Algunas particularidades fitogeográficas a nivel de floras regionales

El todavía escaso conocimiento florístico regional y la falta de suficientes y detallados datos sobre la distribución geográfica de muchas especies vegetales dentro de la República Mexicana no permiten abordar a fondo una serie de aspectos fitogeográficos locales, cuyo estudio, indudablemente, resultaría de sumo interés para ayudar a dilucidar un gran número de problemas paleoecológicos y paleogeográficos. Por el momento sólo se cuenta con algunas observaciones relativas a los rasgos más sobresalientes de este tópico general, que se resumen a continuación.

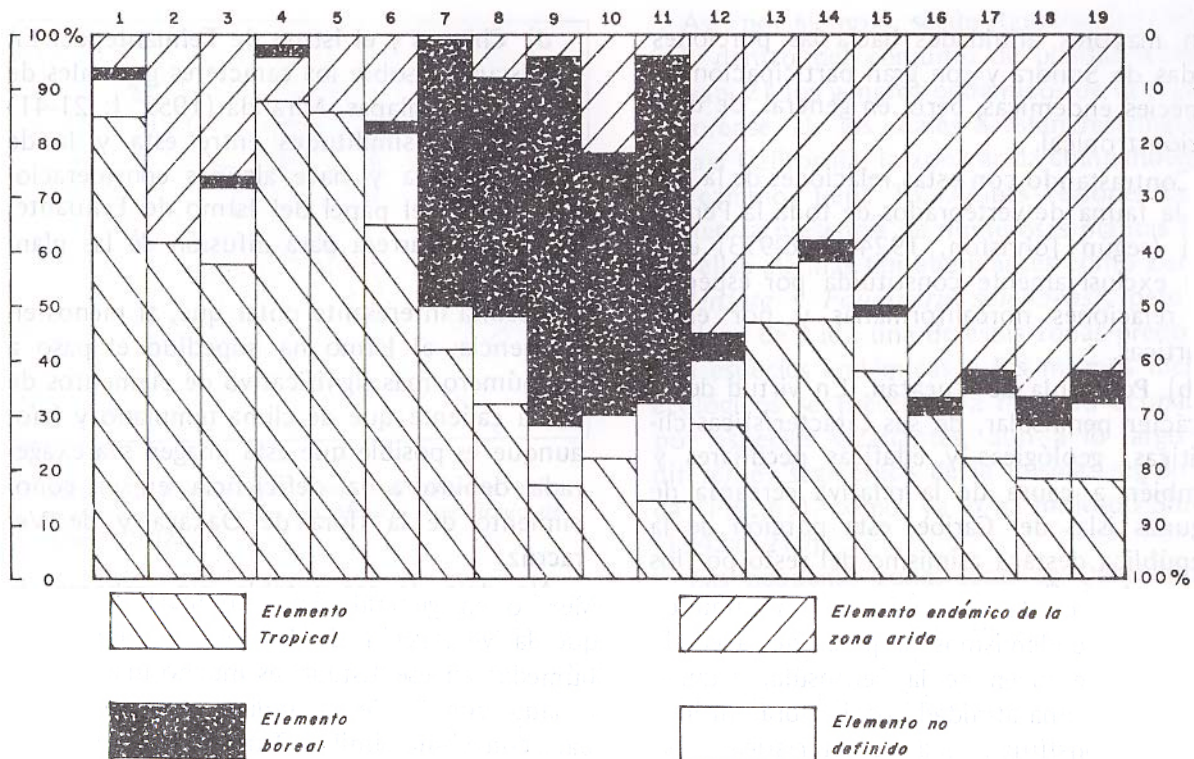


Figura 61. Participación de elementos geográficos en la flora leñosa de 19 tipos de vegetación del centro y noreste de México, según Puig (1974).

a) Península de Baja California. La particular configuración de esta parte del territorio de la República predispone sus características diferenciales con respecto al resto del país. En cuanto a su flora de plantas vasculares, se encuentran 13 géneros y numerosas especies endémicas, restringidas en su mayoría a la amplia región de clima seco y a la zona del Cabo en el extremo sur.

La mayoría de los autores (Nelson, 1921: 103; Johnston, 1924: 958-963; Wiggins, 1960) están en general de acuerdo en distinguir tres áreas fitogeográficas en la Península: 1. boreal; que comprende las Sierras de Juárez y de San Pedro Mártir, así como áreas situadas entre estas sierras y el Océano Pacífico, cuya flora es análoga a la de Alta California; 2. capense; incluyendo la zona del Cabo y la Sierra Giganta, con

relaciones florísticas hacia Sinaloa y las zonas altas del centro de México; 3. la del desierto central; con mayores afinidades hacia las porciones áridas de Sonora y con gran participación de especies endémicas, pero, en general, de derivación tropical.

Contrastando con estas relaciones de la flora, la fauna de vertebrados de toda la Península (según Johnston, 1924: 966-973) está casi exclusivamente constituida por especies de relaciones norcalifornianas y por ende neárticas.

b) Península de Yucatán. En virtud de su carácter peninsular, de sus características climáticas, geológicas y endémicas peculiares y también a causa de la relativa cercanía de algunas islas del Caribe, esta porción de la República destaca asimismo del resto por los rasgos de su flora.

Standley (1930: 164-165), Miranda (1957b: 76, 1958: 217-221) y otros autores concuerdan en la existencia de un número elevado de endemismos, a pesar de la edad relativamente joven de la Península, y también señalan una afinidad con la flora antillana, que constituye una característica más bien excepcional en México. Para algunos datos acerca de las relaciones florísticas con las Antillas pueden verse también la pág. 87.

c) Noreste de México. Las áreas de clima semihúmedo a semiárido y cálido de la Planicie Costera del Noreste de México, así como de algunas zonas montañosas adyacentes presentan una flora abundante en endemismos, como lo señalaron Rzedowski (1966: 86-87) y Puig (1974: 88), quienes enumeraron también una serie de especies de distribución restringida a esa región. Algunos de estos elementos se extienden a las zonas contiguas de Texas, otros, en cambio, penetran a lo largo de los cañones y valles de los ríos hasta Guanajuato, Querétaro e Hidalgo.

El aislamiento de esta parte del país con respecto a otras áreas de clima semejante constituye indudablemente la causa principal de su significativa independencia florística.

d) Chiapas y el Istmo de Tehuantepec. En su discusión sobre los caracteres generales de la flora de Chiapas, Miranda (1952, I: 21-41) enfatiza las similitudes entre ésta y la de Centroamérica y hace algunas consideraciones acerca del papel del Istmo de Tehuantepec como barrera para difusión de las plantas.

Resulta interesante notar que, al menos en apariencia, el Istmo ha impedido el paso a un número más significativo de elementos de clima caliente que de clima templado y frío, aunque es posible que esta imagen sea exagerada debido a la deficiencia en el conocimiento de la flora de Oaxaca y de Veracruz.

No deja de ser notable, sin embargo, la gran similitud de la flora de las montañas de Chiapas con la de las montañas del sur de México en general. En cambio, parece ser que la vegetación de las zonas calientes y húmedas en ese estado es mucho más rica y variada que la de cualquier otra parte del país con clima similar. También es significativa la falta, en Chiapas, de una gran proporción de los elementos del bosque tropical caducifolio, característicos del occidente de México, ejemplificados por las numerosas especies de *Bursera*.

Chiapas carece casi totalmente de la flora propia de las partes áridas de México, dada la falta de este tipo de clima en el estado. No obstante, algunas plantas de tal afinidad (*Myrtillocactus*, *Plocosperma*, *Megastigma*) reaparecen en la zona seca de Guatemala. Basándose en este hecho, Miranda (1952: 24) opina que el Istmo de Tehuantepec no ha constituido obstáculo para la dispersión de xerófitas.

La Depresión Central de Chiapas separa hacia el norte y hacia el sur dos zonas húmedas que deben haber permanecido en aislamiento durante cierto tiempo, pues presentan algunas diferencias florísticas notables (Miranda, op. cit.: 32-34).

e) Zonas de clima árido. El mapa de la Fig. 62 señala de manera esquemática la delimitación de las partes áridas de México, basada principalmente en los rasgos de la vegetación. La extensa zona seca llamada "sonorense" ocupa la mayor parte del estado de Sonora y también de la Península de Baja California. Está separada de la zona "chihuahuense" por la cadena montañosa de la Sierra Madre Occidental, aunque tal separación ya no es tan marcada a nivel de Arizona y Nuevo México. La zona árida chihuahuense alcanza su límite meridional, de extensión ininterrumpida, en el estado de San Luis Potosí. Más hacia el sur, en Querétaro, Hidalgo, Puebla y Oaxaca se encuentran tres "islotos" de aridez acentuada, aunque están más o menos ligados entre sí y también con la zona chihuahuense por una especie de corredor continuo de clima semiseco.

La composición florística diferencial de estas regiones refleja con bastante fidelidad la situación recíproca de relativo aislamiento y, no obstante que las floras de todas las partes áridas de México muestran evidentes relaciones de parentesco entre sí, en cada región se han individualizado grupos de plantas que les confieren carácter propio.

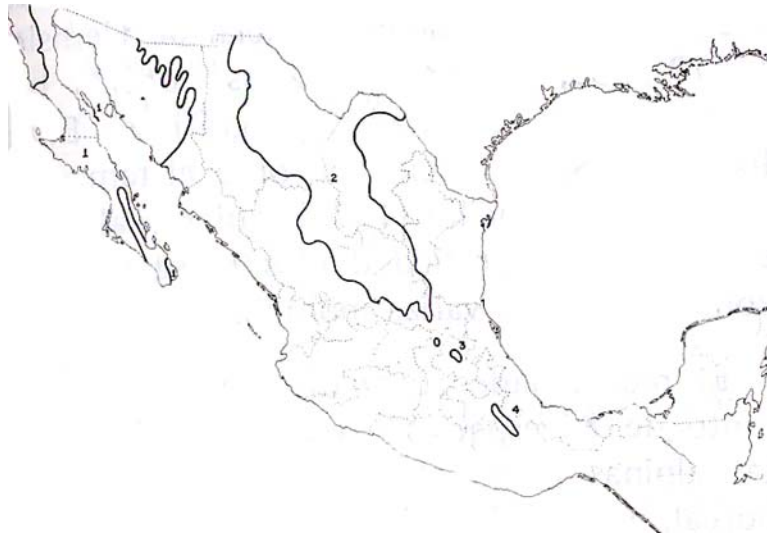


Figura 62. Esquema que señala la distribución de las principales zonas áridas de México; modificado de Shreve (1942a).

Así, por ejemplo, según Rzedowski (1962: 56), dentro del conjunto de plantas leñosas suman 21 los géneros endémicos de la región sonorense, de los cuales 8 están restringidos a Baja California; la zona árida chihuahuense, en cambio, tiene 16. Ambas regiones comparten la presencia de numerosas plantas (entre ellas algunas tan abundantes como *Larrea tridentata* y *Fouquieria splendens*), pero en la flora de cada una de estas zonas predominan especies endémicas y los mismos nichos ecológicos se presentan a menudo ocupados por especies vicariantes, aun a lo largo de diferentes segmentos de la misma región árida (Fig. 63), como ya lo ha indicado Shreve (1942a: 210).

Las pequeñas zonas secas de Querétaro y de Hidalgo atestiguan afinidades

florísticas muy estrechas con la región chihuahuense (González-Quintero, 1968: 47-48; Rzedowski, 1973: 65), pues casi la totalidad de los componentes de su vegetación reaparece más al norte o bien extiende su área de distribución en forma continua en esa dirección. El único género endémico conocido de esta área corresponde a *Dyscritothamnus* (Compositae).

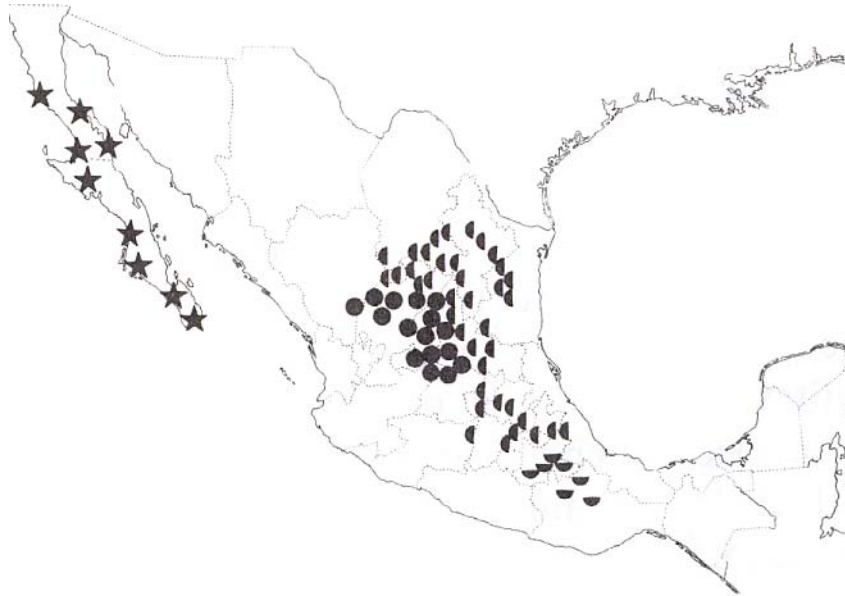


Figura 63. Distribución geográfica conocida de cuatro especies de *Yucca*; *Y. valida* (estrellas), *Y. decipiens* (círculos), *Y. filifera* (semicírculos verticales), *Y. periculosa* (semicírculos horizontales).

El enclave de clima seco más alejado hacia el sur y también el más aislado corresponde a la región de Tehuacán y Cuicatlán que está ubicada en los estados de Puebla y Oaxaca con una pequeña entrada dentro de los límites de Veracruz en los alrededores de Perote. Smith (1965: 133-142) señaló el alto grado de endemismo que caracteriza a su flora, pues de acuerdo con sus cálculos, de una muestra de 253 especies colectadas en el Valle de Tehuacán, 29.1% corresponde a elementos de distribución restringida a esta región. Muchas de estas especies son vicariantes de otras tantas propias de zonas secas situadas más al norte. Al menos tres géneros de fanerógamas parecen ser exclusivos también de esta zona árida poblano-oaxaqueña.

En cuanto a las relaciones de la flora de las zonas áridas de México con la de otras partes del país y del continente, Rzedowski (1973) mostró en un reciente trabajo que sus afinidades meridionales dominan ampliamente sobre las boreales. Así, por ejemplo, son muy escasas las ligas florísticas con la región seca de la Gran Cuenca de los Estados Unidos de América, al igual que las que se establecen con las partes costeras de California. En cambio, las similitudes a nivel genérico entre la flora de algunas partes secas de México con respecto a la de la región árida preandina conocida como "monte" en Argentina resulta ser del mismo orden que la que acusan respectivamente entre sí la zona "sonorense" y la "chihuahuense".

En general, y si se hace abstracción de géneros de distribución muy amplia, dos elementos geográficos predominan entre las xerófitas mexicanas: el neotropical y el endémico. De mucho menor importancia es la influencia de la flora holártica, de las

de zonas áridas de otros continentes y de la de las montañas sudamericanas.

f) Zonas alpinas. La flora de las regiones ubicadas por encima del límite de la vegetación arbórea no es muy grande en México, pero ha llamado la atención de muchos botánicos y, desde el análisis inicial de Hemsley (1879-1888, IV: 315), varios autores han discutido sus afinidades geográficas. Entre los trabajos más recientes sobre el tema destaca el de Delgadillo (1971), quien realiza un estudio fitogeográfico de los musgos de las zonas alpinas de varias montañas.

El mencionado autor distingue en el conjunto de 84 especies y variedades de briofitas alpinas cinco elementos geográficos: el boreal, el mesoamericano, el meridional, el de amplia distribución y el endémico, resultando más o menos equivalente la participación cuantitativa de cada uno de estos componentes. Delgadillo deduce que la mayor parte de estos musgos debe haber llegado a México durante el Plioceno y el Pleistoceno, aunque algunos parecen ser de dispersión más antigua. Se enfatiza también una notable individualidad florística del Cerro Potosí, de Nuevo León, con respecto a las demás zonas alpinas estudiadas, hecho que también fue observado a nivel de plantas vasculares por Beaman y Andresen (1966). Tal circunstancia se debe probablemente a diferencias en el substrato geológico sumadas a la lejanía de la mencionada montaña con respecto a otras en que existen áreas de vegetación alpina.

Cuadro 1. Análisis fitogeográfico de los componentes de la flora de zacatonales alpinos, basado en la lista de Beaman (1959). Los valores indican porcentajes con respecto al total de la flora.

Áreas	Géneros 85	Especies 143
México y áreas adyacentes	0	71.3
México y América del Sur	11.8	17.5
México y los E.U.A	2.4	3.5
América	8.0	0
Hemisferio boreal	14.1	4.2
Regiones templadas y frías del mundo	28.2	2.8
Regiones tropicales y subtropicales del mundo	3.6	0
Cosmopolitas	24.7	0.7
Otros tipos de distribución	5.9	0

El cuadro 1, reproducido del trabajo de Rzedowski (1975) que presenta un análisis fitogeográfico de la flora vascular alpina de México realizado sobre géneros y especies, ofrece algunos datos cuantitativos interesantes. Así, el elemento endémico, que constituye casi las 3/4 partes de las especies, no existe a nivel de género, lo que quizá puede interpretarse como una expresión extrema de la desproporción señalada ya por Hemsley para la flora de las zonas de clima templado y frío en general (véase pág. 90). Por otra parte, destaca la cantidad relativamente importante (17.5%) de especies comunes con Sudamérica, mientras que a nivel de género las afinidades holárticas (16.5%) son superiores a las neotropicales (11.8%).

D. Factores históricos de la distribución geográfica

La historia de la evolución de las floras modernas de México se inicia evidentemente a fines del Cretácico, cuando la mayor parte de su territorio emergió definitivamente de los fondos marinos. Desde entonces hubo contacto permanente hacia el norte con el resto de la América Boreal, no así hacia el sur y el este, pues aparentemente las conexiones con Centroamérica y con las Antillas se establecieron y se interrumpieron más de una vez durante el Cenozoico.

Del Cretácico Superior de Coahuila, Rueda Gaxiola (1967, III: 352-353; com. pers.) y Weber (1972; com. pers.) pudieron identificar numerosos fósiles de coníferas, de los cuales algunos se asignan a géneros ya extintos, pero otros se relacionan con mayor o menor certidumbre a: *Abies*, *Araucaria*, *Cedrus*, *Dacrydium*, *Larix*, *Metasequoia*, *Pherosphaera*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Sequoia*, *Thujopsis*, *Tsuga*.

De estos hallazgos se deduce que las coníferas jugaban un papel aparentemente mucho más importante en la vegetación cretácica de México que en la actualidad. En la misma flora de Coahuila existen también restos de numerosas angiospermas, pero la adscripción de estos fósiles a géneros actuales resulta problemática y sólo se han podido identificar con cierto grado de seguridad los siguientes: *Alnus?*, *Artocarpus*, *Betula?*, *Carya*, *Liriodendron*, *Nuphar*, *Salix*, *Sassafras?*

A fines del Oligoceno y a principios del Mioceno la línea de la costa tocaba el norte de Chiapas y la vegetación litoral incluía *Rhizophora*, *Pelliceria* y *Pachira*, de acuerdo con hallazgos de polen fósil realizados por Langenheim et al. (1967). Además, los mencionados autores refieren la presencia de abundantes microsporas de *Engelhardtia*, mucho más escasas de *Podocarpus*, y otras más raras aún, probablemente pertenecientes a *Pinus*. De la misma formación geológica Miranda (1963b) describió especies de *Acacia* y de *Tapirira*.

Los resultados preliminares del estudio de polen del Mioceno Inferior y del Oligoceno Superior del norte de Chiapas, realizado por Palacios (com. pers.), revelan la existencia en esa época de *Picea*, *Pinus* y *Taxodium*, además de diversas angiospermas.

La flora del Mioceno Medio del Istmo de Tehuantepec fue estudiada a base de microfósiles por Berry (1923), quien describe, entre otras, especies pertenecientes a los siguientes géneros actuales: *Acrostichum*, *Allamanda*, *Annona*, *Cedrela*, *Connarus*, *Coussapoa*, *Crescentia*, *Drypetes*, *Gouania*, *Inga*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Mespilodaphne*, *Moquillea*, *Myrcia*, *Nectandra*, *Simarouba*, *Zanthoxylum*.

Del Mioceno, también del Istmo de Tehuantepec, Graham (1972: 108) refiere una abundante flora polínica compuesta de unos 300 tipos morfológicos distintos, de los cuales pudieron identificarse:

1. Pteridofitas: *Alsophila*, *Ceratopsis*, *Cyathea*, *Dicranopteris*, *Hemitelia*, *Lomariopsis*, *Lycopodium*, *Pityrogramma*, *Psilotum*, *Pteris*, *Selaginella*. 2. Coníferas: *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Podocarpus*. 3. Angiospermas: *Alibertia*, *Alnus*, *Borreria*, *Bursera*, *Byttneria*, *Casearia*, *Celtis*, *Clethra*, *Cuphea*, *Engelhardtia*, *Eugenia*, *Fagus*, *Faramea*, *Guarea*, *Gustavia*, *Hedyosmum*, *Ilex*, *Juglans*, *Justicia*, *Laguncularia*, *Liquidambar*, *Ludwigia*, *Matayba*, *Myrica*, *Populus*, *Quercus*, *Rajania*, *Smilax*, *Tournefortia*, *Trichilia*, *Typha*, *Ulmus*, *Utricularia*.

Con respecto al Pleistoceno Superior y al Holoceno existen varios estudios palinológicos realizados en Michoacán (Deevey, 1943), en el Valle de México (Clisby y Sears, 1955 Bopp-Oeste, 1961), en Chihuahua (Martin, 1963) y en Puebla (Ohngemach, 1973), así como uno de Michoacán (Arsène y Marty, 1923) y uno del Valle de México (Espinosa y Rzedowski, 1968), basados en megafósiles. Como era de esperarse, sus resultados revelan una semejanza muy grande de las floras de esas épocas con la actual, pero los palinólogos dan cuenta al mismo tiempo de notables fluctuaciones, a lo largo del tiempo, de los porcentajes de polen de los diferentes componentes de los espectros. Tales fluctuaciones se atribuyen a cambios climáticos propios de esos lapsos, pero, en parte, pueden también deberse a las actividades del hombre. Como hecho interesante cabe señalar la presencia del género *Picea* hace sólo unos 10 000 años en los Valles de México y de Puebla, ya que en la actualidad esta planta se conoce en México únicamente en los estados de Nuevo León, Durango y Chihuahua.

Resumiendo esta reducida información paleobotánica y aun permitiendo un amplio margen de error en la identificación de los restos fósiles, puede establecerse que los elementos de la flora boreal estuvieron presentes en México desde el Cretácico Superior y los meridionales por lo menos desde el Oligoceno, y es probable que tanto unos como otros colonizaron el país cuando su territorio iba emergiendo a fines del Mesozoico. También puede deducirse que en el Terciario temprano y medio había regiones con clima cálido y otras templadas y frías, éstas últimas muy posiblemente determinadas por la presencia de altas montañas.

El registro fósil conocido no ofrece datos en cuanto a plantas propias de clima seco, pero quizá no hay que esperar abundancia de tales datos, pues las condiciones de aridez no favorecen la preservación de restos vegetales. La existencia de climas secos y de una vegetación xerófila desde épocas remotas puede deducirse de diversas pruebas geológicas y, sobre todo, de la extraordinaria variedad y riqueza en elementos endémicos de alto rango taxonómico en la flora actual de las regiones áridas de México (Rzedowski, 1962; véase también el cuadro de la pág. 90). La elevada proporción de endemismos en la composición florística de la zona seca aislada, correspondiente a los valles de Tehuacán y Cuicatlán (véase pág. 116) también constituye un argumento fuerte en favor de la antigüedad de climas secos en México, pues debe haber transcurrido mucho tiempo desde que dejó de existir la continuidad de tal clima seco entre la región en cuestión y la zona árida chihuahuense.

De manera análoga, parecen haber tenido un largo periodo de evolución en México los pastizales de clima semiárido, como se deduce del trabajo de Rzedowski (1975), quien encuentra una elevada proporción de endemismos en la flora de esta comunidad vegetal (véase cap. 14, cuadro 8). El mencionado autor analiza, además, la distribución geográfica de algunas de las gramíneas dominantes en estos pastizales y para las 40 especies conocidas del género *Bouteloua*, que sobrepasa ampliamente en importancia a los demás miembros de la familia, proporciona la siguiente relación:

Área geográfica	número de especies
Canadá	2
Este de los Estados Unidos	2
Oeste de los Estados Unidos	19 (de las cuales 10 sólo se conocen de estados limítrofes con México)

México	37
Centroamérica	10
Antillas	5
Norte de Sudamérica	7
Uruguay, Argentina y Chile	6

Otros 9 géneros, emparentados y posiblemente derivados de *Bouteloua* muestran, a su vez, la siguiente repartición:

<i>Buchloë</i> (1 sp.)	México y los Estados Unidos
<i>Buchlomimus</i> (1 sp.)	México
<i>Cathestecum</i> (4 spp.)	México y suroeste de los Estados Unidos
<i>Cyclostachya</i> (1 sp.)	México
<i>Neobouteloua</i> (1 sp.)	Argentina y Chile
<i>Opizia</i> (1 sp.)	México (también introducida en las Antillas)
<i>Pentarrhaphis</i> (3 spp.)	México a Colombia
<i>Pringleochloa</i> (1 sp.)	México
<i>Soderstromia</i> (1 sp.)	México a El Salvador

En el mismo artículo se insiste también en el origen autóctono y la antigüedad de los pastizales gipsófilos, al igual que en la importancia que debe haber jugado México en la evolución de los pastizales halófilos. Por otra parte, se considera que los zacatonales alpinos deben ser de edad relativamente reciente y las sabanas probablemente se generaron fuera de los límites del país.

La interpretación de otros datos de distribución geográfica de plantas actuales permite, de manera análoga, ayudar a dilucidar algunos aspectos del origen de las floras y de sus migraciones y también a especular sobre las condiciones ecológicas del pasado.

Sarukhán (1968a: 15-26), por ejemplo, piensa que la presencia de manchones de bosques de *Quercus* en zonas que climáticamente corresponden a bosques tropicales, como son las partes bajas de la vertiente del Golfo de México, data de épocas en que el clima era más frío que el actual. Concretamente, el mencionado autor liga el establecimiento de estos encinares con los cambios climáticos que pudieron haber acarreado las glaciaciones pleistocénicas, durante las cuales se calcula que las temperaturas descendieron 4 a 5° C en las latitudes de México (Emiliani, 1966). De ser correcta tal estimación, el área con clima propio para el bosque tropical perennifolio en la vertiente del Golfo de México debe haberse reducido drásticamente, como lo demuestra el mapa de Sarukhán (op. cit.: 24), y grandes superficies deben haberse poblado por otros tipos de vegetación, como el bosque mesófilo de montaña, el encinar, el pinar, etc.

La edad relativamente reciente del actual bosque tropical perennifolio de muchas partes de México también se deduce de la escasez de elementos endémicos en su composición florística (véase también, pág. 90), situación que contrasta con lo encontrado en el lado del Pacífico, donde en el área general del bosque tropical caducifolio se observan numerosas especies de distribución restringida. A este respecto cabe raciocinar que por una parte el oeste de México es más caliente que el este y probablemente la misma diferencia subsistió durante el Pleistoceno; por otro

lado, el bosque tropical caducifolio en general no es tan exigente en temperaturas elevadas como lo es el perennifolio, por lo cual el área del primero no debe haber sufrido mella tan grande durante las glaciaciones y persistió tal vez por manchones, lo que pudo haber contribuido a una evolución más rápida, aunque es probable que muchas de las especies que lo componen ya debían haberse originado antes del Pleistoceno.

En el Valle de México, en San Luis Potosí y en otras partes del país también existen indicios, derivados de la distribución de plantas (Rzedowski, 1963a: 190; 1966: 97-100; 1970: 99), de que el clima ha sufrido durante el Cuaternario cambios importantes en diferentes sentidos: al parecer hubo periodos más húmedos y otros más secos, los hubo más fríos y también más calientes, y muy probablemente se presentaron diferentes combinaciones de condiciones de temperatura y de humedad. Tal cuadro coincide esencialmente con lo que se sabe a través de pruebas obtenidas de estudios palinológicos, geomorfológico-glaciológicos (de Terra, 1947, 1949; White, 1956, 1962; Lorenzo, 1969; Heine, 1973), paleoedafológicos (Bryan, 1948; Arellano, 1953; Lorenzo, 1958), paleontológicos (Villada, 1903, 1914; Espinosa y Rzedowski, 1968), zoogeográficos (Martin y Harrell, 1957) y de otra índole.

Al buscar correlaciones cronológicas entre los eventos glaciales que se sucedieron en las alturas de México con los registrados en otras partes, varios autores encontraron que los avances de los hielos en las Montañas Rocallosas no necesariamente coinciden en tiempo con los que ocurrieron en el centro de este país. Tal hecho se interpreta en el sentido de que algunos periodos fríos en las latitudes de México podían ser secos al mismo tiempo y que algunos calientes podrían ser húmedos.

En cuanto al Terciario, no parece haber duda de que también en esa época se sucedieron cambios climáticos significativos, aun cuando tal vez no tan espectaculares. Miranda (1960b) realizó un análisis de distribución geográfica y ecológica en los trópicos americanos de géneros que llamó "bicontinentales" (cuya área trasciende de América) en relación con los géneros exclusivamente americanos. El análisis incluyó también varias floras fósiles y llevó al mencionado autor a la conclusión de que en el Cenozoico las floras tropicales de diferentes partes del mundo intercambiaron algunos de sus elementos a través de regiones más frescas y que en las mismas zonas tropicales las temperaturas deben haber sido un poco más bajas que en el presente. Por otra parte, es bien sabido que sobre todo en la primera mitad del Terciario en las latitudes altas el clima era mucho más benigno que ahora y elementos tropicales y subtropicales extendían sus áreas de distribución mucho más al norte en el Hemisferio Boreal que en la época actual. Con estas bases y tomando en cuenta las similitudes entre las floras de México y del sureste de Asia, así como la composición de diversas floras fósiles de Estados Unidos, Sharp (1966) postuló el origen asiático de muchas plantas mexicanas. Estos elementos deben haber migrado a través de Alaska, pero posteriormente se extinguieron en grandes extensiones de Norteamérica y sólo pudieron sobrevivir en México gracias a la conservación de un clima más favorable.

En los estudios de Bray (1898, 1900), de Krueger (1934), de Johnston (1940) y de algunos otros autores se ha postulado una mayor continuidad entre las zonas áridas norte y sudamericanas en el pasado, como una explicación de la existencia de especies comunes y de otras estrechamente emparentadas en ambas áreas, separadas hoy por miles de kilómetros de zonas tropicales húmedas (véase también pág. 81). Se considera que estos contactos deben haber existido a principios del Cenozoico o quizá

a fines del Cretácico, permitiendo la penetración de elementos xerófilos sudamericanos al Hemisferio Boreal y viceversa.

Engler (1914: 619) así como García, Soto y Miranda (1960) y también Solbrig (1972: 222) sugirieron que esta conexión pudo haberse realizado a través del arco antillano, donde aún actualmente existen varias regiones semiáridas, en las que habitan algunas xerófitas comunes a Norte y Sudamérica (Fig. 64). García, Soto y Miranda (op. cit.) realizaron un estudio de las exigencias climáticas del complejo de *Larrea tridentata-L. divaricata* y encontraron que estas plantas no prosperan en zonas de clima isoterma y sobre esta base postularon que en la época de su migración de Sur a Norteamérica el clima debe haber sido más fresco que el actual, además de ser más seco.



Figura 64. Distribución geográfica conocida del género *Cercidium*

Un punto de vista diferente sostuvieron Axelrod (1950: 285), Raven (1963: 164-166) y algunas otras autoridades, pues consideraron que *Larrea* y los demás elementos xerófilos que presentan disyunción similar habían alcanzado su área actual a

través de la dispersión a larga distancia en tiempos recientes (Plioceno-Pleistoceno). Fundamentaron su hipótesis principalmente en: 1) el supuesto de que las zonas áridas de América nunca antes fueron tan amplias como lo son en la actualidad, y 2) la circunstancia de que en conjunto las floras de las regiones secas norte y sudamericana son demasiado diferentes entre sí para que permitan suponer un contacto efectivo entre ambas zonas en alguna época.

De hecho, cierto grado de dispersión a larga distancia también tendría que haber sido necesario si la migración se efectuó a través de las Antillas, de manera que las dos hipótesis no son tan completamente inconciliables, como podría parecer a primera vista.

Un dilema similar, aunque poco discutido todavía en la literatura, lo plantean las áreas de distribución discontinua de elementos andinos presentes en las altas montañas de México. El caso más extremo es el de algunas plantas herbáceas propias del piso alpino, que se enumeran en la pág. 80. Cabe admitir aquí la necesidad, al menos parcial, de transporte a larga distancia, pues es difícil suponer que el Istmo de Tehuantepec, la Depresión de Nicaragua y muchas otras áreas intermedias hayan tenido alguna vez un clima adecuado para el desarrollo de estas especies. Es muy probable, sin embargo, que su dispersión se efectuase en tiempos en que las temperaturas eran en general más bajas que en la actualidad y los intervalos a franquear no eran tan largos.

Resulta asimismo muy significativo que, si se analiza la flora de las regiones semihúmedas y húmedas de las partes altas de México, llaman la atención sus escasas ligas con la flora de las porciones calientes del país. A juzgar por sus afinidades geográficas, la primera se originó mayormente a partir de inmigrantes procedentes de zonas de clima fresco de Sur y de Norteamérica y relativamente poco contribuyeron en su evolución los elementos locales de clima cálido.