CONTRIBUCIONES A LA FITO GEOGRAFIA FLORISTICA
E HISTORICA DE MEXICO
I. ALGUNAS CONSIDERACIONES ACERCA DEL ELEMENTO
ENDEMICO EN LA FLORA MEXICANA

J. Rzedowski *

El propósito de este artículo consiste en presentar las observaciones y deducciones del autor referentes a las relaciones de distribución geográfica existentes en la flora de México, entre el elemento endémico, por una parte, y el clima hídrico, por la otra. Esta idea no es completamente original, pues otros investigadores (como Hemsley, 1886-1888: 309-310; May-silles, 1959: 118) ya habían adelantado observaciones al respecto. En dos trabajos anteriores (Rzedowski, 1961: 88-89; Rzedowski, en prensa) también se incluyen breves discusiones sobre el particular, pero dado el interés que encierra el problema, se ha pensado en la conveniencia de desarrollar el mencionado tema en un escrito dedicado exclusivamente a él.

Los doctores F. Bonet, Z. de Cserna, C. Fries, Jr., y M. Maldonado-Koerdell tuvieron la amabilidad de leer el manuscrito y se les agradecen sus observaciones críticas, al igual que las del ingeniero E. Hernández X.

1. COMPOSICION DE LA FLORA MEXICANA DESDE EL PUNTO
DE VISTA GENETICO

La situación geográfica de México con respecto al resto del continente americano confiere a este país una importancia estratégica sobresaliente desde el punto de vista biogeográfico, pues su territorio constituye el camino más factible para el traslado o la expansión de organismos terrestres de Sud a Norteamérica o viceversa.

Se cuenta con numerosas pruebas de que México, en efecto, ha sido el escenario de intensas migraciones de floras y faunas, principalmente en las direcciones N-S y S-N. En consecuencia de ello, así como de la diversidad climática del país, entre los elementos geográficos y genéticos que forman parte de sus biotas actuales, prevalecen los meridionales y los boreales.

Al occidente no existe ningún cuerpo terrestre cercano suficientemente grande para ejercer una influencia notable sobre la composición de la flora de México, y las relaciones con Asia, aunque significativas, son más bien indirectas (Sharp, en prensa). En cuanto al oriente, sólo la

* Colegio de Post-Graduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Méx.

Península de Yucatán presenta afinidades florísticas manifiestas con Las Antillas (Standley, 1930: 164-165; Miranda, 1958: 217-221), pues en el resto del país éstas son mucho menos apreciables de lo que podría sugerir la proximidad de Cuba y de otras islas del Caribe (Grisebach, 1878, vol. 2: 515; Hemsley, *op. cit.*: 227-228). Los taxa comunes con Africa tampoco suministran prueba efectiva de mayores intercambios florísticos con ese continente, al menos no directos ni recientes.

Los elementos endémicos, cuyo probable centro de origen se localiza en México, ocupan un lugar prominente en su composición florística. Este fenómeno se interpreta como el resultado de la existencia, en el pasado y en el presente, de condiciones favorables para la evolución de formas nuevas, en función de la variabilidad de las condiciones fisiográficas y climáticas.

Desde los primeros trabajos fitogeográficos sobre México, se reconocen las afinidades florísticas antes mencionadas, pero es Gadow (1907-1909) quien define los conceptos de elementos boreal, meridional y endémico, como tres componentes fundamentales de la flora de México.

Por lo que respecta a la distribución geográfica de estos componentes, los autores coinciden en que el meridional forma la totalidad o, cuando menos, la mayoría de los elementos florísticos en las zonas calientes de México; el boreal, en cambio, tiene su mejor representación en las regiones de clima templado y frío. El objetivo principal del presente trabajo consiste en analizar a este respecto el elemento endémico de la flora mexicana.

2. EL ELEMENTO ENDEMICO Y SU CORRELACION CON EL CLIMA ARIDO

Fournier (1884: 338) y especialmente Engler (1882: 227-228), son quizá los primeros en señalar la abundancia de plantas endémicas en México. Hemsley (*op. cit.*: 309-310), al realizar un análisis completo de las afinidades de la flora del país, encuentra que su porción septentrional debe considerarse como el centro de origen de un gran número de taxa de vegetales adaptados a la aridez, que más tarde se expandieron hacia el sur y hacia el norte. En cuanto a las plantas de clima templado y frío no árido, el mismo autor calcula en cerca de 85 por ciento la cantidad de especies de distribución restringida a los límites de la República, pero sólo en 5 por ciento el número de los géneros (*op. cit.*: 298-299).

Con estos datos, Hemsley sienta las bases para el postulado de la tesis que pretende defenderse aquí: la existencia de una evidente correlación entre la distribución del elemento endémico y el clima árido en México.

Con el objeto de analizar el problema sobre bases estadísticamente más firmes, se realizó un cómputo de géneros que podrían considerarse como endémicos, incluidos en los "Trees and shrubs of Mexico" (Standley, 1920-1926), que es el único tratado completo moderno que abarca

cerca de la mitad de las especies de las plantas vasculares del país. Se consideró que el conjunto de especies que enumera la mencionada obra, constituye una muestra significativa de la flora de México; con el objeto de dejarla inalterada, no se tomaron en cuenta las adiciones ni las modificaciones del *status* taxonómico ni de la nomenclatura de los géneros, realizadas en fechas posteriores. El concepto de género de Standley es más bien conservador, al igual que el de Blake, que es el autor de la parte correspondiente a la familia Compositae en la misma monografía. En cuanto a las Cactaceae, la preparación del grupo se debe a Britton y Rose, quienes multiplicaron considerablemente el número de géneros. Este procedimiento ha encontrado una aprobación casi enteramente universal, y cabe señalar que los especialistas modernos, como Backeberg, Bravo, Buxbaum y otros, coinciden en desmenuzar más aún los géneros de esta familia.

En la investigación se incluyeron géneros de distribución restringida a México, así como los de distribución restringida a México y zonas vecinas: suroeste de los Estados Unidos de América y norte de Centroamérica. Excepcionalmente, se tomaron en cuenta algunos géneros con numerosas especies, de las cuales una se extiende un poco más allá de estos límites. No se incluyeron géneros como *Agave*, *Dalea*, *Mamillaria*, *Yucca*, etc., cuyo centro de dispersión se localiza en México, pero cuya área actual trasciende de los límites fijados.

Del total de los 967 géneros incluidos en la mencionada obra de Standley, 200 pertenecían a esta categoría, lo que constituye el 21 por ciento del número global. Entre ellos, 89 son monotípicos.

El grupo de géneros seleccionado en esta forma, se sometió a su vez a un análisis, de acuerdo con su distribución en diferentes zonas climáticas, catalogándolos en las siguientes cinco categorías:

Géneros	
1. Existentes en zonas de clima árido de México *	93
2. Existentes en zonas de clima semiárido de México	113
3. Existentes en zonas de clima semihúmedo de México	74
4. Existentes en zonas de clima húmedo de México	19
5. Dificiles de definir e inciertos	5

lo que ya proporciona una idea bastante clara de la afinidad climática de los géneros endémicos de México. Para dar una interpretación más

* Dentro del grupo correspondiente al clima árido no se han incluido las plantas de habitat acuático ni las ligadas a ambientes con agua permanente.

correcta al cuadro, se clasificaron de la misma manera todos los géneros del mencionado trabajo de Standley y se establecieron las proporciones entre los géneros endémicos y el número total de cada categoría:

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

* Dentro del grupo correspondiente al clima árido no se han incluido las plantas de habitat acuático ni las ligadas a ambientes con agua permanente.

Estas relaciones son ilustrativas de los fenómenos de:

- Correlación entre la abundancia relativa del elemento endémico en la flora de México y el clima árido;
- correlación entre la escasez relativa del elemento endémico en la flora de México y el clima húmedo;
- aumento progresivo de la importancia del elemento endémico en la serie de comunidades vegetales, en correspondencia al incremento de la aridez.

Es de considerarse que los cuadros dan tal vez una idea algo exagerada de la expresión cuantitativa de los fenómenos mencionados, pues si se realizara el mismo cálculo sobre la totalidad de la flora de México, el gradiente sería probablemente un poco menos pronunciado. Tal exageración se debe, en gran parte, a la inclusión de todas las Cactaceae dentro de las plantas leñosas, grupo que contribuye con 26 géneros en la categoría de clima árido y con 28 géneros en la de clima semiárido.

Se ha optado por realizar el análisis estadístico al nivel de género, pues se creyó que, además de las ventajas señaladas por Good (1953:78), en el presente caso esta es la categoría taxonómica más adecuada e ilustrativa, a pesar de que el valor que se confiere a dicho taxon no es precisamente equivalente en todos los grupos de plantas.

A nivel de orden, no hay ningún endemismo en la flora leñosa de México; en cambio, a nivel de familia parece haber tres: las Fouquieriaceae, las Pterostemonaceae y las Crossosomataceae. La primera consta de dos géneros restringidos a zonas de clima árido y semiárido de este país,

con una especie presente en el suroeste de los Estados Unidos. La segunda incluye un solo género distribuido en zonas semiáridas y semihúmedas de México, aunque según Sharp (1953:374) se extiende a Centroamérica; algunos autores consideran a las Pterostemonaceae como parte de las Saxifragaceae. La tercera familia también es monotípica y su distribución conocida abarca el extremo árido a semiárido noroccidental de México, así como las zonas adyacentes de los Estados Unidos.

No se ha realizado un recuento detallado a nivel de especie, y son de esperarse resultados interesantes de tal análisis, especialmente en cuanto se refiere a las posibilidades de esclarecimiento de algunos problemas ligados con los elementos extraños de la flora de México, tema que se tiene la intención de abordar en otras publicaciones.

3. ANALISIS DE LOS GENEROS ENDEMICOS DE PLANTAS LEÑOSAS EXISTENTES EN LAS ZONAS DE CLIMA ARIDO DE MEXICO

Entre los 93 géneros de plantas leñosas, citados en la obra de Standley, considerados como endémicos a México y regiones vecinas, y habitantes de zonas de clima árido, se encuentran características muy diversas.

Son monotípicos 37 de los géneros. De la mayoría no se conocen más que 2 a 10 especies, pero de *Echinocereus* se consideran como válidas 60, de *Coryphantha* 37, de *Ferocactus* 30, de *Echinofossulocactus* 22, etc.

De los 93 géneros en cuestión, 35, o sea más de la tercera parte del número total, parecen estar restringidos en su distribución a zonas de clima árido; otros 33 son principalmente de regiones áridas, mientras que 27 están mejor representados en localidades con otros tipos de clima.

Algunos, como por ejemplo *Sericodes*, *Orthosphenia*, *Burragea*, *Emorya*, no se conocen más que de áreas muy localizadas; en cambio otros, como *Eysenhardtia*, *Fouquieria*, *Ferocactus*, *Coryphantha*, *Selloa*, etc., tienen una distribución relativamente amplia dentro de la zona considerada. A 8 géneros suman los endemismos restringidos a Baja California; en cambio, los limitados a la región sonorense (en la acepción de Shreve, 1942) son 21, mientras que los característicos de la región chihuahuense (como la define el mismo autor) son 16.

Los conocimientos de las relaciones filogenéticas de los componentes de la flora de México son aún demasiado fragmentarios para poder discutir sobre bases firmes acerca de los linajes de origen de muchos géneros, de su edad, etc. Los datos existentes en la bibliografía permiten, sin embargo, realizar un examen tentativo, cuyos resultados, en cuanto a los 93 géneros aquí estudiados, pueden considerarse bastante verosímiles, puesto que el número de unidades analizadas es relativamente grande y, por consiguiente, se reduce la significación de algunos errores de apreciación.

Géneros pertenecientes a grupos taxonómicos superiores, en que predominan elementos mesófilos:

Washingtonia
Erythea
Dicraurus
Phaulothamnus
Talinopsis
Isomeris
Fendlera
Fendlerella
Lindleyella
Vauquelinia
Fallugia
Cowania
Eysenhardtia
Olneya
Hesperothamnus
Taravalia
Choisya
Echinopterys
Halliophytum
Horsfordia
Burragia
Xylomagra
Emorya
Basistelma
Himantostemma
Salazaria
Leucophyllum
Chilopsis
Holographis
Berginia
Carlowrightia
Hofmeisteria
Pelucha
Varilla
Zaluzania
Alvordia
Coreocarpus
Bebbia
Venegasia
Clappia

Géneros pertenecientes a grupos taxonómicos superiores, en que predominan elementos xerófilos:

Hesperaloe
Hesperoyucca
Samuela
Nolina
Dasylirion
Selinocarpus
Crossosoma
SerICODES
Viscainoa
Holacantha
Simmondsia
Pachycormus
Mortonia
Orthosphenia
Acanthothamnus
Microrhamnus
Adolphia
Idria
Fouquieria
Petalonyx
Eucnide
Grussonia
Wilcoxia
Machaerocereus
Carnegiea
Rathbunia
Lophocereus
Myrtillocactus
Echinocereus
Ariocarpus
Roseocactus
Lophophora
Epithelantha
Strombocactus
Leuchtenbergia
Echinofossulocactus
Ferocactus
Echinomastus
Echinocactus
Homalocephala
Astrophytum
Thelocactus
Neolloydia
Cochemia
Coryphantha
Escobaria
Pelecypora
Solisia
Selloa
Hymenoclea
Psilostrophe
Perityle
Chrysactinia

De gran interés resultaría saber si los antecesores de los géneros en cuestión vivieron en condiciones de clima árido, o bien en clima más húmedo, con relación a su habitat actual. Con el propósito de obtener alguna idea sobre esta cuestión, se les ha agrupado en dos categorías:

Por su distribución geográfica, los grupos taxonómicos superiores a los que pertenecen los 93 géneros mencionados, pueden clasificarse en:

Cosmopolitas	12
Pantropicales	15
Holárticos	4
Americano-africanos	3
Americanos tropicales	13
Mexicano-antillanos	5
Locales	32
Otros	9

de donde destaca la importancia del endemismo local a niveles superiores a género; en segundo término, estos datos permiten interpretarse como indicativos del carácter predominantemente tropical de la mayor parte de los antecesores.

Basándose en los datos de su distribución geográfica y de la distribución geográfica de los grupos taxonómicos afines, una buena parte de los taxa estudiados debe considerarse tal vez como neo-endemismos a nivel genérico. En cambio, son muy probablemente paleo-endémicos: *Adolphia*, *Crossosoma*, *Fouquieria*, *Pachycormus*, *Sericodes*, *Simmondsia* y muchos más.

Resumiendo los resultados de los análisis anteriores, cabe suponer que los 93 géneros poseen historias evolutivas muy diversas en cuanto a su procedencia, edad y velocidad de evolución, y se encuentran en estados diferentes en lo que se refiere a su potencialidad de diferenciación ulterior.

4. ALGUNAS IMPLICACIONES PALEOECOLOGICAS

De acuerdo con los criterios fitogeográficos aceptados, la riqueza de una flora determinada en elementos endémicos de alto rango taxonómico implica:

- a) la antigüedad de la flora y, sobre todo,
- b) un largo período de evolución, ligado con un aislamiento ecológico y con la variabilidad de los habitats en el tiempo y en el espacio.

Aplicando este razonamiento, puede deducirse que la flora de las partes áridas de México debe considerarse como antigua y como surgida en un territorio que por espacio de largas épocas se caracterizaba por poseer un clima árido. Además, sus contactos efectivos con otras zonas

áridas del mundo deben haber sido limitados, no así las variaciones climáticas y fisiográficas dentro de su mismo dominio.

Los datos que puede aportar la paleobotánica y la geología histórica de México en pro o en contra de esta hipótesis, son desgraciadamente muy escasos e inciertos. Lo único que se sabe con bastante seguridad es que la mayor parte del territorio del país estuvo bajo las aguas en el Cretácico; en cambio, desde principios del Terciario hubo tierra emergida en forma permanente, aunque las conexiones con Centroamérica y con Las Antillas se establecieron y se interrumpieron más de una vez a lo largo del Cenozoico. El problema de la edad del levantamiento de las Sierras Madres y de la Altiplanicie de México está bajo discusión, y las opiniones de algunos autores divergen bastante al respecto, pero no parece haber duda que desde los principios del Terciario la topografía del país ha sido bastante accidentada (Fries, Hibbard y Dunkle, 1955:8; De Cserna, 1958: 529; 1960: 602).

Imlay (1943: 1523-1525), a base de datos litológicos, paleontológicos y de otra índole, concluye que el clima de México en el Jurásico Temprano y Medio ha sido caliente y húmedo, aunque probablemente con temporadas de sequía alternativas. Al principio del Jurásico, según el mismo autor, prevalecieron condiciones de aridez y durante varios millones de años, de extrema aridez. Los depósitos de yeso del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior de amplias zonas de Coahuila y Chihuahua se interpretan por Kellum (1936: 425-426) como indicativos de la existencia de someras lagunas costeras situadas en esas épocas alrededor de la "Península de Coahuila". Es de considerarse, sin embargo, que para la formación de extensos depósitos de tales evaporitas debe haber sido necesaria también la presencia de una acentuada aridez. Imlay (1944: 1088-1095) refiere la existencia de depósitos de yeso y de sal en muchos otros horizontes del Cretácico del norte y centro de México. En lo relativo al Cretácico Tardío, Burckhardt (1930: 265) cree que las cantidades considerables de carbón encontradas en el noreste de Coahuila, así como la escasez de yeso y de otros depósitos halógenos, sugieren que el clima debe haber sido más bien húmedo en el noreste de México en esa época.

Edwards (1956: 31, 73), en su estudio sobre algunos conglomerados continentales del Terciario inferior de Guanajuato, Zacatecas y Guerrero, opina que el color rojo de tales conglomerados es indicativo de un clima templado húmedo de los sitios en que los mismos se habían originado por pedogénesis. Estos sitios se interpretan como zonas montañosas adyacentes al lugar de su acumulación, que debe haber sido más árido, pues permitió la conservación del color rojo (compárese también en Fries, Hibbard y Dunkle, *op. cit.*: 6). Guzmán (1950: 134), Erben (1956: 34) y Fries (1960: 95-100) citan la presencia de yeso en capas post-cretácicas de diversas zonas de la Cuenca del Balsas, a las cuales el último autor le asigna edad Eoceno-Oligocénica. Fries (*op. cit.*: 122) des-

cribe, asimismo, yeso pliocénico del Estado de Morelos. Calderón García (1956: 23) menciona la presencia de horizontes de yeso en depósitos Terciarios del Valle de Tehuacán, Puebla, asignándole tentativamente una edad Eoceno-Oligocénica. Schulze (1953a, 1953b), utilizando datos geomorfológicos estratigráficos y litológicos, deduce que en la Comarca Lagunera de Durango y Coahuila existió durante el Terciario una larga época de aridez marcada, limitada por dos etapas de erosión fluvial profunda, de las cuales la primera es subsecuente al plegamiento y la orogenia de la Revolución Laramídica, y la segunda antecede el actual período de aridez. Schulze correlaciona la larga época seca con la de los extensos fenómenos eruptivos, a los cuales otros autores le asignan una duración desde el Oligoceno (o Mioceno) hasta el Plioceno. La flora fósil del Mioceno del Istmo de Tehuantepec (Berry, 1923) es indicadora de la existencia de un clima cálido y más bien húmedo, pero quizás no tan húmedo como el que prevalece actualmente en el lugar del yacimiento.

Una relación más evidente puede encontrarse con los datos paleobotánicos y paleoecológicos que se tienen del suroeste de los Estados Unidos de América. De esta región se conocen muchas plantas fósiles del Terciario, y a base de ellas se ha tratado de interpretar los cambios climáticos ocurridos en ese período. Las conclusiones más importantes que se encuentran resumidas en el reciente trabajo de Axelrod (1958), son:

1. El registro fósil demuestra la existencia en el Terciario del suroeste de los Estados Unidos de una flora adaptada a diferentes condiciones de aridez, que se cree evolucionada *in situ*; a esta flora se le denominó Geoflora Madro-Terciaria, puesto que muchos de los grupos afines vivientes se encuentran actualmente en la Sierra Madre de México.

2. La Geoflora Madro-Terciaria debe haberse originado en tiempos pre-eocénicos, pero se expandió sobre amplias regiones del suroeste norteamericano en el Terciario medio y tardío, en función de la expansión del clima árido en esa zona.

Tales hallazgos van esencialmente de acuerdo con las conclusiones obtenidas a partir del análisis fitogeográfico realizado en este artículo, al menos en el sentido de la existencia de una antigua flora xerófila en la porción suroccidental del Continente Americano.

Es de notarse, sin embargo, que casi la totalidad de los componentes de la Geoflora Madro-Terciaria parece haber sido de una afinidad climática que, de acuerdo con los criterios empleados en el presente trabajo, se clasificaría como semiárida a semihúmeda. Puesto que entre los elementos de la Geoflora Madro-Terciaria no se encuentran bien representadas las plantas del clima francamente árido, Axelrod piensa que estas últimas sólo se han ido originando en épocas muy recientes (Plioceno tardío y Pleistoceno), a partir de antecesores propios de clima menos seco. De ahí el mismo autor deduce que el clima francamente árido (desértico) existe en el suroeste de Norteamérica desde hace relativamente poco tiempo, y sobre esta base llega a postular la hipótesis de que

los desiertos de todo el mundo constituyen un rasgo fisiográfico joven, pues antes del Terciario tardío no deben haber existido condiciones climáticas de suficiente aridez (Axelrod, 1950: 288-292).

Es difícil aceptar como correctas todas estas deducciones y algunas de ellas están en desacuerdo con los hechos biogeográficos que se han analizado. Existen numerosos argumentos que podrían aducirse en contra de las últimas hipótesis de Axelrod, pero no siendo éste el propósito principal del presente trabajo, se hará referencia exclusivamente al tema aquí tratado.

Debe considerarse, en primer lugar, que la ausencia de hallazgos de restos fósiles de xerófitas extremas no indica necesariamente la falta de tales plantas en una época determinada, pues es bien conocido el hecho que las condiciones de clima francamente árido no son favorables para la conservación de tales restos.

Por otra parte, el haberse demostrado que la extensión de zonas de clima seco en los Estados Unidos variaba en los diferentes períodos y que en general debe haber sido menor que en la época actual, no implica que el mismo régimen de cambios incluía a todo México, y menos aún que en este país no hayan existido regiones con clima francamente árido a lo largo del Terciario. Por el contrario, los datos fitogeográficos parecen inclinarse más bien en favor del hecho de una existencia prolongada de climas áridos en México, necesaria para el desarrollo de una flora tan individualizada y diversificada como la que se observa actualmente.

Es pertinente insistir en la circunstancia de que de los 93 géneros aparentemente endémicos y presentes en la flora de las zonas de clima árido de México, 68 están restringidos en su distribución a estas zonas o poseen la mayoría de sus especies ahí concentradas, de lo cual puede desprenderse que muchos de estos géneros se originaron probablemente en el medio desértico. Si a ello se agrega el hecho de la existencia en México de géneros característicos de diversas regiones áridas del mundo (*Frankenia*, *Larrea*, *Menodora*, *Peganum*, *Thamnosma*, etc.), no se sostiene la idea de un exclusivo origen reciente a partir de antecesores más mesófilos. Con estas consideraciones, no se pretende afirmar que la vida vegetal terrestre ha ido evolucionando separadamente en zonas secas y en zonas húmedas; es casi seguro que todas las xerófitas tienen su último origen en las menos especializadas mesófitas, pero las pruebas derivadas de la distribución de las plantas favorecen más bien la hipótesis de la existencia de clima seco en la Tierra desde épocas antiguas, y de repetidos períodos de diferenciación de los vegetales hacia el xerofitismo, como ya lo ha demostrado Engler (1914: 620-621).

Stebbins (1952) presenta argumentos teóricos en apoyo de las posibilidades de una aceleración del proceso evolutivo como respuesta a la aridez. Algunos de estos argumentos parecen bastante convincentes, aunque por otra parte, los descubrimientos paleontológicos que sirvieron de

base para las deducciones de Axelrod no suministran prueba evidente de una evolución más rápida de plantas leñosas en condiciones de clima semiárido, al menos no en el Mioceno y Plioceno del suroeste norteamericano (Stebbins, 1950: 521; Axelrod, 1958: 465). De los géneros estudiados en el presente trabajo, algunas Cactaceae y Compositae muestran una distribución geográfica que podría interpretarse como el resultado de una evolución rápida en tiempos relativamente modernos; la mayoría, sin embargo, y especialmente los monotipos paleoendémicos (*Acanthothamnus*, *Orthosphenia*, *Pachycormus*, *Sericodes*, *Simmondsia*, etc.), parecen ser buenos ejemplos de braditelia, por lo cual existen bases para suponer que se trata de reliquias de una antigua flora desértica.

De ser correcta la mencionada hipótesis de Stebbins, el fenómeno sólo debe ser aplicable a grupos que por su estructura genética estén predispuestos a una rápida transformación ulterior. El alcance de tal fenómeno de evolución acelerada, por consiguiente, no basta para apoyar la idea de la juventud de todas las plantas norteamericanas adaptadas a condiciones de aridez.

El conocido hecho de la presencia de numerosas xerófitas de origen relativamente reciente en la flora de México (comp. Rzedowski, 1961: 84-85), tampoco puede constituir un argumento en contra de la hipótesis de la antigüedad de climas áridos en este país, pues es lógico pensar que la evolución tienda también en tiempos modernos a crear formas nuevas adaptadas a la aridez. Conviene agregar que el fenómeno inverso (comp. Stebbins, 1952: 35-44) de una tendencia regresiva hacia el mesofitismo parece manifestarse claramente en diversos grupos de xerófitas mexicanas, como por ejemplo en las Cactaceae, en *Yucca*, en *Agave*, etc.

Herzfeld (1956) cree que el centro primitivo de la distribución de las Cactaceae norteamericanas se hallaba a principios del Terciario en el interior de los Estados Unidos, en virtud de que en esa época las zonas climáticas del hemisferio boreal estaban desplazadas 10 a 15° hacia el norte. Según el mismo autor, sólo en el Plioceno medio estas plantas llegaron a ocupar su área actual en México. De hecho, no parece haber muchas pruebas biogeográficas o paleontológicas que sugieran la posibilidad de tal migración. No obstante, es indudable que la situación y la extensión de las zonas de clima árido en Norteamérica debe haber sufrido variaciones a lo largo del tiempo, en función de los cambios de temperatura, de fisiografía y de otros factores.

Johnston (1940), basándose también en hechos de distribución geográfica de plantas actuales, aunque diferentes de las discutidas en este artículo, llega a conclusiones análogas en cuanto a la antigüedad de climas áridos en el Continente Americano.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

1. En la composición de la flora de México pueden distinguirse, a grandes rasgos, tres elementos principales: el boreal, el meridional y el endémico.

2. La abundancia relativa del elemento endémico en la flora leñosa de México, analizada a nivel genérico, se correlaciona con el clima árido; la escasez relativa del elemento endémico se correlaciona con el clima húmedo, y en la serie de comunidades vegetales existe un aumento progresivo de la importancia del elemento endémico, correspondiendo al incremento de la aridez.

3. De la abundancia del elemento endémico en la flora xerófila mexicana, puede deducirse que el origen y la diversificación de la misma datan desde épocas antiguas. Tal hecho va esencialmente de acuerdo con las conclusiones fundamentadas en los hallazgos de floras fósiles en el suroeste de los Estados Unidos de América, pero no comprueba la hipótesis de Axelrod, formulada a base de estos datos paleontológicos, relativa a la edad reciente (Plioceno-Pleistoceno) del clima francamente árido (desértico), y de las plantas adaptadas a estas condiciones en Norteamérica.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

1. In general terms three main elements can be distinguished in the composition of the Mexican flora: the northern, the southern and the endemic.

2. The relative abundance of the endemic element in the woody flora of Mexico, when analyzed on generic level, shows an evident correlation with arid climate; the relative scarcity of the endemic element correlates with humid climate; and in the series of plant communities a gradual increment of the importance of the endemic element can be observed in relation with the increment of aridity.

3. The abundance of the endemic element in the Mexican xerophilous flora indicates that the origin and the diversification of this flora took place in ancient times. Such fact agrees essentially with conclusions drawn from fossil floras discoveries in southwestern United States of America, but does not confirm Axelrod's hypothesis, based on the same palaeontological data, which postulates recent (Pliocene-Pleistocene) age of desert climate and of desert plants in North America.

LITERATURA CITADA

- Axelrod, D. I.: Evolution of desert vegetation in western North America. Carn. Inst.
Axelrod, D. I. 1950. Evolution of desert vegetation in western North America. Carn.
Inst. Wash. Publ., 590: 215-306.
Axelrod, D. I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. Botan. Rev., 24: 433-509.

- Berry, E. W. 1923. Miocene plants from southern Mexico. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 62: 1-27.
- Burckhardt, C. 1930. Etude synthétique sur le Mesosoïque mexicain. *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, 49: 1-280.
- Calderón García, A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Pue. *In*: XX Congr. Geol. Intern. Libroto-Guía Excursión A-11, pp. 9-27.
- De Cserna, Z. 1958. Notes on the tectonics of southern Mexico. *In*: "Habitat of Oil". Amer. Assoc. Petrol. Geol., pp. 523-532.
- De Cserna, Z. 1960. Orogenesis in time and space in Mexico. *Geol. Rundschau*, 50: 595-605.
- Edwards, J. D. 1956. Estudio sobre algunos conglomerados rojos del Terciario inferior del Centro de México. XX Congr. Geol. Intern. México, D. F., 75 pp.
- Engler, A. 1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Parte II. Die extratropischen Florengebiete der südlichen Hemisphäre und die tropischen Gebiete. W. Engelmann. Leipzig. 386 pp.
- Engler, A. 1914. Über Herkunft Alter und Verbreitung extremer xerothermer Pflanzen. *Sitzungsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss.*, 1914: 564-621.
- Erben, H. K.: 1956. Estratigrafía a lo largo de la carretera entre México, D. F. y Tlaxiaco, Oaxaca, con particular referencia a ciertas áreas de los Estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca. *In*: XX Congr. Geol. Intern. Libroto-Guía Excursión A-12, pp. 11-36.
- Fournier, E. 1884. Distribución geográfica de las gramíneas mexicanas. *La Naturaleza*, la ser. 6: 323-343, (traducción de un artículo publicado en *Ann. Sci. Nat.* sér. 6, 9: 261-290, 1878).
- Fries, C., Jr. 1960. Geología del Estado de Morelos y de partes adyacentes de México y Guerrero, región central y meridional de México. *Bol. Inst. Geol. Méx.*, 60: 1-236.
- Fries, C., Jr., C. W. Hibbard y D. H. Dunkle. 1955. Early Cenozoic vertebrates in the red conglomerate at Guanajuato, Mexico. *Smithson. Misc. Coll.*, 123 (7): 1-25.
- Gadow, H. 1907-1909. Altitude and distribution of plants in southern Mexico. *J. Linn. Soc. Botan.*, 38: 429-440.
- Good, R. 1953. The geography of the flowering plants. 2a. ed., Longmans, Green & Co., London. 452 pp.
- Grisebach, A. 1877-1878. La végétation du globe. Librairie J.-B. Baillière et Fils, Paris. 2 vols.
- Guzmán, E. J. 1950. Geología del noreste de Guerrero. *Bol. Asoc. Mex. Geol. Petrol.* 2: 95-156.
- Hemsley, W. B. 1886-1888. Botany. *In*: Godwin, F. D., & O. Salvin, *Biología Centrali-Americana*. R. H. Porter, London. vol. 4.
- Herzfeld, F. 1943. Die Verbreitungsgeschichte der nordamerikanischen Echinokakteen. *Willdenowia*, 1: 389-403.
- Imlay, R. W. 1943. Jurassic formations of Gulf region. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 27: 1407-1533.
- Imlay, R. W. 1944. Cretaceous formations of Central America and Mexico. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 28: 1077-1195.
- Johnston, I. M. 1940. The floristic significance of shrubs common to North and South American deserts. *J. Arnold Arbor.*, 21: 356-363.
- Kellum, L. B. 1936. Paleogeography of parts of border province of Mexico adjacent to West Texas. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 20: 417-432.
- Maysilles, J. H. 1959. Floral relationships of the pine forests of western Durango, México. Ph. D. Thesis. Univ. Mich., 165 pp.

- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. *In*: Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov., México, D. F., vol. 2: 215-271.
- Rzedowski, J. 1961. Vegetación del Estado de San Luis Potosí. Tesis doctoral. Fac. Cienc. Univ. Nac. Autón. Méx., 228 pp.
- Rzedowski, J. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora. *In*: Coloquios sobre el estado actual de los estudios fitogeográficos en México (en prensa).
- Schulze, G. 1953a. Mineralización plumbo-cuprífera relacionada con intrusiones ígneas en conglomerados Terciarios continentales del Estado de Durango. Inst. Nac. Invest. Rec. Min. Bol. 31: 19 pp.
- Schulze, G. 1953b. Conglomerados Terciarios continentales en la Comarca Lagunera de Durango y Coahuila y sus relaciones con fenómenos ígneos, geomorfológicos y climatológicos. Inst. Nac. Invest. Rec. Min., Bol 30: 52 pp.
- Sharp, A. J. 1953. Notes on the flora of Mexico: world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation. *J. Ecol.*, 41: 374-380.
- Sharp, A. J. Algunos aspectos de la fitogeografía de México. Trabajo presentado en el Primer Congreso Mexicano de Botánica (en prensa).
- Shreve, F. 1942. The desert vegetation of North America. *Botan. Rev.*, 8: 195-246.
- Standley, P. C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. *Contrib. U. S. Nat. Herb.*, 23: 1-1721.
- Standley, P. C. 1930. Flora of Yucatan. *Field Mus. Nat. Hist. Botan. Ser.*, 3: 157-492.
- Stebbins, G. L., Jr. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York. 643 pp.
- Stebbins, G. L., Jr., 1952. Aridity as a stimulus to plant evolution. *Am. Nat.*, 86: 33-44.