



Acta Botánica Mexicana

ISSN: 0187-7151

rosamaria.murillo@inecol.edu.mx

Instituto de Ecología, A.C.

México

Rzedowski, Jerzy

Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México.

Acta Botánica Mexicana, núm. 14, 1991, pp. 3-21

Instituto de Ecología, A.C.

Pátzcuaro, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57401402>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## DIVERSIDAD Y ORIGENES DE LA FLORA FANEROGAMICA DE MEXICO<sup>1,2</sup>

JERZY RZEDOWSKI

Instituto de Ecología  
Centro Regional del Bajío  
Apartado Postal 386  
61600 Pátzcuaro, Mich., México

### RESUMEN

El monto de la flora fanerogámica de México se calcula en forma aproximada en  $\pm 220$  familias,  $\pm 2410$  géneros y  $\pm 22000$  especies. La mayor concentración de la diversidad se encuentra a lo largo de un área que se inicia en Chiapas, incluye Oaxaca, prolongándose por un lado hacia el centro de Veracruz y por el otro a Sinaloa y Durango. El bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical perennifolio son los más diversos por unidad de superficie; sin embargo, en números absolutos de especies quedan superados por otros tipos de vegetación.

La proporción de taxa endémicos a los límites del país se aproxima a  $\pm 10\%$  en el caso de los géneros y a  $\pm 52\%$  en cuanto a las especies; estos valores aumentan a  $\pm 17\%$  y a  $\pm 72\%$  respectivamente si se toma como marco de referencia un área ecológicamente más natural, pero que incrementa en  $\pm 1/3$  la superficie de México. El endemismo se manifiesta más conspicuamente en la flora de matorrales xerófilos y de pástizales, aunque a nivel de especie también es intenso en otros tipos de vegetación, salvo el bosque tropical perennifolio.

Las cifras anteriores son indicadoras de que el territorio del país ha sido sitio de origen y de desarrollo de un gran número de linajes vegetales y en particular:

- a) en las zonas áridas y semiáridas del norte de México las plantas han sufrido una evolución profunda, dando origen a una flora moderadamente rica de sello propio y de formas biológicas especializadas, en no pocos casos únicas;
- b) la flora de las regiones semihúmedas se desarrolló en gran proporción a base de elementos que existen también en otras partes del mundo; un considerable número de tales elementos ha experimentado localmente una extensa radiación secundaria, produciendo una flora cuantiosa y diversificada;
- c) la flora de las regiones húmedas, sobre todo de las cálido-húmedas del este y sureste del país también es muy variada, pero hasta ahora no hay muchos indicios de que México pudiera haber sido un centro importante de su evolución.

El análisis de las afinidades geográficas de la flora fanerogámica de México indica que su vinculación con el sur es unas cuatro veces más importante que con el norte. Tal hecho, sin embargo,

<sup>1</sup> Trabajo realizado con apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y del Centro de Investigación y Desarrollo del Estado de Michoacán.

<sup>2</sup> Texto ligeramente modificado de la ponencia presentada en el marco del Simposio sobre Diversidad Biológica de México, celebrado en octubre de 1988 en Oaxtepec, Mor. Una versión inglesa de este trabajo forma parte del libro intitulado "Biological diversity of Mexico: origins and distribution", que se encuentra en proceso de publicación por Oxford University Press.

no debe interpretarse en el sentido de que una mayoría tan grande de plantas mexicanas sea de derivación meridional directa, pues una buena parte de los elementos comunes con Centro y Sudamérica deben haberse originado en México o en otras partes del mundo, como las Antillas, África, Eurasia o Norteamérica.

El registro fósil hasta ahora conocido indica que las características fundamentales de la actual flora fanerogámica de México estaban ya bien establecidas desde el Terciario Medio y muchas de ellas posiblemente desde tiempos anteriores.

## ABSTRACT

The phanerogamic flora of Mexico is estimated at roughly 220 families, 2410 genera and 22000 species. The highest incidence of diversity is found along a belt which originates in Chiapas, traverses Oaxaca, continues to central Veracruz on one side and to Sinaloa and Durango on the other. Cloud and tropical evergreen forests are the most diverse per unit area; however, in absolute numbers of species, other vegetation types surpass them.

Approximately 10% of the genera and 52% of the species are endemic to Mexico. These figures rise to 17% and 72% respectively if an ecologically more natural area is considered as the point of reference, although this would extend the area of Mexico by about one-third. Endemism is most pronounced in the xerophilous scrubs and in the grasslands, and at the species level it is also high in other types of vegetation, with the exception of the evergreen tropical forests.

The above figures indicate that the country has been the site of origin and evolution of a great number of plant lineages:

- a) in the arid and semi-arid zones of northern Mexico plants have experienced intense evolution, giving way to a moderately rich and distinctive flora with specialized growth forms which are often unique;
- b) the flora in the semi-humid regions developed largely from elements which exist in other parts of the world; a considerable number of these elements has led locally to extensive secondary radiation resulting in an abundant and diverse flora;
- c) the flora of the humid areas, especially of the warm-humid areas in the east and southeast of the country is also quite varied; yet to date, there is not much evidence that Mexico could have been an important center in its evolution.

An analysis of the geographical affinities of the phanerogamic flora of Mexico indicates that its links with the south are about four times more important than those with the north. This fact should not, however, be interpreted as meaning that such a large majority of Mexican plants derived directly from the south, since a good number of elements common to Central and South America must have originated in Mexico or in other parts of the world, such as the Antilles, Africa, Eurasia and North America.

Available fossil records show that the basic features of Mexican present phanerogamic flora were already well established by the mid-Tertiary or earlier.

## INTRODUCCION

México ostenta el privilegio de poseer en su territorio un universo vegetal de excepcional diversificación, variedad y significación. Tal afortunada circunstancia se manifiesta en múltiples formas y niveles y sus facetas más importantes son las siguientes:

a) **COMUNIDADES VEGETALES.** Se presentan dentro de sus límites prácticamente todos los grandes tipos de vegetación que se conocen en nuestro planeta. Además de

México, sólo la India y Perú reúnen en el territorio de un país una diversidad algo semejante de la cubierta vegetal.

b) FORMAS BIOLÓGICAS. La gran variedad y el notable esplendor de formas de vida o formas biológicas que exhibe la flora de México, en particular la de sus zonas áridas, sólo tiene paralelo en Sudáfrica.

c) ESPECIES DE PLANTAS. Aunque la cuantía del acervo florístico de muchas partes de la Tierra no se conoce aún con precisión, se ha reconocido que México con sus probables 30,000 especies de plantas está entre los primeros lugares en el mundo en cuanto a riqueza se refiere.

d) COMBINACION DE ELEMENTOS BOREALES Y MERIDIONALES. Una de las peculiaridades más significativas de la flora de este país es la de incluir un gran número de componentes, procedentes tanto del Hemisferio Sur como del Hemisferio Norte y sobre todo el hecho de que los unos y los otros juegan un papel importante en la vegetación.

e) ENDEMISMO. Sin ser una isla, México contiene una elevada proporción de taxa de distribución restringida; tal porcentaje queda aún considerablemente aumentado si se toma como base una superficie algo extendida más allá de las fronteras políticas.

f) PLANTAS CULTIVADAS, SEMICULTIVADAS Y MALEZAS. México, junto con la parte boreal de Centroamérica, ha sido un centro de suma importancia en la domesticación de cultivos y todavía hoy conserva una cuantiosa diversidad de germoplasma seleccionado y mejorado. A la par con el desarrollo de la agricultura y de la civilización, ha evolucionado en el país un considerable contingente de malezas nativas arvenses y ruderales.

Como corolario de lo anterior, no deja de ser preciso tomar conciencia y tener siempre presente que cuan pródigas han sido las circunstancias de dotar a esta parte del planeta con una profusión inusual de recursos vegetales, tanto más profundo e insoslayable resulta el compromiso de nosotros, los habitantes de México, de asegurar su perdurabilidad mediante un apropiado equilibrio de aprovechamiento y conservación.

El presente análisis se orienta casi en su totalidad a las fanerógamas, ya que el grado de conocimiento sobre algunos grupos de criptógamas no hace posible un enfoque de este tipo que involucre toda la flora.

También es pertinente enfatizar el hecho de que mucho de lo que expongo a continuación no será novedoso, pues ya se ha dicho o insinuado en otras ocasiones (principalmente en Rzedowski, 1965 y 1978). Esta vez procuraré solamente dar encauzamientos y detalles diferentes e ir más a fondo en algunos aspectos de mayor significación.

## RIQUEZA FLORISTICA

Desde hace tiempo se sabe que México, junto con Centroamérica, constituyen una de las regiones en que más se concentra la diversidad de los organismos vegetales. Los intentos de cuantificarla con precisión, sin embargo, se topan no solamente con la falta de un inventario depurado de todas las especies conocidas, sino también con el hecho de la existencia de un significativo número de plantas que no han sido descritas y a menudo ni siquiera descubiertas todavía en el territorio del país.

En términos de aproximaciones, principalmente con base en lo incluido en la obra de Standley (1920-1926), hace 10 años evalué que el número de especies de plantas vasculares en México debe ser próximo o algo superior a 20000. Hoy los conocimientos han avanzado lo suficiente para permitir hacer estimaciones un poco más finas, como la que se ensaya a continuación.

Así, en primer lugar, puede determinarse mediante recuento directo y aplicando una clasificación conservadora (la de Engler y Prantl con leves modificaciones), que el número de familias encontradas en la flora fanerogámica conocida de México es del orden de 220. Sin alejarse mucho tampoco de los criterios tradicionales aceptados los géneros pueden cuantificarse a nivel de  $\pm 2410$ .

Con el fin de realizar el cálculo del número de especies resultó interesante encontrar que en las regiones del continente americano en que la familia Compositae juega un papel prominente y sobre todo en las latitudes próximas a México, la relación que guardan entre sí el número de especies y el número de géneros (cociente e/g) de la mencionada familia (siempre y cuando se empleen conceptos genéricos moderadamente conservadores) se asemeja con bastante fidelidad a la misma proporción e/g de la flora fanerogámica entera.

Esta significativa propiedad se ilustra en el cuadro 1, en el cual puede observarse que en la gran mayoría de las floras o listados florísticos razonablemente completos, abarcando el territorio desde California hasta Texas y al sur hasta Guatemala, el cociente e/g de Compositae es bastante cercano o igual al cociente e/g del conjunto de las fanerógamas. Las tres regiones en que no hay buena coincidencia (Península de Yucatán, Tabasco y la Estación Biológica de Chamela), corresponden a áreas en que la proporción de las especies de compuestas en la flora se encuentra por debajo de 6%.

De tales datos cabe extrapolar que a nivel de todo el país el cociente e/g de la flora fanerogámica será también con aceptable grado de probabilidad muy similar al cociente e/g correspondiente a la familia Compositae, mismo que tiene el valor aproximado de 7.8, resultante de la división de  $\pm 2400$  especies entre  $\pm 310$  géneros, cantidades que corresponden a lo actualmente conocido y también con la salvedad de usar una clasificación conservadora.

Ahora bien, si se multiplica el cociente 7.8 por 2410 géneros, se obtiene la cantidad de  $\pm 18800$  que, de acuerdo con el razonamiento que antecede, debe ser bastante cercana al número de especies silvestres de fanerógamas actualmente conocidas de la flora mexicana.

Para llegar a partir de esta cifra al número real de todas las especies nativas existentes en el país el camino resulta más difícil y tentativo. Tocante a las plantas adventicias naturalizadas, en algunas floras regionales su proporción equivale o supera 10%, pero a nivel nacional el porcentaje no es tan grande e indudablemente está más cerca de la mitad o quizás algo por debajo de tal valor. Calculando para esta categoría unas 800 especies, el número de elementos nativos conocidos quedaría en alrededor de 18000.

Por otro lado, la experiencia de las últimas décadas indica claramente que lo que se sabe ahora de la flora fanerogámica de México seguramente está por debajo de 90% del total real, aunque también puede estimarse con bastante seguridad que está por encima de 75%. De ahí que un complemento de 20% sobre las 18000 unidades tal vez constituya una aproximación razonable. Con ello el número se elevaría a unas 21600 especies de

Cuadro 1. Proporción entre el número de especies y el número de géneros (cociente e/g) calculada para la familia Compositae y para la totalidad de algunas floras y listas florísticas.

|  | Flora fanerogámica total |          |     | Compositae |          |     |
|--|--------------------------|----------|-----|------------|----------|-----|
|  | Géneros                  | Especies | e/g | Géneros    | Especies | e/g |
| California (Munz y Keck, 1959)                             | 1067                     | 5590     | 5.1 | 141        | 696      | 4.9 |
| Arizona (Kearney y Peebles, 1951)                          | 907                      | 3370     | 3.6 | 151        | 543      | 3.6 |
| Nuevo México (Martin y Hutchins, 1980)                     | 941                      | 3728     | 4.0 | 138        | 564      | 4.1 |
| Texas (Correll y Johnston, 1970)                           | 1216                     | 4839     | 3.9 | 158        | 578      | 3.7 |
| Baja California (Wiggins, 1980)                            | 862                      | 2640     | 3.1 | 130        | 405      | 3.1 |
| Desierto Sonorense (Wiggins, 1964)                         | 794                      | 2634     | 3.3 | 119        | 397      | 3.4 |
| Est. Biol. Chamela (Lott, 1985)                            | 434                      | 754      | 1.7 | 21         | 27       | 1.3 |
| Valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 1979, 1985 y 1990) | 672                      | 2071     | 3.1 | 107        | 388      | 3.6 |
| Est. Biol. Los Tuxtlas (Ibarra y Sinaca, 1987)             | 504                      | 818      | 1.6 | 40         | 59       | 1.5 |
| Tabasco (Cowan, 1983)                                      | 852                      | 2147     | 2.5 | 62         | 101      | 1.7 |
| Península de Yucatán (Sosa & al., 1985)                    | 828                      | 1907     | 2.3 | 59         | 107      | 1.8 |
| Chiapas (Breedlove, 1986)                                  | 1701                     | 7018     | 4.1 | 134        | 561      | 4.2 |
| Guatemala (Standley, Williams & al., 1946-1976)            | 1799                     | 7078     | 3.9 | 140        | 595      | 4.3 |



fanerógamas y el total de plantas vasculares a unas 22800, si la diversidad de las pteridofitas se calcula en  $\pm 1200$ . Dado, sin embargo, el carácter tentativo de estas últimas apreciaciones, la incertidumbre del valor obtenido no debe ser menor de 8%.

Respecto a los grupos taxonómicos mejor representados en la flora actualmente conocida, pueden ofrecerse los datos aproximados del Cuadro 2, del cual se desprende que seis familias suman aproximadamente 40% del total de géneros y especies.

Cuadro 2. Las familias mejor representadas en la flora fanerogámica de México.

|             | Géneros   | Especies   |
|-------------|-----------|------------|
| Compositae  | $\pm 310$ | $\pm 2400$ |
| Leguminosae | $\pm 130$ | $\pm 1800$ |
| Gramineae   | $\pm 170$ | $\pm 950$  |
| Orchidaceae | $\pm 140$ | $\pm 920$  |
| Cactaceae   | $\pm 70$  | $\pm 900$  |
| Rubiaceae   | $\pm 80$  | $\pm 510$  |

La relativa importancia de estas seis familias varía de una región a otra, y así, las Compositae, Gramineae y Cactaceae están definitivamente mejor representadas en el norte y en el centro del país, mientras que Orchidaceae y Rubiaceae son mucho más diversas en la mitad sur; además la participación de Leguminosae crece en general con el aumento de la temperatura.

Es factible que Orchidaceae en realidad superen a Gramineae, porque en el caso de las primeras aún falta un gran número de especies por descubrir y describirse, mientras que las segundas ya están relativamente bien conocidas en México.

No menos interesante resulta el aspecto de la distribución geográfica y ecológica de la diversidad vegetal en México. El mapa de la Fig. 1 ilustra a grandes rasgos lo que se sabe y se estima en cuanto a la riqueza de la flora en diferentes regiones de la República. La zona de máxima concentración de especies se extiende de Chiapas a Oaxaca y de ahí se bifurca en dos franjas un tanto menos importantes, una dirigiéndose hacia el centro de Veracruz y otra rumbo a Sinaloa y Durango. Resalta, por otro lado, la relativa pobreza de la flora de la Península de Yucatán.

Con el objeto de dar una idea general acerca de la manera como contribuyen las diferentes formaciones vegetales a integrar la flora de México, se elaboró el cuadro 3, en el cual se agrupa la vegetación en siete conjuntos, a cada uno de los cuales se le asigna el porcentaje estimado de su participación, más virtual que real, pues es claro que muchas especies prosperan en más de un tipo de vegetación, pero para fines de mayor claridad los porcentajes se ajustaron para sumar 100.

De acuerdo con esta valoración los bosques de coníferas y de encino contribuyen con casi una cuarta parte de la flora, mientras que los matorrales xerófilos junto con los

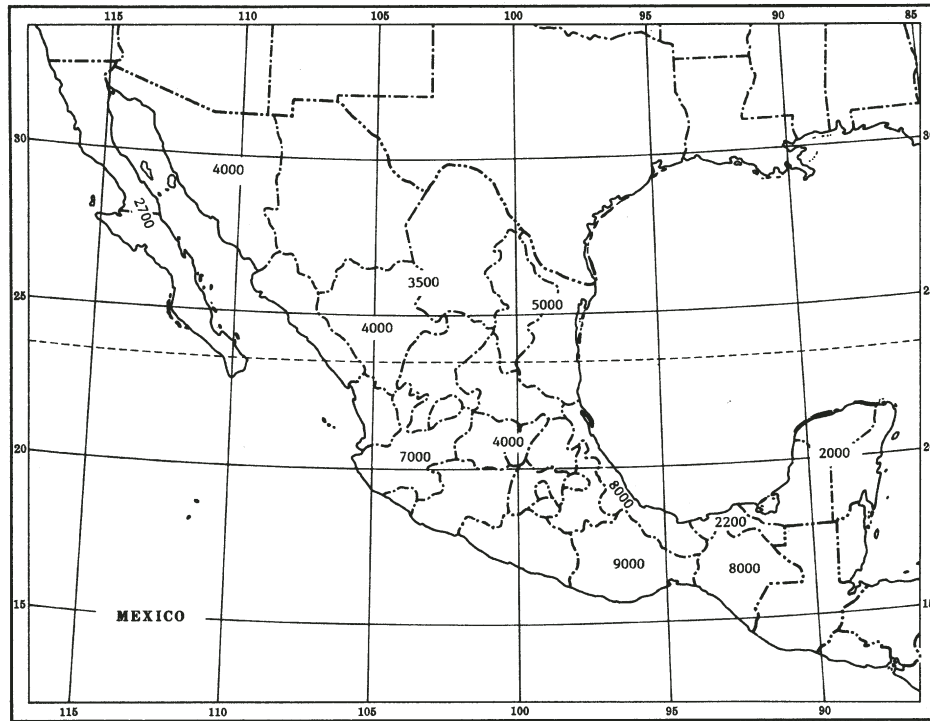


Fig. 1. Riqueza florística actualmente conocida o estimada de algunas regiones de la República Mexicana, expresada en números aproximados de especies de fanerógamas.

pastizales aportan alrededor de 20%. Las "selvas" o bosques tropicales conforman más de un tercio de la flora global, repartido en porciones no completamente equivalentes entre los húmedos por un lado y los semihúmedos y secos por el otro. La participación del bosque mesófilo de montaña es de alrededor de 10%, mientras que cantidades más pequeñas corresponden a la vegetación ruderal y arvense así como a la acuática y subacuática.

Aun cuando muy aproximados, estos valores resultan particularmente significativos si se les compara con la superficie que cubre en México cada uno de los conjuntos de vegetación y así se ve que por unidad de superficie el bosque mesófilo de montaña es por mucho el más diverso de todos. Le sigue en importancia el bosque tropical perennifolio, quedando en último lugar los matorrales xerófilos y los pastizales.



**Cuadro 3.** Participación proporcional estimada de los principales tipos de vegetación en el conjunto de la flora fanerogámica de México.

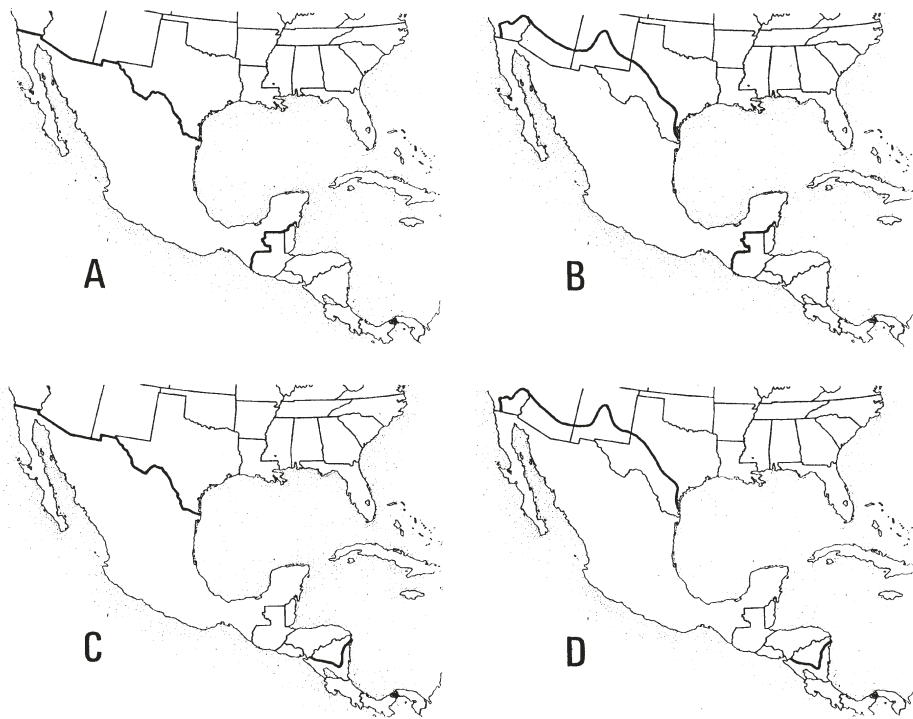
|   | Superficie aproximada que ocupa cada tipo de vegetación en relación al territorio del país entero | Riqueza florística estimada de cada tipo de vegetación expresada en: |  |
|---|---|--|--|
|   |   | número de especies   | porcentaje con respecto al total de la flora |
| Matorrales xerófilos y pastizales                         | ±50%  | ±6000  | ±20%   |
| Bosques de coníferas y de encino                          | ±21%  | ±7000  | ±24%   |
| Bosque mesófilo de montaña                                | ±1%   | ±3000  | ±10%   |
| Bosque tropical perennifolio                              | ±11%  | ±5000  | ±17%   |
| Bosques tropicales subcaducifolio, caducifolio y espinoso | ±17%  | ±6000  | ±20%   |
| Vegetación acuática y subacuática                         |   | ±1000  | ±3%  |
| Vegetación ruderal y arvense                              |   | ±2000  | ±6%  |

## ENDEMISMO

Los taxa de distribución restringida revisten especial interés en los estudios biogeográficos y de la evolución orgánica. Fue Hemsley, quien hace un siglo estudió por primera vez el endemismo de la flora de México y delineó sus principales particularidades cuantitativas y cualitativas. Hoy el estado de conocimiento permite ofrecer más detalles, pero, como en el caso de la diversidad, la carencia de un inventario completo y de suficiente información sobre la distribución geográfica completa de muchos taxa siguen siendo una fuente de conspicuas faltas de precisión.

No conviene, por otra parte, perder de vista el hecho de que la repartición geográfica de los organismos por lo general hace caso omiso de las divisiones políticas de la corteza de nuestro planeta; en cambio con frecuencia está ligada con la delimitación de regiones naturales, definidas por condiciones fisiográficas, climáticas, edáficas, etc. Para ser congruente con tal circunstancia y dar cuenta de muchos endemismos verdaderos, será necesario en este capítulo extender las fronteras del país y así, se recurrirá al término

**"Megaméxico 1"** cuando se incluyan las partes de las zonas áridas sonoreense, chihuahuense y tamaulipeca, que pertenecen a los Estados Unidos de América, al término de **"Megaméxico 2"**, cuando se abarque el territorio centroamericano hasta el norte de Nicaragua y al término **"Megaméxico 3"** para comprender ambas extensiones (véanse los mapas de la Fig. 2).



**Fig. 2.** Áreas de referencia para la definición de endemismos: A. México; B. Megaméxico 1; C. Megaméxico 2; D. Megaméxico 3.

De esta manera pueden establecerse los valores del cuadro 4 para cuantificar las familias endémicas. Las cinco familias en cuestión son: Canotiaceae, Fouquieriaceae, Plocospermataceae, Pterostemonaceae y Simmondsiaceae.

Cuadro 4. Número de familias endémicas de la flora fanerogámica de México.

|              | De acuerdo con la clasificación de Engler y Prantl | De acuerdo con algunas clasificaciones modernas |
|--------------|--|---|
| México       | 0  | 1   |
| Megaméxico 1 | 1  | 4   |
| Megaméxico 2 | 0  | 2   |
| Megaméxico 3 | 1  | 5   |

El monto de los géneros de distribución restringida se presenta a su vez en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Número aproximado de géneros endémicos de la flora fanerogámica de México.

|              | Número | Porcentaje con respecto al total de 2410 |
|--------------|--------|--|
| México       | ±230   | ±10%                                     |
| Megaméxico 1 | ±310   | ±13%                                     |
| Megaméxico 2 | ±310   | ±13%                                     |
| Megaméxico 3 | ±400   | ±17%                                     |

A nivel de especie, en la actualidad aún no resulta factible el cálculo directo de los valores en cuestión y los números que a continuación se presentan están basados primordialmente en un recuento hecho en floras de áreas limítrofes con México (California, Arizona, Nuevo México, Texas, Guatemala), computando las especies que se citan como comunes con México. A la cantidad de esta manera obtenida se sumaron 500, cifra estimada de elementos que no son endémicos, pero que faltan en las áreas vecinas mencionadas (o no habían figurado en las floras correspondientes). Además se añadieron 1000, monto aproximado de especies, cuya presencia en México se ha descubierto después de la publicación de las mencionadas floras. El total se restó de 18000. El cuadro 6 ilustra los valores obtenidos mediante el procedimiento explicado.

Cuadro 6. Número estimado de especies endémicas de la flora fanerogámica de México.

|              | Número | Porcentaje con respecto al total de 18000 |
|--------------|--------|---|
| México       | ±9300  | ±52%                                      |
| Megaméxico 1 | ±10600 | ±59%                                      |
| Megaméxico 2 | ±11500 | ±64%                                      |
| Megaméxico 3 | ±12900 | ±72%                                      |

Esta estimación imprecisa debe considerarse como conservadora, sobre todo si se tiene en cuenta que son muchas las especies (probablemente del orden de 2000) de fanerógamas mexicanas aún sin describir, mismas que en su gran mayoría son evidentemente de distribución restringida. Por tal mecanismo se incrementarán principalmente los valores absolutos de las plantas endémicas; los porcentajes no deberán resultar tan afectados, pues sin duda se compensarán con numerosos registros nuevos para México de especies que previamente se conocían de otras partes.

A su vez es claro que la disposición geográfica de los endemismos no sigue los mismos patrones que la diversidad. Así, puede verse que los taxa de distribución restringida se concentran en primera instancia en las regiones de clima árido. Con privilegio a este respecto se hallan también:

- a) la Península de Baja California (20 géneros y 25% de las especies) así como algunas islas alejadas de la masa continental, como la Isla Guadalupe (2 géneros y 21% de las especies) y el Archipiélago de las Revillagigedo (26% de las especies);
- b) algunas islas y penínsulas ecológicas, como las Sierras Madres, la Depresión del Balsas, los picos de altas montañas, las áreas de suelos yesosos, etc.;
- c) algunas áreas que deben haber jugado el papel de refugios durante los cambios climáticos del Pleistoceno.

En términos de vinculación ecológica general, la abundancia de endemismo de rango de familia y género está positiva y notablemente correlacionada con la aridez y se concentra en la vegetación xerófila. A nivel de especie (véase cuadro 7), sin embargo, son casi igualmente importantes los bosques de coníferas y de encino, que se distribuyen esencialmente a lo largo de macizos montañosos de clima fresco y semihúmedo. En segundo término se encuentran los bosques tropicales y caducifolios y los mesófilos de montaña, cuya relativa riqueza en endemismos se pone de manifiesto si se toma como unidad de referencia a Megaméxico 2. Los más postergados en este renglón son los bosques tropicales perennifolios, sobre todo los ubicados al oeste del Istmo de Tehuantepec, pues quedan superados aun por la vegetación acuática y subacuática así como por las malezas.

Cuadro 7. Proporción estimada de especies endémicas en la flora de diferentes tipos de vegetación de México, expresada en porciento con respecto al número total de especies de cada unidad de vegetación. Los valores se basan en pocos recuentos y por consiguiente representan aproximaciones gruesas.

|  | México | Megaméxico<br>1 | Megaméxico<br>2 | Megaméxico<br>3 |
|--|--------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Matorrales xerófilos y<br>pastizales                             | ±60    | ±90             | ±60             | ±90             |
| Bosques de coníferas y de<br>encino                              | ±70    | ±75             | ±80             | ±85             |
| Bosque mesófilo de montaña                                       | ±30    | ±30             | ±60             | ±60             |
| Bosque tropical perennifolio                                     | ±5     | ±5              | ±20             | ±20             |
| Bosques tropicales<br>subcaducifolio, caducifolio,<br>y espinoso | ±40    | ±40             | ±60             | ±60             |
| Vegetación acuática y<br>subacuática                             | ±15    |                 |                 | ±20             |
| Vegetación ruderal y arvense                                     | ±20    |                 |                 | ±30             |

#### MEXICO COMO ASIENTO DE EVOLUCION DE LINAJES VEGETALES

La portentosa profusión y la profundidad del endemismo en la flora de México, asociada a su apreciable diversidad, es indicadora de que el territorio del país ha sido lugar de origen y desarrollo de un gran número de grupos de plantas.

El fenómeno es particularmente espectacular en las zonas áridas y semiáridas, donde el endemismo a menudo no sólo atañe a grupos taxonómicos de rango elevado, sino también a formas biológicas, siendo así el responsable de la singularidad de su flora. Así, por ejemplo, la familia Cactaceae, aunque originaria de Sudamérica, ha definido en el país su máxima diversidad, abundancia e importancia, contando con alrededor de 900 especies, de las que más de 95% son de distribución restringida a Megaméxico 1.

La familia Fouquieriaceae, igualmente endémica a Megaméxico 1 y con toda probabilidad engendrada ahí destaca por las formas biológicas de sus representantes, que son insólitas aun entre las xerófitas. No menos sugestivas son las variantes que ofrecen las especies de *Agave*, género que en la actualidad no limita su área a México, pero es aquí donde se diversificó taxonómica y morfológicamente y donde con toda probabilidad se originó. Cuadro similar ofrece también *Yucca*, al igual que *Dasyllirion*, *Nolina*, *Krameria* y varios géneros más.

En cuanto a otras partes del país, cabe destacar la región montañosa de clima semihúmedo y fresco, donde ha evolucionado una flora sorprendentemente rica, no sólo a nivel de plantas herbáceas, sino también de muchos arbustos y árboles. Entre los ejemplos de esta abundancia sobresalen *Castilleja* (±50 spp.), *Eryngium* (±50 spp.), *Eupatorium* (±220 spp.), *Muhlenbergia* (±100 spp.), *Pinus* (±50 spp.), *Quercus* (±165 spp.), *Salvia* (±300 spp., fide Ramamoorthy), *Sedum* (±60 spp.), *Senecio* (±180 spp.) y *Stevia* (±70 spp.).

En el bosque mesófilo de montaña el más diversificado resulta ser el grupo de epífitas, con *Epidendrum*, *Peperomia* y *Tillandsia* numericamente muy bien representados.

En la tierra caliente de la vertiente pacífica, en cambio, descuella la profusión e importancia de las sesenta y tantas especies de *Bursera*, casi todas endémicas a Megaméxico 3, no quedándose muy atrás *Acacia*, *Euphorbia* e *Ipomoea*.

Desde hace más de un siglo se sabe que en el territorio de la República se localizan más géneros, más especies y más individuos de la familia Compositae que en cualquier otra parte del mundo. A ello cabe agregar que al parecer ésta es la familia más grande de las fanerógamas.

Dentro de los representantes mexicanos de las gramíneas, además de *Muhlenbergia* ya mencionada, sobresale en particular *Bouteloua*. Hoy en día este taxon está ampliamente distribuido en América, pero su diversidad (alrededor de 40 especies) se concentra casi totalmente en el país y su origen, al igual que el de ocho géneros derivados o satélites, también debe atribuirse a México (Rzedowski, 1975; Stebbins, 1975). Entre las leguminosas un caso similar lo constituyen *Dalea* y *Marina*, entre las rubiáceas *Bouvardia*, entre las gesneriáceas *Achimenes*, entre las ramnáceas *Karwinskia*, entre las escrofulariáceas *Lamoureauxia*, entre las cucurbitáceas *Cucurbita*, entre las onagráceas *Lopezia*, para mencionar sólo unos cuantos ejemplos.

Tampoco debe quedar inadvertida la importancia de este país como centro de evolución de malezas. Es muy notable que, a diferencia de lo que se observa en algunos otros países de América, como Canadá, Estados Unidos, Argentina o Uruguay, en los que casi la totalidad de la flora arvense está constituida por especies introducidas, en la mayor parte del territorio mexicano prevalecen en forma definitiva las malezas nativas de la región. Una importante proporción de estas malas hierbas sigue conservando su carácter de elementos endémicos. Numerosos representantes de géneros como *Argemone*, *Bidens*, *Euphorbia*, *Melampodium*, *Physalis*, *Sicyos*, etc. pertenecen a este peculiar grupo ecológico, que se encuentra en pleno proceso de evolución.

#### AFINIDADES GEOGRAFICAS Y ORIGENES DE LA FLORA

Sin menoscabo de la importancia de México como centro de intensa evolución de plantas, es indudable que muchos miembros de su flora o al menos sus antecesores han arribado al territorio del país, procedentes de otras partes del continente o del mundo.

Las indagaciones tendientes a establecer los lugares y las fechas de origen de linajes vegetales y de floras, así como la forma como estos conjuntos migraron a través de la Tierra y del tiempo requieren de un firme y masivo apoyo del registro fósil, pero la

mencionada fuente de información es todavía muy fragmentaria para México y para todo el resto de América Latina. Estudios monográficos y biosistemáticos de géneros y de otros niveles taxonómicos pueden en algunos casos dar mucha luz en cuanto a la génesis del grupo en cuestión, pero tales investigaciones son igualmente escasas para las plantas de este país.

En consecuencia, el grueso de las ideas que se tiene en la actualidad acerca de la procedencia geográfica de la flora de México y de sus diferentes elementos ha de descansar todavía en gran medida sobre los conocimientos acerca de la distribución actual de las especies, de los géneros y de otros taxa vegetales. Como se sabe y como se verá más adelante, la interpretación de los hechos de la repartición de los organismos no siempre es sencilla y a veces puede ser equívoca. Aun así, el método es valioso, ha logrado sobrevivir la prueba del tiempo y ha ayudado a resolver muchos problemas importantes.

De manera clásica y rutinaria se han estado reconociendo en la flora de México tres elementos geográficos primordiales: el meridional, el boreal y el endémico o autóctono. El cuadro 8 (tomado de Rzedowski, 1978) es un ensayo de evaluación de la participación proporcional de estos componentes, determinados a nivel de género, en los principales tipos de vegetación de México. De las estimaciones presentadas ahí cabe deducir que la afinidad austral de la flora supera de manera abrumadora ( $\pm 4$  veces) a la septentrional y es mucho mayor también que la autóctona, aunque de hacerse el análisis a nivel de especie, esta última proporción se alteraría substancialmente.

Cuadro 8. Representación aproximada, a nivel de género, de los principales elementos geográficos de la flora en los diferentes tipos de vegetación de México. El punto indica la presencia del elemento en cuestión, pero en proporciones insignificantes.

| Tipos de vegetación            | Elementos geográficos |        |          |
|--------------------------------|-----------------------|--------|----------|
|                                | meridional            | boreal | endémico |
| Bosque tropical perennifolio   | xxxxxxx               | •      | •        |
| Bosque tropical subcaducifolio | xxxxxxx               | •      | x        |
| Bosque tropical caducifolio    | xxxxxx                | •      | xx       |
| Bosque espinoso                | xxxxx                 | •      | xxx      |
| Matorral xerófilo              | xxx                   | x      | xxxx     |
| Pastizal                       | xxx                   | xx     | xxx      |
| Bosque de encino               | xxx                   | xxx    | xx       |
| Bosque de coníferas            | xxx                   | xxx    | xx       |
| Bosque mesófilo de montaña     | xxxxx                 | xx     | x        |

Como primera consecuencia de la vinculación tan manifiesta con el sur, es preciso ubicar la mayor parte del territorio de México dentro del reino florístico neotropical. La segunda consecuencia es que una parte importante de la flora del país debe haberse



originado en Centro y Sudamérica, como lo enfatizan también Raven y Axelrod (1974: 626). De esta circunstancia no hay mucha duda, pues la atestiguan tanto linajes de tierra caliente (*Byrsonima*, *Cecropia*), como de clima fresco de las montañas (*Befaria*, *Brunellia*), como también de regiones áridas y semiáridas (Cactaceae, *Nicotiana*).

Sin embargo, no conviene dejar inadvertido el hecho de que muchos de los linajes hoy distribuidos a través del Neotrópico pueden: a) haberse originado en México y migrado hacia el sur, y b) proceder de otras partes del mundo, pudiendo haberse extinguido el grupo en porciones importantes de su antigua área de distribución.

Para ilustrar la primera opción existen numerosos ejemplos en Compositae (*Flourensia*, *Galinsoga*, *Gutierrezia*, *Montanoa*, *Tagetes*, etc.), Gramineae (*Aegopogon*, *Bouteloua*, *Erioneuron*, *Pappophorum*, etc.) y en muchas otras familias. Aquí, entre paréntesis, cabe agregar que ha sido igualmente importante la radiación de elementos de origen mexicano hacia el norte, sobre todo a nivel de plantas de clima árido y semiárido, pero de ninguna manera restringida a tales ambientes, como lo ejemplifica McVaugh (1952) en el caso de los complejos de *Prunus serotina* y de *Lobelia cardinalis*.

En cuanto a la segunda alternativa, las pruebas son más difíciles de revelarse, pero la importancia de estas procedencias dista mucho de ser exigua.

Puede verse, por ejemplo, que las afinidades florísticas entre México y África no han sido todavía adecuadamente analizadas, pero sin duda son más importantes de lo que indica un examen superficial. Así, el género *Bursera*, tan importante en la flora de la vertiente pacífica de este país, con toda probabilidad es de ascendencia africana, pues ahí se concentran los grupos que le son afines, a mencionar *Aucoumea*, *Boswellia* y *Commiphora*. Lo más interesante del caso es que la distribución geográfica actual de *Bursera* (sur de Estados Unidos a las Guayanas y Perú), aunada a los restos fósiles conocidos (oeste de Estados Unidos e Inglaterra) señala que este linaje gondwaniano aparentemente no llegó aquí por vía de Sudamérica, sino con más probabilidad migró por la ruta de Laurasia, que durante largos periodos del Terciario tuvo un clima mucho más cálido que el actual. El familiar mezquite (*Prosopis*) es igualmente de ascendencia africana (Burkart, 1976) y a pesar de la gran diversificación del grupo en Sudamérica, no es imposible que haya utilizado el mismo camino en su desplazamiento. Lo anterior iría de acuerdo con la tesis de Thorne (1973) de que las escasas afinidades florísticas entre América tropical y África indican una gran antigüedad (tal vez pre-Cretácica) de la separación de Gondwana occidental. En tal circunstancia queda excluido el papel de Sudamérica como importante puente de intercambios de fanerógamas entre África y América del Norte.

En el bosque mesófilo de montaña de México y de Centroamérica existe un conjunto de géneros comunes con el este de Asia, de los cuales no pocos están representados en Sudamérica, otros en cambio en el este de los Estados Unidos; otros más, como *Cleyera*, *Deutzia*, *Distylium*, *Engelhardtia*, *Microtropis* y *Mitrastemon* sólo se han colectado en México, Centroamérica y Asia. Sharp (1966) postula el origen asiático de muchos de estos elementos y como vía migratoria propone el Estrecho de Bering y el oeste de Norteamérica, de donde hoy se desconocen estas plantas, pero varias se han encontrado al estado fósil.

Como ya lo sospecharon Berry (1937), así como Raven y Axelrod (1974: 623), existen muchas probabilidades de que cierta proporción de plantas que en el presente

prosperan en México o en el Neotrópico en general, de hecho procede de antecesores laurasiáticos de clima subtropical, pero los linajes correspondientes se extinguieron en muchas partes del Hemisferio Norte con el recrudescimiento del clima en épocas recientes. Es factible que grupos como *Annona*, *Cedrela*, *Celastrus*, *Dendropanax*, *Meliosma*, *Ocotea*, *Persea*, *Saurauia*, *Stemmadenia*, *Symplocos*, *Ternstroemia* y muchos otros más, que con los conocimientos actuales resulta difícil detectar, hayan tenido su génesis en esa parte de la corteza terrestre y posteriormente hayan penetrado a Sudamérica. La opinión de Gentry (1982) no va muy de acuerdo con este hecho, pero su razonamiento parte de la aceptación del origen gondwaniano de muchos grupos en que tal procedencia sólo es hipotética.

Cabe recordar en este contexto, que el significado fitogeográfico de las relaciones de la flora del SE de México con la de Asia y África ha sido también enfatizado por Miranda (1960).

Por su condición de archipiélago y en función de su considerable edad geológica, las Antillas han sido un núcleo importante de evolución de plantas, aunque, al igual que en el caso de México, el conjunto de su flora es de clara afinidad neotropical. En este país la influencia directa de los elementos florísticos propios de las islas del Caribe se manifiesta mayormente en la Península de Yucatán, pero también se deja sentir en algunas otras regiones. Por otra parte, sin embargo, es muy probable que un contingente significativo de linajes hoy ampliamente distribuidos en Latinoamérica se haya originado en las Antillas. Son al menos sospechosos de esta procedencia *Bourreria*, *Calyptanthus*, *Exostema*, *Harpalyce*, *Hyperbaena*, *Jacquinia*, *Machaonia*, *Malpighia*, *Pisonia*, *Rhacoma*, *Rondeletia*, *Roystonea*, *Sabal*, *Zamia*, etc.

Todo lo anterior conduce a la conclusión de que el aporte florístico que el territorio de la República ha recibido desde el sur, sin dejar de ser cuantioso, no fue tan desmesurado, como parecería indicarlo la vinculación con Centro y Sudamérica, indicada en el cuadro 8. Cabe razonar que esta continuidad de la flora sin duda tiene hondas bases ecológicas, consistentes sobre todo en la gran analogía de condiciones climáticas.

Tocante a la ubicación cronológica de los eventos del pasado, aún no es mucho lo que puede decirse. Hasta hace relativamente poco prevalecía la creencia de que la actual complejidad florística de México debe haberse originado en gran medida en el Pleistoceno o poco antes; hoy no se tiene duda de que sus raíces son considerablemente más profundas. Los hallazgos paleopalinológicos (Graham, 1976; Palacios, 1985; Tomasini, 1980) indican que el elemento boreal (*Abies*, *Acer*, *Carya*, *Cedrus*, *Cornus*, *Engelhardtia*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Nyssa*, *Picea*, *Pinus*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, etc.) estaba presente en Veracruz y en Chiapas en el Mioceno y al parecer en menor proporción en el Oligoceno. También existía ya ahí el elemento austral, tanto con componentes de clima caliente (*Alibertia*, *Astrocaryum*, *Ayenia*, *Coccoloba*, *Enterolobium*, *Faramoa*, *Matayba*, *Paullinia*, etc.), como de clima fresco (*Brunellia*, *Calatola*, *Gunnera*, *Hoffmannia*, *Nothofagus*, *Phyllonoma*, *Podocarpus*, *Weinmannia*, etc.). Igualmente estaban ya representados los elementos (como *Alfaroa*, *Chiranthodendron* y *Deppea*), que al menos en la actualidad están restringidos en su distribución a México y regiones adyacentes.

Mucho más escasa es la información que se tiene sobre la presencia de xerófitas fósiles, pero aquí, como es sabido, hay pocas esperanzas de que tales fósiles se preserven

más allá de lo esporádico. De ahí que la edad de la flora propia de regiones áridas es particularmente difícil de ubicar. Axelrod (1979) opina que el "Desierto Sonorense" del NW de México y SW de Estados Unidos existe como tal desde el Pleistoceno, señalando que su vegetación ha ido evolucionando a partir de enclaves de clima semiárido que se manifiestan desde el Mioceno temprano o tal vez desde el Eoceno tardío. No obstante, no existen razones de peso para afirmar que el clima árido constituye un fenómeno tan reciente en las latitudes de México y su altamente diversificada flora xerófila más bien sugiere una época prolongada de evolución, iniciada tal vez en el Cretácico mismo. En favor de esta idea se pronuncian los hallazgos de restos fósiles de *Prosopis*, de *Vauquelinia* y de *Agave* en el Eoceno del oeste de Estados Unidos, así como de *Fouquieria*, *Pachycormus* y *Condalia* en el Mioceno de la misma región (Axelrod, 1979).

Por otra parte, varios autores (Axelrod, 1950; Raven, 1963; Wells y Hunziker, 1976) insisten en que *Larrea* ha arribado a México de Sudamérica en el Cuaternario o quizás aún después. El origen austral de este importante elemento de la vegetación xerófila de Norteamérica es probable, pero en lo que toca a su época de llegada no hay ninguna prueba convincente. Existen, a su vez, claros indicios de que el intercambio de plantas entre zonas áridas de Norte y Sudamérica, al menos, se inició en épocas más antiguas. Testigos de tal fenómeno son las especies de *Condalia*, *Fagonia*, *Hoffmanseggia*, *Lycium*, *Menodora*, *Nicotiana*, *Prosopis*, *Selaginella*, *Ziziphus*, al igual que varios linajes de la familia Cactaceae.

En consecuencia, cabe concluir de la información paleobotánica existente que, si bien las fluctuaciones climáticas y los cambios fisiográficos ocurridos durante el Pleistoceno pueden haber contribuido ampliamente a la diversificación de la flora de México, no hay duda de que sus rasgos fundamentales ya habían quedado bien establecidos desde el Terciario Medio y muchos posiblemente bastante antes.

#### AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a Helia Bravo, Eric Hágsater, T. P. Ramamoorthy, Mario Sousa, Sergio Zamudio y sobre todo a mi esposa Graciela Calderón por la ayuda que me han brindado en la preparación de esta contribución.

#### LITERATURA CITADA

- Axelrod, D. I. 1950. Evolution of desert vegetation. Carn. Inst. Wash. Publ. 590: 215-306.  
Axelrod, D. I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. Occas. Papers Calif. Acad. Sci. 132: 1-74.  
Berry, E. W. 1937. Tertiary floras of eastern North America. Bot. Rev. 3: 31-46.  
Breedlove, D. E. 1986. Listados florísticos de México. IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 pp.  
Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). Journ. Arnold Arbor. 57: 217-249; 450-485.  
Correll, D. S. y M. C. Johnston. 1970. Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 1881 pp.

- Cowan, C. P. 1983. Listados florísticos de México. I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 123 pp.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Mo. Bot. Gard.* 69: 557-593.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 63: 787-842.
- Hemsley, W. B. 1886-1888. Outlines of the geography and the prominent features of the flora of México and Central America. In: *Biología Centrali-Americana. Botany*, vol. IV. R. H. Porter. London. pp. 138-315.
- Ibarra M., G. y S. Sinaca C. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 51 pp.
- Kearney, T. H. y R. H. Peebles. 1951. Arizona flora. University of California Press. Berkeley, California. 1032 pp.
- Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 47 pp.
- Martin, W. C. y C. R. Hutchins. 1980. A flora of New Mexico. J. Cramer. Vaduz, Alemania. 2 vols.
- McVaugh, R. 1952. Suggested phylogeny of *Prunus serotina* and other wide ranging phylads in North America. *Brittonia* 7: 317-346.
- Miranda, F. 1959. Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical. *An. Inst. Biol. Méx.* 30: 117-150.
- Munz, P. A. y D. D. Keck. 1959. A California flora. University of California Press. Berkeley y Los Angeles. 1681 pp.
- Palacios Ch., R. 1985. Estudio palinológico y paleoecológico de las floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas. Tesis Doctoral. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 261 pp.
- Raven, P. H. 1963. Amphitropical relations in the flora of North and South America. *Quart. Rev. Biol.* 29: 121-177.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Rzedowski, J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 29: 151-177.
- Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grasslands of Mexico. *Taxon* 24: 67-80.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. I. Compañía Editorial Continental, S.A. México, D.F. 403 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas e Instituto de Ecología. México, D.F. 674 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1990. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. III. Instituto de Ecología. Pátzcuaro, Mich. 494 pp.
- Sharp, A. J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. *Ciencia, Méx.* 24: 229-232.
- Sosa, V. et al. 1985. Etnoflora yucatanense. Lista florística y sinonimia maya. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. 225 pp.
- Standley, P. C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U. S. Nat. Herb.* 23: 1-1721.
- Standley, P. C., L.O. Williams et al. 1946-1976. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24 (12 partes e índice), 26 (2 partes).
- Stebbins, G. L. 1975. The role of polyploid complexes in the evolution of North American grasslands. *Taxon* 24: 91-106.

- Thorne, R. F. 1973. Floristic relationships between tropical Africa and tropical America. In: Meggers, E. J., E. S. Ayensu y D. Duckworth (eds.). Tropical forest ecosystems in Africa and South America. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. pp. 27-47.
- Tomasini O., A. C. 1980. Estudio palinológico del Oligoceno de Simojovel, Chiapas, México. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 126 pp.
- Wells, P. V. y J. H. Hunziker. 1976. Origin of the creosote bush (*Larrea*) desert of southwestern North America. Ann. Mo. Bot. Gard. 63: 843-861.
- Wiggins, I. L. 1964. Flora of the Sonoran Desert. In: Shreve, F. e I. L. Wiggins. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press. Stanford, California. 2 vols.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford, California. 1025 pp.