

EL ENDEMISMO EN LA FLORA FANEROGAMICA MEXICANA: UNA APRECIACION ANALITICA PRELIMINAR^{1, 2}

JERZY RZEDOWSKI

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

RESUMEN

Esta contribución constituye esencialmente una ampliación de algunos datos y conceptos vertidos en un trabajo anterior, dedicado al tema de la diversidad y de los orígenes de la flora fanerogámica de México. Una parte de dicho artículo se ocupó del endemismo, habiéndose determinado que éste involucra el nivel de familia, es del orden de $\pm 10\%$ de los géneros y de $\pm 52\%$ de las especies conocidas. Si se toma como marco de referencia una área más natural desde el punto de vista ecológico, que expandiera en cerca de un tercio el territorio del país, estos valores se elevarían a $\pm 17\%$ y $\pm 72\%$ respectivamente.

Al comparar tales cifras con la información existente para algunos otros países y regiones del mundo, se concluye que la magnitud del endemismo en la flora de México no es tan grande como la de Australia, Madagascar y Sudáfrica, pero supera la de Cuba y la de la provincia florística de California y por muy amplio margen a otras muchas porciones de la Tierra.

Las raíces de esta significativa riqueza en organismos de distribución restringida se ubican por una parte en la existencia de un buen número de regiones que funcionan como verdaderas islas y penínsulas ecológicas en el territorio de la República, varias de ellas de gran extensión, y por la otra en los eventos y condiciones ambientales del pasado geológico. En particular se enfatiza la circunstancia de que durante la mayor parte del Cenozoico, al no existir comunicación terrestre con Sudamérica, México tenía la forma de una península que, a semejanza de Sudáfrica, penetraba en forma de cuña hacia condiciones climáticas contrastantes con respecto a las que prevalecían en la parte ancha del continente.

Al comentar los diferentes tipos y facetas del fenómeno en México, se puntualiza el hecho de que, si bien existe una importante proporción de especies de área muy local y/o raras, el grueso de los endemitas no comparte tales rasgos y en realidad muchas de las plantas más comunes y características del paisaje mexicano, incluyendo un buen número de malezas y algunos cultivares, corresponden a taxa de distribución restringida.

Entre los endemismos edáficos destacan sobre todo las gipsófitas, muchas de las cuales parecen atestiguar una antigua historia evolutiva. Además de estas últimas existe un gran conjunto adicional de grupos paleoendémicos, en parte concentrados en áreas que han funcionado como refugios durante las épocas de clima cambiante del Terciario y Cuaternario.

Una estimación gruesa indica que en la flora mexicana el endemismo es particularmente acentuado entre arbustos y plantas herbáceas terrestres perennes, en cambio los bejucos y los vegetales acuáticos

¹ Trabajo realizado con apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, del Centro de Investigación y Desarrollo del Estado de Michoacán, así como de la Secretaría de Educación Pública.

² Versión ligeramente ampliada de la ponencia presentada en el marco del Simposio sobre "Biodiversidad de México - Conservación de la Selva en Mesoamérica", celebrado en Xalapa, Ver. en diciembre de 1990.

son los más pobres en este sentido. En cuanto a las familias grandes, Cactaceae, Rubiaceae y Compositae llevan la primacía con alrededor de 70% de especies de distribución restringida, mientras que Orchidaceae y Gramineae sólo registran 35% y 25% respectivamente.

Se observa una notable correlación entre la proporción de géneros endémicos y el grado de aridez climática. A nivel de especies, sin embargo, son igualmente privilegiadas en elementos de distribución restringida las áreas templado-semihúmedas. Las regiones cálido-húmedas, a su vez, son las más pobres en tales elementos.

Se indican algunas localidades y regiones de México, en las cuales se ha detectado una significativa concentración de endemismos florísticos y en términos generales se observa que los géneros de esta categoría están mucho mejor representados en la mitad septentrional del país, en cambio las especies prevalecen más en las vertientes del Pacífico que en las atlánticas. Se enfatiza, sin embargo, la circunstancia de que en la mayor parte del país, prácticamente en cualquier punto, la flora de comunidades terrestres, no excesivamente perturbadas, contiene un elevado porcentaje de elementos de distribución restringida a sus límites territoriales.

ABSTRACT

This contribution is essentially a complement to the data and concepts exposed in a previous paper, devoted to the topic of diversity and origins of the Mexican phanerogamic flora. A part of the mentioned paper deals with the subject of endemism which, according to evidence and estimations, involves the family level and accounts for $\pm 10\%$ of the genera and $\pm 52\%$ of known species. If an ecologically more natural area (which expands the territory of Mexico by about 1/3) is taken as reference, these figures rise respectively to $\pm 17\%$ and $\pm 72\%$.

If these figures are compared with existing information for other countries and regions of the world, it can be concluded that the extent of endemism in the flora of Mexico is not as large as that of Australia, Madagascar or South Africa, but surpasses that of Cuba and of the California floristic province and is much larger than those of many other parts of the world.

The origin of this significant wealth of endemic organisms must be sought on the one hand in the existence of a fair number of regions that behave as true ecological islands and peninsulas within the territory of Mexico, some of them extending over large portions of the country, and on the other hand, in the events and environmental conditions of the geological past. Particularly, it must be emphasized that during much of the Cenozoic era no terrestrial connection existed with South America and accordingly Mexico bore the form of a peninsula which, much like South Africa, penetrated in form of a wedge toward climatic conditions in sharp contrast with those prevailing on the wider part of the continent.

Different types and aspects of endemism in Mexican flora are discussed and it is pointed out that an important proportion of very local and/or rare species can be recognized. The majority of endemics, however, do not belong to this group and in fact many of the most common and characteristic plants of the Mexican landscape belong to taxa of restricted distribution, including a large number of weeds and some cultivars.

Gypsophytes stand out among edaphic endemics and this group seems to bear a long evolutionary history. A large additional assemblage of paleoendemics can be distinguished, in part concentrated in areas which acted as refugia during the epochs of changing climates of the Tertiary and the Quaternary.

A rough estimation indicates that endemism in the Mexican flora is most accentuated among shrubs and perennial terrestrial herbs, whereas lianas and aquatic plants show the lowest incidence. Among the larger families, Cactaceae, Rubiaceae and Compositae stand out with about 70% of endemic species, while Orchidaceae and Gramineae only reveal 35% and 25% respectively.

A remarkable correlation can be observed between the proportion of endemic genera and the degree of climatic aridity. At the species level, however, temperate and semi-humid areas are equally privileged in endemics. On the other hand in warm and humid regions endemism is poorly represented.

Numbers of localities and regions are indicated, in which a significant concentration of floristic endemism has been detected and in general terms it can be observed that endemic genera are much

better represented in the northern half of the country, whereas endemic species are more numerous on the Pacific slopes than on the Atlantic. It is pointed out, however, that in most parts of the country, practically at any point, the flora of terrestrial and not excessively disturbed communities includes a high percentage of endemics.

MAGNITUD DEL ENDEMISMO Y SU SIGNIFICADO

Los organismos de distribución geográfica restringida, o endémicos, han llamado la atención de los biólogos desde hace muchos años. Los pormenores de su conocimiento han resultado de interés no solamente en la biogeografía, sino también en la sistemática, en la genética, en los estudios sobre la evolución orgánica, en la paleoecología y en otras ramas de la ciencia.

A nivel comparativo la magnitud del endemismo se emplea como indicador del grado de "singularidad" de una determinada flora (o fauna), o sea de la cuantificación de su distinción con respecto a las floras de otras regiones del continente o del mundo.

En los años recientes ha ido cobrando cada vez mayor importancia el reconocimiento, la jerarquización y la localización de los endemitas en función de la necesidad de conservar la diversidad biológica de nuestro planeta.

En cuanto a México, Hemsley (1886-1888) fue el primero en realizar un análisis global de la flora vascular hasta entonces conocida, presentando algunos cálculos y estimaciones de la importancia así como de la ubicación geográfica del elemento endémico. El autor de esta línea (Rzedowski, 1962) profundizó en la correlación existente en nuestro país entre la magnitud del endemismo y la distribución de las zonas de clima árido. Villaseñor (1990) definió y discutió los géneros mexicanos de distribución restringida de la familia Asteraceae (Compositae). Finalmente, como parte de una disertación sobre la diversidad y los orígenes de la flora fanerogámica de México (Rzedowski, 1991) se hizo un intento de definición cuantitativa de la importancia al igual que de la repartición ecológica y geográfica de este elemento en el territorio de la República.

Puesto que la última contribución constituye un antecedente imprescindible de lo que se expondrá más adelante en este trabajo, se proporciona a continuación un resumen de los aspectos pertinentes más significativos de la misma.

En el mencionado artículo, después de reconocer la inexistencia de un inventario florístico depurado para el país, se calcula que las fanerógamas mexicanas están representadas por 220 familias y ±2410 géneros. En seguida, mediante cómputo indirecto se define en ±18800 el número de especies hasta ahora conocidas; a partir de este valor se estima en ±18000 la cantidad de especies nativas conocidas y en ±21600 el total de especies existentes, sin tomar en cuenta las introducidas.

Con el objeto de proporcionar al endemismo un marco de referencia geográfica más natural, además de supeditarlo a los límites políticos de México, se introducen los conceptos de: a) Megaméxico 1, que, aparte del territorio de la República incluye las porciones de las zonas áridas sonorenses, chihuahuenses y tamaulipecas que pertenecen a los Estados Unidos de América; b) Megaméxico 2, que expande las fronteras del país hasta el norte de Nicaragua; y c) Megaméxico 3, para comprender ambas extensiones.

Aplicando estos criterios se calculó el número de familias y de géneros endémicos, como lo muestran los cuadros 1 y 2.

Cuadro 1. Número de familias endémicas de la flora fanerogámica de México. Reproducido de Rzedowski (1991).

| | 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 |

Nota: a estos valores debe sumarse la familia Lacandoniaceae, recientemente descrita y endémica de México (Martínez y Ramos, 1989).

Cuadro 2. Número aproximado de géneros endémicos de la flora fanerogámica de México. Reproducido de Rzedowski (1991).

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

Las cantidades referentes a las especies se obtuvieron a su vez por medio de cálculos indirectos y estimaciones gruesas. Los valores encontrados se presentan en el cuadro 3.

Cuadro 3. Número estimado de especies endémicas de la flora fanerogámica de México. Reproducido de Rzedowski (1991).

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

A título de comentario se señaló que, aun cuando imprecisas, estas últimas estimaciones deben considerarse como conservadoras, principalmente por el hecho de que son aún muy numerosas (probablemente del orden de 2000) las especies de fanerógamas que se encuentran sin reconocer ni describir. La gran mayoría de tales taxa evidentemente es de distribución restringida.

Los datos de esta manera revelados significan que de cada dos especies de plantas con flores que existen en México, en promedio una restringe su área de distribución al territorio del país y tres de cada cuatro no pasan de los límites de Megaméxico 3. Si bien, para muchos tales números pueden parecer sorpresivamente altos, en realidad son congruentes con:

a) los valores iniciales de Hemsley (1886-1888), quien calculó en 10.8% y 70.5% las proporciones respectivas de géneros y especies endémicos para la flora fanerogámica de México en conjunción con toda Centroamérica y en 81.7% la proporción de especies endémicas al área que se extiende desde el norte de México hasta Honduras.

b) la estimación de Ramamoorthy y Lorence (1987) de 60 a 65% de endemismo a nivel de especie y de $\pm 15\%$ de endemismo en los géneros de plantas vasculares mexicanas;

c) la estimación de Gentry (1982) de 60% de especies endémicas para el conjunto de México y Centroamérica, basada en una muestra de diferentes grupos de fanerógamas;

d) la estimación de Raven (1976) y de Gentry (1982) de que la riqueza florística de la región neotropical es del orden de 90000 especies;

e) las proporciones de 51% y 61% respectivamente, correspondientes a especies de reptiles y de anfibios endémicos al territorio de México (Flores y Gerez, 1988; Toledo, 1988).

En el cuadro 4 se ofrece un resumen comparativo de la magnitud de endemismo para las floras de algunas partes del mundo. El primer conjunto corresponde a varias islas que, como es sabido, en general destacan por su abundancia de organismos de distribución restringida. Aquí sobresalen en particular Australia, Madagascar, Hawai y Nueva Zelanda, con la indicación de que si bien el tamaño de la isla y su distancia de los continentes son factores importantes, el elemento decisivo de la riqueza de endemismos lo constituye la historia de la flora del territorio en cuestión.

El segundo grupo lo conforman algunas regiones continentales, entre las que sobresalen en primer término el bien conocido caso de Sudáfrica y también el no menos renombrado de California, sobre todo el de la llamada provincia florística de California, que excluye algunas porciones del estado del mismo nombre, pero abarca sectores de Oregon, de Nevada y de Baja California.

Infortunadamente no quedan comprendidas en esta comparación varias áreas adicionales que descuellan igualmente por su riqueza de endemismos, como son ciertas porciones del sureste de Asia y sobre todo de Sudamérica, pero sus floras son aún tan imperfectamente conocidas que no existen (o al menos no me fue posible encontrar) los datos correspondientes. Con respecto al Neotrópico destaca la región montañosa de las Mesetas de Guayana (sur de Venezuela y áreas adyacentes de Guayana y de Brasil), para la que Maguire (1970) estima una flora de aproximadamente 8000 especies, de las cuales mucho más de las 3/4 partes serían endémicas, al igual que cerca de un centenar de géneros. Gentry (1982), sin embargo, cree que la proporción de taxa restringidos a las Mesetas de Guayana no es tan desmedida, pues su muestreo arroja el valor de 77%. Otras regiones que, según el mencionado autor, también son muy ricas en endemismo corresponden a varias partes de Brasil y a la cadena de los Andes.

Cuadro 4. Proporción de endemismo en las floras de algunas regiones del mundo. Los datos se compilaron de varias fuentes, principalmente de Goldblatt (1978), Raven y Axelrod (1978) y Gentry (1986).

| | Superficie en miles de km ² | Géneros | | Especies | |
|---|---|----------|----------------|----------|----------------|
| | | en total | % de endémicos | en total | % de endémicas |
| Australia y Tasmania | 7700 | ±1700 | ±32 | ±15000 | ±85 |
| Madagascar | 590 | ? | ±20 | ±8500 | ±81 |
| Hawai | 17 | 253 | 12 | 1751 | 92 |
| Nueva Zelandia | 268 | 393 | 10 | 1996 | 81 |
| Cuba | 115 | 1308 | 5 | 5900 | 46 |
| Japón | 377 | 1098 | 1.5 | 4022 | 34 |
| Islas Británicas | 308 | 545 | 0 | 1443 | 1 |
| Sudáfrica | 2500 | 1930 | 29 | 18532 | 80 |
| California (prov. flor.) | 324 | 795 | 6 | 4452 | 48 |
| California (estado) | 411 | 878 | 3 | 5046 | 30 |
| India | 3162 | ? | ? | ±14000 | ±34 |
| Este de E.U.A. | 3200 | 849 | 1 | 4425 | 14 |
| Texas | 751 | 1075 | 0.7 | 4196 | 9 |
| México | 1967 | ±2410 | ±10 | ±18000 | ±52 |
| México (con referencia al territorio de Megaméxico 3) | | | ±17 | | ±72 |

De estas confrontaciones cabe concluir que, si bien la dimensión del endemismo en la flora de México no alcanza los niveles de Australia, de Madagascar ni de Sudáfrica, supera la de Cuba y de la provincia florística de California y es substancialmente mayor que la de Japón, de Texas y del este de los Estados Unidos.

En términos de números absolutos cabe enfatizar que las especies de fanerógamas limitadas en su distribución a México representan alrededor de 4% del monto total de la flora de la Tierra.

CAUSAS DEL ENDEMISMO

Se sabe que en general la concentración de organismos de distribución restringida se favorece por la conjunción de varios factores, entre los cuales sobresalen:

- larga permanencia de la región en calidad de tierra emergida y no sujeta a condiciones ambientales catastróficas,
- alta (aunque no catastrófica) intensidad y frecuencia de cambios climáticos y fisiográficos a través del tiempo geológico,
- aislamiento ecológico efectivo,

- alta diversidad fisiográfica, geológica, edáfica, y por ende biótica de la región,
- alta intensidad de evolución.

Con referencia a nuestro país, cabe constatar que la mayor parte de su territorio no es de carácter insular y aparentemente no lo ha sido, al menos desde los finales del Cretácico, cuando emergió el grueso de su placa continental. A pesar de no ser una isla auténtica, sin embargo, México y sobre todo Megaméxico 3 está constituido por un buen número de regiones que funcionan como islas ecológicas de mayor trascendencia.

Una de ellas corresponde al conjunto de las zonas mexicanas de clima árido que, si bien no están aisladas de los "desiertos" del oeste de los Estados Unidos, de hecho existe una diferencia climática tan drástica entre ambas, que la flora de la porción meridional y más calurosa (de Megaméxico 2) prácticamente no comparte plantas comunes con la de la parte boreal y más fría del "desierto" intermontano de la Gran Cuenca (Rzedowski, 1973), existiendo tan sólo un estrecho tramo transicional conocido como el "desierto Mohave".

Una situación análoga se presenta en el caso de las porciones montañosas de México, caracterizadas por el clima "templado" y semihúmedo. Estas áreas tampoco están efectivamente desconectadas de las cordilleras del occidente norteamericano, pero de hecho la corta discontinuidad que separa la Sierra Madre Occidental de Sonora y Chihuahua del extremo meridional de las Rocallosas en Nuevo México, una vez más divide dos floras muy diferentes, al menos a nivel de especies. Del lado sur un papel similar le toca jugar a la Depresión de Nicaragua, pues el grueso de los elementos florísticos característicos de las montañas de México alcanza Guatemala, una buena proporción llega a Honduras y al norte de Nicaragua, pero pocos reaparecen en Costa Rica y Panamá.

Otra isla ecológica (o más bien conjunto de islas ecológicas) lo constituye la correspondiente al bosque tropical caducifolio de México, que se extiende por el lado de la vertiente pacífica hasta Nicaragua y el extremo NW de Costa Rica. A esta unidad le corresponde también una flora propia, originada indudablemente en función de su aislamiento geográfico.

En buena medida lo mismo se aplica a los manchones del bosque mesófilo de montaña, al igual que a una importante cantidad de otras ínsulas, bien de tipo edáfico, climático o fisiográfico, algunas de las cuales se detallarán en el siguiente capítulo.

La magna diversidad fisiográfica, geológica y edáfica de México es bien conocida, siendo también evidente su importancia como centro de evolución de linajes vegetales (Hemsley, 1886-1888; Tryon, 1972; Johnston, 1977; Toledo, 1988; Rzedowski, 1991).

Es preciso apuntar, sin embargo, que la extraordinaria profusión y profundidad del endemismo en la flora de México tiene que derivar en gran medida de eventos y condiciones ambientales del pasado geológico. En este contexto es preciso enfatizar no solamente la indudable presencia de islas ecológicas a lo largo de muchos millones de años, sino su carácter dinámico en función de los profundos cambios fisiográficos y climáticos que afectaron el territorio de la República y las áreas adyacentes durante el Cenozoico.

De mucho significado, sobre todo, es el hecho de que a finales del Cretácico no existía continuidad de tierra firme entre Norte y Sudamérica y la masa continental boreal se extendía hacia el sur en forma de una península, cuyo vértice alcanzaba la altura del actual Istmo de Tehuantepec (Dengo, 1973). A mediados del Terciario, Norteamérica

llegaba hasta el norte de Nicaragua y sólo hace unos 3 a 4 millones de años se estableció el cinturón de encadenamiento a través de Costa Rica y Panamá (Keigwin, 1978).

La existencia de esta condición peninsular del territorio de México señala una analogía con la situación de Sudáfrica, pues en ambos casos se trata de una prolongación terrestre que va estrechándose de manera paulatina y que penetra en forma de cuña hacia condiciones climáticas contrastantes con respecto a las que prevalecen en la parte ancha del continente. Este parece ser un mecanismo muy efectivo de aislamiento ecológico, aunque en el caso de México su funcionamiento no debe haber sido tan perfecto, pues al parecer durante todo ese tiempo existieron hacia el sur y el sureste archipiélagos, que permitían al menos cierta intensidad de intercambio florístico con Sudamérica.

TIPOS DE ENDEMISMO

Los taxa endémicos pueden examinarse de acuerdo con varios parámetros y criterios. A continuación se intentará aplicar algunos enfoques analíticos con referencia a lo existente en el país.

Aunque no resulta práctica una clasificación rígida por tamaños de área de distribución, si se toma como nivel de referencia un territorio de las dimensiones de México ($\approx 2000000 \text{ km}^2$), lo primero que salta a la vista es la presencia de no pocos taxa endémicos, pero cuya área ocupa gran parte del mencionado territorio; este es el caso, por ejemplo, de *Buddleia parviflora*, que se distribuye de Sonora y Chihuahua a Veracruz y Oaxaca, de *Lysiloma microphylla*, que se conoce de Baja California, Sonora, Chihuahua y Tamaulipas hasta Oaxaca, o de *Inga leiocarpa*, que se extiende de Sinaloa al Estado de México y Chiapas.

En el otro extremo se hallan los taxa conocidos de una sola localidad o en muchos casos de una sola población, que también son numerosos y que pueden ejemplificarse con *Lacandonia schismatica*, *Schaffnerella gracilis* y *Pinus maximartinezii*.

Más de 50% de los endemismos entre las plantas mexicanas, sin embargo, es de carácter intermedio, es decir su área abarca varias o muchas localidades en un estado o más frecuentemente en varios estados, a menudo pertenecientes a una determinada región fisiográfica.

Estas consideraciones conducen directamente a otro importante parámetro, el referente a la abundancia o rareza de las plantas en cuestión. Aquí también se presenta una situación similar, pues si bien se conoce un buen número de especies endémicas, cuyas poblaciones constan de pocos individuos, a menudo nada fáciles de encontrar, como *Gentiana perpusilla*, *Opizia bracteata* o *Tigridia martinezii*, el grueso del conjunto no presenta necesariamente estas características y muchas de las plantas endémicas mexicanas son comunes o muy comunes.

Es más, un abrumador número de especies, que son de las más abundantes, conspicuas y características del paisaje mexicano son de distribución restringida o casi restringida al país, como por ejemplo muchos nopales (*Opuntia leucotricha*, *O. robusta*, *O. stenopetala*, *O. streptacantha* y numerosas otras especies), magueyes (*Agave appianata*, *A. atrovirens*, *A. inaequidens*, etc.), izotes o palmitas (*Yucca carnerosana*, *Y. decipiens*, *Y. filifera*), encinos (*Quercus castanea*, *Q. crassipes*, *Q. mexicana*, *Q. obtusata*,

etc.), pinos (*Pinus cembroides*, *P. leiophylla*, *P. patula*, etc.), el oyamel (*Abies religiosa*), el capulín (*Prunus serotina* ssp. *capuli*), los ailes (*Alnus acuminata* ssp. *glabrata*, *A. jorullensis*), los copales y cuajotes (*Bursera lancifolia*, *B. morelensis*, *B. palmeri*, *B. penicillata*, etc.) el mezquite (*Prosopis laevigata*), los cazuates (*Ipomoea arborescens*, *I. intrapilosa*, *I. murucoides*), el ahuehuete (*Taxodium mucronatum*), varios amates (*Ficus lapathifolia*, *F. petiolaris*), el axóchitl (*Astianthus viminalis*) y muchos otros.

No falta entre las especies endémicas a México un importante contingente de malezas arvenses y ruderales, producto involuntario de largos milenios de civilización y desarrollo agrícola autóctono de Mesoamérica. Muchas de estas malezas desarrollan hoy enormes poblaciones y prevalecen con frecuencia sobre elementos introducidos de semejante afinidad ecológica. Como ejemplos cabe enumerar a los chicalotes (*Argemone grandiflora*, *A. ochroleuca*, *A. platyceras*, etc.), los acahuales (*Simsia amplexicaulis*, *S. lagasciformis*, *Tithonia tubiformis*), el mirasol (*Cosmos bipinnatus*), el nixtamal crudo (*Melampodium divaricatum*), el confitillo (*Parthenium bipinnatifidum*), el ojo de gallo (*Sanvitalia procumbens*), el chayotillo (*Sicyos deppei*), la perilla (*Lopezia racemosa*), etc.

Avanzando más por la misma línea amerita al menos mención el hecho de que existe en México cierta proporción de cultivares, que al parecer conservan el carácter de endémicos. En su mayor parte se trata de plantas que se observan principalmente en huertos familiares y medios similares, como algunos tipos de nopales (*Opuntia* spp., *Nopalea* spp.), magueyes (*Agave* spp.), zarzamoras (*Rubus* spp.), chías (*Salvia* spp.), huauzontles (*Chenopodium* spp.), etc.

Sin embargo, existen también varias especies nativas de distribución restringida, que son ampliamente cultivadas como árboles de sombra o de ornato, como el fresno (*Fraxinus uhdei*), el álamo (*Populus fremontii* ssp. *mesetae*), el sauce (*Salix bonplandiana*), y el colorín (*Erythrina coralloides*).

Algunos elementos, como los más comunes magueyes pulqueros, mezcaleros y tequileros (*Agave angustifolia*, *A. salmiana* y *A. tequilana*), al igual que varias especies de nopales (*Opuntia*), sin dejar de pertenecer a la categoría de endémicas, en ciertas partes del país son objeto de cultivo muy intenso sobre superficies que cubren a menudo cientos y miles de hectáreas.

Los endemismos ligados a la condición de islas en medio del mar se concentran en México del lado del Pacífico, en particular en el Archipiélago de las Revillagigedo y en la Isla Guadalupe (Levin & Moran, 1989; Raven & Axelrod, 1978). Sin embargo, en conjunto no suman más de 2 géneros y 65 especies de plantas vasculares. De mayor importancia cuantitativa son los taxa restringidos en su distribución a penínsulas, pues para Baja California se determinan 20 géneros y 524 especies (Wiggins, 1980), mientras que de acuerdo con el último análisis de Estrada-Loera (com. pers.), en Yucatán cabe distinguir 3 géneros y 193 especies.

Como ya se indicó con anterioridad, el grueso de los elementos endémicos de la flora de México corresponde a una serie de islas (y eventualmente penínsulas) ecológicas de mayor extensión, entre las cuales destacan:

- a) las zonas áridas sonorenses, chihuahuenses y la del Valle de Tehuacán - Cuicatlán; en menor grado también la queretano-hidalguense y la tamauilpeca;

- b) el conjunto de las principales cordilleras, como las Sierras Madres Occidental, Oriental y del Sur, el Eje Volcánico Transversal, los sistemas montañosos de Chiapas, del norte de Oaxaca y del NW de Baja California;
- c) el área de "tierra caliente" de la vertiente pacífica, desde Sonora hasta Chiapas, incluyendo la extensa depresión de la cuenca del río Balsas.

Entre las ínsulas de menor superficie, ricas en endemismos cabe resaltar en primer lugar las partes superiores de algunos macizos montañosos, como es la Sierra de la Laguna en Baja California Sur, el Cerro Potosí en Nuevo León, el Teotepec en Guerrero y el Zempoaltépetl de Oaxaca, así como el conjunto de las áreas ubicadas por encima del límite de la vegetación arbórea (±4000 m s.n.m.), sobre todo en el Pico de Orizaba, Ixtaccíhuatl, Popocatepetl y Nevado de Toluca.

Con base en mecanismos determinantes francamente ecológicos se manifiestan también los endemismos conocidos como edáficos. En este grupo ocupan en México un lugar prominente las gipsófitas, cuya distribución se concentra en la región árida chihuahuense, sobre todo en Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí. Powell y Turner (1974) citan 7 géneros y 65 especies de gipsófitas obligadas, endémicas a los afloramientos de suelos yesosos de la mencionada región y en los siguientes 17 años se ha descrito un importante contingente adicional de estas interesantes plantas.

Una porción moderadamente elevada de endemismos se encuentra asimismo entre los vegetales que crecen en substratos salinos, sobre todo en las cuencas endorréicas en condiciones de clima seco. Así, para la zona árida chihuahuense, Henrickson (1974) reconoció 3 géneros y 25 especies de halófitas de distribución restringida.

Otro grupo ecológico en que descuellan elementos endémicos es el que corresponde a plantas acuáticas y subacuáticas que prosperan en charcos y áreas pantanosas temporales de origen natural, que se presentan acá y allá en medio de pastizales y también de algunos otros tipos de vegetación. Este conjunto ha recibido en México poca atención todavía, pero incluye, entre otros, una serie de géneros confinados a tales ambientes, varios al parecer paleoendémicos.

Desde luego, un porcentaje significativo de endemismos florísticos mexicanos lo constituyen especies calcícolas, distribuidas principalmente a lo largo de la Sierra Madre Oriental y de las porciones calizas de la Altiplanicie. Menos cuantiosas, pero más llamativas por su distribución a menudo muy restringida son las calcifitas de la vertiente pacífica, donde los afloramientos de rocas sedimentarias marinas son con frecuencia reducidos y aislados. Este, por ejemplo, es el caso de una porción de la franja costera de Michoacán, de donde en los últimos tiempos se han descrito *Beiselia mexicana* y *Pinus rzedowskii*, especies que por su posición taxonómica apartada también apuntan a calificar como paleoendémicas.

Algunos otros miembros de la flora fanerogámica mexicana que aparentemente pertenecen al grupo de paleoendemitas son los géneros: *Acanthothamnus*, *Actinocheita*, *Alfaroa*, *Bonetiella*, *Ceratozamia*, *Chiangodendron*, *Chiranthodendron*, *Crossosoma*, *Dioon*, *Dyscritothamnus*, *Fouquieria*, *Guardiola*, *Lasiocarpus*, *Louteridium*, *Microspermum*, *Morkillia*, *Neopringlea*, *Olivaea*, *Ornithocarpus*, *Plocosperma*, *Pterostemon*, *Sericodes*, *Setcheilanthus*, *Sohnsia* y muchos más.

Los taxa paleoendémicos representan reliquias de linajes vegetales del pasado geológico más o menos lejano y en tal condición poseen un significado especial, pues su existencia y sobre todo su concentración atestiguan la antigüedad tanto de la flora de que están formando parte, como también de las condiciones ecológicas en que se desarrollan, tanto las climáticas, como las fisiográficas, y por ende de la permanencia misma de determinadas áreas en calidad de tierra emergida. En México los paleoendemismos parecen ser particularmente abundantes entre las plantas adaptadas a la aridez, pero tampoco faltan en otras condiciones ambientales y es prioritario lograr una mejor identificación y catalogación de los mismos, pues se trata de un germoplasma particularmente valioso.

Un importante conjunto de taxa de distribución restringida, que en su mayoría han de considerarse como relictuales y en consecuencia paleoendémicos, es el que se encuentra en áreas que han funcionado como refugios de la flora (y seguramente también de la fauna) durante las épocas de clima cambiante del Pleistoceno (y de algunas épocas anteriores). La existencia de tales zonas de asilo apenas está comenzando a detectarse en México y seguramente faltan muchas por identificar. Algunos ejemplos son:

- a) la parte inferior de la cuenca de Cuatro Ciénegas, en Coahuila, para la cual Pinkava (1984) reconoce 23 especies endémicas;
- b) la llanura (en otros tiempos lacustre) de Rioverde, en San Luis Potosí, con 2 géneros (*Geissolepis*, *Stephanodoria*) y un amplio conjunto de especies endémicas;
- c) la región del Valle de Tehuacán - Cuicatlán, en los límites de Puebla y Oaxaca, con 2 géneros (*Oaxacania*, *Pringleochloa*) y alrededor de 30 especies endémicas (Smith, 1965);
- d) las regiones calurosas del Cañón del Zopilote y de la Presa del Infiernillo, en la cuenca del Balsas (Guerrero y Michoacán), con un contingente importante de especies endémicas, según Guevara-Fefer y Rzedowski (1980), C. Toledo (1982) así como Kohlmann y Sánchez (1984);
- e) la franja del bosque de *Engelhardtia* y algunas áreas aledañas de la Sierra de Juárez del N de Oaxaca, con numerosas especies endémicas (Lorence y García, 1988);
- f) la región de Uxpanapa, en el Istmo de Tehuantepec (Veracruz y Oaxaca), señalada por Wendt (1989) con 3 géneros (*Chiangodendron* y 2 sin describir) y 36 especies endémicas;
- g) la región de la Selva Lacandona del NE de Chiapas, indicada como refugio por V.M. Toledo (1982) y de la cual recientemente se ha descrito la familia endémica nueva Ladandoniaceae (Martínez y Ramos, 1989);
- h) la comarca de Soconusco del SE del mismo estado, rica en endemismos, de acuerdo con Miranda (1952, 1957) y V.M. Toledo (1982).

Cabe comentar aquí que una importante proporción de los endemismos de las regiones de Cuatro Ciénegas y de Rioverde (a y b) consiste de gipsófitas, para el conjunto de las cuales Turner y Powell (1979) postulan una muy antigua historia evolutiva.

A su vez los ejemplos más claros de especies neoendémicas se encuentran en grupos evolutivamente muy activos, como es el caso de *Acacia*, *Castilleja*, *Croton*, *Desmodium*, *Epidendrum*, *Eryngium*, *Lonchocarpus*, *Lupinus*, *Mammillaria*, *Miconia*, *Muhlenbergia*, *Phoradendron*, *Piper*, *Quercus*, *Rondeletia*, *Salvia*, *Senecio*, *Solanum*, *Spiranthes*, *Tigridia*, *Verbesina* y muchos otros.

Infortunadamente la escasez de conocimientos sobre números cromosómicos no permite aplicar ampliamente para la flora de México los criterios de la clasificación de Favarger y Contandriopoulos (1961), pero al menos la presencia de esquizoendemismos o endemismos vicariantes fue señalada para especies de *Deppea*, *Randia*, *Ruellia* y *Salvia* por Ramamoorthy y Lorence (1987) y también puede observarse en otros diversos géneros como *Brahea*, *Dasyliiron*, *Florestina*, *Opuntia*, *Pinus*, *Polygala*, *Stenocereus*, *Tillandsia*, *Yucca*, etc.

UBICACION DEL ENDEMISMO

Desde el punto de vista práctico resulta cada vez más interesante saber en qué universos específicos se concentran los organismos de distribución restringida y urge realizar estudios detallados sobre este particular, pues los conocimientos actuales son todavía escasos y fragmentarios en México. A continuación procuraré esbozar algunas ideas y estimaciones generales acerca de la forma como tienden a distribuirse los endemismos de la flora fanerogámica del país, tanto en lo que toca a grupos y tipos de plantas, como también en función de diferentes ambientes y por último a nivel de unidades geográficas.

El cuadro 5 resume los valores de una estimación gruesa de la importancia relativa de los elementos de distribución restringida dentro de cada una de las principales formas

Cuadro 5. Estimación de la proporción de endemismo en algunas categorías de formas biológicas que conforman la flora fanerogámica de México.

| | Géneros | | Especies | |
|--|----------|----------------|----------|-------------|
| | en total | % de endémicos | en total | % endémicas |
| 1. árboles | ±400 | ±0.5 | ±2500 | ±40 |
| 2. arbustos | ±900 | ±12 | ±6500 | ±60 |
| 3. bejucos (trepadoras leñosas) | ±60 | ±1 | ±300 | ±15 |
| 4. plantas herbáceas (excluyendo 5 y 6) | ±750 | ±12 | ±6500 | ±60 |
| 5. epífitas | ±150 | ±7 | ±1200 | ±30 |
| 6. plantas acuáticas y subacuáticas | ±150 | ±6 | ±1000 | ±15 |

Nota: En el caso de especies que presentan individuos pertenecientes a más de una forma biológica se les asignó a la categoría que se manifiesta con mayor frecuencia; en el caso de muchos de los géneros se les ubicó en la forma biológica correspondiente a la mayoría de sus especies.

biológicas en que pueden clasificarse los representantes de la flora fanerogámica de México. Aunque muy aproximadas, las proporciones claramente indican que los arbustos y las plantas herbáceas terrestres, que en conjunto contienen cerca de las tres cuartas partes de la flora del país, son además los más ricos en cuanto al endemismo. En el número absoluto y en el porcentaje de especies les siguen en importancia los árboles; sin embargo, esta última forma biológica encierra muy pocos géneros de distribución restringida, al igual que los bejucos. Dentro de la categoría de las plantas herbáceas terrestres cabe enfatizar el hecho de que la proporción del endemismo es por lo general mucho más elevada entre las perennes que entre las anuales.

A nivel de las familias más importantes de la flora también existen contrastes de consideración (cuadro 6), pues mientras en Gramineae y Orchidaceae sólo alrededor de un cuarto y un tercio de las especies, respectivamente, es de carácter endémico, en Malvaceae y Leguminosae este elemento constituye aproximadamente la mitad del total y en Compositae, Rubiaceae y Cactaceae alcanza las 2/3 partes. Por otro lado, es notable que Malvaceae y sobre todo Leguminosae registren pocos géneros de distribución restringida.

Cuadro 6. Proporción de endemismo en algunas familias de la flora fanerogámica de México.

| | a nivel de género | a nivel de especie |
|--------------------------|-------------------|--------------------|
| Cactaceae ¹ | ±36% | ±72% |
| Rubiaceae ¹ | ±14% | ±69% |
| Compositae ² | ±14% | ±66% |
| Orchidaceae ³ | ±8% | ±35% |
| Gramineae ⁴ | ±6% | ±25% |
| Malvaceae ⁵ | 5% | 48% |
| Leguminosae ⁶ | ±2% | ±52% |
| Burseraceae | 20% | ±89% |
| Bignoniaceae | 0% | ±1% |
| Hernandiaceae | 0% | 0% |
| Taxaceae | 0% | 100% |
| Lacandoniaceae | 100% | 100% |

¹ Valores obtenidos por medio de muestreo; ²según B.L. Turner y G. Nesom (com. pers.); ³de acuerdo con Soto (1988); ⁴según J.X.I. Becerra (com. pers.); ⁵según Fryxell (1988); ⁶de acuerdo con el cálculo de M. Sousa (com. pers.).

Para referencia se muestra asimismo las proporciones en algunas familias de mediana importancia (Burseraceae y Bignoniaceae), al igual que en otras escasamente representadas en México, en donde cabe observar las situaciones extremas.

Aunque estos valores claramente indican que diferentes grupos de fanerógamas no contribuyen de la misma manera a la riqueza en taxa de distribución restringida, la interpretación de estas disimilitudes no debe ser demasiado rígida, pues es importante tomar en cuenta que: a) la circunscripción de los géneros a menudo varía de una familia

Cuadro 7. Magnitud del endemismo entre los géneros de la flora leñosa mexicana y sus correlaciones con el clima hídrico. Reproducido de Rzedowski (1962).

| 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 | |

Cuadro 8. Proporción estimada de especies endémicas en la flora de diferentes tipos de vegetación de México, expresada en por ciento 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. Reproducido de Rzedowski (1991).

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

a otra, y b) el endemismo con frecuencia se manifiesta a niveles infragenéricos (subgéneros, secciones, series o simplemente grupos de especies emparentadas), hecho que no se ha tomado en cuenta en esta tabulación.

Como quedó mostrado hace unos 30 años (Rzedowski, 1962), existe una notable correlación entre la proporción de géneros endémicos en la flora del país y el grado de aridez climática. El cuadro 7, reproducido del mencionado trabajo, indica los valores numéricos correspondientes, obtenidos del análisis de las plantas leñosas. En lo que concierne a elementos herbáceos, la situación es similar, aunque al parecer las discrepancias entre los diferentes tipos de ambientes no son tan amplias.

Sin embargo, ya desde las contribuciones de Hemsley (1886-1888) se sabe que a nivel de especie la flora de las regiones montañosas de México, cubiertas mayormente por bosques de coníferas y de encino, es tan rica en endemismos como la de las zonas secas. Con el objeto de ilustrar un poco más a fondo la forma como queda moldeada a grosso modo la distribución de las especies de área restringida en función del clima, de la vegetación y de algunos otros factores ambientales, se presenta el cuadro 8, tomado de Rzedowski (1991).

Estas proporciones numéricas confirman el hecho de que los climas cálido-húmedos en México son los que menos "favorecen" la concentración de elementos endémicos de la flora fanerogámica, condición que debe obedecer a profundas razones de índole paleoecológica (véase V.M. Toledo, 1982). Los ambientes cálido-semihúmedos así como los templado-húmedos ocupan una posición intermedia. Los mayores números y porcentajes de distribución restringida corresponden en este país a las regiones en que prevalecen los climas secos, los semisecos y también los templado-semihúmedos.

Cuadro 9. Proporción de endemismo en las floras de algunas regiones de México.

| | Superficie en km ² | Géneros | | Especies | |
|---|----------------------------------|----------|-------------------|----------|----------------------|
| | | en total | % de endémicos | en total | % de en endémicas |
| Zona árida sonorenses (incluye pequeñas porciones de E.U.A.) ¹ | 310000 | 746 | 3 | 2441 | 27 |
| Baja California ² | 144000 | 884 | 2 | 2958 | 23 |
| Isla Guadalupe ³ | 249 | 138 | 2 | 164 | 19 |
| Isla Revillagigedo ⁴ | 142 | 105 | 0 | 136 | 32 |
| Cima del Cerro Potosí ⁵ | 0.5 | 77 | 0 | 95 | 16 |
| Valle de Tehuacán- Cuicatlán ⁶ | ±10000 | 633 | 0.4 | ±1500 | ±30 |
| Península de Yucatán (parte mexicana) ⁷ | 142000 | 733 | 0.4 | ±1900 | ±8 |

¹De acuerdo con Wiggins (1964); ²de acuerdo con Wiggins (1980); ³siguiendo a Raven y Axelrod (1978);

⁴de acuerdo con Levin y Moran (1989); ⁵de acuerdo con García-Arévalo y González-Elizondo (1991);

⁶siguiendo a Villaseñor et al. (1990); ⁷según los cálculos de Estrada-Loera (com. pers.).

Aún es poca la información en lo que se refiere a la distribución cuali y cuantitativa del endemismo a través de las diferentes regiones del país.

El cuadro 9 resume los datos conocidos con respecto a algunas comarcas, cuyas floras destacan por la elevada proporción de especies y/o géneros de repartición restringida. Cabe aclarar que los valores que se indican corresponden a endemismos regionales o locales, o sea sin tomar en cuenta los relativos a todo el territorio de la República.

En el capítulo concerniente a tipos de endemismo se mencionan varias áreas adicionales, que se han detectado en México y en las que existen concentraciones de elementos florísticos de distribución restringida.

En plan nacional y a grandes rasgos es factible definir la existencia de dos asimetrías sobresalientes: A nivel de género prevalecen mucho más los endemismos en la mitad septentrional del país que en la meridional. En números de especies, en cambio, predomina ampliamente la vertiente pacífica sobre la atlántica. Ambos fenómenos son función directa de la ubicación de las islas ecológicas a las que se hizo referencia en los párrafos anteriores. Ya McVaugh (1983) enfatizó la existencia de una gran proporción de especies de distribución restringida en la flora del occidente de México. Del lado oriental, en contraste, si bien es trascendental la cuantía de los endemismos de la Sierra Madre Oriental así como de las zonas áridas y semiáridas de Tamaulipas y de la cuenca del Papaloapan, no lo es tanto la del resto de los territorios que drenan hacia el Golfo de México y el Mar Caribe.

Es importante, sin embargo, enfatizar una vez más el notable hecho de que el grueso de los endemismos de la flora mexicana posee un área de distribución relativamente vasta (mayor de 100000 km²), pues éstos se extienden a lo largo de amplias provincias fisiográficas o ecológicas, como son la Altiplanicie Mexicana, la zona árida sonorense, la Sierra Madre Occidental, o aún de conjuntos más grandes. De esta suerte, si se exceptúan las porciones cálido-húmedas del sureste del país así como las zonas próximas a las fronteras de la República, prácticamente en cualquier punto de México la flora de comunidades terrestres, no excesivamente perturbadas, contiene un elevado porcentaje de elementos de distribución restringida a los límites territoriales.

AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a Jorge Llorente, a Graciela Calderón de Rzedowski, a Rogers McVaugh y a Sergio Zamudio por la revisión del manuscrito de este trabajo y por las sugerencias recibidas para mejorarlo.

LITERATURA CITADA

- Dengo, G. 1973. Estructura geológica, historia tectónica y morfología de América Central. Centro Regional de Ayuda Técnica. A.I.D. 2a. ed. México, D.F. 52 pp.
- Favarger, C. & J. Contandriopoulos. 1961. Essai sur l'endemisme. Bull. Soc. Bot. Suisse 71: 384-408.
- Flores V., O. & P. Gerez. 1988. Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. 302 pp.

- Fryxell, P.A. 1988. Malvaceae of Mexico. Syst. Bot. Monogr. 25: 1-522.
- García-Arévalo, A. & S. González-Elizondo. 1991. Flora y vegetación de la cima del Cerro Potosí, Nuevo León, México. Acta Bot. Mex. 13: 53-74.
- 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.
- Gentry, A.H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In: Conservation biology, the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass. pp. 153-181.
- Goldblatt, P. 1978. An analysis of the flora of Southern Africa: its characteristics, relationships, and origins. Ann. Mo. Bot. Gard. 65: 369-436.
- Guevara-Fefer, F. & J. Rzedowski. 1980. Notas sobre el género *Bursera* (Burseraceae) en Michoacán (México). I. Tres especies nuevas de los alrededores de la Presa del Infiernillo, con algunos datos relativos a la región. Bol. Soc. Bot. Méx. 39: 63-81.
- Hemsley, W.B. 1886-1888. Outlines of the geography and the prominent features of the flora of Mexico and Central America. In: Biologia Centrali-Americana, Botany, vol. IV. R.H. Porter. London. pp. 138-315.
- Henrickson, J. 1977. Saline habitats and halophytic vegetation of the Chihuahuan Desert region. In: Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahuan Desert Region. National Park Service Transactions and Proceedings Series No. 3. Washington, D.C. pp. 289-314.
- Johnston, M.C. 1977. Brief resume of botanical, including vegetational features of Chihuahuan Desert. In: Transactions of the Symposium the Biological Resources of the Chihuahuan Desert Region. National Park Service Transactions and Proceedings Series No. 3. Washington, D.C. pp. 335-359.
- Keigwin, L.D., Jr. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean sea cores. Geology 6: 630-634.
- Kohlmann, B. & S. Sánchez. 1984. Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México; una síntesis de métodos. In: Métodos Cuantitativos en la Biogeografía. Instituto de Ecología. México, D.F. pp. 43-120.
- Levin, G.A. & R. Moran. 1989. The vascular flora of Isla Socorro, México. San Diego Soc. Nat. Hist. Mem. 16: 1-71.
- Lorence, D.H. & A. García M. 1989. Oaxaca, México. In: Floristic Inventory of Tropical Countries. New York Botanical Garden. New York. pp. 253-269.
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana highland. Biotropica 2: 85-100.
- Martínez, E. & C.H. Ramos. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): una nueva familia de México. Ann. Mo. Bot. Gard. 76: 128-135.
- McVaugh, R. 1983. Plan of the Flora Novo-Galiciana. In: Flora Novo-Galiciana. The University of Michigan Press. Ann. Arbor, Mich. vol. 14. pp. 1-3.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chis. 2 vols.
- Miranda, F. 1957. Vegetación de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas y sus relaciones florísticas. Proc. 8th Pacif. Sci. Congr. 4: 438-453.
- Pinkava, D.J. 1984. Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas region, Coahuila, Mexico: IV. Summary, endemism and corrected catalogue. Journ. Ariz. Nev. Acad. Sci. 19: 23-47.
- Powell, A.M. & B.L. Turner. 1974. Aspects of the plant biology of the gypsum outcrops of the Chihuahuan Desert. In: Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahuan Desert Region. National Park Service Transactions and Proceedings Series No. 3. Washington, D.C. pp. 315-333.
- Ramamoorthy, T.P. & D.H. Lorence. 1987. Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of *Salvia* (Lamiaceae). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris 4e. Sér. 9, Sect. B. Adansonia No. 2: 167-175.
- Raven, P.H. 1976. Ethics and attitudes. In: Conservation of Threatened Plants. Plenum Press. New York. pp. 155-179.

- Raven, P.H. & D.I. Axelrod. 1978. Origin and relationships of the California flora. Univ. Calif. Publ. Bot. 72: 1-134.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. Bol. Soc. Bot. Méx. 27: 52-65.
- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. In: Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America. Elsevier Scientific Company. Amsterdam. pp. 61-72.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.
- Soto, A., M.A. 1988. Listado actualizado de las orquídeas de México. Orquídea (Méx.) 11: 233-277.
- Toledo, C. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 182 pp.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press. New York. pp. 93-111.
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad biológica de México. Ciencia y Desarrollo 81: 18-30.
- Tryon, R. 1972. Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. Biotropica 4: 212-231.
- Turner, B.L. & A.M. Powell. 1979. Deserts, gypsum and endemism. In: Arid Land Plant Resources. International Center for Arid and Semi-arid Land Studies. Texas Tech University. Lubbock, Tex. pp. 96-116.
- Villaseñor, J.L. 1990. The genera of Asteraceae endemic to Mexico and adjacent regions. Aliso 12: 685-692.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila & F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. Méx. 50: 135-149.
- Wendt, T. 1989. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: evidencia de refugios florísticos cenozoicos. An. Inst. Biol. Méx. Ser. Bot. 58: 29-54.
- Wiggins, I.L. 1964. Flora of the Sonoran Desert. In: F. Shreve & I.L. Wiggins. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press. Stanford, Calif. pp. 189-1740.
- Wiggins, I.L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford, Calif. 1025 pp.