

ANÁLISIS PRELIMINAR DE LA FLORA VASCULAR DE LOS BOSQUES MESOFILOS DE MONTAÑA DE MÉXICO¹

JERZY RZEDOWSKI

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán

RESUMEN

Se presenta una lista preliminar de 650 géneros de plantas vasculares que contienen al menos una especie ligada en forma exclusiva o preferencial con el bosque mesófilo de montaña de México. Del análisis de tal inventario se desprende que:

a) En esta comunidad vegetal la forma biológica mejor representada corresponde a las epífitas y la familia numéricamente prevalecte es la de las Orchidaceae, que supera más de dos veces a Compositae y cerca de cuatro veces a Leguminosae.

b) 13 familias de la flora vascular de México (Brunelliaceae, Chloranthaceae, Cunoniaceae, Hamamelidaceae, Illiciaceae, Nyssaceae, Podocarpaceae, Proteaceae, Sabiaceae, Schisandraceae, Tovariaceae, Tropaeolaceae y Winteraceae) son exclusivas o casi exclusivas de este tipo de vegetación y la mayoría de los componentes de otras 33 entidades del mismo nivel prospera preferente o mayoritariamente en el bosque mesófilo de montaña.

c) A nivel de géneros predominan ampliamente los de afinidad geográfica meridional sobre los boreales; solamente 2% restringe su distribución a los límites del país, aunque ese porcentaje se eleva a 12 si se toma como referencia a México y Centroamérica.

d) El registro fósil indica que el bosque mesófilo de montaña existe en México desde el Terciario y en tal contexto se postula que este tipo de vegetación evolucionó integrando elementos de afinidades ecológicas apropiadas de la antigua flora del sur de Laurasia, de la flora llegada de Sudamérica y de la flora originada en México y Centroamérica, sin menoscabo de la muy probable incorporación de algunas plantas provenientes de otros tipos de vegetación.

ABSTRACT

The paper presents a preliminary list of 650 genera of vascular plants that contain at least one species linked in exclusive or preferential way with the montane mesophilous forest (cloud forest) of Mexico. The analysis of this inventory reveals that:

a) Epiphytes show to be the best represented life form in this forest and the family Orchidaceae prevails in the number of genera, being more than twice as important as Compositae and almost four times as important as Leguminosae.

b) 13 families of the vascular flora of Mexico (Brunelliaceae, Chloranthaceae, Cunoniaceae, Hamamelidaceae, Illiciaceae, Nyssaceae, Podocarpaceae, Proteaceae, Sabiaceae, Schisandraceae, Tovariaceae, Tropaeolaceae and Winteraceae) are exclusive or almost exclusive of this vegetation type

¹ Trabajo realizado con apoyo económico del Instituto de Ecología (cuenta 902-03), del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

and the majority of components of additional 33 families are preferential or exclusive members of the montane mesophilous forest.

c) On the generic level southern affinity amply prevails over the northern one; only 2% of the genera are restricted in their distribution to the limits of the country, but this percentage rises to 12 if the joint area of Mexico and Central America is taken as reference.

d) The fossil record indicates that the montane mesophilous forest exists in Mexico since the Tertiary and in this connection it can be postulated that this vegetation type evolved by means of an integration of elements of appropriate ecological affinity from the old flora of southern Laurasia, from the flora immigrated from South America as well as from the flora originated in Mexico and Central America; some plants from other vegetation types were most probably also incorporated.

Datos generales acerca del bosque mesófilo de montaña

El término bosque mesófilo de montaña (en lo sucesivo bmm) se ha estado utilizando en las últimas décadas en México para englobar de manera un tanto convencional a una serie de comunidades vegetales, que se caracterizan por prosperar en lugares en que prevalece un clima húmedo y a la vez fresco. Equivale aproximadamente a lo que algunos autores de habla inglesa denominan "cloud forest", término que se ha traducido también al español como bosque nublado, selva nublada, bosque de neblina y bosque nebuloso.

El conjunto de esta manera definido resulta bastante heterogéneo desde el punto de vista fisonómico, pues incluye bosques bajos, de mediana estatura y muy altos, tanto perennifolios como caducifolios, con árboles de muy diversas arquitecturas, así como formas y tamaños de hojas, y también a menudo disímiles en cuanto a la biología de la polinización. Tampoco existe mucha uniformidad en términos de composición florística de las diferentes facetas en que se presenta el bmm y las especies dominantes varían ampliamente de un lugar a otro.

Entre sus características comunes más generalizadas destacan la abundancia y diversidad de epífitas y de trepadoras leñosas y también de pteridofitas en general, que en su conjunto llegan a formar parte importante de la biomasa de la comunidad.

El bmm ocupa una superficie reducida en México, pues son relativamente pocas las comarcas del país en que se conjuga la existencia de humedad y temperatura apropiadas. Su distribución geográfica consiste en una franja angosta y más o menos continua, que se inicia en la región de Xilitla, en el sureste de San Luis Potosí y corre a lo largo de las laderas de barlovento de la Sierra Madre Oriental hasta el centro de Veracruz, y de ahí hasta las sierras del norte y del noreste de Oaxaca. Existe también un área aislada en el SW de Tamaulipas, así como algunos enclaves menores en el centro-norte del mismo estado y en el este de Nuevo León. Del otro lado del Istmo de Tehuantepec, el tipo de vegetación reaparece en forma de varios manchones de tamaños diversos en los macizos montañosos de Chiapas.

El bmm existe también en la vertiente pacífica del país, pero ahí su distribución es aún más dispersa, tanto a lo largo de la Sierra Madre del Sur, como también en la Sierra Madre Occidental (hasta Sinaloa y Durango) y en el Eje Volcánico Transversal. Sin embargo, salvo algunas áreas más continuas en Oaxaca y Guerrero, está prácticamente confinado a cañadas húmedas y algunas laderas protegidas.

El mapa de la fig. 1 ilustra de manera esquemática el área del bmm en México, con la aclaración de que los puntos no necesariamente representan localidades precisas,

sino más bien indican tendencias generales de ubicación de las cañadas en cuestión, que muchas veces no son sino de unas pocas decenas de metros de ancho.

Dada la distribución tan fragmentaria, resulta también complicada la determinación de la superficie total que ocupa este tipo de vegetación en el país. Sin embargo, un análisis cartográfico indica que no llega a cubrir 20,000 km², aunque seguramente más de 10,000, o sea entre 0.5 y 1% del territorio de la República.



Fig. 1. Distribución esquemática del bosque mesófilo de montaña en México.

Tampoco sabemos con exactitud en qué tanta proporción de esta superficie los bosques desaparecieron en función de actividades humanas, pero sin duda queda mucho menos de la mitad, pues, a pesar de tratarse en su mayor parte de áreas de topografía abrupta, el impacto ha sido y sigue siendo intenso.

Por otro lado, es importante mencionar que bosques de afinidades climáticas (y a menudo también florísticas) y con otras características similares, se han descrito también de Centro y Sudamérica, de algunas islas de las Antillas, así como del sureste de Asia, de Australia y de África.

Para más información sobre el bmm de México puede consultarse el trabajo de Rzedowski (1978) así como los que se mencionan en los párrafos siguientes.

Composición florística del bmm

Aunque el grueso de las especies de plantas que forman parte de este tipo de vegetación fueron descritas en el siglo XIX, no es sino hasta mediados de la centuria siguiente, cuando Miranda (1947), Miranda y Sharp (1950) por un lado y Leopold (1950) por el otro, formulan las definiciones iniciales de la comunidad vegetal en cuestión para México y proporcionan las primeras listas de sus componentes.

En los cuarenta y tantos años transcurridos a partir de la publicación de aquellas contribuciones pioneras, se registró un avance importante hacia el conocimiento del bmm de nuestro país gracias, entre otros, a los trabajos de Sharp et al. (1950), Hernández X. et al. (1951), Sharp (1951, 1966), Miranda (1952, 1960), Carlson (1954), Martin (1958), Miranda y Hernández X. (1963), Rzedowski (1966, 1970), Rzedowski y McVaugh (1966), Gómez Pompa (1966), Sousa (1968), Sarukhán (1968), Chiang (1970), Zuill y Lathrop (1975), Marroquín (1976), Puig (1976, 1989), Rzedowski y Palacios Chávez (1977), Alvarez del Castillo (1977), Vargas (1982), Puig et al. (1983), Lorenzo et al. (1983), Ibarra Contreras (1983), Lira y Riba (1984), Zolá (1987), Ishiki Ishihara (1988), Luna et al. (1988), Luna-Vega et al. (1989, 1994), Johnston et al. (1989), Castillo-Campos (1991), Briones Villarreal (1991), Williams (1991), Long y Heath (1991), Zamudio et al. (1992), Meave et al., (1992), Muñoz (1992), Jiménez Ramírez et al. (1993), Santiago y Jardel (1993), Labat (1995).

Si bien la suma de todos estos esfuerzos no nos permite aún contar con un buen inventario florístico global de la comunidad vegetal en cuestión, la información acumulada es ya suficiente para la realización de estimaciones y de análisis preliminares, como los que se adelantan a continuación.

En un artículo reciente (Rzedowski, 1991) valoré en alrededor de 2,500 el número de especies de plantas vasculares que habitan de manera exclusiva o preferente en el bmm de México. Tal cantidad representa alrededor de 10% de la riqueza florística calculada para todo el país y significa que este tipo de vegetación es muchísimo más diverso por unidad de superficie, que cualquier otro en el territorio de la República.

Si bien la cantidad de 2,500 especies exclusivas o preferenciales es muy aproximada y no es factible todavía ofrecer una enumeración de las mismas, sí ha sido posible integrar una lista, que sin dejar de ser tentativa, puede considerarse como razonablemente completa e incluye 650 géneros a los que pertenecen tales especies, mismos que se agrupan en 144 familias (véase apéndice 1). En el cuadro 1 se presenta un resumen que ilustra la participación cuantitativa de los principales grupos de plantas vasculares en la

Cuadro 1. Resumen numérico de los componentes vasculares del bosque mesófilo de montaña de México (basado en especies que habitan en este tipo de vegetación de manera exclusiva o preferente).

	Familias	Géneros	Especies
Pteridofitas	10	70	ca. 500
Gimnospermas	4	5	ca. 10
Monocotiledóneas	16	145	ca. 700
Dicotiledóneas	114	430	ca. 1300
en total	144	650	ca. 2500

flora del bmm de México, destacando la considerable y ya mencionada proporción de las pteridofitas y por otro lado el relativamente elevado número de monocotiledóneas.

En el cuadro 2 se ofrece un desglose tentativo de las 2,500 especies, en el que se definen las proporciones que asumen las principales formas biológicas, con información sobre la participación de las pteridofitas en las mismas. Al igual que Aguirre-León (1992), el análisis enfatiza la gran importancia numérica (más de 30% de las especies) que tienen las epífitas en este tipo de vegetación, superando a cualquiera de las demás formas biológicas. También es significativa la cuantía de plantas leñosas, que en su conjunto engloban a cerca de la mitad de la flora.

Cuadro 2. Estimación tentativa de la diversidad (especies exclusivas y preferentes de plantas vasculares) del bosque mesófilo de montaña de México, indicando la participación de diferentes formas biológicas y de pteridofitas.

	Especies en total	Especies de pteridofitas
Arboles	ca. 450	ca. 10
Epífitas	ca. 800	ca. 200
Bejuocos	ca. 50	
Arbustos	ca. 600	ca. 5
Plantas herbáceas	ca. 600	ca. 300
en total	ca. 2500	ca. 500 = 20%

Las familias mejor representadas de plantas vasculares se enumeran en la columna izquierda del cuadro 3, ordenadas por su importancia a nivel del número de géneros. Es de llamar la atención aquí la primacía de las Orchidaceae, que son más de 2 veces más diversas que las Compositae y cerca de 4 veces más numerosas que las Leguminosae. A este respecto cabe recordar que Compositae es la familia ampliamente dominante, tanto en la flora total de México, como en la de la mayor parte de su territorio, sobre todo en las regiones áridas y semiáridas, así como en las de clima templado y subhúmedo, cediendo este papel a las especies de Leguminosae en las porciones cálidas.

Cuadro 3. Familias de plantas vasculares representadas por mayor número de géneros en el bosque mesófilo de México (cada género presenta al menos una especie exclusiva o preferente del bmm).

Géneros	Otras familias bien representadas (con más de 30 especies)
Orchidaceae	Araceae
Polypodiaceae (s.l.)	Begoniaceae
Compositae	Bromeliaceae
Rubiaceae	Lauraceae

Cuadro 3. Continuación.

	Géneros	Otras familias bien representadas (con más de 30 especies)
Leguminosae	21	Myrsinaceae
Gramineae	19	Myrtaceae
Gesneriaceae	17	Piperaceae
Scrophulariaceae	13	Urticaceae
Acanthaceae	13	
Melastomataceae	13	
Solanaceae	13	
Euphorbiaceae	12	
Ericaceae	11	

En el cuadro 4 se enumeran los 17 géneros de plantas vasculares que están representados por mayor número de especies exclusivas o preferentes en el bmm de México, descollando una vez más la gran diversidad de la sinusia epifítica en la cual participan numerosas especies de *Anthurium*, *Elaphoglossum*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Peperomia*, *Polypodium* y *Tillandsia*.

Cuadro 4. Géneros de plantas vasculares representados por mayor número de especies exclusivas o preferentes en el bosque mesófilo de montaña de México.

<i>Anthurium</i>	<i>Parathesis</i>
<i>Begonia</i>	<i>Peperomia</i>
<i>Chamaedorea</i>	<i>Pilea</i>
<i>Deppea</i>	<i>Polypodium</i>
<i>Elaphoglossum</i>	<i>Rondeletia</i>
<i>Encyclia</i>	<i>Saurauia</i>
<i>Epidendrum</i>	<i>Selaginella</i>
<i>Hoffmannia</i>	<i>Tillandsia</i>
<i>Miconia</i>	

Por otro lado, no deja de ser notable la ausencia absoluta o la escasez de miembros de algunas familias que son importantes a nivel de la flora nacional, pero que no han o apenas han penetrado a este tipo de vegetación. Entre tales familias (Cuadro 5) destacan Bignoniaceae, Burseraceae, Combretaceae y Sapindaceae, grupos muy bien representados en la flora de la tierra caliente de México.

Más de llamar la atención, sin embargo, resulta la existencia de un gran contingente de familias, cuyos componentes prosperan preferente o mayoritariamente en el bmm. El cuadro 6 enumera 33 entidades de este nivel que se registran como tales para México y el cuadro 7 señala otras 13 adicionales que son exclusivas o casi exclusivas en el país para este tipo de vegetación. Cabe observar que de las 46 familias sólo unas pocas se hallan representadas en México por más de 3 géneros, aunque 12 de ellas incluyen más de 10 especies conocidas como habitantes del bmm.

Cuadro 5. Familias importantes de la flora vascular mexicana escasamente representadas o ausentes en el bosque mesófilo de montaña.

Amaryllidaceae	Combretaceae
Anacardiaceae	Cruciferae
Bignoniaceae	Cyperaceae
Boraginaceae	Nyctaginaceae
Burseraceae	Sapindaceae
Caryophyllaceae	Zygophyllaceae
Chenopodiaceae	

La heterogeneidad de esta comunidad vegetal tiene como corolario la existencia de un gran número de árboles que asumen el papel de dominantes o codominantes de la vegetación.

Cuadro 6. Familias cuyos representantes mexicanos prosperan preferentemente en el bosque mesófilo de montaña.

Aceraceae	Garryaceae	Myricaceae
Actinidiaceae	Gesneriaceae	Myrsinaceae
Aquifoliaceae	Gleicheniaceae	Orchidaceae
Balanophoraceae	Hippocastanaceae	Piperaceae
Begoniaceae	Hymenophyllaceae	Selaginellaceae
Burmaniaceae	Icacinaceae	Staphyleaceae
Clethraceae	Lauraceae	Styracaceae
Coriariaceae	Lycopodiaceae	Symplocaceae
Cornaceae	Magnoliaceae	Taxaceae
Cyatheaceae	Marattiaceae	Theaceae
Dichapetalaceae	Monimiaceae	Thymelaeaceae

El cuadro 8 es una lista de algunos de los géneros, cuyas especies con mayor frecuencia son cuantitativamente importantes en la biomasa del bosque.

Cuadro 7. Familias cuyos representantes mexicanos prosperan exclusiva o casi exclusivamente en el bosque mesófilo de montaña.

Brunelliaceae	Proteaceae
Chloranthaceae	Sabiaceae
Cunoniaceae	Schisandraceae
Hamamelidaceae	Tovariaceae
Illiciaceae	Tropaeolaceae
Nyssaceae	Winteraceae
Podocarpaceae	

Cuadro 8. Algunos géneros de árboles cuantitativamente importantes en el bosque mesófilo de montaña de México.

<i>Alfaroa</i>	<i>Dendropanax</i>	<i>Oreopanax</i>
<i>Alnus</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Persea</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Prunus</i>
<i>Carya</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Quercus</i>
<i>Chiranthodendron</i>	<i>Matudaea</i>	<i>Prunus</i>
<i>Cinnamomum</i>	<i>Meliosma</i>	<i>Styrax</i>
<i>Clethra</i>	<i>Nyssa</i>	<i>Symplocos</i>
<i>Cleyera</i>	<i>Oecopetalum</i>	<i>Ternstroemia</i>
<i>Cornus</i>	<i>Oreomunnea</i>	<i>Zinowiewia</i>
<i>Dalbergia</i>		

Análisis de las afinidades geográficas

La flora de México es un ejemplo notable y renombrado de convivencia de elementos meridionales y boreales. Este hecho ya lo han reconocido varios de los naturalistas que en el siglo XIX realizaron exploraciones botánicas en el país, y Hemsley (1886-1888) fue el primero en definir de manera clara y semicuantitativa estas afinidades geográficas.

El bmm es una de las comunidades vegetales en que mejor se pone de manifiesto tal composición mixta, hecho que ha sido enfatizado por varios autores, pero principalmente por Miranda y Sharp (1950) así como por Martín y Harrell (1957). Los mencionados investigadores se ocuparon sobre todo de las ligas florísticas (mayormente a nivel de árboles) existentes con el bosque caducifolio del este de los Estados Unidos, así como de las disyunciones que estas relaciones llevan involucradas, y propusieron algunas hipótesis paleoecológicas para explicar el fenómeno.

Algunos años después Miranda (1960) y Sharp (1966) señalaron la circunstancia de que en el bmm de México se concentran también las afinidades florísticas con el este de Asia, y no dejaron de postular las posibles causas de tal particularidad fitogeográfica.

Más recientemente se ha insistido en los fuertes vínculos de la flora del tipo de vegetación que nos ocupa con la de bosques similares de Sudamérica, en particular con los de la región andina y se ha señalado que los elementos de esta distribución son los que prevalecen cuantitativamente en nuestro país, al menos a nivel de la composición de la flora, aun cuando muchas veces no están dominando en la biomasa de las comunidades.

En el cuadro 9 se presenta el análisis de la distribución geográfica total de los 650 géneros de plantas vasculares definidos en este trabajo como más característicos del bmm. Los números de tal conjunto confirman abiertamente la gran preponderancia de plantas relacionadas con las de Sudamérica, que en términos globales son unas 5 veces más numerosas que las vinculadas con la flora del hemisferio norte.

Es interesante enfatizar, sin embargo, que este valor no es sino el promedio aproximado de una extensísima gama de variantes que se manifiestan a diferentes niveles. Así, por ejemplo, desde la misma contribución inicial de Miranda y Sharp (1950) se sabe que el estrato arbóreo del bmm es el que a menudo tiene una elevada proporción de elementos boreales, mientras que en el sotobosque predominan plantas con vínculos meridionales. Luna et al. (1988), en su análisis fitogeográfico del bmm de Teocelelo, Ver.,

realizaron un desglose de los principales estratos y sinusias, corroborando claramente este fenómeno y encontrando además que entre las epífitas prácticamente no existe participación alguna de géneros de afinidad septentrional.

En el mismo cuadro 9 puede apreciarse que en el caso de las monocotiledóneas son más de 40 veces más importantes las ligas con el sur que con el norte, mientras que en las pteridofitas el factor de proporción es de 2.4 y en las gimnospermas la situación se invierte, pues sólo hay un género de vínculo neotropical por 2 holárticos.

Cuadro 9. Resumen de la distribución geográfica total de los géneros que están representados en el bosque mesófilo de montaña de México al menos por una especie exclusiva o preferente de este tipo de vegetación.

	Pteridofitas	Gimnospermas	Dicotiledóneas	Monocotiledóneas	total	%
En total	70	5	430	145	650	
Cosmopolita	15	0	44	11	70	11
Pantropical	21	0	48	7	76	12
México a Sudamérica	17	1	181	96	295	46
México y Centroamérica	0	1	50	13	64	10
Hemisferio Norte	2	2	31	0	35	5
América y Asia	5	0	23	2	30	4
México	0	0	7	7	14	2
otros tipos de distribución	10	1	46	9	66	10

Mucha variación se presenta también en función de la ubicación geográfica y en términos generales la influencia de la flora sudamericana disminuye al ir aumentando la latitud. En este sentido, de acuerdo con Rzedowski y Palacios Chávez (1977), en el bosque de *Oreomunnea* del N de Oaxaca los elementos meridionales son unas 7 veces más importantes que los boreales, mientras que en la comunidad de *Liquidambar-Quercus-Clethra* del SW de Tamaulipas está proporción baja a menos de 2.

Solamente 2% de los géneros restringe su distribución a los límites del país, aunque este porcentaje aumenta a 12 si se toma como referencia a México y Centroamérica.

A nivel de especie no es factible todavía realizar un cómputo similar, pero pudieron contarse los endemismos de una muestra de dos familias y cuatro géneros, como se ilustra en el cuadro 10. De las 92 especies de árboles de esta manera seleccionados, todas habitantes preferentes o exclusivas del bmm, 96% restringe su área de distribución a México y América Central y 53% sólo se conocen de este país. Es probable que si se hiciera el cálculo con base en una muestra de plantas herbáceas, los valores serían sensiblemente más bajos, y si se analizaran sólo las pteridofitas, arrojarían números de no más de 35% y 20% respectivamente. En un trabajo reciente (Rzedowski, 1991) estimé que la totalidad de las especies de plantas vasculares del bmm de nuestro país contiene aproximadamente 30% de entidades endémicas a México y más o menos 60% si se toma como marco de referencia a México junto con la parte de América Central que abarca hasta el norte de Nicaragua.

Cuadro 10. Grado de endemismo en una muestra de 92 especies de árboles que habitan preferente o exclusivamente en el bosque mesófilo de montaña de México. Información en su mayor parte extraída de Sleumer (1967), Smith (1944), Hunter (1966), Standley (1924), Allen (1945) y Fryxell (1988).

	total de especies del bmm	especies endémicas de la vertiente del Golfo	especies endémicas de la vertiente pacífica	especies de ambas vertientes	especies que extienden su área a Centroamérica
<i>Clethra</i>	9	2	3	0	4 (1 también en las Antillas)
<i>Oreopanax</i>	10	1	1	0	8 (1 también en las Antillas y en Sudamérica)
<i>Saurauia</i>	15	3	2	2	8 (1 también en Colombia)
<i>Symplocos</i>	8	4	1	0	3
Lauraceae	40	15	6	3	16
Malvaceae	10	5	0	1	4
	92	30	13	6	43
total de especies endémicas a México				49 = 53%	
total de especies endémicas a México y Centroamérica				89 = 96%	

Origen e historia del bmm

La notable diversidad de la flora, la gran cantidad de familias que son exclusivas y preferenciales del bmm, y la riqueza en taxa de distribución restringida apuntan hacia el hecho de que este tipo de vegetación existe en México desde hace mucho tiempo. La importante proporción de especies endémicas en buena parte debe ser también el resultado de la distribución fragmentaria que presenta este bosque en el país, característica que, a su vez, sugiere que el área del mismo debe haber sido más continua durante algunas épocas geológicas pasadas, y que en este contexto la situación presente puede considerarse como relictual.

Los datos existentes del registro fósil confirman bien la conclusión de que el bmm y los componentes de su flora tuvieron una larga historia evolutiva, pues muestran que en el sureste de Veracruz existió este tipo de vegetación en el Plioceno Medio (Graham, 1976) y en el norte de Chiapas en el Mioceno Inferior y Medio (Palacios y Rzedowski, 1993). Un hecho sobresaliente, en particular en los sedimentos de Chiapas, consiste en el hallazgo del polen de un gran número de géneros característicos de tal bosque, tanto de los que señalan afinidades boreales, como *Acer*, *Carpinus*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Tilia*, *Ulmus* y muchos otros, como también de los de vínculo meridional, como *Brunellia*, *Calatola*, *Hedyosmum*, *Phyllonoma*, *Struthanthus*, *Tillandsia*, etc. Tampoco faltan los fósiles

de grupos comunes con el este de Asia, como *Dendropanax*, *Magnolia*, *Styrax*, *Symplocos* y *Ternstroemia*, ni los propios de géneros de distribución restringida, entre ellos *Alfaroa*, *Chiranthodendron*, *Matudaea* y *Olmediella*. Desciella la gran diversidad de fósiles de pteridofitas, que incluyen varias Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Gleicheniaceae y Lycopodiaceae. No deja de sorprender, además, la presencia en aquella época en México de plantas como *Castanea*, *Corylus*, *Iriartea*, *Keteleeria*, *Larix*, *Liriodendron*, *Nothofagus*, *Platycarya*, *Sequoia*, *Tsuga* y de otras hoy ausentes de la flora nacional.

Aunque no se tienen todavía pruebas firmes de la existencia del bmm en México en épocas anteriores al Mioceno, dada la diversidad fisiográfica y climática del territorio del país, cabe postular su probable presencia desde el Eoceno mismo o quizás de tiempos aún más remotos, como también lo sugieren McVaugh (1952), Axelrod (1975) y Vargas (1982).

A su vez, la composición florística especial, la antigüedad y la distribución disyunta de algunos de sus componentes, plantean una problemática interesante en torno al origen, a la historia y a la evolución del tipo de vegetación mencionado, así como en lo que concierne a las vías de migración que utilizaron sus elementos (o los antecesores de sus elementos) para arribar a estas tierras.

Así, partiendo del registro de significativos vínculos que se han encontrado entre la flora del bmm de México con la del este y sureste de Asia y del hecho de que muchos de los géneros comunes entre ambas áreas se han registrado también en estado fósil del territorio de los Estados Unidos de América (Bader, 1960; Dressler, 1954; Matuda, 1953; Miranda, 1960; Sharp, 1953, 1966), cabe postular la idea de que en su génesis el bmm de México debe haberse nutrido de plantas que habitaban en la porción sur del continente laurasiático en el Cenozoico temprano. Tal hipótesis es congruente tanto con la circunstancia de que durante todo el Terciario hubo contacto terrestre permanente entre México y la parte central de Norteamérica, como también con la existencia de la ya mencionada liga florística entre el bmm de este país y el bosque caducifolio del este de E.U.A.

Por otro lado, es evidente que una proporción importante de los elementos del bmm de México procede de Sudamérica o de antecesores sudamericanos. En este caso no resulta aún del todo clara la forma como se desplazaron muchas de tales plantas, sobre todo a la luz del hecho de que, de acuerdo con recientes deducciones (Dengo, 1973), el puente centroamericano sólo tiene unos 5.7 millones de años de edad y durante todo el resto del periodo Terciario no había contacto terrestre entre las que son hoy la parte norte y la parte sur de América.

Aunque es probable que cierta proporción de los componentes de extracción meridional del bmm arribó a México en el Plioceno y en el Pleistoceno, cuando ya existía comunicación con el sur, el registro fósil indica que muchos de estos elementos estaban aquí desde épocas anteriores. En tal circunstancia cabe considerar la posibilidad de que su migración se hubiese realizado en forma escalonada a través de islas que aparentemente existieron desde el Cretácico entre Norte y Sudamérica (Dengo, op. cit.), siempre y cuando en tales islas prevalecieran las condiciones ecológicas apropiadas para el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas en cuestión.

Sobre este particular Graham (1993) señala que en las 5 floras fósiles terciarias conocidas de Costa Rica y de Panamá no se encuentran sino plantas propias de clima

francamente cálido. Por otro lado, sin embargo, el hallazgo de Palacios Chávez y Rzedowski (1993) del registro de un bmm muy diverso en el Plioceno Inferior y Medio de una región costera del norte de Chiapas (localidad que en aquella época posiblemente también se ubicaba en una isla) sugiere que durante ese lapso el clima del área era bastante (5 a 7°C) más fresco que el actual. De ser correcta tal interpretación, cabría deducir que al menos durante ciertas épocas algunas de las islas podían funcionar como vectores efectivos del proceso migratorio de plantas menos termófilas.

En otro precepto, la significativa proporción de elementos endémicos permite especular que México en unión con una parte de Centroamérica ha funcionado también como centro de origen y radiación de la flora del bmm. La gran mayoría de los grupos taxonómicos en cuestión carecen de estudios suficientemente profundos para dilucidar su historia y geografía evolutiva, de manera que es difícil ofrecer interpretaciones inequívocas, pero es probable que grupos tales como *Ceratozamia*, *Cobaea*, *Conostegia*, *Deppea*, *Heliocereus*, *Oecopetalum*, *Rumfordia* y *Symplococarpon* ejemplifiquen bien esta tendencia.

De hecho es probable que una parte de los que se consideran como géneros neotropicales del bmm se hayan generado en México y/o Centroamérica y después se extendieran hacia América meridional, pues no hay mucha duda de que al mismo tiempo que unas plantas migraban hacia el norte, otras por la misma vía se desplazaban hacia el sur.

Entre otros aspectos de interés de la historia de este tipo de vegetación que quedan por dilucidarse en el futuro destaca la notable preponderancia de la vinculación neotropical a nivel de la sinusia epífita, manifiesta sobre todo en Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae. La primera de estas familias es de distribución cosmopolita y está bien representada en la región intertropical del Antiguo Mundo, pero los géneros de orquídeas característicos del bmm de México son casi todos americanos.

En marcado contraste, entre las trepadoras leñosas de esta comunidad vegetal juegan un papel de mayor importancia los géneros de afinidad boreal, muchos de ellos conocidos también de Asia, como por ejemplo *Celastrus*, *Gelsemium*, *Hydrangea*, *Parthenocissus*, *Philadelphus*, *Schisandra* y *Vitis*.

Sin duda, estas relaciones son indicativas de hechos y fenómenos sucedidos en el pasado geológico, pero por el momento no tengo hipótesis que proponer para su explicación.

Por último, es pertinente apreciar que, si bien la composición del bmm de México encuadra aceptablemente bien dentro del conjunto de la flora vascular del país, la significativa proporción de familias (¡y de géneros!) exclusivos o preferentemente representados en este tipo de vegetación, le concede una individualidad propia bien establecida. Este hecho significa que, no obstante su distribución geográfica tan fragmentaria e indudablemente cambiante a lo largo del tiempo, y a pesar de haberse nutrido e intercambiado elementos con otras comunidades vegetales (sobre todo con el bosque tropical perennifolio) y de haber perdido otros, el bmm de México ha mantenido, a través de decenas de millones de años, el tronco básico de su flora característica, como lo muestra en particular la comparación del mencionado conjunto del polen fósil del norte de Chiapas con los inventarios actuales.

AGRADECIMIENTOS

Doy gracias al Ing. Eric Hágsater, al Biól. Gerardo Salazar y al Biól. Miguel Angel Soto Arenas, quienes tuvieron la amabilidad de depurar y completar la lista de géneros de la familia Orchidaceae. El Dr. José L. Panero hizo una serie de sugerencias y adiciones al manuscrito y lo enriqueció con su reciente descubrimiento de *Schisandra* en la flora de México. Debo un reconocimiento especial a mi esposa Graciela, quien en diferentes fases de desarrollo de esta contribución dio invaluable apoyo moral y material.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-León, E. 1992. Vascular epiphytes of Mexico: a preliminary inventory. *Selbyana* 13: 72-76.
- Allen, C. K. 1945. Studies in the Lauraceae, VI. Preliminary survey of the Mexican and Central American species. *J. Arnold Arbor.* 26: 280-434.
- Alvarez del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biotica* 2: 3-54.
- Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 280-334.
- Bader, F. J. W. 1960. Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. *Nova Acta Leopoldina*, n. s. 23(148): 1-594.
- Briones Villarreal, O. L. 1991. Sobre la flora, vegetación y fitogeografía de la Sierra de San Carlos, Tamaulipas. *Acta Bot. Mex.* 16: 15-43.
- Carlson, M. C. 1954. Floral elements of the pine-oak-liquidambar forest of Montebello, Chiapas, Mexico. *Bull. Torrey Bot. Club* 81: 387-399.
- Castillo-Campos, G. 1991. Vegetación y flora del municipio de Xalapa, Veracruz. Instituto de Ecología. Xalapa, Ver. 148 pp.
- Chiang, F. 1970. La vegetación de Córdoba, Ver. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 37 + 14 pp.
- Dengo, G. 1973. Estructura geológica, historia tectónica y morfología de América Central. Centro Regional de Ayuda Técnica. A. I. D. México, D. F. 52 pp.
- Dressler, R. L. 1954. Some floristic relationships between Mexico and United States. *Rhodora* 56: 81-96.
- Fryxell, P. A. 1988. Malvaceae of Mexico. *Syst. Bot. Monogr.* 25: 1-522.
- Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D. F. 173 pp.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 787-842.
- Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. In: Ramamoorthy, T. P. et al. (eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution.* Oxford University Press. New York. pp. 109-127.
- Hemsley, W. B. 1886-1888. Outlines of the geography and the prominent features of the flora of Mexico and Central America. In: Godman, F. D. y O. Salvin (eds.). *Biologia Centrali-Americana. Botany.* vol. IV. R. H. Porter. London. pp. 138-315.
- Hernández X., E., H. Crum, W. B. Fox y A. J. Sharp. 1951. A unique vegetational area in Tamaulipas. *Bull. Torrey Bot. Club* 78: 458-463.
- Hunter, G. E. 1966. Revision of Mexican and Central American *Saurauia* (Dilleniaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53: 47-89.

- Ibarra Contreras, G. 1983. Comunidades vegetales del Cerro Cacique, ubicado en el Eje Neovolcánico; Zitácuaro, Michoacán. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 106 pp.
- Ishiki Ishihara, M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. 201 pp.
- Jiménez Ramírez, J., J. L. Contreras Jiménez, R. E. González Flores, R. Antonio Ocampo, G. Lozano Valdés y S. Torres Reynoso. 1993. Plantas vasculares. In: Luna Vega, I. y J. Llorente-Bousquets (eds.). Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 127-250.
- Johnston, M. C., K. Nixon, G. L. Nesom y M. Martínez. 1989. Listado de plantas vasculares conocidas de la sierra de Guatemala, Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotam* 1(2): 21-33.
- Labat, J.-N. 1995. Végétation du nord-ouest du Michoacan - Mexique. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fasc. complem. VIII. Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Mich. 401 pp.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Lira, R. y R. Riba. 1984. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridofita de la Sierra de Santa Marta, Veracruz, México. *Biotica* 9: 451-467.
- Long, A. y M. Heath. 1991. Flora of El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: a preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot.* 62: 133-172.
- Lorenzo S. A., L., A. Ramírez Roa, M. A. Soto Arenas, A. Breceda, M. C. Calderón, H. Cortez, C. Puchet, M. Ramírez, R. Villalón y E. Zapata. 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur de México. *Bol. Soc. Bot. México* 44: 97-102.
- Luna, I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. México* 48: 35-63.
- Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot.* 59: 63-87.
- Luna-Vega, I., S. Ocegueda Cruz y O. Alcántara Ayala. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot.* 65: 31-62.
- Marroquín, J. S. 1976. Vegetación y florística del noroeste (sic) de México. II. El bosque deciduo templado. *Revista Soc. Mex. Hist. Nat.* 37: 103-132.
- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farías region, Tamaulipas, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.* 101. Ann Arbor. 102 pp.
- Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38: 468-480.
- Matuda, E. 1953. Plantas asiáticas en México. *Mem. Congr. Cient. Mex.* 6: 230-248.
- McVaugh, R. 1952. Suggested phylogeny of *Prunus serotina* and other wide-ranging phylads in North America. *Brittonia* 7: 317-346.
- Meave, J., M. A. Soto, L. M. Calvo Irabien, H. Paz Hernández y S. Valencia Avalos. 1992. Análisis sinicológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Bol. Soc. Bot. México* 52: 31-77.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista Soc. Mex. Hist. Nat.* 8: 95-114.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. 2 vols.
- Miranda, F. 1960. Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 30: 117-150.

- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28: 29-179.
- Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. Ecology 31: 313-333.
- Muñoz, M. E. 1992. Distribución y diversidad de especies arbóreas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera de Manantlán. Tesis. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. 102 pp.
- Palacios Chávez, R. y J. Rzedowski. 1993. Estudio palinológico de floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. Acta Bot. Mex. 24: 1-96.
- Puig, H. 1976. La végétation de la Huasteca (Mexique). Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México, D. F. 531 pp.
- Puig, H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. Biotam 1: 34-53.
- Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. Biotica 8: 339-359.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. Acta Cient. Potos. 5: 5-291.
- Rzedowski, J. 1970. Nota sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. Anales Esc. Nac. Ci. Biol. 18: 91-106.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D. F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 1-123.
- Rzedowski, J. y R. Palacios Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México), una reliquia del Cenozoico. Bol. Soc. Bot. Mexico 29: 121-177.
- Santiago, A. L. y E. J. Jardel. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. Biotam 5: 13-26.
- Sarukhán, J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México. In: Pennington, T. D. y J. Sarukhán. Manual para la identificación de los árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y FAO. México, D. F. pp. 3-46.
- Sharp, A. J. 1951. The relation of the Eocene Wilcox flora to some modern floras. Evolution 5: 1-5.
- Sharp, A. J. 1953. Notes on the flora of Mexico: world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation. J. Ecol. 41: 374-380.
- Sharp, A. J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. Ciencia, México. 24: 229-232.
- Sharp, A. J., E. Hernández X., H. Crum y W. B. Fox. 1950. Nota florística de una asociación importante del suroeste de Tamaulipas. Bol. Soc. Bot. Méx. 11: 1-4.
- Sleumer, H. 1967. Monographia Clethracearum. Bot. Jahrb. 87: 36-116.
- Smith, A. C. 1944. Araliaceae. North Amer. Fl. 28B: 1-41.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot. 39: 121-160.
- Standley, P. C. 1924. Symplocaceae. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U. S. Natl. Herb. 23: 1130-1132.
- Vargas, Y. 1982. Análisis florístico y fitogeográfico de un bosque mesófilo de montaña en Huayacocotla, Ver. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 105 pp.
- Williams L., G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. Acta Bot. Mex. 13: 1-7.
- Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón de Rzedowski. 1992. La vegetación del estado de Querétaro. Panorama preliminar. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. Querétaro. 92 pp.

- Zolá, M. G. 1987. La vegetación de Xalapa, Veracruz. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. 155 pp.
- Zuill, H. A. y E. W. Lathrop. 1975. The structure and climate of a tropical montane forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, Mexico. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Bot. Ser.* 46: 73-118.

APENDICE 1

Lista tentativa de géneros de plantas vasculares que tienen al menos una especie que habita exclusiva o preferentemente en el bosque mesófilo de montaña de México.

PTERIDOPHYTA

- FAM. CYATHEACEAE: *Alsophila*, *Cibotium*, *Cnemidaria*, *Culcita*, *Cyathea*, *Dicksonia*, *Lophosoria*, *Nephelea*, *Sphaeropteris*, *Trichipteris*.
FAM. GLEICHENIACEAE: *Dicranopteris*, *Diplopterygium*, *Sticherus*.
FAM. HYMENOPHYLLACEAE: *Hymenophyllum*, *Trichomanes*.
FAM. LYCOPODIACEAE: *Lycopodium*.
FAM. MARATTIACEAE: *Danaea*, *Marattia*.
FAM. OPHIOGLOSSACEAE: *Botrychium*, *Ophioglossum*.
FAM. POLYPODIACEAE: *Adiantum*, *Anogramma*, *Antrophyum*, *Arachniodes*, *Asplenium*, *Athyrium*, *Blechnum*, *Bolbitis*, *Campyloneurum*, *Cheilanthes*, *Cochlidium*, *Ctenitis*, *Cystopteris*, *Dennstaedtia*, *Diplazium*, *Doryopteris*, *Dryopteris*, *Elaphoglossum*, *Eriosorus*, *Grammitis*, *Hypolepis*, *Lindsaea*, *Lonchitis*, *Loxogramme*, *Loxoscaphe*, *Microgramma*, *Nephrolepis*, *Niphidium*, *Odontosoria*, *Peltapteris*, *Phanerophlebia*, *Phlebodium*, *Phyllitis*, *Pityrogramma*, *Plagiogyria*, *Pleopeltis*, *Polypodium*, *Polystichum*, *Pteridium*, *Pteris*, *Saccoloma*, *Schaffneria*, *Stigmatopteris*, *Tectaria*, *Thelypteris*, *Vittaria*, *Woodwardia*.
FAM. PSILOTAACEAE: *Psilotum*.
FAM. SCHIZAEACEAE: *Anemia*.
FAM. SELAGINELLACEAE: *Selaginella*.

GYMNOSPERMAE

- FAM. PINACEAE: *Pinus*.
FAM. PODOCARPACEAE: *Podocarpus*.
FAM. TAXACEAE: *Taxus*.
FAM. ZAMIACEAE: *Ceratozamia*, *Zamia*.

ANGIOSPERMAE: DICOTYLEDONEAE

- FAM. ACANTHACEAE: *Aphelandra*, *Buceragenia*, *Chilanthemum*, *Dicliptera*, *Habracanthus*, *Hansteinia*, *Justicia*, *Louteridium*, *Neohallia*, *Odontonema*, *Poikilacanthus*, *Pseuderanthemum*, *Spathacanthus*.
FAM. ACERACEAE: *Acer*.
FAM. ACTINIDIACEAE: *Saurauia*.
FAM. AMARANTHACEAE: *Alternanthera*, *Iresine*.
FAM. ANACARDIACEAE: *Mauria*, *Rhus*.
FAM. ANNONACEAE: *Desmopsis*, *Guatteria*, *Rollinia*, *Tridimeris*.
FAM. APOCYNACEAE: *Mandevilla*, *Prestonia*, *Stemmadenia*, *Vallesia*.
FAM. AQUIFOLIACEAE: *Ilex*.
FAM. ARALIACEAE: *Dendropanax*, *Oreopanax*.
FAM. ASCLEPIADACEAE: *Asclepias*, *Gonolobus*, *Marsdenia*, *Matelea*, *Metastelma*, *Oxypetalum*.
FAM. BALANOPHORACEAE: *Helosis*.
FAM. BEGONIACEAE: *Begonia*.
FAM. BERBERIDACEAE: *Berberis*.
FAM. BETULACEAE: *Alnus*, *Carpinus*, *Ostrya*.
FAM. BIGNONIACEAE: *Amphitecna*, *Tourretia*.

- FAM. BORAGINACEAE: *Ehretia*, *Mimophytum*, *Tournefortia*.
FAM. BRUNELLIACEAE: *Brunellia*.
FAM. CACTACEAE: *Aporocactus*, *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Heliocereus*, *Nopalxochia*.
FAM. CAMPANULACEAE: *Burmeistera*, *Centropogon*, *Heterotoma*, *Lobelia*.
FAM. CAPPARIDACEAE: *Cleome*.
FAM. CAPRIFOLIACEAE: *Abelia*, *Sambucus*, *Viburnum*.
FAM. CARYOPHYLLACEAE: *Drymaria*, *Stellaria*.
FAM. CELASTRACEAE: *Celastrus*, *Elaeodendron*, *Euonymus*, *Microtropis*, *Perrottetia*, *Rhacoma*, *Wimmeria*, *Zinowiewia*.
FAM. CHLORANTHACEAE: *Hedyosmum*.
FAM. CLETHRACEAE: *Clethra*.
FAM. COMPOSITAE: *Acourtia*, *Alepidocline*, *Archibaccharis*, *Aster*, *Bidens*, *Brickellia*, *Calea*, *Cirsium*, *Clibadium*, *Desmanthodium*, *Erechtites*, *Eupatorium*, *Hidalgoa*, *Jungia*, *Lactuca*, *Liabum*, *Mikania*, *Montanoa*, *Neurolaena*, *Oteiza*, *Otopappus*, *Perymeniopsis*, *Perymenium*, *Podachaenium*, *Polymnia*, *Rumfordia*, *Schistocarpha*, *Senecio*, *Stevia*, *Trigonospermum*, *Verbesina*, *Vernonia*, *Viguiera*, *Zexmenia*.
FAM. CONVOLVULACEAE: *Cuscuta*, *Ipomoea*, *Quamoclit*.
FAM. CORIARIACEAE: *Coriaria*.
FAM. CORNACEAE: *Cornus*.
FAM. CRASSULACEAE: *Echeveria*, *Sedum*.
FAM. CRUCIFERAE: *Cardamine*.
FAM. CUCURBITACEAE: *Cremastopus*, *Cucurbita*, *Cyclanthera*, *Hanburia*, *Parasicyos*, *Rytidostylis*, *Sechium*, *Sicyos*, *Tecunumania*.
FAM. CUNONIACEAE: *Weinmannia*.
FAM. DICHAPETALACEAE: *Dichapetalum*.
FAM. EBENACEAE: *Diospyros*.
FAM. ELAEOCARPACEAE: *Sloanea*.
FAM. ERICACEAE: *Agarista*, *Befaria*, *Cavendishia*, *Disterigma*, *Gaultheria*, *Lyonia*, *Macleania*, *Satyria*, *Spherospermum*, *Ugni*, *Vaccinium*.
FAM. EUPHORBACEAE: *Acalypha*, *Alchornea*, *Bernardia*, *Cleidion*, *Cnidoscopus*, *Croton*, *Euphorbia*, *Gymnanthes*, *Hieronyma*, *Phyllanthus*, *Sebastiania*, *Tragia*.
FAM. FAGACEAE: *Fagus*, *Quercus*.
FAM. FLACOURTIACEAE: *Abatia*, *Hasseltia*, *Hasseltiopsis*, *Lunania*, *Olmediella*, *Xylosma*.
FAM. GARRYACEAE: *Garrya*.
FAM. GENTIANACEAE: *Chelonanthus*.
FAM. GESNERIACEAE: *Achimenes*, *Alloplectus*, *Besleria*, *Campanea*, *Columnea*, *Diastema*, *Drymonia*, *Episcia*, *Hypocyrtia*, *Kohleria*, *Niphaea*, *Pentadenia*, *Phinaea*, *Rechsteineria*, *Rhynchoglossum*, *Smithiantha*, *Solenophora*.
FAM. GUTTIFERAE: *Ascyrum*, *Clusia*, *Hypericum*, *Rheedia*, *Vismia*.
FAM. HALORAGACEAE: *Gunnera*.
FAM. HAMAMELIDACEAE: *Distylium*, *Hamamelis*, *Liquidambar*, *Matudaea*.
FAM. HIPPOCASTANACEAE: *Billia*.
FAM. ICACINACEAE: *Calatola*, *Oecopetalum*.
FAM. ILLICIACEAE: *Illicium*.
FAM. JUGLANDACEAE: *Alfaroa*, *Carya*, *Juglans*, *Oreomunnea*.
FAM. LABIATAE: *Catopheria*, *Chaunostoma*, *Cunila*, *Hyptis*, *Salvia*, *Scutellaria*, *Stachys*.
FAM. LAURACEAE: *Beilschmiedia*, *Cinnamomum*, *Licaria*, *Litsea*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*.
FAM. LEGUMINOSAE: *Amicia*, *Bauhinia*, *Calliandra*, *Canavalia*, *Cercis*, *Clitoria*, *Dalbergia*, *Desmodium*, *Dioclea*, *Dussia*, *Erythrina*, *Gleditsia*, *Indigofera*, *Inga*, *Leucaena*, *Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Pithecellobium*, *Senna*, *Sophora*, *Zapoteca*.
FAM. LENTIBULARIACEAE: *Pinguicula*.

- FAM. LINACEAE: *Linum*.
FAM. LOASACEAE: *Loasa*.
FAM. LOGANIACEAE: *Gelsemium*, *Spigelia*.
FAM. LORANTHACEAE: *Antidaphne*, *Dendrophthora*, *Phoradendron*, *Psittacanthus*, *Struthanthus*.
FAM. LYTHRACEAE: *Cuphea*.
FAM. MAGNOLIACEAE: *Magnolia*.
FAM. MALPIGHIACEAE: *Banisteriopsis*, *Bunchosia*, *Stigmaphyllon*, *Tetrapterys*.
FAM. MALVACEAE: *Abutilon*, *Hampea*, *Hibiscus*, *Neobrittonia*, *Pavonia*, *Phymosia*, *Robinsonella*.
FAM. MARCGRAVIACEAE: *Marcgravia*.
FAM. MELASTOMATACEAE: *Arthrostemma*, *Blakea*, *Centradenia*, *Clidemia*, *Conostegia*, *Heterocentron*, *Leandra*, *Miconia*, *Monochaetum*, *Rhynchanthera*, *Tibouchina*, *Topobea*, *Triolena*.
FAM. MELIACEAE: *Cedrela*, *Guarea*, *Trichilia*.
FAM. MENISPERMACEAE: *Cissampelos*, *Menispermum*.
FAM. MONIMIACEAE: *Mollinedia*, *Siparuna*.
FAM. MORACEAE: *Clarisia*, *Coussapoa*, *Ficus*, *Morus*, *Pseudolmedia*, *Trophis*.
FAM. MYRICACEAE: *Myrica*.
FAM. MYRSINACEAE: *Ardisia*, *Gentlea*, *Heberdenia*, *Myrsine*, *Parathesis*, *Synardisia*, *Yunckeria*.
FAM. MYRTACEAE: *Calyptanthes*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Myrcianthes*.
FAM. NYSSACEAE: *Nyssa*.
FAM. OLEACEAE: *Fraxinus*, *Osmanthus*.
FAM. ONAGRACEAE: *Fuchsia*, *Lopezia*.
FAM. OROBANCHACEAE: *Epifagus*.
FAM. OXALIDACEAE: *Oxalis*.
FAM. PAPAVERACEAE: *Bocconia*.
FAM. PASSIFLORACEAE: *Passiflora*.
FAM. PHYTOLACCACEAE: *Phytolacca*.
FAM. PIPERACEAE: *Peperomia*, *Piper*.
FAM. POLEMONIACEAE: *Cobaea*.
FAM. POLYGALACEAE: *Monnina*, *Polygala*.
FAM. POLYGONACEAE: *Coccoloba*, *Muehlenbeckia*.
FAM. PROTEACEAE: *Roupala*.
FAM. RAFFLESIACEAE: *Mitrostemon*.
FAM. RHAMNACEAE: *Berchemia*, *Rhamnus*.
FAM. ROSACEAE: *Agrimonia*, *Alchemilla*, *Guamatela*, *Photinia*, *Prunus*, *Rubus*.
FAM. RUBIACEAE: *Anisomeris*, *Bouvardia*, *Cephaëlis*, *Chiococca*, *Chione*, *Coccocypselum*, *Crusea*, *Deppea*, *Didymaea*, *Eizia*, *Faramea*, *Genipa*, *Glossostipula*, *Gonzalagunia*, *Hamelia*, *Hillia*, *Hintonia*, *Hoffmannia*, *Manettia*, *Mitchella*, *Nertera*, *Oldenlandia*, *Omitelia*, *Palicourea*, *Psychotria*, *Randia*, *Relbunium*, *Rondeletia*, *Sommeria*.
FAM. RUTACEAE: *Choisya*, *Peltostigma*, *Zanthoxylum*.
FAM. SABIACEAE: *Meliosma*.
FAM. SALICACEAE: *Populus*.
FAM. SAPOTACEAE: *Dipholis*.
FAM. SAXIFRAGACEAE: *Deutzia*, *Hydrangea*, *Philadelphus*, *Phyllonoma*.
FAM. SCROPHULARIACEAE: *Alonsoa*, *Calceolaria*, *Castilleja*, *Gibsoniothamnus*, *Hemichaena*, *Lamourouxia*, *Leucocarpus*, *Lophospermum*, *Melasma*, *Rhodochiton*, *Russelia*, *Tetranema*, *Uroskinera*.
FAM. SCHISANDRACEAE: *Schisandra*.
FAM. SIMAROUBACEAE: *Picramnia*.
FAM. SOLANACEAE: *Brunfelsia*, *Capsicum*, *Cestrum*, *Cyphomandra*, *Juanulloa*, *Leucophysalis*, *Lycianthes*, *Markea*, *Physalis*, *Schultesianthus*, *Solandra*, *Solanum*, *Witheringia*.
FAM. STAPHYLEACEAE: *Staphylea*, *Turpinia*.

- FAM. STERCULIACEAE: *Chiranthodendron*, *Reevesia*.
FAM. STYRACACEAE: *Styrax*.
FAM. SYMPLOCACEAE: *Symplocos*.
FAM. THEACEAE: *Cleyera*, *Freziera*, *Laplacea*, *Symplococarpon*, *Ternstroemia*.
FAM. THYMELAEACEAE: *Daphnopsis*.
FAM. TILIACEAE: *Heliocarpus*, *Tilia*, *Triumfetta*.
FAM. TOVARIACEAE: *Tovaria*.
FAM. TROPAEOLACEAE: *Tropaeolum*.
FAM. ULMACEAE: *Celtis*, *Trema*, *Ulmus*.
FAM. UMBELLIFERAE: *Arracacia*, *Coaxana*, *Hydrocotyle*, *Neonelsonia*, *Sanicula*, *Spananthe*.
FAM. URTICACEAE: *Boehmeria*, *Lozanella*, *Myriocarpa*, *Phenax*, *Pilea*, *Urera*, *Urtica*.
FAM. VALERIANACEAE: *Valeriana*.
FAM. VERBENACEAE: *Aegiphila*, *Citharexylum*, *Lippia*.
FAM. VIOLACEAE: *Hybanthus*, *Viola*.
FAM. VITACEAE: *Cissus*, *Parthenocissus*, *Vitis*.
FAM. WINTERACEAE: *Drimys*.

ANGIOSPERMAE: MONOCOTYLEDONEAE

- FAM. AMARYLLIDACEAE: *Agave*, *Beschorneria*, *Bomarea*.
FAM. ARACEAE: *Anthurium*, *Arisaema*, *Monstera*, *Philodendron*, *Spathiphyllum*, *Syngonium*, *Xanthosoma*.
FAM. BROMELIACEAE: *Billbergia*, *Catopsis*, *Fosterella*, *Greigia*, *Guzmania*, *Hohenbergiopsis*, *Pitcairnia*, *Tillandsia*, *Vriesea*.
FAM. BURMANNIACEAE: *Apteria*, *Dictyostega*, *Gymnosiphon*.
FAM. COMMELINACEAE: *Callisia*, *Cymbispatha*, *Gibasis*, *Tinantia*, *Tradescantia*, *Tripogandra*.
FAM. CYCLANTHACEAE: *Carludovica*.
FAM. CYPERACEAE: *Carex*, *Rhynchospora*, *Scleria*, *Uncinia*.
FAM. DIOSCOREACEAE: *Dioscorea*.
FAM. GRAMINEAE: *Arthrostylidium*, *Aulonemia*, *Bromus*, *Chusquea*, *Danthonia*, *Echinolaena*, *Festuca*, *Gouinia*, *Ichnanthus*, *Isachne*, *Lasiacis*, *Oplismenus*, *Panicum*, *Pharus*, *Pseudechinolaena*, *Rhipidocladum*, *Setaria*, *Triniochloa*, *Zeugites*.
FAM. IRIDACEAE: *Trimezia*.
FAM. LILIACEAE: *Maianthemum*, *Smilax*.
FAM. MARANTACEAE: *Calathea*.
FAM. MUSACEAE: *Heliconia*.
FAM. ORCHIDACEAE: *Acineta*, *Alamania*, *Amparoa*, *Arpophyllum*, *Artorima*, *Aspidogyne*, *Barbosella*, *Brassia*, *Bulbophyllum*, *Calanthe*, *Campylocentrum*, *Chondrorhyncha*, *Chysis*, *Coelia*, *Comparettia*, *Cranichis*, *Cyclopogon*, *Cymbiglossum*, *Dichaea*, *Dryadella*, *Elleanthus*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Gongora*, *Goodyera*, *Govenia*, *Habenaria*, *Helleriella*, *Hexisea*, *Hintonella*, *Homalopetalum*, *Isochilus*, *Jacquinella*, *Kefersteinia*, *Kreodanthus*, *Lacaena*, *Laelia*, *Leochilus*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Liparis*, *Lockhartia*, *Lycaste*, *Macroclinium*, *Malaxis*, *Masdevallia*, *Maxillaria*, *Mexicoa*, *Mormodes*, *Myoxanthus*, *Nidema*, *Oerstedella*, *Oncidium*, *Ornithocephalus*, *Osmoglossum*, *Pachyphyllum*, *Palumbina*, *Papperitzia*, *Pelexia*, *Phragmipedium*, *Platystele*, *Platythelis*, *Pleurothallis*, *Ponera*, *Ponthieva*, *Prescottia*, *Psilochilus*, *Restrepia*, *Rhynchosstele*, *Rodriguezia*, *Rossioglossum*, *Scaphyglottis*, *Schiedeella*, *Sigmatostalix*, *Sobralia*, *Stanhopea*, *Stelis*, *Stenorrhynchos*, *Trichocentrum*, *Trichopilia*, *Trichosalpinx*, *Xylobium*.
FAM. PALMAE: *Brahea*, *Chamaedorea*, *Geonoma*.
FAM. ZINGIBERACEAE: *Costus*, *Renealmia*.